

УДК 597.553.2.591.39

## РАЗВИТИЕ ИСКУССТВЕННОГО ГИБРИДА МЕЖДУ ДВУМЯ ГЛУБОКОВОДНЫМИ СИМПАТРИЧЕСКИМИ ФОРМАМИ МАЛЬМЫ *SALVELINUS MALMA COMPLEX* (SALMONIDAE) ИЗ КРОНОЦКОГО ОЗЕРА (ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА)

© 2021 г. М. Ю. Пичугин\*

Московский государственный университет, Москва, Россия

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

Поступила в редакцию 17.08.2020 г.

После доработки 01.09.2020 г.

Принята к публикации 02.09.2020 г.

Исследовано развитие эмбрионов и личинок гибрида между уникальными эндемичными глубоководными формами северной мальмы *Salvelinus malma complex* Кроноцкого озера (самки малоротого × самцы большеротого гольцов), выращенных в лаборатории при 6°C. Гибридные эмбрионы отставали в развитии от эмбрионов малоротого гольца и имели многочисленные аномалии развития. Смертность в позднем органогенезе и при абортном вылуплении составила 93%, вскоре после вылупления – 3.5%. У личинок имелись аномалии и частные гетерохронии в развитии элементов скелета. Их массовая гибель приходится на период закладки осевого скелета. Семь гибридных особей (0.9%) прожили более одного года, достигли малькового периода, не имели аномалий скелета и достоверно отличались от мальков малоротого гольца меньшим числом лучей и птериофоров в спинном плавнике. Необычную для гольцов форму vomer и glossohyale у гибридов можно рассматривать как гибридное новообразование. Обсуждаются причины замедления эмбриогенеза и его аномалий, а также аномалий скелета и высокой смертности гибридов.

Ключевые слова: гибрид симпатрических глубоководных форм *Salvelinus malma complex*, развитие, остеогенез, гетерохронии, личинка, малёк, Кроноцкое озеро, Камчатка.

DOI: 10.31857/S0042875221040159

В крупнейшем пресноводном водоёме Восточной Камчатки – Кроноцком озере, отрезанном системой порогов от проникновения проходных лососёвых рыб (Salmonidae), обитают нерка-кочани *Oncorhynchus nerka* и семь морфологически различающихся эндемичных форм северной мальмы *Salvelinus malma complex* (Ostberg et al., 2009; Сенчукова и др., 2012). Из них пять форм гольцов (белый (WW), длинноголовый (LL) и три формы носатых (N1, N2 и N3)) размножаются в притоках озера с разным температурным режимом, а две (малоротый (SS) и большеротый (BB) гольцы) – на глубоководных озёрных нерестилищах (Есин, Маркевич, 2017; Есин и др., 2018). Уникальные озёрные формы были впервые обнаружены в 2012–2014 гг. при обловах глубоководной зоны Кроноцкого озера (Маркевич и др., 2014, 2017а). Взрослые особи обеих форм встречались на всей акватории озера начиная с глубины 20–30<sup>1</sup> м и до 100 м. В летний сезон молодь и

взрослые BB отлавливались в придонном горизонте на глубинах 30–60 м на участках с илистым грунтом, а взрослые SS – в толще воды на глубинах 20–50 м.

Морфологически глубоководные формы (SS и BB) отличаются от эпимлнических (N1-3, LL и WW) гольцов коротким рылом (в среднем 16–17 против 18–25% длины головы (с)) и большим диаметром глаза (27–32 против 20–24% с). Между собой SS и BB достоверно и значительно отличаются длиной рыла, нижней и верхней челюстей, грудных и брюшных плавников (у SS короче), а также диаметром глаза (у SS больше) и пропорциями некоторых костей черепа (Салтыкова и др., 2015; Маркевич и др., 2017а). У особей BB длинная изогнутая нижняя челюсть, которая выступает вперёд верхней челюсти, достигая в среднем 70% с. Различия в морфологии головы BB и SS формируются в раннем онтогенезе, поскольку молодь BB длиной по Смитту (FL) 61–124 мм уже имеет выраженную удлинённую нижнюю челюсть и достоверно отличается по этому признаку и длине рыла от молоди SS (Esin et al., 2018).

<sup>1</sup> Эту зону озера считали глубоководной, поскольку она находилась ниже термоклина (Маркевич и др., 2017а).

Поймать более мелких диких особей ВВ и SS пока не удавалось.

В летнем питании ВВ отмечен только бентос (олигохеты, двустворчатые моллюски и личинки хирономид), который, как предполагается, рыбы выкапывают из ила с помощью специализированной нижней челюсти, а у SS помимо бентоса единично встречаются планктонные рачки и гаммарусы, что позволило Маркевичу с соавторами (2017а) отнести эту форму к эврифагам. Однако отмечено, что сравнительно высокая инвазия особей SS гельминтами, связанными в своём жизненном цикле с планктоном (в частности, трематодой *Diplostomum gasterostei*), происходит на литорали озера ещё в мальковый период и сохраняется у них в течение жизни. Взрослые особи SS являются придонными бентофагами, собирающими пищу с донной поверхности.

Сроки нереста озёрных форм на месяц и более смещены относительно нереста эпилимнических форм и частично перекрываются между собой, а нерестилища, по имеющимся в настоящее время данным, разобщены по вертикали и горизонтали. Нерестилища SS обнаружены в юго-восточной части озера на глубинах 30–40 м. Нерест предположительно проходит в момент наступления осенней гомотермии с конца октября до середины декабря при температуре 4.5–4.8°C. Созревающие особи ВВ отмечены в юго-западной части Кроноцкого озера, на глубинах ~50–60 м. Нерест этой формы проходит предположительно в период ледостава в январе–феврале при температуре 3.3–3.4°C (Маркевич и др., 2017а; Есин, Маркевич, 2017). Необходимо отметить, что глубоководные нерест и эмбрионально-личиночное развитие молоди – это довольно редкая особенность биологического цикла среди экотипов гольцов в пределах вида *S. malma* complex, обычно характеризующихся ручьевым или речным нерестом (Armstrong, Moggow, 1980; Пичугин, 2015; Есин, Маркевич, 2017).

Ранний онтогенез WW, N1 и SS был исследован при одинаковых условиях инкубации и выращивания (Пичугин, Маркевич, 2018; Пичугин, 2019а; Пичугин, 2020). Использованная минимальная технически возможная в условиях лаборатории кафедры ихтиологии МГУ температура 5–7°C (в среднем 6°C) находится в пределах толерантности предковой формы – северной мальмы, которой в камчатских реках свойствен растянутый до 4 мес. нерест, а эмбрионально-личиночное развитие её потомства на нативных нерестилищах протекает в широком диапазоне температуры и характеризуется эвритермностью (Пичугин, 2015). Напротив, выявление стенотермности любой из кроноцких форм в течение эмбриогенеза и личиночного периода свидетельствовало бы об утрате части изменчивости по этому показателю

от предкового вида. Другим отличием лабораторной инкубации и выращивания молоди глубоководных форм, таких как SS, от нативных условий является отсутствие гидростатического давления в ~304–405 кПа, имеющегося на соответствующей глубине. Эту особенность технически сложно воссоздать в лаборатории. Однако имеется опыт успешной инкубации икры и подращивания молоди до наступления малькового периода форм арктических гольцов *S. alpinus* complex с глубоководным (30–50 м) нерестом (Павлов, Осин, 2008; Пичугин, 2009а, 2009б; Алексеев и др., 2019; Пичугин, Алексеев, 2019). Отсутствие в уловах дикой молоди глубоководных форм  $FL < 60–70$  мм не позволило провести её сравнительный анализ с полученной в лаборатории молодью и оценить влияние условий инкубации и выращивания на рост и особенности морфогенеза (возраст появления воздуха в плавательном пузыре, переход на этап смешанного питания и т.д.). Однако при сравнении лабораторных серий молоди были выявлены значительные популяционные различия в темпе роста, формировании окраски и особенностях закладки и дифференцировки элементов скелета в течение эмбрионально-личиночного периода. В ноябре 2014 г. при сборе живой икры SS (Пичугин, 2019а) была получена и гибридная (SS × ВВ, далее SB) (Pichugin, Markevich, 2015), проведена её инкубация и подращивание молоди.

Цель настоящей работы – описать некоторые особенности эмбриогенеза и остеогенеза личинок и мальков SB и провести сравнительный анализ с таковыми SS (Пичугин, 2019а), выращенными одновременно в одинаковых условиях.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Оплодотворённую икру SB (>800 яиц) получили на озёрном нерестилище 08.11.2014 г. в результате осеменения “сухим” способом икры нескольких текучих самок SS спермой текучих самцов ВВ. Транспортировку в Москву осуществили в течение 2 сут в изотермическом контейнере с талым льдом. Инкубацию икры и подращивание молоди проводили при средней температуре соответственно 5.5 и 6.0°C. Икру, размещённую однослойно, и свободных эмбрионов после вылупления содержали в плавучих сетчатых садках в аквариумах объёмом 20 л с аэрацией, расположенных в холодильной установке. Партии икры SS содержали в таких же аквариумах. Частичную (~1/4–1/3 объёма) смену дистиллированной воды проводили еженедельно.

Через 1 мес. после вылупления предличинок SB и SS одного возраста (число суток от вылупления) пересадили в аквариумы объёмом 10 и 20 л с плотностью 2.5–3.0 экз/л. К мальковому периоду объём воды на одну особь увеличили до 0.1–0.2 экз/л.

Икру инкубировали в темноте, а молодь развивалась при естественном фотопериоде. Кормили живыми личинками хирономид, начиная с самых мелких и постепенно увеличивая их размер.

Из-за малого числа выживших гибридных личинок фиксировали и изучали только погибающих (прекративших питаться) и погибших особей. Изготовление ализариновых препаратов и оценку степени дифференцировки костей черепа, осевого скелета и скелета плавников молоди проводили по ранее описанным методикам (Пичугин, 2009б, 2015). Двух мальков SB после описания уровня морфологического развития растворили в щёлочи для выделения отдельных костей черепа. Остальные ализариновые пробы сохраняются в глицерине в коллекциях автора. Изучены рост и развитие скелета 28 экз. личинок и мальков. Для сравнительного анализа использовали ализариновые препараты 35 экз. одновозрастной молоди SS (Пичугин, 2019а).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Особенности развития

Диаметр набухшей икры SB составил 4.1–5.3 (4.80) мм. Окраска яиц бледно-жёлтая (Пичугин, Маркевич, 2015). К 42-м сут после оплодотворения (п.о.) у эмбрионов появились эритроциты, пульсация сердечной трубки и глазные бокалы, а пигментацию глаз наблюдали после 53-х сут. У эмбрионов SS красная кровь и пигмент в глазах появились к 38–40-м сут. Массовая гибель эмбрионов SB и abortивный выклев начались на поздней стадии органогенеза — с 102-х сут п.о. Погибшие эмбрионы имели меньшие размеры по сравнению с одновозрастными развивающимися эмбрионами SS и были менее развиты. Часть особей имели изогнутый вверх или спирально закрученный хвостовой стебель. Особенно часто у погибающих эмбрионов выявлялись аномалии развития кровеносной системы, высокая изменчивость сосудов желточного мешка, кровяные сгустки из-за разрывов больших кровеносных сосудов и множественных повреждений мелких сосудов капиллярной сети. Значительное число эмбрионов погибли сразу после локального растворения оболочки и высвобождения головы физиологически не развитого эмбриона. Выживаемость эмбрионов SB в оболочке составила ~7% (против 95% SS).

Вылупление жизнеспособных эмбрионов SS абсолютной длиной (*TL*) 11.8–16.5 (14.7) мм было растянуто с 74 до 126 сут п.о. (Пичугин, 2019а). Вышедшие из оболочек на 115–126-е сут п.о. свободные эмбрионы SB *TL* 10–12 мм лежали на боку и прожили от нескольких суток до двух недель. Многие из них имели искривлённое тело, обводнённый желточный мешок, кровяные сгустки в

голове, области сердца, хвостовом стебле или желточном мешке. Наблюдался значительный полиморфизм желточной кровеносной сети: 1 — полное её отсутствие; 2 — наличие капиллярной сети с очень слабой или отсутствующей циркуляцией эритроцитов при отсутствии крупной печёночно-желточной вены; 3 — активная циркуляция эритроцитов и разное расположение печёночно-желточной вены, впадающей в предсердие либо справа, либо слева.

Около 30 свободных эмбрионов SB *TL* 12.8–13.9 (13.46) мм, вылупившихся на 131–139-е сут п.о. (~3.5% общего числа оплодотворённых яиц) выжили. Предличинки имели очень мелкие меланофоры вдоль спины, на боках тела и наибольшую их концентрацию на дорсальной стороне головы, над головным мозгом и вдоль верхней челюсти; зёрна жёлтого пигмента концентрировались в передней и затылочной частях головы, на боках тела и заходили на прозрачную плавниковую кайму. Эластотрихии спинного и хвостового плавников также густо окрашены жёлтым пигментом (рис. 1а).

Наблюдали быстрый соматический рост предличинки. К возрасту 50 сут после вылупления (п.в.) увеличилось число меланофоров на жаберных крышках, а на боках тела меланофоры увеличились в размерах и стали группироваться в мальковые пятна (рис. 1б). Особи перешли на этап смешанного питания в возрасте 62–72 сут п.в. при *FL* 18–21.5 мм: предпочитали самых мелких подвижных личинок хирономид при их отрыве от дна, мёртвых хирономид игнорировали. Воздух в плавательном пузыре появился у большей части личинок в возрасте 90–100 сут п.в. У особей SS переход на этап смешанного питания и появление воздуха в пузыре были растянуты: соответственно на 62–90-е и 90–155-е сут п.в. при *FL* 20.2–22.8 и 19.0–26.0 мм (Пичугин, 2019а).

Погибших особей SB из числа перешедших на этап смешанного питания в течение 2 мес. не было. Отставание в росте и прекращение питания части личинок SB началось в возрасте ~110 сут п.в. Особи, погибшие в возрасте 119 сут, имели *FL* ~ 20 мм (таблица). У них сохранилось небольшое количество желтка. В черепе из исследуемых костей заложились *dentale*, *anguloarticulare*, *maxillare*, *praemaxillare*, *operculum*, *parasphenoideum*, шесть–семь пар жаберных лучей, имелись парный зачаток или единое рыхлое образование *vomер*, не несущее зачатков зубов, *glossohyale* с двумя–тремя парами зубов, слабый зачаток *praеoperculum*. Не заложились *supraethmoideum*, *frontalia*, жаберные тычинки и элементы жаберных дуг. У одной из особей в осевом скелете имелся единственный костный элемент — зачаток последнего хвостового (уростилярного) позвонка; в плавниках заложились большая часть лучей, в



Рис. 1. Окраска предличинки гибрида симпатрических форм северной мальмы *Salvelinus malma* complex (малоротый × большеротый голец) Кроноцкого озера в возрасте: а – 10 сут, *TL* 13.9 мм; б – 50 сут, *TL* 16.4 мм.

грудных сохранился непарный элемент<sup>2</sup>; не окостенели птеригофоры спинного и анального плавников. У двух особей *FL* 21 и 22 мм, погибших в возрасте 131 сут, желток отсутствовал. Они имели в черепе, кроме вышеописанных зачатков костей, vomer в виде парной закладки без зачатков зубов, две и четыре жаберных тычинки и окостеневшее *ceratobranchiale* в нисходящей ветви жаберной дужки; полное число лучей во всех плавниках, кроме брюшных, 2-й членик в лучах спинного и анального плавников, окостеневшие птеригофоры спинного (9 и 10) и анального (7 и 9) плавников. В осевом скелете особи *FL* 21 мм имелся только зачаток последнего уростилярного позвонка, а особь *FL* 22 мм имела зачатки тел 31 туловищного и последнего уростилярного позвонков.

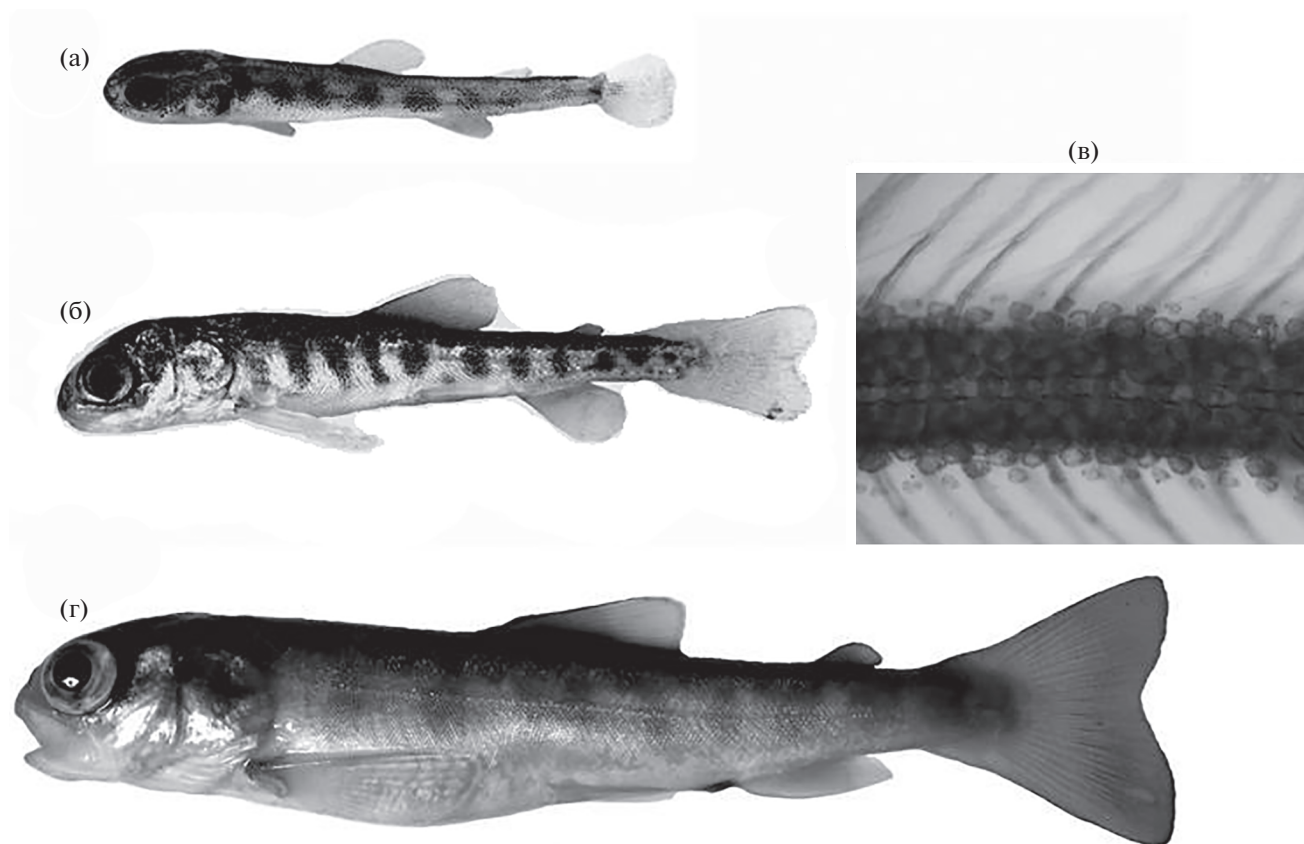
Особь SB, погибшие в возрасте 160 (3), 170 (5), 179 (2), 200 (2), 215 (2), 225 (1), 240 (1) и 253 (2) сут п.в. (рис. 2), имели тёмную окраску с зёрнами меланина на нижней части головы, боках тела и в основании хвостового плавника, семь–девять овальных мальковых пятен (*rain marks*) (рис. 2а) и

<sup>2</sup> При закладке лучей в грудных плавниках перед первым лучом, состоящим из пары гемитрихий, впервые описан короткий непарный костный элемент, который располагается в дорсальном ряду гемитрихий и обычно после закладки большей части или всех лучей прирастает к соседнему с ним дорсальному гемитрихию, после чего начинается сегментация лучей плавника (Пичугин, 2002а). Таким образом, длительное сохранение непарного элемента свидетельствует о задержке сегментации лучей плавника.

сходную степень развития скелета (таблица). У большей части личинок заложены *frontalia*. У одной из особей возраста 160 сут (*FL* 22.5 мм) сохранился желток, имелась головка *supraethmoideum*; у *frontalia*, закрывающих большую часть крыши черепа, развиты боковые выступы защиты сейсмочувствительного канала, частично сомкнутые в трубку. У этой же особи обнаружена аномалия – недоразвитие одного из двух лепидотрихий, составляющих один из лучей анального плавника. У двух других особей возраста 160 сут (*FL* 22 и 23 мм) в грудных плавниках сохранился непарный элемент, зачаток *supraethmoideum* отсутствовал, *frontale* представлено слабо развитой пластинкой над орбитой глаза.

Из пяти особей, погибших в возрасте 170 сут, одна (*FL* 22 мм) не имела зачатков vomer, *supraethmoideum*, *frontalia*, жаберных тычинок и *ceratobranchiale*, окостеневших птеригофоров спинного и анального плавников, но у неё заложены все лучи и 2-й членик в лучах спинного и анального плавников, а в осевом скелете зачатки 30 туловищных и последнего хвостового уростилярного позвонков. Эта особь имела, по-видимому, летальную аномалию – расширенной формы *parasphenoidium* без отверстий<sup>3</sup>. У второй особи этого воз-

<sup>3</sup> В норме в каудальной части кости за боковыми отростками (*processus lateralis*) имеется пара отверстий, через которые проходят головные нервы VII, а затем в средней части образуется пара отверстий для отростков V нерва (Пичугин, 2002б).



**Рис. 2.** Окраска (а, б, г) и степень развития чешуйного покрова (в) молоди гибрида симпатрических форм северной мальмы *Salvelinus malma* complex (малоротый × большеротый голец) Кроноцкого озера: а – личинка FL 24 мм; б, в – ранний малёк FL 47 мм, г – малёк FL 97 мм.

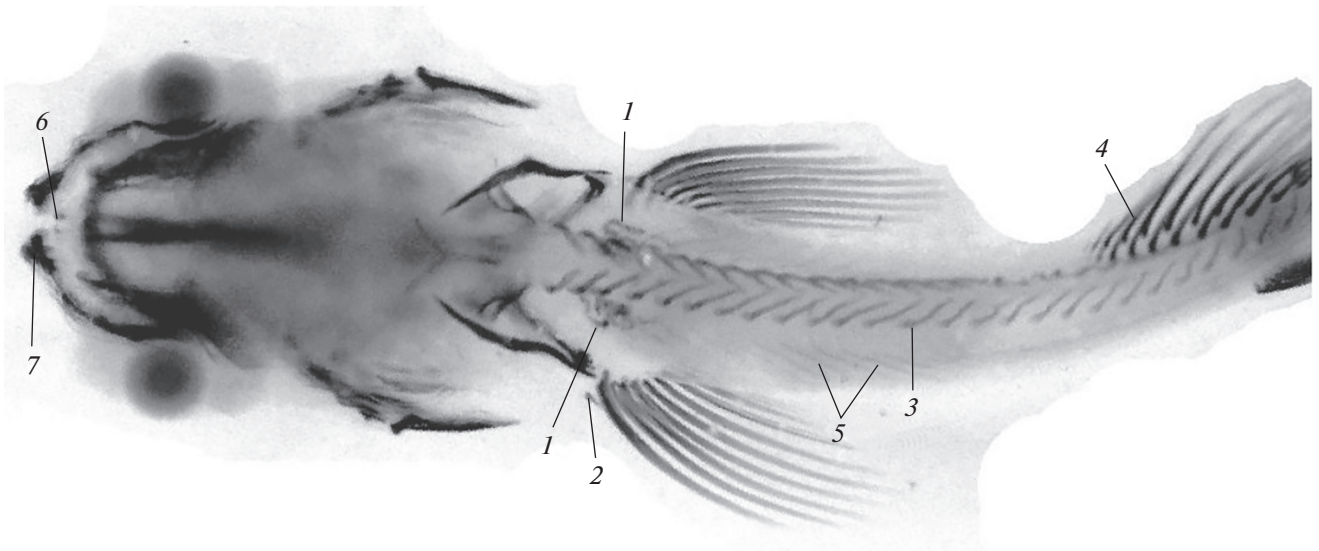
раста (FL 23.8 мм) в черепе имелись цельный зачаток vomer, головка supraethmoideum, frontalia, шесть жаберных тычинок и ceratobranchiale в жаберной дужке, более дифференцированное paracphenoideum, в осевом скелете – тела всех 32 туловищных и 18 хвостовых, в том числе последнего уростилярного, позвонков. Здесь также выявлена аномалия скелета – раздвоенные дорсально рёбра. Особь FL 21.5 мм (рис. 3) имела летальную аномалию осевого скелета (окрашивающиеся ализарином образования изогнутой червеобразной формы с двух сторон хорды вентрально от неё, над грудными плавниками), аномальную закладку уростилярного позвонка и только три нормальных зачатка тел туловищных позвонков, один из которых расположен под хордой примерно в середине вышеописанных аномальных червеобразных окостенений, а два других – вблизи вертикали первых и средних лучей спинного плавника. У этой же особи сохранился парный зачаток vomer и непарный элемент в грудных плавниках. Восходящие отростки предчелюстных костей на дорсовентральной проекции направлены вперёд, что демонстрирует загибание зубной

пластинки этой кости в пасть, как у личинок SS (Пичугин, 2019а. Рис. 4).

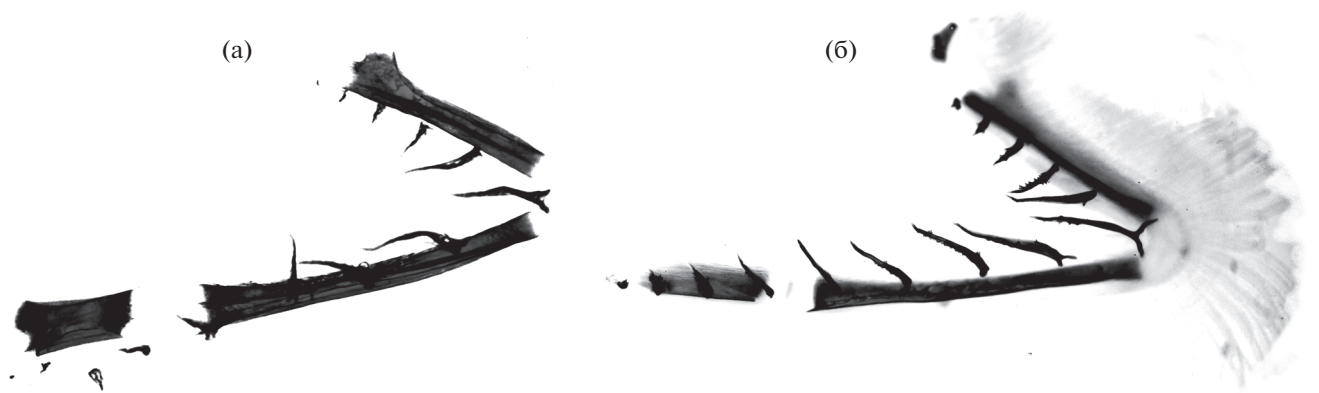
У одной из личинок SB (FL 24.1 мм), погибших в возрасте 179 сут, полностью отсутствовал правый грудной плавник, а в осевом скелете имелись зачатки не одного, а двух тел хвостовых уростилярных позвонков. У второй особи этого возраста (FL 24.0 мм) лучи в анальном, брюшных, хвостовом плавниках и птеригофоры анального и спинного плавников не окрашивались ализарином (т.е. в костную ткань не попали соли кальция), а в грудных плавниках сохранился непарный элемент.

У личинок, погибших в возрасте 225 и 253 сут (FL 24.0 и 22.0 мм), заложились все тела позвонков (по 65), имелось шесть и четыре жаберных тычинок и цельный vomer с тремя и двумя зубами, но отсутствовало supraethmoideum.

Следующие четыре особи, самые быстрорастущие, погибли на 2-м году жизни в возрасте 530 (FL 46.0 мм) и 540 (FL 38.5, 47.0 и 48.0) сут (рис. 2б). Они имели большую голову, пёструю спину в мелких округлых и неправильной формы чёрных пятнах, серо-жёлтые бока тела с 11–12 par-



**Рис. 3.** Особенности развития скелета у личинки *FL* 21.5 мм гибрида симпатрических форм северной мальмы *Salvelinus malma* complex (малоротый × большеротый голец) Кроноцкого озера (ализариновый препарат, дорсовентральная проекция): 1 – аномальные окостенения клеток-предшественников тел позвонков, 2 – непарный элемент грудных плавников, 3 – верхние остистые отростки, 4 – лучи спинного плавника, 5 – зачатки рёбер, 6 – парная закладка vomer, 7 – орбитальный зачаток frontale.



**Рис. 4.** Жаберные дуги мальков гибрида симпатрических форм северной мальмы *Salvelinus malma* complex (малоротый × большеротый голец) Кроноцкого озера: а – *FL* 74 мм, б – *FL* 97 мм.

marks, молочно-белое брюшко, прозрачные грудные, брюшные и анальный плавники и мелкие зёрна меланина в основании спинного и хвостового плавников, хорошо развитые кости черепа, 13–16 жаберных тычинок и все три кости жаберной дуги (кроме рано окостеневшей *ceratobranchiale*, развиты *epibranchiale* и *hyobranchiale* (рис. 4, табл. 1)). У этих особей имелись 16–17 *predorsalia*, полный ряд (65–66) тел позвонков, замкнутых в кольцо, и по три–четыре плотно расположенных ряда чешуй выше и ниже боковой линии (рис. 1), т.е. эти особи вступили в мальковый период развития.

В возрасте 3 года и 2 мес. (1031 и 1034 сут) погибли два малька *SB FL* 74 и 88 мм. Интересную особенность представляют их сошники, имеющие восходящий костный гребень или отросток (рис. 5а, 5б), глубоко входящий снизу в этmoidный отдел хрящевого черепа. Необычна форма пластинки *glossohyale*, суженная в передней части и расширенная каудально, с расходящимися рядами крупных зубов (рис. 5в). Некоторые кости их черепа представлены на рис. 6.

Последняя гибридная особь *SB*, самец II, прожила 4 года и 3 мес., достигнув *FL* 97 мм (рис. 2г). Её характеристики: *P* 14, *D* II 12, *A* II 11, *V* 9; птеригофоров *D* и *A* 13 и 11; *predorsalia* 16; *r.br.* 10/10;

Оценки роста и транзитивных фенетических состояний элементов скелета у особей разного возраста гибрида малоротого и большеротого гольцов (SB) и малоротого (SS) гольца *Salvelinus malma* complex Кроноцкого озера (Восточная Камчатка) в экспериментальных условиях (6°C)

Признак	Возраст, сут после вылупления (число особей, экз.)							
	118–131		160–200		225–254		530–584	
	SB (4)	SS (9)	SB (15)	SS (8)	SB (3)	SS (1)	SB (4)	SS (3)
<i>FL</i> , мм	$\frac{20.0-22.0}{20.8}$	$\frac{17.8-26.0}{21.6}$	$\frac{21.5-24.1}{22.8}$	$\frac{17.6-29.0}{22.8}$	$\frac{22.0-24.0}{23.3}$	23.2	$\frac{38.5-48.0}{44.9}$	$\frac{37.0-56.0}{45.7}$
<i>P</i>	$\frac{8-13}{10.8}$	$\frac{6-13}{10.4}$	$\frac{8-13}{12.1}$	$\frac{7-14}{12.6}$	13	13	13	$\frac{13-14}{13.3}$
<i>D</i>	$\frac{10-14}{12.3}$	$\frac{9-16}{14.7}$	$\frac{10-15}{13.8}$	$\frac{12-17}{15.1}$	$\frac{14-15}{14.3}$	15	$\frac{14-15}{14.5}$	$\frac{16-18}{16.7}$
<i>A</i>	$\frac{8-12}{10.5}$	$\frac{9-14}{11.3}$	$\frac{11-14}{12.6}$	$\frac{7-15}{12.3}$	$\frac{9-13}{11.7}$	13	$\frac{13-14}{13.5}$	13
<i>V</i>	$\frac{5-8}{7.0}$	$\frac{6-9}{8.0}$	$\frac{6-9}{8.1}$	$\frac{6-9}{8.4}$	9	9	9	9
<i>Dn</i>	$\frac{1-2}{1.5}$	$\frac{1-4}{1.9}$	$\frac{1-2}{1.7}$	$\frac{1-5}{2.7}$	2	3	$\frac{7-8}{7.8}$	$\frac{5-8}{7.0}$
<i>Pn</i>	1	$\frac{1-2}{1.1}$	$\frac{1-2}{1.2}$	$\frac{1-4}{1.5}$	1	1	$\frac{6-7}{6.5}$	$\frac{4-7}{5.7}$
<i>An</i>	$\frac{1-2}{1.5}$	$\frac{1-4}{1.8}$	$\frac{1-2}{1.7}$	$\frac{1-5}{2.7}$	$\frac{1-2}{1.7}$	3	$\frac{6-8}{7.3}$	$\frac{4-9}{6.7}$
<i>Vn</i>	1	$\frac{1-2}{1.2}$	$\frac{1-2}{1.3}$	$\frac{1-4}{1.8}$	1	2	$\frac{6-7}{6.8}$	$\frac{4-9}{6.7}$
<i>Cn</i>	4	$\frac{2-5}{3.3}$	$\frac{4-5}{4.2}$	$\frac{2-6}{4.3}$	$\frac{3-5}{4.0}$	4	$\frac{9-12}{10.5}$	$\frac{7-12}{10.0}$
<i>sp.br.</i>	$\frac{0-4}{1.5}$	$\frac{0-5}{1.3}$	$\frac{0-6}{3.4}$	$\frac{0-9}{3.3}$	$\frac{4-6}{5.0}$	3	$\frac{13-16}{14.3}$	$\frac{15-17}{15.7}$
<i>os.br.</i>	$\frac{0-1}{0.5}$	$\frac{0-1}{0.8}$	$\frac{0-1}{0.9}$	$\frac{0-3}{1.2}$	$\frac{1-2}{1.3}$	1	3	3
<i>r.br.</i>	$\frac{6-8}{7.0}$	$\frac{5-11}{8.3}$	$\frac{8-10}{9.3}$	$\frac{7-12}{9.6}$	10	9	11	$\frac{10-11}{10.7}$
<i>mx</i>	$\frac{7-9}{8.0}$	$\frac{7-12}{8.9}$	$\frac{7-14}{10.5}$	$\frac{6-16}{11.8}$	$\frac{10-13}{10.3}$	6	$\frac{13-15}{13.8}$	$\frac{10-15}{13.0}$
<i>pmx</i>	$\frac{3-7}{4.8}$	$\frac{2-10}{7.0}$	$\frac{4-11}{6.7}$	$\frac{4-12}{7.7}$	$\frac{7-10}{8.3}$	6	$\frac{6-8}{7.0}$	$\frac{7-13}{9.0}$
<i>dent</i>	4	$\frac{3-4}{3.6}$	4	$\frac{3-5}{4.3}$	4	4	6	6
<i>th<sub>dent</sub></i>	$\frac{8-11}{10.0}$	$\frac{8-13}{10.7}$	$\frac{6-14}{10.3}$	$\frac{7-17}{10.8}$	$\frac{10-12}{11.0}$	10	$\frac{9-12}{11.0}$	$\frac{11-13}{11.7}$
<i>ang</i>	2	$\frac{1-3}{1.4}$	$\frac{2-3}{2.5}$	$\frac{1-4}{2.2}$	$\frac{2-3}{2.3}$	2	4	4
<i>pop</i>	1	$\frac{1-2}{1.2}$	$\frac{1-2}{1.3}$	$\frac{1-2}{1.5}$	$\frac{1-2}{1.7}$	2	3	3

Окончание таблицы

Признак	Возраст, сут после вылупления (число особей, экз.)							
	118–131		160–200		225–254		530–584	
	SB (4)	SS (9)	SB (15)	SS (8)	SB (3)	SS (1)	SB (4)	SS (3)
<i>psph</i>	$\frac{2-3}{2.3}$	$\frac{1-3}{2.2}$	$\frac{2-4}{3.0}$	$\frac{2-5}{3.0}$	$\frac{3-5}{3.7}$	3	5	5
<i>v</i>	$\frac{1-2}{1.3}$	$\frac{0-2}{1.2}$	$\frac{0-2}{1.9}$	$\frac{0-3}{1.4}$	$\frac{1-2}{1.7}$	2	3	3
<i>th<sub>v</sub></i>	0	0	$\frac{0-3}{1.0}$	$\frac{0-2}{0.3}$	$\frac{1-3}{2.0}$	0	$\frac{0-3}{1.8}$	$\frac{1-5}{3.3}$
<i>seth</i>	0	$\frac{0-2}{0.4}$	$\frac{0-1}{0.3}$	$\frac{0-1}{0.1}$	0	1	2	2
<i>fr</i>	0	$\frac{1-3}{1.3}$	$\frac{0-3}{1.8}$	$\frac{1-3}{1.9}$	$\frac{1-2}{1.7}$	2	4	4
<i>gl</i>	$\frac{5-6}{5.5}$	$\frac{4-8}{6.3}$	$\frac{5-13}{7.6}$	$\frac{5-13}{9.2}$	$\frac{10-11}{10.7}$	7	$\frac{7-9}{8.5}$	$\frac{7-10}{8.7}$
<i>vert.gd</i>	$\frac{0-2}{1.0}$	$\frac{0-3}{1.6}$	2	$\frac{1-3}{2.4}$	$\frac{2-3}{2.7}$	2	4	4
<i>N vert.</i>	$\frac{0-32}{8.5}$	$\frac{0-65}{26.9}$	$\frac{29-62}{49.3}$	$\frac{1-66}{47.2}$	$\frac{60-65}{62.5}$	63	$\frac{65-66}{65.3}$	65
<i>pred</i>	0	0	0	0	0	0	$\frac{16-17}{16.3}$	$\frac{15-18}{16.7}$
<i>Dpt</i>	$\frac{0-10}{4.8}$	$\frac{0-13}{6.6}$	$\frac{0-11}{9.1}$	$\frac{0-14}{11.0}$	$\frac{10-12}{11.0}$	11	$\frac{12-13}{12.3}$	$\frac{13-14}{13.3}$
<i>Apt</i>	$\frac{0-8}{3.8}$	$\frac{0-10}{4.7}$	$\frac{0-10}{5.3}$	$\frac{0-11}{8.1}$	$\frac{9-10}{9.3}$	10	$\frac{10-11}{10.5}$	$\frac{10-12}{11.0}$

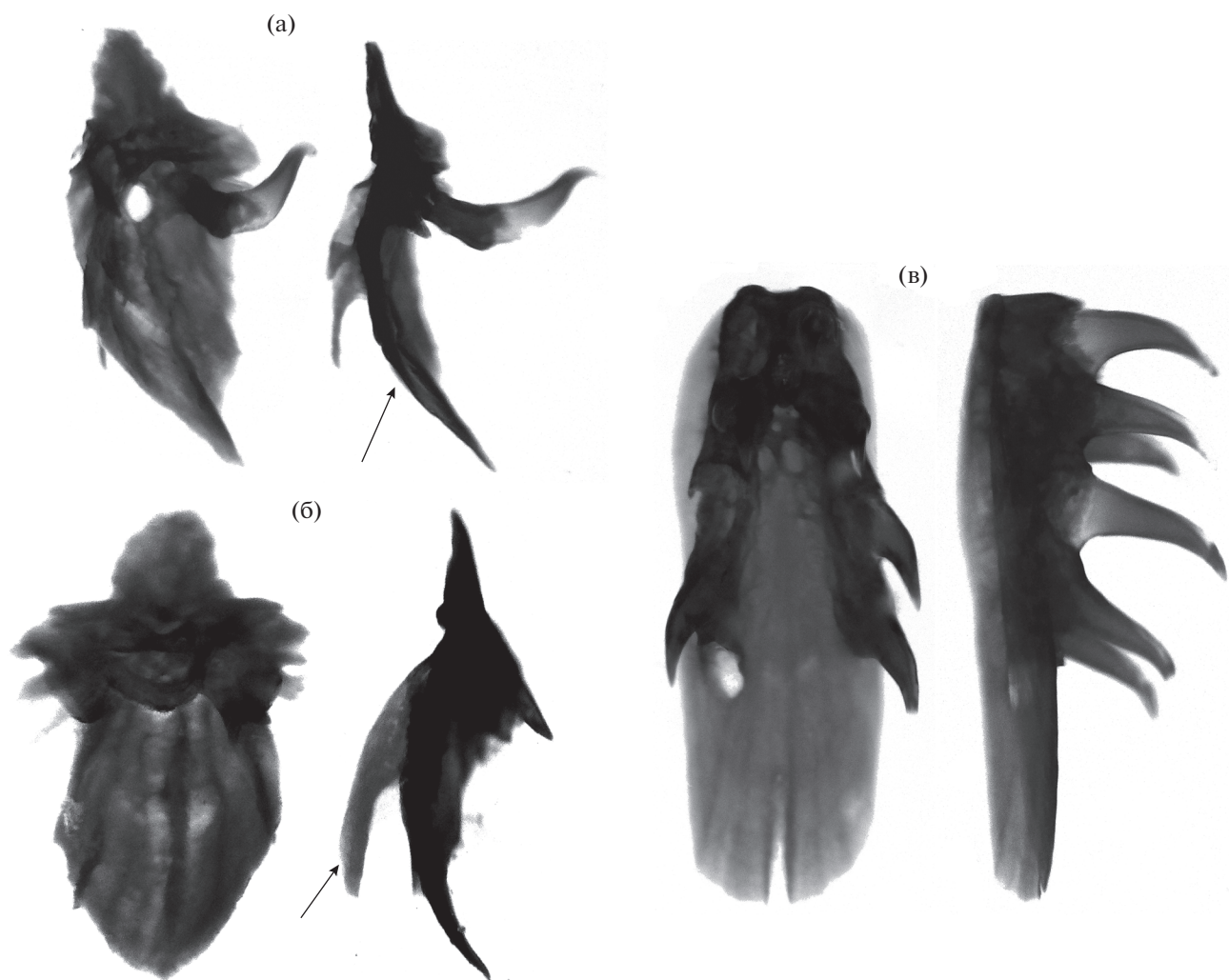
**Примечание.** Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение. Обозначения признаков: *FL* – длина по Смитту; *P, D, V, A* – число заложившихся лучей соответственно в грудных, спинном, брюшных, анальном плавниках; *Dn, Pn, Vn, An* – максимальное число члеников в одном луче 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); *th<sub>dent</sub>* – число зубов на dentale; *ang* – anguloarticulare (1 – зачаток, 2 – есть нижний отросток, 3 – есть верхний отросток, 4 – есть канал сейсмоденсорной системы боковой линии, замкнутый в трубку); *por* – praeoraculum (1 – зачаток без отверстий, 2 – есть отверстия сейсмоденсорного канала боковой линии, 3 – есть парные стенки защиты канала); *psph* – parasphenoideum (1 – игловидный зачаток, 2 – есть тонкие боковые отростки, 3 – булавоподобная форма боковых отростков, 4 – замкнулись задние отверстия, 5 – замкнулись передние отверстия); *v* – vomer (0 – здесь и далее: отсутствие костной закладки данного элемента скелета, 1 – парный зачаток, 2 – единая пластинка, 3 – головка и рукоятка кости разделены); *th<sub>v</sub>* – число зубов на vomer; *seth* – supraethmoideum (1 – есть головка кости, 2 – есть задний отросток); *fr* – frontale (1 – зачаток орбитального отдела, 2 – есть жёлоб сейсмоденсорного канала боковой линии с отверстиями, 3 – есть боковые выступы защиты канала, 4 – канал заключён в трубку); *gl* – glossohyale ( $n + 1$  – 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); *N vert.* – число тел позвонков; *pred* – predorsalia (общее число костей); *Dpt, Apt* – число окостеневших птеригофоров спинного и анального плавников. Полу жирным шрифтом выделены достоверные ( $t_{sf}; p < 0.05$ ) значения попарного сравнения средних у одно-возрастных личинок и мальков SB и SS.

*sp.br.* 15 (7 + 8) (рис. 4б); пилорических придатков (*pc*) 31; на vomer четыре зуба, расположенные в один поперечный ряд; на glossohyale два расходящихся каудально ряда крупных зубов (5 + 5), как у особи *FL* 88 мм (рис. 5в). Малёк был полностью покрыт чешуёй, имел жёлто-коричневую (охра)

окраску тела и плавников, бледно-оранжевые пятна (<20) на боках тела, девять part marks, сливающихся дорсально с окраской спины.

Аномалии скелета у мальков SB (7 особей старше 1 года) были обнаружены только у одной осо-





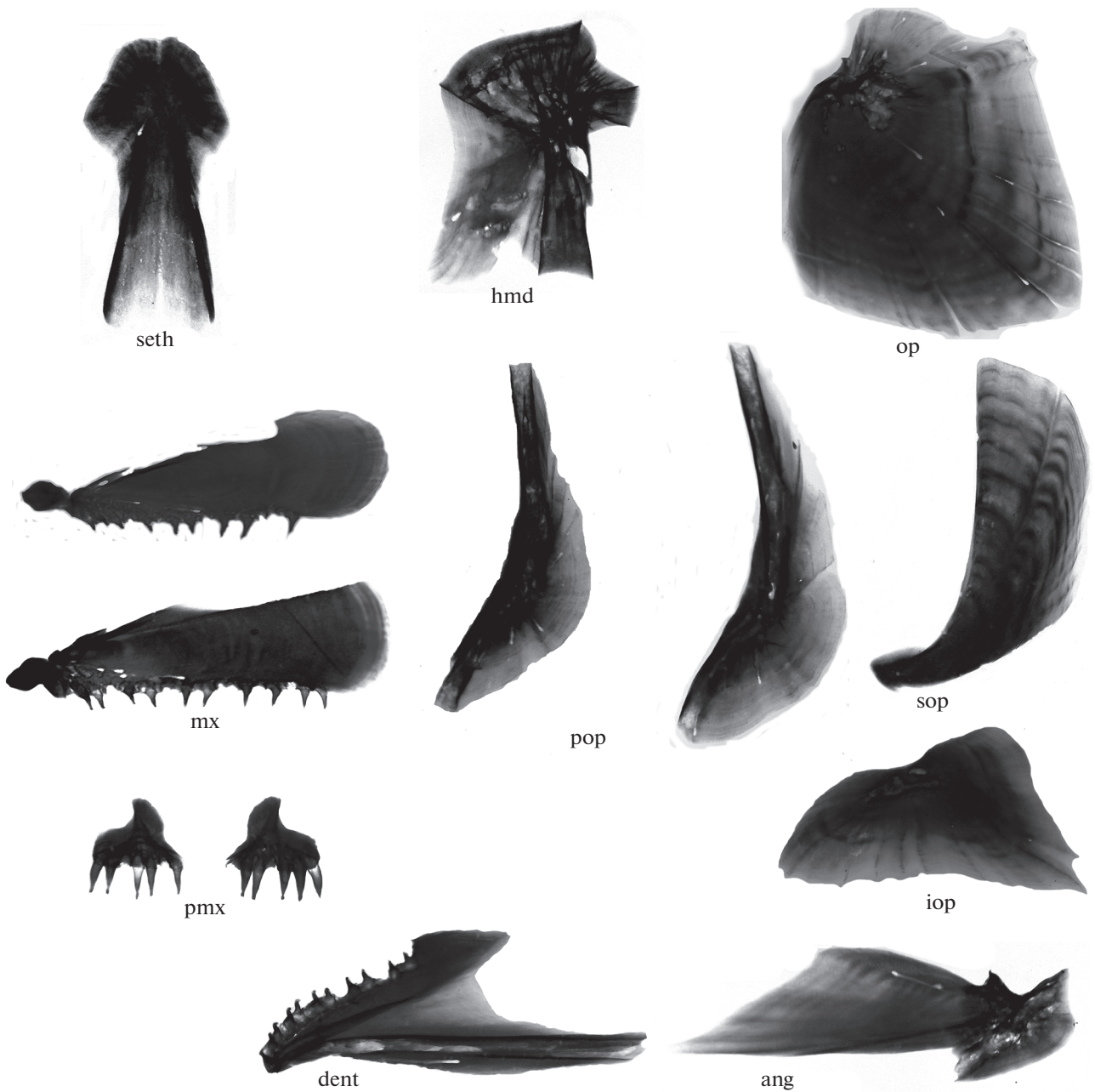
**Рис. 5.** Сошники (а, б) и glossohyale (в) мальков гибрида симпатрических форм северной мальмы *Salvelinus malma* complex (малоротый × большеротый голец) Кроноцкого озера: а, в – FL 88 мм; б – FL 74 мм; (→) – гребни на боковых проекциях vomer.

би в возрасте 530 сут (FL 46.0 мм). Она имела по два сросшихся позвонка в туловищном и хвостовом отделах (рис. 7).

#### Сравнительный анализ развития молоди SB и SS

По средним значениям темпа соматического роста и остеогенеза личинки SB и SS отличались мало. На фоне высокой изменчивости этих показателей и разной степени морфологической сформированности при вылуплении эмбрионов SS (Пичугин, 2019а) гибриды отличались узкими пределами варьирования. Однако очевидно значительное отставание эмбрионов SB в росте и развитии в течение органогенеза, а личинок SB – в возрасте закладки и скорости дифференцировки отдельных костных элементов: frontale и supraethmoideum, сегментации лучей плавников,

прирастании непарного элемента в грудном плавнике, а также тел позвонков (таблица). Значительны различия в скорости развития, морфологии и числе зубов vomer и glossohyale. У личинок SS до FL 32–35 мм не формировалась рукоятка vomer и долго не закладывались зубы, поэтому у мальков SS FL 41–56 мм имелась лишь короткая узкая рукоятка кости, а зубы отсутствовали или были представлены одним–тремя слабыми зачатками (Пичугин, 2019а). Форма костной пластинки glossohyale мальков SS соответствовала таковой взрослых особей SS (Маркевич и др., 2017а. Рис. 2з) с числом зубов у мальков SS FL 41–56 мм 7–10 (от 3 + 1 + 3 до 5 + 5) (Пичугин, 2019а). Выявлено достоверное ( $p < 0.05$ ) уменьшение на один–три числа лучей в спинном плавнике и, соответственно, уменьшение на один элемент числа птеригофоров спинного плавника (*Dpt*) (таблица).



**Рис. 6.** Форма костей черепа мальков FL 74 и 88 мм гибрида симпатрических форм северной мальмы *Salvelinus malma* complex (малоротый × большеротый голец) Кроноцкого озера (без соблюдения масштаба): seth – supraethmoideum, hmd – hyomandibulare, op – operculum, mx – maxillare, pop – preoperculum, sop – suboperculum, pmx – premaxillare, iop – interoperculum, dent – dentale, ang – anguloarticulare.

Некоторые различия имелись в окраске личинок и мальков SB и SS: у личинок и мальков SS пятна *parc* были округлыми и отделялись от более тёмной окраски спины, а у личинок и мальков SB пятна были вытянутыми овальными и сливались с окраской спины.

Различия обнаружены в последовательности закладки тел хвостовых позвонков и в остеогенезе хвостового плавника. У SS первым, как и у SB, за-

кладывается последний уростилярный позвонок (рис. 8). Затем начинается закладка тел туловищных позвонков от черепа каудально. Когда ряд закладок приближается к хвостовому отделу, у SS краниально от последнего уростилярного позвонка появляются зачатки тел 2-го и далее 3-го хвостового позвонка. Поэтому наименее развитым является 4-й со стороны хвостового плавника зачаток тела позвонка (рис. 8б). У молоди SB 2-й

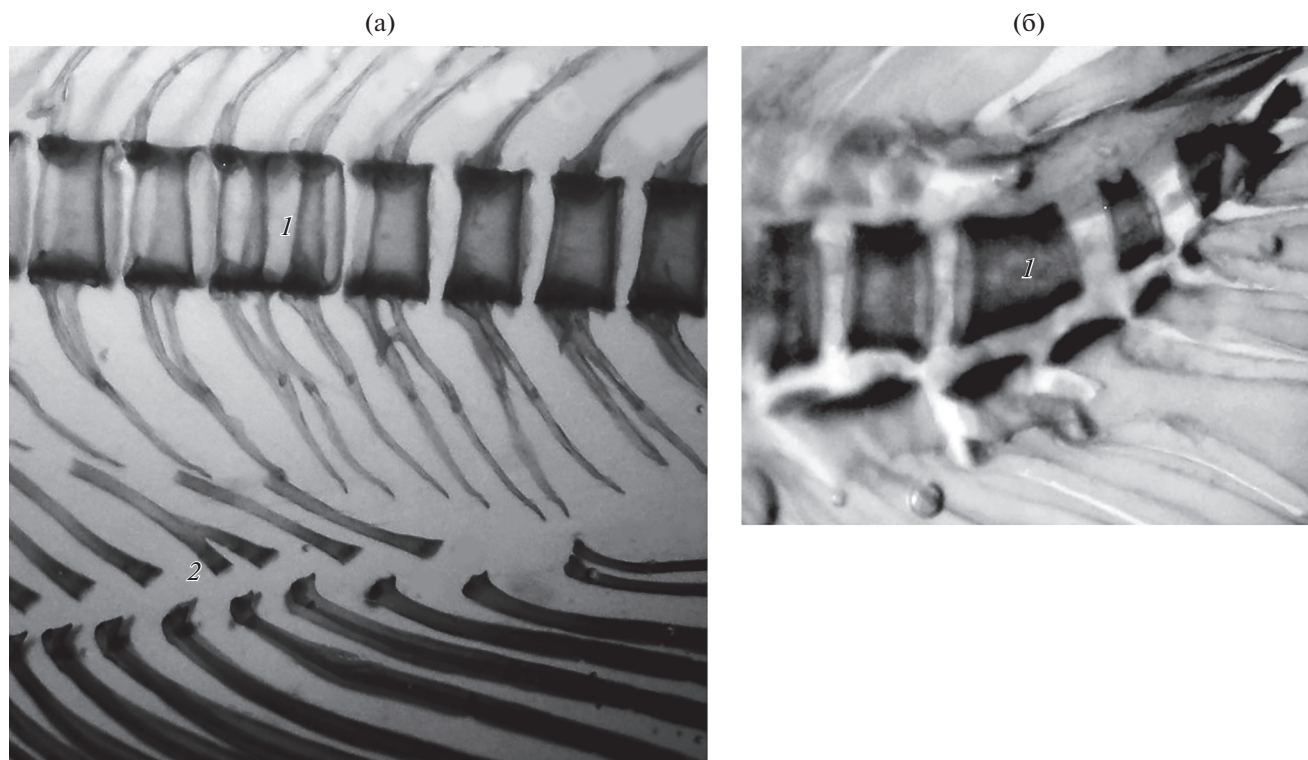


Рис. 7. Туловищный (а) и хвостовой (б) отделы позвоночника малька (530 сут, FL 46.0 мм) гибрида симпатрических форм северной мальмы *Salvelinus malma* complex (малоротый × большеротый голец) Кроноцкого озера; 1 – сросшиеся позвонки, 2 – сросшиеся птеригофоры анального плавника.

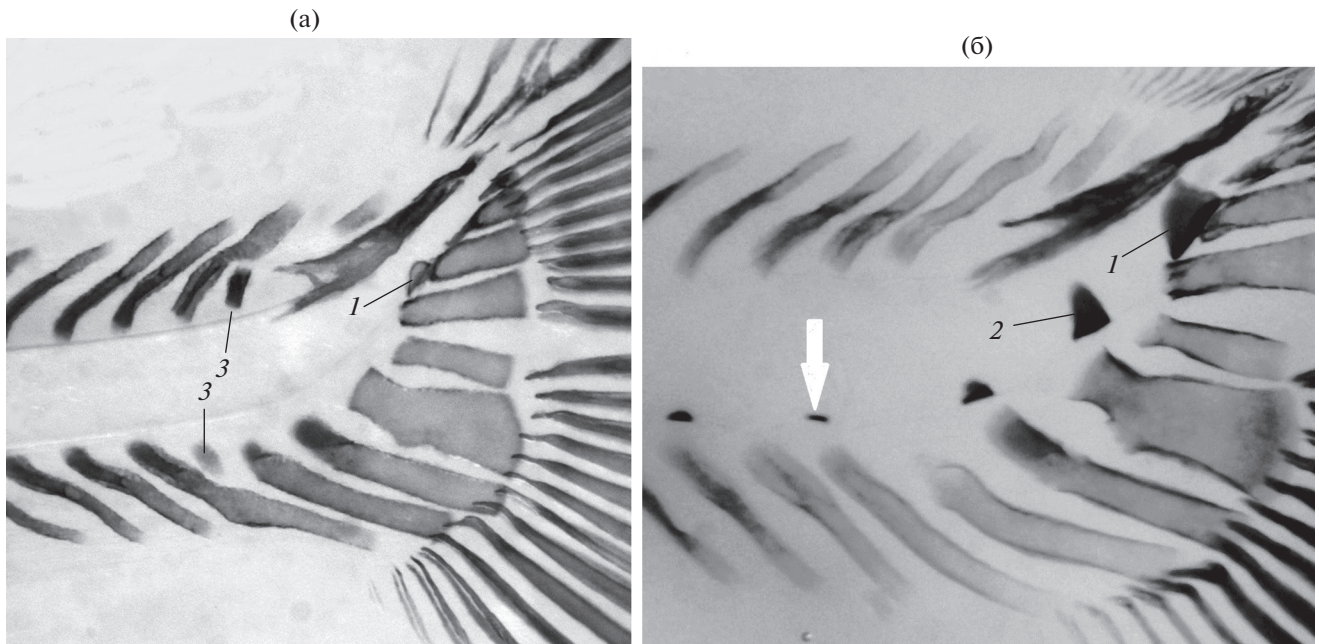
уростилярный позвонок, заложившийся краниально, отмечен только у одной особи. У остальных особей ( $n = 8$ ) с неполным рядом зачатков осевого скелета ( $N\ vert. 48-62$ ) 2-й уростилярный позвонок заложился бы как продолжение закладок позвонков каудально и был бы самым мало развитым. Кроме этого у личинок SB обнаружено по одному “вставочному” недоразвитому элементу гипуралий и эпуралий (рис. 7а), по-видимому, предполагающему появление одного дополнительного, отсутствующего у SS, позвонка. Необходимо отметить, что аномалии в закладке отдельных лепидотрихий или даже лучей спинного и анального плавников неоднократно встречались у личинок SS (Пичугин, 2019а), поэтому не являются особенностью только гибридов SB.

### ОБСУЖДЕНИЕ

У высокополиморфных голецов *Salvelinus* внутриозёрная симпатрическая дивергенция с образованием устойчивых морфотипов часто обусловлена освоением разных пищевых ресурсов (Hindar, Jonsson, 1982; Skulason et al., 1989; Sandlund et al., 1992; Пичугин, 2009б), а разные типы пищевых объектов индуцируют изменения в морфологии черепа (Parsons et al., 2010; Kapralova, 2014). В оз. Кроноцкое две группы морфологи-

чески уникальных форм – носатые голецы (N1, N2 и N3) и обе глубоководные формы (SS и BB), являясь бентофагами, различаются по способу добывания пищи, но каждая из этих групп практически использует один и тот же пищевой ресурс: все формы носатых голецов – в основном гаммарусов *Gammarus lacustris* (Gammaridae), а обе глубоководные – олигохет, личинок хирономид и моллюсков (Маркевич и др., 2017а, 2017б). Форма SS подбирает пищу с поверхности дна и режет из толщи воды, а форма BB использует нижнюю челюсть для выкапывания кормовых объектов из ила. На обнаруженном нерестилище SS дно составляют слабозаиленные каменные блоки (Пичугин, 2019а), на которых способ добычи пищи, используемых формой BB, не применим. Нерестовый субстрат формы BB не определён, однако известно, что 2/3 площади дна в профундали озера (глубже 30 м) покрыто илами толщиной до 12 м (Есин, Маркевич, 2017). Вероятно, BB откладывает икру на иловой субстрат<sup>4</sup>. В этом случае молодь BB может добывать корм, перекапывая ил, непосредственно при переходе к этапу сме-

<sup>4</sup> Такой же субстрат толщиной до 2 м использует для нереста *S. alpinus*: например, мелкая форма в оз. Леприндокан и карликовые формы в озёрах Даватчан и Большое Леприндо (Павлов и др., 1990; Алексеев и др., 2019).



**Рис. 8.** Хвостовой отдел личинок гибрида симпатрических форм северной мальмы *Salvelinus malma complex* (малоротый × большеротый голец) Кроноцкого озера (а) и малоротого гольца (б): 1, 2 – зачатки уростилярных позвонков, 3 – вставочные эпуралии и гипуралии, (↓) – наименее развитый зачаток хвостового позвонка.

шанного питания, даже не имея воздуха в плавательном пузыре.

Скорее всего, именно способ добывания пищи привёл к столь значительным морфологическим различиям SS и BB. Наибольшие различия выявлены в длине нижней и верхней челюстей и диаметре глаза. По сравнению с предковой северной мальмой форма SS в ходе эволюции испытала замедление темпа роста и развития и пedomорфоз, что привело к укорачиванию этмоидного отдела головы, нижней челюсти и увеличению диаметра глаза (Esin et al., 2018; Пичугин, 2019а). Развитие нижней челюсти BB, напротив, можно рассматривать как гиперморфоз, который сочетается с пedomорфным недоразвитием этмоидного отдела головы и увеличенной длиной грудных и брюшных плавников. Результаты современных исследований раннего краниофациального морфогенеза у полиморфных видов костистых рыб, в том числе арктического гольца *S. alpinus*, связывают эволюционные изменения формы и степени дифференцировки элементов скелета со сдвигами относительных сроков экспрессии различных скелетных генов, вызванными генетическими изменениями регуляторных элементов (Ahi et al., 2014; Kapralova et al., 2015; Gudbrandsson et al., 2018). Причём регуляторы дифференциальной экспрессии включаются уже перед вылуплением, до закладки собственно челюстных и других костей скелета, и могут переключать уровни экспрессии во время перехода на этап смешанного питания

(Kapralova, 2014). По мнению Капраловой (Kapralova, 2014), учитывая короткую эволюционную историю пресноводных озёрных форм *S. alpinus* в Исландии и других арктических районах, вполне вероятно, что молекулярная основа их морфологического разнообразия возникла в основном из-за различий в регуляции генов, а не из-за изменений белковых кодирующих последовательностей. Скрещивания двух морфологически контрастных симпатрических форм *S. alpinus* из оз. Тингваллаватн (Исландия) продемонстрировали замедление эмбрионального развития гибридов и разнообразие закладывающихся краниофациальных фенотипов – от промежуточных и сходных с материнскими до трансгрессивных, выходящих за пределы изменчивости родительских форм. Существенных различий в форме головы между реципрокными скрещиваниями обнаружено не было, что позволило предположить преобладание генетических (регуляторных) эффектов над материнскими (Kapralova, 2014). К сожалению, подращивание гибридов останавливали в возрасте перехода на экзогенное питание, дальнейшее развитие морфологических модификаций, а также дифференциальная и общая смертность гибридов не оценивались.

У относительно молодых глубоководных форм Кроноцкого озера (SS и BB) различия в особенностях развития челюстных костей, как и всех элементов скелета, могут быть обусловлены преимущественно генетической регуляцией экс-

прессии скелетных генов, в которую вовлечены, по крайней мере, несколько генов-регуляторов. Очевидно, что возраст и последовательность закладки тел позвонков, тесно связанные с такими биологическими особенностями этих глубоководных форм, как ранний отрыв от дна, приобретение горизонтального положения тела за счёт ускоренного развития последних хвостовых позвонков (Пичугин, 2009б), необходимость подъёма личинок от дна к поверхности водоёма для заглатывания воздуха в плавательный пузырь (Макеева, 1992), также находятся под управлением системы генетических регуляторов. Так, сходное с SS встречное направление закладки тел позвонков было обнаружено при экспериментальном выращивании глубоководной карликовой формы *S. alpinus* из оз. Даватчан (Пичугин, 2009б).

Дивергенция SS и BB от общего глубоководного предка, сформировавшегося в условиях Кроноцкого озера, представляется маловероятной в условиях сходной кормовой базы, т.е. при отсутствии главного источника дизруптивного отбора и равновероятной частоте скрещивания. Отметим, что формы SS и BB длительное время сосуществуют в озере независимо, о чём свидетельствует их полная репродуктивная изоляция (Есин и др., 2018). Более вероятно происхождение этих форм от разных промежуточных предков, независимо пришедших к глубоководности. На основе сравнения раннего онтогенеза при сходных условиях эксперимента сделано предположение о происхождении SS не непосредственно от северной мальмы, а от более холодноводных форм (WW или N1), сформировавшихся в бассейне Кроноцкого озера и имеющих между собой наименьший уровень генетической дифференциации (Есин и др., 2018; Пичугин, 2019а, 2019б, 2020). Некоторые отличия SS от этих кроноцких форм — наименьшие размеры икры и вылупившихся предличинок, ускоренное развитие осевого скелета и позднее появление воздуха в плавательном пузыре, — по-видимому, стали следствием адаптации к глубоководным нересту и личиночному развитию и снижению уровня обмена веществ (Есин et al., 2018). Смещение нереста SS из реки в озёрное побережье и далее на глубину происходило постепенно, под влиянием высокой смертности икры и личинок, выедаемых многочисленной молодью озёрно-речных форм гольцов и нерки. К особенностям эмбрионального развития SS можно отнести высокую вариабельность скорости органогенеза и, как следствие, растянутые на два месяца сроки вылупления различных по степени морфологической сформированности особей. Предположительно это связано с продолжающейся экологической диверсификацией и формированием адаптивной нормы (по: Медников, 1987) к глубоководной озёрной нише придонного бентофага. Взрослые

особи SS сохранили по крайней мере часть криптической речной окраски, рагг-марки в период размножения, красные плавники и в разной степени выраженные розовые пятна на боках тела (Маркевич и др., 2017а). Упомянутые выше глубоководные карлики *S. alpinus* из оз. Даватчан утрачивают появляющиеся у ранних личинок зачатки криптической окраски в течение личиночного развития, приобретают серебристую пелагическую уже к мальковому периоду (Пичугин, 2009б) и утрачивают брачную окраску (наши данные).

Уникальное направление преобразований морфогенеза нижнечелюстных костей по отношению к предковой северной мальме, подобное тому, что наблюдается у формы BB, отмечено среди других кроноцких форм только у LL (Есин et al., 2018). По моему предположению, BB сформировались от наиболее тугорослых LL (Пичугин, 2019а) либо от общего с LL промежуточного предка, который перешёл от речного к глубоководному озёрному нересту в нишу специализированного “копающего” бентофага, испытав общий педоморфоз, кроме функционально важной при новом способе добычи пищи нижней челюсти. Изучения раннего онтогенеза уникальной формы BB пока не проводилось и представляет большой интерес, особенно в свете современного интегрального подхода, объединяющего экологию, эволюцию и биологию развития (Skulason et al., 2019). В настоящее время между формами LL и BB, находящимися на противоположных полюсах экологической диверсификации, обнаружены максимальные различия генетической дифференциации (Есин и др., 2018). Однако скорость дивергенции в условиях генетического обособления от других симпатрических совокупностей может существенно различаться (Мина, 1986).

Наибольшая смертность молоди SB в ходе эксперимента произошла из-за abortивного вылупления недоразвитых эмбрионов. Как отмечалось ранее, икра SS отличается от типичной икры северной мальмы и WW Кроноцкого озера меньшими размерами и более прочной утолщённой оболочкой, из-за которой выход свободных эмбрионов SS в экспериментальных условиях был затруднён. Предполагалось, что такие преобразования обусловлены переходом от закрытых речных кладок икры к открытым озёрным и защите от выедания бокоплавами *G. lacustris*, а выход эмбрионов обеспечивается более интенсивной работой желёз вылупления (Пичугин, 2019а). Эмбрионы SS выходили из оболочки хвостом вперёд, что в норме происходит у всех изученных видов лососёвых рыб (Смирнов, 1975; Korwin-Kossakowski, 2012). Перед вылуплением значительно усиливаются подвижность эмбрионов, вращения внутри оболочки и постоянные движения грудных плавников, которые приводят к перемешиванию перивителлиновой жидкости и бо-

лее равномерному распределению фермента вылупления — хорионазы, снижающей прочность всей оболочки яйца (Макеева, 1992). При низкой подвижности эмбриона железы вылупления, сгруппированные у лососей на голове и передне-верхнем участке желточного мешка (Смирнов, 1975), растворяют оболочку локально, что, по-видимому, и имело место у эмбрионов SB, отстававших в развитии и двигательной активности от эмбрионов SS. Возможно, имела место и гетерохрония преждевременного включения желез вылупления. Высокая концентрация фермента около головы вызвала преждевременное растворение оболочки, высвобождение головы и гибель физиологически недоразвитого эмбриона.

Первые физиологически созревшие эмбрионы SS начали выходить из оболочек примерно на 40 сут, или на 220 градусо-дней, раньше начала abortивного выклева эмбрионов SB, что демонстрирует очень медленное развитие подавляющего большинства гибридных эмбрионов. Наиболее развитые особи SB, вышедшие из оболочек самостоятельно на 131–139-е сут, не имели видимых аномалий кровеносной системы и формы тела, относительно быстро росли, перешли на этап смешанного питания, к активному плаванию и развивались без отхода в течение 119 сут до начала закладки осевого скелета — появления тела 1-го хвостового уростилярного позвонка, когда началась их массовая гибель (77% всех личинок SB).

Избирательные нарушения остеогенеза и тотальная гибель личинок при начале закладки тел позвонков после относительно нормального развития с невысокой смертностью (~15%) отмечены у другого искусственного гибрида между симпатрическими формами гольцов *S. alpinus complex* с глубоководным нерестом из оз. Собачье на плато Путорана — самка гольца Дрягина × самцы пучеглазки (Пичугин, 2009а). Икра и ранняя молодь этих форм развиваются на глубине соответственно 30 и > 100 м. Очевидно, значительные морфологические различия взрослых особей крупной высокотелой хищной формы гольца Дрягина и карликовой пучеглазки закладываются в раннем онтогенезе; развитие осевого скелета, тел позвонков и остистых отростков жёстко детерминировано значительно различающимися по глубине условиями нерестовых биотопов. Гибридизация привела к нарушению регуляции закладки тел позвонков, хаотической миграции остеогенных клеток-предшественников и их слипанию в окрашиваемые ализарином костные образования разной формы под хордой, над хордой и даже внутри хорды (Пичугин, 2009а. Рис. 1, 3). Важно отметить, что развитие икры этих гибридов произошло с низкой смертностью, гибель особей с оводнённым желточным мешком и нарушениями желточной кровеносной системы происходила после вылупления, а летальные аномалии затро-

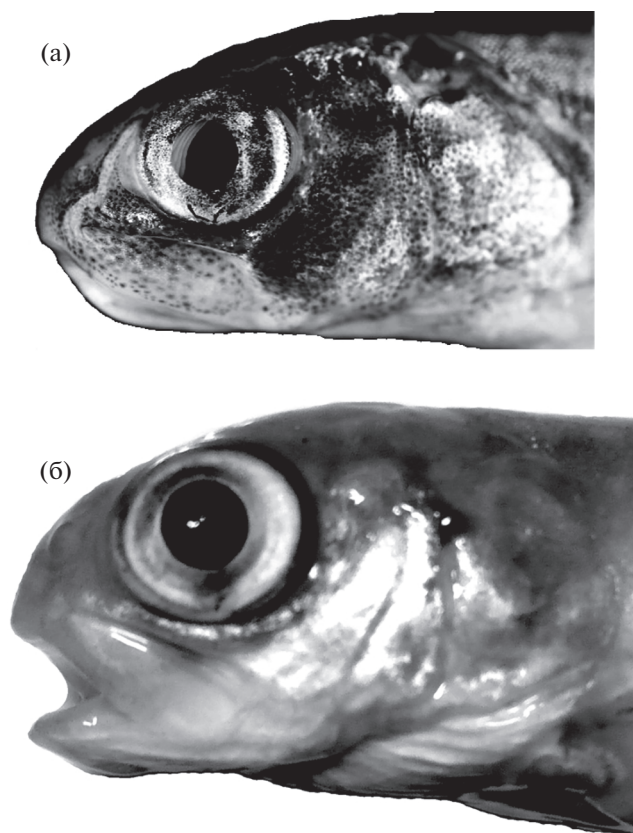
нули только элементы осевого скелета гибридов при нормальном развитии костей черепа и скелета плавников. Отмечены только гетерохронии в закладке и темпе развития сложных покровных костей черепа, праеорепскулум и frontale, несущих канал сейсмодатчика системы (Пичугин, 2009а).

Среди гибридов SB сходное летальное нарушение закладки большей части тел позвонков с образованием аномальных червеобразных изогнутых костей (рис. 3) и трёх нормальных зачатков тел туловишных позвонков обнаружено только у одной особи FL 21.5 мм в возрасте 170 сут. Здесь также очевидна миграция клеток-предшественников костной ткани тел позвонков и нарушение регулирующих механизмов. Однако особенности размножения, движения и трансформации клеток остеогенного ряда и их регуляция пока мало изучены, в значительной мере гипотетичны (Гилберт, 1994) и эти "... проблемы не подлежат в настоящее время прямому экспериментальному исследованию" (Сидорова, 2004. С. 1). Представляется, что изучение гибридов глубоководных форм гольцов может пролить свет на регуляцию, очерёдность закладки тел позвонков и протекание процесса формирования осевого скелета.

Таким образом, можно предположить, что, подобно другим молодым специализированным формам озёрных гольцов *Salvelinus*, SS и BB в ходе микроэволюционных преобразований раннего онтогенеза выработали различные комплексы регуляторов развития (Пичугин, 2019б), которые вступили в конфликт при гибридизации, что привело к замедлению эмбриогенеза с самых ранних его этапов (появления форменных элементов крови и развития глаз), многочисленным нарушениям морфогенеза и кровеносной системы, abortивному вылуплению, частным гетерохрониям, аномалиям развития скелета у личинок SB.

В морфологическом развитии личинок гибридов SB по сравнению с SS обнаружено уменьшение числа лучей в спинном плавнике. По данным Маркевича с соавторами (2017а), у SS ветвистых лучей D 9–11 (10), а у BB — D 8–10 (9). По-видимому, различия между SS и BB имеются и в числе коротких неветвистых лучей, т.е. тех лучей, которые закладываются в спинном плавнике последними краниально и не учитываются при морфометрии. Также у мальков SB наблюдается уменьшение числа жаберных тычинок — 13–16 (14.3) против 15–17 (15.7) у мальков SS (таблица). У взрослых SS *sp.br.* 15–22 (19) против 15–18 (16) у BB (Есин, Маркевич, 2017). Профиль головы мальков SB (рис. 9) также демонстрирует промежуточную между SS и BB длину рыла (этноидного отдела черепа) (Пичугин, 2019б).

Форму сошника с верхним отростком или гребнем можно рассматривать как гибридное но-



**Рис. 9.** Профиль головы мальков гибрида симпатрических форм северной мальмы *Salvelinus malma* complex (малоротый × большеротый голец) Кроноцкого озера: а – FL 74 мм, б – FL 97 мм.

вообразование, не встречаемое у кроноцких форм гольцов (Салтыкова, 2016) и не описанное в литературе (Cavender, 1980). Судя по приведённым рисункам типичных glossohyale SS и ВВ (Маркевич и др., 2017а. Рис. 2з), у SB форма кости, суженная в передней части и расширенная каудально, также является гибридным новообразованием. Возможно, это следствие проявления трансгрессивных признаков, аналогичных упоминаемым Капраловой (Karpalova, 2014).

Массовая гибель в условиях эксперимента гибридной молодежи SB продемонстрировала высокую степень постзиготической изоляции между SS и ВВ. В Кроноцком озере их гибридизация, как и в описываемом эксперименте, возможна за счёт рано созревающих самцов ВВ, которые перекрываются с последними текущими самками SS (Маркевич и др., 2017а). В озере особи с промежуточным морфотипом в уловах встречались единично и “внешне наиболее близки к всеядной форме-генералисту” (Есин, Маркевич, 2017. С. 87), т.е. к северной мальме, WW или SS. Можно допустить, что семь мальков SB (<1% числа оплодотворённой икры), погибшие в условиях экспери-

мента, но не имевшие выраженных аномалий скелета, могли бы выжить в естественных условиях.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен Г.Н. Маркевичу (Кроноцкий государственный биосферный заповедник), Е.В. Есину и Л.А. Анисимовой (ВНИРО) за сбор и доставку в МГУ живой икры гибрида малоротого и большеротого гольцов; Т.И. Шпиленку и Д.М. Паничевой (Кроноцкий государственный биосферный заповедник) – за техническую поддержку при организации работ на территории Кроноцкого заповедника; Г.Н. Маркевичу – за фото живых предличинок; А.Н. Строганову (МГУ) – за предоставленное оборудование; С.С. Алексееву (ИБР РАН), Д.А. Павлову и К.В. Кузищину (МГУ) – за обсуждение рукописи.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Гордеева Н.В. и др. 2019. Репродуктивные стратегии и происхождение парapatрических и симпатрических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в системе озер Большое и Малое Леприндо (северное Забайкалье) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 59. № 4. С. 430–447  
<https://doi.org/10.1134/S0042875219040015>
- Гилберт С. 1994. Биология развития. Т. 2. М.: Мир, 235 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 микросателлитной ДНК // *Матер. XIX Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”*. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 287–291.
- Макеева А.П. 1992. Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ, 216 с.
- Маркевич Г.Н., Анисимова Л.А., Салтыкова Е.А. и др. 2014. Разнообразие и особенности биологии эндемичных форм гольца *Salvelinus malma* из бассейна оз. Кроноцкого (Восточная Камчатка) // *Тез. докл. XV Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”*. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 325–329.
- Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Салтыкова Е.А. и др. 2017а. Новые эндемичные формы глубоководных гольцов рода *Salvelinus* (Salmoniformes: Salmonidae) озера Кроноцкого (Камчатка) // *Биология моря*. Т. 43. № 3. С. 188–194.  
<https://doi.org/10.1134/S1063074017030087>

- Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Бусарова О.Ю. и др. 2017б. Разнообразие носатых гольцов *Salvelinus malma* (Salmonidae) Кроноцкого озера (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 5. С. 521–533.  
<https://doi.org/10.7868/S0042875217050125>
- Медников Б.М. 1987. Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журн. общ. биологии. Т. 48. № 1. С. 15–26.
- Мина М.В. 1986. Микроэволюция рыб. М.: Наука, 208 с.
- Павлов Д.А., Осинов А.Г. 2008. Размножение и развитие карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* из озера Даватчан (Забайкалье) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 102–119.
- Павлов Д.А., Пичугин М.Ю., Савваитова К.А. 1990. Размножение и развитие даватчана *Salvelinus alpinus erythrinus* и проблема разнообразия особенностей воспроизводства у арктических гольцов // Там же. Т. 30. Вып. 6. С. 941–956.
- Пичугин М.Ю. 2002а. Новый элемент в закладке лучей парных плавников лососевых рыб // Там же. Т. 42. № 4. С. 574–576.
- Пичугин М.Ю. 2002б. Закладка и развитие элементов скелета в раннем онтогенезе у гольцов *Salvelinus alpinus*–*S. malma* complex: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 24 с.
- Пичугин М.Ю. 2009а. Развитие искусственного гибрида и выявление элементов репродуктивной изоляции между симпатрическими формами гольца Дрягина и пучеглазки *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из горного озера Собачье (Таймыр) // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 2. С. 240–253.
- Пичугин М.Ю. 2009б. 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 молоди северной мальмы *Salvelinus malma 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. 2019а. Особенности раннего онтогенеза эндемичной озёрной формы *Salvelinus malma* complex (Salmonidae) – малоротого гольца Кроноцкого озера (восточная Камчатка) // Там же. Т. 59. № 6. С. 681–692.  
<https://doi.org/10.1134/S0042875219040155>
- Пичугин М.Ю. 2019б. 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., Алексеев С.С. 2019. Особенности раннего онтогенеза эндемичной карликовой глубоководной формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) озера Большое Леприндо (Забайкалье) в экспериментальных условиях // Матер. Междунар. конф. “Современные проблемы биологии, экологии и почвоведения”. Иркутск. С. 68–71.
- 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.
- Салтыкова Е.А., Маркевич Г.Н., Есин Е.В. и др. 2015. К вопросу о структуре “пучков форм” у рыб: направления дивергенции спланхнокраниума в группе эндемичных гольцов-бентофагов (род *Salvelinus*, Salmonidae, Teleostei) озера Кроноцкого, Камчатка // Докл. РАН. Т. 464. № 1. С. 118–121.  
<https://doi.org/10.7868/S0869565215250271>
- 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.
- Сидорова Е.И. 2004. Морфологическое и авторадиграфическое исследование регенерирующей чешуи у *Carassius auratus*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 24 с.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 335 с.
- Ahi E.P., Kapralova K.H., Palsson A. et al. 2014. Transcriptional dynamics of a conserved gene expression network associated with craniofacial divergence in Arctic charr // EvoDevo. V. 5. Article 40.  
<https://doi.org/10.1186/2041-9139-5-40>
- Armstrong R.H., Morrow J.E. 1980. The Dolly Varden charr, *Salvelinus malma* // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus* / Ed. Balon E.K. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 99–140.
- Cavender T.M. 1980. Systematics of *Salvelinus* from the North Pacific Basin // Ibid. P. 295–322.
- 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>
- Guðbrandsson J., Franzdóttir S.R., Kristjánsson B.K. et al. 2018. Differential gene expression during early development in recently evolved and sympatric Arctic charr morphs // PeerJ. V. 6. Article e4345.  
<https://doi.org/10.7717/peerj.4345>
- Hindar K., Jonsson B. 1982. Habitat and food segregation of dwarf and normal Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Vangsvatnet Lake, Western Norway // Can. J. Fish. Aquat.



Sci. V. 39. P. 1030–1045.

<https://doi.org/10.1139/F82-138>

*Kapralova K.H.* 2014. Study of morphogenesis and miRNA expression associated with craniofacial diversity in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) morphs: Ph.D. Univ. Iceland, 189 p.

*Kapralova K.H., Jonsson Z.O., Palsson A. et al.* 2015. Bones in motion: ontogeny of craniofacial development in sympatric Arctic charr morphs // *Devel. Dynamics*. V. 244. P. 1168–1178.

<https://doi.org/10.1002/dvdy.24302>

*Korwin-Kossakowski M.* 2012. Fish hatching strategies: a review // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 22. P. 225–240.

<https://doi.org/10.1007/s11160-011-9233-7>

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

<https://doi.org/10.1577/T08-016.1>

*Parsons K.J., Skúlason S., Ferguson M.* 2010. Morphological variation over ontogeny and environments in resource polymorphic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) // *Evol. Devel.* V. 12. P. 246–257.

*Pichugin M.Yu., Markevich G.N.* 2015. Some features of morphology diversification of Dolly Varden morphs from Lake Kronotskoe in early development // *Proc. 8-th Charr Symp. Tromsø*. P. 113.

*Sandlund O.T., Gunnarson K., Jónasson P.M. et al.* 1992. The Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn // *Oikos*. V. 64. P. 305–351.

*Skulason S., Noakes D.L., Snorrason S.S.* 1989. Ontogeny of trophic morphology in four sympatric morphs of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn, Iceland // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 38. P. 281–301.

<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1989.tb01579.x>

*Skulason S., Parsons K.J., Svanback R. et al.* 2019. A way forward with eco evo devo: an extended theory of resource polymorphism with postglacial fishes as model systems // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* V. 94. № 5. P. 1786–1808.

<https://doi.org/10.1111/brv.12534>