

Научная статья

УДК 556.5

DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-129-149

EDN: VPDKDX



**КРОНОЦКОЕ ОЗЕРО (П-ОВ КАМЧАТКА) — УНИКАЛЬНАЯ
ЛАБОРАТОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ: ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗУЧЕННОСТЬ
ВОДОЕМА И ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ЕГО ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА**

Л.А. Анисимова¹, С.Л. Горин¹, Г.Н. Маркевич^{2*}

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии,
105187, г. Москва, Окружной проезд, 19;

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
119071, г. Москва, Ленинский проспект, 33

Аннотация. Представлены результаты исследования термодинамического и кислородного режима Кроноцкого озера — крупнейшего пресного водоёма на Камчатке, уникальной природной лаборатории эволюции. Именно в этом озере ранее был описан самый большой из известных в мире симпатрических пучков форм лососёвых рыб, а с 2010 г. проводятся экосистемные, в том числе гидрологические, исследования. Обсуждается история изучения озера и ее отражение в научной литературе. Приводятся сведения о морфометрии озера, присущих ему колебаниях уровня воды, ледовых явлениях, пространственно-временной изменчивости температуры воды и содержания кислорода, ветровом и конвективном перемешивании. Обсуждаются причины таких важных для существования и формообразования лососевых рыб особенностей озера, как его холодноводность и высокое содержание в нем кислорода, а также значительная пространственная неоднородность поля поверхностной температуры.

Ключевые слова: Кроноцкое озеро, Камчатка, термодинамика, кислород, симпатрия

Для цитирования: Анисимова Л.А., Горин С.Л., Маркевич Г.Н. Кроноцкое озеро (п-ов Камчатка) — уникальная лаборатория эволюции: гидрологическая изученность водоема и основные черты его гидрологического режима // Изв. ТИНРО. — 2025. — Т. 205, вып. 1. — С. 129–149. DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-129-149. EDN: VPDKDX.

* Анисимова Людмила Александровна, главный специалист, anisimova@vniro.ru, ORCID 0000-0003-3873-2306; Горин Сергей Львович, кандидат географических наук, ведущий научный сотрудник, gorinser@mail.ru, ORCID 0000-0001-8436-8379; Маркевич Григорий Николаевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, g-markevich@yandex.ru, ORCID 0000-0002-6893-4286.

© Анисимова Л.А., Горин С.Л., Маркевич Г.Н., 2025

Original article

Kronotskoe Lake (Kamchatka Peninsula) — a unique laboratory of evolution: hydrological studies on the reservoir and the main features of its hydrological regime

Lyudmila A. Anisimova*, Sergey L. Gorin, Grigory N. Markevich*****

*, ** Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,
19, Okružnoy proezd, Moscow, 105187, Russia

*** Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Ac. Sci.,
33, Leninsky Prospekt, Moscow, 119071, Russia

* chief specialist, anisimova@vniro.ru, ORCID 0000-0003-3873-2306

** Ph.D., leading researcher, gorinser@mail.ru, ORCID 0000-0001-8436-8379

*** Ph.D., senior researcher, g-markevich@yandex.ru, ORCID 0000-0002-6893-4286

Abstract. Lake Kronotskoe is the largest freshwater body in Kamchatka. It is a unique natural laboratory of evolution: the largest in the world sympatric flock of salmonids has been described here. Complex ecosystem researches, including hydrological surveys, are conducted on the lake since 2010. Thermodynamic and oxygen regime of this dimictic water body are described, preceded by history of researches and review of scientific literature. Data on morphometry of the lake, its water level fluctuations, ice phenomena, spatio-temporal variability of water temperature and dissolved oxygen content, wind and convective mixing are provided. Specific features of the lake, important for salmonids, as a large cold water mass, high oxygen saturation, and spatial heterogeneity of the surface temperature are discussed.

Keywords: Kronotskoe Lake, Kamchatka, thermodynamics, dissolved oxygen, sympatry

For citation: Anisimova L.A., Gorin S.L., Markevich G.N. Kronotskoe Lake (Kamchatka Peninsula) — a unique laboratory of evolution: hydrological studies on the reservoir and the main features of its hydrological regime, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2025, vol. 205, no. 1, pp. 129–149. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-129-149. EDN: VPDKDX.

Введение

Кроноцкое озеро находится в горах восточной части п-ова Камчатка, образовалось более 11,7 тыс. лет назад в результате извержения вулканов Крашенинникова и Кроноцкой сопки [Мелекесцев, 1980]. Лавовые потоки перегородили р. Пра-Кроноцкую и образовали плотину, после чего в озере оказались изолированными два вида рыб: мальма и нерка. За прошедшее время оба вида рыб диверсифицировали — разделились на несколько генетически и/или морфологически обособленных групп. Важно, что это произошло в пределах единого водоема, внутри которого отсутствуют непреодолимые для рыб барьеры. Подобное явление называется симпатрическим формообразованием [Darwin, 1859; Kondrashov, Mina, 1986], а образовавшиеся группы родственных животных — симпатрическими «пучками» форм [Greenwood, 1984]. В настоящее время в Кроноцком озере описаны 10 форм гольцов и 2 формы озерной нерки (кокани) [Markevich et al., 2021a, 2022; Markevich, Esin, 2025]. И пока это самый разнообразный из известных науке симпатрический комплекс лососевых в мире [Markevich et al., 2018; Маркевич и др., 2019]. Благодаря этому Кроноцкое озеро можно считать уникальной природной лабораторией, имеющей мировое значение для исследований симпатрического видообразования позвоночных животных.

Ранее было показано, в том числе на примере Кроноцкого озера, что существуют общие механизмы инициации, поддержания и развития симпатрического формообразования; решающую роль при этом играет не столько биология вида, сколько комплекс факторов окружающей среды [Есин, Маркевич, 2017]. Так, в пресных водоемах северных широт одним из ключевых факторов формообразования является температура, которая определяет различия в местах и сроках нереста, кормовой базе, сроках инкубации, темпах роста рыб [Markevich et al., 2021a]. Таким образом, для понимания протекающих в Кроноцком озере эволюционных процессов необходимо знание его гидрологического

режима. Но до недавнего времени даже об основных гидрологических характеристиках озера — температуре и уровне воды, насыщении воды кислородом, ледовых явлениях и т.п. — были известны лишь отрывочные факты. Для биологических исследований это представляло собой проблему, которая в значительной степени была решена благодаря нашей работе.

Цель настоящей статьи — дать общее представление об основных чертах современного термодинамического и кислородного режима Кроноцкого озера в контексте возможного влияния гидрологических условий этого водоема на формирование его уникальной ихтиофауны.

Материалы и методы

Статья основана на полевых данных, которые собирались более 10 лет — в 2010–2022 гг. В связи с поставленной целью в статье подробно рассмотрена история исследования озера и ее отражение в научной литературе.

Общие сведения об озере. Кроноцкое озеро — крупнейший пресный водоем п-ова Камчатка. Оно расположено между 54°42′ и 54°55′ с.ш. и 160°00′ и 160°22′ в.д., на высоте 372 м над уровнем моря, в 40 км от берега Тихого океана, на территории Кроноцкого заповедника, в 250 км к северо-востоку от г. Петропавловска-Камчатского и не подвержено антропогенному влиянию (рис. 1).



Рис. 1. Бассейн Кроноцкого озера: 1 — зал. Унана; 2 — зал. Узон; 3 — зал. Крашенинникова; 4 — зал. Кродакыг; 5 — зал. Камчадалов; 6 — зал. Лагеря

Fig. 1. Scheme of Lake Kronotskoe: 1 — Unana Bay; 2 — Uzon Bay; 3 — Krashennnikov Bay; 4 — Krodakyg Bay; 5 — Kamchadalov Bay; 6 — Lagerya Bay

В плане озеро напоминает треугольник, который с трёх сторон окружён горами. В 30 км к северу от озера расположен вулкан Кизимен, который в ноябре 2010 г. перешёл в активную стадию извержения, после чего частицы его пирокластического материала стали поступать в озеро и на его водосбор.

В озеро впадает около 30 рек и ручьев, самые крупные — Унана, Лиственничная, Северная и Узон (рис. 1), а вытекает р. Кроноцкая, первые 16 км которой представляют собой систему порогов, непреодолимых для анадромных рыб. На озере расположены 11 островов суммарной площадью ~0,5 км².

Берега озера изрезаны слабо, за исключением его юго-западной части, где расположены узкие фьордообразные заливы Унана, Узон и Крашенинникова (рис. 1).

Климат в районе озера имеет ярко выраженную муссонность. Зимой преобладают северные и северо-западные ветры, а летом — южные и юго-восточные. Погода очень неустойчива: зимой случаются оттепели, а летом понижения температуры воздуха до 0 °С. Летом часто наблюдаются различия в погоде в северной и южной частях озера. Юго-восточный угол больше подвержен влиянию океана (например, в летний период, особенно в июне, там часты адвективные туманы). По данным реанализа MERRA-2 за 2000–2023 гг. средняя годовая температура воздуха в районе озера составила минус 2,3 °С, самый холодный месяц года — январь (минус 16,2 °С), самые теплые месяцы — июль и август (13,9 и 12,2 °С). Средняя годовая сумма осадков, выпадающих на акваторию озера, за этот период — 1190 мм (на склонах окружающих водоем гор осадков выпадает еще больше). Более 60 % осадков выпадает в холодный период (с октября по апрель). Первый снег выпадает в начале октября, устойчивый снежный покров формируется к концу октября или в ноябре. К апрелю толщина снежного покрова достигает 1 м и больше [Агарков и др., 1975]. Таяние снега начинается в конце апреля, заканчивается в конце мая — июне. Наиболее ветреным является холодный период (средняя суточная скорость ветра на высоте 10 м 5,18 м/с), в летние месяцы ветер ослабевает (2,66 м/с). Для теплой части года характерны бризовые ветры [Агарков и др., 1975].

Гидрологическая изученность озера. Данные о Кроноцком озере накапливались в продолжение почти трех столетий, в соответствии с этим менялись и уточнялись представления об этом водоеме.

Первые упоминания Кроноцкого озера принадлежат С.П. Крашенинникову [1755], который путешествовал по восточному берегу Камчатки в 1739 г. и об озере написал со слов местных жителей.

В 1908–1910 гг. озеро посетила Камчатская экспедиция Ф.П. Рябушинского, снаряженная Русским географическим обществом [Лебедев, 1911, 1915; Комаров, 1912; Шмидт, 1916]. В результате были получены общие сведения об озере и его берегах. Были выдвинуты первые предположения о происхождении озера, определены его приблизительные координаты и высотная отметка уреза, сделаны первые схемы глубин и берегов.

Зимой 1935 г. Камчатское отделение ТИНРО (КоТИНРО, теперь КамчатНИРО) организовало экспедицию на Кроноцкое озеро для изучения его ихтиофауны [Крохин, 1936]. Участники экспедиции несколько раз измерили температуру поверхности воды, а также температуру на двух вертикалях в разных частях озера, отобрали пробы воды для химического анализа, собрали донный грунт и пробы зоопланктона.

В 1952–1957, 1959 гг. рыбохозяйственные исследования на озере проводили сотрудники КоТИНРО — Е.М. Крохин и И.И. Куренков. Основным объектом их изучения была озерная форма нерки [Крохин, Куренков, 1964]. Кроме того, они оценили продукцию фитопланктона, отобрали пробы зоопланктона, измерили температуру воды в сентябре на трех вертикалях в разных частях озера [Крохин, Куренков, 1964; Куренков, 1978, 1984, 2005].

С 1961 по 1966 г. на двух притоках озера (реки Лиственничная и Унана) действовали гидрометрические посты Камчатского УГМС [Ресурсы..., 1973]. Данные измерений были опубликованы в Гидрологических ежегодниках.

С сентября 1966 по июнь 1973 г. на озере (в связи с предполагаемым строительством ГЭС на вытекающей из озера р. Кроноцкой) работала экспедиция Ленгидропроекта [Агарков и др., 1975]. В бассейне озера и на р. Кроноцкой была организована сеть постов, на которых проводились систематические измерения уровня и температуры воды. На постах на реках Кроноцкой и Лиственничной измеряли скорости и расходы воды. Около истока реки работала метеостанция, в зал. Кродакыг регулярно, с периодичностью 1–3 раза в месяц, выполнялись температурные разрезы (5–8 вертикалей по 6 горизонтов на каждой). В озерном заливе измеряли испарение, параметры волн по волномерной рейке, определяли направление течений, проводили водолазное обследование подводного склона. Отдельное внимание уделили становлению и сходу ледяного покрова, распределению и размеру льдин при ледоходе, а также химическому составу воды. Результаты исследований отражены в ныне малодоступных отчетах Ленгидропроекта (1968, 1969, 1970, 1971, 1972), а также в одной статье [Агарков и др., 1975].

С 1967 по 1976 г. на озере работал сотрудник КоТИНРО С.И. Куренков, который изучал внутривидовую структуру кокани (озерной формы красной) [Куренков, 1972, 1974, 1977, 1979; Черненко и др., 1980; Бугаев, Куренков, 1985]. В 1970–1972 гг. три полевых сезона на озере провел ихтиолог Р.М. Викторovsky. Целью его исследований были морфология и кариология гольцов, попутно он фиксировал некоторые данные и по биологии гольцов [Викторovsky, 1978]. В 1989–1990 гг. на озере работали сотрудники Института биологии моря ДВО РАН, изучавшие систематику гольцов [Глубоковский, Шевчук, 1994]. В 2003–2004 гг. на озере работала совместная экспедиция Института биологии моря ДВО РАН и Кроноцкого заповедника. Исследовали кариологию, систематику и паразитологию рыб [Романов и др., 2003, 2007, 2011; Паренский и др., 2004; Буторина и др., 2008]. В 2003 и 2004 гг. на озере работали ихтиологи из Московского государственного университета — соответственно Ostberg с соавторами [2009] и Г.Н. Маркевич [2008]. Все перечисленные выше работы были сугубо биологическими, вопросы гидрологии в публикациях не освещались.

Таким образом, к 2010 г. по гидрологии Кроноцкого озера было известно следующее: для всего озера — основные морфометрические характеристики (длина, ширина, площадь; конфигурация берегов), а также вертикальное распределение температуры на нескольких вертикалях в сентябре и в апреле (1967–1972 гг.); только для зал. Кродакыг — внутригодовые колебания уровня, характеристики волн, даты становления и схода льда, вертикальное распределение температуры воды в разные сезоны (1967–1972 гг.); расходы и скорости течения на р. Кроноцкой [Крохин, 1936; Крохин, Куренков, 1964; Агарков и др., 1975].

Наши гидрологические исследования на Кроноцком озере проводились в рамках комплексной работы по изучению процессов микроэволюции эндемичной ихтиофауны в этом водоеме. Работа была начата в 2010 г. и продолжается по сей день под общим руководством сотрудников Института проблем экологии и эволюции РАН (г. Москва) Г.Н. Маркевича и Е.В. Есина [Markevich et al., 2018].

Наиболее масштабные гидрологические исследования на озере и его притоках были проведены в 2010–2014 гг. В 2015 и 2018 гг. исследовались только притоки озера. С ноября 2019 г. до августа 2021 г. в озере работали логгеры температуры воды. В феврале 2020 г. и в декабре 2022 г. в озере было выполнено по одной гидрологической съемке.

Для получения представлений о современных морфометрических характеристиках озера произвели промеры глубин. Методика проведения этих работ опубликована ранее [Аракельянц, Ткаченко, 2012].

Пространственно-временную изменчивость основных гидрологических характеристик озера изучали методом гидрологических съемок по сетке станций (рис. 2). В разные годы количество станций варьировало от 4 до 28 (табл. 1). При этом использовали гидрологический зонд, оборудованный датчиками давления (глубины), температуры,

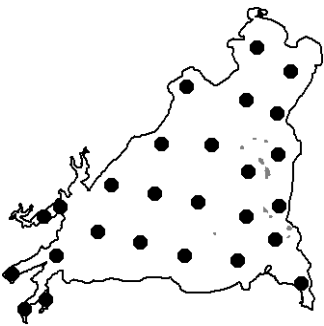


Рис. 2. Схема расположения станций гидрологических съемок
Fig. 2. Scheme of hydrological stations location

Общая информация о гидрологических съемках на Кроноцком озере

Таблица 1

Table 1

General information about hydrological surveys of Lake Kronotskoe

Период работ	Объем работ
Июль-сентябрь 2011 г.	6 съемок по 7–26 станций
Июль-октябрь 2012 г.	6 съемок по 16–27 станций
Июнь-сентябрь 2013 г.	4 съемки по 21–28 станций
Июнь-ноябрь 2014 г.	3 съемки по 12–20 станций
Февраль 2020 г.	1 съемка — 5 станций
Декабрь 2022 г.	1 съемка — 4 станции

Примечание. Периодичность съемок выбиралась через равные интервалы.

электропроводности, растворенного кислорода и мутности воды. Точность измерения характеристик составляла: глубины — $\pm 0,05\%$, температуры — $0,002\text{ }^{\circ}\text{C}$, электропроводности — $\pm 0,003\text{ мкСм/см}$, мутности — $\pm 2\%$, содержания кислорода $\pm 2\%$.

Для получения более полного представления о термическом режиме в озеро и в его притоки были установлены соответствующие логгеры (табл. 2, рис. 3).

Основные сведения о наблюдениях за температурой воды с помощью логгеров

Таблица 2

Table 2

General information about water temperature monitoring with loggers

Продолжительность измерений	Кол-во станций	Горизонты (глубины, м)	Номера на карте (рис. 2)
27.06–26.10.14	3	0,5	1, 2, 3
29.06–18.08.14	4	0,5; 5,0; 10,0	4, 5, 6, 7
22.11.19–23.08.21	4	От поверхности до дна через 10 м (всего 26 приборов до глубины 120 м)	8, 9, 10, 11

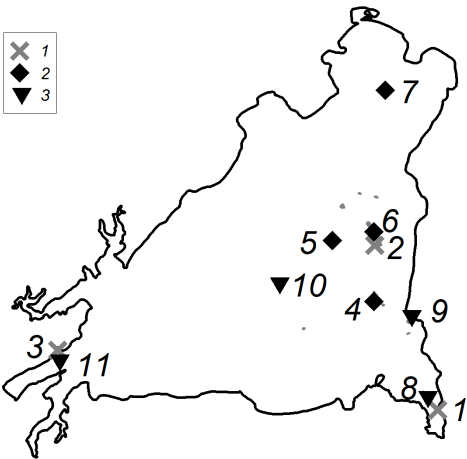


Рис. 3. Места установки логгеров температуры: 1 — сезонные поверхностные, 2 — сезонные на нескольких горизонтах, 3 — годовые

Fig. 3. Scheme of the temperature loggers location: 1 — seasonal at the surface, 2 — seasonal at several depths, 3 — annual

Для оценки характерных дат начала и конца ледостава, а также его продолжительности были проанализированы космические снимки Modis (<https://worldview.earthdata.nasa.gov/>) за 2000–2023 гг. Для описания современного климата в районе озера использованы метеорологические данные с сайта (<https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/>), на котором представлены результаты ретроспективного анализа MERRA-2.

Для анализа вертикальных распределений температуры воды все исходные измерения были проинтерполированы по вертикали с шагом 0,5 м. Слой скачка в озере выделяли по методике, приведенной М.А. Науменко, В.В. Гузиватым [2022], согласно которой градиент плотности в слое скачка должен быть не менее $0,5 \cdot 10^{-4}$ г/м³/м. Плотность воды рассчитывали по уравнению состояния пресной воды Чена-Миллеро [Chen, Millero, 1986]. Верхняя граница слоя скачка — это толщина эпилимниона, а нижняя является верхней границей гиполимниона.

Результаты и их обсуждение

Морфометрия озера. По нашим измерениям площадь водного зеркала озера ($F_{\text{оз}}$) составляет 246 км²; объем озера (W) равен 14,4 км³ (рис. 4, 5), площадь водосбора ($F_{\text{бас}}$) — 2330 км². Максимальная глубина озера ($H_{\text{ср}}$) — 136 м, средняя глубина ($H_{\text{ср}} = W/F_{\text{оз}}$) — 58 м. Удельный водосбор ($F_{\text{бас}}/F_{\text{оз}}$) равен ~9,47, показатель формы озерной котловины ($H_{\text{ср}}/H_{\text{макс}}$) ~0,43. Коэффициент условного водообмена озера (отношение годового стока р. Кроноцкой по данным Ленгидропроекта за 1967–1968 гг. к объему озера) равен ~0,13 в маловодные и ~0,18 в многоводные годы. Расходы крупнейших притоков озера и вытекающей из него р. Кроноцкой представлены в табл. 3. В подводном рельефе озера прослеживаются долины затопленных пра-рек: еще до образования Кроноцкого озера они сливались в центральной части современной котловины, и в то

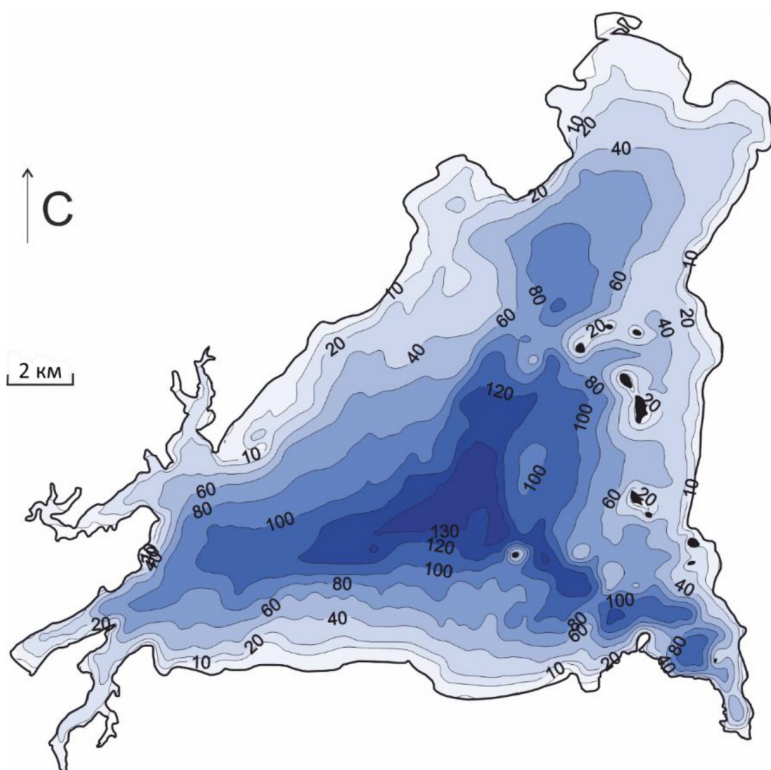


Рис. 4. Карта глубин Кроноцкого озера, построенная по результатам промеров глубин в 2010 г. [Аракельянц, Ткаченко, 2012]

Fig. 4. Bathymetry of Lake Kronotskoe on results of depth measurements in 2010 [Arakelyants, Tkachenko, 2012]

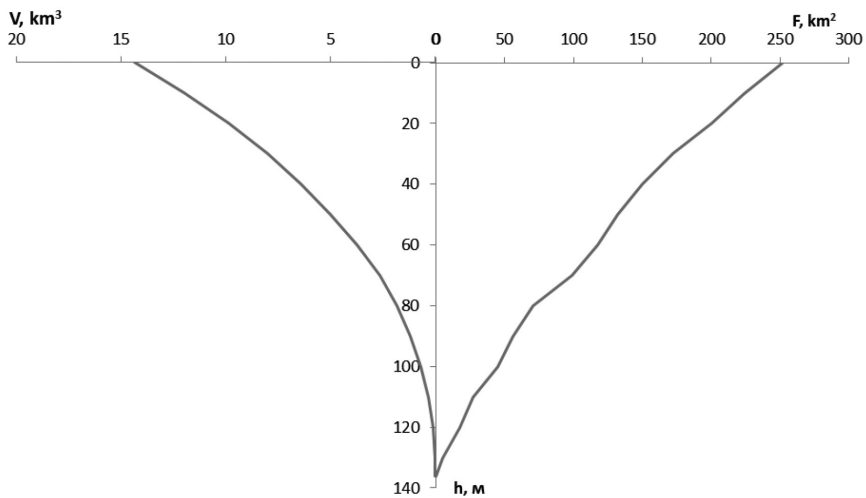


Рис. 5. Кривые площадей и объемов Кроноцкого озера построены на основе карты глубин с шагом через 10 м от 0 до 136 м. Объем воды, заключенный под каждой изобатой, рассчитан по формуле усеченного конуса

Fig. 5. Surface area and the volume below the surface for certain depths in Lake Kronotskoe, with a step of 10 m from 0 to 136 m (the volumes between isobaths are approximated by truncated cones)

время здесь, возможно, существовал небольшой пра-водоем. Согласно исследованиям Ленгидропроекта [Агарков и др., 1975] около 30 % стока из озера происходит под землей — фильтруется через порог (вулканическую плотину) в истоке р. Кроноцкой.

Таблица 3

Расходы воды некоторых водотоков в летнюю межень (начало августа 2011 г.)

Table 3

Water discharge of some watercourses in summer low flow (early August, 2011)

Приток		Сток	
Река	Q, м³/с	Река	Q, м³/с
Унана	16,0	Кроноцкая	66,7
Лиственничная	9,87		
Узон	5,47		
Северная	5,39		

Уровень воды. По данным логгеров давления, установленных в зал. Кродакыг, колебания уровня воды за период с ноября 2019 г. по август 2021 г. составили 50 см (рис. 6). По графику можно выделить три фазы режима уровня воды: плавное снижение уровня с сентября по вторую половину мая, последующий интенсивный подъем до конца июня — начала июля и затем период интенсивного спада, который длится до начала сентября.

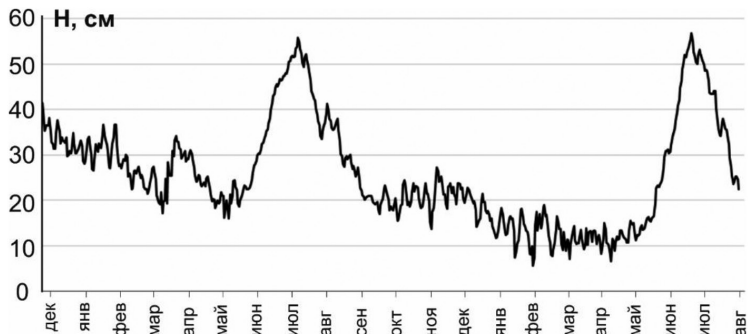


Рис. 6. Изменения уровня воды в Кроноцком озере с 22.11.2019 по 03.08.2021 г. (H — глубина установки логгера). Система высот условная

Fig. 6. Water level dynamics in Lake Kronotskoe from November 22, 2019 to August 3, 2021 (local height system; H — logger installation depth)

Полвека назад по данным экспедиции Ленгидропроекта [Агарков и др., 1975] годовая величина колебаний уровня в заливе около истока р. Кроноцкой в характерные по водности годы составляла: 48 см в 1968 г. (маловодном) и 120 см в 1969 г. (очень многоводном). Таким образом, наши наблюдения за уровнем воды, по-видимому, пришлись на маловодный период.

Ледовые явления. Анализ космических снимков Modis за 2000–2023 гг. показал, что в среднем озеро полностью покрывается льдом 23 декабря, а очищается ото льда 7 июня (табл. 4). При этом средняя продолжительность ледостава составляет 166 дней, т.е. почти полгода озеро находится подо льдом. Минимальная продолжительность ледостава была зимой 2011 г., когда активно извергался вулкан Кизимен. Из-за выпавшего пепла озеро поздно покрылось льдом (2 января) и рано освободилось ото льда (27 мая). Максимальная продолжительность ледостава наблюдалась в 2008 (9 декабря — 7 июня) и 2018 (20 декабря — 22 июня) гг. По нашим наблюдениям, лед на озере обычно имеет кристаллическую структуру, и уже в начале ледостава он покрывается мощным слоем снега.

Таблица 4

Характерные даты и продолжительность периода ледостава (2000–2023 гг.)

Table 4

Characteristic data and duration of the ice freezing in 2000–2023

Показатель	Ледостав		
	Ранний	Средний	Поздний
Начало	9 декабря	23 декабря	9 января
Конец	27 мая	7 июня	22 июня
Продолжительность, дни	145	166	181

В конце 1960-х гг. по данным экспедиции Ленгидропроекта [Агарков и др., 1975] озеро покрывалось льдом в декабре, к апрелю-маю его мощность достигала 1,5 м, а полное очищение ото льда происходило в середине-конце июня. Сравнивая эти данные с современными (табл. 4), можно предположить, что потепление климата в последние годы [Шкаберда, Василевская, 2013, 2014] повлияло на гидрологический режим озера таким образом, что оно стало на 1–2 нед. позже покрываться льдом и настолько же раньше очищаться от него.

Температура воды и перемешивание. В термическом режиме Кроноцкого озера хорошо выделяются три фазы (рис. 7): весенне-летнего нагревания (в поверхностном слое — 5 мес., с начала апреля до середины августа), осенне-зимнего охлаждения (в поверхностном слое — 4 мес., с конца августа до конца декабря) и зимней стагнации (3 мес., с января по март).

Сразу после очищения ото льда — в первой половине июня — в озере устанавливается гомотермия (рис. 8). В это время гипolimнион фактически занимает весь объем озера (как и в других димиктических озерах [Науменко, Гузиватый, 2022]). Полное вертикальное перемешивание длится около двух недель в середине июня (см. рис. 7 и 8). Затем, благодаря активному прогреванию поверхностного слоя, озеро начинает стратифицироваться. В первой половине июля постепенно формируется эпилимнион — сначала на мелководьях и с некоторым запозданием в центральной глубоководной и юго-восточной частях озера (рис. 7, табл. 5). Верхняя граница гипolimниона при этом расположена на глубинах больше 26,5 м (табл. 5, рис. 8), а температура в этом слое изменяется от 4,8 до 3,8 °C. К концу июля эпилимнион фиксируется на всей акватории озера, а к середине августа в глубоководной части его мощность достигает 6,5 м (табл. 5, рис. 8). В наибольшей степени вода в эпилимнионе прогревается к началу-середине августа, когда ее температура достигает 14 °C (см. рис. 7). Верхняя граница гипolimниона в это время залегает глубже 27,5 м, а температура в нем изменяется от 4,9 до 3,9 °C (табл. 5, рис. 8). К концу августа температура поверхностного слоя несколько снижается, при этом его толщина увеличивается. К середине сентября температура в

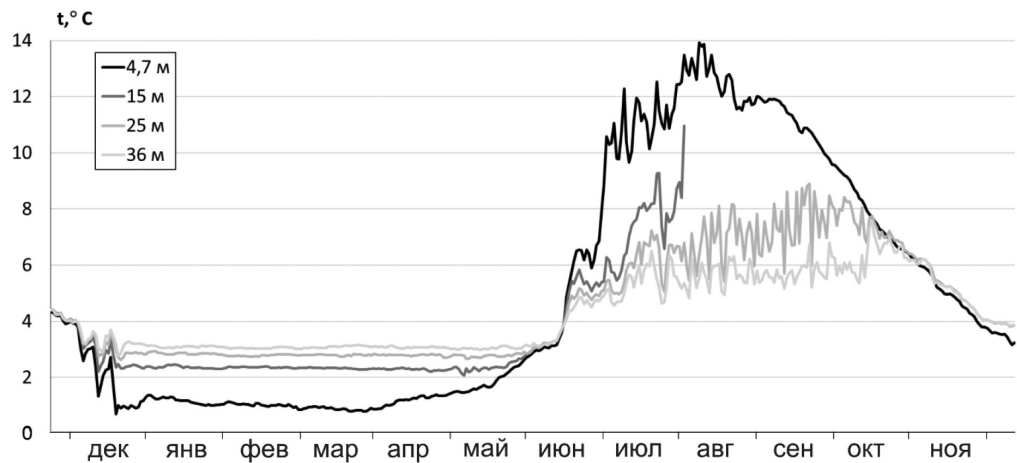


Рис. 7. Изменение температуры воды на разных горизонтах Кроноцкого озера с ноября 2019 по декабрь 2020 г. (зал. Узон, станция 11 на рис. 3): 4, 7 м, 15 м... — глубины установки логовров
Fig. 7. Water temperature dynamics in the Uzon Bay of Lake Kronotskoe (Station 11 at Fig. 3) from November 2019 to December 2020, by depth of loggers installation (shown by numbers)

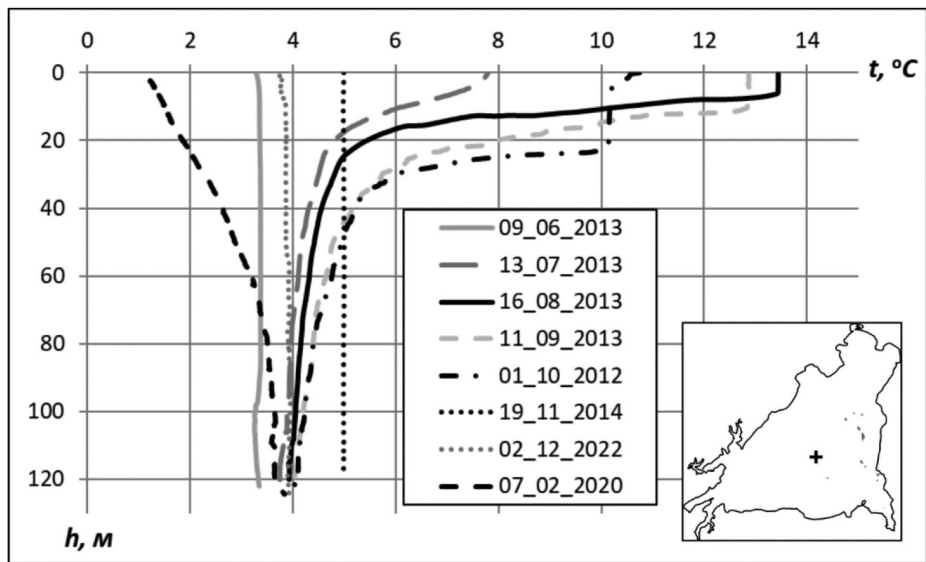


Рис. 8. Вертикальное распределение температуры воды на центральной станции Кроноцкого озера и ее расположение на озере
Fig. 8. Vertical profile of water temperature at the central station in Lake Kronotskoe. The station location is shown

Таблица 5
Характеристики эпи-, мета- и гипolimниона для периода с прямой стратификацией

Parameters of the epi-, meta- and hypolimnion in the season of stable stratification

Дата	Граница слоя скачка, м		Эпилимнион		Металимнион		Гиполимнион	
	Верхняя	Нижняя	км³	%	км³	%	км³	%
13.07.2013	0	26,5	0	0	5,1	36	9,2	64
16.08.2013	6,5	27,5	1,5	11	4,3	30	8,5	59
11.09.2013	10,5	32,5	2,5	17	4,2	29	7,7	53
01.10.2012	22,5	37,5	5,0	35	2,6	18	6,8	47

Примечание. Расчеты сделаны по данным рис. 8.

эпилимнионе еще больше понижается (до $12,9^{\circ}\text{C}$), а его мощность в глубоководной части увеличивается до 10,5 м (табл. 5, рис. 8). Слой скачка при этом заглубляется, и гиполимнион залегает ниже 32,5 м. Температура в нем изменяется от $5,6$ до $4,0^{\circ}\text{C}$. К началу октября толщина верхнего перемешанного слоя продолжает увеличиваться и достигает 22,5 м (табл. 5, рис. 8). В это время температура в нем немного превышает 10°C . Гиполимнион начинается глубже 37,5 м, а температура в нем изменяется от $5,3$ до $4,0^{\circ}\text{C}$.

Осенняя гомотермия в озере начинается во второй половине октября (см. рис. 7, 8) и длится 1,0–1,5 мес., что гораздо больше периода весенней гомотермии. В это время эпилимнион занимает все пространство по вертикали от поверхности до дна (как и в других димиктических озерах [Науменко, Гузиватый, 2022]), вода в озере интенсивно и долго перемешивается, а придонный слой насыщается кислородом. К началу декабря поверхностный слой выхолаживается ниже 4°C и начинает формироваться обратная температурная стратификация, которая наблюдается до конца мая (рис. 8).

Таким образом, по особенностям своего термодинамического режима Кроноцкое озеро относится к димиктическим водоемам [Hutchinson and Löffler, 1956].

Пространственная неоднородность температуры поверхностного слоя воды хорошо видна по данным гидрологических съемок 2012–2013 гг. (рис. 9 и 10). Сразу после очищения озера ото льда на большей части акватории температура воды ниже 4°C , однако

Рис. 9. Температура поверхностного слоя воды по данным гидрологической съемки 9 июня 2013 г.

Fig. 9. Surface water temperature by data of the survey on June 9, 2013

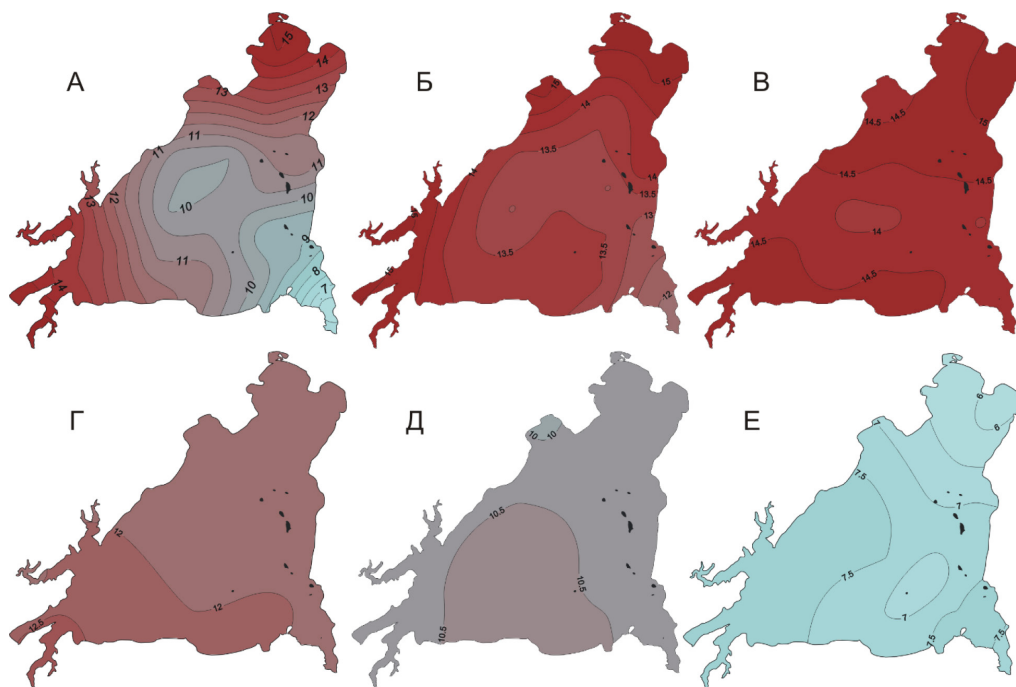
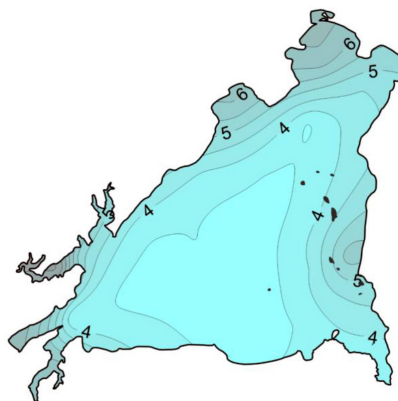


Рис. 10. Распределение температуры поверхностного слоя воды по акватории озера (А — 16 июля, Б — 4 августа, В — 24 августа, Г — 17 сентября, Д — 1 октября, Е — 14 октября 2012 г.), построенное по сетке станций (см. рис. 2)

Fig. 10. Spatial distribution of temperature in the surface layer in 2012: А — July 16, Б — August 4, В — August 24, Г — September 17, Д — October 1, Е — October 14, 2012

мелководные заливы и часть озера за островами уже начинают интенсивно прогреваться (рис. 9). В этот период отчетливо диагностируется термическая фронтальная зона (термобар 4 °С), а горизонтальные различия по температуре поверхностного слоя воды составляют около 4 °С.

В середине июля в поверхностном слое воды наблюдается наибольшая пространственная неоднородность температуры: в это время два дальних от истока реки угла озера уже прогреваются до 15–16 °С, а в самом истоке температура воды составляет всего лишь 6–7 °С (рис. 10, А), т.е. различия по температуре превышают 9 °С.

К началу августа поверхностный слой воды в холодном юго-восточном углу озера (в истоке реки) прогревается почти до 12 °С, что на 3–4 °С меньше, чем в «теплых» дальних углах озера (рис. 10, Б). В целом северная и юго-западная части озера прогреваются лучше, чем центральная и юго-восточная. К концу августа центральная часть озера продолжает прогреваться, в то время как дальние углы озера уже начинают охлаждаться. В это время пространственная неоднородность по температуре поверхностного слоя озера снижается до 2 °С (рис. 10, В). В сентябре температура поверхностного слоя снижается по всей акватории, ее пространственные различия в это время не превышают 1 °С (рис. 10, Г и Д). В дальнейшем разная интенсивность выхолаживания приводит к некоторому увеличению пространственной неоднородности температуры поверхности — к середине октября до 2–3 °С (рис. 10, Е). В это время наиболее холодными являются северная и центральная части озера, а наиболее теплой — западная.

Таким образом, пространственная неоднородность температуры поверхностного слоя воды Кроноцкого озера является его характерной чертой, которая особенно ярко проявляется в первой половине лета.

Растворенный кислород. Сразу после схода льда поверхностный слой насыщен кислородом на 100 % и более (рис. 11, А). В самых теплых и мелководных заливах, где уже начали активно развиваться водоросли, содержание кислорода в воде значительно превышает 100 %. В период летнего нагревания насыщение кислородом в поверхностном слое превышает 100 % (рис. 11, Б), а в придонном слое оно больше 90 %. К середине августа, когда на озере отмечен пик биомассы зоопланктона, содержание кислорода несколько снижается, но все равно превышает 100 % (рис. 11, В). Интересно

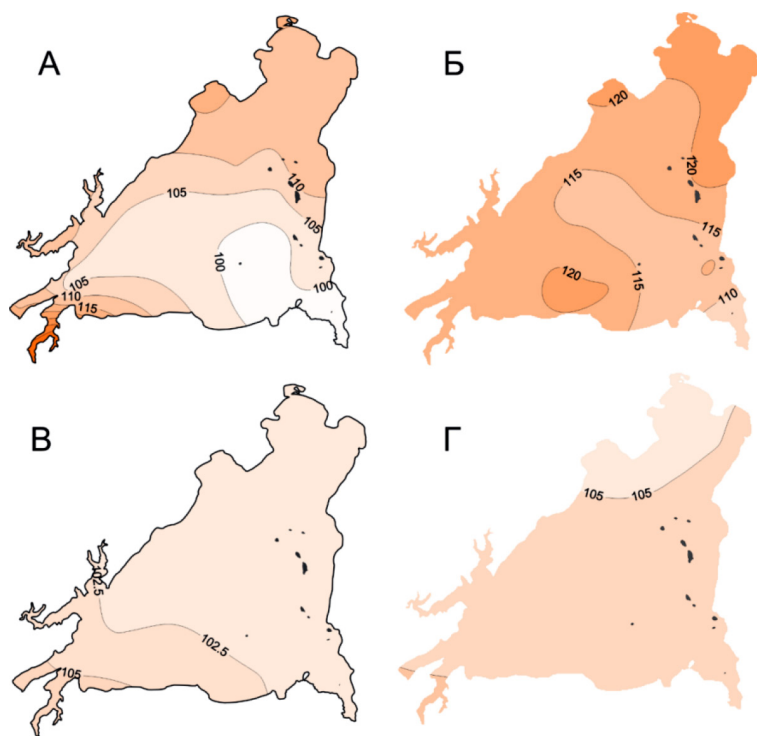


Рис. 11. Насыщение кислородом (%) поверхностного слоя воды Кроноцкого озера по данным съемки за 2013 г. (А — 9 июня, Б — 13 июля, В — 16 августа, Г — 11 сентября), построенное по сетке станций (см. рис. 2)

Fig. 11. Oxygen saturation (%) of the surface layer in Lake Kronotskoye in 2013: А — June 9, Б — July 13, В — August 16, Г — September 11

отметить, что в это время максимумы содержания кислорода по вертикали могут наблюдаться в слое скачка (рис. 12), что, вероятно, связано с развитием фитопланктона на соответствующей глубине. К середине сентября насыщение поверхностного слоя воды кислородом остается на столь же высоком уровне (см. рис. 11, Г). Во время осенней гомотермии содержание кислорода во всей толще выравнивается и при этом превышает 90 % (рис. 12). Минимальное содержание кислорода в воде озера отмечено в разгар зимы, когда его насыщение уменьшается до 90 % в поверхностном слое и до 50 % у дна (рис. 12). При этом в большей части озера оно превышает 80 %.

По абсолютной величине содержание кислорода в воде в течение всего года превышает 10 мг/л, за исключением зимы, когда на глубине больше 110 м его содержание падает до 6 мг/л (рис. 12). Сразу после очищения озера ото льда, когда весеннее перемешивание еще только начинается, содержание кислорода в самых глубоких горизонтах также невелико (рис. 12).

Таким образом, по содержанию растворенного в воде кислорода Кроноцкое озеро относится к водоемам с высоким насыщением.

Некоторые обобщения. Хотя Кроноцкое озеро расположено в умеренных широтах (южнее 55° с.ш.), однако температура воды в нем довольно низкая — максимум до 14 °С. (Здесь и ниже речь идет о температуре поверхностного слоя воды в центральной части обсуждаемых водоемов.) Так, например, максимальная температура поверхности оз. Глубокое (55,8° с.ш., Подмосковье) превышает 25 °С [Соколов и др., 2018], а оз. Ладожского, которое расположено значительно севернее (60,0–61,6° с.ш.), составляет 16,1 °С [Современное состояние..., 2021]. Очевидно, на термическом режиме Кроноцкого озера сказывается сравнительно холодный климат, обусловленный влиянием Тихого океана (переносом холодного воздуха в сторону суши и высокой повторяемостью плотной облачности и адвективных туманов). Так, в июле средняя температура воздуха в районе Кроноцкого озера составляет всего лишь 13,9 °С (по данным реанализа MERRA-2 за 2000–2024 гг.), а в районах озер Глубокое и Ладожское она значительно выше — соответственно 18,6 и 16,9–18,5 °С [Современное состояние..., 2021]. Стоит отметить, что низкая температура воды в Кроноцком озере благоприятна для населяющих его лососевых рыб [Esin et al., 2021].

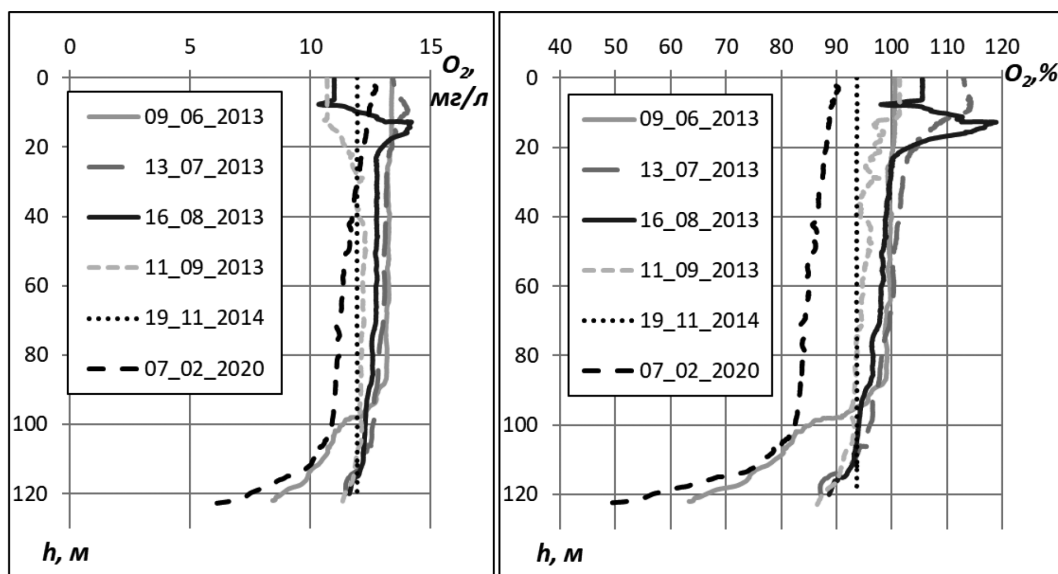


Рис. 12. Вертикальное распределение содержания кислорода в воде (% , мг/л) на центральной станции Кроноцкого озера

Fig. 12. Vertical profile of dissolved oxygen content and saturation (mg/L, %) at the central station in Lake Kronotskoye

В теплое время года для Кроноцкого озера, несмотря на его относительно небольшую площадь, характерна значительная пространственная неоднородность температуры воды в поверхностном слое (особенно летом). По нашему мнению, это обусловлено главным образом влиянием бризовых ветров. Важным фактором при этом является треугольная форма озера в плане, а также особенности его расположения относительно океана и окружающих гор. Так, в июле температура поверхностного слоя воды в юго-восточной части водоема формируется под влиянием океанических бризов, ежедневно приносящих адвективные туманы. В этот период преобладающие ветры юго-восточных румбов (рис. 13) [Дебольский и др., 2012] способствуют стону поверхностной теплой воды в дальние углы озера, а на ее место поднимаются холодные глубинные воды. В результате прогревание водной толщи в этой части озера замедляется, в то время как в двух других углах озера этот процесс происходит быстрее. Благодаря этому на озере в первой половине лета наблюдаются большие различия в температуре воды поверхностного слоя (больше 9 °C). Это создает высокую гетерогенность условий среды, что является важным триггером для запуска и поддержания процессов формообразования у рыб [Markevich et al., 2021b].

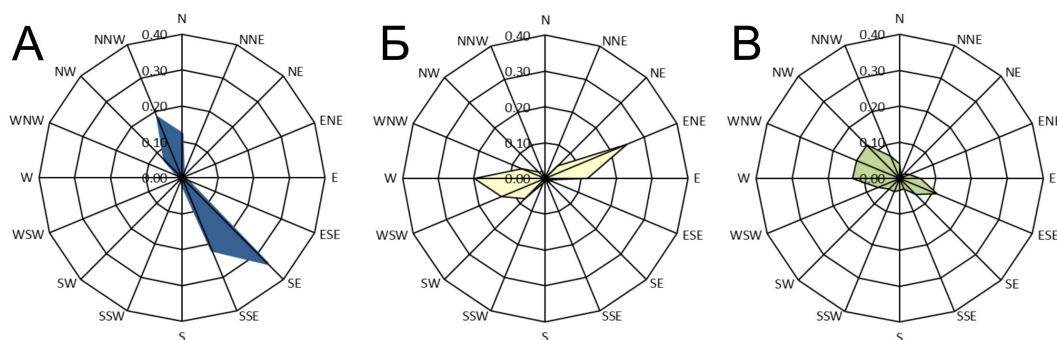


Рис. 13. Роза ветров по данным измерений автоматической метеостанции в районе истока р. Кроноцкой за июль (А), август (Б) и сентябрь-октябрь (В) 2011–2012 гг. (вертикальная ось — доли единицы)

Fig. 13. Wind roses for July (A), August (B) and September-October (B) of 2011–2012 on the data of automatic weather station mounted at the source of Kronotskaya River (frequency in relative units)

Для Кроноцкого озера характерно высокое содержание кислорода, в том числе у дна на глубинах более 100 м. В безледный период сильные ежедневные ветры обеспечивают интенсивное динамическое перемешивание поверхностного слоя водоема и закачку в него кислорода. Сразу после таяния льда, пока разница температуры между поверхностным и придонным слоем воды мала, активное ветровое перемешивание может достигать больших глубин. Позже, во время прямой стратификации, глубина перемешивания ограничивается значительными градиентами плотности воды в слое скачка. Но постепенно — благодаря действию ветра — мощность эпиплимниона увеличивается от 3–10 м в начале августа до 21–25 м в начале октября, и соответствующим образом увеличивается глубина перемешивания. В ноябре в результате свободной конвекции перемешивание достигает дна и, соответственно, в глубинные слои поступает кислород. В первые зимние месяцы сильные ветры препятствуют раннему становлению льда и это, на фоне конвекции, приводит к сильному выхолаживанию всей водной толщи и ее длительному насыщению кислородом. Именно в это время в гипolimнион поступает большой объем кислорода, запасы которого позже расходуются в период длительного ледостава. Другим важным фактором, обеспечивающим высокое содержание кислорода в озере, является большой объем (относительно эпиплимниона, табл. 5) и низкая температура (см. рис. 7 и 8) его гипolimниона в период прямой стратификации. Благодаря этому в Кроноцком озере создаются большие запасы кислорода, которые с избытком покрывают его расходование на деструкцию. Для сравнения,

летом в оз. Глубоком, которое помимо более высокой температуры воды характеризуется небольшим объемом гипolimниона, уже в середине июля — начале августа формируется бескислородная зона, которая сначала охватывает наиболее глубокие горизонты (28–32 м), а к октябрю распространяется от дна до глубины 16 м [Соколов и др., 2018]. В противоположность этому, в Ладожском озере, обладающем большим объемом и низкой температурой гипolimниона, высокое содержание растворенного в воде кислорода наблюдается в течение всего года [Современное состояние..., 2021]. Следует подчеркнуть, что хорошее насыщение кислородом всей толщи Кроноцкого озера создает благоприятные условия для обитающих в озере лососевых рыб, очень требовательных к кислородным условиям.

Заключение

Кроноцкое озеро — крупнейший пресный водоем Камчатки, в котором описан самый разнообразный из известных в мировой науке симпатрический комплекс лососевых рыб.

История изучения Кроноцкого озера продолжается уже более 100 лет. Но в гидрологическом отношении озеро долго оставалось слабоизученным. Этот пробел был восполнен благодаря нашим полевым исследованиям, которые были выполнены с 2010 по 2022 г.

К настоящему времени на основе собственных полевых данных, а также анализа архивных и литературных сведений установлено следующее. Площадь акватории озера составляет 246 км², а объем водоема — 14,4 км³. Максимальная глубина озера — 136 м, средняя глубина — 58 м. Колебания уровня воды в озере составляют 50–120 см в год. При этом максимум уровня приходится на период таяния снега на водосборе на рубеже июня и июля. В последние десятилетия озеро покрыто льдом с конца декабря до начала июня — в среднем 166 дней. В термическом режиме Кроноцкого озера выделяются три фазы: весенне-летнего нагревания (в поверхностном слое — 5 мес., с начала апреля до середины августа), осенне-зимнего охлаждения (в поверхностном слое — 4 мес., с конца августа до конца декабря) и зимней стагнации (3 мес., с января по март).

По особенностям своего термодинамического режима Кроноцкое озеро относится к димиктическим водоемам. Весеннее перемешивание в нем продолжается ~2 нед. в начале июня, а осеннее длится до 1,0–1,5 мес. в октябре–ноябре. Летом в озере наблюдается прямая температурная стратификация, а зимой — обратная. В эпилимнионе вода в наибольшей степени прогревается к началу-середине августа, когда температура здесь достигает ~14 °С. В гипolimнионе температура воды зимой составляет ~3,5–4,0 °С, а летом повышается до ~5–6 °С. Несмотря на положение в умеренной зоне (южнее 55° с.ш.) и небольшую высоту над уровнем моря (372 м), вода в озере имеет относительно низкую температуру. Это обусловлено сравнительно холодным климатом, который определяется главным образом влиянием Тихого океана (переносом холодного воздуха в сторону суши и высокой повторяемостью плотной облачности и адвективных туманов). Характерной чертой Кроноцкого озера является пространственная неоднородность температуры его поверхностного слоя в безледный период, которая особенно ярко проявляется в первой половине лета. Это объясняется действием морских бризов, которые в условиях сложного рельефа неодинаково влияют на разные части озера.

По содержанию растворенного в воде кислорода Кроноцкое озеро относится к водоемам с высоким насыщением. В течение всего года вода насыщена кислородом на 90 % и более (за небольшими исключениями). По абсолютной величине содержание кислорода в озере весь год превышает 10 мг/л (и только зимой на глубине более 110 м его содержание падает до 6 мг/л). Высокое содержание кислорода в озерной воде объясняется постоянным ветровым перемешиванием эпилимниона в безледный период, длительной осенней конвекцией (до 1,5 мес.), а также большим объемом и

холодноводностью его гипоплимниона. Первое способствует закачке большого количества кислорода в слой скачка и ниже в безледный период, а второе — созданию очень больших запасов кислорода, которых с избытком хватает на покрытие его расхода на деструкцию как в период ледостава, так и во время летней стратификации.

Низкая температура озерных вод и высокое содержание кислорода — это необходимые условия для сохранения популяции обитающих в озере лососевых рыб, очень требовательных к условиям среды. А значительная пространственная неоднородность термических условий является важным триггером для запуска и поддержания эволюционных процессов их формообразования.

В настоящей статье представлены лишь первые, самые общие, результаты осмысления имеющихся данных по гидрологическому режиму Кроноцкого озера. В дальнейшем планируется более детально изучить термодинамику и кислородный режим озера — в том числе с использованием моделирования.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность всем студентам, аспирантам и сотрудникам МГУ им. М.В. Ломоносова, принимавшим участие в полевых работах. Особо хочется отметить большой вклад, который внесли в общий результат А.А. Телегина, Е.А. Телегина, А.В. Дебольский, Г.А. Абызова, Д.В. Зленко, А.Д. Аракельянц, О.В. Ткаченко. Отдельная благодарность Е.В. Есину (ИПЭЭ РАН) за помощь в организации работы, В.М. Степаненко за обсуждение ее результатов, М.А. Науменко за конструктивную критику и советы по анализу данных, А.Г. Маркевичу за помощь при подготовке статьи. Также выражаем свою признательность сотруднику КамчатНИРО Е.В. Лепской. Авторы также благодарны сотрудникам Кроноцкого заповедника за разностороннюю и крайне необходимую помощь в организационном и материально-техническом обеспечении работ (с транспортом, размещением полевой группы, хранением полевого снаряжения и многим другим). Отдельное спасибо Т.И. Шпиленку (директору заповедника в 2009–2016 гг.) и Д.М. Паничевой (начальнику научного отдела заповедника 2010–2023 гг.).

The authors are thankful to all colleagues from Moscow State University, including students and postgraduates, who joined the fieldworks on the lake, in particular, to those who made the greatest contribution to our studies, as A.A. Telegina, E.A. Telegina, A.V. Debolsky, G.A. Abyzova, D.V. Zlenko, A.D. Arakelyanz, and O.V. Tkachenko. Special thanks to colleagues from the Inst. of Ecology and Evolution: to E.V. Esin for his assistance in conducting the study, to V.M. Stepanenko for discussing the results, to M.A. Naumenko for valuable advice in data analysis, and to A.G. Markevich for his assistance in writing the article. We are also thankful to E.V. Lepskaya of KamchatNIRO. The authors are widely grateful to the Kronotsky Nature Reserve for versatile and much-needed organizational and logistical support (transport, accommodation, storage of field equipment, etc.), with special thanks to T.I. Shpilenok (director of the reserve in 2009–2016) and D.M. Panicheva (head of the scientific department in 2010–2023).

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.
The study was not supported by sponsors.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объекта.

The authors declare that they have no conflict of interest. This article does not concern any research with using animals as a subject.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Л.А. Анисимова — сбор и анализ данных, написание статьи, С.Л. Горин — анализ данных, написание статьи, Г.Н. Маркевич — сбор данных, написание статьи.

L.A. Anisimova — data collection and analysis, the text writing and illustrating, S.L. Gorin — data analysis, the text writing, G.N. Markevich — data collection, the text writing.

Список литературы

Агарков А.Ю., Дмитриева Л.Я., Догановский А.М. Некоторые черты гидрологии Кроноцкого озера на Камчатке // Изв. Всесоюзного географического общества. — 1975. — Т. 107, вып. 4. — С. 352–357.

Аракельянц А.Д., Ткаченко О.В. Гидрологические характеристики Кроноцкого озера (Камчатка) в начале XXI века // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. — 2012. — Вып. 6. — С. 77–83.

Бугаев В.Ф., Куренков С.И. Некоторые особенности структуры чешуи кокани оз. Кроноцкого // Вопросы географии Камчатки. — 1985. — № 9. — С. 116–119.

Буторина Т.Е., Шедько М.Б., Горовая О.Ю. Особенности экологии гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) бассейна озера Кроноцкое (Камчатка) по паразитологическим данным // Вопр. ихтиол. — 2008. — Т. 48, № 5. — С. 652–667.

Викторовский Р.М. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера : моногр. — М. : Наука, 1978. — 111 с.

Глубоковский М.К., Шевчук С.А. Систематика гольцов озера Кроноцкое (Камчатка) // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб : мат-лы 5-го Всерос. совещ. — СПб. : ГосНИОРХ, 1994. — С. 44–46.

Дебольский А.В., Степаненко В.М., Маркевич Г.Н. и др. Микроклиматический режим озера Кроноцкое в июле 2011 г. // Тр. Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника. — 2012. — Вып. 1. — С. 218–220.

Есин Е.В., Маркевич Г.Н. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части Северной Пацифики: происхождение, эволюция и современное разнообразие : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2017. — 188 с.

Комаров В.Л. Путешествие по Камчатке в 1908–1909 г. : моногр. — М., 1912. — 456 с. <https://elibrary.ru/handle/123456789/213195>.

Крашенинников С.П. Описание земли Камчатки : моногр. Т. 1. — СПб. : Императорская академия наук, 1755. — 438 с.

Крохин Е.М. Исследование Кроноцкого озера в марте-мае 1935 г. // Изв. Гос. Геогр. общ. — 1936. — Т. 68, № 5. — С. 702–727.

Крохин Е.М., Куренков И.И. Рыбохозяйственное освоение Кроноцкого озера // Лососевое хозяйство Дальнего Востока : мат-лы 3-го совещ. по вопросам лососевого хозяйства. — М. : Наука, 1964. — С. 100–105.

Куренков И.И. Биологические ресурсы внутренних водоемов Камчатки // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. — М. : Наука, 1984. — С. 87–98.

Куренков И.И. Зоопланктон озер Камчатки : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2005. — 178 с.

Куренков И.И. Планктон Кроноцкого озера (Камчатка) // Тр. Биолого-почвенного института. — 1978. — Т. 49(152). — С. 46–55.

Куренков С.И. Возраст и линейный рост кокани оз. Кроноцкого // Изв. ТИНРО. — 1974. — Т. 90. — С. 111–118.

Куренков С.И. Две репродуктивно изолированные группы жилой нерки Кроноцкого озера // Вопр. ихтиол. — 1977. — Т. 17, вып. 4. — С. 597–606.

Куренков С.И. Морфологические особенности жилой красной Кроноцкого озера // Изв. ТИНРО. — 1972. — Т. 82. — С. 125–134.

Куренков С.И. Популяционная структура кокани Кроноцкого озера : дис. ... канд. биол. наук. — М. : МГУ, 1979. — 255 с.

Лебедев В.Н. Воды юго-восточной Камчатки. Часть 1. Озера : моногр. — М., 1915. — 370 с.

Лебедев В.Н. Предварительный отчет об исследовании вод Камчатки в 1908–1909 гг. // Изв. Императорского Русского географического общества. — 1911. — Т. 47. — С. 27–81.

Маркевич Г.Н. Возрастная структура и рост жилой нерки кокани *Oncorhynchus nerka* естественной и интродуцированных популяций в озерах Камчатки // Вопр. ихтиол. — 2008. — Т. 48, № 4. — С. 494–500.

- Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Леман В.Н. и др.** Перспективы рыбохозяйственного освоения озера Кроноцкого, полуостров Камчатка // *Вопр. рыб-ва.* — 2019. — Т. 20, № 1. — С. 5–22.
- Мелекесцев И.В.** Вулканизм и рельефообразование : моногр. — М. : Наука, 1980. — 212 с.
- Науменко М.А., Гузватый В.В.** Методические подходы и результаты анализа климатического сезонного хода параметров устойчивой стратификации димиктического озера (на примере центральной части Ладожского озера) // *Изв. РАН. Физика атмосферы и океана.* — 2022. — Т. 58, № 1. — С. 52–62. DOI: 10.31857/S0002351522010102.
- Паренский В.А., Романов Н.С., Фролов С.В. и др.** Краниологический анализ гольцов (*Salvelinus*) озера Кроноцкого (Камчатка) // *Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 5-й науч. конф.* — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2004. — С. 280–283.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Т. 20 : Камчатка** / под ред. М.Г. Васильковского. — Л. : Гидрометеиздат, 1973. — 368 с.
- Романов Н.С., Репин М.Ю., Никаноров А.П.** Морфологическая изменчивость гольцов: белого — *Salvelinus albus* Glubokovsky и Шмидта — *S. Schmidt* Viktorovsky (*Salmoniformes*, *Salmonidae*) Кроноцкого озера // *Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 4-й науч. конф.* — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2003. — С. 261–267.
- Романов Н.С., Фролов С.В., Никаноров А.П., Репин М.Ю.** Некоторые аспекты морфологической изменчивости гольцов (*Salvelinus*, *Salmonidae*) Кроноцкого озера (Камчатка) // *Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова.* — 2011. — № 5. — С. 458–463.
- Романов Н.С., Фролов С.В., Репин М.Ю., Никаноров А.П.** Морфологическая изменчивость длинноголового гольца — *Salvelinus kronocius* Viktorovsky и мальмы — *S. malma* Walbaum (*Salmoniformes*, *Salmonidae*) Кроноцкого озера (Камчатка) // *Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы VIII науч. конф.* — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2007. — С. 342–344.
- Современное состояние и проблемы антропогенной трансформации экосистемы Ладожского озера в условиях изменяющегося климата** : моногр. / В.М. Анохин, М.А. Барбашова, С.Д. Голосов и др. — М. : РАН, 2021. — 637 с. DOI: 10.12731/978-5-907366-50-3.
- Соколов Д.И., Ерина О.Н., Терешина М.А., Вилимович Е.Н.** Современный гидроэкологический режим озера Глубокое // *Тр. II Всерос. конф. «Гидрометеорология и экология: достижения и перспективы развития».* — СПб., 2018. — С. 590–593.
- Черненко Е.В., Куренков С.И., Рябова Г.Д.** Дифференциация стада жилой нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) озера Кроноцкого // *Популяционная биология и систематика лососевых.* — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1980. — С. 11–15.
- Шкаберда О.А., Василевская Л.Н.** Многолетняя изменчивость температурно-влажностного режима на полуострове Камчатка // *Изв. ТИНРО.* — 2014. — Т. 178. — С. 217–233. DOI: 10.26428/1606-9919-2014-178-217-233.
- Шкаберда О.А., Василевская Л.Н.** Оценка изменений температуры воздуха на Камчатке за последние 60 лет // *Вестн. ДВО РАН.* — 2013. — № 3(169). — С. 69–77.
- Шмидт П.Ю.** Работы Зоологического отдела на Камчатке в 1908–1909 гг. — М. : Типогр. т-ва Рябушинских, 1916. — 434 с. <https://elibrary.ru/handle/123456789/213120>.
- Chen C.T.A., Millero F.J.** Precise thermodynamic properties for natural waters covering only the limnological range // *Limnol. Oceanogr.* — 1986. — Vol. 31, № 3. — P. 657–662. DOI: 10.4319/lo.1986.31.3.0657.
- Darwin C.** On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. — L. : John Murray, 1859. — 504 p.
- Esin E.V., Markevich G.N., Melnik N.O. et al.** Ambient temperature as a factor contributing to the developmental divergence in sympatric salmonids // *PLoS ONE.* — 2021. — Vol. 16, № 10. — P. 1–21. DOI: 10.1371/journal.pone.0258536.
- Greenwood P.H.** What is a species flock? // *Evolution of fish species flocks.* — Orono : Orono Press, 1984. — P. 13–19.
- Hutchinson G.E. and Löffler H.** The thermal classification of lakes // *Proc. Nat. Acad. Sci.* — 1956. — Vol. 42, № 2. — P. 84–86. DOI: 10.1073/pnas.42.2.84.
- Kondrashov A.S., Mina M.V.** Sympatric speciation: when is it possible? // *Biological Journal of the Linnean Society.* — 1986. — Vol. 27, № 3. — P. 201–223. DOI: 10.1111/j.1095-8312.1986.tb01734.x.
- Markevich G., Esin E., Anisimova L.** Basic description and some notes on the evolution of seven sympatric morphs of Dolly Varden *Salvelinus malma* from the Lake Kronotskoe Basin // *Ecology and Evolution.* — 2018. — Vol. 8, № 5. — P. 2554–2567. DOI: 10.1002/ece3.3806.

Markevich G.N., Esin E.V. Studying the diversity of piscivorous morphs composing the most diverse assemblage of charrs (*Salvelinus*, Salmonidae) from post-glacial Lake Kronotskoe // *Ecology of freshwater fishes*. — 2025. — Vol. 34, Iss. 1. — e12818. DOI: 10.1111/eff.12818.

Markevich G.N., Zlenko D.V., Shkil F.N. et al. Natural barriers and internal sources for the reproductive isolation in sympatric salmonids from the lake-river system // *Evolutionary Biology*. — 2021a. — Vol. 48. — P. 407–421. DOI: 10.1007/s11692-021-09546-w.

Markevich G.N., Esin E.V., Medvedev D.A. et al. Trophic-based diversification in benthivorous charrs (*Salvelinus*) dwelling littoral zones of Northern lakes // *Hydrobiologia*. — 2021b. — Vol. 848, № 6. — C. 4115–4133. DOI: 10.1007/s10750-021-04628-4.

Markevich G.N., Izvekova E.I., Anisimova L.A. et al. Annual temperatures and dynamics of food availability are associated with the pelagic-benthic diversification in a sympatric pair of salmonid fish // *Evolutionary Biology*. — 2022. — Vol. 49. — P. 142–155. DOI: 10.1007/s11692-022-09560-6.

Ostberg C.O., Pavlov S.D., Hauser L. Evolutionary relationships among sympatric life history forms of Dolly Varden inhabiting the landlocked Kronotsky Lake, Kamchatka, and a neighboring anadromous population // *Trans. Am. Fish. Soc.* — 2009. — Vol. 138, № 1. — P. 1–14.

References

Agarkov, A.Yu., Dmitrieva, L.Ya., and Doganovsky, A.M., Some features of the hydrology of Kronotskoye Lake in Kamchatka, *Izv. Vsesoyuznogo geograficheskogo obshchestva*, 1975, vol. 107, no. 4, pp. 352–357.

Arakeliantz, A.D. and Tkachenko, O.V., Hydrological parameters of the Kronotskoye Lake (Kamchatka) at the beginning of the 21st century, *Vestn. Mosk. Gos. Univ., Ser. 5. Geografiya*, 2012, no. 6, pp. 77–83.

Bugaev, V.F. and Kurenkov, S.I., Some features of the scale structure of kokanee from Kronotskoye Lake, *Vopr. geografii Kamchatki*, 1985, no. 9, pp. 116–119.

Butorina, T.E., Shedko, M.B., and Gorovaya, O.Yu., Peculiarities of ecology of charrs of the genus *Salvelinus* (Salmonidae) of the Kronotskoye Lake basin (Kamchatka) according to parasitological data, *Vopr. Ikhtiol.*, 2008, vol. 48, no. 5, pp. 652–667.

Viktorovsky, R.M., *Mekhanizmy vidoobrazovaniya u gol'tsov Kronotskogo ozera* (Mechanisms of speciation in charrs of Kronotskoye Lake), Moscow: Nauka, 1978.

Glubokovsky, M.K. and Shevchuk, S.A., Taxonomy of charrs of Lake Kronotskoye (Kamchatka), in *Mater. 5-go Vseros. Soveshch. "Sistematika, biologiya i biotekhnika razvedeniya lososevykh ryb"* (Materials of the 5th All-Russian Meeting "Taxonomy, biology and biotechnics of salmon breeding"), St. Petersburg: GosNIORKh, 1994, pp. 44–46.

Debolsky, A.V., Stepanenko, V.M., Markevich, G.N., Eremina, I.D., and Chubarova, N.E., Microclimatic regime of Lake Kronotskoye in July 2011, *Trudy Kronotskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika*, 2012, no. 1, pp. 218–220.

Esin, E.V. and Markevich, G.N., *Gol'tsy roda Salvelinus aziatskoy chasti Severnoy Patsifiki: proiskhozhdeniye, evolyutsiya i sovremennoye raznoobraziye* (Charrs of genus *Salvelinus* of asian North Pacific: origin, evolution and modern diversity), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2017.

Komarov, V.L., *Puteshestviye po Kamchatke v 1908–1909 g.* (Travels across Kamchatka in 1908–1909), Moscow, 1912.

Krasheninnikov, S.P., *Opisaniye zemli Kamchatk* (Description of the land of Kamchatka), vol. 1, St. Petersburg: Imperial Academy of Sciences, 1755.

Krohin, E.M., Study of Kronotskoye Lake in March-May 1935, *Izv. Gos. Geogr. obshch.*, 1936, vol. 68, no. 5, pp. 702–727.

Krohin, E.M. and Kurenkov, I.I., Fishery development of Kronotskoye Lake, in *Mater. 3-go soveshch. po voprosam lososevogo khozyaystva "Lososevoye khozyaystvo Dal'nego Vostoka"* (Materials of the 3rd conference on salmon farming issues "Salmon farming of the Far East"), Moscow: Nauka, 1964, pp. 100–105.

Kurenkov, I.I., Biological resources of inland waters of Kamchatka, in *Biologicheskkiye resursy vnutrennikh vodoyemov Sibiri i Dal'nego Vostoka* (Biological resources of inland water bodies of Siberia and the Far East), Moscow: Nauka, 1984, pp. 87–98.

Kurenkov, I.I., *Zooplankton ozer Kamchatki* (Zooplankton of Kamchatka Lakes), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2005.

Kurenkov, I.I., Plankton of Kronotsky Lake (Kamchatka), *Tr. Biologo-pochvennogo instituta*, 1978, vol. 49(152), pp. 46–55.

Kurenkov, S.I., Age and linear growth of land-locked sockeye lake Kronotskoe, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1974, vol. 90, pp. 111–118.

Kurenkov, S.I., Two reproductively isolated groups of resident sockeye salmon of Kronotskoye Lake, *Vopr. Ikhtiol.*, 1977, vol. 17, no. 4, pp. 597–606.

Kurenkov, S.I., Specific morphological features of land-locked sockeye salmon in Lake Kronotskoe, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1972, vol. 82, pp. 125–134.

Kurenkov, S.I., Population structure of kokanee of Kronotsky Lake, *Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1979.

Lebedev, V.N., *Vody yugo-vostochnoy Kamchatki. Chast' 1. Ozora* (Waters of south-eastern Kamchatka. Part 1. Lakes), Moscow, 1915.

Lebedev, V.N., Preliminary report on the study of Kamchatka waters in 1908–1909, *Izv. Imperatorskogo Russkogo geograficheskogo obshchestva*, 1911, vol. 47, pp. 27–81.

Markevich, G.N., Age structure and growth of resident kokanee *Oncorhynchus nerka* of natural and introduced populations in lakes of Kamchatka, *J. Ichthyol.*, 2008, vol. 48, no. 6, pp. 452–459.

Markevich, G.N., Esin, E.V., Leman, V.N., Kuzishin, K.V., and Shevliakov, E.A., Fishery development prospects in the Lake Kronotskoe basin, Kamchatka Peninsula, *Vopr. Rybolov.*, 2019, vol. 20, no. 1, pp. 5–22.

Melekestsev, I.V., *Vulkanizm i rel'yefoobrazovaniye* (Volcanism and relief formation), Moscow: Nauka, 1980.

Naumenko, V.A. and Guzivaty, V.V., Methodological Approaches and Results of the Analysis of Climatic Seasonal Course of Stable Stratification Parameters of a Dimictic Lake (the Central Part of Lake Ladoga Case Study), *Izv. Atmos. Ocean. Phys.*, 2022, vol. 58, no. 1, pp. 44–53. doi 10.1134/S0001433822010108

Parensky, V.A., Romanov, N.S., Frolov, S.V., Nikanorov, A.P., and Repin, M.Yu., Cranio-logical analysis of char (*Salvelinus*) of Lake Kronotskoye (Kamchatka), in *Mater. V nauchn. konf. "Sokhraneniye bioraznoobraziya Kamchatki i prilegayushchikh morey"* (Materials of the V Sci. Conf. "Conservation of biodiversity of Kamchatka and adjacent seas"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2004, pp. 280–283.

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. Gidrologicheskaya izuchennost'. T. 2: Kamchatka (Surface water resources of the USSR. Hydrological study, vol. 20: Kamchatka), M.G. Vaskovsky, ed., Leningrad: Gidrometeoizdat, 1973.

Romanov, N.S., Repin, M.Yu., and Nikanorov, A.P., Morphological variability of chars: white — *Salvelinus albus* Glubokovsky and Schmidt — *S. Schmidtii* Viktorovsky (Salmoniformes, Salmonidae) of Kronotskoye Lake, in *Mater. IV nauchn. konf. "Sokhraneniye bioraznoobraziya Kamchatki i prilegayushchikh morey"* (Materials of the IV Sci. Conf. "Conservation of biodiversity of Kamchatka and adjacent seas"), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2003, pp. 261–267.

Romanov, N.S., Frolov, S.V., Nikanorov, A.P., and Repin, M.Yu., Some aspects of morphological variability of chars (*Salvelinus*, Salmonidae) of Kronotskoye Lake (Kamchatka), in *Vladimir Yakovlevich Levanidov's Biennial Memorial Meetings*, Vladivostok: Dal'nauka, 2011, vol. 5, pp. 458–463.

Romanov, N.S., Frolov, S.V., Repin, M.Yu., and Nikanorov, A.P., Morphological variability of longhead char — *Salvelinus kronocius* Viktorovsky and dolly char — *S. malma* Walbaum (Salmoniformes, Salmonidae) of Kronotskoye Lake (Kamchatka), in *Mater. VIII nauchn. konf. "Sokhraneniye bioraznoobraziya Kamchatki i prilegayushchikh morey"* (Materials of the VIII Sci. Conf. "Conservation of biodiversity of Kamchatka and adjacent seas"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2007, pp. 342–344.

Anokhin, V.M., Barbashova, M.A., Golosov, S.D., Guzeva, A.V., Guseva, M.A., Dudakov, M.O., Zverev, I.S., Ivanova, E.V., Ignateva, N.V., Izmailova, A.V., Kapustina, L.L., Karetnikov, S.G., Kondratiev, S.A., Korneenkova, N.Yu., Korobchenkova, K.D., Kuznetsov, D.D., Kura-shov, E.A., Lapenkov, A.E., Ludikova, A.V., Lyakhovskaya, A.K., Mitrukova, G.G., Naumenko, M.A., Pavlova, O.A., Petrova, T.N., Pozdnyakov, Sh.R., Protopopova, E.V., Rasulova, A.M., Revunova, A.V., Rumyantsev, V.A., Rybakina, V.N., Rusanov, A.G., Sapelko, T.V., Terekhov, A.V., Tikhonova, D.A., Tokarev, I.V., Trifonova, M.S., Ulichev, V.I., Shipunova, E.A., Shmakova, M.V., Voyakina, E.Yu., Kulibaba, V.V., Balagansky, A.F., Filatov, N.N., Karpechko, Yu.V., Isaev, A.V., Menshutkin, V.V., Bruchanov, V.U., Vasilev, E.V., Oblomkova, N.S., Arshanitsa, N.M., Grebennikov, V.A., Grebtsov, M.R., Ekimova, S.B., Zuev, Yu.A., Kolosovskaya, E.V., Leonov, A.G., Krylova, Yu.V., Lyashenko, G.F., Ponomarenko, A.M., Romanov, A.Yu., Svetashova, E.S., Sinyakova, M.A., Fisak, E.M., Shurukhin, A.S., Yavid, E.Ya., Savchuk, O.P., Babin, A.V., Zueva, N.V., Stepanova, A.B., Chernyshev, A.N., Kulichenko, A.Yu., Stekolnikov, A.A., Trukhanova, I.S., Hodonovich, V.V., *Sovremennoye sostoyaniye i problemy antropogennoy transformatsii ekosistemy Ladozhskogo ozera v usloviyakh izmenyayushchegosya klimata* (Current state and problems of anthropogenic transformation of the ecosystem of Lake Ladoga in a changing climate), Moscow: Ross. Akad. Nauk, 2021. doi 10.12731/978-5-907366-50-3

Sokolov, D.I., Erina, O.N., Tereshina, M.A., and Vilimovich, E.N., Present hydroecological regime of Lake Glubokoe, in *Tr. II Vseros. konf. "Gidrometeorologiya i ekologiya: dostizheniya i perspektivy razvitiya"* (Proc. II All-Russian Conf. «Hydrometeorology and Ecology: Achievements and Development Prospects»), St. Petersburg, 2018, pp. 590–593.

Chernenko, E.V., Kurenkov, S.I., and Ryabova, G.D., Differentiation of the stock of resident sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) of Lake Kronotskoye, in *Populyatsionnaya biologiya i sistematika lososevykh* (Population Biology and Taxonomy of Salmon), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr Akad. Nauk SSSR, 1980, pp. 11–15.

Shkaberda, O.A. and Vasilevskaya, L.N., Long-term changes of temperature and humidity regime on Kamchatka Peninsula, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 178, pp. 217–233. doi 10.26428/1606-9919-2014-178-217-233

Shkaberda, O.A. and Vasilevskaya, L.N., The estimation of air temperature changes in Kamchatka over the last 60 years, *Vestn. Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2013, no. 3(169), pp. 69–77.

Schmidt, P.Yu., *Raboty Zoologicheskogo otdela na Kamchatke v 1908–1909 gg.* (Works of the Zoological Department in Kamchatka in 1908–1909), Moscow: Tipogr. t-va Ryabushinskiikh, 1916.

Chen, C.T.A. and Millero, F.J., Precise thermodynamic properties for natural waters covering only the limnological range, *Limnol. Oceanogr.*, 1986, vol. 31, no. 3, pp. 657–662. doi 10.4319/lo.1986.31.3.0657

Darwin, C., *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*, London: John Murray, 1859.

Esin, E.V., Markevich, G.N., Melnik, N.O., Zlenko, D.V., and Shkil, F.N., Ambient temperature as a factor contributing to the developmental divergence in sympatric salmonids, *PLoS ONE*, 2021, vol. 16, no. 10, pp. 1–21. doi 10.1371/journal.pone.0258536

Greenwood, P.H., What is a species flock?, *Evolution of Fish Species Flocks*, Orono: Orono Press, 1984, pp. 13–19.

Hutchinson, G.E. and Löffler, H., The thermal classification of lakes, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 1956, vol. 42, no. 2, pp. 84–86. doi 10.1073/pnas.42.2.84

Kondrashov, A.S. and Mina, M.V., Sympatric speciation: when is it possible?, *Biological Journal of the Linnean Society*, 1986, vol. 27, no. 3, pp. 201–223. doi 10.1111/j.1095-8312.1986.tb01734.x

Markevich, G., Esin, E., and Anisimova, L., Basic description and some notes on the evolution of seven sympatric morphs of Dolly Varden *Salvelinus malma* from the Lake Kronotskoe Basin, *Ecology and Evolution*, 2018, vol. 8, no. 5, pp. 2554–2567. doi 10.1002/ece3.3806

Markevich, G.N. and Esin, E.V., Studying the diversity of piscivorous morphs composing the most diverse assemblage of charrs (*Salvelinus*, *Salmonidae*) from post-glacial Lake Kronotskoe, *Ecology of freshwater fishes*, 2025, vol. 34, iss. 1, e12818. doi 10.1111/eff.12818

Markevich, G.N., Zlenko, D.V., Shkil, F.N., Schliwen, U.K., Anisimova, L.A., Sharapkova, A.A., and Esin, E.V., Natural barriers and internal sources for the reproductive isolation in sympatric salmonids from the lake-river system, *Evolutionary Biology*, 2021, vol. 48, pp. 407–421. doi 10.1007/s11692-021-09546-w

Markevich, G.N., Esin, E.V., Medvedev, D.A., Busarova, O.Yu., and Tiunov, A.V., Trophic-based diversification in benthivorous charrs (*Salvelinus*) dwelling littoral zones of Northern lakes, *Hydrobiologia*, 2021, vol. 848, no. 6, pp. 4115–4133. doi 10.1007/s10750-021-04628-4

Markevich, G.N., Izvekova, E.I., Anisimova, L.A., Mugue, N.S., Bonk, T.V., and Esin, E.V., Annual temperatures and dynamics of food availability are associated with the pelagic-benthic diversification in a sympatric pair of salmonid fish, *Evolutionary Biology*, 2022, vol. 49, pp. 142–155. doi 10.1007/s11692-022-09560-6

Ostberg, C.O., Pavlov, S.D., and Hauser, L., Evolutionary relationships among sympatric life history forms of Dolly Varden inhabiting the landlocked Kronotsky Lake, Kamchatka, and a neighboring anadromous population, *Trans. Am. Fish. Soc.*, 2009, vol. 138, no. 1, pp. 1–14.

<https://worldview.earthdata.nasa.gov/>. Cited September 27, 2024.

<https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/>. Cited September 27, 2024.

Поступила в редакцию 11.11.2024 г.

После доработки 26.11.2024 г.

Принята к публикации 10.12.2024 г.

*The article was submitted 11.11.2024; approved after reviewing 26.11.2024;
accepted for publication 10.12.2024*