

ИССЛЕДОВАНИЕ РАННИХ СТАДИЙ ОНТОГЕНЕЗА СИМПАТРИЧЕСКИХ ФОРМ ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS* КРОНОЦКОГО ОЗЕРА, ВЫРАЩЕННЫХ В ЭКСПЕРИМЕНТЕ

М. Ю. Пичугин*, Г. Н. Маркевич**

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

***Кроноцкий государственный природный
биосферный заповедник, Елизово*

RESEARCH OF EARLY STAGES OF ONTOGENESIS OF SYMPATRIC MORPHS CHARRS *SALVELINUS* OF KRONOTSKY LAKE GROWING UP IN EXPERIMENTAL CONDITIONS

M. Yu. Pichugin*, G. N. Markevich**

**Moscow State University (MSU) by M. V. Lomonosov*

***Kronotsky State Nature Biosphere Reserve, Yelizovo*

Исследование индивидуального развития особенно актуально в свете развиваемых в настоящее время представлений об эпигенетическом характере преобразований морфологии взрослых рыб на начальных этапах дивергенции (Мина, 1986). Высокий уровень дивергенции, связанный с различиями в характеристиках биотопов и объектов питания, отражается на морфологии личинок и даже предличинок, что было впервые продемонстрировано на примере симпатрических форм альпиноидных гольцов исландского озера Тингвалаватн и целом ряде других озёрных симпатрических группировок (Skúlason et al., 1989; Пичугин, 2009). Для мальмоидных гольцов, размножение и раннее развитие которых проходит преимущественно в ручьях и реках, ситуация с морфологическим разнообразием форм в Кроноцком озере в течение эмбрионально-личиночного периода развития уникальна (Пичугин, 2012) и такая работа проводится в РФ в первый раз. Для оценки уровня морфологической дивергенции впервые собрали на нативных нерестилищах живую икру и исследовали в лаборатории эмбрионально-личиночное развитие трёх массовых форм: белого (W) и носатого (N) гольцов, нерестящихся в притоках, и озёрного малоротого (S) гольца. Кроме того, собрали икру длинноголового гольца (L) и гибридную от ♀ W и ♂ L гольцов, а также от ♀ S и ♂ большеротого (B) гольцов. Диаметр оплодотворённой икры W составил 5.3–6.0 (5.64) мм, № – 4.8–5.3 (5.03) мм, S – 4.1–5.3 (4.80) мм. 2 икринки L имели диаметр 6.9

и 7.0 мм. Окраска икринок всех нерестящихся в притоках форм гольцов жёлто-оранжевая, а у озёрного S – бледно-жёлтая. Икру до транспортировки выдерживали в притоке при 3.5 °С. Доинкубация в МГУ проводилась при постоянной температуре 5.5 °С. Длина свободных эмбрионов при вылуплении составила: у W – 18.2–20.3 (19.57) мм, у N – 14.2–17.5 (15.9) мм, у S – 11.8–16.5 (14.7) мм. Вылупление было растянуто у W и N в течение примерно 20 суток, у S – в течение 45 суток. Икринки W и N имели тонкую оболочку, от которой эмбрионы освобождались легко. У S оболочка была толще и прочнее, вылупление эмбрионов начиналось с образования трещины в оболочке и высвобождения хвостовой части. Значительная часть эмбрионов S долго не могла освободить голову из оболочки самостоятельно.

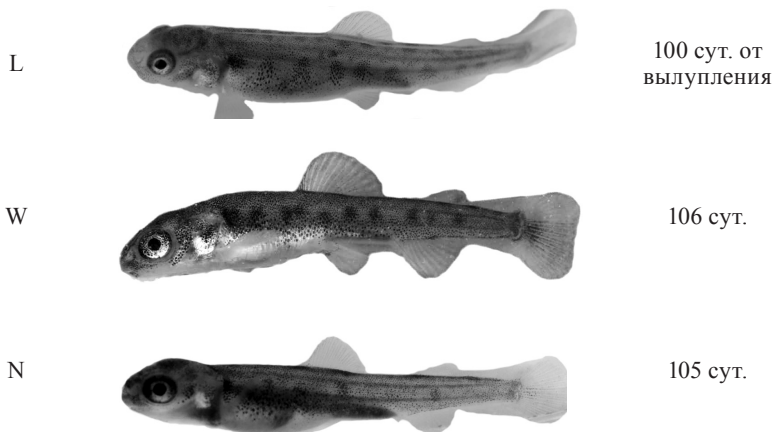
Скорость роста у предличинок и личинок всех форм значительно варьировала. Максимально высокой она была у L и части особей W, низкой – у N и S (рисунок). Большая часть особей S и небольшая – W продемонстрировали очень медленный рост. У особей W переход на экзогенное питание и заполнение воздухом плавательного пузыря произошли практически одновременно в возрасте 62–64 суток от вылупления. У остальных форм переход на экзогенное питание наблюдали значительно раньше заполнения пузыря. Обнаружена высокая агрессивность быстрее растущих особей W и S к отстающим в росте и укусы и отпугивание последних от пищевых объектов (личинок хирономид) даже при избытке корма. Отмечен каннибализм. В возрасте ~ 170 суток от вылупления крупные особи S достигли АС 36–38 мм, а мелкие – 20–21 мм.

В возрасте 40–50 суток от вылупления у предличинок W и N сформировалась различная окраска (рисунок). W имели типичную окраску молоди мальмы с чёрными пятнами (10–13) на боках и хвостовом стебле вдоль середины тела, передний и верхний края спинного плавника, середина жирового плавника и основания центральных лучей хвостового плавника окрашены чёрным пигментом, плавники, плавниковая кайма и тело равномерно покрыты мелкими зёрнами жёлто-оранжевого пигмента. Серебристая окраска с боков желточного мешка появилась к возрасту 90 суток. N сохраняли почти однотонную окраску боков тела с равномерно рассеянными чёрными точками пигмента и едва различимую чёрную окантовку передней части спинного плавника. Плавниковая кайма равномерно покрыта мелкими зёрнами жёлто-оранжевого пигмента. К возрасту 57–90 суток у N несколько овальных крупных чёрных пятен сформировалось на боках передней половины туловища, но они отсутствовали на хвостовом стебле. Предличинки S начали приобретать окраску с малым числом пятен (5–7) на боках тела в возрасте 20–30 суток. У них едва виден чёрный пигмент в передней части спинного плавника, рано появляется

серебристая окраска на боках желточного мешка и на жаберных крышках, что, по-видимому, свидетельствует о подготовке отрыва от дна и перехода в пелагиаль озера. L хорошо отличался от остальных быстрым ростом, крупными размерами и своеобразной окраской с 11 небольшими овальными пятнами на боках и хвостовом стебле ниже II, пятнистой спинкой и густо пигментированным желточным мешком (рисунок). У него, как и у S, к 50 суток появилась серебристая окраска с боков желточного мешка и на жаберных крышках.

Гибридная особь $W\text{♀} \times L\text{♂}$ характеризовалась быстрым ростом и формированием очень слабой окраски с лишёнными пигмента плавниками, более напоминающей окраску L, чем W (рисунок).

Гибридная икра $S\text{♀} \times B\text{♂}$ по сравнению с контрольной выборкой икры S имела низкую выживаемость (~2–3 % против 95 % у S). Гибель эмбрионов наступала в позднем органогенезе. Значительное число погибло абортивно после растворения оболочки над головой физиологически не развитого эмбриона и его мгновенной гибели, что можно объяснить гетерохронным включением желез вылупления. Несколько эмбрионов длиной ~10–13 мм вылупились самостоятельно, но часть из них с нарушениями развития кровеносных сосудов и водянкой желточного мешка быстро погибла и только самые крупные выжили и живут уже более 100 суток и имеют сходную с одновозрастными S, но менее интенсивную окраску. Эти особи начали питаться в возрасте около 60 суток. Воздух в плавательном пузыре появился в возрасте 80–90 суток. Повышенная агрессивность у гибридов не выявлена. В целом, можно предполагать пониженную жизнеспособность гибридов и частичную несовместимость генов-регуляторов развития форм S и B.





Окраска личинок 4-х форм и гибрида от ♀ W и ♂ L в возрасте 90–120 сут.

Промежуточные выводы:

1. Между W, L, N и S обнаружены достоверные различия по диаметру и окраске оплодотворённой икры, длине вылупившихся эмбрионов, скорости роста предличинок, особенностям формирования окраски.
2. Обнаружено доминирование генов-регуляторов L над W в формировании окраски тела гибридной личинки.
3. Обнаружена высокая смертность и аномалии развития кровеносной системы у гибридных $S♀ \times B♂$ эмбрионов в течение позднего органогенеза и после вылупления.

В настоящее время эксперимент продолжается.

ЛИТЕРАТУРА

- Мина М. В. 1986. Микроэволюция рыб. – М. : Наука. – 208 с.
- Пичугин М. Ю. 2009. Развитие элементов скелета в эмбрионально-личиночный период у карликовой и мелкой симпатрических форм *Salvelinus alpinus complex* из оз. Даватчан (Забайкалье) // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 6. – С. 763–780.
- 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 межд. науч. конф. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 272–275.
- Skúlason S., Noakes D., Snorrason S. S. 1989. Ontogeny of trophic morphology in four sympatric morphs of arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn, Iceland // Biol. J. Linnean Soc. London. Vol. 38. – P. 281–301.