

О РАЗВИТИИ СКЕЛЕТА ДВУХЛЕТОК (1+) БЕЛОГО И ДЛИННОГОЛОВОГО ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS* КРОНОЦКОГО ОЗЕРА (ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА), ПОЙМАННЫХ НА НЕРЕСТИЛИЩАХ

М. Ю. Пичугин*, **Г. Н. Маркевич****, **Е. В. Есин****

**Московский государственный университет (МГУ)*

им. М. В. Ломоносова

***Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник, Елизово*

THE SKELETON DEVELOPMENT OF TWO-YEAR AGED (1+) WHITE AND LONGHEAD CHARRS OF GENUS *SALVELINUS* OF KRONOTSKY LAKE (EASTERN KAMCHATKA), SAMPLED IN NATIVE SPAWN PLACE

M. Yu. Pichugin*, **G. N. Markevich****, **E. V. Esin****

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

***Kronotsky State Biosphere Nature Reserve, Elizovo*

Остеологические различия по крайней мере некоторых форм гольцов Кроноцкого озера выявляются в личиночный период и обусловлены гетерохрониями – различным возрастом появления закладок и относительным темпом развития и дифференцировки отдельных костей (Пичугин, 2012). Представляет интерес механизм морфологической дивергенции двух крупных форм гольцов Кроноцкого озера – белого (W) и длинноголового (L), занимающих нишу озёрного хищника по достижении определённой длины тела. На нерестилищах W и L, недоступных для производителей других форм кроноцких гольцов, собрана дикая молодь соответствующих форм и на ализариновых препаратах изучены меристические признаки и степень развития некоторых элементов скелета (табл.).

Меристические и динамические остеологические признаки поздних личинок белого (W) и длинноголового (L) гольцов Кроноцкого озера

Признак	Длинноголовый голец (n = 9)	Белый голец (n = 7)	tst
<i>FL</i> , мм	42.0–52.0 (47.4 ± 1.2)	42.5–47.0 (45.1 ± 0.9)	
<i>P</i>	14–15 (14.9 ± 0.1)	13–15 (14.0 ± 0.2)	3.9
<i>D</i>	14–16 (15.3 ± 0.2)	15–16 (15.4 ± 0.2)	
<i>A</i>	12–15 (13.6 ± 0.3)	13–15 (13.4 ± 0.3)	

Окончание таблицы

Признак	Длинноголовый голец (n = 9)	Белый голец (n = 7)	t _{st}
<i>Dn</i>	5–7 (5.8 ± 0.2)	5–7 (6.1 ± 0.3)	
<i>Pn</i>	4–6 (5.6 ± 0.2)	4–6 (5.1 ± 0.3)	
<i>An</i>	5–8 (6.0 ± 0.3)	5–7 (6.4 ± 0.3)	
<i>Vn</i>	4–6 (5.3 ± 0.2)	4–6 (5.3 ± 0.3)	
<i>Cn1</i>	6–10 (7.7 ± 0.2)	7–9 (8.3 ± 0.3)	
<i>Cn2</i>	6–9 (7.1 ± 0.4)	7–8 (7.4 ± 0.2)	
<i>Cn3</i>	7–11 (8.7 ± 0.6)	8–10 (9.3 ± 0.3)	
<i>sp.br.</i>	11–19 (14.8 ± 1.0)	8–14 (11.1 ± 0.8)	2.7
<i>r.br.</i>	12–14 (12.9 ± 0.2)	12–13 (12.9 ± 0.1)	
<i>mx</i>	8–15 (10.2 ± 0.7)	8–13 (11.0 ± 0.6)	
<i>pmx</i>	4–12 (7.1 ± 0.7)	5–8 (6.6 ± 0.4)	
<i>dent</i>	5	5–6 (5.9 ± 0.1)	6.9
<i>V</i>	4–9 (7.0 ± 0.5)	2–8 (4.6 ± 0.7)	2.9
<i>gl</i>	6–10 (7.9 ± 0.5)	6–10 (8.9 ± 0.6)	
<i>pred.</i>	0–18 (5.8 ± 2.5)	12–18 (15.4 ± 0.9)	3.2
<i>Dpt</i>	11–13 (12.3 ± 0.3)	11–12 (11.9 ± 0.1)	
<i>Apt</i>	9–11 (9.8 ± 0.2)	9–11 (10.0 ± 0.2)	

Примечание: *FL* – длина по Смитту; *P*, *D*, *A* – число заложившихся лучей соответственно в грудных, спинном, анальном плавниках; *Dn*, *Pn*, *Vn*, *An* – максимальное число члеников в одном луче плавника; *Cn1–3* – максимальное число члеников в одном луче из верхней, средней и нижней частей хвостового плавника; *sp.br.* – число окостеневших жаберных тычинок; *r.br.* – число пар жаберных лучей; *mx*, *pmx* – число зубов на maxillare; *dent* – dentale (5 – есть стенки гиомандибулярного канала боковой линии, 6 – канал замкнут в трубку); *v* – число зубов на vomer; *gl* – число зубов на языке; *pred.* – общее число закладок predorsalia; *Dpt* и *Apt* – число окостеневших птеригофоров спинного и анального плавников; *t_{st}* – критерий Стьюдента, приведены достоверные значения ($p < 0.0001$ – 0.001).

Исследованная молодь представляет поздних личинок, у которых отсутствует или единично заложилась чешуя, вернее – окостенения в канале боковой линии, предшествующие прободённым чешуям. У *W* первая чешуйка в боковой линии появляется при *FL* 46 мм, у *L* – при 47 мм (но особи *L* с *FL* 48 и 49 мм закладок чешуй не имели). У них полностью заложились лучи в плавниках. Выявлены различия между *W* и *L* в числе лучей в грудных (*P*) плавниках (табл.). Особи *W* отличались более высокой степенью развития dentale, а особи *L* – мощным развитием головки

вомер с большим числом зубов, расположенных в 2 ряда или гроздью, и узкой рукояткой кости. У особей W сошник, по-видимому, закладывается относительно позже и менее дифференцирован: ложкообразной формы с широкой рукояткой, слабо выделенной головкой и чаще одним рядом зубов. Ещё одно различие обнаружено в форме головки супраэтноида. У особей L головка напоминает многолучевую звезду глубоко изрезанным внешним краем. Можно предположить, что такая форма головки кости обусловлена её быстрым ростом, следующим за ускоренным ростом головки сошника. У особей W головка супраэтноида меньшего размера и имеет гладкий внешний край, сходный с таковым у личинок типичной проходной мальмы. Кроме этого, особи W имели большее число закладок предорзалий, а особи L – большее число окостеневших жаберных тычинок.

У поздних личинок L по сравнению с мальмой выявляется гетерохрония последовательности (Smith, 2001) – ускоренное развитие костей этмоидного отдела – сошника и супраэтноида – которая приводит к увеличению относительных размеров пасти и переходу к хищному образу жизни при меньшей длине тела по сравнению с особями W, длительное время эврифагами. Обнаруженные различия в морфологии поздних личинок W и L свидетельствуют об разных траекториях онтогенетического развития двух форм, частично, по-видимому, обусловленных различным температурным режимом своих нерестилищ. По данным термодатчиков наиболее холодноводные нерестилища у W, где инкубационные температуры в период с ноября по апрель не превышали 0.5 °C, т. е. были ниже, чем на нерестилищах проходной формы мальмы из камчатских рек (Пичугин, 2015). Нерестилища L были несколько теплее, а самые низкие среднемесячные температуры никогда не были ниже 0.5 °C. В целом, обнаружена существенная задержка остеогенеза по отношению к соматическому росту по сравнению с данными экспериментов по выращиванию ранней молодки проходной мальмы (Пичугин, 2015) и белого гольца Кроноцкого озера (неопубликованные данные).

Молодь двух форм пребывает на нерестилищах, по-видимому, по крайней мере до образования чешуйного покрова и в этот период растёт и развивается очень медленно, что противоречит результатам изучения отолитов (Krzhevitskaia, Markevich, 2015). Изученные нами личинки W и L могли достигнуть соответствующих длины тела и степени развития костей скелета при столь низкой температуре нерестилищ только на второй год жизни и имеют возраст 1+ без годового кольца на отолитах. Вероятно, первое годовое кольцо на отолите закладывается только на третий год жизни, после закладки чешуйного покрова.

ЛИТЕРАТУРА

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.

Пичугин М. Ю. 2015. Особенности роста и развития скелета ранней молоди северной мальмы *Salvelinus malma malma* из рек Западной Камчатки в связи с температурным режимом нерестилищ // Вопр. ихтиол. Т. 55. №. 4. С. 435–452.

Krzhevitskaia A. A., Markevich G. N. 2015. The age and growth of sympatric morphs of Dolly Varden in Lake Kronotskoe // 8th Int. Charr symposium: Book of Abstracts. – P. 57.

Smith K. K. 2001. Heterochrony revisited: the evolution of developmental sequences // Biol. J. Linnean Soc. Vol. 73. № 2. P. 169–186.