

УДК 575.857;574.52

О СВЯЗИ ТИПА ПИТАНИЯ И СТРОЕНИЯ ЧЕРЕПА У СИМПАТРИЧЕСКИХ ФОРМ *Salvelinus malma* (Salmonidae) РЕКИ КАМЧАТКА

© 2020 г. Н. О. Мельник^{1,*}, Е. В. Есин^{1,2}

Представлено академиком РАН Д. С. Павловым

Поступило 11.02.2020 г.

После доработки 20.02.2020 г.

Принято к публикации 20.02.2020 г.

Представлены новые данные о морфологии трех форм речных гольцов бассейна р. Камчатка (каменного, белого и мальмы) в связи с их трофической специализацией. Изучено питание рыб (пищевые предпочтения — по содержанию желудков и ретроспективно — по соотношению стабильных изотопов азота). Впервые выполнено сравнение трех форм гольцов по форме головы и строению хрящевого черепа. Показана связь между типом их питания и особенностями строения черепа. Выявлены общие и специфические адаптивные черты морфологии рыбоядных каменного и белого гольцов в сравнении с бентосоядной мальмой.

Ключевые слова: трофическая специализация, адаптивная морфология, симпатрические формы, *Salvelinus malma*

DOI: 10.31857/S2686738920030099

Адаптивная радиация речных животных, и прежде всего костистых рыб — одна из наименее разработанных проблем эволюционной биологии. До конца не ясно, как рыбы из одной реки диверсифицируют на узкоспециализированные формы несмотря на континуальный характер изменения условий среды и отсутствие изоляции мест воспроизводства [1]. В ряде случаев обнаружены речные “пучки”, включающие до пяти–семи симпатрических форм, однако наиболее часто встречающимся вариантом специализации стоит признать обособление от форм-генералистов малочисленных хищных форм [2]. Примечательно, что появление “пучков” форм, в состав которых входит одна или две репродуктивно обособленные хищные формы, многократно описано для цихлид (*Grenicichla*) и барбусов (*Labeobarbus*) обитающих в реках низких широт [3, 4], в то время как для северных рек такие примеры авторам неизвестны.

Среди рек российского севера, в которых потенциально можно обнаружить происходящую радиацию рыб, следует выделить р. Камчатка со сложным комплексом населяющих ее жилых гольцов (*Salvelinus*, Salmonidae). Эволюция данной популяционной системы происходила в разветвленном речном бассейне, просуществовавшем в неизменных очертаниях последние похолодания плейстоцена-голоцена [5]. Из разнообразия местных речных гольцов особый интерес представляют специализированные речные хищники: “каменный” голец, далее КГ, и “белый” голец, БГ [6]. Согласно результатам анализа изменчивости мтДНК, обе группы принадлежат единой филогенетической линии вместе с широко распространенной в бассейне мальмой, МА, *Salvelinus malma* (Walbaum, 1792) [7]. Некоторые авторы признают самостоятельный видовой статус КГ *S. kuznetzovi* Taranetz, 1933 и БГ *S. albus* Glubokovsky, 1977. На данный момент подтверждена репродуктивная изоляция КГ от совместно обитающей с ним МА [8], также можно предполагать изоляцию в паре БГ-МА [9]. При этом экологические и морфологические отношения внутри эндемичного комплекса гольцов р. Камчатка до сих пор изучены недостаточно.

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

² Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва, Россия

*e-mail: kolyala@mail.ru

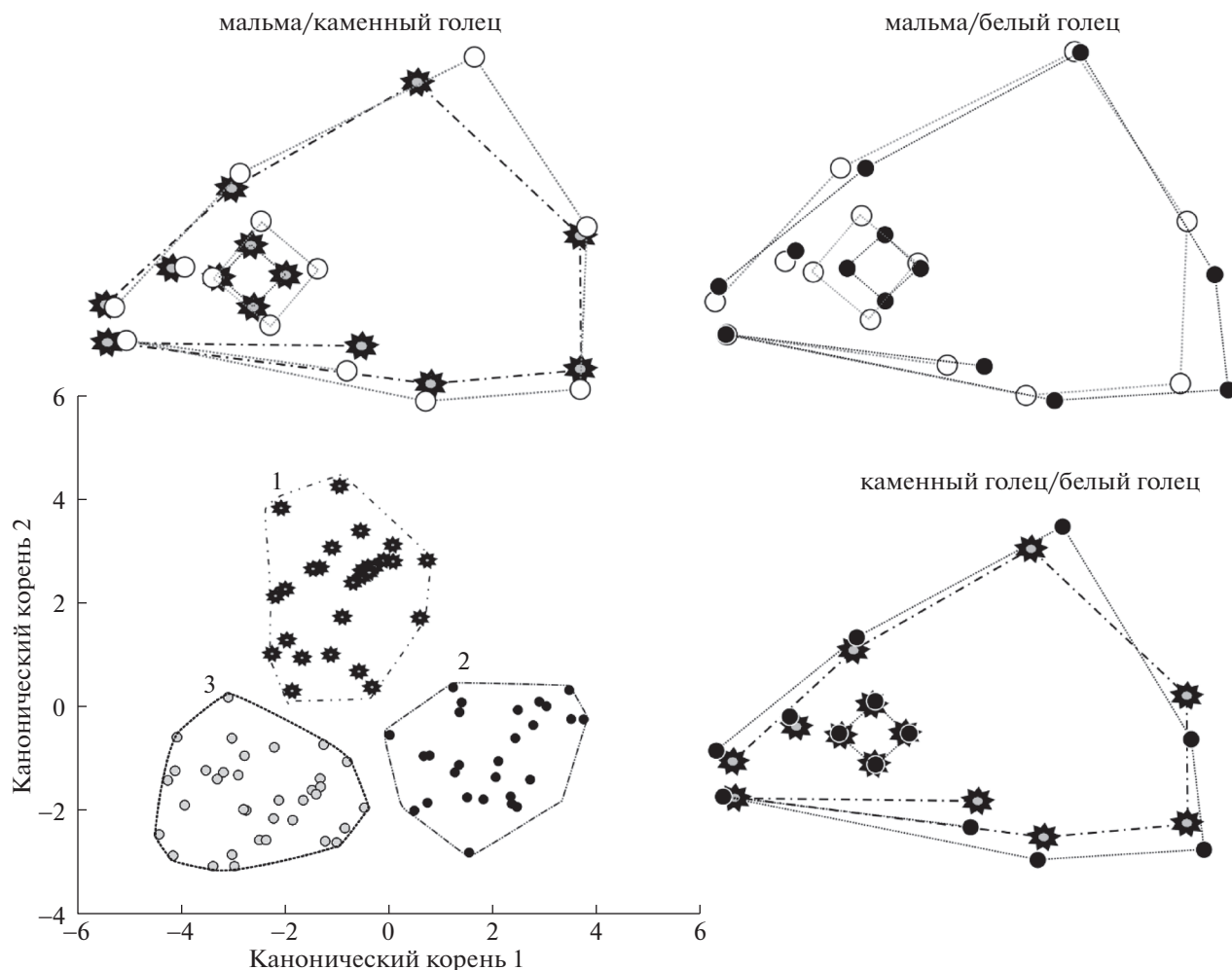


Рис. 1. Сравнение каменного (1), белого (2) голецов и мальмы (3) по форме головы с использованием анализа канонических переменных: отношение групп в пространстве главных канонических корней в окружении попарных вариантов сравнения консенсусной формы головы.

Для определения взаимосвязи между типом питания и строением черепа потребовалось комплексное сравнение КГ, БГ и МА в местах их совместного обитания. Отлов рыб провели в августе 2016 г. в средней и нижней частях бассейна, включая основное русло реки Камчатка, а также в ее притоках, с помощью сетей и учебных снастей. Гольцов на месте определяли визуально: КГ — черная голова и рот, длина тела 25–55 см; БГ — светлая голова, серебристые челюсти, светлый рот, длина тела 40–65 см; МА — светлая жаберная крышка, окрашенные челюсти и черный рот, длина тела 25–45. В камеральном анализе использовали по 30 взрослых особей каждой группы без выраженных нерестовых изменений.

При анализе питания учитывалась частота встречаемости в желудках следующих пищевых объектов: бентос (личинки амфибиотических насекомых), имаго насекомых, колюшка (*Gasterosteidae*), молодь лососевых рыб. Для ретроспек-

тивной оценки рациона группы сравнили (дисперсионный тест Тьюки) по соотношению стабильных изотопов $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$ в мышцах. Для этого в ЦКД “Инструментальные методы в экологии” ИПЭЭ РАН провели масс-спектрометрический анализ высушенных фрагментов мышечной ткани. Изотопный состав азота представили в тысячных долях отклонения (‰) от стандарта [10].

Для поиска различий между сравниваемыми группами по форме головы всех рыб сфотографировали слева в ортогональной проекции при стандартном фокусном расстоянии. На изображении в *tpsDIG2 v.2.3* расставили по 11 меток на голове. Морфометрическое сравнение провели средствами канонического анализа в *MorphoJ v.1.07* после Прокрустова преобразования координат меток. Чтобы оценить глубину различий, дополнительно сравнили форму хрящевых черепов. Черепа извлекли, очистили от мягких тканей и сфо-

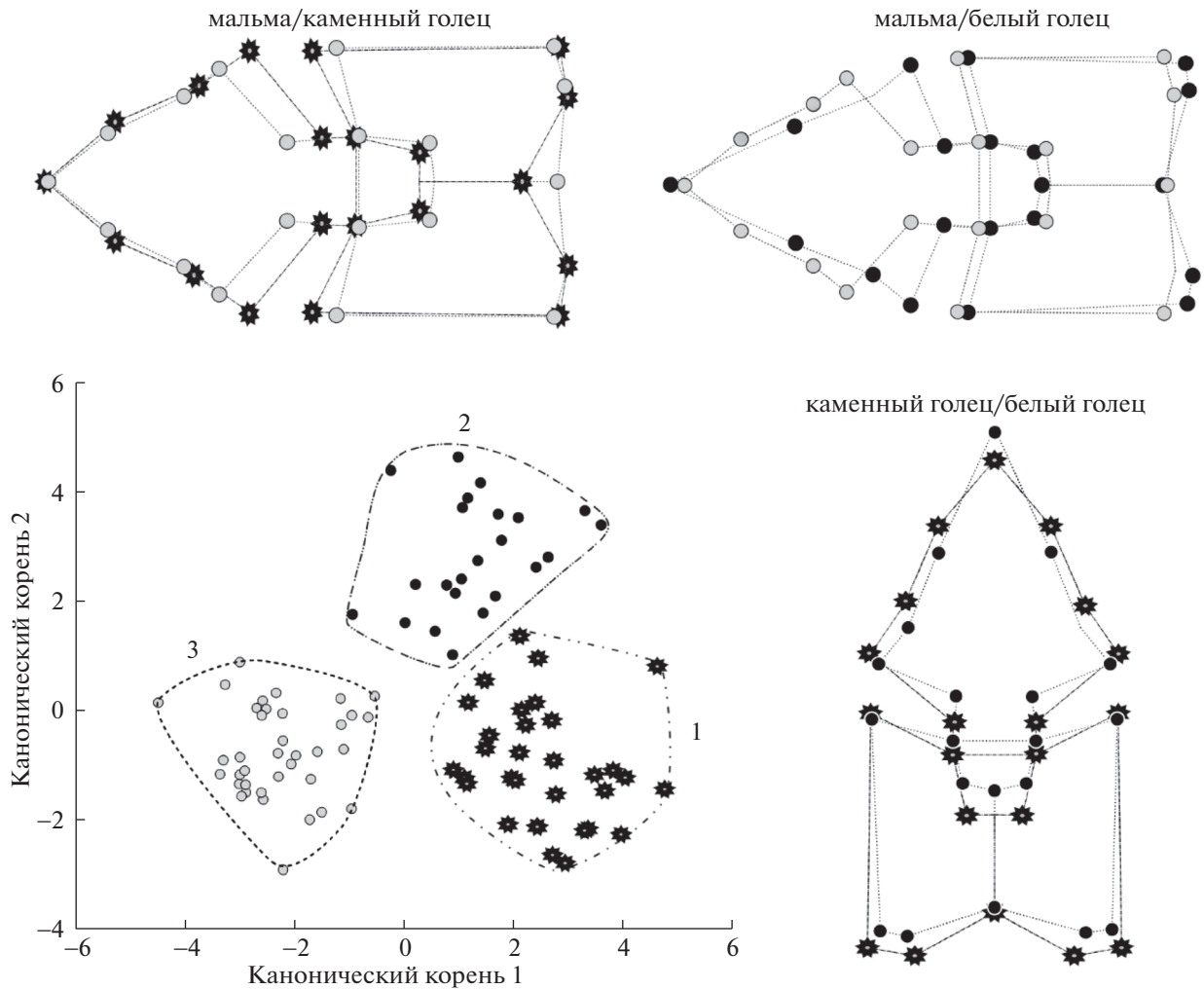


Рис. 2. Сравнение каменного (1), белого (2) голецов и мальмы (3) по форме хрящевого черепа с использованием анализа канонических переменных: отношение групп в пространстве главных канонических корней в окружении попарных вариантов сравнения консенсусной формы черепа.

тографировали сверху. Сравнение их формы выполнили по методике, описанной выше, используя 21 метку. При извлечении черепов также учитывали положение зубов в ротовой полости.

Обловы показали, что в августе КГ встречался по одному в устьях притоков второго–третьего порядка в средней части бассейна; БГ ловился группами в основном русле нижнего течения бассейна; МА была многочисленна повсеместно. Не все рыбы активно питались: доля особей с пустыми желудками составила 45% среди КГ, 40% среди БГ и 25% среди МА. У всех питающихся особей КГ в желудках оказались остатки молоди лососевых рыб с длиной тела 10–25 см, у 20% рыб – также бентос. БГ питался колюшкой длиной 6–9 см (100%) и, изредка, бентосом (15%). В желудках питающейся МА был обнаружен бентос (100%), имаго насекомых (10%) и колюшка (6%).

По отклонению от стандарта соотношения стабильных изотопов азота для КГ (12.7–13.8, в среднем 13.26‰) и БГ (13.3–13.9, в среднем 13.59‰) заняли достоверно ($p < 0.001$) более высокую позицию по сравнению с МА (9.2–11.5, в среднем 10.49‰), что полностью согласуется с их хищным образом жизни. Разница на 3‰ между группами соответствует переходу на следующий трофический уровень [11]. Хищные группы между собой по составу изотопов азота достоверно не различались ($p = 0.723$), а несколько повышенный азотный статус БГ вероятно связан с питанием проходной колюшкой, привносящей дополнительный ^{15}N из океана.

При сравнении формы головы достоверные различия (Procrustes ANOVA $F = 30.25$ $p < 0.001$, $SS_{\text{ind/res}} = 0.71/0.25$) были обнаружены между всеми тремя группами. Прокрустовы дистанции

составили: 0.073 для пары КГ-МА, 0.084 для БГ-МА и 0.053 для КГ-БГ. При попарном сравнении формы головы и КГ, и БГ отличались от МА более длинными челюстями и меньшим относительным диаметром глаза. Между собой КГ и БГ прежде всего различались длиной челюстей (больше у КГ; рис. 1).

В основе выявленных внешних различий формы головы оказались различия в форме черепа (Procrustes ANOVA $F = 24.90$, $p < 0.001$, $SS_{ind}/res = 0.39/0.10$). При сравнении групп были получены следующие Прокрустовы дистанции: 0.054 для пары КГ-МА, 0.076 для БГ-МА и 0.043 для КГ-БГ. В ряду МА-КГ-БГ наблюдалось увеличение относительной длины роострума и этмоидного отдела. КГ и БГ также отличались от МА увеличенными задними отросткам кости *epioticum*. В свою очередь, КГ обособлялся от БГ за счет увеличенной ширины черепа, и в особенности межорбитального моста, а также за счет гипертрофированных боковых отростков кости *sphenoticum* (у БГ развиты слабее, чем у МА). В пространстве канонических корней группы обособлялись в три неперекрывающиеся области (рис. 2). Стоит отметить, что у КГ и БГ зубы на сошнике расположены V-образно (с возрастом разрастаются на несколько рядов), у МА – в прямой ряд. Только у КГ выраженные зубы имелись на *basibranchiale*.

Основываясь на результатах нашей работы, можно заключить, что эндемичные малочисленные КГ и БГ занимают в бассейне нишу хищников, а многочисленная МА – нишу бентофага. Предполагая наличие репродуктивной изоляции и единый набор гаплотипов мтДНК, мы рассматриваем возможность происхождения хищных форм от мальмы внутри бассейна р. Камчатка. Хищный образ жизни КГ и БГ привел к появлениям параллельных адаптаций: увеличению головы (особенно рыла), удлинению челюстей, появлению “грозди” зубов на сошнике, гипертрофии отростков *epioticum*. Последние служат местом крепления *m. epaxialis*, которая, вероятно, обеспечивает ригидность передней части тела при бросках за жертвами, а также улучшает раскрытие пасти. При этом КГ и БГ, по крайней мере, летом реализуют пищевые стратегии по-разному: первый ведет одиночный образ жизни, охотится на ямах на сравнительно крупную молодь лососевых, второй ведет групповой образ жизни, охотится на мелкую колюшку. Различия в образе жизни и размере добычи отразились на морфологии черепа. КГ имеет более широкий хондрокраниум с развитыми костными отростками по бокам черепной коробки, которые служат местом крепления участвующего в распахивании пасти *m. levator arcuspalatini*. БГ имеет более грацильный и вытянутый череп, без выраженного бокового рельефа для прикрепления мускулатуры. Различия в характере озубления *basibranchiale* также ука-

зывают на разные способы удержания жертв. Таким образом, на примере “пучка” гольцов бассейна р. Камчатка мы наблюдаем корреляцию между занимаемой трофической нишей и морфологическими особенностями.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за помощь в обработке изотопного материала член-корр. РАН д.б.н. А.В. Тиуну, Г.Н. Маркевичу за помощь в сборе материала, а также А.С. Голубцову за ценные редакторские советы во время подготовки рукописи.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 18-74-10085.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Голубцов А.С. // Актуальные проблемы современной ихтиологии. М.: Тов-во науч. изданий КМК. С. 96–123 (2010).
2. Burrell E.D., Piálek L., Casciotta J.R., et al. // Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 2018. V. 285. № 1870. id 20171762 <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1762>
3. Piálek L., Říčan O., Casciotta J., et al. // Mol. Phylogenet. Evol. 2012. V. 62. № 1. P. 46–61. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.09.006>
4. Levin B.A., Casal-López M., Simonov E., et al. // Freshwat. Biol. 2019. V. 64. № 10. 1721–1736. <https://doi.org/10.1111/fwb.13364>
5. Klimaschewski A., Barnekow L., Bennett K.D., et al. // Global and Planetary Change. 2015. V. 134. P. 142–154. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2015.09.010>
6. Савваитова К.А. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат (1989).
7. Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Kukhlevsky A.D., et al. // Hydrobiologia. 2019. V. 840. № 1. P. 21–33. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3867-6>
8. Melnik, N.O., Markevich, G.N., Taylor, E.B., et al. // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2020. <https://doi.org/10.1111/JZS.12367>
9. Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Афанасьев К.И. и др. // Вопр. Ихтиологии. 2009. Вып. 49. № 6. С. 752–762.
10. Тиун А.В. // Известия РАН. Серия Биологическая. 2007. № 4. С. 475–489.
11. Minagawa M., Wada E. // Geochim. Cosmochim. Acta. 1984. V. 48. P. 1135–1140. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(84\)90204-7](https://doi.org/10.1016/0016-7037(84)90204-7)

**SCULL MORPHOLOGY VARIATION COMPARED
WITH TROPHIC SPECIALIZATION IN THREE FORMS
OF *Salvelinus malma* (SALMONIDAE) FROM KAMCHATKA RIVER BASIN**

N. O. Melnik^{a,#} and E. V. Esin^{a,b}

^a *A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow, Russian Federation*

^b *Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russian Federation*

[#]*e-mail: kolyala@mail.ru*

Presented by Academician of the RAS D.S. Pavlov

Here we present new data about correlation between morphology and trophic specialization of three riverine Dolly Varden's forms from Kamchatka river basin. The shapes of head and hondrocranium for stone charr, white charr and Dolly Varden were compared via landmark morphology methods. The fish nutrition was studied (food preferences - according to the stomach contents and retrospectively - according to the ratio of stable nitrogen isotopes). The correlation between skull peculiarities and type of preys was found. The general and specific morphological adaptive features of piscivorous stone and white charrs are revealed in comparison with benthosvorious Dolly Varden.

Keywords: trophic specialization, adaptive morphology, sympatric forms, *Salvelinus malma*