

УДК 597.553.2.591.5

ОСОБЕННОСТИ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА КАРЛИКОВЫХ ФОРМ АРКТИЧЕСКОГО ГОЛЬЦА *SALVELINUS ALPINUS* COMPLEX (SALMONIDAE) ИЗ ОЗЁР ТОККО И БОЛЬШОЕ ЛЕПРИНДО (ЗАБАЙКАЛЬЕ). 1. ЧИСТЫЕ ФОРМЫ

© 2023 г. М. Ю. Пичугин^{1, 2, *}, Н. Б. Коростелёв³, С. С. Алексеев²

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

²Институт биологии развития РАН – ИБР РАН, Москва, Россия

³Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

*E-mail: mp_icht@mail.ru

Поступила в редакцию 17.02.2023 г.

После доработки 16.04.2023 г.

Принята к публикации 17.04.2023 г.

Представлены результаты исследования роста, последовательности закладки и особенностей развития элементов скелета, пропорций тела и меристических признаков выращенных в лабораторных условиях личинок и мальков двух карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из Забайкалья: с нерестом на береговом склоне (оз. Токко) и с глубоководным нерестом (оз. Большое Леприндо). Гольцы оз. Большое Леприндо демонстрируют замедленные темпы роста и морфогенеза, ретардацию закладки серии предорсалий и её смещение с личиночного на мальковый период онтогенеза, но акселерацию развития позвоночника. Отмечена высокая смертность предличинок гольцов этого озера, связанная с переходом к экзогенному питанию. Впервые обсуждена проблема перестройки раннего онтогенеза гольцов рода *Salvelinus* в связи с освоением глубоководного биотопа. У личинок гольцов оз. Токко закладка тел позвонков часто сопровождалась образованием аномальных костных структур внутри хорды. Феномен проникновения скелетогенных клеток в хорду, описанный у гибридов симпатрических форм гольцов, обнаружен у “чистой” формы впервые. Прослежено формирование в онтогенезе характерных морфологических черт двух форм. Выявлены различия в пропорциях тела молоди, соответствующие различиям взрослых рыб.

Ключевые слова: арктический голец *Salvelinus alpinus* complex, карликовые формы, глубоководная специализация, развитие, остеогенез, гетерохронии, предличинка, личинка, малёк, аномалии скелета.

DOI: 10.31857/S004287522306019X, **EDN:** AMSBTU

Гольцы рода *Salvelinus* распространены циркулярно между 82° и 31° с.ш. и населяют самые разнообразные водоёмы (моря, озёра, реки, ручьи) арктической, субарктической и бореальной зон. Уникальное в сравнении с другими родами семейства Salmonidae морфоэкологическое разнообразие представителей этой группы связывают со значительной растянутостью морфогенеза, относительной автономностью развития разных структур в раннем онтогенезе и способностью потреблять любые животные корма (Rounsefell, 1962; Кохменко, 1965; Balon, 1980a; Sandlund et al., 1992; Parsons et al., 2011). Онтогенетические факторы являются одной из фундаментальных основ эволюции (Gould, 1977; Hall, 1999). Наиболее важную роль в эволюционной дивергенции близких видов рода *Salvelinus* и их внутривидовых форм играют события раннего онтогенеза, во время которого протекают интенсивные процессы

дифференцировки и организм проходит самые чувствительные стадии развития (Balon, 1980b, 1980c, 1980d; Павлов, 2007; Пичугин, 2015). Высокое разнообразие онтогенезов выявлено среди многочисленных форм, входящих в состав высокополиморфных комплексных видов – арктического гольца *S. alpinus* complex (Skúlason et al., 1989; Eiríksson et al., 2005; Пичугин, 2009b; Kapralova et al., 2015) и северной мальмы *S. malma* complex (Пичугин, 2015; Esin et al., 2018, 2021). Освоение разными формами гольца различных ресурсов, в том числе пищевых, индуцирует изменения в морфологии, в частности, в морфологии челюстного аппарата (Parsons et al., 2010, 2011; Пичугин, 2019). Эти изменения выявляются в раннем онтогенезе как частные гетерохронии относительного времени закладок и скорости дифференцировок элементов скелета и развивающихся органов

(Skúlason et al., 1989; Пичугин, Чеботарева, 2011; Пичугин, 2020).

Результаты современных исследований ранне-го краниофациального морфогенеза у арктического гольца связывают модификации костей черепа со сдвигами сроков экспрессии скелетных генов, вызванных генетическими изменениями регуляторных элементов. Считается, что эти изменения сыграли ведущую роль в возникновении фенотипического разнообразия многих озёрных форм наиболее исследованного в этом отношении на европейской части ареала арктического гольца (Ahi et al., 2014; Karjalova et al., 2015; Gudbrandsson et al., 2018; Beck et al., 2019). Близким и перспективным направлением онтогенетических исследований является изучение степени постзиготической изоляции форм гольцов, закономерностей и нарушений наследования и экспрессии материнских и отцовских фенотипических признаков в раннем онтогенезе их гибридов (Пичугин, 2009а, 2021; Ногта-Ласьева, 2021). Так, на морфологически контрастных формах арктического гольца 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 (Karjalova, 2014). А на гибридах двух глубоководных форм – дериватов северной мальмы оз. Кроноцкое (Камчатка) – высокую смертность при абортном вылуплении, замедление эмбрионального развития, аномалии и частные гетерохронии в развитии элементов скелета, к примеру: сросшиеся позвонки, промежуточные состояния части пластических и меристических признаков, гибридное новообразование формы vomer и glossohyale (Пичугин, 2021).

Озёра горных районов Северного Забайкалья¹ населены представителями реликтовой группировки арктического гольца, образующими пучки карликовых, мелких и крупных форм гольцов с различной степенью репродуктивной изоляции, генетическим, морфологическим и биологическим своеобразием (Алексеев и др., 2021а). Ранний онтогенез и особенности становления морфологического облика этих форм изучали единично в силу сложности сбора и транспортировки живого материала и большой продолжительности начальных этапов развития этих холодноводных рыб (Павлов и др., 1993; Пичугин, 2009б). Карликовые формы арктического гольца из забайкальских озёр Большое Леприндо и Токко (далее кБЛ и кТО), ещё недав-

но симпатричные с ныне исчезнувшими в обоих озёрах гольцами крупной формы, и в оз. Токко, с резко сократившимися в численности гольцами мелкой формы, подробно изучены во взрослом состоянии и привлекают внимание значительными морфологическими и экологическими различиями (Alekseyev et al., 2013; Алексеев и др., 2019, 2021б). Их личинок и мальков в относительно глубоких озёрах отловить не удаётся, и проследить формирование этих различий в онтогенезе можно только на лабораторном материале. Сроки нереста кБЛ и кТО перекрываются, что позволяет исследовать развитие не только гольцов чистых форм, но и их гибридов.

Цель настоящей работы – описать особенности роста, остеогенеза и формирования морфологического облика гольцов карликовых форм, кТО и кБЛ, в интервале онтогенеза от вылупления до малькового периода в лабораторных условиях; провести сравнительный анализ для выявления их специфических черт в связи с образом жизни и для последующего сравнения с реципрокными гибридами этих форм, полученными параллельно и выращенными в сходных условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Горные озёра Большое Леприндо (56°37' с.ш., 117°31' в.д.) и Токко (57°11' с.ш., 119°41' в.д.) расположены в пределах забайкальской части ареала арктического гольца в 150 км друг от друга, первое – на территории Забайкальского края, второе – вблизи его границы на территории республики Саха (Якутия). Их характеристика, географическое положение на карте и особенности населяющих их форм арктического гольца приведены в работах Алексеева с соавторами (Alekseyev et al., 2013; Алексеев и др., 2019, 2021а, 2021б). Для изучения событий раннего онтогенеза мелкоячейными жаберными сетями отлавливали текущих производителей и сухим способом осеменяли икру 8–20 карликовых самок спермой 15–20 карликовых самцов (кТО – со 2 по 10 августа 2016–2020 гг., кБЛ – с 1 по 23 августа 2013–2018 гг.). После набухания икру в течение 37–55 сут выдерживали в озере или в холодильной установке с аэрируемым аквариумом, затем во льду перевозили в лабораторию кафедры ихтиологии Московского государственного университета (5 сут при ~1°C). Там при температуре 1–5°C (2013–2014 гг.), 5–7°C (2015, 2016, 2018–2020 гг.) и 6–8°C (2017 г.) проводили её дальнейшую инкубацию и подрашивание молоди (далее – тёплый режим), как описано ранее (Алексеев и др., 2019, 2021б). Помимо этого часть икры карликовых гольцов оз. Токко, собранной в 2019 г., инкубировали в холодном режиме (далее кТх): после короткой (9 сут) предварительной инкубации при 4.5–4.8°C и транспортировки в лабораторию во льду (в течение 2 сут)

¹ Мы используем название Забайкалье применительно ко всей территории Байкальской горной страны в пределах Забайкальского края, Иркутской области, республики Бурятия и юга республики Саха (Якутия), на которой обитает арктический голец.

развитие продолжалось до вылупления и 1 мес. после него при 2°C, далее — при 5–7°C.

Сбор икры от довольно многочисленных текущих производителей кТО не представлял сложности. А от каждой самки кБЛ из-за значительных потерь икры при подъёме сетей с большой глубины (35–50 м) и извлечении обьячеенных текущих особей удавалось собрать лишь несколько десятков икринок, общее их число в каждом году составляло от 80 до ~250 шт. Оплодотворение во всех партиях и кТО, и кБЛ было низким и не превышало 40–60%.

Икру, размещённую однослойно, содержали в плавучих сетчатых прямоугольных садках в аквариумах объёмом 20 л с аэрацией, помещённых в холодильную установку. Частичную (~1/4–1/3 объёма) смену дистиллированной воды производили еженедельно. Вскоре после вылупления активных (подвижных) предличинки одного возраста (число суток от вылупления) пересаживали в аквариумы объёмом 2, 10 и 20 л с плотностью 5–10 экз/л, а лежащих на боку для обеспечения лучшей пассивной аэрации сохраняли в садках до наступления у них подвижной фазы. После перехода на этап смешанного питания личинок рассаживали с плотностью 2.5 экз/л, по мере их роста в течение 6–8 мес. плотность уменьшали до 0.5 экз/л, а к мальковому периоду — до 0.1–0.2 экз/л. Икру инкубировали в темноте, а молодь развивалась при естественном фотопериоде.

Фиксировали время развития от оплодотворения до появления пигмента в глазах и начала циркуляции красной крови, вылупления, от вылупления до заполнения воздухом плавательного пузыря и начала этапа смешанного питания. Кормили планктонными рачками *Daphnia* и *Diaptomus*, мелкими личинками хирономид (Chironomidae). Начало питания отмечали по активным попыткам схватывания подвижных объектов и появлению фекалий, появление воздуха в пузыре — по длительному пребыванию особей в толще воды. Пробы (по 3–5 экз.) отбирали с периодичностью 1 раз в 3–5 сут в начале подращивания и в 10–25 сут с 4-го месяца подращивания. После достижения года после вылупления пробы брали с периодичностью 1 раз в 1–2 мес. При этом в связи с большим количеством проб вносили в таблицы только те из них, между которыми выявляли качественные различия по нескольким из использованных для сравнения признаков. Исследовали всех погибших особей. Материалы разных лет на фоне высокой изменчивости внутри выборок из каждого озера объединили, за исключением особей кТх. Всего изучили степень развития скелета 275 особей кТО, 45 особей кТх и 156 особей кБЛ. Изготовление ализариновых препаратов и оценку степени дифференцировки костей черепа, осевого скелета и скелета плавников проводили по ра-

нее описанной методике (Пичугин, 2009б), обозначения признаков и ранговые оценки их состояний (степени дифференцировки соответствующих структур) приведены в примечании к соответствующей таблице. Длину особей по Смитту (*FL*) измеряли от конца рыла до середины заднего края плавниковой каймы, после достижения плавниковыми лучами края хвостового плавника — до конца его средних лучей. До бифуркации плавника эта длина соответствует абсолютной длине тела (*TL*). Число поздно закладывающихся в онтогенезе чешуй в боковой линии определяли у многих особей *FL* > 60 мм, выращенных до двух–трёх с половиной лет. Помимо изучения костных структур у особей *FL* > 27 мм подсчитывали число пилорических придатков.

Для сравнительного анализа и графического представления динамики развития молоди определяли средний суммарный показатель степени её дифференцировки по совокупности признаков. Ранг, оценивающий состояние каждого признака, делили на максимальный возможный для данного признака (например, для *dent* (*dentale*) — на 6, для *pop* (*praepoperculum*) — на 4). Для меристических признаков число заложившихся элементов соответствующей сериальной структуры делили на максимальное их число, отмеченное в данной популяции (например, *sp.br.* (число жаберных тычинок) у кТО — на 38, кБЛ — на 43). Полученные для разных признаков значения складывали и делили на число признаков, при этом значения результирующего показателя лежат в пределах от 0 (отсутствие костных закладок всех элементов) до 1 (дефинитивное состояние всех признаков).

У лабораторной молоди ($n = 50$) оценивали 27 промеров тела (Алексеев и др., 2014), измерявшихся окуляр-микрометром под бинокулярной лупой. Также определяли длину наибольшей жаберной тычинки, которую выражали в % длины головы ($n = 60$). Для сравнения использовали наши данные по пластическим признакам 67 и меристическим признакам 110–162 диких взрослых гольцов карликовой формы длиной *FL* 120–200 мм из двух озёр, а также изучили меристические признаки и длину жаберных тычинок 17 экз. дикой молоди длиной *FL* 80–120 мм.

Определяли значимость различий по дискретным признакам (ранговые оценки, меристические признаки) между парами выборок по *U*-критерию Манна–Уитни, между несколькими выборками — по критерию Краскела–Уоллиса. Значимость различий средних значений непрерывных признаков оценивали по *t*-критерию Стьюдента. Проводили анализ главных компонент (ГК) по преобразованным по уравнению аллометрической зависимости значений признака от *FL* логарифмам 26 промеров (Reist, 1985). При этом использовали

стандартизированные данные, собственные векторы вычисляли по вариационно-ковариационной матрице, длина собственного вектора равнялась корню квадратному из собственного значения. Преобразование признаков лабораторной молодежи проводили к *FL* 50 мм, диких взрослых гольцов — к *FL* 150 мм (средние длины включённых в анализ особей) с использованием аллометрических коэффициентов, вычисленных отдельно для гольцов из двух озёр и для молодежи и взрослых рыб. Вычисления выполняли в программе StatSoft STATISTICA, версия 12.

В работе использовали следующую периодизацию раннего развития гольцов: по выходе из оболочки — свободный эмбрион, с появлением первых костей — предличинка, перешедшая на смешанное питание личинка с желточным мешком — ранняя личинка, личинка с первыми зачатками чешуи — поздняя личинка, полностью покрытая чешуёй особь — малёк.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Развитие карликовых гольцов озера Токко

Диаметр икринок кТО составил 5.1–6.8 (в среднем 6.10) мм в начале лабораторной инкубации, а после удаления погибших яиц перед вылуплением эмбрионов — 5.5–7.5 (6.66) мм. Цвет икринок интенсивно жёлтый — по Нех-коду: #D1E231 (грушево-зелёный) и #FDE910 (лимонный). Появление пигмента в глазных бокалах и начало циркуляции красных элементов крови произошло во время транспортировки икры, т.е. ранее 43 сут (около 120 градусо-дней) после оплодотворения (по данным 2018 и 2020 гг.). Вылупление эмбрионов наблюдали на 88–91 сут (478–496 градусо-дней) в 2016 г., на 77 сут (435 градусо-дней) — в 2017 г., на 101–103 сут (510–570 градусо-дней) — в 2018–2019 гг., на 82–88 сут (482–510 градусо-дней) в 2020 г., а в холодной серии (кТх) в 2019 г. — на 131–138 сут (283–297 градусо-дней). Длина свободных эмбрионов составила в 2017 г. 17.5–20.4 (в среднем 18.5) мм ($n = 25$), в 2019 г. — 15.4–20.8 (17.8) мм ($n = 38$), в 2020 г. — 17.5–19.2 (18.1) мм ($n = 10$). Они были сильно пигментированы меланином с окрашенными оранжевым пигментом спинным и анальным плавниками и плавниковой каймой. Незначительная часть особей после вылупления лежала на боку, другая, с выраженным отрицательным фототаксисом, скучивалась в углы садков. В течение 25 сут большая часть лежащих на боку предличинок встала на грудные плавники. *FL* всех предличинок не изменилась, составив 16.6–18.5 (в среднем 17.6) мм, у них появились окрашивающиеся ализарином окостенения: игловидные maxillare, dentale, parasphenoideum, едва заметные operculum и interoperculum, два зуба над будущей glos-

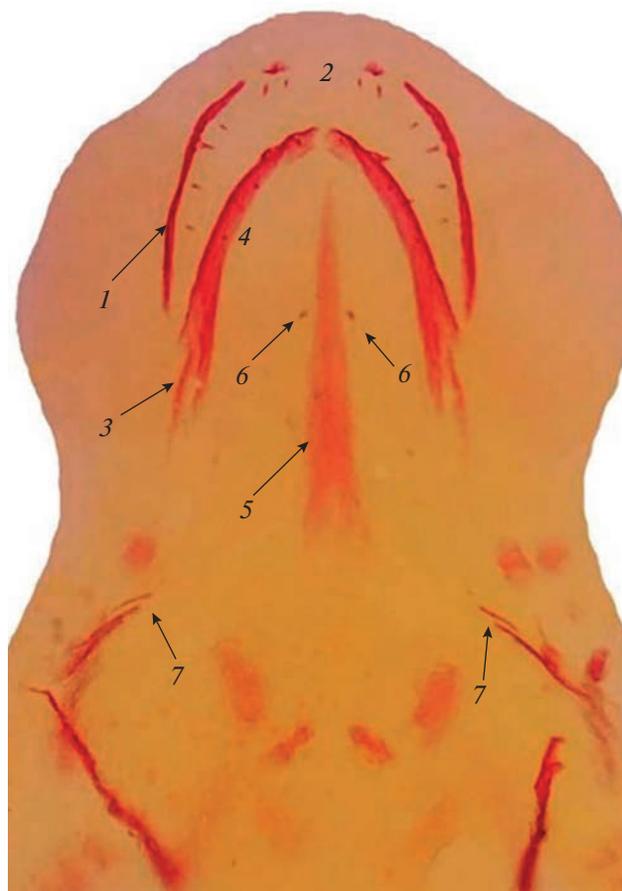


Рис. 1. Голова предличинки карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Токко в возрасте 26 сут (вид снизу, вентродорсальная проекция). Видны зачатки maxillare (1) и праemaxillare (2) с зачатками не приросших к костным пластинкам зубов, anguloarticularе (3), dentale (4), parasphenoideum (5), два зуба на месте закладки glossohyale (6) и три пары жаберных лучей (7).

sohyale, две–три пары жаберных лучей (рис. 1), короткие лучи из одного членика в спинном (*D*, 6–11 лучей), анальном (*A*, 3–7), грудных (*P*, 5–6) плавниках и три гипуралии в хвостовом стебле. В хвостовом плавнике (*C*) имелось 20–22 луча, состоящих из двух–трёх члеников. У особей в возрасте 37 сут отмечен соматический рост (*FL* 20.0–23.0 (21.8) мм), появились зачатки праoperculum, frontale, articulare, парный зачаток glossohyale, пять–шесть лучей в брюшных плавниках (*V*), третий членик в лучах *C* (лучи достигли края плавниковой каймы) (табл. 1), окостенели все гипуралии, верхние и нижние остистые отростки и рёбра.

Следующую волну окостенений при задержке линейного роста (*FL* 19.8–22.7 (21.5) мм) наблюдали к возрасту 47–48 сут ($n = 7$). В жаберных дугах 57% предличинок окостенели две–три жаберные тычинки и короткое ceratobranchiale в нисходящей ветви жаберной дужки, появились

Таблица 1. Оценки роста и транзитивных фенетических состояний элементов скелета у особой карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex оз. Токко в экспериментальных условиях (6–8°C)

Признак	Возраст после вылупления, сут (число особей в пробе)				
	26 (5)	37 (3)	47–48 (7)	61–66 (8)	74 (3)
<i>FL</i> , мм	$\frac{16.6-18.5}{17.6 \pm 0.4}$	$\frac{20.0-23.0}{21.8 \pm 0.7}$	$\frac{19.8-22.7}{21.5 \pm 0.3}$	$\frac{20.9-23.1}{21.6 \pm 0.3}$	$\frac{23.6-24.0}{23.8 \pm 0.1}$
<i>P</i>	5.4 (5–6)	9.3 (9–10)	11.8 (11–12)	11.1 (10–12)	12.3 (12–13)
<i>D</i>	8.8 (6–11)	13	13.2 (13–14)	13.0 (12–14)	13.3 (13–14)
<i>A</i>	5.6 (3–7)	10.3 (10–11)	11.2 (10–12)	10.9 (9–12)	12.0 (11–13)
<i>V</i>	0	5.7 (5–6)	7	6.6 (5–8)	8
<i>Dn</i>	1	1	2	1.5 (1–2)	2
<i>Pn</i>	1	1	1	1	1
<i>An</i>	1	1	1	1	2
<i>Vn</i>	0	1	1	1	1
<i>Cn1</i>	2	3	4	3.6 (3–4)	4
<i>Cn2</i>	2	3	3.4 (3–4)	3.1 (3–4)	3.7 (3–4)
<i>Cn3</i>	2.2 (2–3)	3	4	3.8 (3–4)	5
<i>sp.br.</i>	0	0	2.0 (0–3)	1.1 (0–3)	6.3 (6–7)
<i>os.br.</i>	0	0	0.8 (0–1)	0.4 (0–1)	1
<i>r.br.</i>	2.2 (0–3)	6	7.6 (7–8)	7.3 (5–8)	9.7 (9–10)
<i>mx</i>	4.4 (3–5)	5.7 (5–7)	8.4 (7–10)	9.5 (6–10)	9
<i>pmx</i>	3	4.3 (4–5)	6.0 (5–7)	5.5 (5–6)	5.0 (4–6)
<i>dent</i>	1.4 (1–2)	3	3	3	3
<i>n_{dent}</i>	5	5.7 (5–6)	7.6 (6–9)	6.9 (4–9)	10.0 (9–11)
<i>ang</i>	0.4 (0–1)	1	1	1	2.3 (2–3)
<i>pop</i>	0	1	1	1.2 (1–2)	2
<i>psph</i>	1	1	3	2.4 (2–3)	3
<i>v</i>	0	0	0	0	1.3 (1–2)
<i>seth</i>	0	0	0	0	1
<i>fr</i>	0	1	1.8 (1–2)	1.4 (1–2)	2
<i>gl</i>	0	1	4.6 (3–5)	5.0	7.3 (7–8)
<i>vert</i>	0	0	0	0.3 (0–1)	2
<i>n_{vert}</i>	0	0	0	0.4 (0–1)	28.0 (25–31)
<i>pred</i>	0	0	0	0	0
<i>Dpt</i>	0	0	9.8 (9–10)	4.6 (0–10)	10.3 (9–11)
<i>Apt</i>	0	0	6.8 (6–8)	2.4 (0–8)	9.3 (8–10)

Таблица 1. Продолжение

Признак	Возраст после вылупления, сут (число особей в пробе)				
	97–103 (8)	130–136 (5)	190 (10)	243–256 (8)	278 (7)
<i>FL</i> , мм	$\frac{23.9-26.1}{25.1 \pm 0.4}$	$\frac{25.0-26.1}{25.6 \pm 0.2}$	$\frac{25.2-29.0}{27.3 \pm 0.4}$	$\frac{24.5-30.6}{27.8 \pm 0.9}$	$\frac{26.7-37.0}{31.0 \pm 1.4}$
<i>P</i>	13	12.2 (12–13)	12.3 (11–13)	12.8 (12–13)	12.9 (12–14)
<i>D</i>	14.8 (14–15)	14.8 (14–15)	15.3 (14–16)	15.1 (14–16)	15.1 (15–16)
<i>A</i>	12.6 (11–13)	12.2 (12–13)	12.7 (12–14)	13.0 (12–15)	12.9 (12–13)
<i>V</i>	8.6 (8–9)	8.8 (8–9)	8.9 (8–9)	8.4 (8–9)	8.3 (8–9)
<i>Dn</i>	2.4 (2–3)	3	3.0 (2–4)	3.6 (3–4)	4.4 (3–6)
<i>Pn</i>	1.1 (1–2)	1.4 (1–2)	1.9 (1–3)	2.9 (2–4)	3.1 (3–4)
<i>An</i>	2	2.6 (2–3)	2.9 (2–4)	3.5 (3–4)	4.0 (3–5)
<i>Vn</i>	1.8 (1–2)	2	2.3 (2–3)	3.4 (2–4)	4.3 (3–6)
<i>Cn1</i>	4.8 (4–5)	5	5.2 (4–6)	6.0 (5–7)	7.0 (6–9)
<i>Cn2</i>	4	4.2 (4–5)	4.6 (4–5)	5.5 (4–6)	5.9 (5–7)
<i>Cn3</i>	5	5.4 (5–6)	5.7 (4–7)	6.9 (6–8)	7.4 (6–9)
<i>sp.br.</i>	8.9 (8–11)	10.4 (9–12)	12.8 (9–16)	15.0 (11–18)	16.7 (13–21)
<i>os.br.</i>	1	1	1	2.3 (1–3)	2.1 (1–3)
<i>r.br.</i>	9.8 (9–11)	10.2 (10–11)	10.2 (8–11)	10.9 (10–12)	11.3 (11–12)
<i>mx</i>	11.5 (11–13)	13.0 (12–15)	14.6 (13–19)	13.6 (10–18)	14.1 (12–18)
<i>pmx</i>	7.1 (6–9)	8.0 (7–9)	8.0 (7–9)	7.9 (5–13)	8.4 (6–11)
<i>dent</i>	4	4	4.6 (4–5)	4.6 (4–5)	5.3 (4–6)
<i>n_{dent}</i>	10.3 (8–13)	11.7 (11–13)	12.0 (10–14)	9.4 (9–11)	11.9 (9–14)
<i>ang</i>	2.9 (1–3)	3	2.7 (2–3)	2.5 (2–3)	3.7 (3–4)
<i>pop</i>	2	2	2	2	2.4 (2–3)
<i>psph</i>	3	3.2 (3–4)	3	4.0 (3–5)	3.7 (3–4)
<i>v</i>	2	2	2	2	2
<i>seth</i>	1	1	1	1.5 (1–2)	1.7 (1–2)
<i>fr</i>	2.1 (2–3)	2	2.1 (2–3)	3.0 (2–4)	3.4 (3–4)
<i>gl</i>	7.5 (5–10)	10.4 (9–13)	13.0 (9–16)	9.4 (8–11)	9.6 (8–10)
<i>vert</i>	2	2	2.1 (2–3)	2.6 (2–3)	3.3 (3–4)
<i>n_{vert}</i>	29.4 (20–52)	51.0 (31–62)	53.9 (34–65)	57.4 (31–64)	62.3 (61–63)
<i>pred</i>	0	0	0	4.9 (0–10)	7.6 (0–17)
<i>Dpt</i>	10.9 (10–12)	11	11.5 (10–13)	11.6 (11–13)	11.7 (11–12)
<i>Apt</i>	9.9 (9–10)	9.8 (9–10)	9.3 (9–10)	9.4 (9–11)	9.3 (9–10)

Таблица 1. Продолжение

Признак	Возраст после вылупления, сут (число особей в пробе)				
	325–330 (9)	360–377 (8)	487 (4)	513–593 (8)	781 (2)
<i>FL</i> , мм	$\frac{27.7-35.8}{32.2 \pm 0.9}$	$\frac{31.0-34.7}{32.9 \pm 0.5}$	$\frac{41.0-53.0}{45.5 \pm 2.7}$	$\frac{40.0-57.5}{46.4 \pm 2.3}$	$\frac{53.0-53.5}{53.3 \pm 0.3}$
<i>P</i>	13.4 (13–15)	13.5 (13–14)	12.8 (12–13)	12.8 (12–13)	12.5 (12–13)
<i>D</i>	14.8 (14–16)	15.3 (15–16)	14.8 (14–15)	14.6 (14–15)	14
<i>A</i>	13.2 (13–14)	13.0 (12–14)	13.3 (13–14)	13.3 (13–14)	13
<i>V</i>	8.7 (8–9)	8.8 (8–9)	8.3 (8–9)	8.5 (8–9)	8
<i>Dn</i>	4.3 (3–6)	4.9 (4–5)	7.0 (6–9)	6.2 (5–7)	8
<i>Pn</i>	3.2 (2–5)	3.4 (3–4)	5.3 (4–7)	5.1 (3–8)	5.5 (5–6)
<i>An</i>	4.3 (3–5)	4.4 (4–5)	6.3 (5–8)	6.2 (5–9)	7.5 (7–8)
<i>Vn</i>	4.4 (3–6)	4.6 (4–5)	6.5 (5–7)	6.0 (5–8)	8
<i>Cn1</i>	7.0 (6–9)	7.4 (7–8)	9.5 (8–11)	10.0 (7–12)	13
<i>Cn2</i>	6.3 (5–7)	6.4 (6–7)	8.8 (7–11)	8.5 (7–11)	12
<i>Cn3</i>	7.7 (6–10)	8.1 (7–9)	11.0 (9–13)	10.9 (8–14)	15
<i>sp.br.</i>	18.6 (16–23)	19.9 (19–23)	26.0 (24–28)	26.1 (23–29)	29
<i>os.br.</i>	2.8 (2–3)	3	3	3	3
<i>r.br.</i>	10.7 (10–12)	11	11.3 (11–12)	11.2 (10–12)	11
<i>mx</i>	14.2 (11–17)	14.8 (11–19)	15.0 (14–18)	17.1 (12–21)	15.5 (15–16)
<i>pmx</i>	8.4 (6–10)	9.3 (8–12)	6.8 (5–10)	8.5 (7–11)	8.5 (8–9)
<i>dent</i>	5.6 (5–6)	5.4 (5–6)	6	6	6
<i>n_{dent}</i>	12.9 (9–17)	13.1 (12–14)	12.5 (11–14)	13.4 (10–18)	12.0 (11–13)
<i>ang</i>	3.7 (3–4)	4	4	4	4
<i>pop</i>	3.1 (2–4)	3	3	3	3
<i>psph</i>	4.7 (4–5)	4.5 (4–5)	4.6 (4–5)	4.6 (4–5)	5
<i>v</i>	2	2.1 (2–3)	2.5 (2–3)	3	3
<i>seth</i>	2	2	2	2	2
<i>fr</i>	3.9 (3–4)	3.4 (3–4)	4	4	4
<i>gl</i>	9.3 (7–11)	9.4 (9–11)	10.3 (8–12)	11.0 (9–14)	12
<i>vert</i>	3	3	3.5 (3–4)	3.6 (3–4)	4
<i>n_{vert}</i>	63.2 (62–65)	62.3 (62–63)	63.0 (62–64)	61.9 (59–64)	64

Таблица 1. Окончание

Признак	Возраст после вылупления, сут (число особей в пробе)				
	325–330 (9)	360–377 (8)	487 (4)	513–593 (8)	781 (2)
<i>pred</i>	10.7 (0–17)	14.9 (13–18)	16.5 (15–17)	17.3 (15–19)	19
<i>Dpt</i>	11.4 (11–13)	12.0 (11–13)	11.5 (11–12)	12.4 (11–13)	12
<i>Apt</i>	9.6 (9–10)	10.0 (9–11)	9.8 (9–10)	10.6 (10–11)	10

Примечание. Здесь и в табл. 2–6: *FL* – длина по Смитту; *P, D, V, A* – общее число заложившихся лучей соответственно в грудном, спинном, анальном и брюшном плавниках; *Dn, Pn, Vn, An, Cn1, Cn2, Cn3* – максимальное число члеников в одном луче соответственно спинного, грудного, брюшного и анального плавников, верхней лопасти, средней части и нижней лопасти хвостового плавника; *sp.br.* – число окостеневших жаберных тычинок, *os.br.* – число окостеневших элементов в 1-й жаберной дуге, *r.br.* – число пар жаберных лучей; *mx, pmx* – maxillare и praemaxillare (1 – игловидный зачаток, >1: $n + 1$ – пластинка с n приросших зубов); *dent* – dentale (1 – игловидный зачаток, 2 – расширенная каудально пластинка, 3 – есть приросшие зубы, 4 – замкнулись отверстия вдоль нижнего края кости, 5 – есть стенки гиомандибулярного канала боковой линии, 6 – канал замкнут в трубку), *n_{dent}* – число зубов на dentale, *ang* – anguloarticulare (0 (здесь и далее) – отсутствие костной закладки данного элемента скелета, 1 – зачаток, 2 – есть нижний отросток, 3 – есть верхний отросток, 4 – есть канал сейсмоденситивной системы, замкнутый в трубку), *pop* – praeorerculum (1 – зачаток, 2 – есть отверстия сейсмоденситивного канала, 3 – есть парные стенки защиты канала, 4 – канал находится в трубке), *psph* – parasphenoidium (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 – есть головка и рукоятка), *seth* – supraethmoideum (1 – зачаток головки, 2 – есть задний отросток), *fr* – frontale (1 – зачаток орбитального отдела, 2 – есть жёлоб сейсмоденситивного канала с отверстиями, 3 – есть боковые выступы защиты канала, 4 – канал замкнут в трубку), *gl* – glossohyale (1 – парная закладка, 2 – единая пластинка, >2: $n + 1$ – пластинка с n приросших зубов), *vert* – позвонки (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 позвонков, *pred* – предорсалии (число костей); *Dpt, Apt* – число окостеневших птеригофоров соответственно *D* и *A*. Здесь и в табл. 3: для *FL*: над чертой – пределы варьирования значений, под чертой – среднее значение и его ошибка; для остальных признаков: в скобках – пределы варьирования значений, за скобками – среднее значение.

семь–восемь пар жаберных лучей, цельная пластинка glossohyale с одной–двумя парами зубов, боковые отростки на парасфеноиде. Заложилась все лучи в *P*, все ветвистые лучи в *D* и *A* и по семь лучей в *V*, окостенели 9–10 птеригофоров *D* и 6–8 птеригофоров *A*. В лучах *D* заложился второй членик. В хвостовом плавнике лучи лопастей начали развиваться быстрее центральных, образуя вырезку плавника. К возрасту 50 сут при *FL* 21.0–22.5 мм у части особей появился воздух в плава-

тельном пузыре, а к 56–65 сут в толще воды плавали все особи. Попытки схватывать пищу (мелких живых личинок хирономид) при наличии большого желточного мешка (~ 6 × 3 мм) (рис. 2) также отмечены с возраста 50 сут. В возрасте 60–65 сут питались ~6%, а 74–76 сут – 50% особей (рис. 2а). У части питающихся особей наблюдалось ускорение соматического роста. В возрасте 66 сут у личинок *FL* 20.9–23.1 мм первым заложился ближний к хвостовому плавнику уростиляр-

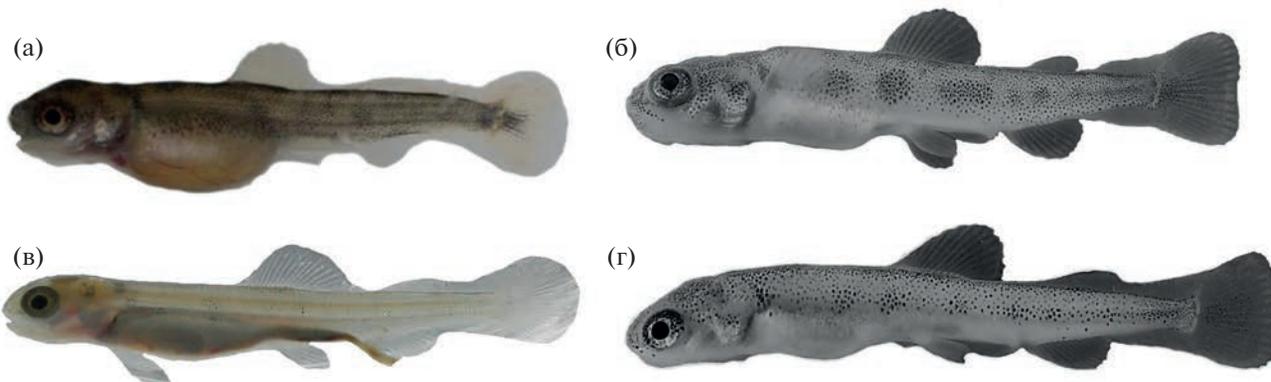


Рис. 2. Предличинки и ранние личинки карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко (а, б) и Большое Леприндо (в, г) при переходе на этап смешанного питания: а – возраст 76 сут, длина тела по Смитту (*FL*) 23.0 мм; б – 105 сут, 26.0 мм; в – 96 сут, 23.0 мм; г – 107 сут, 26.7 мм.

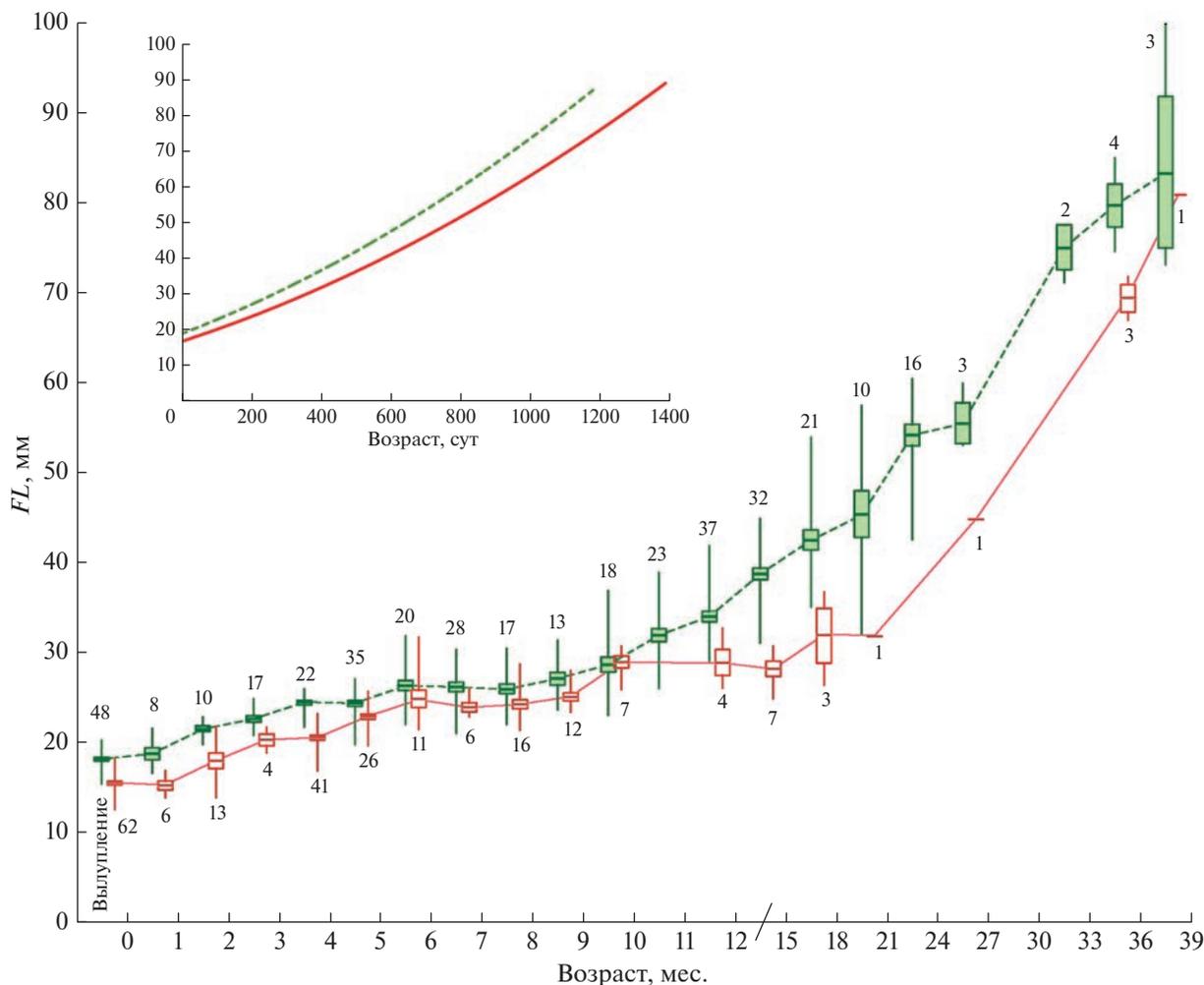


Рис. 3. Темп роста (длина тела по Смитту (FL)) молоди карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко (---) и Большое Леприндо (—): (—) — среднее значение, (▭) — пределы варьирования, (□) — удвоенная ошибка среднего. Особи в возрасте до года сгруппированы в классы по 1 мес., старше года — по 3 мес. (граница показана косой чертой на горизонтальной оси). Цифрами указано число особей. На врезке — кривые роста, аппроксимированные полиномиальными линиями тренда второй степени. Оз. Токко: $y = 2 \times 10^{-5}x^2 + 0.037 + 18.857$, $R^2 = 0.918$; оз. Большое Леприндо: $y = 10^{-5}x^2 + 0.032 + 16.711$, $R^2 = 0.928$.

ный позвонок. К возрасту 74 сут личинки достигли FL 23.6–24.0 мм (табл. 1).

В этот период началась активная закладка осевого скелета и у всех особей появились парный зачаток vomer, шесть–семь окостеневших жаберных тычинок (*sp.br.*) и длинное *ceratobranchiale*, округлая головка супраэтноида и вторые членики в лучах *D* и *A*. К этому же возрасту заложились все лучи в брюшных плавниках. С началом развития осевого скелета приросты длины составили в среднем 0.5–1.5 мм в мес. (рис. 3). Закладка полного ряда тел позвонков продолжалась 5–6 мес. (табл. 1), так как в возрасте 243–256 сут у некоторых личинок отсутствовали один–три зачатка тел позвонков в хвостовом отделе.

У особей в возрасте 97–103 сут выявили развитие стенок сейсмочувствительного канала на *dentale* и образование цельной пластинки *vomer*. Желток сохранялся у всех личинок в возрасте 97–103 сут и у 40% особей в возрасте 110 сут (рис. 26), единично — у личинок в возрасте 123 сут и даже 137 сут. В возрасте 243–256 сут у личинок $FL > 29$ мм впервые отмечены 4–10 предорсалий — сериальных элементов, назначение которых, по-видимому, заключается в поддержании дорсальной мускулатуры между черепом и спинным плавником при значительном увеличении высоты тела выше верхних остистых отростков позвоночника (табл. 1).

Ускорение роста личинок кТО при задержке остеогенеза наблюдали в интервале 360–487 сут, когда FL увеличилась с 31.0–34.7 (32.9) до 41.0–

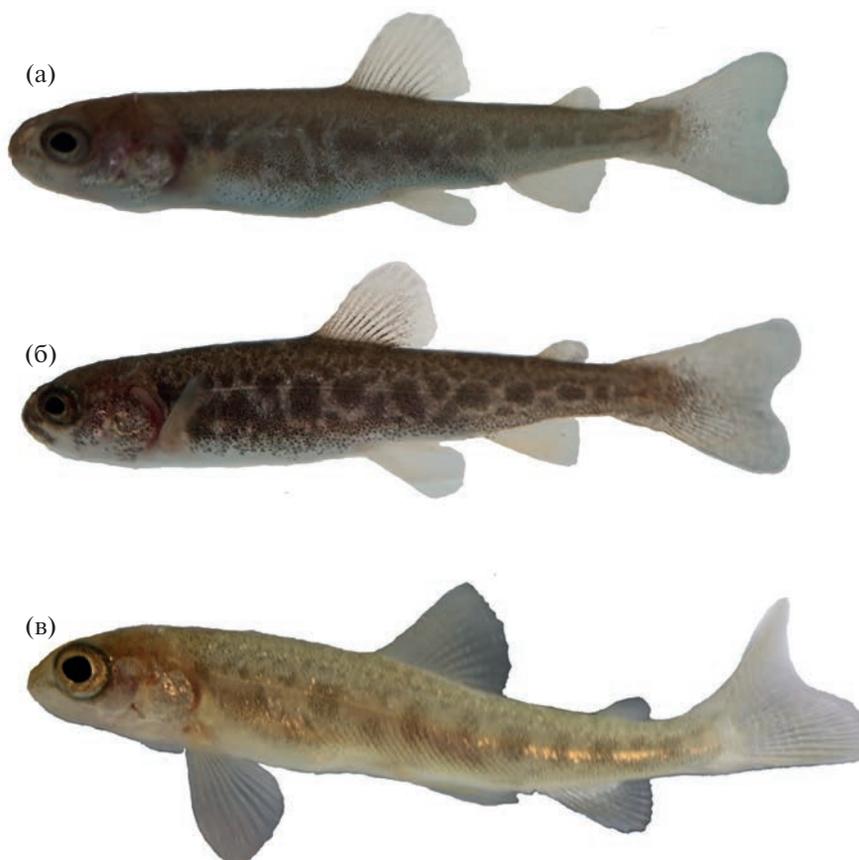


Рис. 4. Прижизненная окраска двухлеток карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко (а, б) и Большое Леприндо (в), выращенных в экспериментальных условиях.

53.0 (45.5) мм (табл. 1). В этот период в скелете личинок выявили только закладку новых члеников в лучах всех плавников и увеличение числа жаберных тычинок.

Окрашенные ализарином чешуи в канале боковой линии впервые отмечены у особи *FL* 42 мм в возрасте 395 сут, а чешуи, имеющие до шести склеритов и расположенные в несколько рядов выше и ниже боковой линии, — у особей *FL* 44.2, 49.6 и 57.5 мм в возрасте 593 сут, но чешуи отсутствовали у особей *FL* 40.2 и 53.3 мм в возрасте 573 сут. Полностью тело покрыто чешуёй у мальков *FL* > 55 мм в возрасте 712 сут. Таким образом, переход поздних личинок к мальковому периоду длился более полугода.

Окраска поздних личинок и ранних мальков (рис. 4) варьировала у кТО по степени выраженности пятен на боках тела и спинном, жировом и хвостовом плавниках (рис. 4а, 4б). Грудные, брюшные и анальный плавники у всех особей были прозрачными без зёрен пигмента.

Большая часть эмбрионов кТх после вылупления лежала на боку, развитие было очень медленным (желточный мешок уменьшался слабо), и в течение месяца после вылупления наблюдали высокую смертность (>80%). Выжившие особи после перевода в режим 5–7°C в течение полутора–двух месяцев переходили к активному плаванию у дна аквариумов и к 86 сут от вылупления — к этапу смешанного питания. Воздух в плавательном пузыре и устойчивый переход в толщу наблюдали значительно позже начала питания, к возрасту 140 сут. К возрасту 163 сут они незначительно отставали от личинок кТО по соматическому росту и степени дифференцировки элементов скелета (табл. 2). Малое число выживших особей не позволило продлить подращивание личинок этой серии.

Аномалии скелета. По частоте встречаемости самые многочисленные аномалии отмечены в закладке центральных лучей хвостового плавника — сросшиеся у основания лучи; более тонкий, чем остальные, или короткий, состоящий из одного членика, центральный луч; сросшиеся по всей

Таблица 2. Сравнительный анализ роста и транзитивных фенетических состояний элементов скелета у особей карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex оз. Токко, выращенных в разных температурных режимах

Признак	кТх	кТО	кТх	кТО	кТх	кТО	кТх	кТО
Возраст, сут	50 (3)	47–48 (7)	103 (4)	103 (4)	133 (3)	130 (3)	163 (2)	157–162 (4)
<i>FL</i> , мм	19.7 ± 0.6	21.5 ± 1.1	20.3 ± 0.7	25.7 ± 0.6	21.7 ± 0.8	25.9 ± 0.3	23.5 ± 0.7	24.8 ± 1.3
<i>P</i>	5.7	10.8	9.8	13.0	9.0	12.3	11.5	12.1
<i>D</i>	9.7	12.5	12.0	15.0	11.7	14.7	15.0	14.0
<i>A</i>	9.0	10.3	10.0	13.0	9.3	12.3	12.5	12.1
<i>V</i>	3.3	5.8	7.0	8.3	7.0	8.7	8.0	8.4
<i>Dn</i>	1.0	1.8	1.0	2.0	1.0	3.0	2.5	2.8
<i>Pn</i>	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.3	1.5
<i>An</i>	1.0	1.0	1.0	2.0	1.0	2.3	2.0	2.0
<i>Vn</i>	0.7	0.8	1.0	2.0	1.0	2.0	1.5	1.8
<i>Cn1</i>	2.0	3.7	3.0	4.8	3.0	5.0	4.0	4.8
<i>Cn2</i>	2.0	3.2	2.8	4.0	2.3	4.0	3.5	3.9
<i>Cn3</i>	3.0	3.7	3.3	5.0	3.0	5.7	4.5	5.1
<i>sp.br.</i>	0	1.7	0.5	9.8	1.3	10.0	9.0	10.1
<i>os.br.</i>	0	0.7	0	1.0	0.3	1.0	1.0	1.0
<i>r.br.</i>	5.7	7.0	7.5	10.3	7.7	10.3	9.5	10.0
<i>mx</i>	6.3	8.3	8.5	11.3	10.0	13.3	10.5	12.1
<i>pmx</i>	4.0	5.7	5.0	7.3	6.0	8.3	7.5	7.6
<i>dent</i>	3.0	3.0	3.0	4.0	3.0	4.0	4.0	4.1
<i>n_{dent}</i>	5.0	7.3	9.0	11.0	9.0	11.7	8.0	11.3
<i>ang</i>	1.0	1.0	1.5	3.0	1.3	2.0	2.0	2.4
<i>pop</i>	1.0	0.8	1.0	1.7	1.0	1.3	1.5	1.4
<i>psph</i>	1.0	2.7	3.0	3.0	3.0	3.0	3.5	3.0
<i>v</i>	0	0	0	2.0	0	2.0	1.5	1.9
<i>seth</i>	0	0	0	1.0	0	1.0	1.0	1.0
<i>fr</i>	0.3	1.5	1.0	2.0	1.0	1.7	1.8	2.5
<i>gl</i>	3.0	4.0	6.0	8.5	5.0	10.0	7.0	9.5
<i>vert</i>	0	0	0	2.0	1.0	2.0	2.0	2.0
<i>n_{vert}</i>	0	0	0	34.0	6.0	51.0	40.5	34.6
<i>Dpt</i>	0	8.2	5.0	11.0	4.0	11.0	10.0	10.9
<i>Apt</i>	0	5.7	2.0	10.0	1.3	9.0	9.0	9.0

Примечание. кТО, кТх – особи карликовой формы арктического гольца оз. Токко, инкубированные и выращенные в относительно тёплом и холодном режимах. Для *FL* приведено среднее значение и его ошибка, для остальных признаков – среднее значение. Здесь и в табл. 4, 5: при оценке достоверности различий *FL* применяли *t*-критерий Стьюдента, остальных признаков – *U*-критерий Манна–Уитни. Здесь и в табл. 4–6: в скобках указано число особей в пробе; полужирным шрифтом выделены значения, достоверно различающиеся при $p < 0.05$.

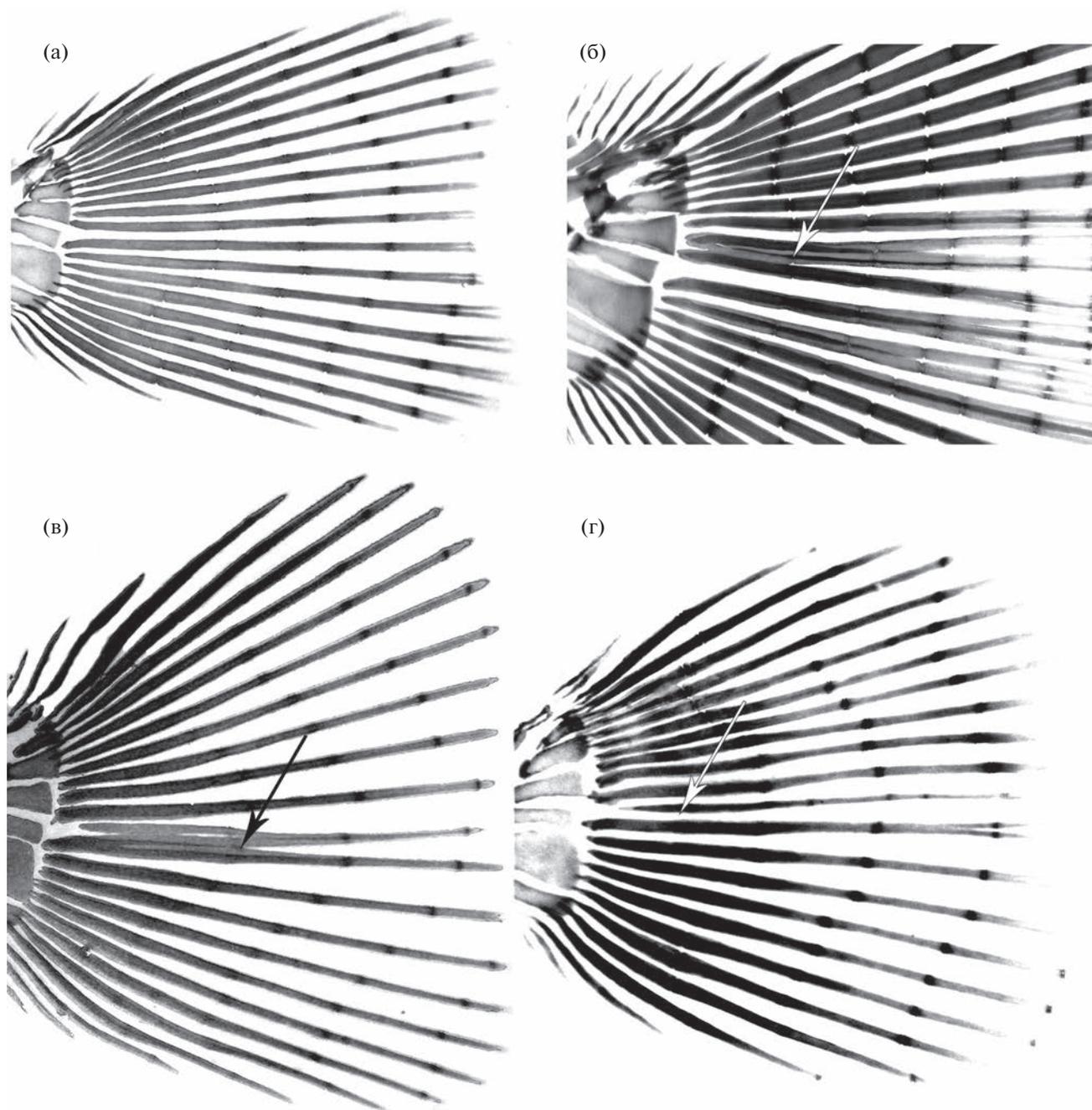


Рис. 5. Аномалии скелета центральных лучей хвостового плавника (→) у личинок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Токко: а – нормальный плавник, б – три сросшихся у основания луча, в – два сросшихся на втором членике луча, г – тонкий центральный луч.

длине соседние лучи, уменьшенное или увеличенное число члеников (рис. 5). Доля особей кТО с такими аномалиями в возрасте до одного года составила 27.1% (из 300 просмотренных рыб), в возрасте старше одного года – 35.1% (из 50 рыб). Интересно, что аномалии функционально наиболее важных лучей лопастей *C* встречались единично (0.9%). Отмечен ряд предличинок и личи-

нок (~5–6%), у которых в лучах всех плавников ализарином окрашивался только первый или несколько последующих члеников, т.е. соли кальция не попадали в органический матрикс костей. Такие особи единично даже доживали до малькового периода (рис. 6).

Довольно часто отмечали окрашенные ализарином костные образования различной формы

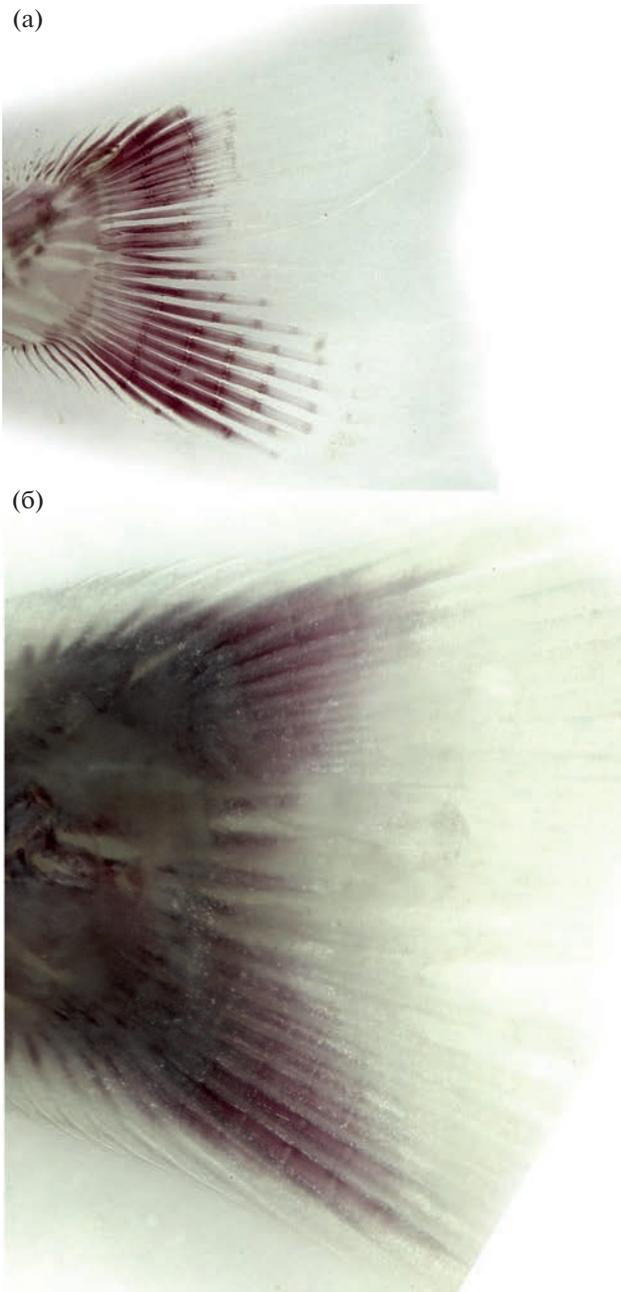


Рис. 6. Хвостовые плавники мальков карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко (а) и Большое Леприндо (б). В дистальных частях плавниковых лучей частично отсутствуют соли кальция, окрашиваемые ализарином.

внутри хорды (рис. 7). Эти образования были либо рыхло сформированными и, по-видимому, не ограничивали подвижность личинок и мальков (рис. 7а), либо представляли собой плотные неправильной формы кости длиной в несколько позвонков; располагались чаще в хвостовой части тела и ограничивали подвижность хвостового стебля (рис. 7б). Среди особей с незавершённым

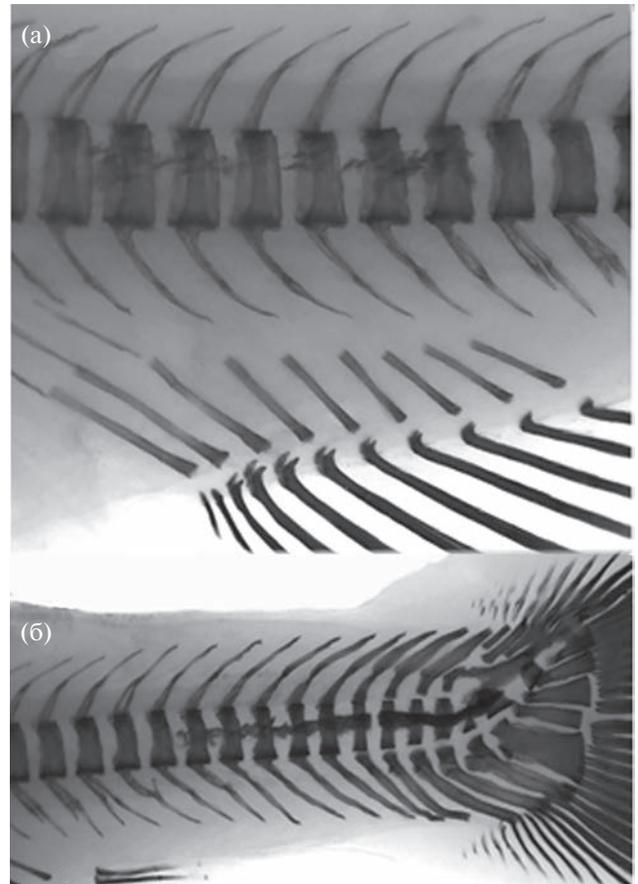


Рис. 7. Аномальные кости в хорде личинок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Токко: а – рыхлые, не скреплённые между собой костные фрагменты; б – плотные кости, ограничивающие гибкость хорды и всего хвостового стебля.

и полным рядом тел позвонков доля рыб с аномальными костными образованиями в хорде составила соответственно 12.5 и 20.6% (из 126 и 123 просмотренных особей). Единично отмечены рыбы с двумя и даже тремя аномальными костями (костными сгущениями) в разных участках хорды. Реже отмечали неровные сочленовные поверхности тел позвонков (у 2.7% у мальков) и сросшиеся позвонки (2.4% у рыб с полным рядом тел позвонков).

Развитие карликовых голец озера Большое Леприндо

Диаметр набухших икринок у разных самок КБЛ варьировал от 3.9–4.7 (4.18) до 4.6–5.2 (4.85) мм, а после удаления неоплодотворённых икринок в 2015 г. составил 4.0–4.7 (4.36) мм, в 2016 г. – 4.0–4.6 (4.26) мм, в 2018 г. – 3.3–5.3 (4.41) мм. В последнем случае распределение икринок по диаметру имело два пика: 42% икринок – 3.3–4.2

(3.8) мм, 58% — 4.5–5.3 (4.8) мм. Цвет икринок бледно-жёлтый (#FFDB8B). Начало появления красных кровяных клеток впервые наблюдали при длине эмбрионов ~7 мм, на 41-е сут от оплодотворения (50 градусо-дней) в 2013 г. и 48-е сут (90 градусо-дней) в 2014 г., а их циркуляцию в чревно-брыжеечной артерии и других крупных сосудах соответственно при 60 и 95 градусо-днях. Пигмент в глазных бокалах появился при 60 (2013) и 100 (2014) градусо-днях. Вылупление кБЛ наблюдали через 3.4–3.6 мес. в 2013 г., 3.8–4.2 мес. — в 2014 г., 2.9–3.8 мес. — в 2015–2016 гг., 3.0–3.5 мес. — в 2018 г. в зависимости от температурного режима инкубации при 235–383 градусо-днях в 2013–2014 гг. и 531–573 градусо-днях в 2018 г. По данным 2013–2014 гг., *TL* свободных эмбрионов составила 13.5–17.0 (16.0) мм ($n = 25$ мм). В 2018 г. в соответствии с двувёршинным распределением диаметра икринок 29% свободных эмбрионов имели *TL* 12.5–14.0 (13.3) мм, 71% — 14.6–18.4 (16.4) мм. Для всех вылупившиеся эмбрионы были характерны слабая меланиновая пигментация и малое число зёрен жёлтого пигмента на плавниках и плавниковой кайме. Интенсивность пигментации была выше при более высокой температуре инкубации и подращивания. В течение первого месяца подращивания у большей части предличинок в пробах наблюдали только рост до 18.5–21.0 (19.2) мм, а окрашиваемые ализарином костные закладки отсутствовали. В пробе 2018 г. среди предличинок в возрасте 34 сут была единственная мелкая особь *TL* 15.2 мм с костными зачатками *dentale* и *maxillare* соответственно с одним и двумя зубами, *praemaxillare*, *anguloarticulare*, *parasphenoideum*, одной парой жаберных лучей и несколькими лучами во всех плавниках, кроме брюшных (табл. 3).

В течение второго месяца начался остеогенез у всех подросших предличинок. У особей возраста 53–55 сут имелись челюстные кости, *parasphenoideum*, *operculum*, три–шесть пар жаберных лучей, парный зачаток язычной кости; лучи, состоящие из одного членика в *P*, *D*, *A* и частично в *V*; лучи из двух–трёх члеников в *C* (табл. 3). В возрасте 64–73 сут несколько особей достигли *TL* 22.3–23.1 мм, основная часть растущих особей — 17.5–20.5 (18.7) мм, а ~1/3 особей не росла и сохраняла *TL* 13.9–15.9 (15.2) мм. Заполнение воздухом плавательного пузыря у 50–60% предличинок отметили в возрасте 62–87 сут. Начало внешнего питания наблюдали при кормлении смесью планктонных рачков *Daphnia* и *Diaptomus* за несколько суток до, а при кормлении остракодами (*Ostracoda*) и мелкими личинками хирономид — вскоре после заполнения плавательного пузыря. В этом возрасте личинки оставались прозрачными, и проглоченная пища хорошо просматривалась в кишечнике (рис. 2в). Переход на этап смешанного питания был растянут до возраста 110 и более суток.

Первые зачатки тел позвонков (два–три уростилярных) появились у особи *FL* 22 мм в возрасте 89 сут, а у большей части личинок — в возрасте 103–116 сут. Именно к этому возрасту покровы личинок утратили прозрачность, потемнели благодаря отдельным меланиновым зёрнам, расположенным на теле и плавниках и сгруппированным в мальковые пятна на боках тела (рис. 2в). Заложились парный зачаток сошника, надглазничные части *frontalia*, большая часть лучей в плавниках, а в лучах *D* и *A* появился второй членик. Полностью исчезает желточный мешок и начинается массовая гибель не перешедших на экзогенное питание и прекративших питаться особей. В разные годы по этой причине погибало от 50 до 99% предличинок. Жаберные тычинки, *ceratobranchiale* в нисходящей ветви жаберной дуги, едва различимая головка *supraethmoideum* у питающихся особей появляются в течение следующего месяца. Ускорения роста и развития у питающихся личинок не отмечено. Закладка последних лучей в *P*, *A* и *V* не завершилась у части личинок даже в возрасте 239–250 сут. У особей *FL* > 28 мм завершена закладка полного ряда тел позвонков. Личинки в возрасте 291–293 и 406–448 сут и частично особь *FL* 32.7 мм в возрасте 525 сут сохраняли слабо дифференцированные *dentale*, *anguloarticulare*, *praepoperculum* и *frontale* с открытым сейсмочувствительным каналом, узкий *parasphenoideum* без отверстий, *operculum* с верхней выемкой, малое число (≤ 20) жаберных тычинок (табл. 3). Сошник представлен плоской треугольной пластинкой без зачатков зубов. Личинки сохраняли тёмную с овальными мальковыми пятнами окраску (рис. 8) и малую двигательную и пищевую активность.

У двухлеток (1+) появляется чешуя, окраска заметно бледнеет, исчезает меланин на спинном и хвостовом плавниках (рис. 4в), завершается развитие позвоночника (тела позвонков замыкаются в кольцо, прирастают остистые отростки и рёбра), возрастает пищевая активность, ускоряется рост и остеогенез, наступает мальковый период развития карликов. По-видимому, в этом возрастном интервале происходят подъём в пелагиаль и переход к облигатной планктофагии. Однако полностью серебристой пелагической окраски у поздних личинок и мальков не наблюдали. У выращенного нами малька *FL* 71 мм в возрасте 3 года чешуя окрашивалась ализарином только в канале боковой линии. Эта особь имела 37 жаберных тычинок, хорошо сформированный сошник с впервые появившимися шестью зубами; кости черепа, несущие канал сейсмочувствительной системы, в дефинитивном состоянии и предорсалии, которые не закладывались в течение личиночного периода (табл. 3). Пойманный в озере дикий малёк *FL* 78 мм, возраст которого по отолитам составил 2+ года, по степени развития скелета не отличался от этой лабораторной особи.

Таблица 3. Оценки роста и транзитивных фенетических состояний элементов скелета у особей карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex оз. Большое Леприндо в экспериментальных условиях (6–8°C)

Признак	Возраст после вылупления, сут (число особей в пробе)					
	34 (1)	53–55 (5)	94–96 (9)	107–110 (6)	130–142 (21)	161–168 (6)
<i>FL</i> , мм	15.2	$\frac{19.5-21.5}{20.5 \pm 0.3}$	$\frac{17.0-23.0}{19.9 \pm 0.7}$	$\frac{20.3-23.5}{22.0 \pm 0.5}$	$\frac{21.0-24.5}{22.9 \pm 0.2}$	$\frac{22.9-24.2}{23.4 \pm 0.2}$
<i>P</i>	5	7.8 (5–9)	9.4 (6–12)	8.3 (3–12)	11.3 (9–13)	12.5 (12–13)
<i>D</i>	7	11.0 (8–14)	11.4 (7–14)	12.6 (12–13)	13.7 (10–16)	13.3 (13–14)
<i>A</i>	4	7.8 (5–9)	9.7 (6–12)	11.6 (10–12)	12.1 (10–13)	12.7 (12–13)
<i>V</i>	0	1.0 (0–3)	5.3 (0–8)	6.4 (4–9)	7.8 (6–9)	8.3 (8–9)
<i>Dn</i>	1	1	1.2 (1–2)	1.2 (1–2)	1.7 (1–2)	2
<i>Pn</i>	1	1	1	1	1	1
<i>An</i>	1	1	1.2 (1–2)	1.2 (1–2)	1.6 (1–2)	2
<i>Vn</i>	0	0.8 (0–1)	0.9 (0–1)	0.7 (0–1)	1.0 (1–2)	1.3 (1–2)
<i>Cn1</i>	2	2.2 (2–3)	3.2 (2–4)	2.8 (2–4)	3.8 (3–4)	4
<i>Cn2</i>	2	2.2 (2–3)	2.3 (1–3)	2.8 (2–4)	3.5 (3–4)	4
<i>Cn3</i>	2	2.4 (2–3)	3.2 (2–4)	3.0 (2–4)	4.1 (3–5)	4.7 (4–5)
<i>sp.br.</i>	0	0	0.2 (0–1)	1.7 (0–4)	4.6 (1–8)	4.7 (1–11)
<i>os.br.</i>	0	0	0.3 (0–1)	0.8 (0–1)	1	1
<i>r.br.</i>	1	4.5 (3–6)	7.1 (5–9)	7.8 (7–8)	8.5 (8–9)	9.2 (9–10)
<i>mx</i>	3	4.8 (3–7)	9.6 (6–15)	7.5 (5–10)	10.3 (7–12)	11.2 (10–13)
<i>pmx</i>	1	2.8 (2–4)	5.4 (4–7)	6.3 (4–9)	7.1 (5–9)	7.0 (6–11)
<i>dent</i>	1	3	3	3	3.1 (3–4)	3.3 (3–4)
<i>n_{dent}</i>	0	3.3 (3–4)	9.1 (5–13)	7.0 (6–9)	9.6 (6–15)	10.8 (8–13)
<i>ang</i>	1	1	1.4 (1–2)	1.4 (1–2)	1.6 (1–3)	2.2 (2–3)
<i>pop</i>	0	0.2 (0–1)	1	1	1.2 (1–2)	1.4 (1–2)
<i>psph</i>	1	1.4 (1–2)	2.2 (2–3)	2.5 (2–3)	3	3
<i>v</i>	0	0	0.4 (0–2)	0.5 (0–1)	1.4 (0–2)	1.5 (1–2)
<i>seth</i>	0	0	0	0	0.4 (0–1)	0.8 (0–1)
<i>fr</i>	0	0	0.4 (0–1)	0.8 (0–1)	1.2 (0–2)	1.4 (1–2)
<i>gl</i>	0	1	6.0 (1–11)	7.3 (5–9)	8.3 (4–11)	8.7 (7–13)
<i>vert</i>	0	0	0.7 (0–2)	1.2 (0–2)	2.0 (1–2)	2.2 (2–3)
<i>n_{vert}</i>	0	0	3.6 (0–23)	6.0 (0–16)	16.0 (2–28)	34.5 (14–65)
<i>pred</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Dpt</i>	0	0	2.7 (0–10)	1.2 (0–7)	9.5 (0–11)	10.2 (9–11)
<i>Apt</i>	0	0	1.0 (0–5)	0.5 (0–3)	7.4 (0–9)	8.0 (6–10)

Таблица 3. Окончание

Признак	Возраст после вылупления, сут (число особей в пробе)						
	190–194 (5)	239–250 (13)	264 (4)	291–293 (4)	406–448(5)	525(1)	1095 (1)
<i>FL</i> , мм	$\frac{23.0-26.3}{24.3 \pm 0.6}$	$\frac{23.0-26.0}{24.8 \pm 0.3}$	$\frac{24.1-28.3}{26.7 \pm 0.9}$	$\frac{28.0-30.5}{29.7 \pm 0.6}$	$\frac{28.0-31.0}{29.5 \pm 0.6}$	32.7	71.0
<i>P</i>	12.0 (11–13)	11.9 (10–13)	12	13 (12–14)	12.6 (12–14)	12	13
<i>D</i>	14.2 (13–15)	14.9 (14–16)	15.5 (14–16)	15.5 (15–16)	15.2 (14–16)	15	15
<i>A</i>	13.0 (12–14)	12.8 (12–13)	13.8 (12–15)	13	13.4 (13–14)	14	14
<i>V</i>	8	8.7 (8–9)	8.8 (8–9)	9	9	8	9
<i>Dn</i>	1.8 (1–2)	2.3 (1–3)	3	3.4 (3–4)	3.2 (2–4)	7	9
<i>Pn</i>	1	1.3 (1–2)	2.0 (1–3)	2.5 (2–3)	2.6 (2–3)	4	9
<i>An</i>	1.8 (1–2)	2.2 (1–3)	2.8 (2–3)	3	2.8 (2–4)	4	10
<i>Vn</i>	1	1.3 (1–2)	2.8 (2–3)	3	2.8 (2–3)	3	9
<i>Cn1</i>	3.8 (3–4)	4.5 (3–5)	5.8 (5–6)	6.3 (6–7)	5.6 (5–7)	8	15
<i>Cn2</i>	3.8 (3–4)	3.8 (2–4)	13.3 (8–16)	5.5 (5–6)	4.8 (4–6)	7	12
<i>Cn3</i>	4.6 (4–5)	5.0 (3–6)	4.8 (4–5)	6.8 (6–7)	6.2 (5–7)	8	15
<i>sp.br.</i>	9.6 (5–16)	10.5 (8–14)	5.8 (5–6)	15.8 (13–17)	16.0 (14–18)	20	37
<i>os.br.</i>	1	1	2.0 (1–3)	2.3 (1–3)	2.2 (2–3)	3	3
<i>r.br.</i>	9.6 (5–16)	9.8 (9–11)	10.5 (9–12)	10.8 (10–11)	11.1 (10–12)	11	12
<i>mx</i>	11.2 (9–13)	12.4 (9–17)	9.8 (7–13)	12.3 (11–14)	12.6 (10–16)	11	21
<i>pmx</i>	7.4 (7–9)	7.9 (6–10)	8.0 (7–9)	7.8 (6–9)	6.6 (6–8)	8	10
<i>dent</i>	3.2 (3–4)	3.1 (3–4)	3.8 (3–4)	4	4	5	6
<i>n_{dent}</i>	9.8 (8–12)	9.6 (7–11)	12.0 (10–13)	10.3 (9–13)	11.4 (10–13)	11	14
<i>ang</i>	2.2 (2–3)	2	2	3	2.8 (2–3)	3	4
<i>pop</i>	1.2 (1–2)	1.4 (1–2)	1.8 (1–2)	2	2	3	3
<i>psph</i>	3	3	3.3 (3–4)	3	3.4 (3–4)	5	5
<i>v</i>	1.8 (1–2)	1.7 (1–2)	2	2	2	2	3
<i>seth</i>	0.6 (0–1)	1.1 (1–2)	1.3 (1–2)	2	2	2	2
<i>fr</i>	2	1.5 (1–2)	2.3 (2–3)	3	3	4	4
<i>gl</i>	7.8 (6–10)	11.7 (8–16)	10.5 (9–12)	10.0 (9–11)	11.8 (9–14)	9	15
<i>vert</i>	2.2 (2–3)	2.3 (2–3)	2.8 (2–3)	3	3	3	4
<i>n_{vert}</i>	48.4 (26–64)	55.5 (26–66)	61.3 (50–66)	64.5 (63–65)	64.6 (64–66)	65	65
<i>pred</i>	0	0	0	0	0	0	16
<i>Dpt</i>	10.8 (10–12)	11.3 (10–12)	11.3 (10–12)	12.3 (12–13)	11.8 (11–13)	12	12
<i>Apt</i>	8.2 (7–9)	9.4 (8–10)	10.0 (9–11)	10	10.0 (9–11)	11	11



Рис. 8. Окраска личинки FL 37 мм (возраст 1+, 524 сут) карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Большое Леприндо.

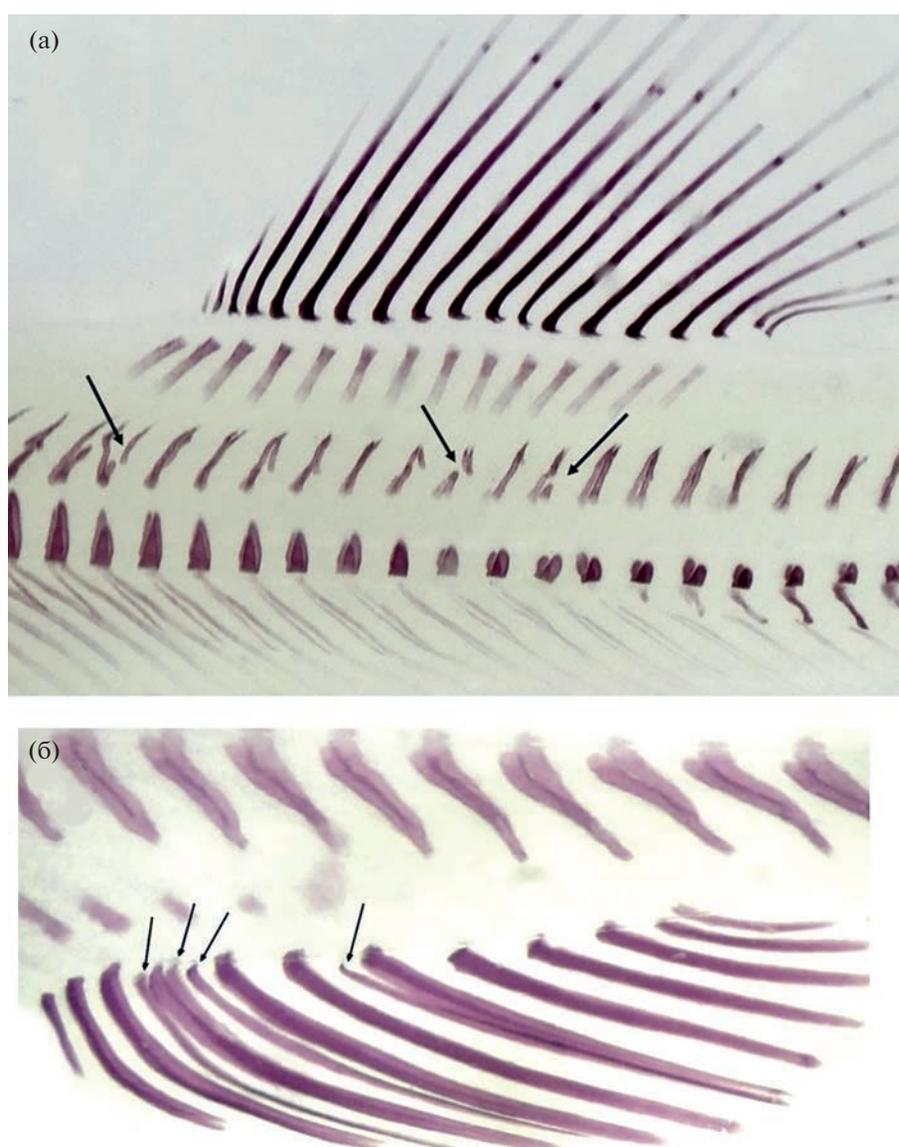


Рис. 9. Аномалии (↓) строения верхних остистых отростков (а) и добавочные лучи (↓) в анальном плавнике (б) личинок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Большое Леприндо.

Таблица 4. Сравнительные оценки роста и степени развития элементов скелета личинок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex озёр Токко (кТО) и Большое Леприндо (кБЛ) из одновозрастных выборок

Признак	Возраст после вылупления, сут							
	94–97		130–142		242–264		415–428	
	кТО (8)	кБЛ (14)	кТО (20)	кБЛ (20)	кТО (10)	кБЛ (17)	кТО (3)	кБЛ (5)
<i>FL</i> , мм	24.0	19.9	24.2	23.0	27.1	25.2	38.3	28.3
<i>P</i>	11.1	8.7	11.8	11.3	12.7	12.0	12.3	12.4
<i>D</i>	13.1	10.6	14.0	13.7	15.1	14.9	15.0	15.6
<i>A</i>	10.8	7.8	11.3	12.1	12.9	12.9	12.7	13.4
<i>V</i>	7.8	4.4	8.1	7.7	8.3	8.7	8.3	9.0
<i>Dn</i>	2.0	1.1	2.3	1.7	3.4	2.3	5.7	3.0
<i>Pn</i>	1.2	1.0	1.3	1.0	2.6	1.4	4.0	2.2
<i>An</i>	1.6	0.9	2.1	1.6	3.2	2.3	5.0	2.4
<i>Vn</i>	1.3	0.7	1.8	1.0	3.0	1.6	5.3	2.4
<i>Cn1</i>	3.8	3.0	4.4	3.8	5.6	4.7	8.3	5.2
<i>Cn2</i>	3.5	2.2	3.8	3.5	5.1	4.1	7.0	4.6
<i>Cn3</i>	4.1	3.0	4.8	4.1	6.4	5.1	9.3	5.8
<i>sp.br.</i>	5.4	0.4	7.9	4.5	14.1	11.1	24.0	15.6
<i>os.br.</i>	0.9	0.4	1.0	1.0	2.0	1.2	3.0	1.6
<i>r.br.</i>	8.6	6.6	9.5	8.5	10.6	9.9	11.0	10.8
<i>mx</i>	10.0	8.9	11.9	10.4	13.5	11.6	17.0	11.6
<i>pmx</i>	6.3	5.0	7.2	7.2	8.0	7.8	8.0	7.0
<i>dent</i>	3.8	3.0	3.6	3.1	4.5	3.4	5.5	4.2
<i>n_{dent}</i>	8.6	8.3	11.8	9.6	11.9	10.2	13.0	10.8
<i>ang</i>	2.0	1.3	2.1	1.6	2.4	2.0	4.0	2.8
<i>pop</i>	1.4	0.9	1.2	1.1	1.8	1.5	2.5	1.6
<i>psph</i>	2.6	2.1	3.3	2.9	3.8	2.9	4.3	3.6
<i>v</i>	1.0	0.4	1.3	1.4	2.0	1.8	2.0	2.0
<i>seth</i>	0.5	0	0.7	0.4	1.4	1.1	2.0	2.0
<i>fr</i>	1.5	0.4	1.6	1.2	2.8	1.8	4.0	2.8
<i>gl</i>	5.8	5.6	8.4	8.5	9.1	11.2	9.7	10.2
<i>vert</i>	1.5	0.6	1.9	2.0	2.5	2.4	3.3	2.8
<i>n_{vert}</i>	14.0	2.5	37.4	15.7	53.6	56.9	62.7	62.8
<i>pred</i>	0	0	0	0	3.9	0	17.3	0
<i>Dpt</i>	9.1	3.1	9.2	9.5	11.6	11.2	12.0	12.2
<i>Apt</i>	7.1	1.4	7.4	7.3	9.5	9.5	10.0	9.6

Примечание. Здесь и в табл. 5, 6: для всех признаков приведены средние значения.

Его чешуя также окрашивалась ализаринном только в боковой линии. Напротив, выращенные в лаборатории мальки *FL* 81 и 84 мм в возрасте ~3 и 4 лет были полностью покрыты окрашенной ализаринном чешуёй и имели 34 и 36 жаберных тычинок.

Аномалии скелета. Наблюдали ряд аномалий в строении центральных лучей хвостового плавника, дополнительных лучей анального плавника, верхних остистых отростков (рис. 5, 9). Однако подобные аномалии у особей кБЛ встречались единично, значительно реже, чем у особей кТО.

К числу аномалий развития нужно отнести описанные выше нарушения кальцификации лучей плавников, которые выявляются по отсутствию ализариновой окраски. Как известно, ализарин окрашивает соли кальция, входящие в состав костной ткани и, таким образом, пониженная кальцификация скелета кБЛ и значительная смертность

предличинок и личинок, у которых отсутствовали окрашенные окостенения, связана с нарушениями механизма усвоения костной тканью солей кальция при глубоководной адаптации.

Сравнительный анализ развития гольцов двух карликовых форм

Развитие скелета. Поскольку температурные режимы инкубации икры кТО и кБЛ за ряд лет эксперимента различались, о чём можно судить по вышеприведённым числам градусо-дней от оплодотворения до вылупления, а подращивание каждый год проводили при сходной температуре, провели три сравнительных анализа: между выборками одновозрастных кТО и кБЛ (табл. 4), выборками кТх и кБЛ (табл. 5) и выборками одно-размерных особей кТО и кБЛ без учёта их возраста

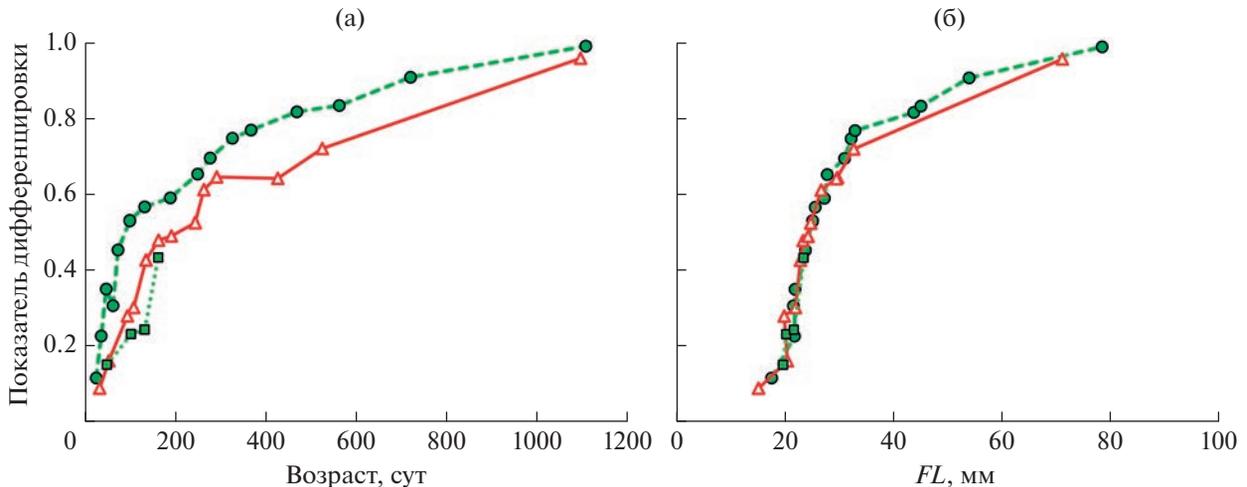


Рис. 10. Изменения среднего показателя степени дифференцировки скелета (30 признаков) выращенной в лаборатории молоди карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus complex* из озёр Токко (тёплый (—●—) и холодный (···■···) режимы) и Большое Леприндо (—△—) в зависимости от возраста (а) и длины тела (б). Каждая точка соответствует среднему значению в выборках из 2–21 особей, сгруппированных по разным возрастным интервалам, за исключением первой и двух последних у рыб из оз. Большое Леприндо, соответствующих одной особи.

(табл. 6). При вылуплении эмбрионы кТО были крупнее кБЛ, и это преимущество сохранялось и даже увеличилось к возрасту 415–428 сут. У первых достоверно быстрее закладывались лучи в *P* и *V* и членики в лучах *D*, *A*, *V* и *C*, а также супраэмоид, жаберные тычинки и тела позвонков, быстрее дифференцировались *dentale*, *anguloarticulare*, *praeorperculum* и *parasphenoideum* (*U*-тест: $p < 0.05$). По степени дифференцировки большинства использованных для сравнения элементов скелета развитие личинок кТО в возрасте 242–264 сут не отличалось от такового личинок кБЛ в возрасте 415–428 сут (табл. 4).

При сравнении кТх и кБЛ достоверные различия весьма невелики. У особей кТх раньше заложились *praeorperculum* и цельное *glossohyale*. Однако позднее темп остеогенеза кБЛ был выше, и к возрасту 163 сут личинки достоверно не различались ни по одному из использованных для сравнения признаков (табл. 5).

Более продвинутую дифференцировку скелета у личинок и мальков кТО в сравнении с кБЛ и кТх при одинаковом возрасте иллюстрируют графики зависимости суммарного усреднённого показателя дифференцировки по всем признакам от возраста (рис. 10а). Наиболее интересными представляются результаты сравнения одноразмерных особей без учёта их возраста (табл. 6). Особи кТО отличались более дифференцированными *dentale* и в третьей размерной группе (30.0–32.9 мм) *frontale*, *anguloarticulare* и *praeorperculum* за счёт более развитой защиты сейсмочувствительного канала этих костей, и более развитым *parasphenoideum*, а

также большими числом зубов на всех челюстных и язычной костях и числом члеников в лучах *A*, *V* и *C*. Напротив, у личинок кБЛ, несмотря на более позднее начало закладки тел позвонков, дифференцировка позвоночника происходила быстрее (*vert* достоверно больше в группах 24.0–26.9 мм и 27.0–29.9 мм). Отдельно нужно отметить серию костей предорсалий, которые закладываются у личинок кТО с возраста 242–264 сут (табл. 4) при *FL* 27.0–29.9 мм, а у личинок кБЛ отсутствуют на протяжении всего личиночного развития (табл. 3, 6). В целом же средние темпы дифференцировки по отношению к длине тела по совокупности всех признаков были близки (рис. 10б).

Меристические признаки и длина жаберных тычинок. Дикие взрослые гольцы карликовой формы из озёр Токко и Большое Леприндо значительно различаются по большинству меристических признаков. Наибольшие различия наблюдаются по числу жаберных тычинок, чешуй в боковой линии и позвонков, а различия по числу жаберных лучей, плавниковых лучей и пилорических придатков невелики. Также выявляются различия по длине жаберных тычинок (табл. 7, рис. 11). У взрослых гольцов из оз. Большое Леприндо по сравнению с гольцами из оз. Токко жаберных тычинок в среднем больше на 5.2, но у лабораторной молоди в течение первых полутора лет их число при одинаковом возрасте меньше, чем у молоди из оз. Токко (рис. 12а), а при одинаковой длине — такое же (рис. 12б). К возрасту 3 лет и при длине 70–80 мм они, однако, обгоняют молодь из оз. Токко в среднем на четыре тычинки, при этом

Таблица 5. Сравнительный анализ роста и транзитивных фенетических состояний элементов скелета у особей карликовой формы *Salvelinus alpinus* complex озёр Токко, выращенных в холодном режиме (кТх), и Большое Леприндо (кБЛ)

Признак	Возраст после вылупления, сут							
	45–55		103		130–135		163	
	кТх (3)	кБЛ (6)	кТх (4)	кБЛ (5)	кТх (3)	кБЛ (4)	кТх (2)	кБЛ (2)
<i>FL</i> , мм	19.7	20.8	20.3	21.0	21.7	22.4	23.5	24.2
<i>P</i>	5.7	7.7	9.8	11.0	9.0	11.5	11.5	12.5
<i>D</i>	9.7	11.0	12.0	12.6	11.7	14.2	15.0	13.5
<i>A</i>	9.0	8.0	10.0	11.6	9.3	12.0	12.5	13.0
<i>V</i>	3.3	0.8	7.0	6.4	7.0	7.8	8.0	9.0
<i>Dn</i>	1.0	1.0	1.0	1.4	1.0	1.5	2.5	2.0
<i>Pn</i>	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.5	1.0
<i>An</i>	1.0	1.0	1.0	1.4	1.0	1.5	2.0	2.0
<i>Vn</i>	0.7	0.3	1.0	1.0	1.0	1.0	1.5	2.0
<i>Cn1</i>	2.0	2.3	3.0	3.6	3.0	3.8	4.0	4.0
<i>Cn2</i>	2.0	2.3	2.8	3.4	2.3	3.5	3.5	4.0
<i>Cn3</i>	3.0	2.5	3.3	3.8	3.0	4.0	4.5	4.0
<i>sp.br.</i>	0	0	0.5	1.4	1.3	3.0	9.0	8.5
<i>os.br.</i>	0	0	0	1.2	0.3	1.0	1.0	1.0
<i>r.br.</i>	5.7	4.1	7.5	7.2	7.7	8.8	9.5	9.5
<i>mx</i>	6.3	4.5	8.5	9.8	10.0	9.5	10.5	11.5
<i>pmx</i>	4.0	2.7	5.0	6.0	6.0	7.3	7.5	8.5
<i>dent</i>	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0	4.0	3.3
<i>n_{dent}</i>	5.0	3.3	9.0	7.4	9.0	8.8	8.0	10.5
<i>ang</i>	1.0	1.0	1.5	1.4	1.3	1.3	2.0	2.5
<i>pop</i>	1.0	0.2	1.0	1.0	1.0	1.0	1.5	1.8
<i>psph</i>	1.0	1.2	3.0	2.4	3.0	2.8	3.5	3.0
<i>v</i>	0	0	0	0.8	0	1.0	1.5	2.0
<i>seth</i>	0	0	0	0	0	0	1.0	0.5
<i>fr</i>	0.3	0	1.0	1.0	1.0	0.8	2.5	1.8
<i>gl</i>	3.0	0.8	6.0	6.6	5.0	9.8	7.0	10.0
<i>vert</i>	0	0	0	1.0	1.2	2.0	2.0	2.5
<i>n_{vert}</i>	0	0	0	6.3	6.0	13.5	40.5	61.0
<i>pred</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dpt</i>	0	0	5.0	7.6	4.0	7.8	10.0	11.0
<i>Apt</i>	0	0	2.0	4.0	1.3	6.0	9.0	8.5

в обеих сериях на четыре–пять тычинок меньше, чем у взрослых рыб.

Жаберные тычинки закладываются в виде небольших бугорков и затем начинают удлиняться. При этом их относительная длина в % длины головы быстро увеличивается до возраста ~500 сут и *FL* ~60 мм, после чего её увеличение замедляется, индекс стабилизируется (рис. 12в, 12г) и у карликовых гольцов уже мало меняется в течение жизни, а у более крупных форм с ростом начинает

снижаться. У мальков кБЛ жаберные тычинки длиннее, чем у мальков кТО, что совпадает с направлением их различий у взрослых рыб, при этом у мальков кБЛ и кТО они пока ещё короче, чем у взрослых особей из того же озера (табл. 7).

Число чешуй в боковой линии близко к дефицитному лишь у нескольких наиболее крупных лабораторных экземпляров. В обеих партиях оно составляет в среднем ~121.5 чешуй, что примерно на четыре и девять меньше, чем у диких взрослых

Таблица 6. Оценки степени развития элементов скелета личинок карликов арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex озёр Токко (кТО) и Большое Леприндо (кБЛ) из одноразмерных выборок

Признак	Размерная группа (<i>FL</i>), мм					
	24.0–26.9		27.0–29.9		30.0–32.9	
	кТО (58)	кБЛ (35)	кТО (35)	кБЛ (12)	кТО (13)	кБЛ (8)
<i>FL</i> , мм	25.2	25.0	28.0	28.2	31.6	31.2
<i>P</i>	11.5	11.7	12.4	11.5	12.8	12.8
<i>D</i>	14.1	14.6	15.1	14.2	15.0	15.0
<i>A</i>	11.7	12.8	12.8	12.3	13.3	13.0
<i>V</i>	7.8	8.5	8.9	9.0	8.7	8.9
<i>Dn</i>	2.4	2.2	3.2	2.8	4.5	4.3
<i>Pn</i>	1.3	1.2	2.3	2.0	3.2	2.9
<i>An</i>	2.1	1.9	3.1	2.5	4.2	3.3
<i>Vn</i>	1.8	1.5	2.7	2.5	4.4	3.0
<i>Cn1</i>	4.4	4.3	5.3	5.2	7.0	6.6
<i>Cn2</i>	3.8	3.9	4.8	4.4	6.5	5.8
<i>Cn3</i>	4.8	4.7	6.0	5.4	7.7	7.1
<i>sp.br.</i>	9.9	9.8	14.1	14.0	17.9	17.4
<i>os.br.</i>	1.0	1.1	1.5	1.3	2.9	2.3
<i>r.br.</i>	9.7	9.6	10.6	10.9	10.8	11.1
<i>mx</i>	12.2	11.5	14.1	10.3	14.3	10.9
<i>pmx</i>	7.9	7.7	8.3	7.1	9.1	6.8
<i>dent</i>	4.0	3.4	4.7	3.9	5.6	4.1
<i>n_{dent}</i>	10.8	9.5	12.8	11.8	13.8	10.3
<i>ang</i>	2.3	2.2	2.9	2.6	3.8	3.0
<i>pop</i>	1.5	1.3	2.1	1.8	2.8	2.1
<i>psph</i>	3.1	3.0	3.4	3.0	4.7	3.8
<i>v</i>	1.7	1.8	2.0	2.0	2.0	2.0
<i>seth</i>	0.7	0.9	1.0	1.4	2.0	2.0
<i>fr</i>	1.7	1.7	2.8	2.7	3.7	3.1
<i>gl</i>	8.6	9.8	11.0	11.1	9.9	9.4
<i>vert</i>	1.9	2.2	2.6	3.0	3.0	3.1
<i>n_{vert}</i>	37.5	49.0	55.7	64.5	62.4	64.8
<i>pred</i>	0	0	1.4	0	10.3	0
<i>Dpt</i>	9.6	10.6	11.5	10.9	11.8	12.0
<i>Apt</i>	7.9	8.7	9.3	9.3	9.7	10.0

Примечание. При оценке достоверности различий применяли *U*-критерий Манна–Уитни.

рыб из озёр соответственно Токко (125.3) и Большое Леприндо (130.3). Можно допустить, что у молоди ещё не успели заложиться последние две–три чешуи, но не более, т.е. их окончательное число у кБЛ даже в этом случае было бы меньше, чем в природе. Среднее число позвонков у кБЛ на 0.4, а у кТО на 0.8 меньше, чем у диких гольцов. Эти различия, как и в случае с чешуёй, видимо, объясняются более высокой температурой инкубации и выращивания, чем в природе (Mottley, 1933; Orska, 1962; Lindsey, 1988).

Число жаберных и плавниковых лучей, за исключением числа лучей в брюшном плавнике, у лабораторной молоди кБЛ и кТО не различается, как и число пилорических придатков. Последние удаётся подсчитать у личинок начиная с длины ~27 мм, когда уже заложилась большая их часть (рис. 13а). У личинок кТО длиной 26–30 мм их число меньше, чем у взрослых рыб (размерная группа 121–200 мм), в среднем на семь, и первые значимо отличаются по этому признаку также от особей размерных групп 41–50, 91–100 и 101–120 мм,

Таблица 7. Меристические признаки и индекс длины жаберных тычинок у взрослых особей и молоди карликовых форм арктического голец *Salvelinus alpinus* complex из озёр Большое Леприндо и Токко

Признак	Большое Леприндо		Токко		Наличие различий между выборками			
	1 – взрослые дикие ^a	2 – молодь лабораторная	3 – взрослые дикие ^b	4 – молодь дикая	5 – молодь лабораторная	1–3	3–4	2–5
<i>sp.br.</i>	38–44(40.8 ± 0.19) 132–171(152);50	34–39(36.0 ± 0.95) 67–84(75);5	32–38(35.6 ± 0.15) 122–198(163);71	32–36(34.2 ± 0.31) 82–104(96);15	28–34(31.9 ± 0.61) 60–100(75);12	***	***	**
<i>rb1</i>	11–14(12.2 ± 0.10) 132–171(152);50	10–13(11.3 ± 0.14) 27–84(38);26	10–13(11.8 ± 0.08) 122–198(162);60	10–12(11.6 ± 0.17) 82–104(96);14	10–12(11.4 ± 0.07) 35–100(51);62	**	–	–
<i>rb2</i>	10–13(11.6 ± 0.09) 132–171(152);50	10–12(10.7 ± 0.19) 27–84(43);14	10–12(11.1 ± 0.07) 122–198(162);60	10–12(10.9 ± 0.13) 82–104(96);15	10–12(10.9 ± 0.06) 35–100(51);43	***	–	–
<i>D</i>		13–16(14.9 ± 0.36) 27–84(38);27			13–16(14.9 ± 0.06) 27–100(40);124			–
<i>D(ε)</i>	9–11(10.0 ± 0.07) 132–171(152);50	10–10(10.0 ± 0) 67–81(73);3	10–11(10.3 ± 0.07) 122–198(162);60	9–11(9.9 ± 0.17) 82–104(96);15	9–11(9.7 ± 0.10) 45–100(62);29	**	*	–
<i>A</i>		12–15(13.2 ± 0.50) 27–84(38);27			11–15(13.0 ± 0.06) 27–100(40);122			–
<i>A(ε)</i>	7–9(8.3 ± 0.07) 132–171(152);50	8–9(8.7 ± 0.33) 67–81(73);3	8–10(8.6 ± 0.07) 122–198(162);60	7–9(8.1 ± 0.17) 82–104(96);14	7–10(8.3 ± 0.11) 45–100(62);33	***	*	–
<i>P</i>	12–14(13.2 ± 0.08) 132–171(152);50	12–14(12.8 ± 0.17) 30–84(45);16	13–14(13.3 ± 0.06) 122–198(162);60	13–14(13.2 ± 0.11) 82–104(96);15	12–15(12.9 ± 0.06) 30–100(41);101	–	–	–
<i>V</i>	9–10(9.1 ± 0.05) 132–171(152);50	8–9(8.9 ± 0.05) 27–84(38);27	9–9(9.0) 122–198(162);60	8–9(8.9 ± 0.07) 82–104(96);15	8–9(8.6 ± 0.04) 27–100(40);129	**	–	***
<i>ll</i>	122–142(130.3 ± 0.62) 132–171(152);50	120–123(121.3 ± 0.42) 67–81(73);3	119–134(125.3 ± 0.29) 129–193(166);92	119–126(123.3 ± 0.55) 82–104(96);15	118–128(121.7 ± 0.93) 59–100(75);10	***	*	–
<i>pc</i>	31–48(38.1 ± 0.50) 132–183(155);70	34–45(38.4 ± 1.10) 27–84(42);13	31–47(39.1 ± 0.36) 122–198(163);71	36–45(39.1 ± 0.62) 82–104(100);15	31–42(38.2 ± 0.63) 55–85(65);20	*	–	–
<i>n_{vert}</i>	63–66(65.0 ± 0.11) 132–171(152);50	63–66(64.6 ± 0.12) 24–84(34);40	62–65(63.9 ± 0.09) 122–198(162);60	63–64(63.9 ± 0.10) 82–104(96);14	61–66(63.1 ± 0.10) 27–100(41);115	***	–	***
<i>lsb</i>	10.6–16.3(12.8 ± 0.29) 132–171(152);50	9.8–12.5(11.1 ± 0.56) 67–84(76);4	9.2–12.3(10.6 ± 0.09) 148–187(167);53	8.1–12.5(10.4 ± 0.34) 82–104(96);15	8.5–10.5(9.5 ± 0.21) 60–100(75);11	***	–	*

Примечание. По: ^aAlekseyev et al., 2013; ^bАлексеев и др., 2021б; *rb1*, *rb2* – число жаберных лучей слева и справа; *D(ε)*, *A(ε)* – число ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках (последние два обобщенных луча считали раздельно); *ll* – число чешуй в боковой линии, включая последние одну–три мелкие чешуи без отвергнутый сеймосенсорного канала; *pc* – число пилорических придатков; *lsb* – длина наибольшей жаберной тычинки в % длины головы. *Ост.* обозначения см. в табл. 1. Над чертой – значения признака: за скобками – пределы варьирования, в скобках – среднее и его ошибка; под чертой – длина тела по Смитту (*FL*), мм (пределы варьирования и в скобках среднее значение); число особей в выборке. У лабораторной молоди значения признаков определяли в интервалах длины рыб, в пределах которых они были максимально близки к дефинитивным. Различия между выборками по *U*-критерию Манна–Уитни: значимы при *p*: * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001; “–” – не значимы (*p* > 0.05).

а личинки длиной 31–40 мм – от особей *FL* 101–120 и 121–200 мм (тест Краскела–Уоллиса: в данных попарных сравнениях $p < 0.05$). При *FL* > 40 мм число пилорических придатков близко к дефинитивному, значимых различий по нему между размерными группами от 41–30 до 120–200 мм у кТО нет. В небольшой выборке молоди кБЛ значимых различий по числу пилорических придатков между разными размерными группами и между ними и взрослыми гольцами не выявлено, хотя также прослеживается тенденция к его увеличению с ростом особей (рис. 13б). В сравнении с кТО оно в интервалах длин 26–30 мм и 31–40 мм значимо (*U*-тест: $p < 0.05$) больше у кБЛ, что свидетельствует о более быстрой закладке пилорических придатков по отношению к длине тела в их раннем онтогенезе. В результате среднее число придатков у кБЛ *FL* 27–84 (42) мм такое же, как у более крупной молоди кТО *FL* 55–85 (65) мм (табл. 7).

У дикой молоди кТО *FL* 82–104 мм по сравнению со взрослыми особями ещё не успели заложиться одна–две жаберных тычинки, две чешуи в боковой линии и у половины особей не успел разветвиться последний неветвистый луч в спинном и анальном плавниках. Соответственно по числу жаберных тычинок, чешуй в боковой линии, ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках она значимо отличается от взрослых рыб, по остальным меристическим признакам и индексу длины жаберных тычинок различия отсутствуют (табл. 7). Таким образом, при длине ~10 см кТО ещё имеют некоторую степень недоразвития отдельных сериальных структур. В нашем распоряжении были лишь 2 экз. дикой молоди кБЛ (*FL* 79 и 114 мм). У них значения признаков укладывались в пределы их варьирования у взрослых рыб, причём число жаберных тычинок (соответственно 42 и 40) превышало таковое у лабораторных кБЛ.

Пропорции тела. Дикие кТО отличаются от кБЛ более массивным, высоким телом с более короткими хвостовым стеблем, парными и анальным плавниками; головой с более длинным рылом, более широким лбом, более массивными челюстями, меньшим диаметром глаза; гольцы из двух озёр легко различаются визуально. При анализе ГК преобразованных по уравнению аллометрии логарифмов 26 промеров тела кТО и кБЛ кластеры взрослых рыб различаются в пространстве первых двух ГК без перекрытия (рис. 14а). Имеются значимые различия (*t*-тест: $p < 0.05$) как между центроидами обеих ГК, так и между средними значениями преобразованных логарифмов большинства промеров тела за исключением длины головы, заглазничного расстояния, длины верхнечелюстной кости и нижней челюсти, пектоцентрального и вентроанального расстояний, длины основания и высоты спинного плавника. Кластеры лабораторной молоди значительно перекрываются (рис. 14б), но центроиды первых

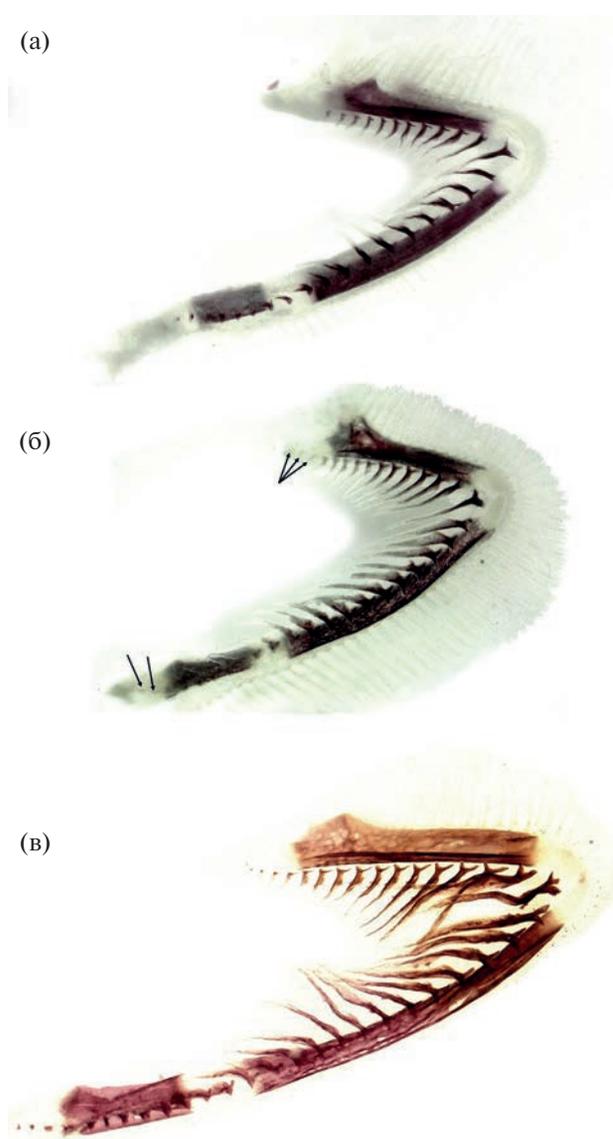


Рис. 11. Жаберные дужки мальков карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко (а) и Большое Леприндо (б, в): а, б – выращенные в лаборатории: а – *FL* 71 мм, *sp.br.* 30; б – *FL* 72, *sp.br.* 34, ((↓) – неокостеневшие тычинки); в – дикий, *FL* 79 мм, *sp.br.* 42.

трёх ГК значимо различны (*t*-тест: $p < 0.05$); отмечены значимые различия по высоте тела, головы на уровне затылка и глаза, межглазничному расстоянию, пектоцентральному расстоянию (значения больше у кТО), высоте анального, длине грудного и брюшного плавников (больше у кБЛ). Эти различия соответствуют по направлению различиям взрослых рыб. В то же время значимые различия по диаметру глаза, постдорсальному расстоянию, длине хвостового стебля и ряду дру-

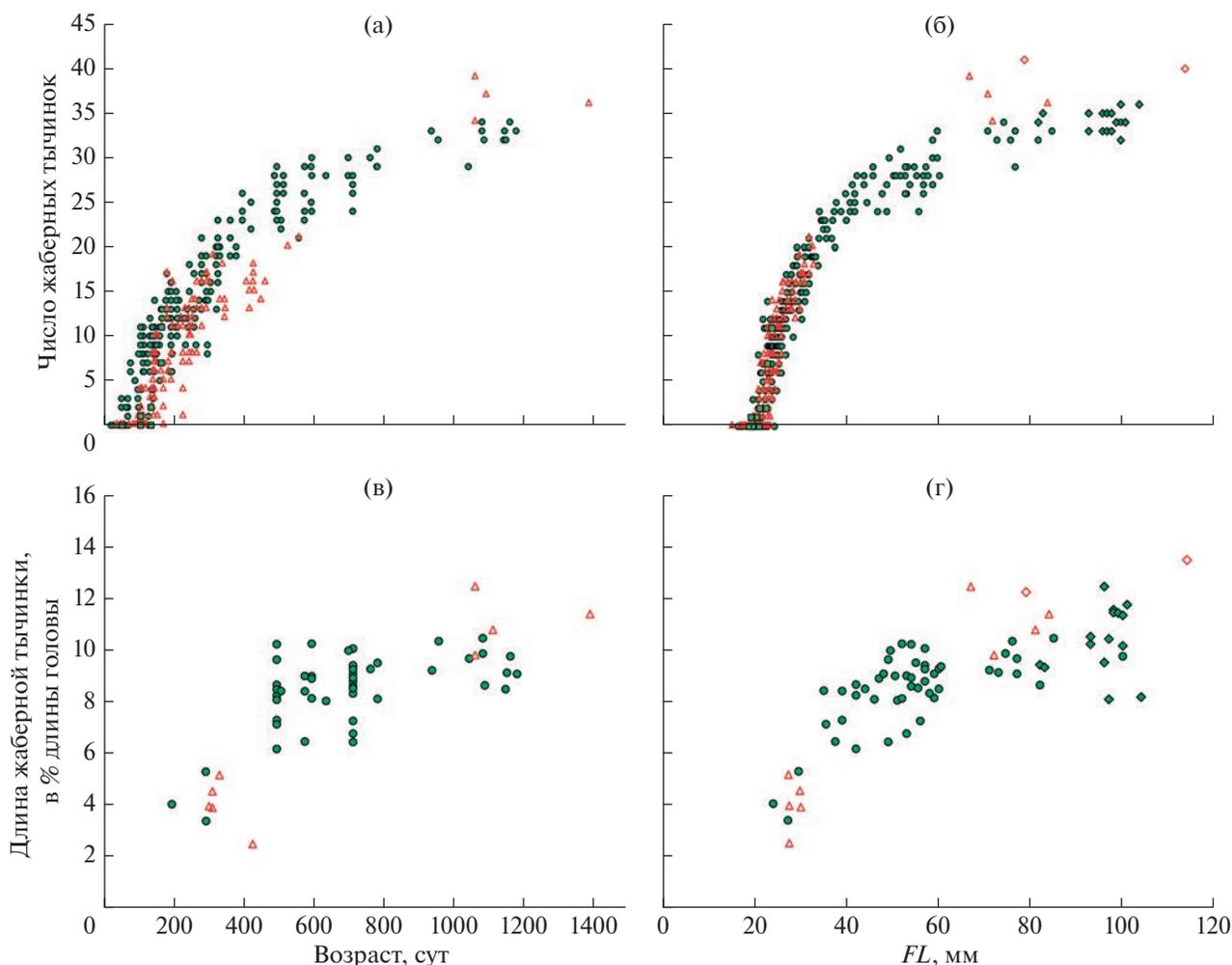


Рис. 12. Динамика изменения числа жаберных тычинок (а, б) и индекса длины наибольшей жаберной тычинки (в, г) в онтогенезе молоди карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко (лабораторная (тёплый (●) и холодный (■) режимы) и дикая (◆) молодь) и Большое Леприндо (лабораторная (△) и дикая (◇) молодь) в зависимости от возраста (а, в) и длины тела по Смитту (FL) (б, г).

гих признаков, различающихся у взрослых особей, не выявлены. Таким образом, на изученном интервале онтогенеза начинают формироваться некоторые, но не все, особенности внешней морфологии, характерные для взрослых гольцов двух форм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Имеющиеся данные о времени формирования фенотипического своеобразия локальных форм арктического гольца и северной мальмы в онтогенезе указывают на его значительное варьирование между разными популяциями и признаками. Сравнительное исследование остеогенеза мелкой формы с позднеосенним нерестом и карликовой глубоководной формы арктического гольца с летним нерестом из оз. Даватчан (Забайкалье) вы-

явило различия развития костей черепа, жаберных тычинок, плавниковых лучей, тел позвонков, чешуй; гетерохронии закладки и темпа дифференцировки элементов скелета. При этом на всех этапах онтогенеза, начиная с предличиночного, особи этих форм хорошо отличались друг от друга, по крайней мере, по нескольким из изученных остеологических признаков. Было сделано предположение о том, что эти различия стали следствием экологической дифференциации гольцов двух форм по нерестово-выростным участкам (литераль и гиполимнион), а также потребления в начальный период жизни разных кормовых объектов (Пичугин, 2009б). У личинок планктофагов и мелких бентофагов арктического гольца из оз. Тингваллатн (Исландия) не выявлены различия в морфологии головы до возраста 3 мес. после начала внешнего питания (Horta-Lacueva,

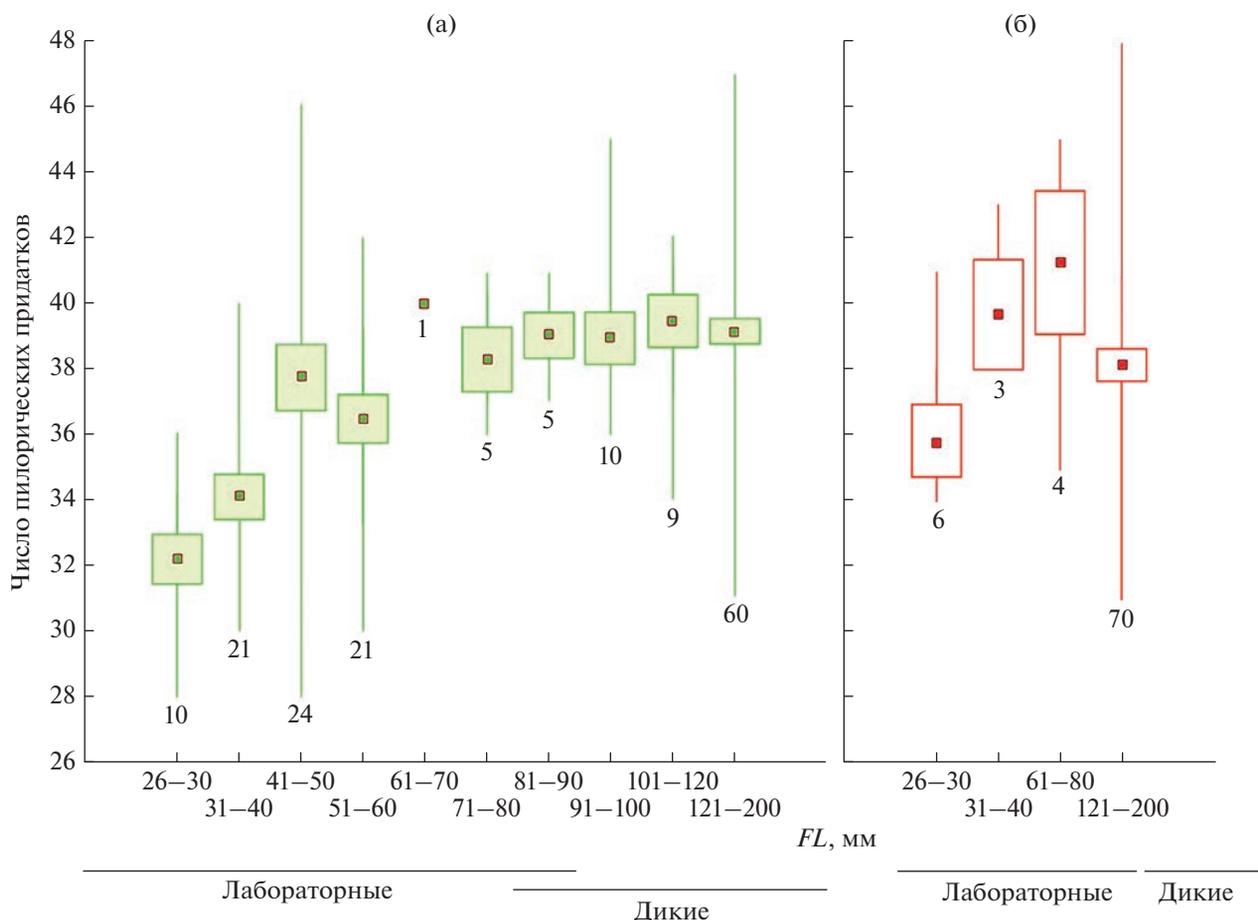


Рис. 13. Изменение числа пилорических придатков в онтогенезе молоди карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко (а) и Большое Леприндо (б) в зависимости от длины тела по Смитту (*FL*): (■) – средние значения, (▭) – пределы варьирования, (□) – удвоенная ошибка среднего. Цифрами указано число особей.

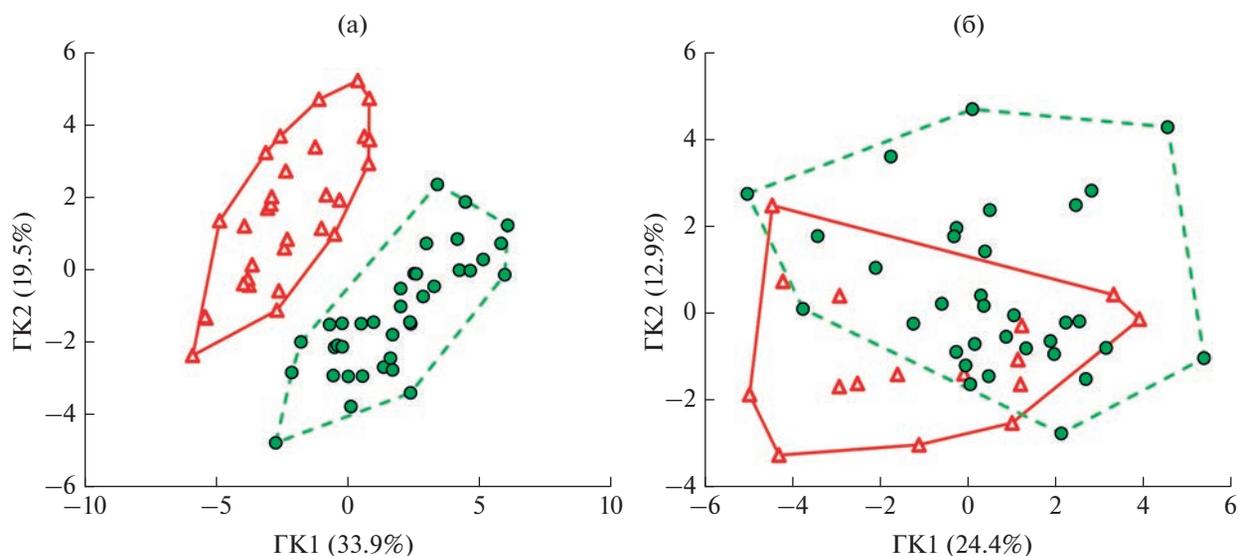


Рис. 14. Распределение диких взрослых особей *FL* 120–200 мм (а) и выращенной в лаборатории молоди *FL* 27–100 мм (б) карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко (---, ●) и Большое Леприндо (—, △) в пространстве первых двух главных компонент (ГК1, 2) (преобразованные по уравнению аллометрии логарифмы 26 промеров тела).

2021). Тем не менее, ранее (Kapralova et al., 2015) различия в развитии хрящевых элементов краниофациальной области были отмечены в позднем органогенезе этих форм ещё до вылупления. Между планктофагами и бентофагами арктического гольца из оз. Лох Раннох (Шотландия) различия по промерам головы выявляли относительно поздно — после наступления малькового периода при $FL > 78$ мм (Adams, Huntingford, 2002). Есин с соавторами (Esin et al., 2021) обнаружили значимые различия (начиная со стадии личинки) в степени дифференцировки костей черепа у северной мальмы и её хищной формы — каменного гольца р. Камчатка. У дикой молоди семи форм северной мальмы Кроноцкого озера при длине 24–58 мм обнаружено формирование характерных признаков взрослых форм за счёт гетерохроний скелетогенеза и аллометрических изменений пропорций тела (Esin et al., 2018). В частности, у сеголеток и двухлеток хищных форм наблюдалась акселерация окостенения и дифференцировки костей крыши черепа, а у форм-бентофагов — озублённых костей. У выращенной в лаборатории молоди малоротого и носатого (N1) гольцов Кроноцкого озера отмечено формирование характерных дефинитивных признаков — укорочение рыла и челюстных костей на стадии поздней личинки (при $FL \sim 34$ мм) у малоротого и смещение в пасть предчелюстных костей на стадии малька ($FL \sim 51$ –59 мм) у носатого гольца (Пичугин, 2019, 2020).

В нашем исследовании различия в пропорциях тела между кБЛ и кТО начинают формироваться на первом году жизни, но и к концу второго не достигают степени, характерной для взрослых рыб. По темпу линейного роста особи кБЛ значительно отстают от кТО (рис. 3). Средняя скорость дифференцировки костных элементов также замедлена у кБЛ по отношению к кТО сходного возраста, но одинакова по отношению к кТО сходной длины (табл. 6, рис. 10). Отмеченные гетерохронии в развитии отдельных элементов, в первую очередь значительная ретардация закладки предорсалий у кБЛ, не приводят к возникновению различий по этому признаку у взрослых рыб, которые в обеих популяциях имеют одинаково сформированную серию этих костей. Различия между формами по числу позвонков определяются рано — после закладки всех тел позвонков при $FL 25$ –30 мм. Напротив, в связи с поздней закладкой чешуи близкое к дефинитивному число чешуй в боковой линии отмечается только к концу второго года при длине > 50 –60 мм. В отличие от диких кБЛ и кТО у лабораторной молоди оно не различается и меньше, чем у диких, что, видимо, связано с влиянием условий выращивания. Наиболее важный диагностический признак двух форм — число жаберных тычинок — не различается у них по крайней мере до $FL 30$ мм, а к длине 60–80 мм формируются значительные различия,

хотя у обеих форм среднее число тычинок ещё не достигает дефинитивного. У дикой молоди из оз. Токко $FL 80$ –100 мм в возрасте 2+ оно ещё значительно меньше такового у взрослых рыб.

Можно предположить, что выявленные различия онтогенезов гольцов двух форм, по крайней мере частично, связаны с разными экологическими условиями их биотопов. Формы кТО и кБЛ размножаются и развиваются в следующих условиях. В оз. Токко зона эффективного нереста кТО начинается на глубине между 5 и 10 м и заканчивается глубиной 20 м, продолжительность нереста — не более 1 мес. Икра кТО развивается примерно 1 мес. при температуре 5.0–7.0°C, следующий месяц при её падении до 3.0–3.5°C и далее при этой температуре подо льдом до вылупления (Алексеев и др., 2021б). В оз. Большое Леприндо нерест проходит на глубине 25–58 м в течение 3.0–3.5 мес. Пик нереста кБЛ приходится на температуру 5.0–6.0°C, в дальнейшем она понижается до 4.0–4.5°C к концу октября и 2.5–3.0°C в ноябре. Существенно, что температурные режимы развития икры кБЛ, отложенной в начале и конце нереста, как и вышедшей из неё молоди, значительно различаются (Алексеев и др., 2019). Отметим, что в обоих озёрах температура в период эмбриогенеза карликовых гольцов постепенно снижается.

Исходя из внешних условий, личинки кТО имеют мало ограничений из-за глубины своих воспроизводственных участков и гнёта мелкой формы гольца, численность которой существенно подорвана, и их рост и развитие обусловлены практически только обилием кормовых объектов (планктонных и бентосных организмов) (*r*-отбор — по: MacArthur, Wilson. 1967). Наличие большого числа аномалий хвостового плавника и аномальных костных элементов в хорде, которые выявляли при экспериментальном выращивании ежегодно при всех вариациях температуры, представляет собой пока не разрешённую загадку. Проникновение скелетогенных клеток в хорду не наблюдалось при выращивании чистых форм гольцов при температуре эксперимента, отличной от нативной (Balon, 1980a, 1980b, 1980c, 1980d; Пичугин, 2009б, 2019, 2020). Подобные, но летальные нарушения обнаружены при выращивании гибрида двух форм арктического гольца — крупного гольца Дрягина и мелкой глубоководной пучеглазки из таймырского оз. Собачье (Пичугин, 2009а). Предполагалось, что летальные аномалии в закладке осевого скелета гибрида — результат конфликта регуляторов раннего развития, которые отвечали за закладку тел позвонков при глубоководном (30 м у гольцов Дрягина и более 90 м у пучеглазок) развитии личинок двух форм. Генетические исследования роли регуляторов были начаты европейскими исследователями (Kapralova,

2014; Kapralova et al., 2015) на несколько лет позже этого эксперимента, проведённого в 1993–1994 гг.

В оз. Большое Леприндо глубина нерестилища создаёт ряд проблем для выживания ранней молоди кБЛ. В лабораторных условиях заглатывание воздуха в плавательный пузырь произошло одновременно с началом смешанного питания. Однако полагаем, что в естественных условиях заполнение пузыря происходит много позже начала питания, при закладке позвоночника, без которого личинки не способны достигнуть поверхности озера с глубины 25–58 м. Очевидно, ранние личинки с большим желточным мешком и без зачатков осевого скелета не смогут подняться к поверхности водоёма вертикально для заглатывания воздуха в плавательный пузырь. А их постепенное переполнение ближе к поверхности озера в сторону берега будет значительную часть года ограничено градиентом температур и большим числом рыб, питающихся в литоральной зоне, к которым относятся сиви-пыжьяны *Coregonus lavaretus pidschian* и налимы *Lota lota*.

Мы не знаем, играют ли какую-нибудь роль в заполнении пузыря газы, образующиеся в донных илах. Объём этих газов в глубоких озёрах Забайкалья довольно значителен, что можно наблюдать при образовании ледового покрова. Самые глубоководные арктические гольцы на территории РФ – таймырские пучеглазки, ранний онтогенез которых, по нашим данным, проходит в оз. Собачье (Таймыр) в условиях гомотермии при 2.2°C и которые имеют легко узнаваемый своеобразный облик с большими глазами, низким прогонистым телом и удлинёнными плавниками, свидетельствующий о длительном пребывании в личиночный период на большой глубине. Переполнение личинок этой формы к мелководьям исключено из-за отсутствия прибрежной литорали. Крупные мальки и взрослые особи пучеглазок обитают в верхнем слое пелагиали, где проходит и нерест этой формы, после которого икра свободно опускается на большую глубину (Пичугин, 2009а). Аналогично карликовые гольцы оз. Даватчан, нерестящиеся, по нашим данным, на глубине 15–45 м, также имеют субгильную конституцию с большими глазами, которая свидетельствует о длительном пребывании личинок на дне без воздуха в плавательном пузыре. В целом гольцы рода *Salvelinus* – пионеры в семействе Salmonidae по освоению больших глубин (Østbye et al., 2020) – оказались наиболее пластичными в эволюционном преобразовании раннего онтогенеза при обеспечении гидростатической функции.

Очевидно, что получить воздух в плавательный пузырь для личинок гольцов, развивающихся на глубине, весьма сложно. Это требует глобальной перестройки раннего онтогенеза в сторону ускоренного развития осевого скелета и прикреплён-

ной к нему мускулатуры и, соответственно, трансформации системы регуляторов раннего развития. Для этого, по-видимому, притормаживается дифференцировка костей черепа, несущих сейсмочувствительный канал, и *parasphenoideum*, чем облегчается скелет головы, и энергетика остеогенеза перенаправляется на дифференцировку позвоночника. Помимо этого задерживается рост тела в высоту, с чем связано смещение закладки предорсалий в мальковый период у кБЛ. Высота тела личинок кБЛ в возрасте 89–294 сут составила 7.5–11.1 (в среднем 9.6)% FL против 9.8–12.9 (11.2)% в возрасте 68–240 сут у личинок кТО. Возможно, с экономией энергии в пользу развития позвоночника связано также уменьшение числа зубов на всех костях, окружающих пасть (табл. 6).

Мы предположили, что раннее развитие личинок кБЛ протекает вблизи нерестовых участков у дна и переход на этап смешанного питания проходит там же. Возможно, в начале питания поглощается любая доступная пища, в том числе детрит и мелкий бентос, имеющие низкую энергетическую ценность, чем и объясняются низкие темпы роста и развития. Отличающимся от планктонного типом питания может объясняться длительная задержка закладки новых тычинок и увеличение их относительной длины. Именно этот этап сопровождался максимальной смертностью предличинок и ранних личинок кБЛ, и даже у перешедших к экзогенному питанию особей не отмечено ускорения соматического роста и развития. Нельзя исключить, что, позволив предличинкам в эксперименте преждевременно заглотить воздух в плавательный пузырь, мы создали регулирующую гетерохронию, изменившую их последующий онтогенез. В нативных условиях переход к пелагическому образу жизни и облигатной планктофагии, по-видимому, наступает к окончанию второго года жизни, в начале малькового периода, когда окраска становится значительно более светлой, пелагической, рот конечным и появляются зубы на сошнике. По устным сообщениям рыбаков, в подлёдный период взрослых особей кБЛ отлавливали с небольшой глубины на удобные снасти в центре озера с небольшой глубины непосредственно из-под льда. Таким образом, с исчезновением температурного градиента поздние мальки и взрослые карликовые гольцы, полностью перешедшие на планктонный тип питания, поднимаются в зону максимальной концентрации планктона. Косвенно о длительном придонном пребывании личинок кБЛ свидетельствует и тёмная окраска годовиков (рис. 8). У быстрее растущих, по-видимому, в условиях лучшей кормовой базы² карликовых гольцов из

² В оз. Даватчан, по нашим оценкам, бентофаги-конкуренты – байкалоленский хариус *Thymallus baicalolenensis* и налим – имеют низкую численность.

оз. Даватчан начало малькового периода, переход в пелагиаль и серебристая окраска наблюдались к возрасту 261 сут (Пичугин, 2009а).

Таким образом, проведённое исследование позволило выявить общие черты и популяционные особенности раннего онтогенеза арктических гольцов карликовой формы из двух озёр Забайкалья, различающихся по морфологии, образу жизни и занимаемым биотопам; проследить становление в их онтогенезах характерных признаков взрослых гольцов из этих популяций и определить специфику онтогенеза одной из них (кБЛ), связанную с глубоководным образом жизни. Полученные данные дополняют знания о разнообразии паттернов раннего развития разных форм реликтовой популяционной группировки арктических гольцов Забайкалья. Они также будут служить основой для изучения развития гибридов между разными формами и формирования репродуктивных барьеров между ними. Для этого на настоящем этапе мы получили реципрокных гибридов между кТО и кБЛ (соответственно ТБЛ и БЛТ), результаты изучения особенностей остео- и морфогенеза которых будут представлены в сообщении 2.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны О.В. Вокину, В.К. Помазкину, В.П. Самусенку, В.С. Хлыстову, И.Г. Хорошеву, А.Л. Юрьеву (Иркутский государственный университет) за помощь в сборе материала; двум анонимным рецензентам за ценные замечания и предложения по тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт Российского научного фонда, грант № 23-24-00014 (<https://rscf.ru/project/23-24-00014/>).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев С.С., Гордеева Н.В., Матвеев А.Н. и др. 2014. Три симпатрические формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) из озера Камканда, Северное Забайкалье // *Вопр. ихтиологии*. Т. 54. № 4. С. 387–412. <https://doi.org/10.7868/S0042875214040018>

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 озёр Большое и Малое Леприндо (Северное Забайкалье) // *Там же*. Т. 59. № 4. С. 430–447. <https://doi.org/10.1134/S0042875219040015>

Алексеев С.С., Андреев Р.С., Вокин А.И. и др. 2021а. Исследования арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) в Забайкалье: итоги 25-летних работ. Сообщение 1. Распространение, симпатрические формы, морфология,

генетика // *Изв. ИГУ. Сер. Биология. Экология*. Т. 38. С. 3–56. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2021.38.3>

Алексеев С.С., Самусенок В.П., Юрьев А.Л. и др. 2021б. Морфологическая и экологическая дифференциация симпатрических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в озере Токко (Северное Забайкалье) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 61. № 1. С. 65–87. <https://doi.org/10.31857/S0042875221010021>

Кохменко Л.В. 1965. Питание и пищевые взаимоотношения рода *Salvelinus* с молодью тихоокеанских лососей // *Там же*. Т. 5. Вып. 2 (35). С. 346–359.

Павлов Д.А. 2007. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС, 262 с.

Павлов Д.А., Пичугин М.Ю., Савваитова К.А. 1993. К проблеме формирования жизненной стратегии у арктических гольцов рода *Salvelinus* // *Вопр. ихтиологии*. Т. 33. Вып. 6. С. 753–762.

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) // *Там же*. Т. 49. № 2. С. 240–253.

Пичугин М.Ю. 2009б. Развитие элементов скелета у молоди карликовой и мелкой симпатрических форм *Salvelinus alpinus* complex из озера 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* 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. 2019. 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. 2020. Особенности раннего онтогенеза носатого (N1) гольца – эндемичной озёрно-речной формы *Salvelinus malma* complex (Salmonidae) Кроноцкого озера (Восточная Камчатка) // *Там же*. Т. 60. № 5. С. 562–571. <https://doi.org/10.31857/S0042875220050082>

Пичугин М.Ю. 2021. Развитие искусственного гибрида между двумя глубоководными симпатрическими формами мальмы *Salvelinus malma* complex (Salmonidae) из Кроноцкого озера (Восточная Камчатка) // *Там же*. Т. 61. № 6. С. 680–696. <https://doi.org/10.31857/S0042875221040159>

Пичугин М.Ю., Чеботарева Ю.В. 2011. Особенности личиночного периода развития холодноводной озёрно-речной формы гольца Дрягина (род *Salvelinus*) из озера Лама (п-ов Таймыр) // *Там же*. Т. 51. № 2. С. 260–274.

Adams C.E., Huntingford F.A. 2002. Inherited differences in head allometry in polymorphic Arctic charr from Loch Rannoch, Scotland // *J. Fish Biol.* V. 60. № 3. P. 515–520. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01680.x>

Ahi E.P., Kapralova K.H., Pálsson A. et al. 2014. Transcriptional dynamics of a conserved gene expression network as-

- sociated with craniofacial divergence in Arctic charr // *EvoDevo*. V. 5. Article 40.
<https://doi.org/10.1186/2041-9139-5-40>
- Alekseyev S.S., Gordeeva N.V., Samusenok V.P. et al.* 2013. Extant and extinct forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from the Leprindo lake system (Transbaikalia): differentiation in life history, morphology, and genetics // *J. Ichthyol.* V. 53. № 10. P. 792–803.
<https://doi.org/10.1134/S0032945213100020>
- Balon E.K.* 1980a. Comparative ontogeny of charrs // *Charrs*. The Hague: Junk Publ. P. 703–720.
- Balon E.K.* 1980b. Early ontogeny of the brook char *Salvelinus (Baione) fontinalis* // *Ibid.* P. 631–666.
- Balon E.K.* 1980c. Early ontogeny of the lake charr, *Salvelinus (Cristivomer) namaycush* // *Ibid.* P. 485–562.
- Balon E.K.* 1980d. Early ontogeny of the North American landlocked arctic char – sunapee, *Salvelinus (Salvelinus) alpinus oquassa* // *Ibid.* P. 563–606.
- Beck S.V., Räsänen K., Ahi E.P. et al.* 2019. Gene expression in the phenotypically plastic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*): a focus on growth and ossification at early stages of development // *Evol. Dev.* V. 21. № 1. P. 16–30.
<https://doi.org/10.1111/ede.12275>
- Eiríksson G.M., Skúlason S., Snorrason S.S.* 2005. Heterochrony in skeletal development and body size in progeny of two morphs of Arctic charr from Thingvallavatn, Iceland // *J. Fish Biol.* V. 55. № sA. P. 175–185.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb01054.x>
- Esin E.V., Markevich G.N., Pichugin M.Yu.* 2018. Juvenile divergence in adaptive traits among seven sympatric fish ecomorphs arises before moving to different lacustrine habitats // *J. Evol. Biol.* V. 31. № 7. P. 1018–1034.
<https://doi.org/10.1111/jeb.13283>
- Esin E.V., Markevich G.N., Melnik N.O. et al.* 2021. Natural toxic impact and thyroid signaling interplay orchestrates riverine adaptive divergence of salmonid fish // *J. Anim. Ecol.* V. 90. № 4. P. 1004–1019.
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.13429>
- Gould S.J.* 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge: HUP, 501 p.
- 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>
- Hall B.K.* 1999. *Evolutionary Developmental Biology*. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 491 p.
<https://doi.org/10.1007/978-94-011-3961-8>
- Horta-Lacueva Q.J.-B., Snorrason S.S., Morrissey M.B. et al.* 2021. Multivariate analysis of morphology, behaviour, growth and developmental timing in hybrids brings new insights into the divergence of sympatric Arctic charr morphs // *BMC Ecol. Evol.* V. 21. Article 170.
<https://doi.org/10.1186/s12862-021-01904-8>
- Kapralova K.H.* 2014. Study of morphogenesis and miRNA expression associated with craniofacial diversity in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) morphs: PhD Thesis. Reykjavík: Univ. Iceland, 189 p.
- Kapralova K.H., Jónsson Z.O., Pálsson A. et al.* 2015. Bones in motion: ontogeny of craniofacial development in sympatric Arctic charr morphs // *Dev. Dyn.* V. 244. № 9. P. 1168–1178.
<https://doi.org/10.1002/dvdy.24302>
- Lindsey C.C.* 1988. Factors controlling meristic variation // *Fish physiology*. V. 11. Pt. B. San Diego, CA: Acad. Press. P. 197–274.
[https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60215-0](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60215-0)
- MacArthur R.H., Wilson E.O.* 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton Univ. Press, 203 p.
- Mottley C.McC.* 1933. The effect of temperature during development on the number of scales in the Kamloops trout, *Salmo kamloops* Jordan // *Contrib. Can. Biol. Fish.* V. 8. № 1. P. 253–263.
<https://doi.org/10.1139/f33-020>
- Orska J.* 1962. The influence of temperature on the development of meristic characters of the skeleton in Salmonidae. Pt. I. Temperature-controlled variations of the number of vertebrae in *Salmo irideus* Gibb. // *Zool. Pol.* V. 12. № 3. P. 309–339.
- Østbye K., Hassve M.H., Peris Tamayo A.-M. et al.* 2020. “And if you gaze long into an abyss, the abyss gazes also into thee”: four morphs of Arctic charr adapting to a depth gradient in Lake Tinnsjøen // *Evol. Appl.* V. 13. № 6. P. 1240–1261.
<https://doi.org/10.1111/eva.12983>
- Parsons K.J., Skúlason S., Ferguson M.* 2010. Morphological variation over ontogeny and environments in resource polymorphic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) // *Evol. Dev.* V. 12. № 3. P. 246–257.
<https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2010.00410.x>
- Parsons K.J., Sheets H.D., Skúlason S., Ferguson M.M.* 2011. Phenotypic plasticity, heterochrony and ontogenetic repatterning during juvenile development of divergent arctic charr (*Salvelinus alpinus*) // *J. Evol. Biol.* V. 24. № 8. P. 1640–1652.
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02301.x>
- Reist J.D.* 1985. An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data // *Can. J. Zool.* V. 63. № 6. P. 1429–1439.
<https://doi.org/10.1139/z85-213>
- Rounsefell G.A.* 1962. Relationships among North American Salmonidae // *Fish. Bull.* V. 62. P. 235–270.
- Sandlund O.T., Gunnarson K., Jónasson P.M. et al.* 1992. The Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn // *Oikos*. V. 64. № 1/2. P. 305–351.
<https://doi.org/10.2307/3545056>
- Skúlason S., Noakes D.L.G., 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. № 3. P. 281–301.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1989.tb01579.x>