

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОСТЕОГЕНЕЗА ЛИЧИНОК КАМЧАТСКОЙ МАЛЬМЫ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ НАТИВНЫХ НЕРЕСТИЛИЩ

М.Ю. Пичугин

Московский государственный университет (МГУ) им. М.В. Ломоносова

VARIABILITY OF OSTEOGENESIS OF THE KAMCHATKAN MALMA LARVAE ON CONDITIONS OF NATIVE SPAWNING AREAS

M.Yu. Pichugin

*Moscow State University (MSU) by M.V. Lomonosov,
Department of Ichthyology*

Гольцы рода *Salvelinus* – наиболее изменчивая морфологически группа лососёвых рыб, представленная в водоёмах Камчатки несколькими «хорошими» видами и формами с неясным таксономическим статусом. Одним из направлений изучения микроэволюции этой группы является исследование остеогенеза в эмбрионально-личиночный период у представителей локальных популяций, позволяющее оценить изменчивость транзитных морфологических состояний и описать траектории развития и корреляционные зависимости элементов скелета (Пичугин, 2012). Широко распространённая в водах полуострова проходная форма камчатской мальмы *S. malma malma* отличается самым продолжительным периодом нереста (последняя декада августа, 7–9 °C – середина января, 0.2–0.6 °C) (Пичугин, 1991, 2002). Основной причиной растянутого нереста, по нашим наблюдениям и проведённому на р. Быстрой эксперименту, является обязательное питание дозревающих производителей проходной мальмы в реке икрой массовых видов лососей рода *Onchorhynchus* в период их нереста, который у последовательно сменяющих друг друга видов и форм растянут с июля по декабрь (Пичугин и др., 2006). Собственных энергетических запасов проходной мальме для дозревания половых продуктов и нереста недостаточно. Следствием растянутого нереста должен стать широкий диапазон стадий развития одновременно пребывающих в водоёме предличинок и личинок мальмы в весенний и летний периоды, имеющих различный возраст от вылупления и выросших при различной температурной динамике, а также пониженная адаптивная реакция на изменение температуры среды по сравнению с другими видами лососей с относительно стенотермным ранним онтогенезом. Мы сопоставили особенности развития элементов скелета проходной мальмы в интервале

онтогенеза от вылупления до окончания личиночного периода, полученные в эксперименте (популяция р. Быстрой, бассейн р. Большой) со степенью развития скелета диких предличинок и личинок из водоёмов западной Камчатки (притоки р. Утхолок и оз. Курильского). Последних отлавливали вблизи нативных нерестилищ электроловом и сетью Киналёва в относительно холодном ортофлювиальном роднике руч. Безымянного и более тёплом полугорном притоке 2-го порядка Мысмонт (р. Утхолок) в июне-июле 2005–2006 гг. и мальковыми ловушками – в холодном ортофлювиальном роднике Золотой ключ (оз. Курильское) 16.06.2010 г. (собственные данные; Кириллова и др., 2010). Обработку проб проводили по единой методике (Пичугин, 2009). Динамика закладки и развития некоторых костей предличинок и личинок мальмы в эксперименте и описание признаков представлены в таблице. Начало питания живым планктоном отмечено на 51-е сут. после вылупления при *AC* 19.8–24.0 мм, воздух в плавательном пузыре появился после 85 сут. при *AC* 25.6–26.0 мм. Выборка из руч. Безымянного ($n = 19$) от 04.06.2006 представлена личинками и мальками с *AC* 18.5–38.0 мм, от 26.06.2006–22.0–49.0 мм, от 15.07.2006–31.0–39.0 мм. Мальки с *AC* 38.0 мм от 04.06 и 43.0–49.0 мм от 26.06 отличались годовым кольцом на отолите и зачатками окостенений в канале *II* и чешуй около *II*. Предличинки (*AC* 18.5–19.0 мм) уже имели полное число сегментированных лучей в плавниках и птеригиофоров в *D* и *A*, значительное число закладок *vert*, 11–12 *r.br*, зачатки *fr. pop*, *v 2*, 1 *os.br* (ceratobranchyale) и 6–7 *sp.br*. У более крупных (*AC* 22.0 мм) завершена закладка *vert*, есть *seth 1*, костные элементы защиты сейсмочувствительных каналов *fr. pop*, *dent*. У всех личинок от *AC* 23–24 мм отмечено высокое наполнение кишечника бентосом. У них же имелись 3 *os.br* (окостенели *eipbranchiale* и *hypobranchiale*), *sp.br* 8–10, появились 1–2 зуба на сошнике. При *AC* 26.0–28.0 мм увеличено *Pn*, *Dn*, *An*, *Vn*, *Cn* на 1 элемент, *sp.br* 11–12. У особей с *AC* 31.0–36.0 мм – *vert* 4. Особи *AC* 36–38 мм из июльской пробы не имели окостенений в *II* и зачатков чешуй, имевшихся у годовиков сходного размера из июньской пробы.

Динамика остеогенеза проходной мальмы р. Быстрой в эксперименте

Признак	Проходная мальма р. Быстрой, эксперимент, 8,9 °С									
Возраст (суток от выклева)	2	24	32	43	51	58	85	97	104	119
<i>AC</i> (мм)	17.3–18.0	18.0–20.0	18.0–20.0	21.6–22.0	19.8–22.0	21.0–23.0	25.4–26.0	24.0–27.0	26.5–31.0	27.2–36.0
Граду-содни	18	216	288	387	459	522	765	873	936	1071

Окончание табл.

Признак	Проходная мальма р. Быстрой, эксперимент, 8,9 °С									
<i>P</i>	0	5–6	11	12	13–14	12–14	13–14	13–14	13–14	13–14
<i>D</i>	0	7–9	13–14	15	15–16	14–16	15–16	15	15–16	15–17
<i>V</i>	0	0–3	5–6	6–7	8–9	8	9	9	9	9
<i>Dn</i>	0	1	2	2	2	2	2	3	3	3
<i>Pn</i>	0	1	1	1	1	1	1–2	2	2	2
<i>Vn</i>	0	0–1	1	1	1	1–2	2	2	2	3
<i>Cn</i>	1	1	2	3	4	4	4	5	5–6	6
<i>sp.br</i>	0	0	0	0	0	0–4	5–7	6–8	7–12	10–12
<i>os.br</i>	0	0	0	0	1	1	1	2	2–3	3
<i>r.br</i>	0	3	7	7–8	9–10	9–10	10–11	10	10–11	11
<i>pmx</i>	0	0	0	3	5–7	3–6	5–9	9	7–9	7–12
<i>dent</i>	0	1–2	2	3–4	4	3–4	4	5	5	5
<i>pop</i>	0	0	0	1	1	1	1	2	2	2
<i>v</i>	0	0	0	0	1–2	1–3	2–3	3	3	3–4
<i>seth</i>	0	0	0	0	0	0	0–1	2	2	2
<i>fr</i>	0	0	0	1	1	1–2	2	2–3	3	3
<i>gl</i>	0	0	0–1	3–4	7–9	5–9	7–9	7–9	7–9	7–11
<i>vert</i>	0	0	0	0	1–2	2–3	2–3	3	3	3

Примечание. Обозначения признаков и транзитивных состояний элементов скелета (0–отсутствие костной закладки): *P*, *D*, *V* – число заложившихся лучей в спинном, грудных, брюшных плавниках; *Dn*, *Pn*, *Vn*, *Cn* – максимальное количество члеников в одном луче; *sp.br* – число окостеневших тычинок; *os.br* – костей в первой жаберной дуге; *r.br* – пар жаберных лучей; *pmx* – praemaxillare (1 – игловидный зачаток, $n + 1$ – пластинка с n приросших зубов); *dent* – dentale (1 – игловидный зачаток, 2 – расширенная каудально пластинка, 3 – есть зубы, 4 – замкнулись отверстия вдоль нижнего края кости, 5 – стенки сейсмочувствительного канала; *pop* – praeporeculum (1 – зачаток без отверстий, 2 – отверстия сейсмочувствительного канала; 3 – парные стенки защиты канала, 4 – сейсмочувствительный канал находится в трубке); *v* – vomer (1 – парный зачаток, 2 – единая пластинка, 3 – головка и рукоятка кости разделены, 4 – ряд зубов на головке кости); *seth* – supraethmoideum (1 – зачаток головки, 2 – задний отросток); *fr* – frontale (1 – зачаток орбитального отдела, 2 – желоб сейсмочувствительного канала с отверстиями, 3 – боковые выступы защиты сейсмочувствительного канала); *gl* – glossohyale (1 – парная закладка, 2 – единая пластинка, 3 – $n + 1$ – пластинка с n приросших зубов); *vert* – позвонки (1 – есть первый зачаток тела позвонка, 2 – есть зачатки в передней части туловища, 3 – закладка всех тел позвонков; 4 – замыкание тел позвонков в кольцо; заштрихованы конечные состояния признака.

Выборка из **руч. Мысмонт** ($n = 18$) от 08.06.2006 представлена личинками с АС 17.0–27.0 мм и от 14.06.2006 г. – личинками и мальками с АС

22.0–47.0 мм. Мальки с *АС* 36.0–47.0 мм также имели годовое кольцо на отолите, а часть из них (*АС* 39, 45, 47 мм) – зачатки окостенений в канале *II* и чешуй выше и ниже *II*. Несколько **годовиков** с *АС* 36, 38 и 43 мм **зачатков чешуи не имели**. У предличинки с *АС* 17–18 мм не завершена закладка лучей в *P*, *D*, *A* и *V*, хотя заложился второй членик в лучах *D* и *A*, имелось 4–5 члеников в центральных лучах *C*, есть зачаток *fr* (у особи с *АС* 17 мм – и зачаток *pop*), *sp.br* отсутствовали, но у особи *АС* 18 мм имелось 1 *os.br* (ceratobranchyale). У более крупных личинок развитие костей скелета также отставало по сравнению с одноразмерными из руч. Безымянного. Выборка из **руч. Золотой ключ** ($n=9$) от 16.06.2010 г. представлена скатывающимися с нерестилища в озеро **предличинками** с *АС* 19.0–23.0 ($m = 21.2$) мм. У четырёх особей желточный мешок примерно равен высоте головы, у других – небольшой или отсутствует. Обнаружена очень низкая степень развития скелетных элементов. Наименее развитая предличинка *АС* 20 мм не имела лучей в *V* и *A* и только 4 и 6 лучей в *P* и *D*, 2 членика в лучах *C*, 2 *r.br* и едва сформированные *dent*, *operculum*, *maxillare*, *parasphenoideum*, *anguloarticulare*. Наиболее развитые особи *АС* 22.0–23.0 мм с небольшими остатками желтка имели 3 *Cn*, 10–11 лучей в *P*, 12 лучей в *D*, 9–10 лучей в *A*, 6–7 лучей в *V*, в осевом скелете – *vert* 1, зачатки *suboperculum*, *interoperculum*, *pop*, 6 *r.br*, цельную пластинку *gl* с 2 зубами, 1–2 зуба на *maxillare* и *ptmx*, 2–3 зуба на *dent*.

Сопоставление степени развития скелетных элементов по отношению к соматическому росту демонстрирует различающиеся стратегии развития предличинки и личинки проходной мальмы в зависимости от абиотических условий и потенциальной кормовой базы. У предличинки и личинки из руч. Безымянного остеогенез проходит при наименьшей *АС*, а в руч. Золотой ключ соматический рост поддерживается за счёт торможения остеогенеза, а отсутствие корма не позволяет молоди оставаться на нерестилище. В целом, подтверждаются: различные соотношения характеристик длина – степень развития скелета на разных нерестилищах проходной мальмы, что можно рассматривать как гетерохронии; широкий диапазон стадий развития у одновременно пребывающей в водоёме молоди, связанный с растянутым нерестом; медленные относительно других *Salvelinus* рост и развитие и растянутая (по крайней мере для части поколения) на год фаза личинки. Наконец, как и предполагалось, не установлена значимая корреляция между температурой среды и темпом роста/остеогенеза в данном температурном диапазоне. Отмечу, что результаты эксперимента по выращиванию молоди в отличных от нативных условиях (повышенная температура и отсутствие течения) не в полной мере отражают реальный процесс роста и развития в дикой природе.

Работа проведена при поддержке РФФИ (проект № 12–04–01358-а).

ЛИТЕРАТУРА

Кириллова Е.А., Лепская Е.В., Кириллов П.И. 2010. Первичное расселение ранней молоди мальмы *Salvelinus malma* и нерки *Oncorhynchus nerka* в ручье Золотой ключ (бассейн оз. Курильского (юго-западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : матер. XI междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. С. 266–269.

Пичугин М.Ю. 1991. Морфобиологические особенности и структура популяций проходного гольца рода *Salvelinus* Курильского озера (Южная Камчатка) // Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток : ДВО АН СССР. С. 112–123.

Пичугин М.Ю. 2002. Закладка и развитие элементов скелета в раннем онтогенезе у гольцов *Salvelinus alpinus* – *S. malma complex*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. : МГУ. 24 с.

Пичугин М.Ю., Сидоров Л.К., Гриценко О.Ф. 2006. О ручьевых гольцах южных Курильских островов и возможном механизме образования карликовых форм мальмы *Salvelinus malma curilus* (Pallas) // Вопр. ихтиол. Т. 46. № 2. С. 224–239.

Пичугин М.Ю. 2012. Особенности развития скелета у личинок *Salvelinus malma complex* с речных и озёрного нерестилищ озера Кроноцкое (восточная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : матер. XIII междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. С. 272–275.