

УДК 597.553.2.591.39

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ КАРЛИКОВОЙ ФОРМЫ АРКТИЧЕСКОГО ГОЛЬЦА *SALVELINUS ALPINUS* ИЗ ОЗЕРА ДАВАТЧАН (ЗАБАЙКАЛЬЕ)

© 2008 г. Д. А. Павлов*, А. Г. Осинов

Московский государственный университет

* E-mail: dimi-pavlov@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.08.2007 г.

Приведены биологические показатели глубоководной карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* из оз. Даватчан в Забайкалье. В 9 из 15 случаев искусственного осеменения икры самки спермой самца получена развивающаяся икра. Описано эмбрионально-личиночное развитие при начальной температуре 1.6–3.6°C и средней температуре от начала гастрюляции до перехода личинок на экзогенное питание 4.4 и 8.6°C. С использованием полученных ранее данных (Павлов и др., 1990, 1993б) проведено сравнение раннего онтогенеза карликовой и мелкой формы гольца из оз. Даватчан, а также гольца из оз. Леприндокан (озера разделяет перевал шириной 8 км). Значительное сходство в раннем онтогенезе карликового и мелкого гольца из оз. Даватчан свидетельствует о том, что гены, контролирующие развитие эмбрионов и предличинок до перехода на экзогенное питание, остались в основном вне действия отбора, определившего значительную экологическую дифференциацию двух форм и их репродуктивную изоляцию.

Арктический голец *Salvelinus alpinus* в Забайкалье представлен наиболее удаленными от морского побережья материковыми популяциями, населяющими горные озера. В конце 1970-х годов в Куандо-Чарских озерах Забайкалья были обнаружены популяции арктического гольца (даватчана), представленные симпатрическими мелкими и крупными формами, различающимися по морфо-экологическим характеристикам (Савваитова и др., 1977, 1981; Савваитова, 1989). В оз. Даватчан мелкая форма длиной (по Смитту) до 32 см питается планктоном, воздушными насекомыми и изредка мелкой рыбой, а крупная форма длиной до 52 см является хищником. Численность последней вследствие неконтролируемого рыболовства в настоящее время крайне низка. Сравнительно недавно Алексеевым и Пичугиным (1998) описана карликовая (длиной до 20 см) бентосоядная форма гольца из того же озера¹. По данным этих авторов, карликовый голец обитает на глубине свыше 15 м, размножается летом и, таким образом, репродуктивно изолирован от мелкой и крупной форм, нерест которых происходит на протяжении осени или в начале зимы: у мелкой формы – со второй половины ноября, предположительно, до середины декабря (Павлов и др., 1993б). Особи карликовой формы имеют сравнительно большие глаза и однотонную окраску (несвойственную для гольцов из других частей ареа-

ла, за редким исключением) с темной спиной и серебристым брюшком. Степень морфологических отличий между карликовой формой и двумя другими симпатрическими формами высока. Число жаберных тычинок у карликовой и мелкой форм (соответственно 25–32 и 36–43) не перекрывается. Карликовый голец из оз. Даватчан имеет наименьшее среди изученных гольцов Забайкалья число жаберных тычинок, пилорических придатков, позвонков и чешуй в боковой линии (Алексеев, Пичугин, 1998; Алексеев и др., 2000б).

На основании анализа митохондриальной ДНК (Brunner et al., 2001) и аллозимов (Осинов, 2001) показано, что все изученные популяции арктического гольца Таймыра и Забайкалья относятся к “сибирской” филогеографической группе, представители которой начали активное расселение в данном регионе, с последующим образованием в некоторых озерах разных экологических форм в послеледниковое время (Осинов, 2002). Для всех популяций даватчана характерен низкий уровень аллозимной изменчивости. Из 35 аллозимных локусов полиморфизм выявлен лишь в 6, причем у карликовой и мелкой форм гольца из оз. Даватчан все локусы мономорфны и несут общие для обеих форм аллели (Осинов, 2002).

Симпатрическое видообразование предполагает наличие отбора по признакам, позволяющим осваивать разные ниши и ресурсы, и возможно при широком спектре экологических взаимодействий (например: Kondrashov, Mina, 1986; Doebeli,

¹ К карликам принято относить половозрелых особей озерного арктического гольца длиной (АС), не превышающей 22 см (Parker, Johnson, 1991).

Dieckmann, 2000). В связи с этим представляет интерес анализ разных систем признаков, в том числе и особенностей эмбрионально-личиночного развития у симпатрических форм, которые прямо или косвенно могли оказаться вовлеченными в процесс экологической дифференциации. Как известно (Gould, 1982), небольшие различия в раннем онтогенезе могут иметь существенное влияние на жизненный цикл организмов. Ранее были выявлены некоторые различия в эмбрионально-личиночном развитии мелких форм даватчана из озер Даватчан и Леприндокан (озера разделяет перевал шириной 8 км), которые могут быть интерпретированы как адаптивные (Павлов и др., 1990, 1993б).

Насколько нам известно, сравнительный анализ раннего онтогенеза симпатрических форм арктического гольца до настоящего времени не проводился. Целью данной работы являются описание особенностей биологии размножения и раннего онтогенеза карликовой формы гольца оз. Даватчан и сравнение результатов с таковыми, известными для мелкой формы гольца из этого озера, а также из оз. Леприндокан.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Озеро Даватчан – горный водоем (1100 м над уровнем моря); его длина 5.5 км, ширина до 1.65 км, глубина превышает 50 м. Характеристика озера и его географическое положение описаны в работах Томилова (1954) и Алексеева с соавторами (1997). Полевые исследования проведены со 2 по 15 июля 2006 г. Гольцов отлавливали жаберными сетями с ячейей от 14 до 30 мм, установленными перпендикулярно береговой линии на глубинах от 2 до ≈40 м напротив залива, из которого вытекает р. Ургасса. У особей карликового гольца измеряли стандартную длину (SL) и длину по Смитту (AC); у самок с гонадами IV и переходной к V (IV–V) стадии зрелости подсчитывали абсолютную плодовитость.

Для получения развивающейся икры применяли искусственное осеменение яиц, отцеженных у самок с гонадами V стадии зрелости. Особи карликового даватчана погибали в течение нескольких часов после попадания в сети, что приводило к снижению фертильности гамет у “текучих” самок и самцов. В связи с этим для получения “свежих” производителей сети проверяли с периодичностью от 4 до 8 ч как в ночное, так и в дневное время. Несмотря на это лишь в нескольких случаях самки и самцы, используемые для получения половых продуктов, были живыми. Икру каждой самки осеменяли спермой одного самца; икра от пары производителей составила 1 партию. Всего использовали 15 пар производителей. Оценку оплодотворяемости проводили через сутки после осеменения при рассматривании яиц сбоку по-

средством портативного микроскопа. Дробление бластодиска (2–4 бластомера) зарегистрировано в 9 партиях икринок. Доля оплодотворенных яиц в 8 партиях составила 80–100%, а в одной была равна 53%. Для последующего измерения диаметра набухших яиц также использовали неоплодотворенную икру от 2 пар производителей. Икру (по 48–98 икринок в каждой партии) инкубировали в плавучих садках, установленных в ручье, впадающем в озеро, при стабильной температуре 1.6°C. С 16 до 23 июля икру, упакованную во влажные марлевые салфетки и помещенную в термос со льдом, перевезли в лабораторию (в Нижегородскую обл.). В процессе транспортировки в термос 2 раза в сутки на 1 мин заливали ледяную воду. Гибель икры во время транспортировки была единичной. Икру инкубировали при средней температуре 3.6°C в бытовом холодильнике в плавучих садках (каждую партию отдельно), помещенных в 2 кюветы. Воду в кюветах аэрировали воздухом от микрокомпрессора; заменяли воду каждые 4–5 дней.

30 июля на этапе гастрюляции по 50% икры от каждой из трех партий с наиболее различающимся диаметром яиц (в среднем 3.9, 4.4 и 4.5 мм) перевели в воду с более высокой температурой. Эта икра составила “теплую” серию 1, а вся остальная – “холодную” серию 2. 26 сентября предличинок серии 1 и икру серии 2 перевезли в Москву на кафедру ихтиологии. Эксперимент по выращиванию молоди в серии 1 был прекращен при переходе личинок на экзогенное питание, в то время как молодь в серии 2 продолжали выращивать. Средняя температура в серии 1 от начала гастрюляции до перехода личинок на экзогенное питание составила 8.6°C. В серии 2 температура от начала гастрюляции до массового вылупления составила 4.2°, от массового вылупления до перехода личинок на экзогенное питание – 4.6° и от последней стадии до достижения малькового состояния – 5.9°C. Режим температуры, а также время наступления стадий развития в сериях 1 и 2 приведены на рис. 1. Предличинок и личинок содержали в аквариумах при слабом рассеянном освещении. Молодь кормили пресноводным зоопланктоном и личинками Chironomidae.

Выживаемость эмбрионов до вылупления в 3 партиях икры серии 1 составила 7, 9 и 89%. Смертность была связана преимущественно с гибелью зародышей непосредственно перед вылуплением. В серии 2 вся икра одной из партий погибла до вылупления (все эмбрионы имели нарушения: замедление скорости развития, запаздывание начала пульсации сердца и кровообращения, недоразвитие головного и хвостового отделов, многочисленные искривления тела). В партии с низким процентом оплодотворения (53%) доля вылупившихся эмбрионов составила 20% от исходного

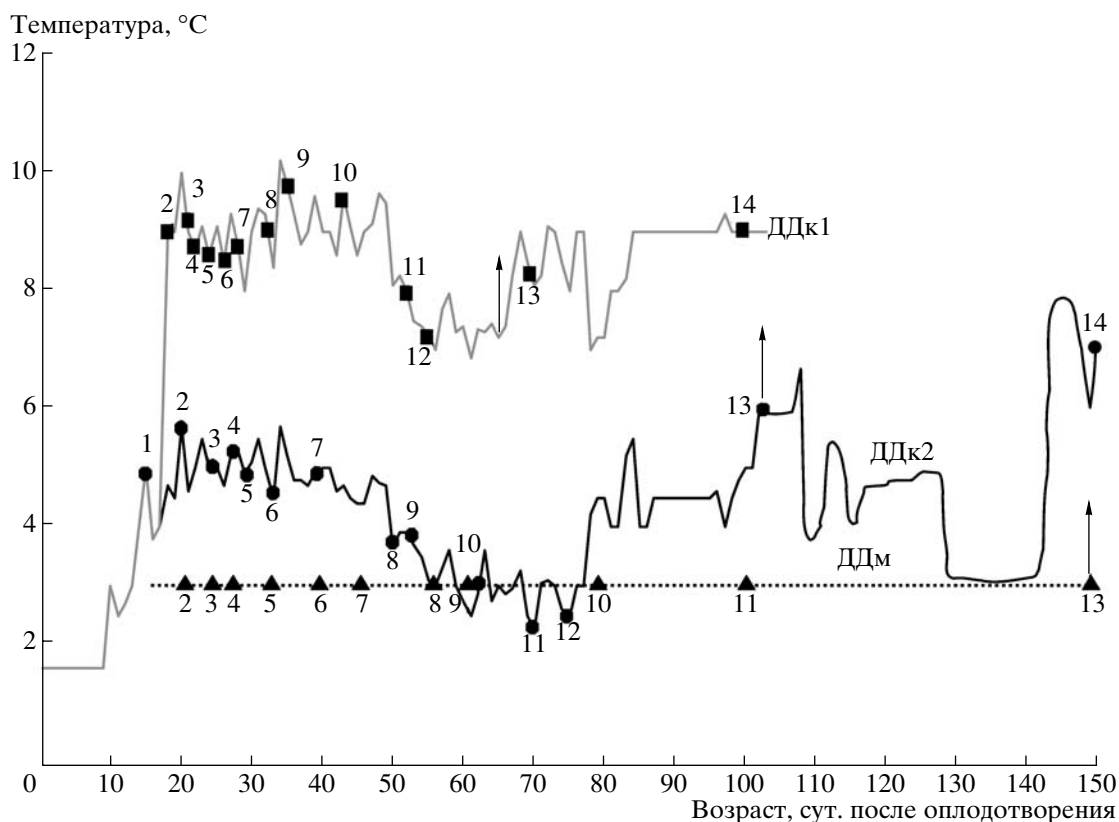


Рис. 1. Температура во время развития икры и молоди и время наступления стадий раннего онтогенеза форм даватчана *Salvelinus alpinus* оз. Даватчан. ДДк1 и ДДк2 – карликовая форма серий 1 и 2; ДДм – мелкая форма. Стрелками отмечено массовое вылупление. Стадии развития: 1 – начало гастрюляции; 2 – начало органогенеза, эпиболия желтка blastодермой 25–30%; 3 – формирование первых 5 сомитов; 4 – 15–17 сегментов; 5 – 28–30 сегментов; 6 – 41–44 сегментов, начало сокращений сердечной трубки; 7 – 55–57 сегментов, начало пигментации глаз и эритроцитарного кровообращения; 8 – васкуляризация желточного мешка 50%; 9 – васкуляризация желточного мешка 60–70%; 10 – жаберная крышка полностью покрывает 1-ю жаберную дугу, завершение васкуляризации желточного мешка; 11 – жаберная крышка полностью покрывает 2 жаберные дуги; 12 – жаберная крышка почти полностью покрывает 3 жаберные дуги; 13 – появление зачатков лучей в анальном плавнике, брюшные плавники достигают нижнего края преанальной каймы; 14 – переход личинок на экзогенное питание, резорбция желточного мешка $\approx 70\%$ его объема при вылуплении.

числа икринок, а в остальных 7 партиях икры серии 2 она варьировала от 30 до 90%.

Для определения корреляции между диаметром яиц и размером самки, в полевых условиях у самок с яичниками VI стадии зрелости определяли диаметр остаточных ооцитов посредством циркуля и линейки ($n = 2-10$ ооцитов для каждой самки). Диаметр набухших яиц разных партий промерили на стадии начала гастрюляции посредством бинокулярного микроскопа, установленного (в обычном) горизонтальном положении ($n = 48-53$ для каждой партии). Кроме этого, основные параметры яиц (горизонтальный и вертикальный диаметры яйца и желтка) от 4 самок (икра которых в наибольшей степени отличалась по размеру) измерили с помощью бинокулярного микроскопа, установленного вертикально. Диаметр ооцитов двух самок с яичниками III и IV стадий зрелости, а также размер и число жировых капель в яйцах на стадии начала гастрюляции

определяли по фотографиям посредством компьютерной программы “ImageJ”.

Эмбриологические рисунки выполнены на живых объектах с использованием установленного вертикально микроскопа (Черняев, 1981). Сравнение особенностей развития карликового даватчана оз. Даватчан (ДДк), мелкой формы из того же озера (ДДм) и мелкой формы оз. Леприндокан (ДЛм) проведено на основании материалов, опубликованных ранее (Павлов и др., 1990, 1993б). Используемые в настоящей работе данные по продолжительности развития ДДм получены Павловым в 1990 г. и не вошли в указанные статьи.

Для установления корреляционных связей между диаметром ооцитов и длиной самки использован ранговый коэффициент корреляции Спирмена (r_s). Достоверность различий между диаметром яиц из разных партий, а также между



Рис. 2. Формы даватчана *Salvelinus alpinus* из оз. Даватчан: а – крупная ($SL = 349$ мм, $AC = 373$ мм), б – мелкая ($SL = 223$ мм, $AC = 248$ мм), в – карликовая ($SL = 133$ мм, $AC = 142$ мм). Масштаб 30 мм.

размером предличинок оценивали посредством критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Состав уловов и биологическая характеристика особей

На глубине от 2 до 15 м в уловах встречаются особи мелкой формы даватчана ($n = 100$), единичные экземпляры крупной формы даватчана ($n = 3$) и налим *Lota lota*. На большей глубине, и в особенности на глубинах свыше 20 м, уловы представлены единичными особями налима и карликовыми гольцами ($n = 304$) (рис. 2).

Меристические признаки 3 исследованных самок с яичниками III стадии зрелости (рис. 3а) входят в пределы, известные (Алексеев, Пичугин, 1998) для карликовой формы оз. Даватчан: число жаберных тычинок – 25–28, чешуй в боковой линии – 116–125, позвонков – 62–63, пилорических придатков – 31–44.

Большинство самок карликовых гольцов имели гонады IV–V стадии зрелости или находились в посленерестовом состоянии (стадия VI); число самок с гонадами IV стадии зрелости (рис. 3б) и “текучих” самок (V стадия) составило соответственно 2.7 и 10.8% от всех самок с яичниками IV, IV–V, V и VI стадий зрелости (табл. 1). В течение периода наблюдений (с 3 по 14 июля) доля самок с яичниками IV и IV–V стадий зрелости в уловах снизилась, а VI стадии – повысилась (рис. 4). В то же время доля самцов в уловах увеличилась от

17% в начале периода наблюдения до 43% в его конце.

Диаметр ооцитов у самки с яичниками IV стадии зрелости варьирует в пределах 2.6–4.8 мм и составляет в среднем 3.8 мм ($\sigma = 0.6$, $n = 38$); диаметр ооцитов у самки на III стадии зрелости – 0.5–2.0 мм, в среднем 1.1 мм ($\sigma = 0.4$; $n = 42$). Все половозрелые самцы были “текучими”. Абсолютная плодовитость самок колеблется от 38 до 225 и составляет в среднем 90 икринок ($\sigma = 27$, $n = 60$). Повышение абсолютной плодовитости (F) с увеличением длины тела самки (AC) хорошо аппроксимируется линейным уравнением: $F = -160.48 +$

Таблица 1. Состав уловов карликовой формы даватчана *Salvelinus alpinus*

Пол	Стадия зрелости гонад	AC, мм		n
		lim	M	
Самцы	juv.	–	87	1
	II	90–129	112	5
	III	–	140	1
Самки	V	117–187	155	103
	II	92–127	109	5
	III	116–136	125	3
	IV	135–165	149	5
	IV–V	137–190	159	68
	V	145–218	165	20
	VI	127–213	159	93

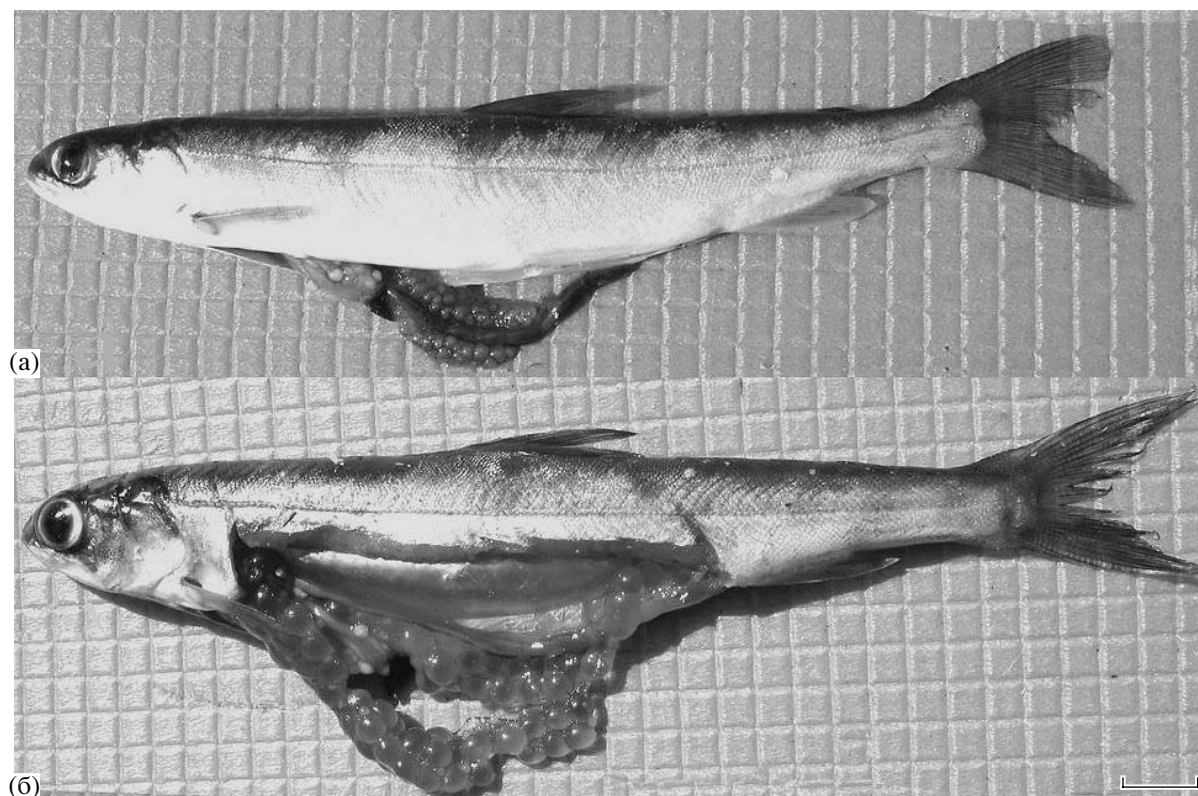


Рис. 3. Самки карликовой формы даватчана *Salvelinus alpinus*: а – III стадия зрелости гонад, $SL = 136$ мм, $AC = 147$ мм; б – IV стадия, $SL = 140$ мм, $AC = 151$ мм. Масштаб 10 мм.

+ 1.5725AC ($r^2 = 0.63$). Имеется слабая достоверная положительная корреляция между средним диаметром остаточных ооцитов в теле самки после нереста и ее длиной ($r_s^2 = 0.54$, $p = 0.03$, $n = 28$).

Между средним диаметром набухших яиц и длиной самки также выявлена слабая достоверная положительная корреляция ($r_s^2 = 0.218$, $p = 0.03$, $n = 10$).

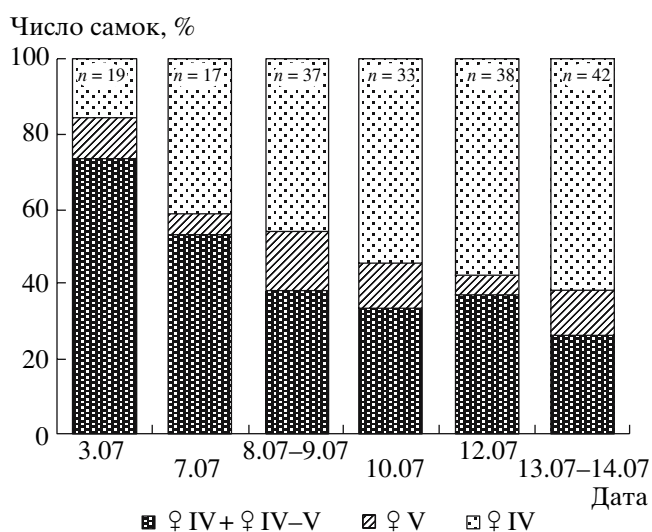


Рис. 4. Динамика уловов самок карликовой формы даватчана *Salvelinus alpinus* с гонадами разной стадии зрелости.

Ранний онтогенез

Параметры яиц и размер эмбрионов при вылуплении. Диаметр яиц от 11 самок (икра от 9 самок находилась на стадии начала гастрюляции; икра от 2 самок набухла, но не оплодотворилась), измеренный посредством установленного горизонтально бинокулярного микроскопа, составил 3.75–4.85 мм, в среднем 4.24 мм ($\sigma = 0.23$, $n = 575$). Основные параметры яиц, измеренные посредством вертикальной камеры на стадии начала гастрюляции, приведены в табл. 2. Число жировых капель, подсчитанное в 8 яйцах разного диаметра (4.1–4.5 мм), варьирует от 315 до 503, а диаметр жировой капли составляет 0.018–0.307 мм, в среднем 0.087 мм ($\sigma = 0.040$, $n = 3253$). Связь между числом или диаметром жировых капель и диаметром яйца отсутствует. Цвет желтка в яйцах от разных самок варьирует от светло-желтого до светло-оранжевого. Жировые капли окрашены более интенсивно, чем желток.

Таблица 2. Параметры яиц карликовой (ДДк) и мелкой (ДДм) формы гольца *Salvelinus alpinus* оз. Даватчан и мелкой формы оз. Леприндокан (ДЛм) в начале гастрюляции, мм

Признак	Форма (число самок и промеренных яиц)		
	ДДк (4♀ – 191 яйцо)	ДДм* (9♀ – 60 яиц)	ДЛм* (8♀ – 30 яиц)
Диаметр оболочки:			
горизонтальный	$\frac{3.80-5.15}{4.33 \pm 0.02}$	$\frac{5.10-6.10}{5.72 \pm 0.04}$	$\frac{3.70-4.21}{3.87 \pm 0.03}$
вертикальный	$\frac{3.50-4.75}{4.07 \pm 0.02}$	$\frac{4.85-5.75}{5.44 \pm 0.04}$	$\frac{3.48-4.16}{3.67 \pm 0.04}$
Вертикальный диаметр желтка	$\frac{2.85-3.85}{3.28 \pm 0.01}$	$\frac{4.00-4.75}{4.45 \pm 0.03}$	$\frac{2.55-3.57}{3.03 \pm 0.05}$
Ширина перивителлинового пространства на анимальном полюсе	$\frac{0.55-1.25}{0.80 \pm 0.01}$	$\frac{0.45-1.45}{0.99 \pm 0.03}$	$\frac{0.51-0.98}{0.65 \pm 0.03}$

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение и его ошибка. * – данные для ДДм и ДЛм приведены из работ Павлова с соавторами (1990, 1993б).

Диаметр яйца и длина зародышей во время массового вылупления приведены в табл. 3. В целом из яиц большего диаметра вылупляются более крупные зародыши, причем увеличение диаметра яйца в среднем на 0.5 мм (на 11%) ведет к увеличению длины зародыша при вылуплении приблизительно на 1.5 мм (на 9%).

Морфологические особенности развития. Жировые капли на начальных стадиях развития сконцентрированы преимущественно на анимальном полюсе яйца в области расположения бластодиска (рис. 5а–5в). Желток имеет довольно жидкую консистенцию: при поворачивании яйца он меняет свою форму; при этом жировые капли прилегают к цитоплазматическому слою, окружающему желток, и не перемещаются в нем. В верхней части яйца наиболее крупные жировые капли, обладая сравнительно небольшим удельным весом, слегка приподнимают этот слой (рис. 5а). В начале бластуляции диаметр бластодиска составляет около 1.4 мм (рис. 5б, 5в); в начале гастрюляции диаметр бластодиска увеличивается до 1.7 мм (рис. 5г)². В процессе эпиболии желтка бластодермой на стадиях завершения гастрюляции (рис. 5д) и начала органогенеза (рис. 5е) почти все жировые капли перемещаются под нарастающую бластодерму. На последней стадии полость, образовавшаяся ранее в бластодерме, обособляется от зачатка тела зародыша и преобразуется в перибластический синус. В процессе последующего развития этот орган становится более компактным (диаметр ≈ 1 мм) и располагается перед головой зародыша (рис. 5ж) или с правой стороны от него (рис. 5з). В некоторых

яйцах перибластический синус сохраняется до завершения васкуляризации желточного мешка в виде небольшой выемки на желточном мешке покрытой перидермой.

При формировании 12–15 сегментов в теле зародыша под его хвостовым отделом виден купферов пузырек (рис. 5з). Крупные клетки перидермы выходят за край нарастающего перибласта и образуют поясok шириной ≈ 0.3 мм, ограничиваю-

Таблица 3. Диаметр набухшего яйца и длина зародыша (TL) во время массового вылупления у карликовой формы даватчана *Salvelinus alpinus* от разных пар производителей (серия 2)

Партия икры	Диаметр яйца, мм	Длина зародыша, мм
1	$\frac{3.75-4.20(48)}{3.94^a(0.10)}$	$\frac{14.63-15.68(7)}{14.98^e(0.36)}$
	2	$\frac{4.05-4.65(53)}{4.44^b(0.14)}$
3		$\frac{4.10-4.65(53)}{4.46^b(0.12)}$
	4	$\frac{4.10-4.65(53)}{4.39^c(0.11)}$
5		$\frac{3.85-4.50(53)}{4.18^d(0.11)}$

Примечание. Над чертой – пределы варьирования и (в скобках) число экземпляров, под чертой – среднее значение и (в скобках) среднее квадратическое отклонение. Одинаковые буквы означают отсутствие достоверных различий ($p > 0.05$) между показателями в разных сериях.

² Далее описано развитие икры и молоди в серии 1 (рис. 5) с указанием отличий в серии 2 (рис. 6).

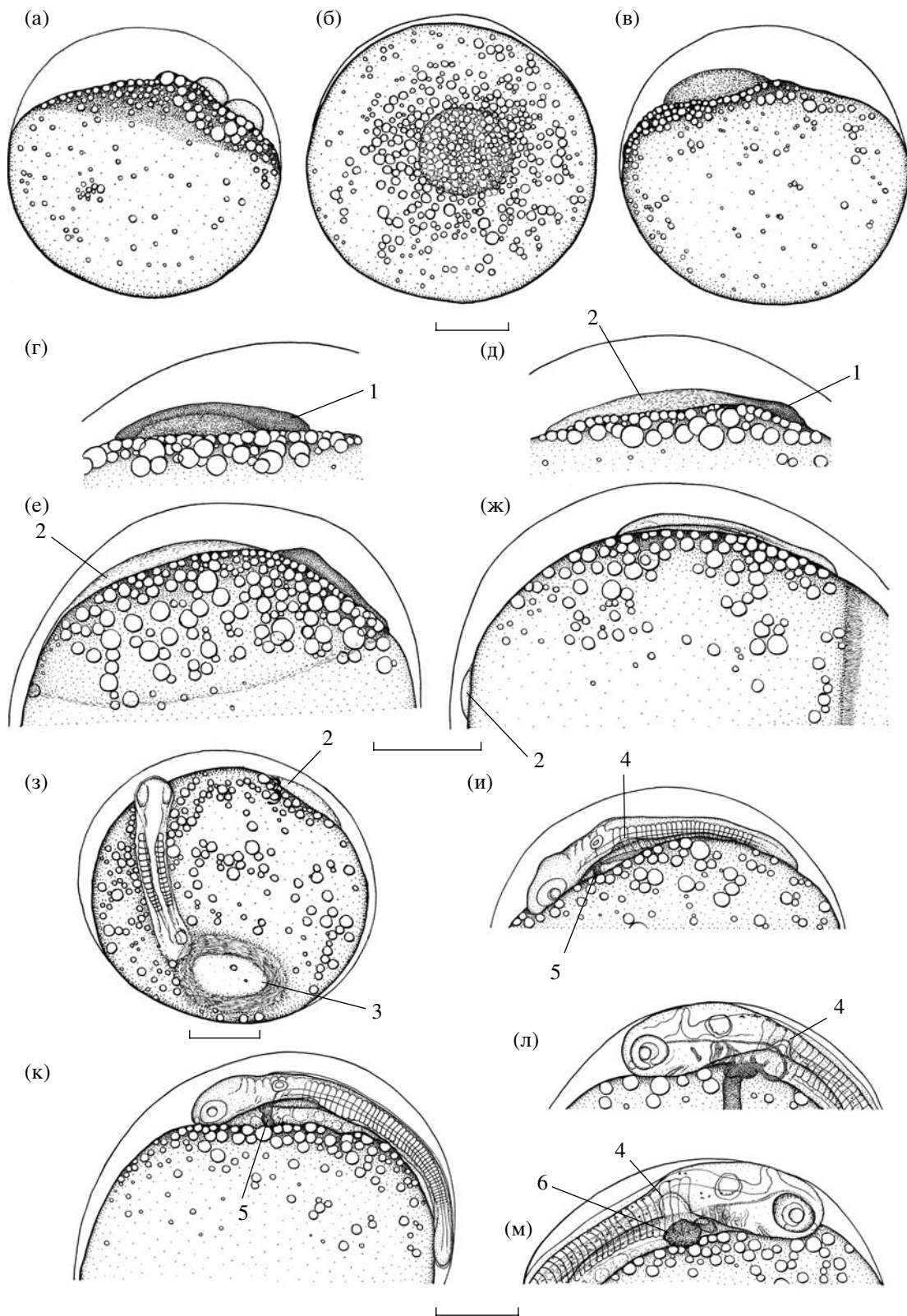


Рис. 5.

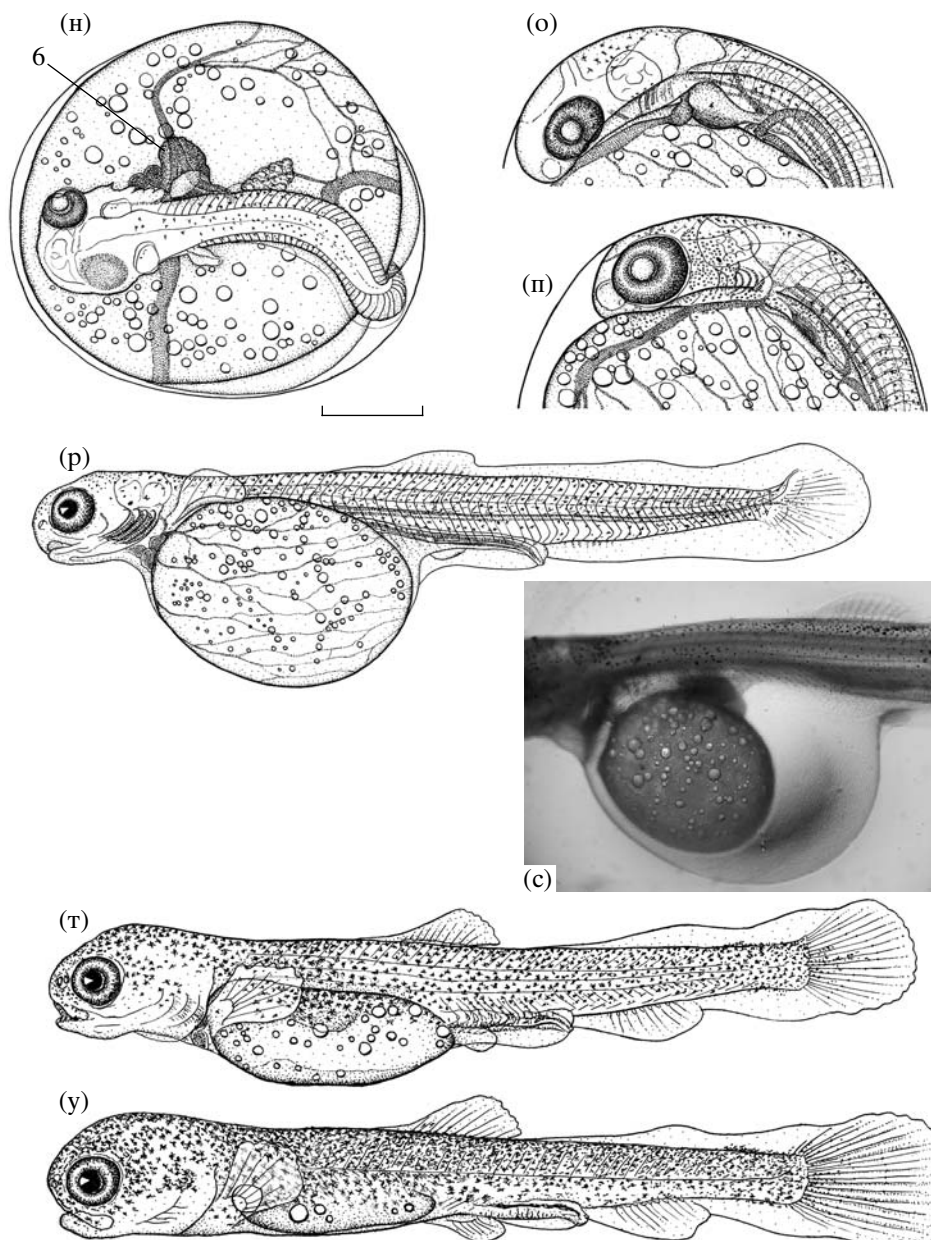


Рис. 5. Стадии эмбрионального и личиночного развития карликовой формы даватчана *Salvelinus alpinus* (серия 1): а – 2 бластомера; б – начало бластуляции, вид сверху; в – та же стадия, вид сбоку; г – начало гастрюляции; д – окончание гастрюляции; е – начало органогенеза, эпиболия желтка бластодермой 25%; ж – 5 сомитов в теле зародыша, эпиболия желтка бластодермой 75%; з – 15 сегментов, диаметр желточной пробки 0.7 мм; и – 28 сегментов; к – 42 сегмента, начало сокращений сердечной трубки; л – формирование первых меланофоров на голове зародыша, васкуляризация желточного мешка 30% его поверхности; м – меланофоры на спине зародыша, вдоль средней линии тела и кишечника, васкуляризация желточного мешка 50%; н – появление правого желточного сосуда, васкуляризация желточного мешка 60%; о – ток крови по первым двум жаберным дугам, перед головой зародыша зона без кровеносных сосудов диаметром ≈ 2 мм; п – ток крови по всем жаберным дугам, перед головой зародыша зона без кровеносных сосудов размером 1.5×1.7 мм; р – стадия вылупления, $TL = 14.9$ мм; с – anomальное оводнение желточного мешка; т – формирование лучей в непарных и в грудных плавниках, резорбция желточного мешка 20% его объема при вылуплении, $TL = 20.0$ мм; у – формирование лучей в брюшных плавниках, резорбция желточного мешка 70% его объема при вылуплении, $TL = 21.1$ мм. 1 – утолщенный сектор бластодермы; 2 – полость в бластодерме (перибластический синус); 3 – желточная пробка; 4 – зачаток грудного плавника; 5 – сердечная трубка; 6 – кровеносная лакуна с правой стороны тела. Масштаб 1 мм.

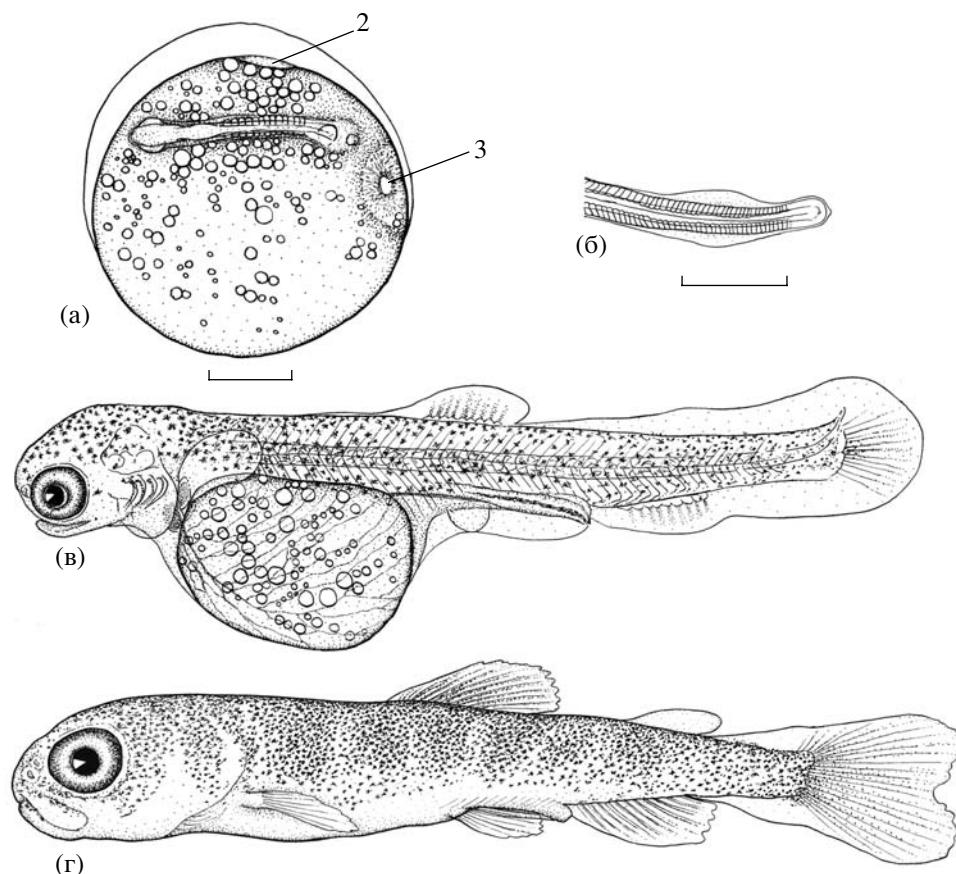


Рис. 6. Стадии эмбрионального и личиночного развития карликовой формы даватчана *Salvelinus alpinus* (серия 2): а – 13 сегментов в теле зародыша, замыкание желточной пробки; б – 50 сегментов, расширение плавниковой каймы в хвостовом отделе; в – стадия вылупления, $TL = 15.2$ мм; г – малек, $TL = 24.8$ мм. Масштаб 1 мм. Обозначения как на рис. 5.

щий желточную пробку диаметром ≈ 0.7 мм. Желточная пробка замыкается при формировании 15–18 сегментов в теле зародыша. Степень морфологического развития эмбриона во время замыкания желточной пробки не зависит от размера яиц. В серии 2 желточная пробка замкнулась при формировании 12–15 сегментов в теле зародыша (рис. 6а).

Когда число сегментов достигает 27–29, между телом зародыша и поверхностью желточного мешка заметна полость, так называемый зародышевый пузырь (рис. 5и). В полости зародышевого пузыря лежит вытянутая в дорсо-вентральном направлении сердечная трубка. Формируются хрусталики в глазах, полости в слуховых капсулах, зачатки грудных плавников, жаберной крышки и жаберных дуг. Слабые сокращения сердечной трубки становятся заметными, когда число сегментов в теле зародыша составляет 41–44 (рис. 5к). На этой стадии дифференцируется мозжечок, перед глазами появляются обонятельные капсулы. При формировании около 50 сегментов конец хвостового отдела зародыша (на уровне

12–13 сегмента от конца тела) отделяется от желточного мешка.

Первые эритроциты начали перемещаться по кровяному руслу при закладке 55 сегментов в теле зародыша (из них ≈ 22 сегмента после ануса). На этих стадиях появляется пигментный ободок вокруг глаз; заметны слабые перемещения эмбриона. В серии 2 первые эритроциты появились на более поздней стадии, чем в серии 1 (при формировании 57–59 сегментов в теле зародыша). В хвостовой части тела эмбриона заметно расширение плавниковой каймы (рис. 6б), которое не отмечено в серии 1 и исчезает в начале эритроцитарного кровообращения.

При степени васкуляризации желточного мешка до 30% его поверхности имеется только левый желточный сосуд, представленный подкишечно-желточной веной (рис. 5л). В теле зародыша закладывается максимальное число сегментов: 39–40 до ануса и 28–29 – после него. В хвостовом отделе хвостовая артерия переходит в хвостовую вену на уровне 13–14 сегмента от ануса. На голове эмбриона видны первые меланофоры, формируется ротовой аппарат. Справа от за-

родыша находится соединяющаяся с сердцем кровеносная лакуна, в которую впадают правые передняя и задняя кардинальные вены. Зародыш совершает резкие изгибы хвостового отдела с периодичностью около 6 движений в мин. При степени васкуляризации желточного мешка 50% число меланофоров на теле зародыша увеличивается (рис. 5м). Основная часть крови поступает на желточный мешок из подкишечной вены и небольшая часть – из печени по печеночно-желточной вене. В некоторых яйцах появляется узкий правый желточный сосуд, представляющий собой ответвление подкишечно-желточной вены, впадающее в кровеносную лакуну. При степени васкуляризации желточного мешка 60% (рис. 5н) правый желточный сосуд (обычно уже левого) обнаружен в большинстве (61%, $n = 18$) яиц. В серии 2 доля яиц с наличием правого желточного сосуда составила 74% ($n = 27$). По достижении васкуляризации желточного мешка около 70% подкишечная вена начинает проходить через печень и, таким образом, в обеих сериях кровоснабжение желточного мешка осуществляется из печеночно-желточной вены.

С приближением к завершению васкуляризации желточного мешка (перед головой зародыша зона без кровеносных сосудов диаметром около 2 мм) начинается ток крови по первым двум жаберным дугам, кровь становится красной, глаза приобретают интенсивный черный цвет, ventральная сторона расширенной части кишечника покрыта коричневым пигментом (рис. 5о). В процессе последующего развития жаберная крышка зародыша частично покрывает 1-ю жаберную дугу, на голове зародыша и прилегающем к ней эпидермисе желточного мешка видны многочисленные железы вылупления (рис. 5п). На стадиях завершения васкуляризации желточного мешка во всех яйцах двух партий отмечены скопления жировых капель размером около 0.6 мм, которые при поворачивании яйца медленно перемещаются в желтке по направлению к верхней части желточного мешка. Грудные плавники начинают совершать редкие движения, когда жаберная крышка зародыша полностью покрывает 2 жаберные дуги, а тело зародыша полностью окружает желточный мешок: хвостовая лопасть достигает головы. Ритмичные (но с небольшой амплитудой) движения жаберно-челюстного аппарата начинаются на стадии, когда жаберная крышка почти полностью покрывает 3 жаберные дуги. В серии 2 на этой стадии движений грудных плавников или жаберных крышек не отмечено.

Во время массового вылупления в серии 1 жаберная крышка зародыша почти полностью покрывает 4 жаберные дуги, спинной плавник частично выделяется из плавниковой каймы, зачатки брюшных плавников достигают 50% ширины преанальной каймы, формируются лучи в хвосто-

вом и спинном плавниках, в зачатке анального плавника видны мускульные почки, меланофоры равномерно распределены по телу, в котором насчитывается 34–35 преанальных и 26–28 постанальных миомеров (рис. 5р). Таким образом, общее число миомеров уменьшилось примерно на 6 элементов по сравнению с максимальным числом сегментов, закладывающихся в теле эмбриона, и соответствует числу позвонков (60–64), подсчитанных Алексеевым и Пичугиным (1998) у взрослых особей. Длина вылупившихся зародышей в одной из партий серии 1 составила 12.95–15.89 мм, в среднем 14.79 мм ($\sigma = 0.74$, $n = 24$). Вылупившиеся зародыши совершают непрерывные дыхательные движения. Тело предличинки находится над желточным мешком в наклонном положении: хвостовая часть тела выше головы. Особи могут быстро перемещаться, соприкасаясь с дном. В серии 2 эмбрионы вылупились на более поздней стадии, чем в серии 1: жаберная крышка зародыша полностью покрывает 4 жаберные дуги, спинной плавник обособлен от плавниковой каймы, в зачатке анального плавника формируются лучи, зачатки брюшных плавников достигают края преанальной каймы (рис. 6в). Длина эмбрионов в 5 партиях серии 2 приведена в табл. 3.

Почти у всех предличинок серии 1 при вылуплении и в процессе последующего развития отмечено отслоение эпидермиса от цитоплазматической мембраны, покрывающей желток, и заполнение жидкостью образовавшихся полостей (главным образом в задней части желточного мешка, а также в области перикардия). Особи с максимальной степенью оводнения желточного мешка (рис. 5с) погибали, но большинство предличинок впоследствии развивались нормально. При резорбции желтка на 20% его объема при вылуплении из плавниковой каймы начинает выделяться жировой плавник, формируются лучи в грудных плавниках, брюшные плавники выходят за край преанальной каймы, площадь кровеносной сети на поверхности желточного мешка существенно уменьшается (рис. 5т). Предличинки находятся на дне аквариума и неподвижны, но быстро плавают у поверхности воды, если их потревожить.

При резорбции желтка около 70% личинки переходят на экзогенное питание (рис. 5у). На этой стадии жировой плавник не полностью обособлен из плавниковой каймы; под задней частью кишечника сохраняется преанальная кайма; особи интенсивно пигментированы, но меланофоры равномерно распределены по телу, не образуя пигментных пятен. Личинки по-прежнему находятся на дне. В серии 2 после перехода личинок на экзогенное питание плавательный пузырь заполняется воздухом и особи больше не прячутся на дне, а держатся в толще воды. У малька длиной 24.8 мм под кишечником сохраняется узкая преа-

Таблица 4. Продолжительность развития (сут.) карликовой (ДДк) и мелкой формы (ДДм) даватчана *Salvelinus alpinus* из оз. Даватчан

Стадия, №	Форма (температура, °С)		
	ДДк (серия 1 – 8.6°)	ДДк (серия 2 – 4.4°)	ДДм (3.0°)
1 – начало гастрюляции	15	15	–
2 – начало органогенеза, эпиболия желтка бластодермой 25–30%	19	21	21
3 – формирование первых 5 сомитов	21	23	24
4 – 15–17 сегментов	22	26	27
5 – 28–30 сегментов	24	29	33
6 – 41–44 сегментов, начало сокращений сердечной трубки	26	33	39
7 – 55–57 сегментов, начало пигментации глаз и эритроцитарного кровообращения	28	37	46
8 – васкуляризация желточного мешка 50%	33	50	56
9 – васкуляризация желточного мешка 60–70%	35	52	61
10 – завершение васкуляризации желточного мешка, жаберная крышка полностью покрывает 1-ю жаберную дугу	43	63	79
11 – жаберная крышка полностью покрывает 2 жаберные дуги	52	70	100
12 – жаберная крышка почти полностью покрывает 3 жаберные дуги	55	75	–
13 – появление зачатков лучей в анальном плавнике, брюшные плавники достигают нижнего края преанальной каймы	70	103	149
14 – переход личинок на экзогенное питание, резорбция желточного мешка ≈70% его объема при вылуплении	100	149	–

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных.

нальная кайма, а на теле формируются пигментные пятна “rag marks” (рис. 6г). Число лучей в плавниках у этой особи имеет следующие значения: *D* 10, *A* 10, *V* 7, *C* 23. По достижении длины 29–32 мм бока тела становятся серебристыми, а rag marks практически исчезают; особи держатся в толще воды и не опускаются на грунт.

Продолжительность развития. Дробление бластодиска началось через 25 ч после осеменения яйца (при температуре 1.6°C). Продолжительность митотического цикла в период синхронных делений дробления (τ_0) составила при этой температуре 7–9 ч. Время наступления стадий развития в сериях 1 и 2 у карликовой формы, а также у мелкой формы гольца оз. Даватчан приведено на рис. 1 и в табл. 4. Продолжительность развития эмбрионов в мелких и крупных яйцах почти не различалась. Некоторые различия отмечены по достижении возраста 34 сут. после осеменения: в серии 2 в крупных яйцах партии 3 в теле зародыша насчитывалось 54–56 сегментов, в то время как в мелких яйцах партии 1 – 50–51 сегмент. В процессе последующего развития эмбрионов и молоди различий в наступлении стадий развития, включая стадию массового вылупления, не отмечено.

В серии 1 начало вылупления эмбрионов, массовое вылупление и окончание вылупления на-

блюдались соответственно в возрасте 60, 67 и 68 сут. Стадия 13 (соответствующая морфологическому состоянию зародышей при массовом вылуплении в серии 2) наступила по достижении возраста 70 сут.; личинки перешли на смешанное питание в возрасте 100 сут. В серии 2 вылупление эмбрионов было растянутым: его начало, массовое вылупление и окончание вылупления произошли по достижении возраста 78, 103 и 112 сут. Личинки перешли на смешанное питание приблизительно через 50 сут. после массового вылупления, а полная резорбция желтка наблюдалась через 60 сут. Мальки достигли размера около 25 мм через 92 сут., 29–32 мм через 170 сут. Закладка первых чешуй вдоль боковой линии отмечена в возрасте 190 сут.

ОБСУЖДЕНИЕ

Репродуктивные характеристики и биология размножения двух форм гольца оз. Даватчан

В наших уловах соотношение половозрелых самцов и самок ДДк равно 1 : 1.8; такое же соотношение полов отмечено Алексеевым и Пичугиным (1998) у особей, отловленных в сентябре с половыми продуктами преимущественно VI стадии зрелости. В объединенной выборке 1996–1999 гг. самок было в 2.5 раза больше, чем самцов

(Алексеев и др., 2000а). Стабильное преобладание у ДДк самок, вероятно, отражает особенность репродуктивной стратегии этой формы, которая направлена на обеспечение максимального уровня воспроизводства при минимальных энергетических затратах на соматический рост и продуцирование самцов в условиях ограниченных пищевых ресурсов. Самцы, очевидно, участвуют в спаривании с несколькими самками, а вследствие высокой численности нерестового стада проблема поиска нерестовых партнеров отсутствует. По мнению Алексеева с соавторами (2000а), преобладание в оз. Даватчан среди карликов самок, возможно, связано с их большей (в сравнении с самцами) продолжительностью жизни. Соотношение полов на нерестилищах ДДм составило в 1990 г. 3 : 1 (Павлов и др., 1993б), однако в 1996–1999 гг. оно было близким к 1 : 1 (Алексеев и др., 2000а). Резкие колебания соотношения полов у ДДм, возможно, отражают неблагоприятные воздействия каких-то внешних факторов, в частности, высокую интенсивность браконьерского лова в отдельные годы, хотя возможны и другие причины, в частности, некое селективное перераспределение особей разных полов в разное время и на разных участках в озере (Алексеев и др., 2000а).

Небольшая доля в уловах самок ДДк с яичниками V стадии зрелости свидетельствует, что икрометание происходит непосредственно после овуляции яиц, причем нерест, очевидно, осуществляется на значительном протяжении озера на глубинах свыше 15 м. Нерест ДДм наблюдается в тех же местах озера, но на меньшей глубине (преимущественно 2–6 м) на крутом каменистом свале (Павлов и др., 1993б). Икра у ДДм разбрасывается на грунт и предположительно (Алексеев и др., 2000а) развивается в щелях между камнями, как это описано у палии Онежского озера *S. alpinus lepechini* (Павлов и др., 1993а). На протяжении полевых исследований в наших уловах снижалась доля самок ДДк с гонадами IV и V стадий зрелости, но повышалась доля отнерестившихся особей и, следовательно, пик нереста пришелся на I половину июля. В статье Алексеева и Пичугина (1998) сообщается, что, по свидетельству сотрудников Иркутского университета, особи ДДк на IV (преимущественно), V и VI стадиях зрелости ловились 19–20 июня, а у большинства особей ДДк, отловленных авторами этой работы с 21 по 27 сентября, гонады находились на VI стадии зрелости. Таким образом, нерест ДДк, очевидно, начинается в июне и завершается в конце июля.

Абсолютная плодовитость ДДк (38–225 шт.) существенно ниже, чем у ДДм (258–444) и близка к таковой (29–304 шт.), подсчитанной (Power et al., 2005) в популяциях карликового арктического гольца из 6 озер восточной части Северной Аме-

рики. Небольшая индивидуальная плодовитость карликового гольца в оз. Даватчан компенсируется высокой численностью этой формы. Увеличение абсолютной плодовитости и размера яиц с увеличением размера тела самки является общей тенденцией у лососевых рыб (Jonsson, Jonsson, 2001). Вместе с тем, в популяциях арктического гольца Северной Америки, относящихся к определенному типу (анадромных, озерных с нормальным морфотипом или озерных с карликовым морфотипом), размер яйца существенно не меняется (Power et al., 2005). Размер яиц может различаться у самок одинакового размера, принадлежащих к разным формам. Например, в оз. Виндермер (Windermere, северо-западная Англия) яйца весенненерестующего гольца мельче, чем осенненерестующего (Elliott, Varoudy, 1995). В большинстве случаев у карликовых форм гольцов размер яиц меньше, чем у нормальных. Например, такая ситуация наблюдается в озерах Вангсватнет (Vangsvatnet, западная Норвегия) (Jonsson, Hindar, 1982) и Даватчан (наши данные). Однако в безымянном высокогорном озере бассейна Байкала диаметр зрелых ооцитов у карликовой формы больше, чем у мелкой (4.0–4.6 против 3.4–4.5 мм) (Самусенок и др., 2006). Наименьший размер яиц среди исследованных к настоящему времени гольцов Забайкалья обнаружен у ДДм. Отметим, что как “филогенетический” маркер размер яйца является относительно стабильным признаком для некоторых крупных систематических групп рыб (начиная с родов), достаточно хорошо коррелируя с числом генов вителлогенинов, однако на видовом и популяционном уровнях для него отмечена достаточно высокая изменчивость (Павлов, Осин, 2004; Павлов, 2007). Есть данные, свидетельствующие о быстром (в течение 10–20 лет) изменении размера яиц в популяциях лососевых рыб, поддерживаемых искусственным воспроизводством (Heath et al., 2003). Оптимальный размер яиц формируется под действием отбора в специфических условиях среды, свойственных каждой форме, и является результатом компромисса, прежде всего, между индивидуальной плодовитостью и размером, а также морфологическим состоянием молоди после перехода на экзогенное питание, определяющими ее выживаемость. Более крупная молодь обычно характеризуется большей жизнестойкостью и менее уязвима для выедания хищниками (Miller et al., 1988). По мнению Алексеева с соавторами (2000а), икра ДДк в большей степени, чем икра ДДм, доступна для выедания рыбами, поскольку на глубине оз. Даватчан дно илистое (Алексеев, Пичугин, 1998). Следует отметить, что на глубине озера каменистые участки, возможно, все же имеются, а численность рыб, потребляющих икру и личинок, очевидно, меньше, чем на мелководьях. Поэтому не исключено, что

мелкая икра и небольшой размер личинок у ДДк связаны с меньшим прессом хищников на значительной глубине и следовательно с меньшей интенсивностью отбора по размеру молоди.

Как и во многих популяциях лососевых рыб, у ДДк прослеживается достоверное увеличение диаметра яиц с увеличением размера самки. Из яиц большего диаметра вылупляются более крупные зародыши (см. табл. 3), и поэтому потомство от больших по размеру повторно нерестующих самок, очевидно, имеет селективное преимущество. По данным экспериментальных исследований, проведенных на кумже *Salmo trutta*, в условиях пониженной концентрации кислорода в потомстве отдельных самок личинки из более крупных яиц имели большую выживаемость, чем из более мелких (Einum et al., 2002). Поэтому одно из экологических объяснений увеличения диаметра яйца с размером самки состоит в том, что отбор направлен на продуцирование более крупных яиц самками большего размера в тех случаях, когда вследствие более высокой плодовитости плотность распределения развивающихся икринок выше и, следовательно, яйца находятся в худших условиях газообмена (Hendry, Day, 2003).

Сравнительный анализ раннего онтогенеза форм гольца из озер Даватчан и Леприндокан

Как видно из табл. 2, диаметр желтка у ДДк значительно (в среднем на 1.4 мм) меньше, чем у ДДм, но несколько больше (в среднем на 0.5 мм), чем у ДЛм. Относительная величина перивителлинового пространства (отношение его ширины на анимальном полюсе к полусумме большого и малого диаметров желтка) в набухших яйцах трех форм составляет в среднем соответственно 0.21, 0.20 и 0.19. Число жировых капель в яйце у ДДк (315–503) меньше, чем у ДДм (~700), но существенно больше, чем у ДЛм (160). Средний диаметр жировых капель существенно больше у ДЛм (0.19 мм), чем у ДДм (0.12 мм). Учитывая то, что диаметр жировых капель у ДДк в настоящей работе промерен с использованием более точного метода по сравнению с тем, который применяли ранее, по этому показателю ДДк и ДДм, по-видимому, существенно не различаются. Желточная пробка у ДДк и ДДм замыкается при формировании близкого числа сегментов (соответственно 12–18 и 14–18). При этом у первой формы выявлена гетерохрония между развитием собственно эмбриона и процессом эпиболии желтка бластодермой: при более высокой температуре эпиблия проходит с относительно меньшей скоростью, в связи с чем желточная пробка замыкается при большем числе сегментов в теле зародыша. Аналогичная ситуация отмечена у атлантического лосося *Salmo salar* (Павлов, 1984, 2007). Доля эмбрионов, имеющих кровеносный сосуд на жел-

точном мешке, впадающий в предсердие с правой стороны, у ДДк и ДДм (соответственно 61–74 и 40–76%), очевидно, существенно не различается, но значительно меньше, чем у ДЛм (90–100%). У трех сравниваемых форм гольцов первые меланобласты появляются на теле зародыша при степени васкуляризации желточного мешка около 30%; в процессе последующего развития концентрируются меланобласты на голове и теле сравнительно низкой у ДДк и ДДм, но чрезвычайно высокой у ДЛм.

На стадии массового вылупления морфологическое состояние зародыша зависит от температуры инкубации икры. Например, длина вылупившихся особей ДДк партии 2 в серии 2 была в среднем на 1.45 мм больше, чем в серии 1. Различия связаны как с тем, что вылупление в серии 2 наблюдалось на морфологически более продвинутой стадии, так и с эффектом увеличения длины одностадийных зародышей при более низкой температуре инкубации, описанным для многих видов рыб (см. обзоры: Павлов, 1989, 2007; Новиков, 2000). Морфологическое состояние эмбриона при вылуплении является более продвинутым в “холодных” сериях ДДк и ДДм (рис. 6в; Павлов и др., 1993б: рис. 3в), чем в “теплых” (рис. 5р; Павлов и др., 1993б: рис. 3б). Длина зародыша составляет у обеих форм соответственно 13.0–17.2 мм и 15.4–20.3 мм. Зародыши ДЛм как в “холодных”, так и в “теплых” сериях вылупляются в сравнительно продвинутом морфологическом состоянии (сходном с таковым в “холодных” сериях ДДк и ДДм) по достижении длины 14.0–16.6 мм; при этом предличинки ДЛм интенсивно пигментированы, а на теле, в отличие от форм оз. Даватчан, имеются пигментные пятна (Павлов и др., 1990: рис. 4б).

При переходе на смешанное питание степень развития жаберно-челюстного аппарата, спинного, анального и брюшных плавников у личинок ДДк несколько меньше, чем у особей ДДм, а длина молоди составляет в среднем соответственно 21 и 23 мм (рис. 5у; Павлов и др., 1993б: рис. 3д). Личинки ДЛм переходят на смешанное питание при гораздо меньшей степени морфологической сформированности по достижении длины около 19 мм (Павлов и др., 1990: рис. 4г). У личинок этой формы печень смещена к задней части желточного мешка; у питающихся особей ДДк и ДДм печень расположена в центральной дорсальной области желточного мешка. У личинок ДДк отсутствуют пигментные пятна на теле; нечеткие пигментные пятна появляются только при переходе к мальковому состоянию (рис. 6г), а по достижении длины около 30 мм исчезают, в то время как хорошо выраженные пигментные пятна или полосы (part marks) имеются у личинок и мальков ДДм и ДЛм. Горизонтальный диаметр глаза (в % длины головы) у ДДк и ДДм при пере-

ходе на смешанное питание составляет соответственно около 35 и 33%, а у мальков в близком морфологическом состоянии, но обладающих разной длиной (соответственно 24.8 и 27.0 мм) – 27 и 24%. У взрослых особей ДДк и молоди ДДм длиной 143–200 мм этот показатель составляет соответственно 24–30 и 19–25% (Алексеев, Пичугин, 1998).

Таким образом, по особенностям развития до перехода личинок на экзогенное питание (за исключением размера яйца и связанным с ним размером и морфологическим состоянием личинок при переходе на экзогенное питание) симпатрические формы гольцов оз. Даватчан существенно не различаются. Различия между двумя формами (прежде всего в окраске тела) выявляются после перехода личинок на экзогенное питание. Слабое и непродолжительное по времени (на протяжении около 2 мес.) развитие пятен на теле у мальков ДДк несомненно связано с обитанием молоди на значительной глубине, так как согласно имеющимся сведениям (Balon, 1980) наличие “*part marks*” является адаптацией к жизни рыб на мелководных участках. На протяжении личиночного периода и в начале ювенильного периода (по достижении длины молоди свыше 25 мм), очевидно, формируется большинство отличий между ДДк и ДДм по пластическим и меристическим признакам, отмеченных Алексеевым и Пичугиным (1998). Именно в это время начинают проявляться различия в аллометрическом росте частей тела, в частности, в скорости увеличения диаметра глаза, которая выше у ДДк, чем у ДДм.

Сравнительный анализ раннего онтогенеза карликовой формы арктического гольца из северной Норвегии *S. alpinus alpinus* и нормальной формы озерного гольца из восточной части Северной Америки *S. alpinus oquassa* проведен Балон (Balon, 1980). Вертикальный и горизонтальный диаметры набухшего яйца у этих форм составляют соответственно 4.3×4.5 и 5.1×5.2 мм. Вылупление эмбрионов из оболочки и переход на экзогенное питание у карликовой формы отмечены на морфологически менее продвинутых стадиях по сравнению с таковыми у нормальной формы, а продолжительность зародышевого (от активации яйца до перехода на экзогенное питание) и личиночного периода (“*alevin*” period sensu Balon – от начала экзогенного питания до формирования чешуи) составляет при 4.4°C соответственно $125 + 152$ и $148 + 97$ сут. Экзогенное питание у первой формы (в отличие от второй) начинается задолго до использования резервов желточного мешка. Основываясь на этих данных, Балон рассматривает карликовую форму как “*altricial*” по отношению к “*precocial*” нормальной форме. По его мнению, форма “*altricial*” приспособлена к выживанию в нестабильных системах, а по мере стабилизации условий среды отбор ве-

дет к появлению “*precocial*” формы. Данная терминология, как и некоторые эволюционные представления Балона (1980, 1985, 1990) достаточно условны (Павлов, Осин, 2004). Поскольку карликовые формы, очевидно, произошли от нормальных, в данном случае прослеживается противоречие с представлением автора об “*altricial*” формах как более генерализованных. Дивергенция ДДк и ДДм, очевидно, не была связана с большей или меньшей стабильностью биотопов, а явилась следствием расхождения форм, прежде всего, по экологии питания.

Несмотря на то, что ДДк и ДДм откладывают икру на разной глубине, она, очевидно, развивается в близких абиотических (за исключением температурных) условиях. Яйца ДДм проходят развитие в специфических условиях (на грунте из черного ила мощностью около 0.5 м на глубине 2.5–3.5 м). Длительная изоляция гольцов из озера Даватчан и Леприндокан, а также адаптация к необычному нерестовому субстрату в последнем озере, очевидно, обусловили существенные отличия в раннем онтогенезе ДДм. В целом, это можно рассматривать как свидетельство в пользу концепции Крыжановского (1948) о влиянии условий откладки икры на онтогенез рыб.

В соответствии с данными, приведенными на рис. 1, продолжительность развития эмбрионов ДДк до вылупления в естественных условиях на глубине свыше 15 м (при средней температуре, очевидно, не превышающей 4°C) должна составлять не менее 4 мес. Еще большая продолжительность развития в оболочке, очевидно, свойственна ДДм, размножение которого наблюдается при температуре около 1°C (Павлов и др., 1993б), а эмбриогенез проходит подо льдом. Расчет продолжительности развития до вылупления при данной температуре, проведенный в соответствии с уравнением для арктического гольца (Павлов, 2007), свидетельствует, что этот показатель составляет 167 сут. Поэтому вылупление эмбрионов ДДм, скорее всего, происходит не ранее середины мая, а молодь, обитая на мелководных участках озера, развивается на фоне повышения температуры воды в озере. У предличинок ДДм, которых содержали при 9°C , отмечена увеличенная перикардальная полость (оводнение желточного мешка) (Павлов и др., 1993б). Эта аномалия, очевидно, связана с нарушением водно-солевого обмена под действием высокой температуры. Она выражена в значительно большей степени у предличинок ДДк, адаптированных к развитию на глубине в условиях стабильной (и, очевидно, более низкой) температуры. Наши данные согласуются с выводом (Swift, 1965) о том, что температура 8°C является пороговой для арктического гольца из оз. Виндермер на стадиях близких к вылуплению. Вместе с тем, в процессе выращивания предличинок арктического гольца из анадромной

популяции в северной Норвегии при температуре 3, 6, 8 и 12°C повышенная смертность молоди наблюдалась только при 12°C (Wallace, Aasjord, 1984).

Нами не обнаружено различий в продолжительности развития между зародышами из мелких и крупных яиц от разных пар производителей. К противоположному выводу пришли авторы (Valdimarsson et al., 2002), исследовавшие влияние размера яиц от разных самок на темп развития у арктического гольца. Исходя из слабых, но достоверных корреляций между массой яиц и степенью развития эмбриона (выраженной в баллах для формирования подкишечно-желточной вены, пигментации глаз, головы и спины зародыша) по достижении определенного возраста, сделан вывод о том, что эмбрионы из мелких яиц развиваются быстрее, чем из крупных. Вместе с тем, корреляция между массой яйца и временем наступления вылупления эмбрионов отсутствовала. На основании этих данных высказано необоснованное предположение об адаптивной акцелерации в развитии систем органов, и, в частности, пищеварительной системы у зародышей из мелких яиц. Следует отметить, что если вылупление из оболочки в мелких и крупных яйцах осуществляется при одном и том же морфологическом состоянии зародыша, то отсутствие указанной выше корреляции означает отсутствие ускорения развития в мелких яйцах. Экспериментальные данные, подтверждающие возможность продвинутого развития пищеварительной системы у личинок из более мелких яиц (в пределах одной популяции), насколько нам известно, в литературе отсутствуют.

Симпатрические озерные формы арктического гольца

Различия в стратегиях жизненного цикла у симпатрических группировок арктического гольца, обитающих в озерах, отмечены повсеместно. Число форм в озере варьирует от 1 до 4 и зависит от наличия разных трофических ниш. Формы различаются на основе ряда характеристик, включающих используемые биотопы, темп роста, возраст и размер по достижении полового созревания, время и место нереста, окраску тела и морфологические признаки. Как правило, морфотипы представлены по меньшей мере эпибентической формой, питающейся зообентосом, и пелагической формой, потребляющей зоопланктон (см. обзоры: Jonsson, Jonsson, 2001; Power et al., 2005). Бентосоядная форма часто является карликовой, но может достигать и сравнительно большого размера. Так в оз. Раннох (Loch Rannoch, Шотландия) особи бентосоядной формы в возрасте 3–7 лет крупнее, чем планктоноядной и рыбоядной (Fraser et al., 2007), а в оз. Тингваллаватн (L. Thingvallavatn, Исландия) бентофаг представ-

лен мелкой (карликовой) и крупной формами (Jonsson et al., 1988). Ускорение полового созревания (сопровожающееся снижением темпа роста) или его замедление соответственно при меньшей или большей обеспеченности пищей продемонстрировано при выращивании особей арктического гольца в экспериментальных условиях (Svedäng, 1991). Карликовые формы возникают в тех случаях, когда небольшой размер и невысокая доступность кормовых объектов приводят к тому, что превышение некоторого “оптимального” размера тела становится энергетически невыгодным, соматический рост замедляется и наступает половое созревание. При этом возраст наступления половой зрелости у особей карликовой формы может быть таким же или меньшим по сравнению с этим возрастом у симпатрических нормальных форм (Jonsson, Jonsson, 2001). В оз. Даватчан этот возраст у ДДк, ДДм и крупной формы составляет соответственно 5–6, 7–8 и 13–15 лет, а максимальный возраст у двух первых форм – 13–14 лет (Савваитова и др., 1981; Павлов и др., 1993б; Алексеев, Пичугин, 1998; Alekseyev et al., 1999). Как и во многих других озерах северной Европы и Северной Америки, карликовая форма оз. Даватчан является бентофагом, питающимся, по данным Алексеева и Пичугина (1998), преимущественно личинками хирономид и мелкими двустворчатыми моллюсками. Вместе с тем, мелкие глубоководные планктоноядные формы обнаружены в озерах Чукотки (см. обзор в статье Алексеева и Пичугина (1998)), а карликовая форма планктофаг – в одном из высокогорных озер бассейна Байкала (Самусенок и др., 2006).

Практически полное расхождение по времени и местам нереста, как это наблюдается у ДДк и ДДм, далеко не всегда свойственно симпатрическим формам озерных гольцов, а уровень их репродуктивной изоляции и экологической дифференциации в разных водоемах может существенно различаться. В оз. Сирдалсватн (Sirdalsvatn, южная Норвегия) особи нормальной формы размножаются в ноябре, в то время как “текучие” особи карликового гольца присутствуют в уловах на протяжении всего года, однако разгар нереста наблюдается с июля по сентябрь (Hesthagen et al., 1995). Некоторые “текучие” особи (5% от всех “текучих” карликов) отловлены в ноябре во время размножения нормальной формы, но на большей глубине (55–70 м), чем особи нормальной формы (0–30 м). В мелководном (глубиной до 4 м) оз. Росйон (Stora Rösjön, центральная Швеция) незначительное перекрывание во времени нереста обнаружено у карликовых и нормальных самок и существенное – у карликовых и нормальных самцов (Svedäng, 1990). Вместе с тем, эксперименты по выращиванию и гибридизации двух форм показали, что такие характеристики как темп роста, возраст и размер рыб при достижении полового

созревания, имеют наследственную основу. Тем не менее, автор не стал исключать ни одного из двух возможных объяснений, а именно, что нормальный и карликовый гольцы представляют собой части единой полиморфной популяции или это две частично репродуктивно изолированные формы. Эксперименты по выращиванию в лаборатории симпатрических форм гольцов оз. Тингваллаватн также свидетельствуют о наличии генетической компоненты в морфологических различиях между 4 формами (Skúlason et al., 1989, 1993). Уровень генетической дифференциации между этими формами низок (Magnuson, Ferguson, 1987; Wilson et al., 2004), а уровень репродуктивной изоляции пока еще точно не определен. Анализ изменчивости по микросателлитным локусам свидетельствует, что нормальная и карликовая формы гольца из норвежского оз. Феллфросватн (Fjellfrosvatn), которые четко различаются по времени и местам нереста (Klemetsen et al., 1997), генетически дифференцированы и репродуктивно изолированы (Westgaard et al., 2004). Необходимо, однако, отметить, что симпатрические формы из оз. Тингваллаватн и упоминавшегося выше шотландского оз. Раннох, возможно, имеют аллопатрическое происхождение (Wilson et al., 2004).

Исследования, проведенные в ряде озер Шотландии, показали высокую степень привязанности популяций арктического гольца к своим биотопам, в особенности к нерестовым участкам, и чрезвычайно низкий уровень стрейнга между фенотипически и генетически различными популяциями в условиях отсутствия заметных барьеров для обмена особями (Adams et al., 2006, 2007). Экология питания, очевидно, имеет большое значение для дифференциации симпатрических группировок арктического гольца. Например, в оз. Тай (Loch Tay, Шотландия) обнаружены карликовая и мелкая формы гольцов, характеризующиеся бимодальным распределением по размеру тела половозрелых особей с отсутствием хиатуса (Adams et al., 2003). Особи имеют разную трофическую экологию, о чем свидетельствуют различия в соотношении стабильных изотопов $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ в мышцах. При этом представители обеих форм имеют одинаковый возрастной состав и возраст наступления половой зрелости, размножаются в одном месте в одно и то же время года. Поэтому репродуктивная изоляция между формами должна поддерживаться за счет ассортативного скрещивания на нерестилищах. Однако насколько эффективны поведенческие преграды для предотвращения обмена генами между особями симпатрических форм в условиях перекрытия времени и места их нереста может быть установлено только на основании данных генетического анализа.

Согласно литературным данным, в большинстве изученных озер экологические формы арктического гольца имеют внутризозерное происхождение. Симпатрическое формообразование предполагается и для разных форм гольца из озер Забайкалья (Осинов, 2002). Что касается карликовой и мелкой форм гольца из оз. Даватчан, то результаты аллозимного анализа, ввиду мономорфизма всех изученных локусов, не позволили тестировать уровень репродуктивной изоляции между ними (Осинов, 2002). Полученные недавно данные по микросателлитным локусам (Гордеева и др., ещё не опубликованные данные) свидетельствуют об их значительной генетической дифференциации (индекс фиксации $F_{st} = 0.161$) и репродуктивной изоляции, хотя и не исключают очень ограниченного потока генов между ними. Судя по всему, пойманные нами 3 самки ДДк с гонадами III стадии зрелости вряд ли успели бы дозреть и принять участие в нересте карликовой формы в текущем сезоне, однако вполне возможно, что они могли бы участвовать в размножении с самцами мелкой формы, разгар нереста которой приходится на конец ноября. Таким образом, небольшой эпизодический обмен генами между двумя формами, очевидно, возможен. Отсутствие существенных различий в развитии зародышей до перехода на экзогенное питание, установленное нами для ДДк и ДДм, означает, что гены, контролирующие его, остались в основном вне действия отбора, обусловившего экологическую и генетическую дифференциацию этих форм.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны М.Ю. Пичугину за предоставленные данные, включающие подсчет меристических признаков у особей карликового даватчана с гонадами на III стадии зрелости, выполненный на окрашенных ализарином препаратах, и материалы по развитию молоди. Благодарим О.Н. Маслову за конструктивные замечания, сделанные при подготовке рукописи к печати.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48084) и Совета по грантам Президента РФ и государственной поддержке ведущих научных школ (государственный контракт с Роснаукой № 06-04-62001-д).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев С.С., Пичугин М.Ю. 1998. Новая форма гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) из озера Даватчан в Забайкалье и ее морфологические отличия от симпатрических форм // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 3. С. 328–337.

Алексеев С.С., Матвеев А.Н., Пичугин М.Ю. и др. 2000а. Биология гольцов *Salvelinus alpinus* complex

- (Salmonidae) из озер водораздела рек Куанда и Чара (северное Забайкалье) и изменения в структуре их популяций в связи с антропогенным влиянием (1977–1999 гг.) // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Сер. биол. Т. 105. Вып. 4. С. 22–41.
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Крысанов Ю.Е. 1997. Исследования гольцов *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) Забайкалья, внесенных в Красную Книгу РСФСР: симпатрические формы из озера Большой Намаркит (морфология, экология, кариология) // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 5. С. 588–602.
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Самусенок В.П. 2006. Разнообразие гольцов Забайкалья по меристическим признакам, их положение в комплексе *Salvelinus alpinus* и проблема происхождения симпатрических форм // Вопр. ихтиологии. Т. 40. Вып. 3. С. 293–311.
- Крыжановский С.Г. 1948. Экологические группы рыб и закономерности их развития // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 27. С. 3–114.
- Новиков Г.Г. 2000. Рост и энергетика развития костистых рыб в раннем онтогенезе. М.: Эдиториал УРСС, 295 с.
- Осинов А.Г. 2001. Эволюционные взаимоотношения между основными таксонами *Salvelinus alpinus* – *Salvelinus malma* complex: результаты сравнительного анализа аллозимных данных разных авторов // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 2. С. 167–183.
- Осинов А.Г. 2002. Арктический голец *Salvelinus alpinus* Забайкалья и Таймыра: генетическая дифференциация и происхождение // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 2. С. 149–160.
- Павлов Д.А. 1984. Влияние температуры на ранний онтогенез семги *Salmo salar* L. (Salmonidae). I. Изменчивость морфологических признаков и продолжительности развития семги при разной температуре // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 5. С. 794–802.
- Павлов Д.А. 1989. Лососевые (Биология развития и воспроизводство). М.: МГУ, 214 с.
- Павлов Д.А. 2007. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС, 257 с.
- Павлов Д.А., Осинов А.Г. 2004. Основные особенности раннего онтогенеза у лососеобразных рыб (Salmoniformes) и других представителей Protacanthopterygii в связи с филогенией // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 3. С. 293–312.
- Павлов Д.А., Михайленко В.Г., Тимейко В.Н., Коновалов Е.С. 1993а. Размножение и эмбрионально-личинное развитие палии *Salvelinus alpinus lepechini* Онежского и Ладожского озер // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 4. С. 539–549.
- Павлов Д.А., Пичугин М.Ю., Савваитова К.А. 1990. Размножение и развитие даватчана *Salvelinus alpinus erythrinus* и проблема разнообразия особенностей воспроизводства у арктических гольцов // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 6. С. 941–956.
- Павлов Д.А., Пичугин М.Ю., Савваитова К.А. 1993б. К проблеме формирования жизненной стратегии у арктических гольцов рода *Salvelinus* // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 6. С. 753–762.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 224 с.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Медведева Е.Д. 1977. Даватчан *Salvelinus alpinus erythrinus* (Georgi) // Вопр. ихтиологии. Т. 17. Вып. 2. С. 203–219.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Мережин В.К. 1981. Гольцы рода *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) Куандо-Чарских горных озер Забайкалья // Эколого-фаунистические исследования. Биологические ресурсы территории в зоне строительства БАМ. М.: МГУ. С. 119–166.
- Самусенок В.П., Алексеев С.С., Матвеев А.Н. и др. 2006. Вторая в бассейне Байкала и самая высокогорная в России популяция арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 5. С. 616–629.
- Томилов А.А. 1954. Материалы по гидробиологии некоторых глубоководных озер Олекмо-Витимской горной страны // Тр. Иркутск. гос. ун-та. Т. 11. Сер. биол. С. 5–85.
- Черняев Ж.А. 1981. Метод бокового микроскопирования с применением вертикальной камеры для прижизненного исследования развития икры рыб // Исследования размножения и развития рыб (методическое пособие). М.: Наука. С. 216–221.
- Adams C., Fraser D., McCarthy I. et al. 2003. Stable isotope analysis reveals ecological segregation in a bimodal size polymorphism in Arctic charr from Loch Tay, Scotland // J. Fish Biol. V. 62. P. 474–481.
- Adams C.E., Fraser D., Wilson A.J. et al. 2007. Patterns of phenotypic and genetic variability show hidden diversity in Scottish Arctic charr // Ecol. Freshwater Fish. V. 16. P. 78–86.
- Adams C.E., Hamilton D.J., McCarthy I. et al. 2006. Does breeding site fidelity drive phenotypic and genetic sub-structuring of a population of Arctic charr? // Evol. Ecol. V. 20. P. 11–26.
- Alekseyev S.S., Pichugin M.Yu., Samusenok V.P. 1999. Studies of charrs *Salvelinus alpinus* complex from Transbaikalia (distribution, diversity and the problem of sympatric forms) // Proc. 8-th and 9-th ISACF Workshop on Arctic Charr 1996 and 1998. Kircheis F.W. (ed.). Inform. Ser. 7. Drottningholm, Sweden: Inst. Freshwater Res. P. 71–86.
- Balon E.K. 1980. Comparative ontogeny of charrs // E.K. Balon (ed.). Charrs: Salmonid fishes of the genus *Salvelinus*, perspectives in vertebrate science. 1. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 703–720.
- Balon E.K. (ed.). 1985. Early life histories of fishes: new developmental, ecological and evolutionary perspectives. Dev. Environ. Biol. Fish. V. 5. Dordrecht: Dr. W. Junk Publ., 280 p.
- Balon E.K. 1990. Epigenesis of an epigeneticist: the development of some alternative concepts on the early ontogeny and evolution of fishes // Guelph Ichthyol. Rev. V. 1. P. 1–42.
- Brunner P.C., Douglas M.S., Osinov A.G. et al. 2001. Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. V. 55. P. 573–586.

- Doebeli M., Dieckmann U. 2000. Evolutionary branching and sympatric speciation caused by different types of ecological interactions // *Amer. Natur.* V. 156. P. S77–S101.
- Einum S., Hendry A.P., Fleming I.A. 2002. Egg size evolution in aquatic environments: does oxygen availability constrain size? // *Proc. Roy. Soc. London. B.* V. 269. P. 2325–2330.
- Elliott J.M., Baroudy E. 1995. The ecology of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, and brown trout *Salmo trutta*, in Windermere (northwest England) // *Nord. J. Freshwater Res.* V. 71. P. 33–48.
- Fraser D., Huntingford F.A., Adams C.E. 2007. Foraging specialisms, prey size and life histories patterns: a test of predictions using sympatric polymorphic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) // *Écol. Freshwater Fish (OnlineEarly Articles)* <http://www.blackwell-synergy.com/doi/abs/10.1111/j.1600-0633.2007.00245.x>.
- Gould S.J. 1982. Change in developmental timing as a mechanism of macroevolution // J.T. Bonner (ed.). *Evolution and development*. New York: Springer-Verlag. P. 333–346.
- Heath D.D., Heath J.W., Bryden C.A. et al. 2003. Rapid evolution of egg size in captive salmon // *Science*. V. 299. P. 1738–1740.
- Hendry P., Day T. 2003. Revisiting the positive correlation between female size and egg size // *Evol. Ecol. Res.* V. 5. P. 421–429.
- Hesthagen T., Hindar K., Jonsson B. 1995. Effects of acidification on normal and dwarf Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in a Norwegian lake // *Biol. Conserv.* V. 74. P. 115–123.
- Jonsson B., Hindar K. 1982. Reproductive strategy of dwarf and normal Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Vangsvatnet Lake, western Norway // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 39. P. 1404–1413.
- Jonsson B., Jonsson N. 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr // *J. Fish Biol.* V. 58. P. 605–638.
- Jonsson B., Skúlason S., Snorrason S.S. et al. 1988. Life history variation of polymorphic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Thingvallavatn, Iceland // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 45. P. 1537–1547.
- Klemetsen A., Amudsen R.-A., Knudsen R., Hermansen B. 1997. A profundal, winter-spawning morph of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in lake Fjellfrosvant, Northern Norway // *Nord. J. Freshwater Res.* V. 73. P. 13–23.
- Kondrashov A.S., Mina M.V. 1986. Sympatric speciation: when is it possible? // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 27. P. 201–223.
- Magnusson K.P., Ferguson M.M. 1987. Genetic analysis of four sympatric morphs of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, from Thingvallavatn, Iceland // *Environ. Biol. Fish.* V. 20. P. 67–73.
- Miller T.J., Crowder L.B., Rice J.A., Marschall E.A. 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 45. P. 1657–1670.
- Parker H.H., Johnson L. 1991. Population structure, ecological segregation and reproduction in non-anadromous Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in four unexploited lakes in the Canadian High Arctic // *J. Fish Biol.* V. 38. P. 123–147.
- Power M., Dempson J.B., Reist J.D. et al. 2005. Latitudinal variation in fecundity among Arctic charr populations in eastern North America // *J. Fish Biol.* V. 67. P. 255–273.
- Skúlason S., Snorrason S.S., Noakes D.L. et al. 1989. Segregation in spawning and early life history among polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Thingvallavatn, Iceland // *J. Fish Biol.* V. 35. P. 225–232.
- Skúlason S., Snorrason S.S., Ota D., Noakes D.L.G. 1993. Genetically based differences in foraging behavior among sympatric morphs of Arctic charr (Pisces, Salmonidae) // *Animal Behaviour*. V. 45. P. 1179–1192.
- Svedäng H. 1990. Genetic basis of life-history variation of dwarf and normal Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in Stora Rösjön, central Sweden // *J. Fish Biol.* V. 36. P. 917–932.
- Svedäng H. 1991. On the reproductive ecology of the Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.). Acta Univ. Upsaliensis. Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science. Uppsala, 19 p.
- Swift D.R. 1965. Effect of temperature on mortality and rate of development of the eggs of the Windermere charr (*Salvelinus alpinus*) // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 22. P. 913–917.
- Valdimarsson S.K., Skúlason S., Snorrason S.S. 2002. The relationship between egg size and the rate of early development in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* // *Environ. Biol. Fish.* V. 65. P. 463–468.
- Wallace J.C., Aasjord D. 1984. The initial feeding of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) alevins at different temperatures and under different feeding regimes // *Aquaculture*. V. 38. P. 19–33.
- Westgaard J.I., Klemetsen A., Knudsen R. 2004. Genetic differences between two sympatric morphs of Arctic charr confirmed by microsatellite DNA // *J. Fish Biol.* V. 65. P. 1185–1191.
- Wilson A.J., Gislason D., Skúlason S. et al. 2004. Population genetic structure of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* from northwest Europe on large and small spatial scales // *Mol. Ecol.* V. 13. P. 1129–1142.