

УДК 597.553.2.591.5

ОСОБЕННОСТИ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА КАРЛИКОВЫХ ФОРМ АРКТИЧЕСКОГО ГОЛЬЦА *SALVELINUS ALPINUS* COMPLEX (SALMONIDAE) ИЗ ОЗЁР ТОККО И БОЛЬШОЕ ЛЕПРИНДО (ЗАБАЙКАЛЬЕ) В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ. 2. РЕЦИПРОКНЫЕ ГИБРИДЫ

© 2024 г. М. Ю. Пичугин^{1, 3, *}, Н. Б. Коростелев², С. С. Алексеев³

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

³Институт биологии развития РАН – ИБР РАН, Москва, Россия

*E-mail: mp_icht@mail.ru

Поступила в редакцию 18.12.2023 г.

После доработки 05.01.2024 г.

Принята к публикации 09.01.2024 г.

У выращенных в лабораторных условиях личинок и мальков реципрокных гибридов двух карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко и Большое Леприндо (Забайкалье) исследованы рост, особенности и аномалии закладки и развития элементов скелета, оценены пропорции тела и меристические признаки. Выявлены задержки формирования форменных элементов крови, аномалии морфо- и остеогенеза и повышенная смертность у эмбрионов в оболочке, свободных эмбрионов и предличинок. По стартовым особенностям предличинок, линейному росту, темпу остеогенеза, пропорциям тела, окраске гибридные особи развивались по матроклинному типу. Установлена гетерохрония закладки тел позвонков у предличинок гибрида самок оз. Токко и самцов глубоководной формы оз. Большое Леприндо, сместившейся на более ранний этап в обычной последовательности закладок и дифференцировок ряда костей черепа и лучей плавников, что указывает на наличие соответствующего регулятора в отцовском геноме. У реципрокного гибрида такой эффект не обнаружен, но выявлена акселерация закладки предорсалий по сравнению с чистой формой из оз. Большое Леприндо. Все летальные и некоторые снижающие жизнеспособность нелетальные аномалии реципрокных гибридов и ускоренное расходование желтка у гибрида самок оз. Большое Леприндо и самцов оз. Токко, приведшее к массовой смертности предличинок и слабому развитию скелета ранних личинок, рассматриваются в качестве элементов постзиготической репродуктивной изоляции чистых форм рода *Salvelinus* из рассматриваемых озёр. Эта изоляция представляется неполной, поскольку часть гибридных особей развивались нормально, хотя их фертильность остаётся неизвестной.

Ключевые слова: арктический голец *Salvelinus alpinus* complex, реципрокные гибриды карликовых озёрных форм, развитие, остеогенез, гетерохронии, предличинка, личинка, малёк, аномалии скелета, репродуктивная изоляция.

DOI: 10.31857/S0042875224050022 EDN: QZBOCR

В ряду разнообразных онтогенезов, описанных у многочисленных форм высокополиморфного комплексного вида – арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex – особый интерес вызывают изменяющие ход эмбрионально-личиночного развития адаптации отдельных популяций к глубоководности, которая в семействе лососёвых (Salmonidae) свойственна только гольцам рода *Salvelinus*. Крайний вариант глубоководной специализации – обнаруженная в 2005 г. абис-

сальная форма карликового гольца *S. alpinus* из норвежского оз. Тинн (Tinnsjøen), обитающего в придонном слое на глубине 150–450 м (Søreide et al., 2006; Østbye et al., 2020).

В забайкальских озёрах Токко и Большое Леприндо обитают морфологически (Пичугин и др., 2023) и генетически (Alekseyev et al., 2009; Gordeeva et al., 2015; Jacobs et al., 2020) различающиеся карликовые формы арктического гольца, далее обозначаемые соответственно кТО и кБЛ

(рис. 1). Первая форма литоральная, вторая — глубоководная, живёт и размножается в гипolimнионе, на глубине 25–58 м. В сообщении 1 (Пичугин и др., 2023) мы описали эмбрионально-личиночное и мальковое развитие инкубированных и выращенных в лабораторных условиях особей этих форм. У кБЛ выявили связанные с глубоководной адаптацией гетерохронные перестройки остеогенеза с ретардацией закладки и окостенения предорсалий, замедлением дифференцировки парасфеноида и сейсмочувствительных каналов на *dentale*, *praepreoperculum* и *frontale* и с акселерацией развития позвоночника.

Параллельно с изучением чистых форм (кТО и кБЛ) исследовали их гибриды (от самок оз. Токко и самцов оз. Большое Леприндо — ТоБЛ, и от реципрокных — БЛТо), которых инкубировали и подращивали в сходных с чистыми формами условиях эксперимента. Анализ особенностей развития гибридов сильно дивергировавших форм арктического гольца важен для изучения как морфогенетических процессов при взаимодействии их геномов, так и процессов формообразования, а именно для определения уровня сформированности репродуктивных барьеров между этими формами. В последнем случае особый интерес представляют гибриды симпатрических форм (Kapralova, 2014; Horta-

Lasueva et al., 2023), но их получение бывает затруднено разными сроками нереста последних. В этой связи удобным вариантом являются аллопатрические формы с совпадающим временем размножения. Хотя в природе их гибридизация невозможна, искусственное скрещивание позволяет получить гибриды и после изучения их развития выяснить степень постзиготической репродуктивной изоляции родительских форм, что может дать представление и о степени изоляции симпатрических форм со сходным уровнем морфологической и генетической дивергенции.

Цель работы — описать особенности роста и остеогенеза гибридов ТоБЛ и БЛТо в интервале онтогенеза от вылупления до малькового периода и провести сравнительный анализ между ними и с родительскими формами для оценки онтогенетических преобразований у гибридов сильно дивергировавших форм арктического гольца и степени постзиготической изоляции этих форм.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Текущих производителей отлавливали мелкочейными жаберными сетями. Самцов из одного озера перевозили в изотермических ёмкостях с аэрацией на другое озеро, где получали



Рис. 1. Производители (зрелые самцы) карликовых озёрных форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр: а — Токко, б — Большое Леприндо.

гибридную икру сухим способом, осеменяя икру местных карликовых самок спермой привезённых карликовых самцов (ТоБЛ — с 02 по 10 августа 2016–2019 гг., БЛТо — 05–08.08.2019 г.). Оплодотворённую икру после набухания сначала выдерживали в озере или в аэрируемых ёмкостях в холодильнике, затем во льду перевозили в лабораторию кафедры ихтиологии МГУ (5 сут при $\sim 1^\circ\text{C}$), где при температуре $5\text{--}7^\circ\text{C}$ (2016, 2018–2019 гг.) и $6\text{--}8^\circ\text{C}$ (2017, 2020 гг.) проводили её дальнейшую инкубацию и подращивание молоди, как описано ранее (Алексеев и др., 2019, 2021; Пичугин и др., 2023).

Доля оплодотворённых икринок, определённая тотальным подсчётом живых икринок на стадии пигментации глаз, во всех партиях гибридов ТоБЛ и БЛТо была низкой и не превышала 50%.

Регистрировали продолжительность развития от оплодотворения до пигментации глаз, начала циркуляции красной крови и вылупления, а также от вылупления до заполнения воздухом плавательного пузыря и начала этапа смешанного питания. Кормили живыми планктонными рачками (*Artemia*, *Daphnia*, *Diaptomus*) и 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. В сериях 2016 и 2017 гг. из-за малого числа полученных гибридных особей проводили только наблюдения за ростом и поведением гибридов ТоБЛ в первый год жизни. Пробы (по 2–3 экз.) начиная с 2018 г. отбирали с периодичностью 3–7 сут в начале подращивания и 20–25 сут с 4-го месяца подращивания. Через год после вылупления пробы брали с периодичностью в 2–3 мес. Исследовали всех погибших особей. Материалы сборов 2018 и 2019 гг. на фоне высокой изменчивости внутри выборок ТоБЛ объединили. Всего изучили степень развития скелета 198 экз. ТоБЛ и 136 экз. БЛТо.

Изготовление ализариновых препаратов и оценку степени дифференцировки костей черепа, осевого скелета и скелета плавников проводили по ранее описанной методике (Пичугин, 2009а), обозначения признаков и ранговые оценки их состояний (степени дифференцировки соответствующих структур) приведены в примечании к табл. 1. Число чешуй в боковой линии подсчитывали только у мальков с полным чешуйным покровом. Помимо костных структур

у особей длиной по Смитту (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 30 остеологических признаков (Пичугин и др., 2023), приведённых в табл. 1.

У ТоБЛ ($n = 46$) и БЛТо ($n = 18$) оценивали 27 промеров тела (Alekseyev et al., 2002; Алексеев и др., 2014), которые измеряли под бинокулярной лупой с использованием окуляр-микрометра. Также определяли длину наибольшей жаберной тычинки, которую выражали в % длины головы (соответственно $n = 59$ и $n = 27$). Для сравнения использовали полученные ранее (Пичугин и др., 2023) данные по пластическим признакам лабораторной молоди кТо и кБЛ. Определяли значимость попарных различий между выборками по дискретным признакам (ранговые оценки, меристические признаки) по U -критерию Манна–Уитни, значимость попарных 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 стандартизованные данные, собственные векторы вычисляли по вариационно-ковариационной матрице, длина собственного вектора равнялась корню квадратному из собственного значения. Преобразование признаков проводили к FL 50 мм с использованием аллометрических коэффициентов, вычисленных отдельно для ТоБЛ, БЛТо, кТо и кБЛ. Для оценки значимости различий между средними значениями ГК этих групп проводили однофакторный дисперсионный анализ с апостериорным тестом Тьюки. Вычисления выполняли в программе StatSoft STATISTICA, версия 12.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Развитие гибридов самок карликового гольца оз. Токко и самцов карликового гольца оз. Большое Лепиндо

В 2016 г. от единственной текущей самки кТо получено 40 оплодотворённых икринок ТоБЛ, которых на 44–45-е сут доставили в лабораторию. Все эмбрионы уже имели пигмент в глазных яблоках (~ 205 градусо-дней). Восемь эмбрионов с микрофтальмией (с очень маленькими

Таблица 1. Оценки роста и транзитивных фенетических состояний элементов скелета у гибридов самок карликовой формы арктического голца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Токко и самцов карликовой формы *S. alpinus* complex из оз. Большое Леприндо, выращенных в экспериментальных условиях (6–8°C)

Признак	Возраст после вылупления, сут (число особей в пробе)							
	56–60 (10)	81–99 (12)	117–129 (9)	145–148 (10)	197–203 (10)	260–290 (12)	338–349 (4)	528 (3)
FL , мм	$\frac{21.0-24.8}{22.6 \pm 0.4}$	$\frac{21.7-25.0}{23.2 \pm 0.3}$	$\frac{23.0-25.0}{23.7 \pm 0.2}$	$\frac{22.0-26.9}{24.7 \pm 0.5}$	$\frac{25.8-30.0}{27.3 \pm 0.5}$	$\frac{26.1-39.5}{31.9 \pm 1.3}$	$\frac{31.0-40.0}{35.8 \pm 1.9}$	$\frac{41.5-45.3}{43.0 \pm 2.0}$
P	12.0 (11–13)	12.1 (11–13)	12.3 (12–13)	12.4 (11–13)	12.4 (8–13)	12.8 (12–13)	13.0	12.3 (12–13)
D	13.9 (13–15)	13.9 (12–15)	14.0	14.6 (13–15)	14.9 (14–16)	15.0 (14–16)	15.3 (14–16)	15.0
A	11.8 (11–13)	12.0 (11–13)	12.2 (12–13)	12.1 (8–14)	12.4 (11–13)	12.9 (12–14)	13.0 (12–14)	13.0
V	7.7 (7–8)	7.5 (7–8)	8.1 (8–9)	7.9 (7–8)	8.3 (8–9)	8.5 (8–9)	8.5 (8–9)	8.7 (8–9)
Dn	2.0	2.0	2.3 (2–3)	2.6 (1–3)	2.8 (1–4)	4.0 (3–6)	5.3 (4–6)	6.7 (6–7)
Pn	1.0	1.0	1.0	1.5 (1–2)	1.8 (1–3)	2.5 (1–5)	4.0 (3–5)	5.0
An	1.8 (1–2)	1.8 (1–2)	2.1 (2–3)	2.2 (1–3)	2.5 (1–4)	3.8 (3–6)	5.0 (4–6)	6.3 (6–7)
Vn	1.1 (1–2)	1.1 (1–2)	1.7 (1–2)	1.9 (1–3)	2.2 (1–4)	3.8 (2–6)	5.4 (4–6)	6.0
$Cn1$	4.2 (4–5)	4.0	4.5 (4–5)	4.5 (2–5)	5.1 (4–6)	6.4 (5–9)	7.6 (7–9)	9.2 (8–10)
$Cn2$	3.7 (3–4)	3.7 (3–4)	4.0	3.9 (2–5)	4.2 (3–5)	5.8 (5–8)	6.5 (6–7)	8.3 (8–9)
$Cn3$	4.4 (4–5)	4.5 (4–5)	5.1 (5–6)	5.0 (2–6)	5.7 (4–7)	7.1 (5–10)	8.8 (7–10)	10.2 (9–11)
$sp.br.$	1.2 (0–4)	2.4 (0–6)	6.9 (4–9)	9.7 (4–13)	13.0 (8–17)	18.2 (14–25)	23.0 (18–26)	27.0 (26–28)
$os.br.$	0.5 (0–1)	0.7 (0–1)	1.0	1.0	1.1 (1–2)	2.0 (1–3)	2.8 (2–3)	3.0
$r.br.$	8.7 (8–10)	9.0 (7–10)	10.1 (10–11)	9.9 (8–11)	10.7 (10–11)	11.0 (10–12)	11.4 (11–12)	11.3 (11–12)
mx	10.2 (8–12)	11.7 (9–14)	12.7 (11–15)	10.2 (4–19)	12.3 (10–15)	13.8 (7–23)	16.5 (14–19)	18.0
pmx	6.4 (5–9)	7.3 (5–12)	8.2 (7–10)	8.2 (4–11)	8.0 (7–10)	7.1 (5–9)	8.5 (7–10)	9.0
$dent$	3.2 (3–4)	3.1 (3–4)	3.7 (3–4)	4.1 (3–5)	4.7 (3–6)	5.2 (4–6)	5.3 (5–6)	6.0
n_{dent}	10.3 (7–14)	9.7 (7–12)	12.9 (11–16)	10.6 (5–15)	11.6 (8–15)	10.4 (9–12)	13.8 (12–15)	19.0 (17–20)

Таблица 1. Окончание

Признак	Возраст после вылупления, сут (число особей в пробе)									
	56–60 (10)	81–99 (12)	117–129 (9)	145–148 (10)	197–203 (10)	260–290 (12)	338–349 (4)	528 (3)		
<i>ang</i>	1.6 (1–2)	2.2 (1–3)	2.1 (2–3)	2.2 (2–3)	2.6 (1–4)	3.1 (2–4)	3.6 (3–4)	4.0		
<i>pop</i>	1.0	1.0	1.2 (1–2)	1.4 (1–2)	1.8 (1–3)	2.3 (1–3)	2.6 (2–3)	3.0		
<i>psph</i>	2.4 (2–3)	2.7 (2–3)	2.9 (2–4)	2.9 (2–3)	3.2 (3–4)	3.8 (3–5)	4.4 (4–5)	5.0		
<i>v</i>	1.1 (0–2)	1.7 (1–2)	2.0	2.0	2.0	2.4 (2–3)	2.8 (2–3)	3.0		
<i>seth</i>	0.1 (0–1)	0.4 (0–1)	1.0	1.0	1.0 (0–2)	1.6 (1–2)	1.8 (1–2)	2.0		
<i>fr</i>	1.3 (1–2)	1.5 (1–2)	2.0	2.3 (1–3)	2.4 (1–4)	3.3 (2–4)	3.0	4.0		
<i>gl</i>	5.4 (3–7)	6.8 (5–9)	8.4 (6–10)	8.2 (7–10)	9.3 (8–13)	10.0 (7–13)	9.8 (7–12)	11.0 (10–12)		
<i>vert</i>	1.6 (1–2)	2.0	2.0	2.3 (1–3)	2.5 (2–3)	3.0 (2–4)	3.6 (3–4)	4.0		
<i>n_{vert}</i>	14.8 (1–33)	23.0 (4–32)	46.0 (29–63)	51.4 (18–64)	63.3 (61–65)	63.2 (59–65)	63.5 (63–64)	64.3 (64–65)		
<i>pred</i>	0	0	0	0	0	6.0 (0–17)	14.0 (11–17)	18.0 (17–19)		
<i>Dpt</i>	9.6 (8–11)	10.9 (9–12)	10.8 (10–12)	11.0 (10–12)	11.5 (11–12)	11.9 (11–13)	12.5 (12–13)	12.7 (12–13)		
<i>Apt</i>	7.9 (6–10)	8.3 (5–9)	9.1 (9–10)	9.0 (6–11)	9.6 (8–10)	10.1 (9–11)	10.3 (10–11)	10.7 (10–11)		

Примечание. Здесь и в табл. 2–4, 6, 8: *FL* – длина по Смитту; *P*, *D*, *A*, *V* – 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*, *ptx* – *maxillare* и *pteraurilare* (>1 : $n + 1$ – пластинка с n приросших зубов); *dent* – *dentale* (3 – есть приросшие зубы, 4 – замкнулись отверстия вдоль нижнего края кости, 5 – есть стенки гиомандибулярного канала боковой линии, 6 – канал замкнут в трубку), n_{dent} – число зубов на *dentale*, *ang* – *anguloarticulate* (0 (здесь и далее) – отсутствие костной закладки данного элемента скелета, 1 – зачаток, 2 – есть нижний отросток, 3 – есть верхний отросток, 4 – есть канал сейсмосенсорной системы, замкнутый в трубку), *por* – *pteraurilare* (1 – зачаток, 2 – есть отверстия сейсмосенсорного канала, 3 – есть парные стенки защиты канала), *psph* – *pteraurilare* (1 – игловидный зачаток, 2 – есть тонкие боковые отростки, 3 – булавовидная форма боковых отростков, 4 – замкнулись задние отверстия, 5 – замкнулись передние отверстия), *v* – *vomere* (1 – парный зачаток, 2 – единая пластинка, 3 – есть головка и рукоятка), *seth* – *supraethmoidale* (1 – зачаток головки, 2 – есть задний отросток), *fr* – *frontale* (1 – зачаток орбитального отдела, 2 – есть желоб сейсмосенсорного канала с отверстиями, 3 – есть боковые выступы защиты канала, 4 – канал замкнут в трубку), *gl* – *glossohyale* (>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* и *Apt* – число окостеневших птеригофоров соответственно *D* и *A*. Здесь и в табл. 2: для *FL*: над чертой – пределы варьирования значений, под чертой – среднее значение и его ошибка; для остальных признаков: перед скобками – среднее значение, в скобках – пределы варьирования значений.

глазами) погибли в возрасте ~1.5–2.0 мес. после оплодотворения. Погибло также два эмбриона с нормальным размером глаз. Циркуляция красной крови была выявлена в возрасте 56–60 сут (~260–282 градусо-дня), а начало и конец вылупления наблюдали соответственно на 94 и 100 сут (470–492 градусо-дня). Первым оболочку чаще разрывал хвост эмбриона, затем высвобождалась голова, что в норме происходит у всех видов лососёвых рыб (Kogwin-Kossakowski, 2012).

Большая часть особей имела искривлённое дугообразно тело и не могла плавать, совершая только колебательные движения; 13 свободных эмбрионов с нормальной формой тела могли при испуге быстро передвигаться. Абсолютная длина (*TL*) этих свободных эмбрионов составила 17.1–19.1 (в среднем 18.4) мм. Из них у четырёх особей имелась аномалия одного из грудных плавников (прижат к телу либо отсутствовал), поэтому их движение при отрыве от дна аквариума было винтообразным. Два эмбриона имели асимметрию головы из-за разного размера глаз. Особи с описанными внешними аномалиями погибли, не переходя к этапу смешанного питания, за исключением одной особи с аномалией формы одного из глазных яблок, которая прожила 2.5 г. Шесть особей (20% вылупившихся) *FL* 18.3–19.0 мм не имели видимых аномалий. Они начали питаться мелкими живыми личинками хирономид в возрасте 58–60 сут после вылупления, уже имея воздух в плавательном пузыре. Наблюдали их быстрый линейный рост. За 65 сут после вылупления гибридные особи достигли *FL* 23.5–26.0 (24.9) мм, а в возрасте 98 сут – 25.0–28.0 (26.4) мм. Далее их рост замедлился и в годовалом возрасте *FL* гибридных личинок составляла 30.0–40.0 мм. Особи ТоБЛ, погибшие в возрасте

1 г. 3 мес. (рис. 2а) и 2 г. 7 мес., (рис. 2б) характеризовались тёмной окраской и *FL* 56.0 и 70.0 мм.

В 2017 г. и позднее эмбрионов с микрофтальмией не наблюдали. Вылупление произошло на 75–77 сут (~475–490 градусо-дней). Около 40% свободных эмбрионов были изогнутыми, по-видимому, абортными, и один эмбрион был двойным, эти эмбрионы различались размерами, меньший имел спирально изогнутое тело, но у каждого была собственная желточная кровеносная система. Изогнутые особи погибли в течение 7–10 сут, а двойной эмбрион прожил >2 мес.

Нормальные особи быстро росли и в возрасте 38 сут после вылупления достигли *FL* 22.0–24.2 (23.0) мм. В возрасте 46–47 сут у них появился воздух в плавательном пузыре и они начали питаться планктоном. Вскоре после начала этапа смешанного питания их линейный рост почти остановился, и к возрасту 240 сут *FL* питающихся личинок составила 22.5–28.0 (24.0) мм.

По результатам массового сбора 2018–2019 гг. диаметр набухших икринок ТоБЛ составил 5.5–7.2 (6.5) мм. Цвет икринок от разных самок варьировал от светлого до интенсивно-жёлтого – #FDE910, #FFD700 по HEX-коду. Появление пигмента в глазах произошло во время транспортировки икры, т.е. ранее 43 сут (~120 градусо-дней) после оплодотворения (по данным 2018 г.), а начало циркуляции красных элементов крови выявлено в возрасте 60–63 сут (~310 градусо-дней) после оплодотворения. Вылупление эмбрионов наблюдали на 81–92 сут в 2018 г. и 90–99 сут в 2019 г., при ~436–544 градусо-днях. В отличие от гибридных эмбрионов сбора 2016 г. гибридные особи 2018–2019 гг. чаще вылуплялись от головы, что обычно связывают с низкой подвижностью эмбриона в оболочке и срабатыв-



Рис. 2. Окраска поздней личинки (а) и малька (б) гибридов самок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Токко и самцов карликовой формы из оз. Большое Леприндо от эксперимента 2016 г.

ванием желёз вылупления вблизи своего расположения на голове и передневерхнем участке желточного мешка (Смирнов, 1975).

Длина свободных эмбрионов составила 13.8–17.0 (15.7) мм ($n = 19$) в 2018 г. и 14.6–18.0 (16.2) мм ($n = 25$) в 2019 г. Они были пигментированы меланином преимущественно дорсально, с редкими зёрнами пигмента на боках, гуще на хвостовом стебле, в основании лепидотрихий хвостового плавника и на вентральной стороне вдоль плавниковой каймы, с прозрачными плавниками и плавниковой каймой. Вдоль боковой линии располагалась полоса жёлтого пигмента. Зерна жёлтого пигмента окружали дистальные окончания хвостовых лепидотрихий и основание плавниковой каймы на дорсальной стороне хвостового стебля. Значительная часть особей (до 50%) после вылупления лежала на боку и имела прямое или в разной степени изогнутое тело, в испуге совершая вращательные движения, а другая, с выраженным отрицательным фототаксисом, скучивалась в углы садков. У части свободных эмбрионов (~3–4%) выявлялись аномалии развития кровеносной системы на желточном мешке и разрывы кровеносных сосудов с кровяными сгустками в разных участках тела и лопасти хвостового плавника (С) и на желточном мешке. Большая часть лежащих на боку особей вскоре погибла, немногие предличинки приняли нормальное положение на грудных плавниках. В возрасте 10 сут длина особей составила 17.5–20.5 (19.7) мм, а в возрасте 30 сут – 17.0–22.2 (19.9) мм, желточный мешок сократился до размера ~7.0 × 4.5 мм.

Первые окостенения (выявленные окрашиванием ализарином) появились в возрасте 38 сут у самых крупных особей ($FL > 20.0$ мм) (рис. 3а). Это зачатки *maxillare* и *dentale* с несколькими приросшими зубами, *praemaxillare*, *parasphenoideum*, едва заметные *operculum*, *anguloarticulare*, *interhyale*, 4–5 пар жаберных лучей, *cleithrum*, отолиты. Лучи в плавниках не заложились. К возрасту 46 сут у особей, достигших FL 22.0–23.2 мм (10% всех вылупившихся), появился воздух в плавательном пузыре и ускорился остеогенез. В возрасте 55–60 сут у 100% особей $FL > 21.0$ мм был воздух в плавательном пузыре. Сохранялся большой желточный мешок. В скелете появились зачатки *praepoperculum*, *frontale*, сформированный каудальный отдел *anguloarticulare*, *glossohyale* с одной–тремя парами зубов, лучи в грудных (Р), спинном (D), анальном (А), брюшных (V) плавниках, три–

пять члеников в лучах С (лучи достигли края плавниковой каймы), птеригофоры D и А (табл. 1), окостенели все гипуралии, верхние и нижние остистые отростки и рёбра. У части самых крупных особей появились слабые зачатки головки супраэтноида и парные или сросшиеся в единую пластинку зачатки сошника. У части личинок окостенело до четырёх жаберных тычинок и короткое *ceratobranchiale* в нисходящей ветви жаберной дужки, а также 8–10 пар жаберных лучей. У всех особей в пробе этого возраста заложились первые 1–24 тела позвонков в туловищном (рис. 3б) и хвостовом отделах.

Первым всегда закладывался последний в осевом скелете каудальный (уростилярный) позвонок, вторым – предпоследний, а у одной особи в возрасте 56 сут и у всех особей пробы 60 сут и зачаток третьего с конца уростилярного позвонка (рис. 4а). Единично отмечены особи с четырьмя (!) уростилярными позвонками (рис. 4б). С возраста 60 сут у большей части личинок следующие тела позвонков закладывались одновременно с третьим уростилярным последовательно от черепа каудально. Первые переходящие на питание планктоном гибридные особи FL 21.2 мм выявлены в возрасте 69 сут. Однако непитающиеся особи FL 21.7–23.3 мм с большим желточным мешком (до 7.5 × 3.5 мм) отмечались



Рис. 3. Степень развития элементов скелета и состояние желточного мешка у гибридов самок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Токко и самцов карликовой формы из оз. Большое Лепиндо в возрасте 38 (а) и 59 сут (б).

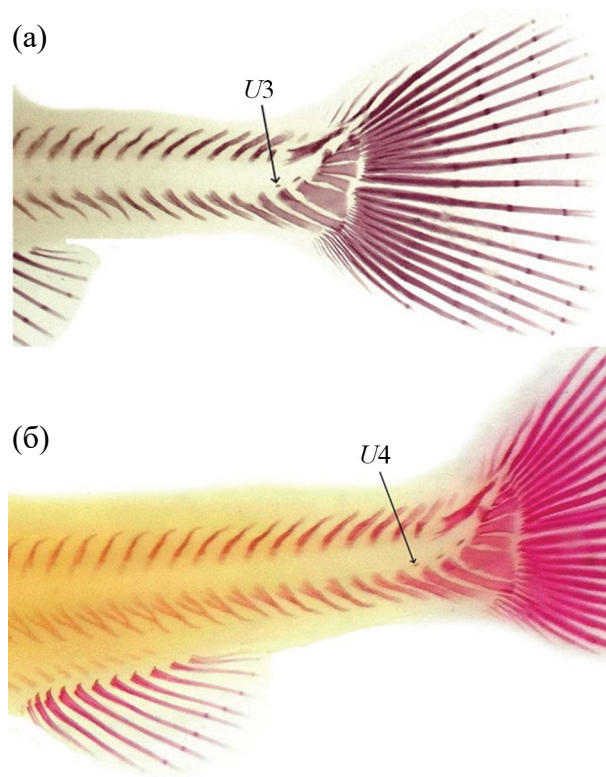


Рис. 4. Хвостовой отдел гибридов самок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Токко и самцов карликовой формы из оз. Большое Леприндо с зачатками трёх (а) и четырёх (б) уростилярных позвонков: *U3*, *U4* — зачатки соответственно 3-го и 4-го уростилярных позвонков.

до возраста 88 сут. Качественные изменения в закладках и степени дифференцировки костных элементов отражены в табл. 1.

В возрасте 81–148 сут у питающихся особей наблюдались небольшие приросты длины тела, увеличение числа члеников, максимально на один элемент, в лучах *D*, *V* и лучах верхней лопасти *C*. Увеличилось число жаберных тычинок и продолжилась дифференцировка *dentale*, *frontale* и в меньшей степени *praepreoperculum* с развитием сейсмочувствительного канала. Тела позвонков у части особей *FL* 25.3–26.2 мм возраста 133–146 сут заложились полностью. Предорсалии впервые отмечены у крупной особи *FL* 38.5 мм в возрасте 246 сут, а у более мелкой особи *FL* 31.1 мм — в возрасте 260 сут. Окрашенные ализарином чешуи в канале боковой линии впервые отмечены у особей *FL* 39.5 мм в возрасте 285 сут, 37.0 мм в возрасте 396 сут, 38.7 и 40.0 мм в возрасте 349 сут и у особи *FL* 41.0 мм в возрасте 421 сут. У особи *FL* 46.5 мм в возрасте 421 сут заложились узкая полоса чешуи вдоль боковой линии, а полностью были покрыты чешуёй мальки *FL* 55.0 и 57.0 мм



Рис. 5. Светлая (а) и тёмная (б) морфы двухлеток (1+) гибридов самок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Токко и самцов карликовой формы из оз. Большое Леприндо.

в возрасте соответственно 722 и 794 сут. Окраска мальков ТоБЛ была типичной криптической с мальковыми пятнами, интенсивность окраски значительно варьировала (рис. 5), но преобладали тёмные варианты. Грудные, брюшные и анальный плавники у всех особей были прозрачными без зёрен пигмента. Среди двухгодовиков (рис. 6) отмечены самцы с зачатками брачного наряда (жёлтая окраска плавников и белые первые лучи в брюшных и анальном плавниках), их гонады были II–III стадии зрелости (рис. 6а).

Аномалии скелета. Самые многочисленные аномалии обнаружены в закладке центральных лучей хвостового плавника (сросшиеся у основания лучи; более тонкий, чем остальные, центральный луч; уменьшенное число члеников (Пичугин и др., 2023. Рис. 5в)) — у 48.5% особей. В возрасте 98 сут легли на бок и были исследованы непитающиеся особи *FL* 21.5–25.0 (23.1) мм ($n = 28$) с большим желточным мешком ($\sim 7.0 \times 2.0$ мм), 42% которых не имели видимых аномалий скелета, а у остальных имелись аномалии центральных лучей *C*. По-видимому, причиной остановки роста, развития и неизбежной гибели послужили нарастающие затруднения использования собственных запасов желтка. У 17.4% особей с полным числом зачатков позвонков имелись аномальные костные образования внутри хорды. У части особей старших возрастов (12.3% особей возраста ≥ 200 сут) отсутствовал третий уростилярный позвонок, и расстояние между последним “хвостовым” и вторым уростилярным позвонками было увели-



Рис. 6. Окраска двухгодовиков (возраст 732 сут после вылупления) гибридов самок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Токко и самцов карликовой формы из оз. Большое Леприндо: а — самец FL 63 мм, стадия зрелости гонад II—III; б, в — ювенильные самцы FL 60 и 62 мм.



Рис. 7. Увеличенное расстояние между зачатками тел позвонков хвостового отдела у гибрида самки карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Токко и самца карликовой формы из оз. Большое Леприндо.

ченным, что, по-видимому, снизило жёсткость хвостового стебля (рис. 7).

Кроме этого, обнаружены 5% особей с мозаичными аномалиями, демонстрирующими значительную автономию развития разных костных элементов, отмеченную Раунсефеллом (Rounsefell, 1962). Так, особь в возрасте 106 сут имела зачатки 16 тел позвонков, но лучи в грудных и анальном плавниках не были окрашены ализарином, а в

каудальном отделе не были окрашены гипуралии и лучи хвостового плавника. Также у неё отсутствовали frontalia, кости жаберной крышки, не окостенело hyomandibulare, но были хорошо развиты челюстные кости, glossohyale с тремя парами зубов, парасфеноид с тонкими боковыми отростками. У особи в возрасте 95 сут не заложились костная пластинка glossohyale (но имелись две пары зубов), anguloarticulare, жаберные

лучи, все лучи в грудных плавниках, птеригофоры спинного и анального плавников. У особи в возрасте 163 сут заложилась тела 31 позвонка, но отсутствовали suboperculum и interoperculum в жаберной крышке. У особи в возрасте 944 сут с полностью сформированным скелетом все лучи в плавниках, кроме хвостового, не были окрашены ализарином.

Развитие гибридов самок карликового гольца оз. Большое Леприндо и самцов карликового гольца оз. Токко

Диаметр набухших икринок БЛТо составил 3.9–4.4 (4.24) мм. Цвет икринок бледно-жёлтый. Пигмент в глазных бокалах и красная кровь появились у всех эмбрионов во время транспортировки икры в лабораторию МГУ – в возрасте 54–57 сут (~246–296 градусо-дней) после оплодотворения. Вылупление эмбрионов БЛТо наблюдали на 94–101 сут после оплодотворения (~512–542 градусо-дней). Среди первых вылупившихся особей высокую долю (~12% всех свободных эмбрионов) составили особи с искривлённым телом, которые погибли в течение недели. *TL* “нормальных” свободных эмбрионов составила 13.0–16.6 (15.2) мм ($n = 17$), желточный мешок имел размер (6–7) × 3 мм. Все вылупившиеся эмбрионы характеризовались очень слабой меланиновой пигментацией и малым числом зёрен жёлтого пигмента на плавниках и плавниковой кайме. К возрасту 10 сут предличинки подросли до 16.2–17.6 мм, окрашенные ализарином окостенения отсутствовали. На 32–33-и сут особи достигли *FL* 17.1–18.2 мм. Желточный мешок уменьшился на ~50%.

Окрашенные ализарином зачатки *dentale*, *maxillare*, игловидного *parasphenoideum*, *operculum* и 15 центральных лучей хвостового плавника, состоящих из одного членика, имелись только у предличинок *FL* 17.8–18.2 мм. К возрасту 40–43 сут у предличинок, выросших до 17.9–18.8 мм, заложилась *pramaxillare*, цельная пластинка *glossohyale* с одной парой зубов, пять–шесть лучей в грудных и 7–11 в спинном плавниках (табл. 2). К возрасту 50 сут желточный мешок исчез. Небольшие капли желтка видны сквозь прозрачную стенку тела. Для питания им предложили живую мелкую дафнию. Наблюдали попытки схватывания, но фекалий не отмечено до возраста 75 сут, к которому около трети особей начали активно питаться, а желток полностью резорбировался.

В пробе возраста 56 сут длина особей составила 19.1–20.1 мм, заложилась семь пар жабер-

ных лучей, зачаток *anguloarticulare*, 9–10 лучей в анальном плавнике, третий членик в лучах *C*. С возраста 78 сут отмечены попытки схватывания мелкого живого мотыля. В возрасте 80–81 сут особи по-прежнему имели длину 18.9–20.1 мм. У них заложилась окрашенная ализарином зачатки *frontale*, *praepoperculum*, на пластинке *glossohyale* имелись две пары зубов, на парасфеноиде образованы боковые отростки. В возрасте 86–87 сут у всех особей был воздух в плавательном пузыре. Первая жаберная тычинка, короткий зачаток *ceratobranchiale* и зачаток последнего уростилярного позвонка отмечены у непитающейся особи *FL* 19 мм в возрасте 85 сут. А с возраста 97 сут жаберные тычинки на нисходящей ветви жаберной дуги имелись у всех питающихся и большей части не перешедших на экзогенное питание особей *FL* ≥ 18.8 мм. С этого же возраста у питающихся и большей части непитающихся особей отмечен парный зачаток *vomerc*. К возрасту 95–104 сут наблюдали значительное истощение не перешедших на экзогенное питание особей.

Первые зачатки тел туловищных позвонков появились у особей БЛТо *FL* 19.1–20.3 мм в возрасте 91 сут. Первым, по-видимому, у всех особей закладывалось тело последнего уростилярного позвонка (*U1*) (рис. 8). Около 28% (от всех вылупившихся эмбрионов БЛТо) предличинок возраста 91–187 сут либо не перешли на этап смешанного питания, либо прекратили схватывать кормовые объекты вследствие каких-либо аномалий развития. У некоторых из них до возраста 133 сут в полости тела сохранялись капли желтка. Не перешедшие на этап смешанного питания особи сохраняли длину 18.0–19.0 мм, единично достигали длины 21.0 мм. Прекратившие питание имели большую длину тела (до 24.0 мм) и зачатки тел нескольких туловищных и одного уростилярного позвонков. Таким образом, у питавшихся особей произошло ускорение остеогенеза и линейного роста.

У личинок в возрасте 104 сут имелось до 25 зачатков тел позвонков в туловищном отделе и один–два зачатка уростилярных позвонков (рис. 8). Единично отмечены особи с зачатками тел трёх уростилярных позвонков. Полный ряд зачатков тел позвонков впервые отмечен у особи *FL* 29.5 мм в возрасте 223 сут, его регистрировали у всех особей БЛТо с возраста 247 сут. С возраста 223 сут жаберные дуги личинок БЛТо полностью окостенели, и к окончанию первого года выращивания на первой жаберной дуге имелось

Таблица 2. Оценки роста и транзитивных фенетических состояний элементов скелета у гибридов самок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Большое Леприндо и самцов карликовой формы *S. alpinus* complex из оз. Токко, выращенных в лаборатории в экспериментальных условиях (6–8°C)

Признак	Возраст после вылупления, сут (число особей в пробе)							
	43 (3)	68 (4)	80–100 (31)	122–124 (5)	157–173 (6)	223–247 (5)	345–374 (6)	605 (2)
<i>FL</i> , мм	$\frac{17.9-18.8}{18.2 \pm 0.3}$	$\frac{17.3-19.5}{18.3 \pm 0.5}$	$\frac{18.2-21.3}{19.6 \pm 0.2}$	$\frac{19.5-24.8}{21.4 \pm 0.9}$	$\frac{19.5-23.1}{21.9 \pm 0.4}$	$\frac{24.0-32.0}{29.5 \pm 1.4}$	$\frac{33.8-37.1}{35.7 \pm 0.6}$	$\frac{47.0-48.0}{47.5 \pm 0.5}$
<i>P</i>	5.7 (5–6)	9.8 (9–10)	10.9 (9–12)	12.2 (11–14)	12.3 (12–13)	12.8 (12–14)	13.2 (12–14)	12.0
<i>D</i>	7.7 (7–8)	11.5 (11–12)	13.2 (12–14)	13.6 (13–15)	13.8 (13–14)	14.6 (13–16)	15.3 (5–16)	14.0
<i>A</i>	0	9.5 (9–10)	10.9 (9–12)	11.8 (11–13)	11.7 (11–12)	13.2 (12–15)	14.0 (13–15)	13.5
<i>V</i>	0	5.5 (5–6)	6.7 (6–8)	7.6 (7–8)	8.3 (8–9)	8.4 (8–9)	9.0	8.5
<i>Dn</i>	1.0	1.0	1.2 (1–2)	1.7 (1–3)	1.8 (1–2)	3.4 (2–4)	5.2 (5–6)	7.0
<i>Pn</i>	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.9 (1–3)	3.8 (3–5)	6.0
<i>An</i>	0	1.0	1.0 (0–2)	1.4 (1–2)	1.5 (1–2)	3.0 (2–4)	4.8 (4–6)	7.0
<i>Vn</i>	0	1.0	1.0	1.2 (1–2)	1.3 (1–2)	2.8 (2–4)	5.0 (4–6)	7.0
<i>Cn1</i>	2.0	2.8 (2–3)	3.4 (3–4)	3.8 (3–5)	3.8 (3–4)	5.4 (4–6)	8.0 (7–9)	10.5 (10–11)
<i>Cn2</i>	2.0	2.5 (2–3)	3.0	3.2 (3–4)	3.2 (2–4)	4.8 (4–6)	6.8 (6–8)	9.5 (9–10)
<i>Cn3</i>	2.0	3.0	3.7 (3–4)	3.8 (3–5)	4.3 (4–5)	6.2 (5–7)	8.8 (8–10)	12.0
<i>sp.br.</i>	0	0	0.9 (0–5)	4.6 (2–8)	7.7 (6–9)	15.2 (11–19)	22.3 (19–25)	28.0 (26–30)
<i>os.br.</i>	0	0	0.4 (0–1)	1.0	1.0	2.6 (1–3)	3.0	3.0
<i>r.br.</i>	1.3 (0–4)	5.0	7.2 (6–8)	8.0 (7–9)	8.8 (8–10)	10.3 (9–11)	11.2 (10–12)	11.0
<i>mx</i>	4.7 (4–5)	7.8 (7–9)	10.0 (8–12)	10.6 (9–12)	11.8 (7–14)	11.2 (10–13)	15.2 (14–19)	13.0
<i>pmx</i>	3.7 (3–5)	5.0 (4–6)	6.3 (5–8)	7.0 (6–8)	6.8 (5–9)	9.6 (9–10)	8.8 (8–11)	8.5 (7–10)
<i>dent</i>	3.0	3.0	3.0	3.2 (3–4)	3.3 (3–4)	4.8 (4–5)	5.9 (5–6)	6.0
<i>n_{dent}</i>	6.7 (6–7)	8.3 (7–11)	9.8 (6–13)	8.4 (7–10)	12.5 (9–17)	12.8 (9–16)	14.5 (11–17)	13.5 (13–14)
<i>ang</i>	0	1.0	1.4 (1–3)	1.8 (1–3)	2.1 (2–3)	3.5 (2–4)	4.0	4.0
<i>pop</i>	0	0	1.0	1.1 (1–2)	1.2 (1–2)	1.8 (1–2)	3.0	3.0
<i>psph</i>	1.0	1.0	2.2 (1–3)	2.7 (2–3)	3.0	3.6 (3–4)	4.6 (4–5)	5.0
<i>v</i>	0	0	0.4 (0–2)	1.4 (0–2)	1.8 (1–2)	2.6 (2–3)	2.3 (2–3)	2.0
<i>seth</i>	0	0	0	0.2 (0–1)	0.3 (0–1)	0.9 (0–2)	2.0	2.0
<i>fr</i>	0	0	1.0 (0–2)	1.6 (1–2)	1.4 (1–2)	2.8 (2–3)	4.0	4.0
<i>gl</i>	3.3 (3–4)	3.5 (3–5)	6.3 (3–9)	7.6 (5–9)	9.2 (8–10)	9.0 (7–10)	9.5 (8–12)	12.5 (12–13)
<i>vert</i>	0	0	0.4 (0–2)	1.2 (0–2)	1.0 (0–2)	2.8 (2–3)	3.3 (3–4)	4.0
<i>n_{vert}</i>	0	0	0.8 (0–11)	14.6 (0–50)	19.2 (0–47)	63.0 (60–64)	64.3 (64–65)	64.0 (63–65)
<i>pred</i>	0	0	0	0	0	0	13.0 (9–17)	18.0 (17–19)
<i>Dpt</i>	0	0	6.5 (0–11)	9.8 (9–11)	10.5 (10–11)	10.8 (10–11)	12.2 (12–13)	12.5 (12–13)
<i>Apt</i>	0	0	2.9 (0–8)	6.4 (3–9)	8.3 (8–9)	10.0 (9–11)	10.3 (10–11)	11.5 (11–12)

14–25 тычинок. С возраста 310 сут у всех особей имелись окостеневшие предорсалии.

Появление первых чешуй в боковой линии удалось выявить только у одной особи *FL* 37.0 мм в возрасте 345 сут. Однако у особей *FL* 37.0–37.8 мм в возрасте 373–394 сут окостенения в боковой линии отсутствовали. У особей *FL* 47.0–48.0 мм в возрасте 605 сут имелась полоса чешуи в 8–14 рядов выше и ниже боковой линии. Малёк *FL* 57.0 мм с полностью сформированным чешуйным покровом имел возраст 795 сут. Окраска мальков БЛТо была пёстрой с мраморовидным узором различной интенсивности (рис. 9). Грудные, брюшные и анальный плавники у всех особей были прозрачными без зёрен пигмента.

Аномалии скелета. У 13.2% личинок БЛТо имелись аномалии центральных лучей хвостового плавника, чаще срастание трёх–пяти лучей в проксимальной к гипуралиям части. У многих погибающих предличинок и ранних личинок отсутствовало ализариновое окрашивание дистальных члеников спинного, анального, грудных и брюшных плавников. У одной особи обнаружено рыхлое костное образование в хорде. Также у одного малька *FL* 65.0 мм в возрасте 916 сут имелись два сросшихся позвонка в хвостовом отделе позвоночника (рисунок не приводится).

Сравнительный анализ развития реципрокных гибридов

Развитие скелета. Температурный режим инкубации икры ТоБЛ и БЛТо в 2019 г. не различался, и продолжительность развития в оболочке почти совпала (соответственно 90–99 и 94–101 сут). Однако из-за значительных различий в размерах свободных эмбрионов и в объёме запасных питательных веществ, коррелирующих с диаметром икры, для оценки скорости линейного роста и остеогенеза провели два сравнительных анализа выборок особей ТоБЛ и БЛТо: одновозрастных (табл. 3) и одноразмерных без учёта их возраста (табл. 4).

При вылуплении эмбрионы ТоБЛ были крупнее, и это различие сохранялось и даже увеличилось к возрасту 173–223 сут, но позднее начало снижаться. К 114–137-м сут у них достоверно быстрее закладывались лучи и членики всех плавников, птеригофоров *D* и *A*, раньше заложились супраэптомид, жаберные тычинки и тела позвонков, быстрее дифференцировались *frontale*, *dentale*, *anguloarticulare*, *praeperculum*, сошник и парасфеноид (*U*-тест: $p < 0.05$). Не выявлено достовер-

ных различий только в темпе развития *glossohyale* и окостенении жаберной дужки (табл. 3). К возрасту 345–379 сут у большей части особей дифференцирующиеся кости достигли терминальной стадии развития. Особи БЛТо достоверно отличались более высокой степенью дифференцировки *praeperculum*, *dentale*, *anguloarticulare*, *frontale* и имели достоверно больше лучей в анальном плавнике. У особей ТоБЛ был лучше дифференцирован сошник. Более продвинутую дифференцировку скелета у личинок и мальков ТоБЛ в сравнении с БЛТо в одинаковом возрасте (до возраста ~7 мес.) иллюстрирует график зависимости суммарного усреднённого показателя дифференцировки по всем признакам от возраста (рис. 10а). При сравнении одноразмерных особей без учёта их возраста наблюдалась немного более быстрая дифференцировка элементов скелета личинок ТоБЛ до *FL* 22–25 мм (рис. 10б). Наиболее значимыми различиями представляются ускоренная закладка тел позвонков у гибридов ТоБЛ в размерном интервале 20.0–23.9 мм и большее на один элемент число лучей и птеригофоров анального плавника у гибридов БЛТо в размерном интервале 37.0–48.0 мм (табл. 4). В целом же средние темпы дифференцировки по отношению к длине тела при *FL* > 23.9 мм по совокупности всех признаков были близки.

Меристические признаки и длина жаберных тычинок. Гибриды БЛТо и ТоБЛ значимо не различались ни по одному признаку, за исключением общего числа лучей в анальном плавнике (табл. 5). Это различие обусловлено большим числом лучей у БЛТо (среднее значение превышает таковое у лабораторной молоди обеих родительских форм), а именно большим числом неветвистых лучей, поскольку по числу ветвистых гибриды не различались. Средние значения трёх признаков, значительно различающихся у родительских форм (число окостеневших жаберных тычинок, число позвонков и длина наибольшей жаберной тычинки в % длины головы), у БЛТо и ТоБЛ были промежуточны по сравнению с таковыми у лабораторной молоди родительских форм (Пичугин и др., 2023. Табл. 7).

Жаберные тычинки (рис. 11) закладывались у ТоБЛ немного раньше (рис. 12а), но при несколько большей длине тела (рис. 12б), чем у БЛТо, затем их число и относительная длина жаберной тычинки (рис. 12в, 12г) у реципрокных гибридов быстро выравнивались и далее в ходе онтогенеза увеличивались сходным образом, мало различаясь при одинаковых возрасте



Рис. 8. Зачатки тел туловищных (vert. a21–23) и уростилярных (U1, U2) позвонков у гибрида самки карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Большое Леприндо и самца карликовой формы из оз. Токко.



Рис. 9. Варианты прижизненной окраски двухлеток (1+) гибридов карликовых самок арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Большое Леприндо и самца карликовой формы из оз. Токко.

и размерах рыб. Число чешуй в боковой линии у БЛТо и ТоБЛ было значительно меньше, чем у диких гольцов кБЛ, как это отмечалось и для лабораторной молоди кБЛ (Пичугин и др., 2023).

Пропорции тела. По результатам анализа ГК преобразованных по уравнению аллометрии логарифмов 26 промеров тела кТО, кБЛ, ТоБЛ и БЛТо их кластеры значительно перекрываются в пространстве первых двух ГК (рис. 13). При этом имеются значимые различия между средними

значениями второй ГК как родительских форм, так и гибридов, в последнем случае — также между средними значениями третьей и четвертой ГК (тест Тьюки: $p < 0.01$). При этом средние значения ни одной из первых четырех ГК ни у кБЛ и БЛТо, ни у кТо и ТоБЛ не различаются ($p > 0.05$). Среди использованных преобразованных промеров значимые различия между ТоБЛ и БЛТо выявлены по высоте головы на уровне глаза, межглазничному расстоянию, высоте верхней

Таблица 3. Сравнительные оценки роста и степени развития элементов скелета личинок реципрокных гибридов карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко и Большое Леприндо в одновозрастных выборках

Признак	Возраст после вылупления, сут					
	114–137		173–223		345–379	
	ТоБЛ (16)	БЛТо (21)	ТоБЛ (25)	БЛТо (10)	ТоБЛ (9)	БЛТо (6)
<i>FL</i> , мм	24.0	20.7	26.3	22.4	37.1	35.7
<i>P</i>	12.4	11.8	12.0	12.2	13.0	13.2
<i>D</i>	14.3	13.5	14.6	13.8	15.3	15.3
<i>A</i>	12.4	11.6	12.0	11.9	13.3	14.0
<i>V</i>	8.1	7.6	8.1	8.5	8.8	9.0
<i>Dn</i>	2.6	1.6	2.5	2.0	5.3	5.2
<i>Pn</i>	1.2	1.0	1.6	1.1	3.9	3.8
<i>An</i>	2.3	1.3	2.2	1.7	5.0	4.8
<i>Vn</i>	1.8	1.0	2.1	1.4	5.2	5.0
<i>Cn1</i>	4.7	3.6	4.4	4.1	7.7	8.0
<i>Cn2</i>	4.0	3.2	3.9	3.7	6.9	6.8
<i>Cn3</i>	5.2	3.9	5.2	4.6	9.1	8.8
<i>sp.br.</i>	7.9	3.6	12.2	8.9	23.0	22.3
<i>os.br.</i>	1.0	0.9	1.2	1.2	2.9	3.0
<i>r.br.</i>	10.3	7.7	10.3	9.1	11.8	11.2
<i>mx</i>	13.0	10.0	11.7	11.5	16.9	15.2
<i>pmx</i>	8.1	6.5	7.6	7.8	8.8	8.8
<i>dent</i>	3.9	3.1	4.7	3.7	5.5	5.9
<i>n_{dent}</i>	11.9	10.1	11.3	12.2	13.2	14.5
<i>ang</i>	2.4	1.6	2.4	2.2	3.6	4.0
<i>pop</i>	1.2	1.0	1.6	1.2	2.7	3.0
<i>psph</i>	3.0	2.6	3.3	2.9	4.6	4.6
<i>v</i>	2.0	1.0	2.0	1.8	2.9	2.3
<i>seth</i>	0.6	0.1	0.8	0.4	1.9	2.0
<i>fr</i>	2.1	1.3	2.3	1.7	3.5	4.0
<i>gl</i>	8.3	8.0	8.9	8.5	10.4	9.5
<i>vert</i>	2.1	1.1	2.5	1.5	3.4	3.3
<i>n_{vert}</i>	50.1	7.4	58.0	27.2	63.9	64.3
<i>pred</i>	0	0	0	0	14.0	13.0
<i>Dpt</i>	11.1	8.9	11.3	10.5	12.3	12.2
<i>Apt</i>	9.3	5.3	9.0	8.6	10.1	10.3

Примечание. Здесь и в табл. 4, 5, 7: ТоБЛ – гибриды самок из оз. Токко и самцов из оз. Большое Леприндо, БЛТо – гибриды самок из оз. Большое Леприндо и самцов из оз. Токко. Приведены средние значения признаков. Здесь и в табл. 4, 6, 8: при оценке достоверности различий *FL* применяли *t*-критерий Стьюдента, остальных признаков – *U*-критерий Манна–Уитни; в скобках указано число особей в пробе, полужирным шрифтом выделены значения, достоверно различающиеся при $p < 0.05$.

челюсти, пектоцентральному расстоянию (значения больше у ТоБЛ), высоте и длине хвостового стебля, постдорсальному расстоянию, высоте анального, длине грудного и брюшного плавников (больше у БЛТо). Эти различия в основном соответствуют по направлению различиям кТО и кБЛ (Пичугин и др., 2023). Таким образом, по пропорциям тела у гибридов ТоБЛ и БЛТо прослеживается матроклиный эффект.

Сравнение эмбрионально-личиночного развития гибрида ТоБЛ и чистой формы кТО

По продолжительности развития в оболочке в одинаковых условиях гибридные эмбрионы развивались несколько быстрее чистой формы – 81–92 сут в 2018 г. и 90–99 сут в 2019 г. (~436–544 градусо-дней) у ТоБЛ против 101–103 сут (510–570 градусо-дней) в 2018–2019 гг. у кТО. При этом возраст появления пигмента в глазных бокалах у гибридов и чистой формы, по-видимому, совпал, а красная кровь у гибридных эмбрионов появилась много позже – ранее 43 сут (~120 градусо-дней) после оплодотворения в 2018 г. у кТО против 56–60 сут (~260–282 градусо-дня) в 2016 г. и 60–63 сут (~310 градусо-дней) в 2018 г. у ТоБЛ. Скорость линейного роста гибридов в течение первого года выращивания была выше, а в интервалах 242–261 сут и 360–396 сут – достоверно выше таковой чистой формы кТО (табл. 6). Зачатки *vomer*, *supraethmoideum* и первые тела позвонков у гибридов появились раньше, а закладка и сегментация лучей плавников начались позже. Все лучи в *P*, *D*, *A* и *V* у гибридов заложились одновременно и за меньший срок (табл. 7).

Сравнение эмбрионально-личиночного развития гибрида БЛТо и чистой формы кБЛ

По продолжительности развития в оболочке гибридные особи и особи чистой формы почти не различались, но число градусо-дней у гибрида было незначительно меньше – 94–101 сут (~512–542 градусо-дней) после оплодотворения в 2019 г. у БЛТо и 92–106 сут (531–573 градусо-дней) в 2018 г. у кБЛ. Поскольку первые вышедшие из оболочек гибридные эмбрионы, по-видимому, были недоразвиты и быстро погибли, продолжительность “нормального” развития в оболочке должна быть сдвинута к 100 сут. По длине тела гибридные свободные эмбрионы были мельче таковых кБЛ – в среднем 15.2 мм против 16.0 (2013–2014 гг.) и 16.4 мм (у 71% в 2018 г.), и лишь 29% вылупившихся в 2018 г. эмбрионов кБЛ из левой части двувёршинного их распределения имели

меньшую длину тела (в среднем 13.3 мм). Судьбу этих мелких свободных эмбрионов кБЛ в условиях смешанной с более крупными особями посадки проследить не удалось. В первые 2 мес. подрашивания гибридные предличинки незначительно отставали от чистой формы по степени развития большинства костных структур, достоверно — по закладке лучей в *A*. У них позже появился зачаток *anguloarticulare* и заложилась лучи в анальном и брюшных плавниках, но закладывалось больше зубов на челюстных и язычной костях, достоверно — число зубов на *dentale* (табл. 8).

В дальнейшем, по-видимому, после гибели части гибридных особей, отстающих в развитии вследствие аномалий развития и полной резорбции желтка, гибридные личинки опередили чистую форму по числу заложившихся жаберных тычинок, жаберных лучей, степени дифференцировки *dentale*, *frontale*, *praeperculum*, *vomer*, темпу закладки и сегментации лучей всех плавников. Однако после массовой гибели, которую наблюдали на четвёртом месяце развития, отстающих в развитии предличинки чистой формы кБЛ, не перешедших на этап смешанного питания и также полностью утративших желток, гибридные личинки достоверно отстали от чистой формы кБЛ по линейному росту, закладке тел позвонков, развитию анального плавника, сегментации лучей хвостового плавника, по-прежнему опережая чистую форму по числу зубов на челюстных костях (табл. 8).

ОБСУЖДЕНИЕ

Карликовые гольцы из озёр Токко и Большое Леприндо значительно различались по диаметру икры (в среднем 6.50 против 4.24 мм) и, соответственно, диаметру желтка и количеству запасных питательных веществ (объёмы желтка различались в 3.5 раза). Известно, что с увеличением диаметра желтка молодь вылупляется и переходит на смешанное питание в более продвинутом морфологическом состоянии (Павлов, 2007). При гибридизации двух форм именно размер икры определил начальные параметры предличинки, их рост и развитие в основном по матроклинному типу. Дожившие до трёхлетнего возраста мальки реципрокных гибридов также в значительной степени сохранили окраску тела (рис. 14), наиболее соответствующую таковой в случае ТоБЛ диким особям материнской популяции кТО (рис. 1а), а в случае БЛТо — поздним малькам, которых мы вырастили в лаборатории (Пичугин и др., 2023. Рис. 4в) из чистой икры

Таблица 4. Сравнительные оценки степени развития элементов скелета личинок реципрокных гибридов карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко и Большое Леприндо в одноразмерных выборках

Признак	Размерная группа (<i>FL</i>), мм					
	20.0–23.9		30.0–34.0		37.0–48.0	
	ТоБЛ (58)	БЛТо (62)	ТоБЛ (9)	БЛТо (4)	ТоБЛ (19)	БЛТо (7)
<i>FL</i> , мм	22.7	21.1	31.3	31.9	40.8	40.3
<i>P</i>	11.5	11.6	12.9	13.3	12.8	12.9
<i>D</i>	13.6	13.5	15.1	15.3	15.1	15.1
<i>A</i>	11.5	11.4	13.1	14.0	12.8	13.7
<i>V</i>	7.4	7.4	8.6	8.5	8.5	8.9
<i>Dn</i>	1.9	1.7	3.9	4.3	6.1	6.0
<i>Pn</i>	1.0	1.0	2.4	2.5	4.9	4.6
<i>An</i>	1.6	1.3	3.7	3.5	5.8	5.6
<i>Vn</i>	1.1	1.1	3.4	3.5	5.9	5.7
<i>Cn1</i>	3.9	3.7	6.3	6.3	8.6	8.9
<i>Cn2</i>	3.5	3.2	5.7	5.5	7.6	7.9
<i>Cn3</i>	4.5	4.1	7.1	7.0	9.7	10.0
<i>sp.br.</i>	3.9	3.8	17.4	16.5	25.5	24.1
<i>os.br.</i>	0.7	0.9	2.2	3.0	3.0	3.0
<i>r.br.</i>	8.9	7.9	11.3	10.8	11.4	11.4
<i>mx</i>	11.4	10.3	14.4	11.5	16.7	14.0
<i>pmx</i>	6.8	6.5	7.7	9.5	8.9	8.9
<i>dent</i>	3.4	3.2	5.3	5.3	5.7	6.0
<i>n_{dent}</i>	10.5	10.3	12.0	13.0	14.5	14.0
<i>ang</i>	1.8	1.7	3.1	4.0	3.8	4.0
<i>pop</i>	1.0	1.0	2.4	2.3	2.8	3.0
<i>psph</i>	2.6	2.6	3.8	4.0	4.9	4.9
<i>v</i>	1.4	1.1	2.1	2.8	3.0	2.1
<i>seth</i>	0.3	0.2	1.6	1.6	2.0	2.0
<i>fr</i>	1.5	1.3	3.4	3.3	3.8	4.0
<i>gl</i>	6.9	7.5	9.3	9.5	10.9	10.3
<i>vert</i>	1.7	1.0	3.0	3.0	3.8	3.5
<i>n_{vert}</i>	25.5	9.0	63.9	63.8	64.0	64.0
<i>pred</i>	0	0	5.7	2.5	16.6	15.4
<i>Dpt</i>	9.1	9.0	12.0	11.5	12.5	12.3
<i>Apt</i>	7.1	6.2	10.0	10.5	10.2	10.9

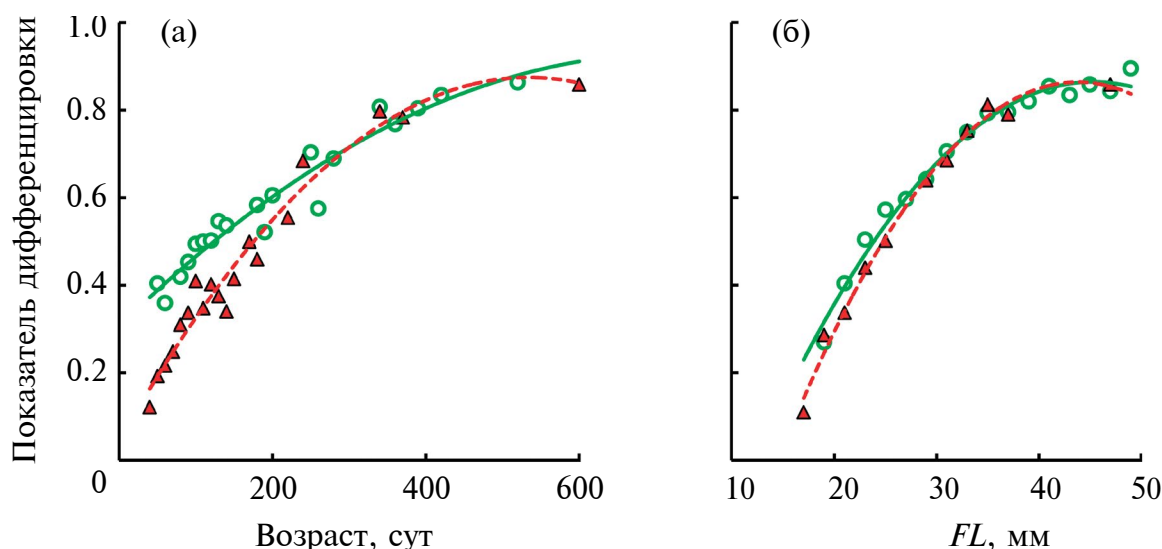


Рис. 10. Изменения среднего показателя степени дифференцировки скелета (30 признаков) молоди реципрокных гибридов карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex в зависимости от возраста (а) и длины тела по Смитту (*FL*) (б): (○, —) — гибриды самок из оз. Токко и самцов из оз. Большое Леприндо (ТоБЛ), (▲, ---) — гибриды самок из оз. Большое Леприндо и самцов из оз. Токко (БЛТо). Каждая точка соответствует среднему значению в выборках из 2–65 особей, сгруппированных по разным возрастным (а — 10 сут) и размерным (б — 2 мм) интервалам. Аппроксимирующие кривые построены с помощью полинома второй степени.

материнской популяции кБЛ, особи которой переходят к пелагическому образу жизни в позднем возрасте. Приоритет материнского генома в развитии личинок гибридов симпатрических форм гольцов рода *Salvelinus* из исландского озера Тингвалаватн, также различающихся диаметром икры, отмечали и ранее (Eiríksson et al., 1999). Гибридные геномы не повлияли на продолжительность развития в оболочке, но задержали появление форменных элементов крови у эмбрионов и ТоБЛ, и БЛТо, и привели к увеличению числа аномалий развития, особенно у эмбрионов ТоБЛ (микрофтальмия и асимметрия черепа из-за различий в размерах глазных яблок, нарушения закладки грудных плавников, аномалии развития кровеносных сосудов), а также, по-видимому, к преждевременному включению желёз вылупления, abortивному выклеву и повышенной смертности недоразвитых и аномальных свободных эмбрионов ТоБЛ и БЛТо. В дальнейшем траектории развития реципрокных гибридов различались. Гибридные особи ТоБЛ после некоторой задержки начала остеогенеза на 8–12-е сут относительно чистой формы кТО далее развивались с некоторым ускорением, которое компенсировало задержку. Особенный интерес вызывает ранняя закладка первых тел позвонков, которые появились прежде окостенения жаберных тычинок и *ceratobranchiale* в первой жаберной дуге и одно-

временно с появлением ряда костей черепа и лучей в плавниках (табл. 7). Можно предположить, что именно ускоренное развитие позвоночника вызвало задержку закладки костей черепа и лучей в плавниках, что, видимо, обусловлено влиянием регулятора из отцовского генома кБЛ, специализированного к глубоководному развитию в эмбрионально-личиночный период. При этом сохранялся большой желточный мешок (рис. 15а) и, соответственно, имелись возможности варьирования темпа соматического роста и остеогенеза, имеющих разные энергетические потребности (Пичугин, Чеботарёва, 2011). Гибридные особи БЛТо после вылупления отставали в росте от особей чистой формы кБЛ, у них позднее начинался остеогенез и значительно быстрее расходовался желток, который был исчерпан при низкой степени морфологического развития предличинок и начавших экзогенное питание особей (рис. 15б). Быстрое истощение энергетических запасов привело к остановке роста и массовой гибели не только предличинок, но и части личинок, которые, по-видимому, не смогли полноценно усваивать проглоченную пищу. Это, вероятно, можно рассматривать в качестве ещё одного элемента постзиготической изоляции кБЛ и кТО, проявляющегося у гибрида БЛТо. Сходные проблемы с переходом на этап смешанного питания, обусловленные, по нашему мнению, глубоководной

Таблица 5. Меристические признаки и индекс длины жаберных тычинок у лабораторной молоди реципрокных гибридов карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Большое Леприндо и Токко

Признак	БЛТо	ТоБЛ
<i>sp.br.</i>	31–36 (34.0 ± 0.73) 57–114 (71); 6	31–36 (33.5 ± 0.39) 61–95 (71); 13
<i>rb1</i>	11–13 (11.5 ± 0.13) 30–114 (48); 21	11–13 (11.8 ± 0.07) 30–95 (48); 80
<i>rb2</i>	10–12 (10.9 ± 0.14) 30–114 (48); 21	10–13 (10.9 ± 0.09) 30–95 (48); 80
<i>D</i>	14–16 (15.0 ± 0.13) 30–114 (48); 21	14–16 (14.9 ± 0.06) 27–95 (46); 91
<i>D(σ)</i>	9–10 (9.5 ± 0.22) 53–114 (66); 6	9–11 (9.3 ± 0.09) 47–95 (60); 33
<i>A*</i>	13–15 (13.6 ± 0.14) 30–114 (48); 21	12–14 (12.9 ± 0.06) 27–95 (46); 91
<i>A(σ)</i>	8–9 (8.5 ± 0.20) 53–114 (68); 7	8–9 (8.4 ± 0.09) 47–95 (60); 33
<i>P</i>	12–14 (13.2 ± 0.14) 30–114 (48); 21	12–14 (13.0 ± 0.04) 27–95 (46); 91
<i>V</i>	8–9 (8.6 ± 0.11) 30–114 (48); 21	8–9 (8.6 ± 0.05) 27–95 (46); 91
<i>ll</i>	119–125 (122.8 ± 0.65) 53–114 (67); 8	118–131 (123.9 ± 0.73) 53–84 (65); 17
<i>pc</i>	34–46 (37.0 ± 1.44) 53–114 (67); 8	29–46 (38.3 ± 0.83) 50–95 (61); 29
<i>n_{vert}</i>	62–65 (63.7 ± 0.18) 29–114 (47); 22	61–65 (63.8 ± 0.09) 25–95 (46); 91
<i>lsb</i>	10.1–11.7 (10.9 ± 0.25) 57–114 (71); 6	8.5–11.9 (10.4 ± 0.25) 61–95 (71); 13

Примечание. *rb1*, *rb2* – число жаберных лучей слева и справа; *D(σ)*, *A(σ)* – число ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках (последние два сближенных луча считали раздельно); *ll* – число чешуй в боковой линии, включая последние одну–три мелкие чешуи без отверстий сейсмочувствительного канала; *pc* – число пилорических придатков, *lsb* – длина наибольшей жаберной тычинки в % длины головы. Ост. обозначения см. в табл. 1. Над чертой – значения признака: перед 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. 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 $p < 0.001$ (для всех остальных признаков не значимы).

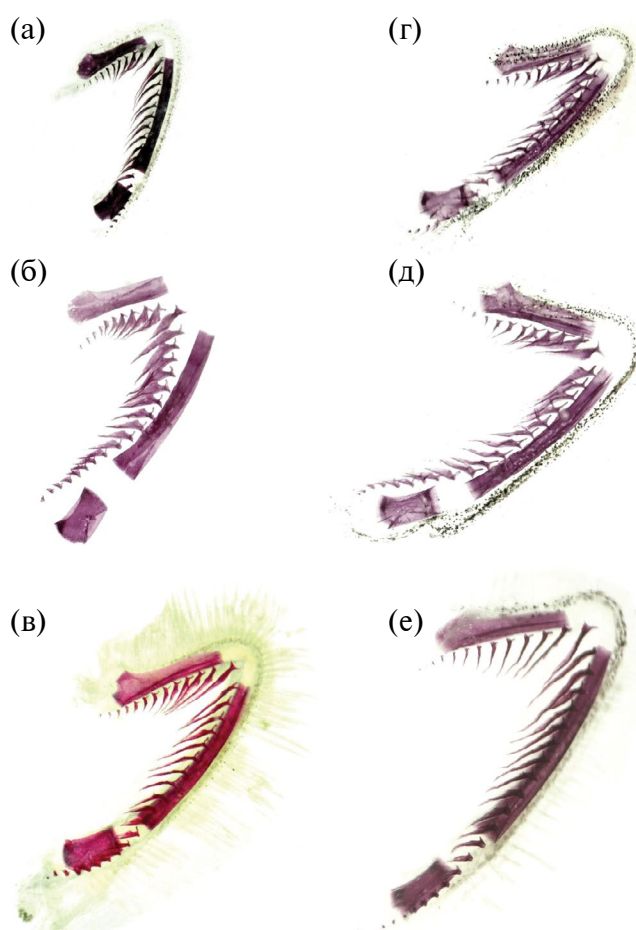


Рис. 11. Жаберные дужки мальков реципрокных гибридов карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко и Большое Леприндо: а–в – ТоБЛ, г–е – БЛТо; длина по Смитту (*FL*, мм) и число окостеневших жаберных тычинок: а – 53, 30; б – 63, 32; в – 79, 35; г – 53, 29; д – 63.5, 31; е – 76, 33. Здесь и на рис. 12–15: обозначения названий реципрокных гибридов см. на рис. 10.

специализацией (Пичугин и др., 2023), были отмечены и для предличинки и ранних личинок чистой формы кБЛ, но её критический период наступал на 1.5–2.0 мес. позже, при большей длине тела и продвинутом морфологическом развитии, благодаря более медленному расходованию желтка. Смещение на личиночный период закладки и окостенения преддвсалий и увеличение числа зубов (и, соответственно, массы костной ткани) в челюстных костях у БЛТо можно рассматривать как частичный возврат от глубоководной адаптивной нормы (Медников, 1987), приобретённой популяцией кБЛ.

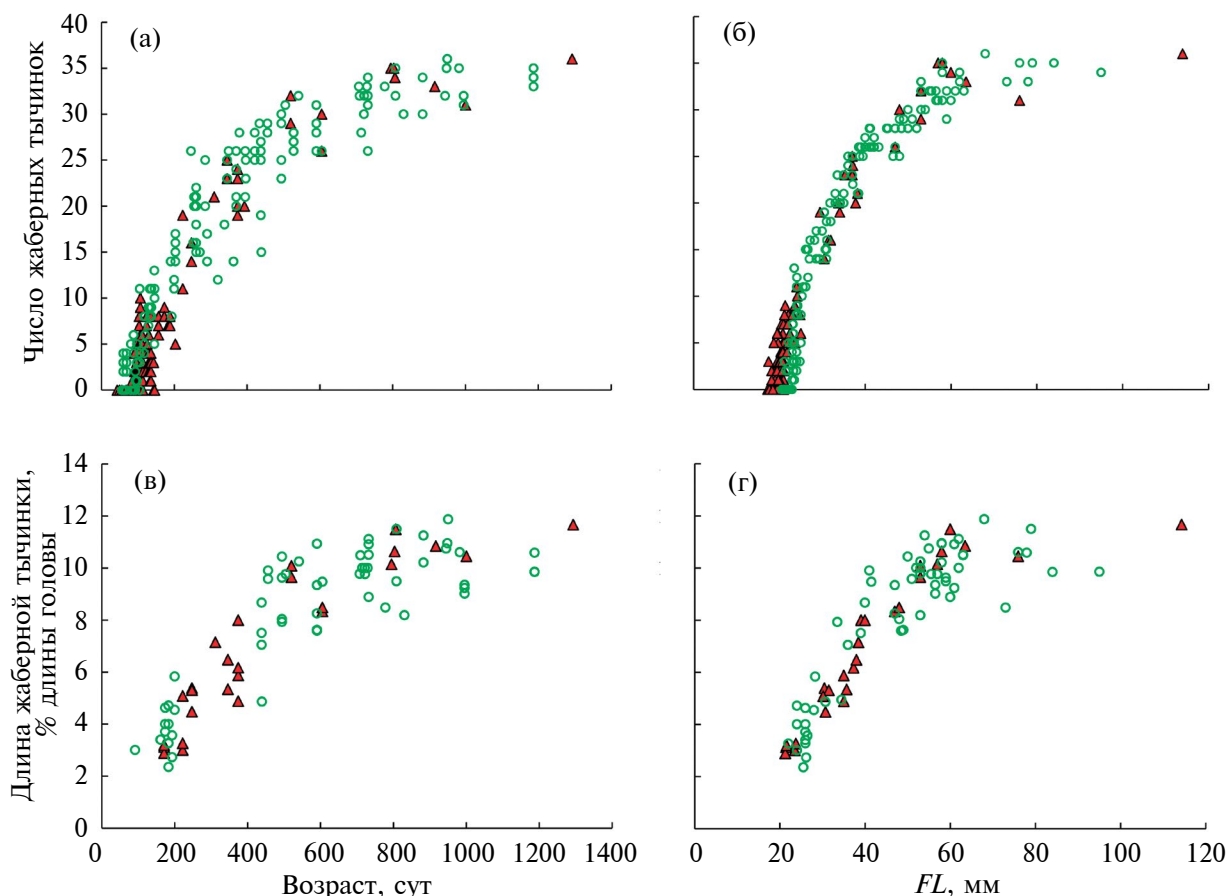


Рис. 12. Динамика изменения числа жаберных тычинок (а, б) и индекса длины наибольшей жаберной тычинки (в, г) в онтогенезе молоди реципрокных гибридов карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко и Большое Леприндо в связи с возрастом (а, в) и длиной тела (б, г). Обозначения см. на рис. 10.

Обращает на себя внимание отсутствие у части особей ТоБЛ третьего уростилярного позвонка, закладывающегося, как и второй уростилярный, краниально. При этом его отсутствие не компенсируется закладкой позвонка из каудального ряда, и на хорде у мальков сохраняется увеличенное расстояние, напоминающее пропуск одного позвонка. Три уростилярных позвонка, по мнению Норден (Norden, 1961) (у автора “3 upturned vertebrae”), характерны для всех представителей рода *Salvelinus*. Однако по результатам наших исследований третий уростилярный, заложившийся краниально, отсутствует у части пedomорфных мелких и карликовых гольцов из озёр Забайкалья (Пичугин, 2001, 2009б), у проходной формы северной мальмы *Salvelinus malma malma* (Пичугин, 2015) и замещается последним позвонком из каудального направления закладок. А у специализированных глубоководных карликов описано краниальное направление закладки не только третьего уростилярного, но и нескольких предстоящих

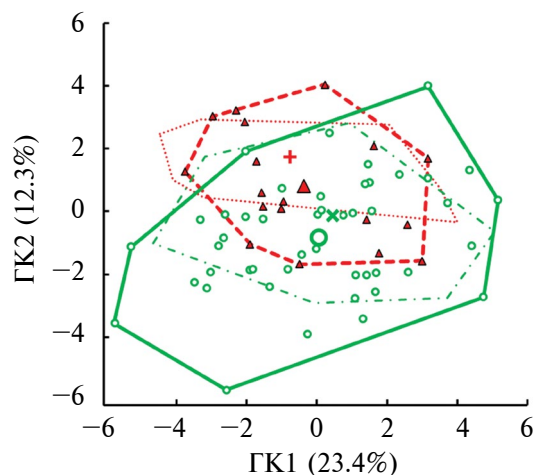


Рис. 13. Распределение выращенной в лаборатории молоди карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко (кТо) (—•—) и Большое Леприндо (кБЛ) (---•---) и их реципрокных гибридов ТоБЛ (—•—, o) и БЛТо (---•---, Δ) в пространстве первых двух главных компонент (ГК1, 2) (преобразованные по уравнению аллометрии логарифмы 26 параметров тела). Положение отдельных особей приведено только для гибридов. Показаны центроиды кластеров: (x) — кТо, (+) — кБЛ, (o) — ТоБЛ, (Δ) — БЛТо.

Таблица 6. Сравнительный анализ роста и транзитивных фенетических состояний элементов скелета у гибридов самок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Токко и самцов карликовой формы из оз. Большое Леприндо (ТоБЛ) и особей чистой карликовой формы из оз. Токко (кТо)

Признак	Возраст после вылупления, сут							
	60–68		242–261		360–396		512–528	
	ТоБЛ (12)	кТо (10)	ТоБЛ (6)	кТо (9)	ТоБЛ (11)	кТо (11)	ТоБЛ (4)	кТо (3)
<i>FL</i> , мм	22.2	21.8	32.8	27.4	37.6	34.2	42.6	41.8
<i>P</i>	11.8	10.2	12.8	12.8	12.9	13.5	12.3	12.7
<i>D</i>	13.8	12.7	15.2	15.1	15.1	15.1	15.0	14.7
<i>A</i>	11.8	9.7	13.0	13.0	12.9	13.1	13.0	13.3
<i>V</i>	7.3	5.9	8.5	8.3	8.6	8.7	8.5	8.7
<i>Dn</i>	1.8	1.4	4.3	3.6	5.5	5.4	6.5	6.0
<i>Pn</i>	1.0	1.0	2.6	2.8	4.2	4.0	5.0	4.3
<i>An</i>	1.4	1.2	4.0	3.3	5.3	4.7	6.3	5.3
<i>Vn</i>	1.1	0.9	3.8	3.2	5.2	5.1	6.0	5.0
<i>Cn1</i>	3.9	3.4	6.5	5.8	8.2	7.8	8.9	9.3
<i>Cn2</i>	3.4	3.0	5.8	5.3	7.4	6.8	8.3	7.7
<i>Cn3</i>	4.3	3.5	7.5	6.7	9.4	8.5	9.9	10.0
<i>sp.br.</i>	1.0	1.0	18.8	14.7	23.1	21.1	26.8	27.0
<i>os.br.</i>	0.4	0.3	2.0	2.1	3.0	3.0	3.0	3.0
<i>r.br.</i>	8.3	6.3	11.3	10.8	11.6	11.1	11.4	11.7
<i>mx</i>	11.1	8.3	13.2	13.3	16.8	14.5	18.0	16.7
<i>pmx</i>	6.3	5.2	8.2	7.9	8.8	9.4	9.0	8.0
<i>dent</i>	3.1	3.0	5.3	4.6	5.5	5.5	6.0	6.0
<i>n_{dent}</i>	10.5	6.1	11.3	11.7	12.6	13.2	19.3	15.0
<i>ang</i>	1.7	0.9	3.3	2.4	3.5	4.0	4.0	4.0
<i>pop</i>	1.0	1.1	2.5	1.8	2.6	3.0	3.0	3.0
<i>psph</i>	2.3	2.2	3.8	3.9	4.5	4.6	5.0	4.0
<i>v</i>	0.8	0	2.3	2.0	2.8	2.0	3.0	3.0
<i>seth</i>	0.1	0	1.7	1.4	1.9	2.0	2.0	2.0
<i>fr</i>	1.3	1.2	3.4	2.9	3.8	3.5	4.0	4.0
<i>gl</i>	4.5	4.1	10.3	9.3	10.6	9.4	11.3	10.0
<i>vert</i>	1.0	0.3	3.2	2.6	3.3	3.0	4.0	3.0
<i>n_{vert}</i>	10.3	0.3	63.8	56.4	63.8	62.7	64.3	60.7
<i>pred</i>	0	0	6.5	4.3	14.3	14.7	17.8	16.7
<i>Dpt</i>	7.0	3.7	12.0	11.7	12.2	12.0	12.5	12.7
<i>Apt</i>	4.9	1.9	10.0	9.4	10.0	10.0	10.5	10.7

Таблица 7. Длина и возраст особей карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко (кТО) и Большое Леприндо (кБЛ) и их реципрокных гибридов при закладке элементов скелета и наступлении событий раннего онтогенеза

Элемент скелета	Лабораторная серия			
	кТО	кБЛ	ТоБЛ	БЛТо
Закладка лучей в плавниках:				
<i>P</i> , начало	<u>16.6–19.0</u> 25	<u>18.5–21.0</u> 53–55	<u>21.0–23.0</u> 56	<u>17.9–18.8</u> 40–43
<i>P</i> , завершение	<u>21.0–22.7</u> 48	<u>20.4–21.3</u> 94–96	<u>24.0</u> 60	<u>18.9–19.6</u> 80
<i>D</i> , начало	<u>16.6–19.0</u> 25	<u>18.5–21.0</u> 53–55	<u>21.0–23.0</u> 56	<u>17.9–18.8</u> 40–43
<i>D</i> , завершение	<u>21.0–22.7</u> 48	<u>22.5–24.0</u> 130	<u>24.0</u> _{м60}	<u>18.5–21.3</u> 96
<i>V</i> , начало	<u>20.0–23.0</u> 37	<u>18.5–21.0</u> 53–55	<u>21.0–23.0</u> 56	<u>17.3–19.5</u> 68
<i>V</i> , завершение	<u>23.6–24.0</u> 74	<u>23.5</u> 110	<u>22.5–23.0</u> 56	<u>18.8–20.3</u> _{м97}
Появление членистости лучей:				
<i>C</i>	<u>16.6–19.0</u> _{м25}	<u>18.5–21.0</u> 53–55	<u>21.0–23.0</u> 56	<u>17.9–18.8</u> 43
<i>D</i>	<u>21.0–22.7</u> 48	<u>20.0–23.0</u> 96	<u>21.0–23.0</u> 56	<u>20.0–20.1</u> 81
<i>P</i>	<u>24.7–25.5</u> 97–110	<u>26.5–32.0</u> 178	<u>24.0–25.0</u> 137	<u>29.5</u> 223
<i>V</i>	<u>21.0–22.7</u> 48	<u>22.1–24.0</u> 143–146	<u>21.0–23.0</u> 56	<u>22.8–24.2</u> 104–107
Начало закладки костного элемента:				
praemaxillare	<u>16.6–19.0</u> 25	<u>18.5–21.0</u> 53–55	<u>20.1–20.4</u> 38	<u>17.9–18.0</u> 43
жаберные лучи	<u>16.6–19.0</u> 25	<u>18.5–21.0</u> 53–55	<u>20.0–20.4</u> 38	<u>18.8–19.8</u> 43–50
glossohyale	<u>21.0–22.7</u> 48	<u>21.0</u> 81	<u>21.0–23.0</u> 56	<u>17.9–18.8</u> 40–43
praeoperculum	<u>20.0–23.0</u> 37	<u>20.4</u> 45	<u>21.0–23.0</u> 56	<u>18.8</u> 43
frontale	<u>20.0–23.0</u> 37	<u>20.4</u> 94	<u>21.0–23.0</u> 56	<u>18.9–19.6</u> 80
невральные отростки	<u>20.0–23.0</u> 37	<u>17.5–20.5</u> 53–55	<u>21.0–23.0</u> 56	<u>18.2</u> 68
жаберные тычинки на 1–й дуге слева	<u>21.0–22.7</u> 48	<u>21.3–23.0</u> 96	<u>23.4</u> 60	<u>19.0–20.3</u> 85–91
ceratobranchiale	<u>21.0–22.7</u> 48	<u>21.3–23.0</u> 96	<u>23.4</u> 60	<u>19.0–20.3</u> 85–91
Жаберные лучи, завершение закладки	<u>24.5–24.8</u> 103–110	<u>30.0–32.0</u> 178	<u>24.0</u> 105	<u>30.5</u> 247
Тела позвонков, первый зачаток	<u>21.6–23.5</u> 66	<u>22.0</u> 89	<u>21.0–24.8</u> 55–60	<u>19.0</u> 85
Полный ряд позвонков	<u>27.2–32.0</u> 137–178	<u>24.2</u> 163	<u>26.1</u> 133	<u>29.5</u> 223
Предорсалии	<u>30.6</u> 243	<u>32.0</u> 557	<u>38.5</u> 246	<u>38.2</u> 310
Другие особенности раннего онтогенеза:				
переход на этап смешанного питания	<u>21.0–22.5</u> 50	<u>17.5–23.1</u> 62–87	<u>22.0–23.2</u> 46	<u>18.9–20.1</u> 75
появление воздуха в плавательном пузыре	<u>21.0–22.5</u> 50	<u>17.5–23.1</u> 62–87	<u>22.0–23.2</u> 46	<u>18.9–20.1</u> 86–87

Примечание. *P*, *D*, *V*, *C* – плавники соответственно грудной, спинной, брюшной и хвостовой. Над чертой – длина тела по Смитту (*FL*), мм; под чертой – возраст после вылупления, сут.

Таблица 8. Сравнительный анализ роста и транзитивных фенетических состояний элементов скелета у гибридов самок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из оз. Большое Леприндо и самцов карликовой формы из оз. Токко (БЛТо), а также особей чистой карликовой формы из оз. Большое Леприндо (кБЛ)

Признак	Возраст после вылупления, сут					
	48–55		96–107		168–190	
	БЛТо (3)	кБЛ (5)	БЛТо (36)	кБЛ (16)	БЛТо (7)	кБЛ (11)
<i>FL</i> , мм	19.6	20.5	20.5	20.7	21.6	25.0
<i>P</i>	6.0	7.8	11.4	8.5	12.3	12.6
<i>D</i>	9.3	11.0	13.4	9.7	14.0	14.1
<i>A</i>	0	7.8	11.4	6.9	12.0	12.7
<i>V</i>	0	1.0	7.3	3.6	8.6	8.4
<i>Dn</i>	1.0	1.0	1.6	1.2	2.0	2.5
<i>Pn</i>	1.0	1.0	1.0	0.9	1.0	1.3
<i>An</i>	0	1.0	1.3	0.9	1.6	2.3
<i>Vn</i>	0	0.4	1.1	0.6	1.3	1.5
<i>Cn1</i>	2.0	2.2	3.6	2.9	4.0	4.5
<i>Cn2</i>	2.0	2.2	3.2	2.6	3.6	4.3
<i>Cn3</i>	2.0	2.4	4.0	3.0	4.4	5.1
<i>sp.br.</i>	0	0	2.8	1.1	7.7	7.2
<i>os.br.</i>	0	0	0.8	0.7	1.0	1.0
<i>r.br.</i>	4.3	4.5	7.7	6.3	9.0	9.6
<i>mx</i>	5.3	4.8	10.1	8.3	12.0	10.7
<i>pmx</i>	4.0	2.8	6.3	5.6	8.0	6.3
<i>dent</i>	3.0	3.0	3.2	2.9	3.5	3.5
<i>n_{dent}</i>	6.7	3.6	10.1	7.6	13.0	9.5
<i>ang</i>	0.1	1.0	1.5	1.4	2.2	2.3
<i>pop</i>	0	0.2	1.0	0.8	1.1	1.3
<i>psph</i>	1.0	1.4	2.4	2.1	3.0	3.1
<i>v</i>	0	0	1.0	0.6	1.9	1.6
<i>seth</i>	0	0	0.2	0	0.6	1.0
<i>fr</i>	0	0	1.3	0.6	1.6	1.8
<i>gl</i>	3.0	1.0	7.4	5.6	8.9	8.5
<i>vert</i>	0	0	0.7	0.7	1.3	2.3
<i>n_{vert}</i>	0	0	7.3	3.9	19.6	34.5
<i>pred</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Dpt</i>	0	0	8.6	3.9	10.6	10.6
<i>Apt</i>	0	0	5.4	1.8	8.6	8.7

(a)



(б)



Рис. 14. Прижизненная окраска трёхлетних особей реципрокных гибридов карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко и Большое Леприндо: а – ТоБЛ, б – БЛТо.

(a)



(б)



Рис. 15. Степень расхождения желтка на начало периода закладки осевого скелета (тел позвонков) у реципрокных гибридов карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex из озёр Токко и Большое Леприндо: а – ТоБЛ, б – БЛТо.

позвонков хвостового отдела (Пичугин, 2009б). Единично четвёртый позвонок из краниального ряда зачатков, названный нами *U4*, отмечен и у гибридов ТоБЛ (рис. 46). Можно предположить, что закладки туловищных и последних хвостовых позвонков обеспечиваются разными регуляторами экспрессии генов, которые могут конфликтовать при гибридизации форм с разным числом уростилярных и каудальных позвонков, образуя аномалии положения и формы последних позвонков, даже их срастание, как у одного из мальков БЛТо. Не исключено, что проникновение скелетогенных клеток в хорду, чаще всего выявлявшееся в хвостовом отделе позвоночника, также является следствием конфликта регуляторов. К сожалению, известные нам современные генетические исследования посвящены микроэволюционным трансформациям регуляторов экспрессии генов оси краниофациального развития у эмбрионов морфологически различных форм арктических гольцов (Ahi et al., 2014; Beck et al., 2018; Horta-Lacueva et al., 2023). Особенности регуляции развития и морфогенетических движений клеток остеогенного ряда пока мало изучены, в значительной мере гипотетичны (Гилберт, 1994).

Резюмируя, гибридизация карликовых гольцов рода *Salvelinus* из двух озёр привела к конфликту тех частей материнской и отцовской программ развития, по которым произошла затронувшая геном специализация чистых форм. Этот конфликт проявляется в задержке (ретардации) наступления тех этапов, в которых различия регуляторов наиболее значимы, появлению аномалий и частных гетерохроний развития, которые оказываются одним из возможных нелетальных решений этого конфликта. Выявленные летальные и снижающие жизнеспособность нелетальные аномалии развития гибридов и вместе с тем значимая доля нормально развивающихся гибридных особей свидетельствуют о наличии выраженной, но неполной постзиготической репродуктивной изоляции между родительскими формами. Для подтверждения этого вывода, однако, требуются данные о фертильности гибридов, которые не удалось получить в нашем эксперименте, закончившемся раньше достижения ими половозрелости.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны В.П. Самусенку и А.Л. Юрьеву (Иркутский государственный университет) за помощь в сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 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* (L.) 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 парапатрических 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., Самусенок В.П., Юрьев А.Л. и др. 2021. Морфологическая и экологическая дифференциация симпатрических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в озере Токко (Северное Забайкалье) // *Там же*. Т. 61. № 1. С. 65–87. <https://doi.org/10.31857/S0042875221010021>
- Гилберт С. 1994. Биология развития. Т. 2. М.: Мир, 235 с.
- Медников Б.М. 1987. Проблема видообразования и адаптивные нормы // *Журн. общ. биологии*. Т. 48. № 1. С. 15–26.
- Павлов Д.А. 2007. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС, 264 с.
- Пичугин М.Ю. 2001. О темпе и особенностях раннего развития карликового гольца р. *Salvelinus* оз. Гольцовое (бассейн р. Чары, Забайкалье) // *Тр. каф. зоологии позвоночных ИГУ*. Т. 1. С. 91–97.
- Пичугин М.Ю. 2009а. Развитие искусственного гибрида и выявление элементов репродуктивной изоляции между симпатрическими формами гольца Дрягина и пучеглазки *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из горного озера Собачье (Таймыр) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 49. № 2. С. 240–253.
- Пичугин М.Ю. 2009б. Развитие элементов скелета у молоди карликовой и мелкой симпатрических форм *Salvelinus alpinus* complex из оз. Даватчан (Забайкалье) // *Там же*. Т. 49. № 6. С. 763–780.
- Пичугин М.Ю. 2015. Особенности роста и развития скелета ранней молоди северной мальмы *Salvelinus malma malma* из рек Западной Камчатки в связи с температурным режимом нерестилищ // *Там же*. Т. 55. № 4. С. 435–452. <https://doi.org/10.7868/S0042875215040128>.
- Пичугин М.Ю., 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.

- Пичугин М.Ю., Коростелёв Н.Б., Алексеев С.С. 2023. Особенности раннего онтогенеза карликовых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из озёр Токко и Большое Леприндо (Забайкалье). 1. Чистые формы // Там же. Т. 63. № 6. С. 675–703.
https://doi.org/10.31857/S004287522306019X
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 336 с.
- Ahi E.P., Kapralova K.H., Pálsson A. et al. 2014. Transcriptional dynamics of a conserved gene expression network associated with craniofacial divergence in Arctic charr // *EvoDevo*. V. 5. № 1. Article 40.
https://doi.org/10.1186/2041-9139-5-40
- Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Matveev A.N., Pichugin M. Yu. 2002. Diversification, sympatric speciation, and trophic polymorphism of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex, in Transbaikalia // *Environ. Biol. Fish.* V. 64. № 1–3. P. 97–114.
https://doi.org/10.1023/A:1016050018875
- Alekseyev S.S., Bajno R., Gordeeva N.V. et al. 2009. Phylogeography and sympatric differentiation of the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex in Siberia as revealed by mtDNA sequence analysis // *J. Fish Biol.* V. 75. № 2. P. 368–392.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02331.x
- Beck S.V., Räsänen K., Ahi E.P. et al. 2018. 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
- Gordeeva N.V., Alekseyev S.S., Matveev A.N., Samusenok V.P. 2015. Parallel evolutionary divergence in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from Transbaikalia: variation in differentiation degree and segregation of genetic diversity among sympatric forms // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 72. № 1. P. 96–115.
https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0014
- Eiríksson G.M., Skúlason S., Snorrason S.S. 1999. 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
- Horta-Lacueva Q.J.-B., Jónsson Z.O., Thorholludottir D.A.V. et al. 2023. Rapid and biased evolution of canalization during adaptive divergence revealed by dominance in gene expression variability during Arctic charr early development // *Commun. Biol.* V. 6. № 1. Article 897.
https://doi.org/10.1038/s42003-023-05264-5
- Jacobs A., Carruthers M., Yurchenko A. et al. 2020. Parallelism in eco-morphology and gene expression despite variable evolutionary and genomic backgrounds in a Holarctic fish // *PLoS Genetics*. V. 16. № 4. Article e1008658.
https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1008658
- 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.
- Korwin-Kossakowski M. 2012. Fish hatching strategies: a review // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 22. № 1. P. 225–240.
https://doi.org/10.1007/s11160-011-9233-7
- Norden C.R. 1961. Comparative osteology of representative salmonid fishes, with particular reference to the grayling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 18. № 5. P. 679–791.
https://doi.org/10.1139/f61-052
- 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
- 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. Relationship among North American Salmonidae // *Fish. Bull.* V. 62. P. 235–269.
- Søreide F., Dolmen D., Hindar K. 2006. Den mystiske dypvannsfisken i Tinnsjøen // *Fauna*. V. 59. P. 122–129.

PECULIARITIES OF EARLY ONTOGENY OF DWARF FORMS OF ARCTIC CHARR *SALVELINUS ALPINUS* COMPLEX (SALMONIDAE) FROM LAKES TOKKO AND BOL'SHOE LEPRINDO (TRANSBAIKALIA). 2. RECIPROCAL HYBRIDS

M. Yu. Pichugin^{1, 3, *}, N. B. Korostelev², and S. S. Alekseyev³

¹ Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

² Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

³ Koltzov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

*E-mail: mp_icht@mail.ru

Growth, peculiarities and anomalies of the ossification and development of skeletal elements, as well as body proportions and meristic characters of laboratory-reared larvae and fry of two lacustrine dwarf forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* complex from lakes Tokko and Bol'shoe Leprindo (Transbaikalia) were studied. Retardations of the formation of blood cells, anomalies of morpho- and osteogenesis, and increased mortality of unhatched embryos, free embryos and prelarvae of reciprocal hybrids were revealed. Initial characteristics of prelarvae, linear growth, rate of osteogenesis, body proportions, and colouration of hybrid individuals matched matroclinal developmental pattern. Heterochrony of the ossification of vertebral centra was revealed in prelarvae of the hybrid between females from Lake Tokko and males of the deep-water form from Lake Bol'shoe Leprindo. Their ossification was displaced to an earlier stage in the typical ossification and differentiation sequence of skull bones and fin rays, which indicates the presence of respective regulator in parental genome. Such effect was not observed in reciprocal hybrid; however, it demonstrated earlier ossification of predorsalia than the pure form from Lake Bol'shoe Leprindo. The formation of morphological features in the ontogeny of hybrid larvae and juveniles as compared with parental forms was traced. All lethal anomalies of reciprocal hybrids and non-lethal anomalies influencing their viability as well as accelerated use of yolk by hybrids between the females from Lake Bol'shoe Leprindo and males from Lake Tokko, which resulted in mass mortality of prelarvae and weak development of the skeleton of early larvae are considered as the elements of post-zygotic reproductive isolation between pure forms of gen. *Salvelinus* from the two lakes. This isolation is obviously incomplete since part of hybrid individuals developed normally, though their fertility remains unknown.

Keywords: Arctic charr *Salvelinus alpinus* complex, reciprocal hybrids of dwarf lacustrine forms, development, osteogenesis, heterochronies, pre-larva, larva, juvenile, skeletal anomalies, reproductive isolation.