

УДК 597.553.2.591.5

## ОСОБЕННОСТИ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА НОСАТОГО (N1) ГОЛЬЦА – ЭНДЕМИЧНОЙ ОЗЁРНО-РЕЧНОЙ ФОРМЫ *SALVELINUS MALMA* COMPLEX (SALMONIDAE) КРОНОЦКОГО ОЗЕРА (ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА)

© 2020 г. М. Ю. Пичугин\*

Московский государственный университет, Москва, Россия

\*E-mail: mp\_icht@mail.ru

Поступила в редакцию 10.12.2019 г.

После доработки 24.12.2019 г.

Принята к публикации 30.12.2019 г.

Исследованы рост, последовательность закладки и особенности транзитивных состояний элементов скелета (костей черепа и сериальных структур – зубов, жаберных тычинок, плавниковых лучей и птеригофоров, тел позвонков, предорсалий, чешуй) у предличинки, личинок и мальков эндемичной озёрно-речной формы северной мальмы *Salvelinus malma* complex оз. Кроноцкое – носатого гольца (N1), выращенных в лаборатории при постоянной температуре. Сравнительный анализ раннего развития симпатрических носатого и белого гольцов Кроноцкого озера демонстрирует высокое сходство в темпе роста и развития молоди двух форм, различающихся длиной свободных эмбрионов и окраской личинок.

**Ключевые слова:** носатый голец N1 *Salvelinus malma* complex, развитие, остеогенез, гетерохронии, предличинка, личинка, Кроноцкое озеро, Восточная Камчатка.

**DOI:** 10.31857/S0042875220050082

Носатые гольцы – группа эндемичных морфологически своеобразных симпатрических озёрно-речных форм северной мальмы *Salvelinus malma* complex, обитающих в Кроноцком озере (Викторовский, 1978; Сенчукова и др., 2012; Маркевич и др., 2014, 2017; Салтыкова, 2016; Бусарова и др., 2017; Есин, Маркевич, 2017; Esin et al., 2018). Взрослые особи трёх форм носатых гольцов отличаются от проходной формы северной мальмы *S. malma malma* коротким рылом. У гольцов формы N1 нижняя челюсть в вентродорсальной проекции всегда закрывает нёбо целиком; гольцы формы N2 имеют узкое заострённое рыло, тонкую верхнюю челюсть, укороченную нижнюю челюсть, которая в вентродорсальной проекции не закрывает часть нёба; гольцы формы N3 – укороченную нижнюю челюсть с валиком по краю и также частично открытое нёбо. Мальки длиной по Смитту (*FL*) 60–100 мм, пойманные непосредственно на нерестилищах трёх морфотипов носатых гольцов, обладают всеми характерными морфологическими чертами взрослых озёрно-речных особей и легко узнаваемы. Промежуточные морфотипы носатых гольцов в озере не обнаружены (Маркевич и др., 2017). На нерестилище носатого (N1) гольца в притоке Кроноцкого озера – р. Узон – в 2014 г. впервые собрали живую икру и изучили рост,

морфо- и остеогенез личинок при постоянной температуре. Первые результаты эксперимента показали, что личинки носатого (N1) гольца хорошо отличаются по окраске и размерно-возрастным характеристикам от таковых симпатрических форм – длинноголового, белого и малоротого кроноцких гольцов (Pichugin, Markevich, 2015<sup>1</sup>).

Цель настоящей работы – описать особенности роста и остеогенеза носатого (N1) гольца от вылупления до начала малькового периода и провести сравнение с их особенностями у других форм кроноцких гольцов.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Половые продукты получили от нескольких текущих самцов и самок на нерестилище в среднем течении р. Узон 11.09.2014 г. Икру осеменили «сухим» способом и в течение 71 сут инкубировали в мелкочейном садке в ключевом притоке Кроноцкого озера при постоянной температуре 3.5°C, затем в течение 2 сут транспортировали в Москву в изотермическом контейнере с талым льдом. Последующую инкубацию проводили в

<sup>1</sup> В этой публикации носатый голец (N1) назван мелководным бентофагом (SB – shallow water benthivorous).

отсутствие освещения при средней температуре 5.5°C, а подращивание молоди – при температуре 5–7 (6)°C и естественном фотопериоде. Икру и свободных эмбрионов после вылупления содержали в плавучих сетчатых садках в аквариумах объёмом 20 л с аэрацией, помещённых в холодильную установку. Ежедневно заменяли 1/4–1/3 объёма воды. Через 2 мес. после вылупления предличинок одного возраста пересадили в аквариумы объёмом 10 и 20 л с плотностью 2.5–3.0 экз/л. Кормили живыми личинками хирономид. Подращивание с периодическим отбором проб продолжали в течение года. Кроме этого изучили особенности и степень морфологического развития двух мальков, выращенных в данном эксперименте до возраста 635 и 699 сут. Температуру воды на нерестилище носатого гольца в р. Узон регистрировали 06.09.2014–26.09.2015 г. при помощи температурного самописца Star-oddi Starmon mini, помещённого в грунт на глубину гнезда (24 измерения в течение суток с точностью ±0.01°C). Скорость течения на нерестилище измеряли ручным измерителем Idranaut mechanical flowmeter (model 2030).

Изготовление ализариновых препаратов и оценки степени дифференцировки костей черепа, осевого скелета и скелета плавников у молоди носатого гольца проводили по ранее описанным методикам (Вуколов, 2004; Пичугин, 2009, 2015). Изучены рост 51 экз. и развитие скелета 36 экз., выращенных в эксперименте. Для сравнительного анализа использовали ализариновые препараты дикой молоди носатого (N1) гольца из притока Тундровый и выращенной в том же эксперименте молоди белого гольца (Пичугин, Маркевич, 2018).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

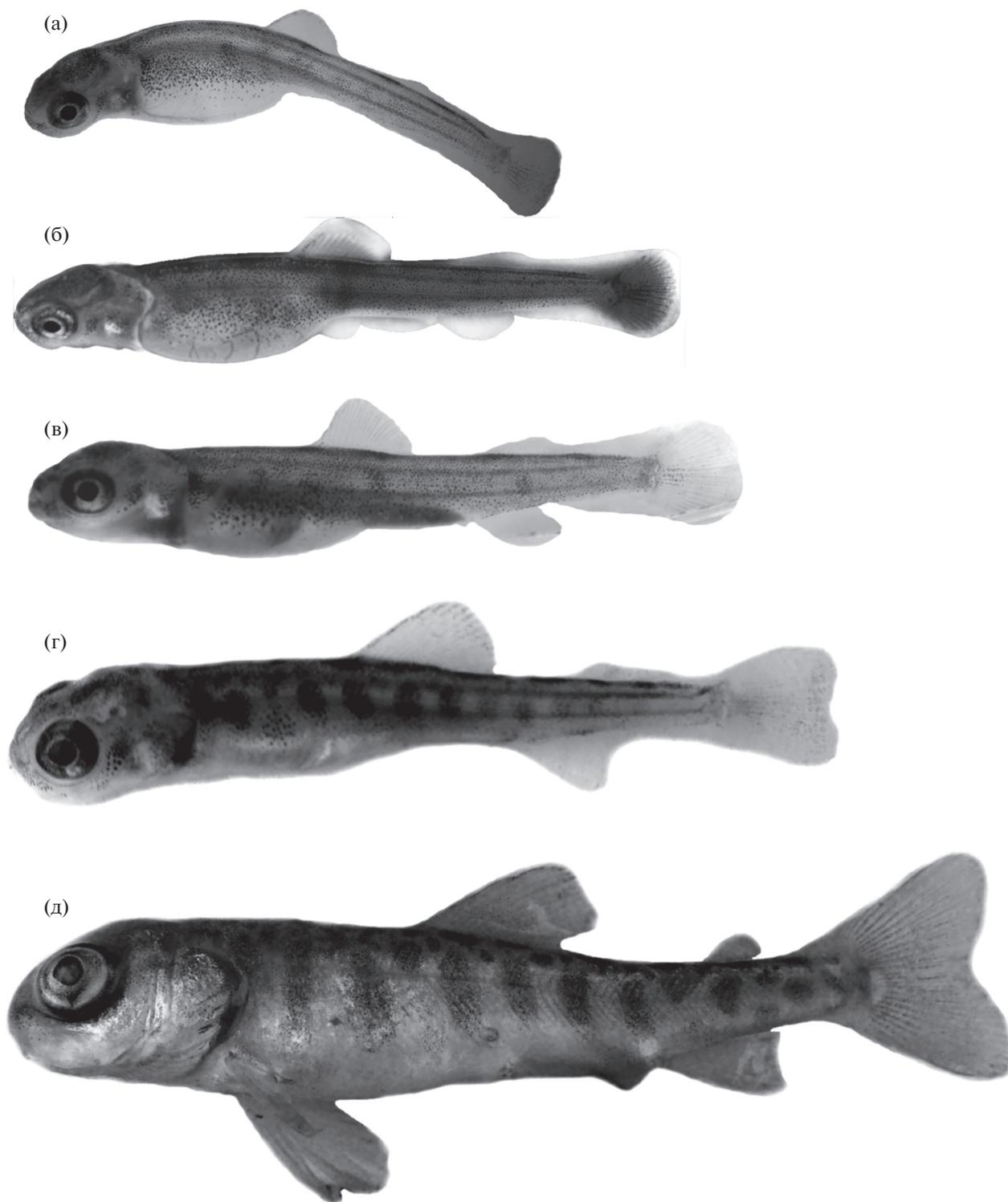
*Особенности размножения.* Нерест носатого (N1) гольца в 2014 г. проходил с I декады сентября в среднем течении р. Узон при начальной придонной температуре ~3.5°C на спокойных участках русла с гравийным дном при скорости течения 0.7–1.1 м/с в зонах даунвеллинга. Производители строили гнёзда диаметром 30–40 см (Есин, Маркевич, 2017). Среднемесячная температура на нерестилище снижалась с 3.52°C в сентябре до 1.06°C в ноябре, а после ледостава с января по апрель варьировала в пределах 1.47–1.77°C. С мая по август наблюдался постоянный постепенный рост температуры: V – 2.57, VI – 3.24, VII – 4.25, VIII – 4.40°C.

*Развитие молоди.* Диаметр набухшей оплодотворённой икры носатого гольца составил 4.8–5.3 (5.03) мм. Окраска яиц жёлто-оранжевая. Длина свободных эмбрионов при вылуплении составила 14.2–17.5 (15.9) мм (рис. 1). Вылупление было растянуто с 24 декабря до 12 января (~20 сут). Икра

имела тонкую оболочку, от которой эмбрионы освобождались легко. Около 60% эмбрионов при вылуплении характеризовались аномально изогнутой формой тела (рис. 1а), лежали на боку и могли совершать только слабые колебательные движения. Эти особи имели незначительный соматический рост, но их скелет развивался по сходному с нормальными особями сценарию до истощения желтка, который расходовался медленнее, чем у последних, после чего они погибали. Скорость роста нормальных предличинок была низкой (рис. 2). К возрасту 24 сут они достигли *FL* 17.0–18.5 мм, 42–54 сут – 18–20 мм, 84 сут – 20–21 мм. Начало экзогенного питания отмечено в возрасте 110 сут. Желток сохранялся более 145 сут. Воздух в плавательном пузыре у всех особей появился через месяц после начала питания. Не перешедшие к экзогенному питанию особи достигли *FL* 19.8–22.5 мм, последние из них погибали в возрасте 158 сут.

Первые окрашенные ализарином окостенения выявлены у предличинок *FL* 18–20 мм в возрасте 52–54 сут (табл. 1). Это первый членик лучей хвостового, спинного, грудных и частично анального плавников, несколько пар жаберных лучей, зачатки operculum, игловидных parasphenoideum, maxillare, praemaxillare и dentale. Около челюстных костей имелись зачатки не приросших к костным пластинкам зубов, а также одна или две пары зубов на месте закладки glossohyale. К возрасту 84 сут длина большинства особей превысила 20 мм, несколько увеличилось число окостеневших лучей в плавниках, появились зачаток anguloarticulare, костная пластинка praemaxillare с двумя–тремя приросшими зубами, у dentale появились задняя вырезка и один–два приросших зуба. Самая крупная особь (*FL* 21 мм) имела слабые зачатки frontale и praeperculum. Перешедшие на плав личинки в возрасте 145 сут отличались от предличинок возраста 84 сут только сформированной костной пластинкой glossohyale с двумя–тремя парами приросших зубов и увеличенным числом зубов на челюстных костях. У двух особей имелись окрашенные ализарином пять лучей в брюшных плавниках.

Ускорение роста и остеогенеза началось через 1.5–2.0 мес. после начала экзогенного питания. У особей в возрасте 155 сут увеличилось число окостеневших лучей в плавниках и в лучах спинного и анального плавников появился второй членик, а у особей *FL* 22.2–22.5 мм окостенели птеригиофоры спинного и анального плавников (табл. 1). В черепе всех особей сформировались зачатки frontale и praeperculum, увеличилось число жаберных лучей, повысилась степень дифференцировки parasphenoideum, dentale, anguloarticulare, увеличилось число приросших зубов на dentale (до 10–11), maxillare, praemaxillare и glossohyale. В нисходящей ветви жаберной дужки окостенело



**Рис. 1.** Окраска личинок и мальков носатого (N1) гольца *Salvelinus malma* complex, выращенных в экспериментальных условиях: а – возраст 39 сут, anomальная предличинка FL 16.0 мм; б – 90 сут, предличинка FL 18.5 мм; в – 110 сут, личинка FL 20.2 мм; г – 216 сут, личинка FL 25.0 мм с осевым скелетом; д – 635 сут, малёк FL 51.0 мм.

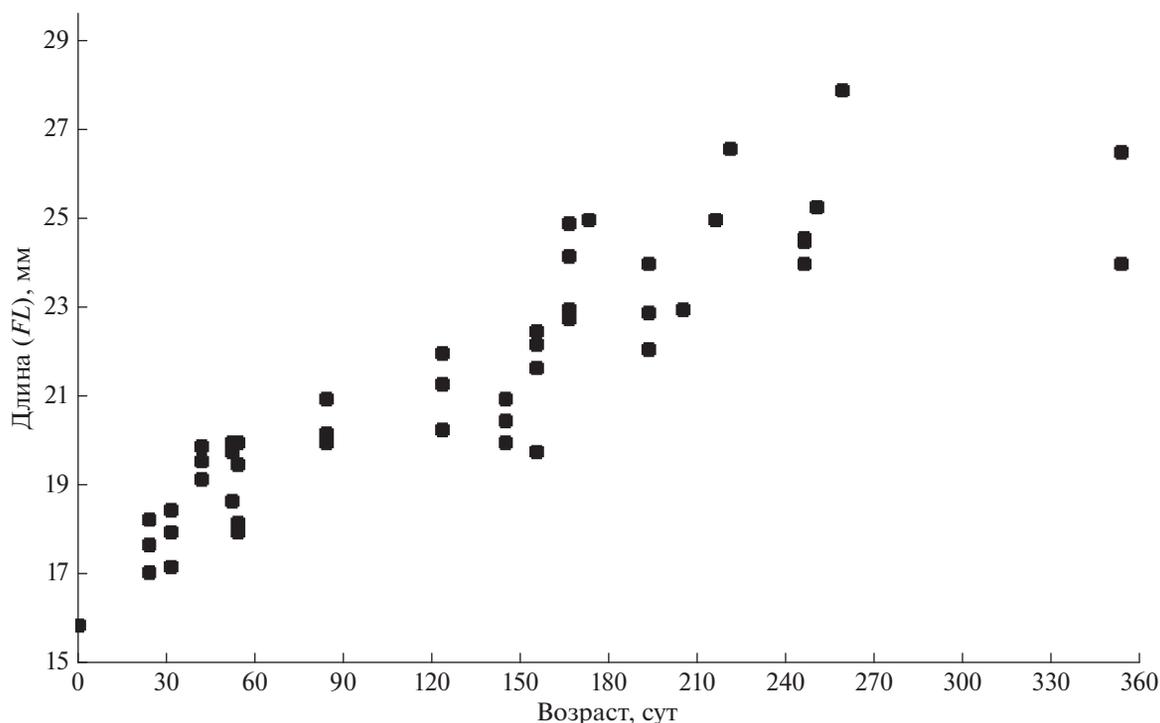


Рис. 2. Рост молоди носатого (N1) гольца *Salvelinus malma complex* в условиях постоянной температуры 6°C.

длинное *ceratobranchiale* и сформировались три–шесть бугорковидных эпителиальных тычинок, одна–две из них частично окостенели. В осевом скелете особей *FL* 21.7–22.5 мм появились верхние и часть нижних остистых отростков и зачатки тел позвонков, первым заложилось тело последнего уростилярного позвонка. Через 10 сут все особи достигли *FL* 22–24 мм, у них имелись зачатки сошника и супраэтноида, заложилась все жаберные лучи, все лучи в спинном, анальном и грудных плавниках, окостенели все птеригофоры спинного и анального плавников, в осевом скелете личинок *FL* > 24.2 мм заложилась тела всех позвонков. В возрастном интервале 193–353 сут наблюдали незначительное увеличение длины тела, закладку в жаберных дугах *epibranchiale* и у части самых крупных личинок *hypobranchiale*, увеличение (на пять–шесть) числа окостеневших жаберных тычинок, образование каудального отростка *supraethmoideum* и цельной пластинки *vomer*, дальнейшую дифференцировку костей, несущих канал сейсмоденситивной системы, завершение закладки лучей в брюшных плавниках, увеличение (на один) числа члеников в лучах хвостового плавника. В целом рост и развитие личинок в течение этого возрастного интервала были очень медленными (рис. 2). Около сошника у части особей имелись лишь слабые зачатки одного–двух зубов, не при-

крепленные к костной пластинке. Число члеников в лучах всех плавников, кроме хвостового, не увеличилось.

Время появления первых зачатков чешуй зафиксировать не удалось. Мальки *FL* 51 и 59 мм в возрасте 635 и 699 сут имели сформированную чешую на боках тела, но голые спинку и брюшко. Чешуи в рядах вдоль боковой линии малька *FL* 59 мм имели три–пять склеритов. Эти особи по сравнению с годовиками имели более развитый скелет плавников, замкнутые в кольцо тела позвонков, окостеневшие предорсалии (отсутствовал сериальный элемент за первым остистым отростком), замкнутые сейсмоденситивные каналы *dentale*, *anguloarticulare*, *frontale* и *praeperculum* (табл. 1). У них отсутствовали зубы на *vomer*, но имелись увеличенные зубы на *dentale*, *glossohyale* и *praemaxillare*. На профиле головы малька хорошо видна укороченная нижняя челюсть с удлиненными зубами в передней части *dentale* (рис. 3а). На вентродорсальной проекции головы малька (рис. 3б) видно, что нижняя челюсть не полностью смыкается с верхней, а верхняя челюсть расширена в передней части за счёт соединительнотканых обкладок *praemaxillare*, описанных у взрослых гольцов (N1) Маркевичем с соавторами (2017).

**Таблица 1.** Оценки роста и транзитивных фенетических состояний элементов скелета у особей разного возраста носатого (N1) гольца *Salvelinus malma* complex Кроноцкого озера (Восточная Камчатка) в экспериментальных условиях (6°C)

Признак	Возраст, сут после вылупления (число особей, экз.)									
	54 (4)	84 (5)	145 (8)	155 (4)	166 (4)	193 (5)	246 (4)	353 (2)	635 (1)	699 (1)
<i>FL</i> , мм	18.0–20.0	20.0–21.0	20.0–21.0	19.8–22.5	22.8–24.9	22.1–24.0	24.0–24.6	24.0–26.5	51.0	59.0
	18.9	20.4	20.3	21.6	23.7	23.0	24.4	25.3		
<i>P</i>	3–7	4–9	5–8	11–12	12–13	12	13	13–14	13	13
	4.7	6.8	6.6	11.8	12.5			13.5		
<i>D</i>	7–9	11	10–14	15	16	15–16	16–18	16–17	15	16
	8.0		12.2			15.7	17.0	16.5		
<i>A</i>	0–3	7–10	4–10	10–12	12–14	13	13–14	12–13	13	14
	1.0	8.8	6.6	11.3	13.0		13.3	12.5		
<i>V</i>	0	0	0–5	7–8	8–9	8–9	9	9	9	9
			2.0	7.5	8.8	8.7				
<i>Dn</i>	1	1	1	2–3	3	3	3	3	6	9
				7.5						
<i>Pn</i>	1	1	1	1–2	2	2	2	2	6	9
				1.3						
<i>An</i>	1	1	1	2–3	3	3	3	3	5	8
				2.3						
<i>Vn</i>	0	0	0–1	1	2–3	2–3	2–3	3	6	9
			0.4		2.5	2.7	2.7			
<i>Cn</i>	2–3	3	2–3	4	4–6	5	5–6	6	11	13
	2.3		2.6		5.0		5.3			
<i>sp.br.</i>	0	0	0	0–2	1–2	2–3	6–7	6–7	16	17
				1.3	1.5	2.3	6.3	6.5		
<i>os.br.</i>	0	0	0	1	1	1	2–3	2–3	3	3
							2.3	2.5		
<i>r.br.</i>	4–5	4–5	2–6	9–10	11–13	10–11	11–12	11–12	11	13
	4.5	4.6	4.6	9.3	11.8	10.3	11.3	11.5		
<i>mx</i>	1–2	3–4	9–14	9–11	11–13	7–10	12–16	13–14	16	16
	1.8	3.7	11.0	9.8	11.5	8.3	13.7	13.5		
<i>pmx</i>	1	3–4	5–9	5–9	6–9	5–7	6–8	8–11	10	14
		3.3	6.4	6.5	7.5	6.0	6.7	9.5		
<i>dent</i>	3	3	3	4	5	5	5–6	5–6	6	6
							5.3	5.5		
<i>ang</i>	0	1	1	2	2	2	3–4	3–4	4	4
							3.3	3.5		
<i>pop</i>	0	0–1	0	1–2	3	3	3	3	3	3
		0.3		1.8						
<i>psph</i>	1	2	1–3	3	3–4	3–4	4	4	5	5
			1.4		3.5	3.3				
<i>v</i>	0	0	0	0–1	1–2	1–2	1–2	2	3	3
				0.8	1.5	1.7	1.7			

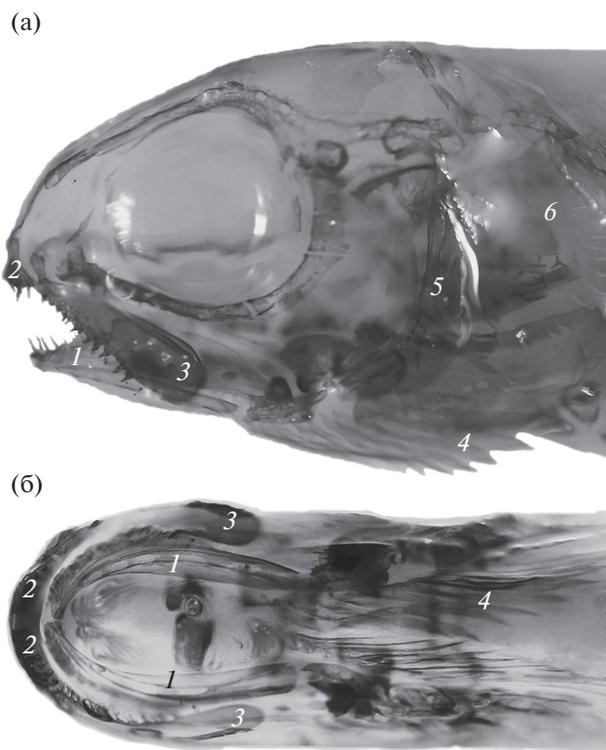
Таблица 1. Окончание

Признак	Возраст, сут после вылупления (число особей, экз.)									
	54 (4)	84 (5)	145 (8)	155 (4)	166 (4)	193 (5)	246 (4)	353 (2)	635 (1)	699 (1)
<i>seth</i>	0	0	0	0	1	1	$\frac{1-2}{1.3}$	2	2	2
<i>fr</i>	0	$\frac{0-1}{0.3}$	$\frac{0-1}{0.2}$	$\frac{2-3}{2.8}$	$\frac{3-4}{3.5}$	$\frac{3-4}{3.3}$	3	3	4	4
<i>gl</i>	1	1	$\frac{5-7}{5.6}$	$\frac{7-9}{8.0}$	$\frac{9-12}{10.5}$	$\frac{7-10}{8.7}$	$\frac{9-10}{9.3}$	$\frac{8-9}{8.5}$	8	11
<i>vert.gd</i>	0	0	0	$\frac{0-2}{1.3}$	$\frac{2-3}{2.5}$	$\frac{2-3}{2.7}$	3	3	4	4
<i>pred</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	16	17
<i>Dpt</i>	0	0	0	$\frac{0-10}{6.3}$	$\frac{9-11}{10.3}$	$\frac{9-11}{10.3}$	$\frac{12-13}{12.3}$	12	13	13
<i>Apt</i>	0	0	0	$\frac{0-8}{3.3}$	$\frac{8-10}{9.3}$	$\frac{8-10}{9.3}$	$\frac{9-10}{9.7}$	$\frac{9-10}{9.5}$	11	11

**Примечание.** Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение. Обозначения признаков здесь и в табл. 2: *FL* – длина по Смитту; *P, D, V, A* – число заложившихся лучей соответственно в грудных, спинном, брюшных, анальном плавниках; *Dn, Pn, Vn, An* – максимальное число члеников в одном луче плавника; *Cn* – максимальное число члеников в луче верхней лопасти хвостового плавника; *sp.br.* – число окостеневших жаберных тычинок; *os.br.* – число окостеневших элементов на 1-й жаберной дуге; *r.br.* – число пар жаберных лучей; *mx, pmx* – maxillare и praemaxillare ( $n + 1$  – пластинка с  $n$  приросших зубов); *dent* – dentale (3 – есть приросшие зубы, 4 – замкнулись отверстия вдоль нижнего края кости, 5 – есть стенки гиомандибулярного канала боковой линии, 6 – канал замкнут в трубку); *ang* – anguloarticulare (1 – зачаток, 2 – есть нижний отросток, 3 – есть верхний отросток, 4 – есть канал сейсмочувствительной системы боковой линии, замкнутый в трубку); *por* – праеорегскулум (0 – здесь и далее отсутствие костной закладки; 1 – зачаток без отверстий, 2 – есть отверстия сейсмочувствительного канала боковой линии, 3 – есть парные стенки защиты канала); *psph* – parasphenoideum (1 – игловидный зачаток, 2 – есть тонкие боковые отростки, 3 – булавовидная форма боковых отростков, 4 – замкнулись задние отверстия, 5 – замкнулись передние отверстия); *v* – vomer (1 – парный зачаток, 2 – единая пластинка, 3 – головка и рукоятка кости разделены); *seth* – supraethmoideum (1 – есть головка кости, 2 – есть задний отросток); *fr* – frontale (1 – зачаток орбитального отдела, 2 – есть жёлоб сейсмочувствительного канала боковой линии с отверстиями, 3 – есть боковые выступы защиты канала, 4 – канал заключён в трубку); *gl* – glossohyale (1 – парная закладка, 2 – единая пластинка,  $>2 - n + 1$  – пластинка с  $n$  приросших зубов); *vert.gd* – степень дифференцировки осевого скелета (1 – есть 1-й зачаток тела позвонка, 2 – есть закладки тел позвонков в передней части туловища, 3 – закладка всех тел позвонков, 4 – замыкание всех закладок тел позвонков в кольца); *pred* – predorsalia (общее число костей); *Dpt, Apt* – число окостеневших птеригофоров спинного и анального плавников.

**Окраска.** Пигментация предличинки меланином начинается примерно через 1 мес. после вылупления. В возрасте 90 сут у предличинки сформировалась почти однотонная окраска боков тела с равномерно рассеянными зёрнами меланина и слабой чёрной окантовкой передней части спинного плавника (рис. 1б). Плавниковая кайма равномерно покрыта мелкими зёрнами жёлто-оранжевого пигмента. К возрасту 110 сут несколько крупных чёрных пятен сформировались в передней половине туловища (рис. 1в) (Пичугин, Маркевич, 2015). Добавочные чёрные пятна появлялись на боках тела в течение соматического роста и закладки осевого скелета (рис. 1г). Центры этих добавочных пятен располагались чуть выше боковой линии, и при дальнейшем росте особей часть из них примыкала к более тёмноокрашенной спинке мальков и не пересекала боковую линию (рис. 1д).

**Сравнительный анализ развития выращенных в эксперименте и диких личинок носатого (N1) гольца.** Для сравнения использовали личинок *FL* 24–28 мм (табл. 2). Личинки, выращенные в эксперименте, имели возраст 166–353 сут и отличались от диких более продвинутым развитием элементов скелета. Достоверные (по  $t_{st}$ ) различия выявлены по уровню дифференцировки parasphenoideum, dentale, frontale, праеорегскулум, числу зубов на glossohyale, maxillare, праемахилларе, числу закладок жаберных лучей и степени развития брюшных плавников. Однако нельзя исключить, что ранняя молодь носатого гольца (N1), взятая с другого нерестилища (ручья Тундровый) с иной динамикой температуры по сравнению с наблюдаемой на нерестилище в р. Узон, несколько отличается по темпу остеогенеза. Чешуя у диких N1 закладывается при *FL* 46–50 мм. Дикий малёк *FL* 52 мм имел несколько рядов чешуи выше и ниже боковой линии.



**Рис. 3.** Профиль (а) и вентродорсальная проекция (б) головы малька (*FL* 59 мм, возраст 699 сут) носатого (N1) гольца *Salvelinus malma* complex и расположение челюстных костей черепа: 1 – dentale, 2 – praemaxillare, 3 – maxillare, 4 – жаберные лучи, 5 – праеорперкулум, 6 – орперкулум.

Сравнительный анализ развития выращенной в одинаковых условиях молоди носатого (N1) и белого гольцов Кроноцкого озера. Носатый голец (N1) отличается от белого меньшими диаметром икры (4.8–5.3 (5.03) против 5.3–6.0 (5.64) мм) и длиной свободных эмбрионов (14.2–17.5 (14.7) против 18.2–20.3 (19.57) мм), динамикой изменения окраски личинок, поздними сроками появления воздуха в плавательном пузыре, закладки сошника и жаберных тычинок, но более ранней закладкой осевого скелета и чешуй, которые формируются при меньшей *FL* (табл. 2, 3). В черепе белого гольца не выявлены задержки развития нижней челюсти, выраженные у носатого гольца. Личинки носатого гольца сходны с таковыми белого (Пичугин, Маркевич, 2018) по низкому темпу роста и поздней кальцификации костей скелета.

### ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам сравнительного анализа морфо- и остеогенеза носатого (N1), белого и малоротого гольцов Кроноцкого озера и проходной формы северной мальмы сделан вывод о наибольшей близости характеристик носатого (N1) и малоротого гольцов к таковым белого гольца, а не мальмы (Пичугин, 2015, 2018, 2019; Пичугин, Маркевич,

2018). Характерной особенностью носатого (N1) и малоротого гольцов явились очень медленный рост и поздняя кальцификация скелета, которые сформировались и генетически закрепились у белого гольца вследствие длительного пребывания при низкой температуре его нерестилищ (Пичугин, Маркевич, 2018) и выявлены у всех трёх форм при относительно высокой температуре эксперимента. Ранее была отмечена высокая изменчивость темпа роста и остеогенеза у личинок белого гольца в эксперименте и сделано предположение о различных жизненных стратегиях развивающихся личинок, остающихся на нерестилище или скатывающихся (сносимых) по течению. Вероятно, из последних и выделились носатые и малоротый гольцы. В описываемом эксперименте у малька носатого гольца обнаружена гетерохронная задержка роста dentale и articulare и короткая нижняя челюсть (рис. 3а), которая является отличительной особенностью взрослых носатых гольцов N2 и N3. Такая же задержка была описана и у мальков малоротого гольца (Пичугин, 2019). Во взрослом состоянии у носатого гольца (N1) укорочение нижней челюсти сохраняется, а у малоротого челюсти выравниваются (Есин, Маркевич, 2017. С. 97, 102). Т.е. траектории развития носатых и малоротого гольцов в личиночный и мальковый периоды весьма сходны, с той раз-

**Таблица 2.** Оценки ( $M \pm m$ ) транзитивных фенетических состояний элементов скелета у экспериментальных и диких особей носатого (N1) и экспериментальных особей белого гольца *Salvelinus malma* complex Кроноцкого озера (Восточная Камчатка)

Признак	Носатый (N1) голец		Белый голец
	эксперимент (12 экз.)	дикие (7 экз.)	эксперимент (16 экз.)
<i>FL</i> , мм	24.9 ± 0.3	25.5 ± 0.3	25.0 ± 0.2
<i>P</i>	12.8 ± 0.3	13.6 ± 0.2	13.9 ± 0.1
<i>D</i>	16.0 ± 0.3	16.0 ± 0.2	15.7 ± 0.2
<i>A</i>	13.2 ± 0.2	13.4 ± 0.3	12.6 ± 0.2
<i>V</i>	9.0	8.4 ± 0.4	9.0
<i>Dn</i>	2.8 ± 0.2	3.0 ± 0.3	3.3 ± 0.1
<i>Pn</i>	2.1 ± 0.2	1.6 ± 0.2	2.1 ± 0.1
<i>An</i>	2.9 ± 0.1	3.0 ± 0.3	3.1 ± 0.2
<i>Vn</i>	2.5 ± 0.2*	1.7 ± 0.2	2.3 ± 0.1
<i>Cn</i>	5.2 ± 0.2	4.9 ± 0.3	5.1 ± 0.1
<i>Cn1</i>	4.5 ± 0.2	4.8 ± 0.3	4.6 ± 0.2
<i>Cn2</i>	5.5 ± 0.2	5.5 ± 0.5	5.5 ± 0.2
<i>sp.br.</i>	4.6 ± 0.7	5.7 ± 0.5	4.3 ± 0.5
<i>os.br.</i>	1.7 ± 0.2	1.1 ± 0.1	1.3 ± 0.2
<i>r.br.</i>	11.5 ± 0.2*	10.4 ± 0.4	11.8 ± 0.1
<i>mx</i>	12.6 ± 0.5*	8.7 ± 0.5	13.6 ± 0.6
<i>pmx</i>	7.7 ± 0.1*	4.4 ± 0.4	9.0 ± 0.4
<i>dent</i>	5.1 ± 0.5*	4.1 ± 0.1	4.8 ± 0.1
<i>art</i>	2.6 ± 0.2	2.0 ± 0.2	2.1 ± 0.1
<i>pop</i>	2.8 ± 0.1*	1.6 ± 0.2	1.9 ± 0.1
<i>psph</i>	4.1 ± 0.1*	3.2 ± 0.2	3.1 ± 0.1
<i>v</i>	1.9 ± 0.1	2.1 ± 0.3	1.8 ± 0.1
<i>th.v</i>	0.4 ± 0.2	1.3 ± 0.5	0
<i>seth</i>	1.0 ± 0.2	0.9 ± 0.1	0.6 ± 0.2
<i>fr</i>	3.3 ± 0.2*	2.6 ± 0.2	2.4 ± 0.2
<i>gl</i>	9.8 ± 0.5*	7.7 ± 0.6	7.1 ± 0.3
<i>vert.gd</i>	2.8 ± 0.1	2.4 ± 0.2	2.1 ± 0.1
<i>N vert.</i>	62.3 ± 3.9	49.4 ± 8.1	49.2 ± 5.0
<i>pred</i>	0.8 ± 0.8	0	0
<i>PterD</i>	11.3 ± 0.3	11.9 ± 0.3	11.5 ± 0.2
<i>PterA</i>	9.3 ± 0.2	9.1 ± 0.5	9.3 ± 0.1

**Примечание.** *Cn1*, *Cn2* — максимальное число члеников в луче центральной части и нижней лопасти хвостового плавника, *th.v* — число зачатков зубов на сошнике, *N vert.* — число тел позвонков;  $M \pm m$  — среднее значение и его ошибка; \*отличия от диких особей носатого (N1) гольца достоверны по критерию Стьюдента при  $p < 0.05$ .

ницей, что у малоротого гольца происходит также задержка роста этмоидного отдела черепа и изменение положения супраэтноида и предчелюстных костей (Пичугин, 2019). Кроме этого, носатый (N1) и малоротый гольцы отличаются от белого меньшими диаметром зрелой икры (соответственно 4.8–5.3 (5.03) и 4.1–5.3 (4.80) против 5.3–6.0 (5.64) мм) и длиной свободных эмбрионов (14.2–17.5 (15.9) и 11.8–16.5 (14.7) против 18.2–20.3 (19.57) мм). Носатый (N1) голец занимает по этим признакам промежуточное положение между белым и малоротым гольцами. Вопрос о генетической составляющей и скорости микроэволюции популяционных характеристик диаметра икры и размеров свободного эмбриона, которые у каждой обособленной формы гольцов *Salvelinus* устойчиво повторяются на протяжении многих поколений и являются её характеристикой, практически не исследован. Известно, что диаметр икры и длина свободного эмбриона у гольцов в значительной степени определяют скорость роста и развития в личиночный период (Valdimarsson et al., 2002).

При оценке дифференциации кроноцких гольцов по аллельной изменчивости десяти микросателлитных локусов ядерной ДНК носатые (N1) гольцы также оказались ближе к белому гольцу, чем малоротый голец, для которого подтверждена репродуктивная изоляция (Есин и др., 2018). Очевидно, что при сходной “скорости специализации” носатого и малоротого гольцов форма, нерестующая в одном притоке и в близкие сроки с белым гольцом, позже достигнет репродуктивной изоляции, чем озёрная, глубоководная, сместившая сроки нереста. Подобно белому и малоротому гольцам, носатый (N1) голец, инкубированный и выращиваемый экспериментально, характеризовался высокой изменчивостью темпа роста и развития в личиночный период, но отличался от них высокой долей уродливых изогнутых эмбрионов, которые развивались, но не смогли перейти к активному плаванию и внешнему питанию и погибли. Можно предположить, что носатый (N1) голец при специализации приобрёл очень узкий температурный оптимум развития (1–2°C), отклонения от которого и привели к аномалиям свободных эмбрионов. Ранняя закладка осевого скелета и чешуй у носатого (N1) гольца по сравнению с белым демонстрирует регулируемую частую гетерохронию остеогенеза при более высокой температуре нерестилищ и его раннюю готовность к выходу в озёрную литораль.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен Г.Н. Маркевичу, Е.В. Есину (Кроноцкий государственный биосферный заповедник) и Л.А. Анисимовой (ВНИРО) за сбор и доставку

**Таблица 3.** Возраст и длина (*FL*) выращенных при одинаковых условиях особей носатого (N1) и белого гольцов *Salvelinus malma* complex Кроноцкого озера при наступлении сходных онтогенетических стадий и закладке некоторых окостенений

Стадия	Носатый (N1) голец (данные автора)		Белый голец (Пичугин, Маркевич, 2018)	
	Возраст, сут	<i>FL</i> , мм	Возраст, сут	<i>FL</i> , мм
Вылупление	0	14.2–17.5	0	18.2–20.3
Появление воздуха в плавательном пузыре	130–135	20.3–22.0	<b>62–64</b> 80–90	<b>25.0–26.0</b> 24.0–25.0
Начало этапа смешанного питания	110	19.9.–20.2	<b>62–64</b> 80–90	<b>25.0–26.0</b> 24.0–25.0
Закладка:				
– первых жаберных тычинок	155	19.8–22.5	121	24.5–25.0
– всех тел позвонков	<b>166</b> 216	<b>24.2–24.9</b> 25.0	<b>206</b> 360	<b>29.5</b> 28.0–31.0
– сошника	155	21.7–22.5	121	24.5–25.0
– супраэктомоида	166	22.8–23.0	<b>206</b>	<b>29.5</b>
– чешуи	>353	?	<b>490</b>	<b>46.0–47.0</b>

**Примечание.** Полу жирным шрифтом выделены самые быстрорастущие особи, “?” – данные отсутствуют.

в МГУ живой икры носатого (N1) гольца и предоставление гидрологических данных нерестилища этой формы в притоке Узон; Т.И. Шпиленку и Д.М. Паничевой (Кроноцкий государственный биосферный заповедник) за техническую поддержку при организации работ на территории Кроноцкого заповедника; А.Н. Строганову (МГУ) за предоставленное холодильное оборудование; С.С. Алексееву (ИБР РАН) за обсуждение рукописи.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа проведена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 18-04-00092.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бусарова О.Ю., Маркевич Г.Н., Кнудсен Р., Есин Е.В. 2017. Трофическая дифференциация носатого гольца *Salvelinus schmidtii* Viktorovsky, 1978 озера Кроноцкое (Камчатка) // Биология моря. Т. 43. № 1. С. 47–53.
- Викторовский Р.М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов. М.: Наука, 110 с.
- Вуколов Э.А. 2004. Основы статистического анализа. М.: Форум, 464 с.
- Есин Е.В., Маркевич Г.Н. 2017. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части северной Пацифики: происхождение, эволюция, современное разнообразие. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 188 с.
- Есин Е.В., Бочарова Е.С., Маркевич Г.Н. 2018. Генетическая дифференциация гольцов озера Кроноцкого (Восточная Камчатка) по изменчивости микросателлит-

ной ДНК // Матер. XIX Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 287–291.

Маркевич Г.Н., Анисимова Л.А., Салтыкова Е.А. и др. 2014. Разнообразие и особенности биологии эндемичных форм гольца *Salvelinus malma* из бассейна оз. Кроноцкое // Матер. XV Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 325–330.

Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Бусарова О.Ю. и др. 2017. Разнообразие носатых гольцов *Salvelinus malma* (Salmonidae) Кроноцкого озера (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 5. С. 521–533.  
<https://doi.org/10.7868/S0042875217050125>

Пичугин М.Ю. 2009. Развитие элементов скелета в эмбрионально-личиночный период у карликовой и мелкой симпатрических форм *Salvelinus alpinus* complex из оз. Даватчан (Забайкалье) // Там же. Т. 49. № 6. С. 763–780.

Пичугин М.Ю. 2015. Особенности роста и развития скелета ранней молодежи северной мальмы *Salvelinus malma* из рек западной Камчатки в связи с температурным режимом нерестилищ // Там же. Т. 55. № 4. С. 435–452.  
<https://doi.org/10.7868/S0042875215040128>

Пичугин М. Ю. 2018. Особенности морфогенеза черепа у гольцов симпатрических форм *Salvelinus malma* complex Кроноцкого озера // Матер. XIX Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 328–331.

Пичугин М. Ю. 2019. Особенности раннего онтогенеза эндемичной озёрной формы *Salvelinus malma* complex

- (Salmonidae) – малоротого гольца Кроноцкого озера (восточная Камчатка) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 59. № 6. С. 681–692.  
<https://doi.org/10.1134/S0042875219040155>
- Пичугин М.Ю., Маркевич Г.Н.* 2015. Исследование ранних стадий онтогенеза симпатрических форм гольцов *Salvelinus* Кроноцкого озера, выращенных в эксперименте // *Матер. XVI Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”*. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 328–331.
- Пичугин М.Ю., Маркевич Г.Н.* 2018. Особенности раннего онтогенеза белого гольца *Salvelinus malma* complex (Salmonidae) Кроноцкого озера (восточная Камчатка) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 58. № 5. С. 589–598.  
<https://doi.org/10.1134/S0042875218050193>
- Салтыкова Е.А.* 2016. Морфологическое разнообразие и дивергенция гольцов рода *Salvelinus* озера Кроноцкого (восточная Камчатка): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 25 с.
- Сенчукова А.Л., Павлов С.Д., Мельникова М.Н., Мюге Н.С.* 2012. Генетическая дифференциация гольцов (род *Salvelinus*) из озера Кроноцкого на основе анализа митохондриальной ДНК // *Вопр. ихтиологии*. Т. 52. № 4. С. 489–499.
- Esin E.V., Markevich G.N., Pichugin M.Yu.* 2018. Juvenile divergence in adaptive traits among seven sympatric fish eco-morphs arises before moving to different lacustrine habitats // *J. Evol. Biol.* V. 31. № 7. P. 1018–1034.  
<https://doi.org/10.1111/jeb.13283>
- Pichugin M.Yu., Markevich G.N.* 2015. Some features of morphology diversification of Dolly Varden morphs from Lake Kronotskoe in early development // *Abstr. 8-th Int. Charr symp.* P. 113.
- Valdimarsson S.K., Skulason S., Snorrason S.S.* 2002. The relationship between egg size and the rate of early development in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* // *Environ. Biol. Fish.* 65. С. 463–468.  
<https://doi.org/10.1023/A:1021107712866>