

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ
МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
Федеральное Государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования
ТЮМЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
Институт биологии
Кафедра зоологии и эволюционной экологии животных

На правах рукописи

Некрасов Иннокентий Сергеевич

**МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ
СИГА-ПЫЖЬЯНА (*Coregonus lavaretus pidschian*)
И ХАРИУСОВ (*Thymallus*) В РАЗНОШИРОТНЫХ ОЗЕРАХ
СИБИРИ С НИЗКОЙ АНТРОПОГЕННОЙ НАГРУЗКОЙ**

03.02.06 – Ихтиология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Селюков Александр Германович

Тюмень, 2019

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	10
1.1. Физико-географическая характеристика районов исследования...	10
1.2 История формирования фауны сиговых и хариусовых рыб в водоемах Сибири.....	15
1.3 Систематика и биология сига-пыжьяна	19
1.4 Систематика и биология сибирского и монгольского хариусов.....	20
1.5 Гистоморфологические особенности внутренних органов — индикаторов функционального состояния рыб	25
1.6 Гаметогенез рыб	30
1.7 Характеристика озер как среды обитания исследуемых видов	39
Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	49
Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ	55
3.1 Морфофункциональные показатели сига-пыжьяна в озерах Сибири	55
3.1.1 Биологические особенности и размерно-весовые показатели сига-пыжьяна в разнотипных озерах	55
3.1.2 Морфофункциональные изменения в жаберном аппарате сига-пыжьяна в озерах Сибири.....	60
3.1.3 Морфофункциональное состояние печени сига-пыжьяна	68
3.1.4 Гистофизиологическое состояние половых желез у сига-пыжьяна в озерах Западной и Восточной Сибири.....	78
3.2 Морфофункциональные показатели сибирского хариуса в озерах Восточной Сибири и Тувы.....	93
3.2.1 Биологические особенности и размерно-весовые показатели сибирского хариуса в субарктическом и горном озерах.....	93
3.2.2 Морфофункциональные изменения в жаберном аппарате сибирского хариуса в озерах Кутарамакан и Белковое.....	95
3.2.3 Морфофункциональное состояние печени сибирского хариуса	100
3.2.4 Гистофизиологическое состояние гонад сибирского хариуса в озерах Кутарамакан и Белковое.....	104
3.3 Морфофункциональные особенности монгольского хариуса в горном озере Хиндиктиг-Холь.....	111
ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ	120

ВЫВОДЫ	137
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	138
ПРИЛОЖЕНИЯ	166

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. В последние десятилетия все более актуальным становится проблема сохранения видового разнообразия как необходимого условия устойчивого функционирования экосистем, что позволяет обеспечить стабильность биосферы и среды обитания человека при одновременном сохранении и безболезненном освоении живых организмов (Мэгарран, 1992). Прогнозирование возможных изменений водных экосистем под влиянием антропогенных факторов, определение оптимальных условий и степени их эксплуатации остается основной задачей гидроэкологии (Алимов, 2000). Для ее решения необходим поиск новых и/или дальнейшее совершенствование имеющихся критериев оценки степени антропогенного воздействия на рыб применительно к условиям региона.

Высокобореальные и арктические континентальные водоемы Сибири подвержены крайне экстремальным природным воздействиям. Адаптированная к данным условиям биота таких экосистем обладает достаточно высоким потенциалом. Однако вследствие глобального изменения климата (Bintanja, Wal, 2008; Башкин и др., 2013 и др.), возрастающего антропогенного прессинга и в этих водоемах происходят определенные трансформации, вследствие чего приобретает все большую актуальность мониторинг состояния ключевых видов и сообществ. Соответственно становится необходимым устанавливать их исходный статус для адекватной оценки последующих изменений под влиянием как природных, так и возрастающих техногенных нагрузок. Последнее тем более актуально в связи с реализацией правительством РФ для регионов Сибири ряда проектов, среди которых наиболее значимым является «Северный широтный ход» (2018-2023 гг.). Кроме того, подготовлен комплексный инвестиционный проект «Енисейская Сибирь» (2019-2027 гг.). Очевидно, что их выполнение приведет к неизбежной деградации крайне чувствительных водных экосистем тундры и горных районов Сибири, восстановительные процессы в которых протекают на низком уровне. Постоянный источник

загрязнений (Норильский ГМК) на севере Восточной Сибири лишь усугубляет экологическую ситуацию.

Выбор лососеобразных рыб (сиговых и хариусовых) в качестве тест-объекта состояния разноширотных водоемов обусловлен как высокой чувствительностью к изменяющимся условиям среды обитания, так и низкой устойчивостью к загрязнениям и другим антропогенным воздействиям (Решетников, 1980, 1995; Моисеенко, Лукин, 1999; Селюков, 2012; Селюков и др. 2012; Решетников и др., 2016). Они имеют важное народнохозяйственное значение, характеризуются длительным жизненным циклом и обитают в районах, испытывающих определенную антропогенную нагрузку.

Среди наиболее часто встречающихся представителей сиговых рыб на территории Сибири известен сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian*, на протяжении своего обширного ареала представленный многочисленными формами и расами (Решетников, 1980, 1995), обладающий высокой генетической вариабельностью (Politov et al., 2002; Бочкарев, Зуйкова, 2009; Балдина, 2010). Достаточно широким распространением и столь же высоким полиморфизмом характеризуется сибирский хариус *Thymallus arcticus* (Зиновьев, 2005, 2007; Романов, 2007; Книжин, 2009, 2011). Оба эти вида и послужили своеобразной типовой моделью для характеристики сиговых и хариусовых рыб с целью оценки состояния ряда их органов, в качестве органов-индикаторов, при описании функционального статуса рыб в водоемах естественного ареала почти незатронутых хозяйственной деятельностью. Для сравнения с видами, обладающими широким ареалом, был проанализирован и узкоареальный монгольский хариус.

Цель и задачи исследования. Цель работы состояла в гистофизиологической оценке морфофункционального состояния сига-пыжьяна, сибирского и монгольского хариусов в разноширотных озерах Западной и Восточной Сибири с минимальной антропогенной нагрузкой.

Задачи:

1. Проанализировать размерно-возрастной состав рыб в популяциях сига-пыжьяна, сибирского и монгольского хариусов в разноширотных водоемах различных регионов Сибири.

2. Методами гистологического анализа изучить состояние жаберного аппарата сига-пыжьяна и хариусов из равнинных и горных озерных систем Западной и Восточной Сибири.

3. Исследовать состояние печени у этих видов в разноширотных озерах Сибири для выявления гистопатологических и функциональных изменений органа.

4. Изучить состояние яичников и семенников у сига-пыжьяна, сибирского и монгольского хариусов; охарактеризовать особенности гаметогенеза у разных популяций этих видов в экологически контрастных условиях водоемов Сибири.

Научная новизна. Впервые с использованием гистологических методов проанализировано состояние жаберного аппарата, печени и гонад у сига-пыжьяна и сибирского хариуса в разноширотных озерах Сибири, характеризующихся низкой антропогенной нагрузкой. Приведена качественная оценка и количественная гисто- и цитометрическая характеристика исследуемых органов у широко распространенных в озерно-речных системах Сибири сига-пыжьяна и сибирского хариуса. Впервые в относительно чистых озерных системах Ямала и Гыданского полуострова в Западной Сибири, бассейна Верхнего и Нижнего Енисея в Восточной Сибири выявлены существенные нарушения в состоянии жаберного аппарата, печени и гонад у исследованных рыб и с использованием количественных параметров приведена оценка степени патологических изменений. Впервые с применением гистологических и гистометрических методик изучено состояние внутренних органов — жабры, печень, гонады — у монгольского хариуса на территории России (Тува), показаны значительные

гистопатологические изменения жаберного эпителия в условно чистом горном озере.

Практическая значимость. Полученные результаты могут быть использованы в системе биоиндикации разноширотных водоемов при неизбежном процессе техногенного освоения Сибири. Данные по морфофункциональному состоянию рыб могут стать исходным критерием для последующих сравнительных исследований. Полученный материал по репродуктивным показателям может быть использован для прогнозирования численности популяций, оценки репродукционного потенциала рыб, определения допустимых уловов.

Результаты исследований используются при чтении лекций и проведении практических занятий по спецкурсам «Общая ихтиология» и «Зооиндикация» Института биологии Тюменского государственного университета.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. В разноширотных озерах Западной и Восточной Сибири с низкой антропогенной нагрузкой у сига-пыжьяна, сибирского и монгольского хариусов патоморфологические изменения жабр варьируют в широком диапазоне; гистопатологии печени и гонад возрастают в восточном (сиг-пыжьян) и северном (сибирский хариус) направлениях.

2. Отклонения в состоянии внутренних органов у сига-пыжьяна и хариусовых рыб в незатронутых антропогенной деятельностью озерах могут быть следствием исторически сложившегося природного комплекса и ветрового переноса поллютантов из зон с высокими техногенными рисками.

Личный вклад автора. Автор участвовал во всех экспедициях по сбору ихтиологического материала, лично выполнил общий биологический и гистологический анализы, провел гистометрическую и статистическую обработку, участвовал в интерпретации полученных результатов.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались и обсуждались на международных и всероссийских совещаниях:

международной научно-практической конференции «Стратегические проекты освоения водных ресурсов Сибири и Арктики в XXI веке» (Тюмень, 2012); VIII и IX международных научно-производственных совещаниях по биологии, биотехнике разведения и состоянию запасов сиговых рыб (Тюмень, 2013, 2016); VI всероссийском с международным участием Конгрессе молодых ученых-биологов «Симбиоз-Россия 2013» (Иркутск, 2013); международной научной конференции, посвященной 100-летию ГосНИОРХ «Рыбохозяйственные водоемы России» (Санкт-Петербург, 2014); XIX Международной научно-практической конференции по проблемам управления речными бассейнами при освоении Сибири и Арктики в контексте глобального изменения климата планеты в XXI веке (Тюмень, 2017); Всероссийской научной конференции «Человек и север. Антропология, Археология, Экология» (Тюмень, 2018); Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели», (Екатеринбург, 2018); Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 125-летию проф. В.А. Водяницкого «Загрязнение морской среды: экологический мониторинг, биоиндикация, нормирование» (Севастополь, 2018); Международной научно-практической конференции «Экосистемные услуги и менеджмент природных ресурсов» (Тюмень, 2019).

Публикации. Результаты исследований отражены в 22 публикациях, в том числе в 8 статьях научных журналов из списка ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 4 глав — обзора литературы, материалов и методов исследования, результатов и обсуждения, — выводов, списка литературы и приложений. Объем диссертации составляет 165 страниц и 10 страниц приложений, 29 таблиц, 46 рисунков, 93 микрофотографии. Список цитированной литературы включает 269 источников, из которых 51 на английском языке.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю д.б.н. Александру Германовичу Селюкову за

ценные советы и наставления, понимание и всестороннюю помощь. Также автор выражает благодарность старшему преподавателю кафедры анатомии и физиологии человека и животных к.б.н. Л.А. Шуману и магистранту М.А. Шумилову — за помощь в сборе и обработке материала. За предоставленную возможность сбора материала автор особо благодарен чл.-корр. РАН, д.б.н. Т.И. Моисеенко, д.б.н. В.И. Романову, к.б.н. А.Н. Гадинову, своему отцу С.И. Некрасову и всей семье — за помощь, понимание и терпение.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Физико-географическая характеристика районов исследования

Обь и Енисей — одни из крупнейших и полноводных рек России. Обширные пространства Сибири, занимаемые их бассейнами в разных природно-климатических зонах, обуславливают различные гидрологические режимы и, соответственно, экологические условия в водоемах.

Обь - Иртышский бассейн

Обь-Иртышский бассейн занимает территорию Западной Сибири, Алтая, части Средней Азии и Урала, являясь крупнейшим речным бассейном Северной Евразии — 2990 тыс. км². Основной магистральной рекой этого бассейна, включающего более 150 тыс. рек, является Обь, образуемая от слияния Бии и Катуня на Алтае. Протекая через Западно-Сибирскую низменность, она в своей устьевой части образует Обскую губу Карского моря. Обь подразделяют на Верхнюю, Среднюю и Нижнюю. Отрезок реки от слияния Бии и Катуня до впадения реки Томь (1020 км) относят к Верхней Оби; он обеспечивает около 20% годового стока всей реки и имеет нерестилища и места зимовки ценных видов рыб — сибирский осетр (*Acipenser baerii* Brandt, 1869), нельма (*Stenodus leucichthys nelma* Pallas, 1773), муксун (*Coregonus muksun* Pallas, 1814), пелядь (*Coregonus peled* Gmelin, 1788). Широтный участок реки от устья Томи до устья Иртыша (1500 км) — Средняя Обь, в которую впадают крупные притоки (Томь, Чулым, Васюган, Тым, Вах, Аган, Большой Юган и др.), делая Обь многоводной (Водные ресурсы, 2008). Через данный участок проходят миграции производителей и скат молоди нельмы, муксуна и пеляди, а в его верхней части они нерестятся. После впадения Иртыша до Обской губы (1160 км) — Нижняя Обь. Ее пойма на отдельных участках достигает 65 км в ширину. У пос. Перегребное река делится на Большую и Малую Обь. Характерной особенностью поймы является т.н. соровая система — совокупность водоёмов, образующихся при затоплении понижений долины Оби во время паводка (Москаленко, 1958). Правобережные притоки Нижней Оби (Казым,

Полуй и др.) несут болотные воды, тогда как левобережные — Северная Сосьва, Сыня, Войкар, Собь и др., текущие с Урала и несущие более чистые воды, являются местами нереста и зимовки сиговых рыб: пеляди, чира (*Coregonus nasus* Pallas, 1776), сига-пыжьяна, тугуна (*Coregonus tugun* Pallas, 1814), сибирской ряпушки (*Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848) (Богданов и др., 2005; Экология рыб ..., 2006; Богданов и др., 2017).

Гидрологический режим Оби характеризуется значительным непостоянством, что проявляется в обширном весеннем половодье, относительно небольшом снижении уровня воды летом, менее выраженном осеннем паводке и длительной зимней межени (Речные бассейны, 2000; Стоящева, Рыбкина, 2014; Рыбкина и др., 2016).

Химизм вод Оби определяется химическим составом вод ее притоков, и только в северной части Обской губы на гидрохимический режим влияет Карское море. В бассейне Оби преобладают торфянисто-глеевые, суглинистые и торфяно-болотистые почвы, что определяет формирование поверхностных вод слабой минерализации гидрокарбонатного класса со значительным содержанием органических веществ (Темерев, 2008).

Вследствие преимущественно болотного водосбора, обские воды содержат высокие концентрации железа — 7-10 мг/л (Баранов, 1966), а в период половодья поверхностный сток с равнинных водосборов несет повышенное содержание биогенных элементов (Коробкова, 1995). Важной в гидрохимическом отношении особенностью Средней и, в значительной степени, Нижней Оби является ежегодное развитие заморозов, при которых концентрация растворенного в воде кислорода снижается до 5% от нормального зимнего насыщения (Мосевич, 1947). Это снижение начинается после ледостава, и к весне охватывает большую часть акватории Оби, что является причиной массовой миграции сиговых рыб на зимовку в Обскую губу (Богданов, 2007).

Антропогенное загрязнение вод Обь-Иртышского бассейна обусловлено, главным образом, воздействием нефтегазового комплекса,

транспорта и коммунальных стоков. Как следствие, воды Оби ежегодно выносят в Обскую губу около 120 тыс. тонн нефтепродуктов (Хорошавин, 2010).

Вместе с тем, природно-климатический, гидрологический и гидрохимический комплекс, сложившийся в экосистемах водоемов Обь-Иртышского бассейна, несмотря на значительное загрязнение ряда участков Средней Оби, создает вполне благоприятные условия, обеспечивающие рост, развитие и формирования репродукционного потенциала населяющих его рыб.

Б а с с е й н Е н и с е я .

Енисей — одна из крупнейших рек России, является природной границей между Западной и Восточной Сибирью. От Саян до Карского моря Енисей несет свои воды через все климатические зоны Сибири (Природные ресурсы, 2007). Площадь его водосбора составляет 2580 тыс. км² и уступает только Оби. Бассейн Енисея асимметричен. Его наиболее крупные правобережные притоки — Ангара (1779 км), Подкаменная Тунгуска (1865 км) и Нижняя Тунгуска (2989 км) — дают более половины всего стока. Длина реки от места слияния Большого (Бий-Хем) и Малого (Каа-Хем) Енисея до устья достигает 3487 км (Ресурсы поверхностных вод, 1973).

Большой Енисей начинается из высокогорного озера Кара-Балык, а Малый образуется слиянием двух рек (Мунгарагийн-Гол и Гунын-Гол) на территории Монголии. По характеру речной сети Енисей, как и Обь, подразделяют на три участка. Верхний Енисей охватывает участок русла от места слияния Большого и Малого до Красноярского водохранилища (около 600 км); Средний Енисей – от водохранилища до устья Ангары (около 750 км); Нижний Енисей – от устья Ангары до Усть-Порта (около 1820 км) (Грезе, 1957).

Левобережные притоки — Кас, Сым, Елогуй, Абакан, Турухан — начинаются на заболоченных водоразделах и медленно текут по долинам восточной части Западно-Сибирской низменности. Рыбное население в них

представлено щукой (*Esox lucius* Linnaeus, 1758), плотвой (*Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758), окунем (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758), язем (*Leuciscus idus* Linnaeus, 1758) и ельцом (*Leuciscus leuciscus* Linnaeus, 1758) (Ресурсы поверхностных вод, 1973; Вышегородцев, Заделенов, 2013). Правобережные притоки горного и полугорного типа — Ангара, Подкаменная и Нижняя Тунгуски, Курейка — протекают в узких и глубоких долинах Средне-Сибирского плоскогорья. В составе их рыбного населения преобладают сибирский хариус (*Thymallus arcticus* Pallas, 1776), ленок (*Brachymystax lenok* Pallas, 1773), таймень (*Hucho taimen* Pallas, 1773), тугун, щука, окунь, елец и налим (*Lota lota* Linnaeus, 1758). Встречаются осетр и стерлядь (Ресурсы поверхностных вод, 1973; Вышегородцев, Заделенов, 2013).

Пойма Енисея, по сравнению с поймой Оби, развита очень слабо: в верховьях она совершенно отсутствует, в среднем течении носит преимущественно мозаичный характер и только в нижнем течении хорошо развита (Ольшанская, 1964). В бассейне Енисея преобладают олиготрофные, олиготрофно-мезотрофные и мезотрофные озера (Вышегородцев, Заделенов, 2013).

Воды Енисея отличаются чрезвычайно низкой минерализацией, не превышающей в летний период 100 мг/л. Это обусловлено многолетней мерзлотой, снижающей дренаж почвы и препятствующей вымыванию минеральных солей, а низкие температуры замедляют разложение и минерализацию органических веществ, что препятствует насыщению воды солями (Природные ресурсы, 2007).

Кормовая база. В верхнем течении реки зоопланктон развит слабо и только в Енисейской губе и дельте, где течение слабее, он играет важную роль в питании муксуна, пеляди, омуля (*Coregonus autumnalis* Pallas, 1776) и ряпушки. По данным В.Н. Грезе (1953), в основном русле верхнего течения Енисея биомасса зоопланктона составляет 0,1-0,2 мг/м³, постепенно возрастает к низовьям, и в нижнем течении достигает 290-300 мг/м³, в дельте — до 726 мг/м³ и в Енисейской губе — 450 мг/м³.

Среди зообентоса в Верхнем Енисее наибольшее значение имеют ручейники, поденки, некоторые хирономиды. Биомасса зообентоса варьирует от 7,5 кг/га в его верхней части до 20,8 кг/га — в нижней. В Среднем Енисее численность литореофилов (ручейников, поденок) сокращается, а псаммофилов (моллюсков, олигохет, личинок хирономид) возрастает. Их биомасса составляет 10,6-11,5 кг/га. Для нижнего течения Енисея характерно присутствие олигохет, личинок хирономид и амфипод, но уменьшение количества моллюсков; биомасса зообентоса в среднем составляет 13,5 кг/га.

И х т и о ф а у н а . В водоемах бассейна Енисея обитает до 50 видов рыб и один вид бесчелюстных, относящихся к 9 отрядам. Истоки Енисея населяют главным образом сибирский хариус, елец, реже — ленок и таймень. В бассейне Верхнего Енисея обычны сиги, налим, щука, плотва, окунь, елец. В южной зоне бассейна обитают преимущественно щука, плотва, елец, серебряный карась (*Carassius gibelio* Bloch, 1782) и окунь; в горных реках — сибирский хариус, ленок, таймень. В олиготрофных озерах промысловыми видами являются сиг-пыжьян и сибирский хариус. В северной зоне бассейна расположены основные нерестово-выростные и нагульные площади ценных промысловых рыб – сибирского осетра, нельмы, омуля, сибирской ряпушки, сига, муксуна и др. (Вышегородцев, 2000; Вышегородцев, Заделенов, 2013).

Видовой состав и количественное соотношение рыб по акватории бассейна распределяется неравномерно. Только щука, таймень и налим встречаются по всему Енисею, хотя их численность на разных участках реки неодинакова. Основным местом обитания чира, сига и пеляди являются водоемы придаточной системы Нижнего Енисея. Речная форма сига и ленок населяют преимущественно Верхний и Средний Енисей (Вышегородцев, 2000; Вышегородцев, Заделенов, 2013).

Основным местом обитания сиговых рыб являются низовья Енисея, однако выше Туруханска их численность, за исключением тугуна, резко снижается. Речной сиг и валец (*Prosopium cylindraceum* Pennant, 1784), обитающие в верхнем и среднем течении, малочисленны по причине

отсутствия нагульных площадей, условий для нереста и слабого развития зоопланктона вследствие быстрого течения (Михалев, 1989; Вышегородцев, Заделенов, 2013).

В последние десятилетия на ихтиофауну Енисея оказывается мощное антропогенное воздействие. Наряду с русловым регулированием существенное воздействие на ихтиофауну оказывают загрязнение водоемов и водотоков, интенсивный промысел, техногенное воздействие (золотодобыча, добыча ПГМ, строительство мостовых переходов, трубопроводов и т.д.). При этом сукцессионные процессы в экосистеме после прекращения действия антропогенного фактора к восстановлению исходных ихтиоценозов не приводят (Вышегородцев, Заделенов, 2013).

1.2. История формирования фауны сиговых и хариусовых рыб в водоемах Сибири

В нашей работе исследуется морфофункциональное состояние представителей двух семейств лососеобразных рыб — сига-пыжьяна (*Coregonidae*) и сибирского хариуса (*Thymallidae*), — которые относятся к арктическому пресноводному и бореальному предгорному фаунистическим комплексам. Согласно Л.С. Бергу (1949), фаунистический комплекс (фаунула, или фаунистическая группа) представляет собой совокупность видов, связанную общностью своего географического происхождения, т.е. развитием в одной географической зоне, к абиотическим и биотическим условиям которой они приспособлены.

Как и все представители лососеобразных рыб, сиговые и хариусовые характеризуются высокой чувствительностью к изменению экологических условий. Такие особенности и характер распределения этих рыб обусловлены их генеалогией, основные гипотетические положения которой изложены далее.

По данным биогеографического анализа, неоднократные колебания уровня океана в четвертичном периоде происходили, начиная с конца

плиоцена (Линдберг, 1972). Тогда же проходили массовые перемещения организмов на значительные расстояния.

Согласно Г.У. Линдбергу (1972), монгольский, черный байкальский и косоогольский хариусы относятся к категории локальных эндемиков Сибири, которые приурочены только к горным рекам и озерам, и в пределах Западно-Сибирской низменности отсутствуют. Для большинства *типично пресноводных рыб* Сибири (по терминологии Г.У. Линдберга) характерна экологическая приуроченность к предгорным и горным участкам рек, а меньшинства — эврибионтность, не исключающая возможности существования и в предгорных участках рек, где имеются пойменные озера.

Под влиянием двух мощных факторов — трансгрессии и горного оледенения — весь этап усиленного формирования фауны протекал в пределах предгорных районов. Более приспособленными к создавшимся условиям оказались хариусы, которые дали наибольшее число региональных и локальных эндемиков. Богатство и разнообразие в реках Сибири сиговых рыб и лососевых (р. *Salvelinus*) может быть обусловлено значительными геогидрократическими колебаниями (Линдберг, 1972). Во время одной из трансгрессий в результате подпора в узких участках долин Оби и Енисея Западно-Сибирская низменность почти целиком находилась под водой. Присутствие в Путоранских озерах морских и солоноватоводных реликтов также свидетельствует, что и плато Путорана полностью под ледниковым покровом не находилось (Линдберг, 1972).

Известно (Решетников, 1980, 2010), что виды семейств даллиевые, лососевые, сиговые и хариусовые определяют облик пресноводной ихтиофауны Арктики. В нашей работе изучались гистоморфологические особенности ряда ключевых органов у доминирующих представителей разных фаунистических комплексов, сформировавшихся в процессе длительных климатических и гидрологических изменений северной Азии: хариусовых рыб, представителей бореального предгорного и сиговых —

арктического пресноводного фаунистических комплексов (Никольский, 1947, 1953).

Сиговые входят в состав отряда Salmoniformes, которое в настоящее время представлено 3 семействами (Salmonidae, Coregonidae, Thymallidae) (Решетников, 1975, 1980, 1995). Они населяют почти все водоемы Циркумполярной зоогеографической подобласти, их нет только в Гренландии. Северная граница ареала проходит по побережью и островам Северного Ледовитого океана, южная по водоемам 60-50° с.ш. Подобное широкое распространение обусловлено тем, что в палеогене существовала единая зоогеографическая область — Амфипацифика (или Берингия), которая в виде сухопутного моста соединяла Северную Азию и западную часть Северной Америки (Решетников, 2010). Ю.С. Решетников предполагает, что именно в горных водоемах этой области и находился «центр возникновения» сиговых рыб как самостоятельной группы; и там же в олигоцене произошло ее разделение на сиговых, лососевых и хариусовых рыб.

Три современных рода сиговых рыб — *Stenodus*, *Prosopium*, *Coregonus* — существовали уже с начала неогена. Считается (Решетников, 2010), что подрод *Coregonus sensu lato* наиболее молодой в семействе сиговых, он сформировался в Восточной Сибири, а имеющаяся морфологическая и экологическая дивергенция обусловлены широким проникновением предков современных видов в озера и низинные биотопы. Современные данные позволяют считать, что центром возникновения и расселения подрода *Coregonus sensu stricto* также является Восточная Сибирь, откуда он расселялся по водоемам Европы и Америки. Современное видовое разнообразие сиговых рыб (особенно рода *Coregonus sensu lato*) возникло в плейстоцене и связано с ледниковым похолоданием. Полиморфизм вида *C. lavaretus* обусловлен его относительной молодостью и незавершенностью процессов формообразования (Решетников, 2010).

По Г.В. Никольскому (1947, 1953, 1980), все сига относятся к арктическому бореальному пресноводному комплексу. Настоящим арктическим видом считается тот вид, который постоянно живет и размножается в арктических водах, и практически весь его ареал или его большая часть находится в Арктике (Решетников, 2007). В нашей работе к арктическому виду можно отнести сига-пыжьяна, который постоянно обитает и размножается в Арктике, а если часть ареала приходится на бореальную зону, то это горные холодные реки и озера (Атлас..., 2003; Попов, 2012; Журавлев и др., 2014).

Считается, что сложность структуры северных экосистем Европы и Сибири достигается не за счет увеличения числа видов (как в водоемах Северной Америки и Африки), а за счет повышения разнообразия внутривидовых форм, которые в энергетическом отношении эквивалентны самостоятельным видам. Соответственно, полиморфизм и эврифагия — характерные черты ихтиофауны водоемов Севера Евразии. Поэтому большое внутривидовое разнообразие сиговых и лососевых рыб, по мнению Ю.С. Решетникова (1980, 1984, 1994, 1995), является результатом эволюции северных экосистем по пути увеличения числа внутренних связей.

Аркто-бореальные виды распространены преимущественно в арктических, а не в бореальных водах. Из пресноводных рыб к ним относятся, в частности, хариусы р. *Thymallus* — представители бореального предгорного комплекса (Никольский, 1980). Широкий ареал имеет сибирский хариус (*Thymallus arcticus*), населяющий водоемы Сибири и Америки.

Согласно предположениям А.Н. Световидова (1936), происхождение различных видов хариусовых рыб приурочено к южным участкам речных бассейнов Сибири и Дальнего Востока. В настоящее время двумя основными центрами видообразования и морфогенеза хариусовых рыб принято считать воды Алтае-Саянского нагорья и бассейн Амура (Черешнев, 1986; Книжин, 2009, 2011; Романов, 2005, 2007; Romanov, 2017).

В результате геогидрократических процессов, происходивших в конце четвертичного периода, на границе плиоцена и плейстоцена, обособились две географические зоны: Центрально-азиатская и Дальневосточная. Изоляция и возникшее в плейстоцене похолодание обусловили направление микроэволюционных процессов у хариусов в водоемах этих бассейнов, из которых в дальнейшем и происходило их расселение.

1.3. Систематика и биология сига-пыжьяна

Обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758), будучи чрезвычайно полиморфным видом, относится к группе сиговых рыб с нижним ртом; при этом положение рта может изменяться от типично нижнего до почти конечного (Атлас ..., 2003). В середине XX века было описано более 30 подвидов сига, однако после проведенной ревизии (Решетников, 1980, 1995; Рыбы в запов. России, 2010; Сидоров, Решетников, 2014) это разнообразие было сведено в 6 подвидов, одним из которых является сиг-пыжьян, или сибирский сиг *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788).

Известно (Решетников, 1980), что нередко в одном водоеме сиг представлен несколькими формами, различающимися по числу жаберных тычинок, спектру питания и местам нереста. В таких крупных водоемах, как Ладожское, Онежское озера и оз. Имандра число форм может достигать до 4-9 (Решетников, Лукин, 2006).

Сиг характеризуется большим разнообразием экологических форм, которые подразделяются на прибрежные, глубоководные и пелагические с разным характером питания — от типичных планктофагов до типичных бентофагов. Максимальный отмеченный возраст сигов 15-20 лет, но в уловах преобладают особи в возрасте 7-10 лет. Популяции малотычинковых сигов-бентофагов, как правило, созревают позднее и достигают больших размеров, в отличие от многотычинковых. Длина рыб в уловах варьирует от 10-15 см у мелких форм до 30-60 см — у крупных. Полупроходные и озерные сиви

отличаются крупными размерами — до 68 см при массе 1-2 кг, максимальная масса сига 12 кг (Решетников, 1980).

Сиг-пыжьян характеризуется циркумполярным распространением. В России он населяет реки бассейна Балтийского моря, водоемы бассейна Северного Ледовитого океана, от Баренцева и Белого морей до Чукотки, а также реки Пенжина и Анадырь. В Баунтовских озерах (Забайкалье) обитает уникальный сиг с весенним икрометанием, который выделяют в особый подвид *C. l. baunti*. В Северной Америке — водоемы Аляски и Канады, там же встречается близкая форма *C. clupeaformis* (Mitchill, 1818) (Решетников, 1979, 1980; Скрябин, 1979; Черешнев и др., 2002; Рыбы в запов. России, 2010; Сидоров, Решетников, 2014).

Половой зрелости сиг-пыжьян обычно достигает (в возрасте 4-6 лет, известны пропуски нереста (Решетников, 1966, 1967, 1980). Размножение проходит в осенне-зимний период, начинается при температуре воды ниже 4-6°C. Плодовитость тесно связана с размерно-весовыми показателями рыб и варьирует в диапазоне 4-80 тыс. икринок, чаще 20-30 тыс. Эмбриональный период продолжается всю зиму и занимает 190-210 сут. (Черняев, 1973; Черняев, Пичугин, 1999; Рыбы в запов. России, 2010; Сидоров, 2008; Сидоров, Решетников, 2014; Решетников и др., 2016).

Личинки при вылуплении имеют длину 8-11 мм и массу 5-6 мг. Личиночный период сига-пыжьяна включает 5 этапов и продолжается 30-40 суток (Богданов, 1998; Шестаков, 1998). В реках молодь сносится течением на заливные участки и в пойменные озера, где и нагуливается. Молодь начинает питаться мелкими формами зоопланктона (коловратки, веслоногие и ветвистоусые ракообразные), позднее в рационе появляются личинки хирономид и других насекомых (Рыбы в запов. России, 2010).

1.4 Систематика и биология сибирского и монгольского хариусов

Хариусовым рыбам *Thymallidae* посвящено значительное количество работ в области систематики, морфологии, генетики, экологии (Световидов,

1936; Гундризер, 1967; Зиновьев, 2006, 2007; Книжин, 2009, 2011; Книжин и др., 2008; Романов, 2005; Романов, 2017 и др.). Семейство представлено одним родом — хариусы (*Thymallus*). Все они пресноводные рыбы, часто обитающие в небольших быстрых речках, холодных озерах Европы, Азии и Северной Америки (Берг, 1948; Никольский, 1971; Атлас ..., 2003), наряду с ленком и тайменем входят в бореальный предгорный фаунистический комплекс (Никольский, 1980).

С и б и р с к и й х а р и у с *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) является широко распространенным видом со сложной внутривидовой структурой (Никольский, 1971). Споры о его систематическом положении не утихают уже около века. В Атласе пресноводных рыб России (2003) были выделены 8 подвидов сибирского хариуса: номинативный подвид *Thymallus arcticus arcticus* (Pallas, 1776) западносибирский хариус; *Th. arcticus pallasi* (Vallenciennes, 1848) восточносибирский хариус; *Th. arcticus mertensii* (Vallenciennes, 1848) камчатский хариус; *Th. arcticus baicalensis* (Dybowski, 1874) черный байкальский хариус; *Th. arcticus brevipinnis* (Svetovidov, 1931) белый байкальский хариус; *Th. arcticus grubei* (Dybowski, 1869) амурский хариус; *Th. arcticus signifer* (Richardson, 1823) аляскинский хариус. В Монголии был описан еще один подвид *Th. arcticus nigrescens* (Dorogostaisky, 1923) хубсугульский (косогольский) хариус, который одно время рассматривался в ранге вида (Берг, 1948), но позже (Рыбы МНР, 1983; Аннот. кат., 1998) был вновь переведен в ранг подвида. Из рек Кореи описан *Th. arcticus yaluensis*, однако валидность его подвергается сомнению (Книжин и др., 2007).

В соответствии с недавними изменениями в семействе хариусовых, статус вида получили черный байкальский (*Th. baicalensis* Dybowski, 1874), верхнеобский (*Th. nikolskyi* Kaschenko, 1899), верхнеенисейский (*Th. svetovidovi* Knizhin et Weiss, 2009), буреинский (*Th. burejensis* Antonov, 2004), маркакольский (*Th. brevicephalus* Mitrofanov, 1961), амурский (*Th. grubii* Dybowski, 1869) с 2 подвидами, нижеамурский (*Th. tugarinae* Knizhin,

Antonov, Safronov et Weiss, 2007) и ленский (*Thymallus sp.*) хариусы (Книжин, 2009).

На большей части Сибири хариус представлен восточносибирским (реки Пясины, Лена, Яна, Индигирка, Колыма, Хатанга, Хантайка) и западносибирским (бассейн Оби, Енисей и внутренние водоемы Северо-Запада Монголии) подвидами. Ограниченный ареал занимают эндемики озера Байкал: черный и белый байкальские хариусы (Романов, 2004; Зиновьев, 2005).

При этом фауна хариусовых рыб бассейна Енисей довольно разнообразна и представлена различными группами. В русловой части и правых притоках Среднего и Нижнего Енисей преобладают байкальские хариусы *Th. baicalensis* Dybowski и *Th. brevipinnis* Svetovidov (Романов, 2007). Ряд исследователей считает, что на большей части бассейна Енисей обитает вид, близкий к подвидам *Th. a. baicalensis* или *Th. baicalensis* (Weiss et al., 2007; Книжин и др., 2006). Впоследствии было сделано заключение о том, что в бассейне реки Енисей обитают три вида: сибирский хариус, черный байкальский хариус и верхнеенисейский хариус (Книжин, 2009, 2011; Книжин, Вайс, 2009).

Согласно Е.А. Зиновьеву (2005; 2007), у хариусовых имеются речные, озерные и ручьевые экотипы с промежуточными экоформами; в среднем и нижнем течении Енисей с притоками встречаются длинноцикловые популяции вида, а в верховьях бассейна (оз. Нойон-Холь) обычны карликовые озерные формы.

Сибирский хариус населяет водоемы арктического побережья Евразии — от Печоры до Чукотки, Камчатки, Охотского побережья и Сев. Америки. В летний период предпочитает воды горных рек и озер. На зимовку спускается в более глубокие места. В отличие от озерных форм, речные отличаются сильным положительным реотаксисом (Кауа, 1989). Весной мигрирует в верховья для нагула и размножения. Является типичным эврифагом; питается круглый год, зимой менее интенсивно. Молодь питается

низшими ракообразными и мелкими формами других беспозвоночных, с возрастом спектр расширяется: до 70% составляют личинки ручейников, гаммарусы, черви, моллюски, воздушные насекомые, хирономиды и икра сига (Тугарина, 1981). Половой зрелости достигают в 3-4 года. Половой диморфизм выражен в более яркой окраске и увеличении задней части спинного плавника у самцов. В уловах представлен особями от 2+ до 8+. Нерестовый ход начинается в конце апреля-мае. Нерестилища располагаются в горных реках с быстрым течением. Нерест происходит в мае-июне при температуре 6-12°C на отмелях с каменисто-галечным грунтом. Эмбриональное развитие продолжается 10-14 суток (Соин, 1963; Черняев, 2001).

Монгольский хариус *Thymallus brevirostris* (Kessler, 1879) является самым крупным видом в семействе хариусовых. Помимо больших размеров, отличительной особенностью является длинная голова (20-25 % длины тела по Смитту), большой рот и хорошо развитые зубы на челюстях, головке сошника, нёбных костях и языке (Берг, 1948; Атлас пресн. рыб России, 2003; Книжин и др., 2008).

Подвиды отсутствуют, описанный из высокогорных озер Монголии подвид *Th. brevirostris kozovi* (Дашдорж и др., 1968) признан невалидным (Рыбы МНР, 1983; Решетников и др., 1997; Аннот. кат., 1998). Близкий к монгольскому хариусу вид *Thymallus svetovidovi* Knizhin et Weiss, 2009, описан из верховьев Енисея в Монголии (Книжин, Вайс, 2009). В настоящее время считается (Книжин и др., 2008; Слынько и др., 2010), что монгольский хариус бассейна р. Кобдо представлен крупной (хищной) и мелкой (бентосоядной) формами. Генетическое единство крупной и мелкой форм, их однородность по меристическим признакам, сходство в характере варьирования окраски чешуйного покрова и рисунка на спинном плавнике свидетельствуют об их принадлежности к одному виду.

Монгольский хариус распространен во внутренних водоемах северо-западной Монголии, в бассейнах рек Кобдо и Дзабхан и в ряде озер

(Гундризер, 1966; Тугарина, Дашидоржи, 1972), некоторые из которых находятся в горных регионах и характеризуются экстремальными гидрологическими условиями. На территории России монгольский хариус встречается в водоемах Тувы, относящихся к бассейну рек Кобдо (озера Груша, Ак-Коль, Хиндиктиг-Холь), верховьям р. Моген-Бурен и ее притоках, и в бассейне р. Карги, впадающей в бессточное озеро Урек-Нур в Монголии (Гундризер, 1966; Тугарина, Дашидоржи, 1972; Рыбы МНР, 1983; Атлас пресн. рыб России, 2003).

В озерах Хотон-Нур и Хурган-Нур хариус растет быстрее, чем в русловой части р. Кобдо и других водоемах Центрально-Азиатского бассейна. Так, к возрасту 6+ при длине (по Смитту) 55-56 см он достигал массы 1,6-1,8 кг, тогда как в р. Кобдо масса отловленных рыб этого возраста при длине 30-40 см не превышала 700 г (Книжин и др., 2008). Максимальный зафиксированный возраст составил 11 лет при длине 67 см и массе 3,4 кг (Книжин, 2009).

Монгольский хариус летом держится преимущественно в реках, осенью уходит в озера. Питается круглый год, но особенно интенсивно летом. Основной пищей являются личинки насекомых, воздушные насекомые, бокоплавцы, моллюски и рыба. С возрастом доля рыбы в спектре питания увеличивается до 40%.

Половая зрелость наступает на 5-6-м году жизни, половые различия проявляются в увеличении у самцов размеров непарных плавников и усилении окраски. Нерестится в апреле-мае в реках и их притоках на галечных отмелях и перекатах при температуре воды 5-7°C. Икру зарывает в бугры. Плодовитость от 2 тыс. икринок у впервые нерестующих и до 17-18 тыс. икринок к 12-летнему возрасту; максимальная — 21450 (Гундризер, Попков, 1984). Эмбриональное развитие, в зависимости от температуры воды, длится около месяца (Рыбы МНР, 1983; Экология рыб МНР, 1985).

Описанные представители лососеобразных рыб принадлежат разным семействам и относятся к разным фаунистическим комплексам, и в силу

исторических причин, обусловленных многолетними периодами климатических и геогидрократических изменений, эти рыбы стали доминировать в высокобореальных и субарктических водоемах. Именно здесь они находят оптимальные условия существования. Однако на протяжении последнего столетия нарастающий антропогенный пресс оказывает на них угнетающее влияние, поскольку от остальных туводных рыб отличаются высокой чувствительностью и одновременно низкой устойчивостью к загрязнениям и другим антропогенным воздействиям. Характеристика ряда ключевых органов, обуславливающих адаптационную пластичность этих рыб при возрастающих экологических нагрузках, позволит дать более объективную оценку их состояния в современных условиях.

1.5 Гистоморфологические особенности внутренних органов – индикаторов функционального состояния рыб

Ж а б р ы

Жабры рыб, наряду с газо- и водно-солевым обменом, выполняют в организме рыб барьерную функцию и обладают наивысшей реактивностью в сравнении с другими органами, адекватно реагируя на изменения гидрохимического режима (Виноградов, 1987; Матей, 1987; Грищенко, Акбаев и др., 1999; Гаврюсева, 2009). Анализ состояния жаберного аппарата рыб часто используется для оценки их морфофункционального статуса (Матей, 1990, 1996; Амплеева, Ложниченко, 2010; Сафиханова и др., 2012) как высшего трофического звена пресноводных экосистем.

У костистых рыб на жаберных дугах располагаются жаберные лепестки (филаменты), или первичные ламеллы, которые в свою очередь несут вторичные (респираторные) ламеллы. Жаберный эпителий подразделяется на многослойный первичный (вставочный) эпителий филамента, составляющий афферентную зону, и двухслойный вторичный (эфферентная зона), покрывающий респираторные ламеллы. Последние составляют свыше 90%

от общей площади тела рыб (Аmineва, Яржомбек, 1984; Wilson, Laurent, 2002). Эпителий филамента выполняет, как правило, осморегуляторную и защитную (слизеотделительный) функции, эпителий ламелл — респираторную (Матей, 1990; 1996).

Количество клеточных слоев афферентной зоны обусловлено экологией того или иного вида и условиями среды. Снижение числа слоев эпителия сокращает дистанцию «кровь-среда», что способствует более интенсивному обмену между внутренней и внешней средой (Матей, 1990).

Гистологическое состояние жаберного эпителия является показателем качества внешних условий, т.е. могут быть следствием неблагоприятного кислородного и гидрохимического режима. В связи с выполняемыми ими функциями, жабры являются первой мишенью растворенных в воде токсикантов и основным местом их поглощения, что ведет к нарушению метаболизма, сопровождающимся изменениями в структуре жаберного аппарата (Mataqueiro, 2008; Джомерт и др., 2009; Santos, Gomes et al., 2011; Лукин, Лукина, 2015).

Выделяют три этапа морфологических изменений жаберного аппарата. Для первого этапа характерны адаптивно-компенсаторные перестройки, не носящие патологического характера: увеличение секреции слизи (гистологически проявляется в увеличении плотности слизистых клеток в афферентной зоне), увеличение слоев вставочного эпителия, утолщение респираторных ламелл, гиперемия в капиллярах и инфильтрация лимфоцитов (Бугаев и др., 1991). Увеличение секреции слизи обеспечивает неспецифическую защиту жабр от различных неблагоприятных воздействий, а утолщение первичного и вторичного эпителия усиливает барьер между внешней и внутренней средой организма, однако эти морфологические изменения затрудняют газовый и ионный обмен, выделение продуктов метаболизма, что может неблагоприятно сказаться на общем состоянии организма. Гиперемия является следствием недостаточного газообмена и может привести к колбовидному вздутию апикальных участков ламелл,

аневризмам и, как следствие, разрыву кровеносных сосудов. Инфильтрация лимфоцитов свидетельствует об инфекционном или паразитарном факторе. Установлено (Li et al., 2011), что при воздействии ряда токсикантов в жабрах рыб происходят адаптивные протеомные модификации.

На втором этапе происходят структурные нарушения в респираторном и вставочном эпителиях, проявляющиеся в гипертрофии и гиперплазии респираторных клеток, отслоении первичного, а иногда и вторичного эпителия от ламелл, частичном разрушении межклеточных соединений, срастании респираторных ламелл (Матей, Комов, 1983; Матей, 1987; 1990). Эти нарушения приводят к значительному нарушению функции органа, потере организмом ионов или обезвоживанию, однако полного разрушения эпителия и жаберных ламелл не происходит, поэтому такая ситуация может быть обратимой. Примером обратимости данных адаптивно-компенсаторных перестроек может служить обитатель пресных и солоноватоводных водоемов Карибского бассейна мраморный ривулус (*Kryptolebias marmoratus* Poye, 1880), способный проводить в воздушной среде до недели. Все морфологические изменения его жаберного аппарата обратимы и не носят компенсаторного характера (Ong et al., 2007).

На третьем этапе происходит необратимое разрушение респираторного эпителия, десквамация (слущивание), оголение капилляров, некроз жаберных лепестков и лизис мышечных волокон жабр. Функционирование органа в таких участках полностью прекращается и его восстановление обычно не происходит (Матей, 1987, 1990; Селюков и др., 2003; Селюков, 2007, 2012).

При изменении минерализации, кислотности, резких колебаниях температуры среды, воздействии токсикантов различной природы наблюдается различная степень структурных изменений. Исследованиями ряда авторов (Матей и др., 1993; Горковец, 2002; Santos, Gomes et al., 2011; Santos et al., 2012; Исаков, 2002; Сафиханова и др., 2012; Lorin-Nebel et al., 2013; Sollid et al., 2005; Селюков, 2007, 2012; Лукина, 2014; Лукин, Лукина,

2015; Пашина и др., 2015) показано, что в жабрах могут встречаться различные отклонения, такие как гиперплазия и адгезия филламентов и ламелл, аневризмы, отёки респираторных ламелл, искривление и срастание филламентов и ламелл, дегенерация хрящевых элементов, неоплазия, некроз ткани, отслоение дыхательного эпителия с поверхности вторичных ламелл, разрывы мембран клеток и др.

Таким образом, жаберный аппарат, обеспечивающий важнейшие метаболические функции рыб — газообмен и водно-солевой обмен, — непосредственно контактируя с загрязняющими веществами, выполняет также и барьерную функцию. Обладает наивысшей реактивностью в сравнении с другими органами, так как наиболее быстро отвечает на изменения гидрохимического режима.

Печень

Печень является органом с очень широкими функциональными характеристиками. Его основное назначение — трансформировать питательные вещества в такие соединения, которые могли бы быть использованы организмом или удалены.

Печень представлена паренхимой и стромой (кровеносные сосуды и соединительная ткань). Паренхима обладает гомогенной структурой и содержит многочисленные клетки: гепатоциты, макрофаги, эпителиальные, эндотелиальные, жиросодержащие клетки, выстилающие печеночные синусоиды. Гепатоциты имеют полигональную форму и составляют около 80% популяции клеток печени, выполняющих большинство ее функций; они относятся к растущему типу эпителия, для которого характерен низкий коэффициент истинной пролиферации и обновляемости (Салмова, Журавлева, 2012).

Гепатоциты рыб в 6-8 раз меньше клеток печени млекопитающих, что указывает на большее отношение поверхности к объему. Это создает определенные преимущества при метаболизме, т.к. субстраты и кислород

поступают, а продукты метаболизма покидают мелкие клетки быстрее, чем крупные (Савина и др., 1997).

Каждый гепатоцит может выполнять до нескольких сотен метаболических функций, необходимых для поддержания жизнеспособности организма. Гепатоциты вступают в контакт с веществами, поступающими по системе воротной вены печени из желудочно-кишечного тракта, активно участвуют в обмене белков, углеводов, жиров, гормонов, витаминов и др. В гепатоцитах накапливаются липидные включения, и их анализ позволяет оценить энергетические резервы организма. Так, снижение содержания жира в гепатоцитах у лососевых рыб до 30% снижает функциональные возможности печени и уменьшает сопротивляемость организма к неблагоприятным факторам среды (Силкина и др., 2012). Также имеет место половая специфика в количественном и качественном содержании липидов у рыб в период размножения, что отражается на готовности их репродуктивной системы к предстоящему нересту (Строганов, 1962; Wallace, Selman, 1981).

Печень является главным органом биотрансформации не только питательных веществ, но и органических ксенобиотиков (Heath 1995; Hinton, Segner et al., 2001), что в условиях острой или хронической интоксикации приводит к ее патологическим изменениям (Heath, 2002; Thophon, Kruatrachue et al., 2003). Сведения о гистопатологиях этого органа под воздействием разнотипных токсикантов представлены в ряде работ (Дохолян, Ахмедова, 1974; Khangarot, 1992; Алтуфьев, 1994; Соох, 1994; Paris-Palacios et al., 2000; Pacheco, Santos, 2002; Marty et al., 2003; Селюков, 2007, 2012; Agamy, 2012; Fricke et al., 2012; Лукина, 2014; Лукин, Лукина, 2015; Sharamok et al., 2017). При интоксикации печени в ней, в зависимости от вида токсиканта и продолжительности экспозиции, выявляются жировое перерождение, лизис паренхимы, скопления расположенных концентрическими слоями гепатоцитов, появление в них крупных вторичных и третичных лизосом, миелиновых фигур, сокращение числа митохондрий,

увеличение количества комплексов Гольджи (Khangarot, 1992; Bernet et al., 1999; Paris-Palacios et al., 2000; Roncero et al., 2002; Agamy, 2012; Fricke et al., 2012).

Таким образом, печень является органом с чрезвычайно широким функционально-метаболическим профилем, играющим ключевую роль в метаболизме и последовательном выведении ксенобиотиков, но при этом подвергается разнообразным и глубоким изменениям. Последнее неблагоприятным образом сказывается на функционировании организма, развитии его репродуктивной системы, тем более что в печени синтезируется и переносится с кровью в развивающиеся ооциты сложный белковый комплекс, обеспечивающий трофические потребности зародыша — вителлогенин (Wallace, Selman, 1981; Selman et al., 1986 и др.).

1.6 Гаметогенез рыб

О о г е н е з

Важнейшим показателем полноценного существования вида является состояние репродуктивной системы особей. Рядом исследований (Персов, 1972; Фалеева, 1975; Кошелев, 1984; Селюков, 1986, 2007, 2012; Савваитова и др., 1995; Моисеенко, Лукин, 1999; Лукин, 2000; Моисеенко, 2002; Rowe, 2003; Шилова, Шатуновский, 2005; Большаков, Моисеенко, 2009; Моисеенко, 2010; Селюков и др., 2012 а, б) показано, что любые изменения в окружающей среде могут повлиять на процессы гаметогенеза, икрометания и эмбрионального развития рыб, и даже привести к нарушению их нормального протекания, а впоследствии — к появлению нежизнеспособного потомства, что снижает репродукционный потенциал вида.

Оценка репродуктивной системы рыб часто производится на основании визуального описания, однако значительно более точные сведения о состоянии и развитии половых клеток предоставляет метод гистологического анализа (Микодина и др., 2009; Гентен и др., 2016).

Важным показателем уровня репродуктивной системы рыб является состояние гамет старших генераций, а наличие многочисленных молодых поколений указывает на устойчивое пополнение фонда половых клеток. В яичниках отмечают размеры ооцитов, формирование оболочек, состояние ооплазмы — степень вакуолизации, диаметр гранул желтка, жировые включения — положение ядра в ооците, количество и расположение ядрышек (Чмилевский, 1972, 2017; Кошелев, 1984; Селюков, 1986 и др.).

По строению яйцеклеток лососеобразных рыб имеются данные, достаточно информативные для оценки родственных отношений между семействами (Иванков, Шкарина, 1981; Иванков, Сергиенко, 1983; Иванков, Терехова, 1988). При анализе публикаций по строению яйцеклеток периода трофоплазматического роста у рыб отряда лососеобразных *Salmoniformes* можно привести ряд общих черт (табл. 1), характеризующих ооциты рыб семейств лососевых, сиговых и хариусовых:

- а) отсутствие студенистой оболочки;
- б) наличие более тонкой желточной оболочки по сравнению с желточной оболочкой яйцеклеток корюшковидных – *Osmeroidei* (Иванков, Шкарина, 1981; Иванков, 1978, 1987);
- в) образование двух зон вакуолей: приядерной, содержащей в основном липиды, и периферической, содержащей углеводно-белковые компоненты;
- г) содержание в желтке как белков и липидов, так и некоторых углеводов;
- д) слияние желточных гранул и образование глобул крупных размеров по мере созревания ооцита с последующей гомогенизацией его содержимого (Максимова, 1991; Зайцева, Смирнова-Залуми и др., 2008).

Как отмечал Иванков (1987), для каждой систематической группы рыб на уровне отряда, подотряда и особенно семейства имеются своеобразные, характерные только для этой группы цитоморфологические и цитохимические закономерности организации вителлогенных ооцитов. У представителей семейств лососевых и сиговых автор показал различия в характере вакуолизации цитоплазмы и накопления желтка. Основные

отличия, не считая размерных характеристик, появляются при образовании второго кольца вакуолей. Так, для ооцитов лососевых характерно образование крупных липидных вакуолей, намного крупнее углеводных (кортикальных), после того как периферическое кольцо последних почти полностью сформировано. Обе зоны вакуолей располагаются близко друг к другу.

Таблица 1

Признаки, характеризующие ооциты рыб семейств лососеобразных в период трофоплазматического роста (Максимова, 1991; Иванков, Максимова, 1992)

Признак	Лососевые	Сиговые	Хариусовые
Время появления липидных вакуолей	После появления полисахаридных вакуолей	Раньше или с появлением полисахаридных вакуолей	После появления полисахаридных вакуолей
Размеры околядерных вакуолей по сравнению с периферическими	Значительно больше	Меньше, но с появлением желтка увеличиваются в размере	Меньше, почти до полного заполнения клетки желтком
Размеры приядерной зоны вакуолей	Около 1/3 цитоплазмы	Больше 2/3 объема цитоплазмы	Около 1/3 объема цитоплазмы
Разделенность двух зон вакуолей в конце периода вакуолизации	Нет	Есть	Есть
Место появления первых желтковых гранул	На периферии клетки	Между двумя зонами вакуолей	Около ядра, в зоне липидных вакуолей
Размеры желточных гранул	От очень мелких до сравнительно крупных, на всех фазах накопления желтка		Мелкие, почти до полного заполнения клетки желтком

У сигающих липидные вакуоли появляются, как правило, перед или одновременно с появлением углеводных, и к моменту полной вакуолизации они в основном заполняют клетку. Липидные вакуоли по размерам значительно мельче углеводных и сохраняются в таком виде до момента появления первых желточных гранул (Иванков, 1987).

В ооцитах лососевых желток впервые появляется в наиболее удаленной от ядра части клетки, у сигающих — между кольцом липидных и кортикальных вакуолей, а у хариусовых — около ядра, в зоне липидных вакуолей (Иванков, 1987). У лососевых и сигающих почти одновременно с мелкими начинают появляться и крупные гранулы желтка. Тогда как у хариусовых отмечено отсутствие крупных желточных гранул почти до полного заполнения клетки желтком (Зайцева, Смирнова-Залуми и др., 2008). Химический состав желтка у представителей лососеобразных сходен.

Для успешного изучения функционирования репродуктивной системы рыб необходимо однозначно определять и обозначать идентичные процессы и состояния половых клеток и гонад. Первая наиболее разработанная и принятая большинством отечественных исследователей схема периодизации оогенеза и развития яичников была предложена В.А. Мейеном (1927, 1939), разделившим развитие половых клеток на периоды (синаптенного пути, малого и большого роста) и фазы. В дальнейшем было признано целесообразным дополнить выделенные этим автором три периода двумя новыми: оогониальным периодом и периодом созревания (Казанский, 1949). В полном виде, с некоторыми дополнениями, включающими ряд работ (Сақун, Буцкая, 1968; Беляев и др., 2004) эта схема представлена ниже (табл. 2).

Половые клетки оогониального периода — оогонии — обладают следующими характерными особенностями: 1) присутствие в цитоплазме специфических структур, так называемого «nuage» материала и свободных рибосом; 2) способность к митотическим делениям; 3) чувствительность к

экстремальным факторам: температуре, рентгеновскому облучению (Чмилевский, 2003).

Таблица 2

Периодизация гамето- и гонадогенеза у самок рыб (по: Беляев и др., 2004)

Гаметогенез		Гонадогенез
Периоды	Фазы, стадии, ступени	Периоды и стадии
Оогониальный (митотического размножения половых клеток)	Первичные половые клетки, оогонии	Индифферентный период
Премейотических преобразований ядра (ядерных превращений, синаптенный путь, ранняя профаза мейоза)	Лептотена, зиготена, пахитена, ранняя диплотена	Период цитологической дифференцировки пола, I стадия зрелости
Протоплазматического роста (ППР, цитоплазматического роста, превителлогенеза)	1) начало ППР; 2) накопление РНК в околядерной зоне цитоплазмы; 3) накопление РНК в периферическом слое цитоплазмы; 4) формирование желточного ядра	II стадия зрелости
Трофоплазматического роста (вителлогенеза)	1) начало вакуолизации цитоплазмы; 2) середина вакуолизации цитоплазмы; 3) заполнение цитоплазмы вакуолями; 4) начало отложения желтка; 5) интенсивное желтконошение; 6) наполненный желтком ооцит; 7) начало поляризации ооцита	III стадия зрелости
		IV стадия
Созревание	1) завершение поляризации и гидратация (для морских рыб); 2) деления созревания	V стадия

С переходом к мейозу гониальные клетки утрачивают способность к митотическим делениям, происходит премейотическая репликация ДНК (Дэвидсон, 1972). В ядрах формируется синаптонемальный комплекс, обеспечивающий конъюгацию хромосом, происходит синтез экстрахромосомной ДНК (Guraya, 1986; Чмилевский, Каменева, 2000 и др.). В этот период определяется, пойдёт ли развитие половой клетки по пути оогенеза или сперматогенеза.

Основные особенности ооцитов периода превителлогенеза следующие: 1) интенсивный рост ооцитов (увеличиваются в 12 раз); 2) включение предшественников синтеза РНК и белка; 3) деструкция первичного и увеличение числа периферических ядрышек (Чмилевский, Каменева, 2001); 4) наличие, при определённых условиях, «желточного ядра» и циркумнуклеарного кольца (Гербельский, 1939; Guraya, 1986); 5) преимущественный синтез 4S-транспортной и 5S-рибосомной РНК, накапливающихся в цитоплазме ооцитов (Mazabraud, Wegnez et al., 1975); 6) синтез м-РНК для биосинтеза белков — рецепторов вителлогенина (Perazzolo et al., 1999); 7) клетки фолликулярного эпителия имеют веретеновидную форму и слабо размножаются (Чмилевский и др., 1995).

При переходе к вителлогенезу в ядрышках ооцитов появляется гранулярный компонент, отмечается активация синтеза 18S и 28S р-РНК (Mazabraud, Wegnez et al., 1975). Для этого периода характерно появление следующих включений в цитоплазме ооцитов: глыбки гликогена; капли нейтрального жира, появляющиеся у некоторых видов рыб ещё в превителлогенезе; кортикальные гранулы и желточные зёрна.

Кортикальные гранулы являются предшественниками кортикальных альвеол, обеспечивающих в процессе оплодотворения яйцеклетки кортикальную реакцию — формирование перивителлинового пространства. Опыты с введением меченых предшественников кислых мукополисахаридов показали, что синтез и формирование кортикальных гранул постоянно происходят под оболочкой ооцита (Чмилевский, 1972; Selman et al., 1986).

Первые желточные гранулы, появляющиеся в самом начале периода вителлогенеза, имеют в основном эндогенное происхождение, хотя в них присутствуют экзогенные белки, что показано на опытах с использованием H^3 -вителлогенина (Tyler et al., 1991). В дальнейшем интенсивность этого процесса возрастает. Согласно классической схеме (Opresko et al., 1980), вителлогенин поступает в ооцит, благодаря микропиноцитозной активности мембраны, имеющей на своей поверхности рецепторы для его обнаружения. Синтез вителлогенина происходит в печени, откуда он мигрирует по кровеносным сосудам к яичникам и поступает в периооцитное пространство (Wallace, Selman, 1981).

В первой половине вителлогенеза возрастает интенсивность размножения фолликулярных клеток, которые поначалу имеют призматическую форму, а в дальнейшем, в процессе активного накопления желтка и многократного увеличения размеров ооцита, уплощаются; утолщается первичная оболочка, появляется ее радиальная исчерченность. Синтез белков, участвующих в формировании оболочки ооцита, также происходит в печени (Hyller, Naux, 1995).

В период вителлогенеза ооциты чувствительны к действию различных факторов. Воздействие низких температур замедляет вителлогенез; повышенные температуры ускоряют ранние стадии вителлогенеза, но продолжительное их воздействие на поздних стадиях ведет к резорбции ооцитов. Температурный оптимум для развития яйцеклеток в процессе оогенеза сужается (Володин, 1980; Фалеева, 1997).

Период созревания начинается с миграции ядра к оболочке ооцита (фаза миграции ядра). К концу этой фазы происходит концентрация хромосом в центре ядра и разрушение ядрышек. Затем следуют первое и второе деления созревания и образование направительных телец. На этом этапе ооциты обладают высокой чувствительностью к гипофизарным гормонам (Баранникова, 1978), к облучению и химическим веществам (Васецкий, 1977), к температурным флюктуациям (Stanley, 1981).

Сперматогенез

Развитие мужских половых клеток проходит в парных семенниках, относящихся у лососеобразных рыб к циприноидному типу (Сакун, Буцкая, 1968). Созревание спермиев происходит в многочисленных семенных канальцах, которые многократно ветвятся и извиваясь, направляются к общему выводному протоку, расположенному на медиальном крае семенника. Оболочка семенника, стенки семенных канальцев и межканальцевая (интерстициальная) ткань состоят из негерминативных элементов, образующих строму гонады (Турдаков, 1971; Рузен-Ранге, 1980). Как и половые клетки, большинство этих элементов у рыб различных таксонов претерпевают изменения на протяжении полового цикла (Турдаков, 1971; Буцкая, 1975). Каждый такой цикл (волна сперматогенеза) начинается с размножения сперматогониев, составляющих исходный фонд для образования зрелых спермиев.

Развитие мужских половых клеток проходит через несколько стадий, которые охватывают период от начала размножения сперматогониев до формирования зрелых спермиев (Буцкая, 1975; Рузен-Ранге, 1980; Дроздов, Колотухина и др., 1981; Буцкая, 1985; Реунов, 1998; Munoz et al., 2002; Cruz-Landim et al., 2003; Афанасьев и др., 2004; Реунов и др., 2004; Сперматогенез животных, 2005; Lee et al., 2006; Rutaisire et al., 2006; Незнанова, 2006; Chung, 2008; Незнанова, Реунов, 2009). На стадии размножения происходит интенсивное деление крупных первичных сперматогониев (Рузен-Ранге, 1980; Реунов, 1998; Афанасьев и др., 2004; Реунов, 2005). Размножающиеся сперматогонии формируют в стенках канальцев цисты, в пределах которых половые клетки находятся на одной стадии развития, так как являются потомками одной сперматогониальной клетки — сперматогониальный клон (Рузен-Ранге, 1980; Незнанова, Реунов, 2009). Интенсивное деление сперматогониев часто сопровождается появлением «фрагментированных», «лопастных», или «полиморфных» ядер, что, возможно, обусловлено интенсификацией обменных процессов во время

активной пролиферации (Peruquetti et al., 2010; Peruquetti, Azeredo-Oliveira, 2013).

На определённом этапе развития сперматогонии вступают в стадию роста — сперматоциты I порядка. В это время в ядре сперматоцита происходят преобразования, связанные с подготовкой к делениям созревания (Афанасьев и др., 2004; Lee et al., 2006; Rutaisire et al., 2006; Peruquetti, Azeredo-Oliveira, 2013). С наступлением стадии созревания каждый сперматоцит I делится на два сперматоцита II порядка, а они, в свою очередь, производят по две сперматиды, которые вскоре вступают в стадию формирования и преобразуются в зрелые спермии.

Сперматогенез костистых рыб, в сравнении с таковым у других Metazoa, характеризуется наличием примитивных спермиев и наружным оплодотворением, которые возникли в эволюции вторично (Реунов, 1998). Автором показано отсутствие раннего возникновения жгутиков — характерного признака формирования примитивных сперматозоидов у морских беспозвоночных.

Костистые рыбы составляют единственную группу позвоночных животных, у которых функциональный гермафродитизм и превращение пола для некоторых видов — нормальное явление (Персов, 1975). Случайный гермафродитизм может быть встречен у представителей любой группы рыб, которым в норме свойствен гонохоризм (раздельнополость). Так и для лососеобразных данная картина не типична. В работе П.В. Исакова и А.Г. Селюкова (2010) у незначительной части особей муксуна отмечены т.н. овотестисы, что не может свидетельствовать о нормальном протекании гонадогенеза.

Опыты по оперативному удалению или химической инактивации гипофиза показали, что у гипофизэктомированных самцов происходит задержка сперматогенеза на стадии деления сперматогониев и превращения их в сперматоциты, и сопровождается дегенерацией гонад. Сперматогенез является термозависимым процессом. Пониженные и повышенные

температуры являются факторами, тормозящими сперматогенез, хотя физиологические механизмы у этих процессов различны (Турдаков, 1971; Буцкая, 1980).

Таким образом, можно констатировать, что размножение является важнейшей функцией организма и потому любые изменения или нарушения в функционировании генеративной системы являются важным диагностическим показателем при оценке состояния популяции. Для получения представления об устойчивости той или иной популяции, необходимо знание закономерностей формирования и функционирования репродукционного потенциала рыб в конкретном водоеме и характерных для него условий среды. Этому посвятим следующий раздел.

1.7 Характеристика озер как среды обитания исследуемых видов

Озеро Гольцовое

Характеристика безымянного водоема (нами обозначенного как Гольцовое) приводится по материалам отчета (Отчет ..., 2011, 2012), подготовленного экспедиционной группой Тюменского госуниверситета.

Озеро площадью 3 км² расположено в субарктической зоне на севере Гыданского полуострова (71,3° с.ш., 78,5° в.д.), вблизи крупного оз. Периптавето (97 км²). Из озера вытекает протока, впадающая в р. Есяяха, соединяющая оз. Гольцовое с Юрацкой губой Карского моря. Берега озера пологие, большей частью отвесные, до 10 метров. Грунты на мелководье песчаные, на глубине — с небольшой примесью ила; глубины составляют в среднем 3,5 м, максимальная — 22 м. Характерно наличие погруженной растительности на глубинах от 2 до 3,5 м, что обусловлено сильным волнением и перемешиванием грунтов на литорали. Лёд устанавливается в конце сентября – октябре и расплывается в июне. Период открытой воды 3-3,5 месяца. Летние температуры воды поднимаются до 5–6°С. Основной источник питания — атмосферные осадки и сезонное оттаивание многолетнемерзлых пород. Как и все озера тундровой зоны, характеризуется

низкой минерализацией (13,7 мг/л), малым содержанием растворенного органического вещества и других биогенных элементов. Вода в озере слабощелочная (рН 7,4), хлоридно(1,9 мг/л)-кальциево(5,1 мг/л)-натриевая(2,5 мг/л). Гидрохимический состав приведен в приложении 1*.

Зоопланктон. В составе зоопланктонного сообщества обнаружено 15 видов, относящихся к 3 основным систематическим группам. Среди коловраток (*Rotatoria*) отмечено 8 видов, ветвистоусых рачков (*Cladocera*) – 2 вида, веслоногих (*Copepoda*) — 5 видов. Основу видового разнообразия зоопланктона составляют *Rotatoria* и *Copepoda* с преобладанием коловраток (50%). Среди веслоногих доминирует *Eudiaptomus graciloides*. Численность и биомасса *Rotatoria* составляют 26,8 тыс.экз/м³ и 0,015 г/м³. Соответственно, *Cladocera* – 8,7 тыс.экз/м³ и 0,25 г/м³; *Copepoda* – 15,4 тыс.экз/м³ и 0,359 г/м³ (Aleshina et al., 2012).

Макрзообентос представлен 15 видами, относящимися к 6 систематическим группам. Самыми многочисленными — 9 видов — являлись хирономиды (286 экз/м², 1,82 г/м²), олигохеты были представлены двумя видами и по одному виду *Digenea sp.*, *Idiodorylaimus robustus*, *Gammarus lacustris*, *Euglesa sp.* При этом биомасса гаммаруса, как представителя нектобентоса, при численности 380 экз/м² достигала 798 г/м², а общая биомасса составляла 800,5 г/м², что позволяет отнести этот водоем по макрзообентосу к высококормным (Aleshina, Uslamin, 2012).

Таким образом, в соответствии со шкалой трофности С.П. Китаева (2007), озеро по биомассе зоопланктона относится к ультраолиготрофному, по биомассе макрзообентоса — высокотрофному (β-эвтрофному).

Ихтиофауна была представлена арктическим гольцом (*Salvelinus alpinus* Linnaeus, 1758), сигом-пыжьяном, чиром, пелядью, сибирской ряпушкой, налимом, из которых доминантным видом являлся голец, субдоминантным — сиг-пыжьян.

*Гидрохимический анализ озер Гольцовое и Лангтибейто проведен в лаборатории экологической химии ТюмГУ.

Озеро Лангтибейто

Водоем расположен в зоне Субарктики на севере полуострова Ямал (71° с.ш., 70,2° в.д.). Озеро имеет округлую форму и площадь около 7 км². Южный и частично западный берега отвесные, размываемые водой. Северный и восточный берега низкие. Глубины в среднем составляют около 3 м. Максимальная глубина — 6 м. Грунты илисто-песчаные, вода очень мутная из-за большого количества взвеси. Вдоль западного берега на север от протоки у берега большое количество нанесенного растительного детрита. Основной источник питания — атмосферные осадки и сезонное оттаивание многолетнемерзлых пород. Как и все озера тундровой зоны, этот водоем характеризуется низкой минерализацией (15,9 мг/л), малым содержанием растворенного органического вещества и других биогенных элементов, а высокие концентрации железа обусловлены болотным водосбором (прил. 1). Вода слабощелочная (рН 7,7), хлоридно(3,3 мг/л)-натриевая(4,3 мг/л).

Зоопланктон. В составе зоопланктонного сообщества озера обнаружено 7 видов беспозвоночных, относящихся к 2 основным систематическим группам. Среди коловраток (*Rotatoria*) отмечено 5 видов, веслоногих рачков (*Copepoda*) — 2 вида, составляя основу видового разнообразия зоопланктона с преобладанием коловраток (50%). Основу видового разнообразия зоопланктона составляют *Rotatoria* и *Copepoda* с преобладанием коловраток (50%). Численность и биомасса *Rotatoria* составляют 1,5 тыс.экз/м³ и 0,002 г/м³; *Copepoda* — 2,4 тыс.экз/м³ и 0,052 г/м³ (Aleshina et al., 2012). Очень низкий класс трофности (Китаев, 2007).

Макрозообентос представлен 2 видами *Stictochironomus sp. histrio* (Fabricius) и *Orthocladius consobrinus* (Holmgren), относящимися к хиронамидам (*Chironomidae*). Биомасса макрозообентоса 16,3 г/м² при численности 20 экз/м², что позволяет отнести данный водоем к повышенному классу трофности (Aleshina, Uslamin, 2012).

Таким образом, в соответствии со шкалой трофности С.П. Китаева (2007), исследованное озеро по биомассе зоопланктона относилось к ультраолиготрофному, по биомассе макрозообентоса — высокотрофному (α -эвтрофному).

И х т и о ф а у н а . Рыбное население этого водоема типично для тундровых озер Ямала, и включает сибирскую ряпушку, сига-пыжьяна, чира, налима, девятииглую колюшку (*Pungitius pungitius* Linnaeus, 1758). Доминирующим видом в составе ихтиофауны является сибирская ряпушка, субдоминантом — сиг-пыжьян.

Озеро Кутарамакан

Водоем площадью 93 км², расположенный в северо-западной части плато Путорана (горная лесотундра), протянулся с северо-востока на юго-запад (68,5-68,8° с.ш., 91,3-92,5° в.д.). Из озера вытекает р. Кутарамакан, впадающая в Хантайское озеро (бассейн р. Хантайки — правого притока Енисея). Берега преимущественно крутые, обрывистые, в некоторых местах поднимаются на высоту более 1 км. В озере преобладают бурые илы, в зоне приобья — каменистый грунт (Богданов, 1985); водоем ледниково-тектонического происхождения, максимальная глубина 150 м. Питание озера за счет осадков, вода слабоминерализована (13–42 мг/л). Содержание растворенного кислорода не опускается ниже 10 мг/л. В июле–августе температура воды у поверхности колеблется от 6,5 до 10,2 °С, в придонном слое — от 3,8 до 9,0°С (Богданов, 1985). Показатель рН составляет в среднем 7,1. Прозрачность 5,5 м. Климат резко континентальный, период открытой воды — 3,5–4 месяца.

Вследствие отсутствия в открытых источниках гидрохимических материалов по данному водоему, ссылаемся на ранее опубликованные данные по почвенно-геохимическому составу окрестностей оз. Кутарамакан (Ершов, 2014) и гидрохимическому составу вод Норильского промышленного района (НПР) (Кузьмин, 1998; Бондарь и др., 2015; Базова, Кошевой, 2017). Авторами отмечалось, что оз. Кутарамакан, как и другие

водоемы плато Путорана, располагается на территории имеющих древнее происхождение сибирских траппов, почвы характеризуются малокаменистым суглинисто-глинистым составом и широким диапазоном рН — от сильнокислой до слабощелочной. При этом химический состав почв определяется не аэральным, а химико-минералогическим составом материнских пород.

Зоопланктон. Обнаружено всего 5 видов зоопланктона (2013 г.), в котором доминировали копеподитные стадии *Calanoida* (*Eudiaptomus gracilis*) и коловратка *Asplanchna priodonta helvetica*. Численность и биомасса зоопланктона в пелагиали — 70 мг/м³ (Zadelenov et al., 2017). По соотношению вкладов отдельных групп в общую биомассу зоопланктона оз. Кутарамакан являлось копеподно-коловраточным.

Макрозообентос включает 7 групп: олигохеты, хирономиды, моллюски, клещи, двукрылые, нематоды и жесткокрылые. По числу видов выделяются хирономиды — 19 таксонов (73% от общего числа видов). По биомассе доминировали крупные личинки двукрылых насекомых (41,7% от общей биомассы), субдоминанты — моллюски (35,4%). Наиболее часто встречались *Orthocladius gr. saxicola*, *Sergentia gr. coracina*, *Procladius gr. ferrugineus* и танитарзины. Нередко отмечались моллюски и олигохеты. Численность макрозообентоса озера 334±89 экз/м², биомасса — 1,09±0,72 г/м² (Zadelenov et al., 2017).

Таким образом, в соответствии со шкалой трофности С.П. Китаева (Китаев, 2007), исследованное озеро по биомассе зоопланктона относилось к ультраолиготрофному, по биомассе макрозообентоса Кутарамакан также является ультраолиготрофным.

Ихтиофауна. Рыбное население озера представлено гольцом Дрягина (*Salvelinus drjagini* Logashev, 1940), таймырским гольцом (*Salvelinus taimyricus* Michin, 1949), сигом-пыжьяном, пелядью, вальком, сибирским хариусом, щукой и окунем (Заделёнов и др., 2015).

Озеро Азас

Олиготрофное проточное озеро Азас (Тоджа) — самое крупное озеро Тоджинской котловины (Тува). Климат котловины резко континентальный, умеренно влажный. Площадь водного зеркала составляет 51 км² (Вода России, 2015), длина озера 19,5 км, ширина — 5,5 км, преобладающие глубины — 15-20 м, максимальная — около 30 м. Расположено в поясе среднегорья на высоте 945 метров над уровнем моря. Озеро ледникового происхождения, с большим количеством мелководных заливов; вытянуто с запада — юго-запада на восток — северо-восток, имеет хорошо выраженную литораль. С северо-востока в него впадает р. Азас, с северо-запада вытекает р. Тоора-Хем (правый приток р. Большой Енисей). Ложе озера выполнено галечно-валунным, реже — щебнистым материалом с примесью песка, на глубинах свыше 4 м преобладают илы. Водная растительность умеренно развита (Ялышева, 2008). Озеро начинает замерзать 7-10 ноября и освобождается ото льда 10-15 мая. Летом (июль-август) температура воды на поверхности 21,5°С. Вода в озере слабощелочная (рН 7,4). Прозрачность воды по стандартному диску Секки — 4,4 м. Вода озера насыщена кислородом, концентрация которого от 7,2 до 9 мг О₂/л.

Зоопланктон представлен коловратками (8 видов), кладоцерами (15) и копеподами (12 видов). Разнообразие группы кладоцер складывалось из организмов различных биотопов. В водоеме обитали эвритопные, зарослевые, пелагиальные виды ветвистоусых рачков. Из коловраток доминировала *Conochilus* sp. с численностью до 40,0 тыс. экз./м³, в основном, в колониальной форме, субдоминантом выступала *Euchlanis dilatata* Ehrenberg. Среди кладоцер по численности преобладали дафнии, на втором месте босмины. В озере обнаружены самки *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg) и *Arctodiaptomus* sp., самцы только *Eu. graciloides*. Впервые в озерах бассейна Верхнего Енисея отмечен хищный веслоногий рачок *H. borealis*. Средняя биомасса зоопланктона по озеру составила 0,66 г/м³.

Макрзообентос. В оз. Азас обнаружены хирономиды,

олигохеты, поденки, бокоплав, пиявки. Фауна олигохет представлена массовыми видами *T. tubifex* и *S. ferox*, моллюски в этом биотопе представлены массовыми видами *C. conventus*, *C. urinator* и *T. baudoniana*, а фауна хирономид — также массовыми видами *S. gr. histrio* и *Ch.f.l. salinarius*. Численность зообентоса 331 экз./м², биомасса 2,1 г/м² (Ялышева, 2008). Главную роль в формировании средней численности зообентоса играют личинки хирономид (28%) и моллюски (26%). Основную роль в формировании биомассы играют моллюски (24%) и личинки хирономид (19%). В глубоководной части озера на серых илах с растительными остатками в основном обитают хирономиды, на мелководье на слабозаиленных галечных и песчаных грунтах доминировали поденки (Волкова и др., 2012).

По данным Е.Н. Ялышевой (2008), данный водоем относится к низкопродуктивному озеру β-олиготрофного типа с низким классом биомассы, где основное количественное развитие зообентоса наблюдается на литорали.

Таким образом, в соответствии со шкалой трофности С.П. Китаева (2007), исследованное озеро по биомассе зоопланктона относилось к мезотрофному, по биомассе зообентоса — олиготрофному, либо β-мезотрофному.

Ихтиофауна представлена окунем, щукой, сигом-пыжьяном, ельцом, плотвой, сибирским хариусом, ленком, тайменем, язем, лещем (*Abramis brama* Linnaeus, 1758), ершом (*Gymnocephalus cernuus* Linnaeus, 1758), налимом (Бочкарев, Зуйкова, 2009; Волкова и др., 2012). Доминантом является плотва, субдоминантом — окунь (Волкова и др., 2012).

Озеро Белковое

Олиготрофное проточное озеро карового происхождения расположено в межгорной котловине на высоте более 2000 метров над уровнем моря в пределах горного массива Дугду. Озеро является частью озерно-речной

системы бассейна реки Енисей. Площадь водного зеркала водоёма сравнительно небольшого размера и составляет 0,14 км². Распаление льда происходит в первой декаде июня. Температурный режим в течение суток в верхнем горизонте с 28 по 29 июня 2016 года варьировал от 8 до 15°C. Прозрачность по диску Секки 5,5 метра.

Согласно нашим данным, озеро Белковое является моновидовым: в нем обитает, по-видимому, только сибирский хариус. Это подтверждается характеристиками условий существования рыб в озерах гор Южной Сибири (Попов, 2016), которые, как правило, неблагоприятны для ихтиофауны, что обуславливает низкое видовое разнообразие.

В пределах территории гор Южной Сибири наиболее распространенными являются озера, расположенные на высоте 1800-2000 м и более над уровнем моря и имеющие небольшую площадь водного зеркала. Озера карового типа имеют небольшую площадь, глубины — до 10 м. Вода в них прогревается летом в верхнем горизонте до 10-12°C и в результате таяния ледников и снежников содержит большое количество тонкой минеральной взвеси (Попов, 2016).

Сток из каровых озер осуществляется или через скалистый порог, или под моренным валом, расположенным на краю скалистого порога. Биоценозы этих водоемов состоят из небольшого числа видов и форм всех трофических уровней, а их биологическая продуктивность крайне низка. Почти все озера этого типа безрыбны (Кислицин, 2000; Голубцов, Малков, 2007; Попов, 2016). Лишь в некоторых из них встречается 1-2 вида рыб, иногда заселенных человеком. Питание озера осуществляется за счет осадков и таяния ледников. Донные отложения представлены в разной степени заиленным щебнистым материалом.

Данных по зоопланктону и макрозообентосу в литературе не обнаружены. Также как и по другому, значительно более крупному (3,6 км²) водоему — озеру Кара-Балык, истоку р. Большой Енисей.

Озеро Хиндиктиг-Холь

Озеро Хиндиктиг-Холь (66 км²), моренно-подпрудного происхождения, расположено в пределах высокогорной тундры на высоте 2307 м над уровнем моря (Ялышева, 2008). Имеет эллипсовидную форму, вытянуто с северо-запада на юго-восток (50,2° с.ш., 89,5° в.д.). Питание смешанное, в основном ледниковое. В западной части из него вытекает река Моген-Бурен, являющаяся притоком р. Кобдо (бассейн Больших Бессточных озер Монголии). Линия берега изрезана, южный берег пологий, песчаный, местами заболоченный, остальные берега достаточно крутые. Свал дна крутой. Дно образовано обломочным и щебнистым материалом, с увеличением глубины возрастает количество илистых отложений в сочетании с глиной. В мелководной зоне грунты галечные или песчано-галечные, неравномерно заиленные (Измайлова, 2015). Водная растительность отсутствует. Преобладающие глубины в северной части озера 20-25 м, в восточной — более 35 м, максимальная — 70 м. Сход льда наблюдается в конце июня. По температурному режиму является самым холодноводным среди основных промысловых водоемов Тувы. Температура воды в конце июня у поверхности — до 5,7 °С, в конце июля — 11-12 °С. Вода слабоминерализованная — до 30 мг/л, относится к гидрокарбонатному классу, группе натрия. Прозрачность воды по стандартному диску Секки — 16 м.

По биомассе* (0,2 г/м³) и доминирующему комплексу зоопланктона (Calanoida) озеро характеризуется как олиготрофный водоем. В среднем по водоему численность зоопланктона составляет 8,0 тыс.экз./м³, биомасса — 0,2 г/м³. Преобладание мелких форм зоопланктона связано с тем, что младшие возрастные группы хариуса питаются преимущественно зоопланктоном.

*Материалы по гидробиологии и питанию монгольского хариуса в оз.Хиндиктиг-Холь предоставлены А.Н. Гадиновым (НИИЭРВ, г. Красноярск).

Биомасса зообентоса в литорали составляет в среднем — 2,9 г/м², в профундали — 1,9 г/м². По биомассе в литорали доминируют моллюски, хирономиды и гаммарусы, в профундали — хирономиды. Из рыб в озере Хиндиктиг-Холь обитает только один вид — монгольский хариус.

Ихтиофауна представлена одним видом – монгольским хариусом. Из реки Моген-Бурен редко заходит алтайский осман Потанина (*Oreoleuciscus potanini* Kessler, 1879).

Выше нами были рассмотрены исследования, посвященные образу жизни, особенностям экологии, характеру распределения сиговых и хариусовых рыб в разнотипных водоемах. Однако при анализе литературных источников нами не обнаружено достаточно подробного описания гистолого-морфологических, цито- и гистометрических сведений в отношении лососеобразных рыб из антропогенно незатронутых («условно чистых») субарктических водоемов Сибири и горных озерных систем, которые бы позволили провести достаточно надежную оценку диапазона адаптационной пластичности этих видов на тканевом и клеточном уровне. Анализ и описание состояния жаберного аппарата, печени и гонад у представителей сиговых и хариусовых рыб в этих водоемах приводится в нашей работе.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сбор ихтиологического материала в разноширотных озерах Западной и Восточной Сибири проводили в 2010-2016 гг. Для анализа были выбраны виды лососеобразных рыб (сиговых и хариусовых), относящиеся к разным фаунистическим комплексам: бентофаг-эврифаг сиг-пыжьян и эврифаги сибирский и монгольский хариусы.

Отлов рыбы проводили набором разноячейных ставных жаберных сетей с размером ячеек от 22 до 50 мм. Выловленных рыб в живом виде подвергали внешнему осмотру, отмечали наличие эктопаразитов. Длину измеряли по Смитту, общую массу тела, массу тела без внутренностей и массу гонад получали взвешиванием (Vibra AJ) с точностью до 0,1 г. Гонадо-соматический индекс (ГСИ) рассчитывали по формуле:

$$\text{ГСИ}(\%) = \frac{M_{\text{ГОН}}}{M_{\text{ТБВ}}} \times 100, \quad (1)$$

где ГСИ – гонадо-соматический индекс, %;

$M_{\text{ГОН}}$ – масса гонад, г;

$M_{\text{ТБВ}}$ – масса тела без внутренностей, г.

Возраст определяли по чешуе. При вскрытии устанавливали пол и стадию зрелости гонад, по пятибалльной шкале оценивали жирность (Прозоровская, 1952); определяли наполнение кишечника и внешние патологические изменения внутренних органов; отмечали бледность, мозаичность или гиперемии печени, асимметричность гонад, наличие экто- и эндопаразитов.

Для гистологического анализа у свежесловленных рыб отбирали средние участки 2-ой и 3-ей жаберных дуг с левой стороны головы, медиальных частей печени и гонад. Эти органы фиксировали в смесях Буэна и Бродского.

Количество рыб, отобранных для патологоанатомических и гистофизиологических исследований, составило 316 экз. (табл. 3).

Места сбора и объём исследованного материала

Место и даты сбора материала	Вид	Количество особей	Количество гистологических препаратов
Гольцовое, Гыданский п-ов (16-21.08.2011)	Сиг - пыжьян	44 (28♀; 16♂)	198
Лангтибейто, п-ов Ямал (21-26.08.2011)		21 (9♀; 12♂)	94
Кутарамакан, Красноярский край, плато Путорана (2-18.08.2016)		70 (37♀; 33♂)	310
Азас, республика Тува, Тоджинский район (5-6.08.2014)		31 (15♀; 16♂)	139
Кутарамакан, Красноярский край, плато Путорана (2-15.08.2016)	Хариус сибирский	36 (22♀; 14♂)	166
Белковое, республика Тува, Тоджинский район (28-29.06.2016)		28 (11♀; 17♂)	123
Хиндиктиг-Холь, республика Тува, Монгун-Тайгинский район (16-22.07.2010)	Хариус монгольский	86 (41♀; 45♂)	385
Итого			
6 озёр	3 вида	316	1415

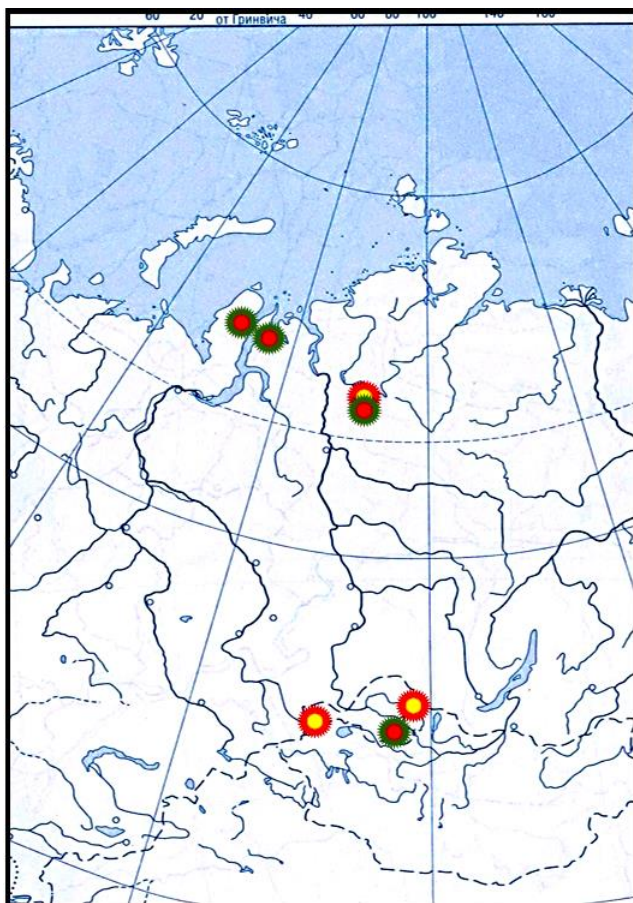


Рис. 1. Карта-схема мест сбора материала

☀ – места сбора сига-пыжьяна;

☀ – места сбора хариуса.

Сбор и исследование разновозрастных особей сига-пыжьяна из озер Гольцовое и Лангтибейто (рис.1) были произведены в рамках гранта по Постановлению Правительства РФ №220 в составе лаборатории качества вод, устойчивости водных экосистем и экотоксикологии ТюмГУ; сига-пыжьяна и сибирского хариуса — на озерах Белковое и Кутарамакан (рис. 1) — по гранту для молодых ученых № 16-34-00272, поддержанного Российским фондом фундаментальных исследований (РФФИ). В оз.Хиндиктиг-Холь отлов монгольского хариуса осуществляли в составе экспедиционной группы ФГНУ «НИИЭРВ» г. Красноярск. С целью получения информации о состоянии популяций исследуемых видов, не подверженных антропогенным нагрузкам, выбор озер был обусловлен их максимально возможной удаленностью от влияния техногенной инфраструктуры.

Гистологические препараты внутренних органов изготавливали с применением стандартных гистологических методик (Ромейс, 1953; Лилли, 1969; Гистол. для ихтиологов, 2009). После проводки отпрепарированных

участков исследуемых органов через спирты возрастающей концентрации и ксилол, инфильтрацию парафином (с использованием прибора Excelsior ES), их заливали в парафин на аппарате ЕС 350 («Microm»). На автоматизированном ротационном микротоме HM 355S («Microm») готовили серийные срезы толщиной 5 мкм. Гистологические срезы жабр, печени, яичников и семенников окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну с применением аппарата Tissue-Tek DRS («Biovitrum») и азановым методом по Гейденгайну, после чего заключали под покровное стекло в среде BioMount. С использованием видеокамеры AxioCam MRc5 на микроскопе «AxioImager A1» и программного обеспечения AxioVision Release 4.7.1 производили фотографирование препаратов при увеличении: ок. $10\times$; об. $4\times$, $10\times$, $20\times$, $40\times$ и $100\times$; с применением данной программы осуществляли дальнейшие патогистологические и цитологические измерения.

В яичниках исследовали диаметр ооцитов и их ядер, проводили подсчёт количества ооцитов разных генераций. Поскольку количественный анализ ооцитов на разных стадиях развития затруднён из-за вероятности повторного подсчёта одних и тех же клеток на соседних срезах, нами была использована методика введения поправочных коэффициентов (Беляев и др., 2004). В соответствии с ней учитываются диаметры клеток (чем больше диаметр клетки, тем больше вероятность повторного подсчёта), и относительное количество ооцитов данной группы вычисляется по формуле:

$$N_i(\%) = \left(\frac{n_i}{D_i} : \sum_{i=1}^n \frac{n_i}{D_i} \right) \times 100, \quad (2)$$

где $N_i(\%)$ – относительное количество ооцитов данной группы, %;

n – количество размерных групп ооцитов;

D – диаметр ооцитов данной группы.

На каждом препарате семенника у каждой особи произвольно выбирали 3 среза. Затем на выбранном срезе выделяли по 7 областей

размером 80 мкм² каждая. В данной области подсчитывали число сперматогониев А- и Б-типов, сперматоцитов I и II порядков, сперматид и сперматозоидов (спермиев). При наличии патологий измеряли их площадь.

В жаберном аппарате у каждой рыбы нами на одном срезе были выбраны 5 участков филламентов. На них измеряли ширину десяти респираторных ламелл (проксимальный, медиальный, дистальный отделы) в мкм, число слоев клеток вставочного эпителия, количество слизистых клеток в 1 мм², площадь исследованной зоны. Далее устанавливали площадь среза и на нем измеряли площадь жаберных патологий различного типа. Вычисляли индекс патологии органа, который рассчитывали из суммы долей каждой патологии, помноженной на т.н. коэффициент значимости (Bernet, 1999). Коэффициент значимости присваивали каждой патологии в зависимости от её опасности для здоровья рыбы и респираторной функции жабр (Шуман, 2015).

$$I_{pat} = \sum_{pat\ 1}^{pat\ i} \left(\frac{S_{pat\ i}}{S_{org}} \times C_{зн} \right) \quad (3)$$

где I_{pat} – индекс патологии жабр;

S_{pati} – площадь патологии;

S_{org} – площадь исследованной зоны;

$C_{зн}$ – коэффициент значимости $1 \leq C_{зн} \leq 3$.

Значение коэффициента увеличивалось в соответствии со значимостью патологии: цитолиз (плазмолиз), утолщение респираторных ламелл ($C_{зн} = 1$); аневризмы, гемостаз, слияние ламелл ($C_{зн} = 2$); десквамация эпителия, деструкция ламелл до клеточного детрита ($C_{зн} = 3$).

По результатам анализа отдельных участков респираторного эпителия были рассчитаны средние значения морфометрических и гистопатологических показателей для каждой особи, на основании которых вычисляли выборочные средние отдельных параметров для возрастных групп.

Описание препаратов и расчеты патизменений п е ч е н и производили по следующему плану: учитывали циркуляторные изменения (гиперемия,

васкуляризация) и наличие таких патологий как разрушение печеночной ткани – каверны, губчатый гепатит, соединительно-тканые разрастания (Сзн = 2); фиброз кровеносных сосудов, фиброз желчных протоков, воспаления, жировую дистрофию (Сзн = 1) и др. У каждой особи анализировали по 5 гистологических срезов печени, на каждом срезе в произвольном порядке выбирали по 5 клеток (гепатоцитов) и измеряли: площадь клетки, площадь ядра, площадь липидных включений. Ядерно-цитоплазматическое отношение рассчитывали по формуле:

$$\text{яцо}(\%) = \left(\frac{S_{\text{я}}}{S_{\text{кл}} - (S_{\text{я}} + S_{\text{л}})} \right) \times 100, \quad (4)$$

где ЯЦО – ядерно-цитоплазматическое отношение, %;

$S_{\text{я}}$ – площадь ядра, мкм^2 ;

$S_{\text{кл}}$ – площадь клетки, мкм^2 ;

$S_{\text{л}}$ – площадь липидных включений, мкм^2 .

Все математические расчеты проводили с использованием программы MS Excel 2007. Результаты представлены в виде средних арифметических и их стандартных ошибок. Для отклонений от средних значений на графиках применяли 95%-й доверительный интервал.

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1 Морфофункциональные показатели сига-пыжьяна в озерах Сибири

3.1.1 Биологические особенности и размерно-весовые показатели

сига-пыжьяна в разнотипных озерах

Озеро Гольцовое. В данной озерной экосистеме среди представителей ихтиофауны доминантный вид представлен гольцом, субдоминантный — сигом-пыжьяном (рис. 2).



Рис. 2. Типичная форма сига-пыжьяна в оз. Гольцовое (п-ов Гыданский)

Размерно-весовые показатели по возрастным группам обоих полов сига-пыжьяна приведены в приложении 2. Можно видеть, что в уловах старшевозрастные особи были наиболее многочисленными, а рыб моложе 3+...4+ практически не выявлено. Учитывая высокую численность в озере гольцов и частую встречаемость в их желудках сиговых рыб, можно допустить, что именно выеданием младших возрастных групп вызвано их отсутствие в уловах.

Общий биоанализ показал, что самки и самцы сига-пыжьяна имели слабо наполненный кишечник и низкую жирность, хотя кормовые возможности водоема были вполне благоприятны. У сига-пыжьяна в конце нагульного периода низкая жирность отражает интенсивную конверсию питательных веществ на развитие гонад. Практически все отловленные рыбы были половозрелыми и готовыми к предстоящему нересту, о чем

свидетельствует высокий гонадосоматический индекс (прил. 2). При этом у половины исследованных особей на внутренних органах (печень, кишечник, почки, гонады) были обнаружены плероцеркоиды чаечного лентеца *Diphyllbothrium dendriticum*. В кишечнике части рыб (37%) встречались гельминты, а на внешних покровах отдельных особей отмечались пиявки, что отражает повышенную инвазированность рыб в этом водоеме.

Самцы по размерным характеристикам превосходили самок в тех же возрастных группах. ГСИ самок, как и следовало ожидать, в несколько раз превышал этот показатель у самцов (прил. 2), что подтверждает интенсивную подготовку самок к предстоящему нересту.

Озеро Лангтибейто Рыбное сообщество этого водоема типично для тундровых озер Ямала, доминирующим видом в нем является сибирская ряпушка, субдоминантным — сиг-пыжьян.

У этого вида из оз. Лангтибейто особенностью морфотипа можно считать необычную форму тела: рыбы по своей высокотелости напоминали муксуна (рис. 3), однако число жаберных тычинок не превышало 24.



Рис. 3. Типичная форма сига-пыжьяна в оз. Лангтибейто (п-ов Ямал)

В уловах сига-пыжьяна встречались особи в возрасте 4+...12+, преобладали 8+...9+-летние. Размеры самок варьировали от 267 до 380 мм, самцов — 227-400 мм. Масса самцов оказалась выше массы самок (прил. 3).

У большинства рыб наполнение кишечника было средним, а жирность

составляла 2-3 балла. Как было ранее отмечено (Aleshina, Uslamin, 2012), биомасса макрозообентоса в озере составляла $16,3 \text{ г/м}^2$, что относит его к повышенному классу трофности, причиной чего может быть невысокая плотность рыб-бентофагов в этом водоеме. Т.е. у сига-пыжьяна в оз. Лангтибейто условия нагула более благоприятные, чем у рыб в оз. Гольцовое.

Наиболее высокий гонадосоматический индекс у самок был отмечен в возрастной группе 7+...11+ и составлял 4-6% (прил. 3). У самцов он был максимальным в возрастной группе 11+, но в 12+ несколько ниже, а в 10+ — невысок (0,7-0,8%), что могло быть обусловлено неготовностью к очередному нересту (пропуск нерестового сезона). В среднем, ГСИ самцов не превышал 1,5 %, что является нормой для данного вида в это время года.

Таким образом, высокие кормовые возможности водоема обусловили повышенный темп роста и достаточно высокие значения ГСИ (за исключением пропускающих очередной нерест) свидетельствуют о готовности основной массы рыб к предстоящему нерестовому сезону.

Озеро Кутарамакан. Размерно-весовые показатели сига-пыжьяна в этом водоеме несколько меньше, а возраст почти вдвое ниже, чем у рыб в оз. Гольцовое (прил. 4). Это может свидетельствовать о более интенсивном росте этого вида. У особей обоего пола жировых отложений не отмечалось, и они характеризовались средним наполнением кишечника. Практически все отловленные рыбы (рис. 4) были половозрелыми. Уровень развития гонад сига-пыжьяна в исследуемом водоеме был невысок, что отражает его ГСИ (прил. 4).

Сиг-пыжьян в оз. Кутарамакан представлен двумя формами – озерной и озерно-речной. В работе приведены данные по сигу озерной формы, особи которой были в возрасте 4+...11+. В наших уловах их доля в разных возрастных группах составляла: 31% — в 4+...5+, 51% — в 6+...7+ и 18% – в 8+...11+. Размеры самок в наиболее многочисленных группах варьировали от 338 до 370 мм, самцов — 221-369 мм. Самки по массе превышали самцов.

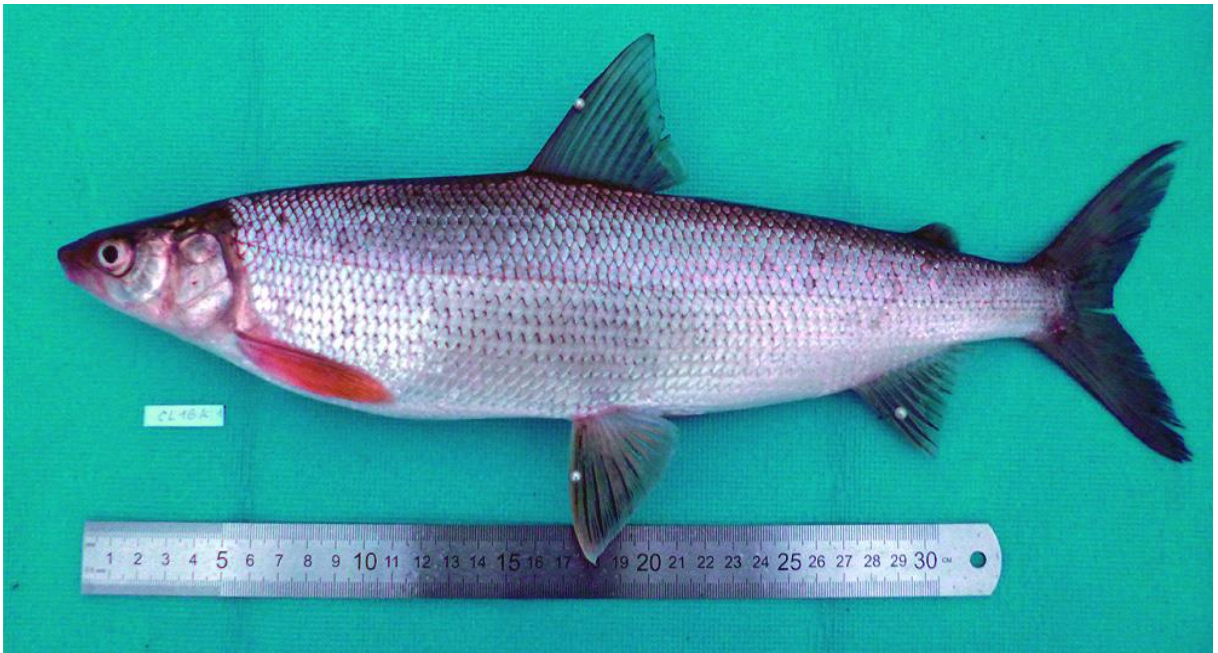


Рис. 4. Сиг-пыжьян из оз. Кутарамакан

У трети рыб в полости тела наблюдались плероцеркоиды чаечного лентеца, а у половины особей (48%) на жабрах был выявлен специфический паразит лососевых рыб — моногенея *Discocotyle sagittata* (рис. 5).

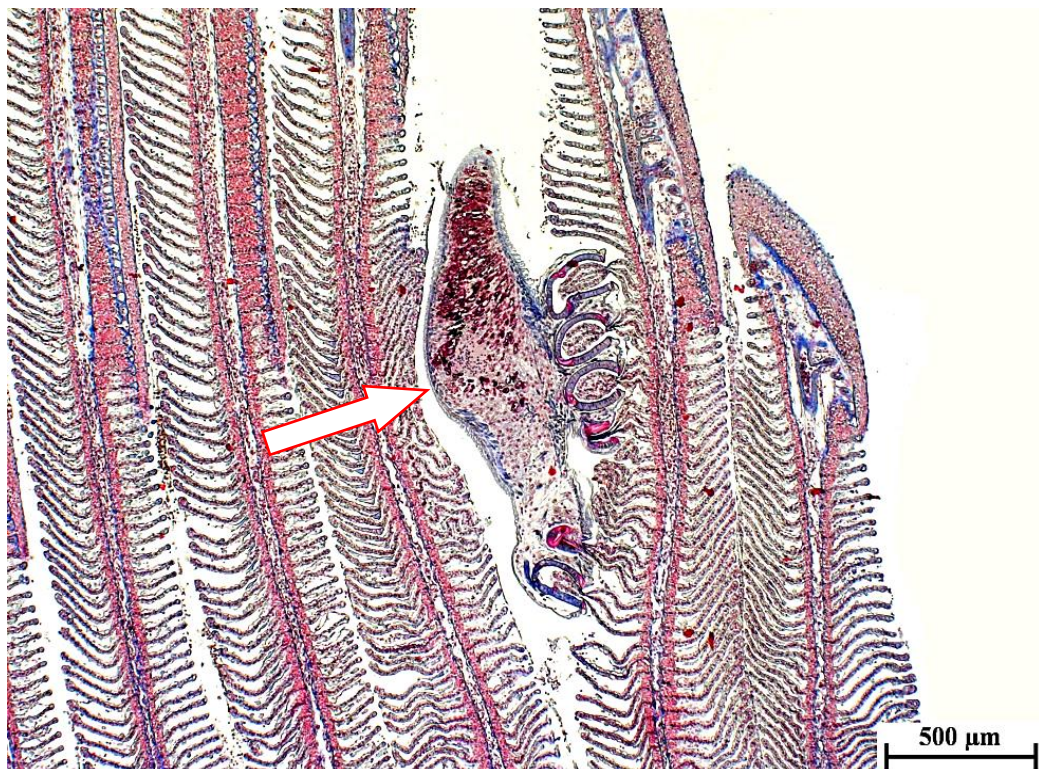


Рис. 5. Моногенея *Discocotyle sagittata* на жаберных лепестках сига-пыжьяна (стрелка) (40x); оз. Кутарамакан (окраска: азан по Гейденгайну)

Озеро Азас. Сиг-пыжьян в данном водоеме, как и в оз.Кутарамакан, представлен озерной и озерно-речной формами (Бочкарев, Зуйкова, 2009). Озерно-речная форма (рис. 6) в наших уловах доминировала (25 особей), но также было отловлено и 6 особей (4 самки и 2 самца) озерной (крупной).



Рис. 6. Озерно-речная форма сига-пыжьяна из оз. Азас

Озерно-речные сиги характеризовались средним наполнением кишечника и умеренной жирностью. Самки как по длине, так и по массе превосходили самцов в соответствующих возрастных группах. В возрасте 5+ достигали максимальной длины 281 мм, при массе 254 г. Достаточно высокие показатели гонадо-соматического индекса самок (4,5%) обусловлены временем сбора материала. Низкие значения ГСИ самцов (1%) вызваны меньшей массой семенников, которая значительно возрастает в более поздние сроки: во второй половине августа—сентябре (прил. 5).

3.1.2 Морфофункциональные изменения в жаберном аппарате сига-пыжьяна в озерах Сибири

Гольцовое. Гистофизиологические показатели, отражающие респираторную и, в целом, метаболическую функцию жаберного аппарата, приведены в таблице 4. Отметим невысокое число слоев клеток афферентной зоны (рис. 7а) и умеренно высокий индекс патологии жаберного эпителия.

Таблица 4

Цитоморфологические характеристики жаберного эпителия сига-пыжьяна в оз. Гольцовое

Показатели	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$ min-max	п, экз.
Число слоев клеток вставочного эпителия	$5,1 \pm 0,54$ 4,0 – 5,7	7
Ширина респираторной ламеллы, мкм	$29,8 \pm 1,11$ 27,7 – 31,5	
Количество слизистых клеток в 1 мм ²	$10,1 \pm 3,43$ 5,8 – 16,9	
Индекс патологии, %	$0,5 \pm 0,3$ 0,2 – 1,1	

Примечание: над чертой приведены среднее арифметическое и стандартная ошибка, под чертой – пределы варьирования.

Однако низкое число слизистых клеток может свидетельствовать об отсутствии в воде механических примесей.

В состоянии жаберного аппарата сига-пыжьяна из оз. Гольцовое, почти незатронутого антропогенной деятельностью, были обнаружены патологии трех типов. У всех рыб наиболее часто встречаемое отклонение проявлялось в виде утолщения респираторных ламелл (до 40% площади среза) вследствие увеличения объема слизистых клеток (рис. 7б). У половины особей отмечена десквамация (рис. 7в), не превышающая в среднем 8% площади среза. Единично отмечен плазмолиз клеток как вставочного, так и респираторного эпителия (2%) (рис. 7г).

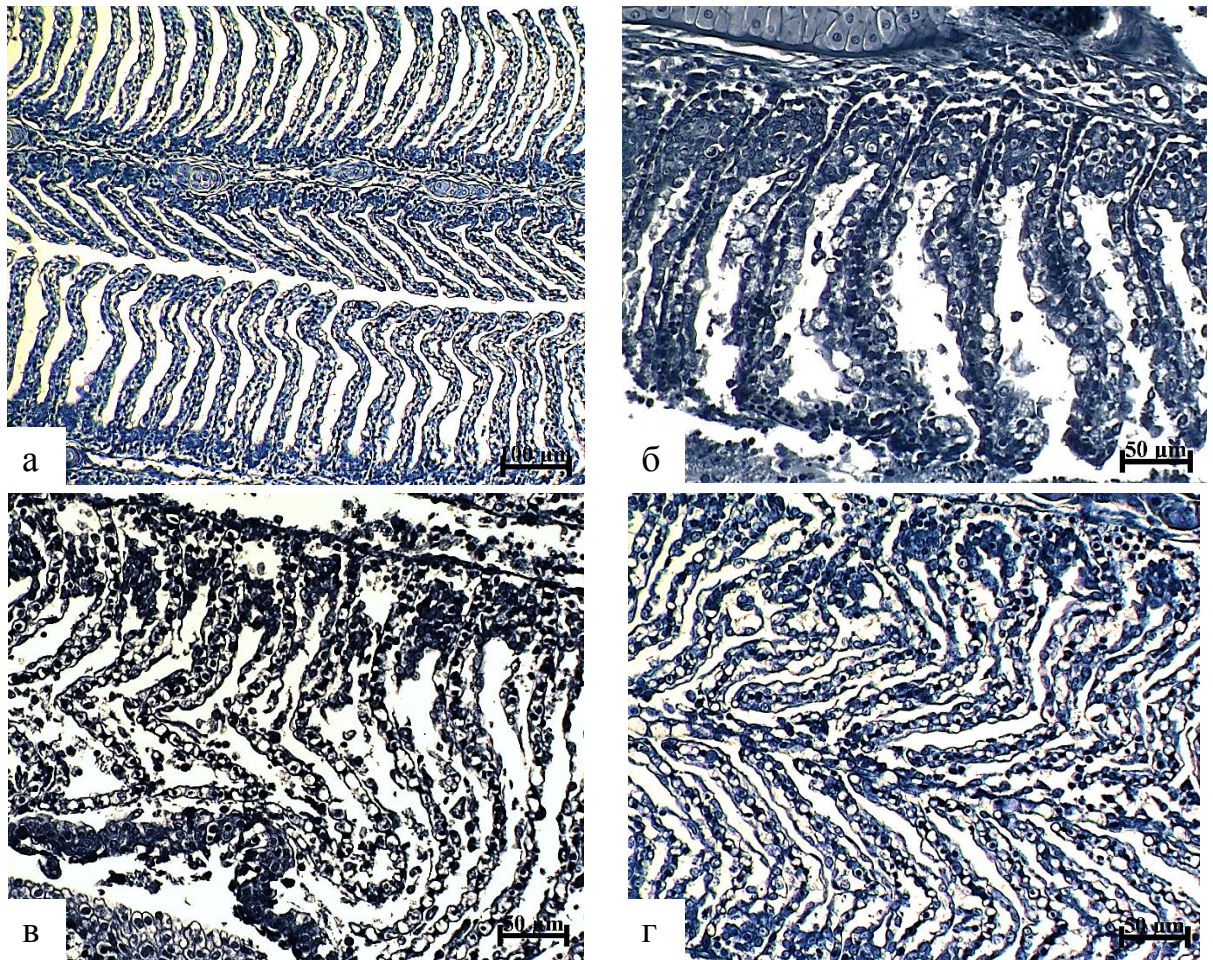


Рис. 7. Жаберный аппарат сига-пыжьяна из оз.Гольцовое
а – нормальное состояние (100х);

б – утолщение респираторных ламелл (200х);

в – десквамация жаберного эпителия (200х);

г – плазмолиз (200х).

Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

Индекс патологии жаберного аппарата у рыб варьировал в пределах 0,2-1,1%; при этом основная доля отклонений вызвана утолщением респираторных ламелл. Показано (Матей, 1986), что данное явление отражает естественную реакцию эпителия даже на незначительные изменения кислотности среды.

В целом, для сига-пыжьяна данного водоема отклонения в жаберном аппарате невелики и не оказывают серьезное влияние на функциональное состояние рыб.

Лангтйбейто. При характеристике состояния жаберного аппарата у исследуемого вида показано, что жабры, как правило, имели нормальный вид (рис. 8а). Такие важные гистофизиологические показатели жабр, как число слоев клеток вставочного эпителия и ширина респираторных ламелл у сига-пыжьяна из этого водоема различались (табл. 8) с соответствующими показателями жаберного эпителия у рыб из оз. Гольцовое. У них в оз. Лангтйбейто также отмечено меньшее число слоев клеток вставочного эпителия (4) и менее утолщенные респираторные ламеллы (28,8 мкм).

Таблица 5

Цитоморфологические характеристики жаберного эпителия
сига-пыжьяна в оз. Лангтйбейто

Параметры	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$ min-max	n, экз.
Число слоёв клеток вставочного эпителия	$4,0 \pm 0,3$ 2,9 – 5,2	10
Ширина респираторной ламеллы, мкм	$28,8 \pm 0,7$ 26,3 – 32,5	
Количество слизистых клеток в 1 мм ²	$21,4 \pm 4,3$ 7,0 – 42,8	
Индекс патологии, %	$0,09 \pm 0,02$ 0,0 – 0,21	

Однако из-за высокой мутности озера — массы взвешенных частиц грунта (по причине постоянного волнения) — количество слизистых клеток в афферентной зоне было вдвое больше (табл. 5), чем у сига в оз. Гольцовое. Возможно, с этим связано и возрастание доли дегенерирующих эпителиоцитов (рис. 8б). В остальном значительных отклонений в жаберном эпителии не выявляли.

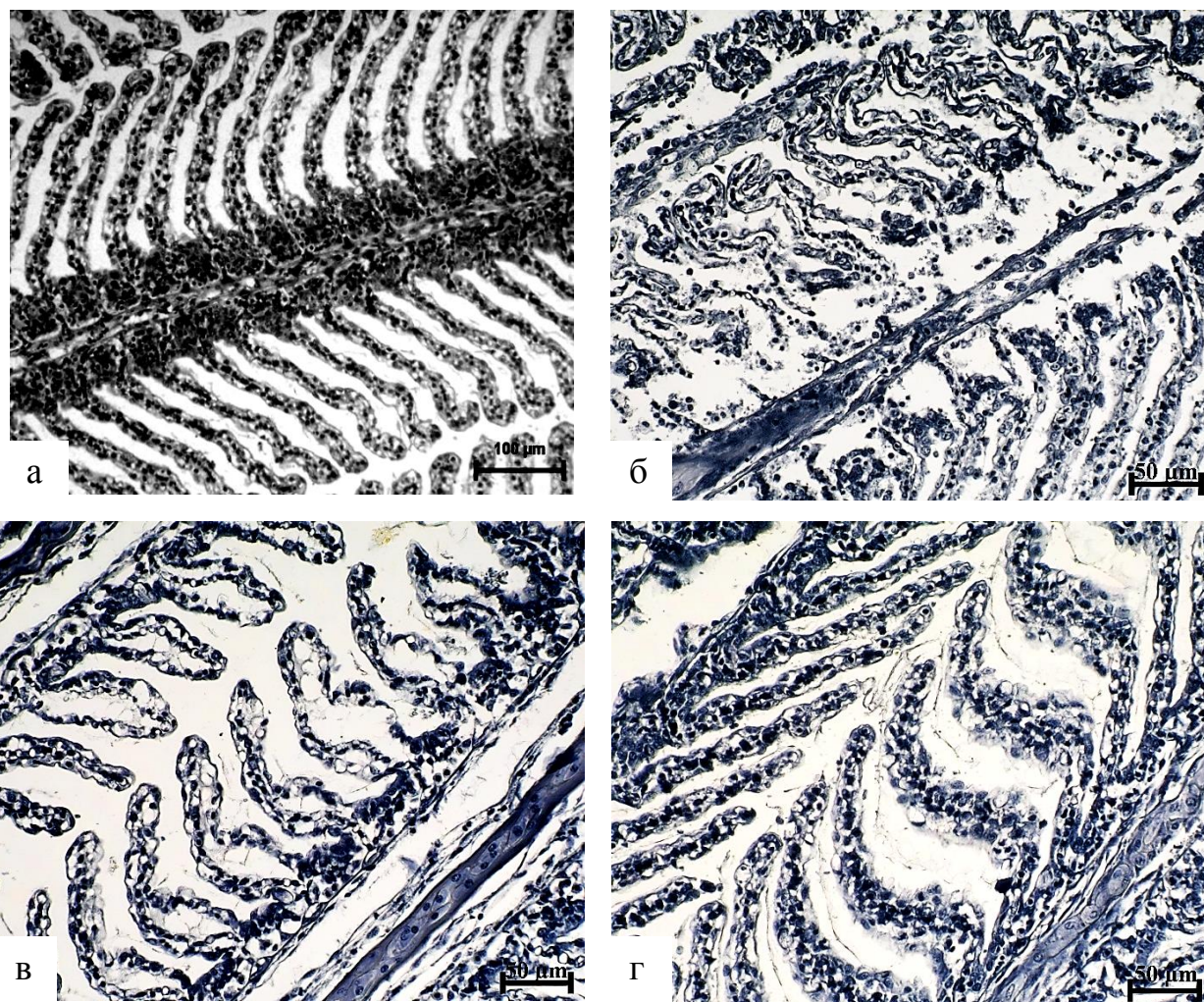


Рис. 8. Жаберный аппарат сига-пыжьяна (оз. Лангтибейто)

а – нормальное состояние (100х);

б – дегенерирующие эпителиоциты в жабрах (200х);

в – цитоллиз респираторных ламелл (200х);

г – утолщение респираторных ламелл (200х).

Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

В состоянии жаберного аппарата сига были отмечены аномалии трех типов. Цитоллиз эпителиальных клеток у 40% особей (от 6,5 до 10% площади среза), утолщение респираторных ламелл — 30% (6,8-10,6%) (рис. 8в, г); и у одного самца в 11+ наряду с цитоллизом их разрушение, но не превышающее в общем 6,6% площади среза. У остальных 30% особей каких-либо отклонений не обнаружено. Максимальное значение индекса патологии жабр не превышало 0,2%. Достаточно низкий индекс патологии (табл. 5) может свидетельствовать о вполне благоприятном качестве среды озера.

Кутарамакан. У сига-пыжьяна патогистологические изменения жаберного эпителия были весьма значительны (табл. 6, рис. 9). В афферентной зоне количество слизистых клеток было на порядок больше, чем у сига в других исследованных озерах. Несмотря на это, число слоев клеток вставочного эпителия оставалось в пределах нормы для данного вида, а средняя ширина респираторной ламеллы была наименьшей в сравнении с данным показателем у сигов из других озер. Впрочем, как по толщине респираторных ламелл, так и по числу слоев клеток вставочного эпителия (табл. 6) значимых различий с соответствующими структурами у сига-пыжьяна из озер Гольцовое и Лангтибейто не было выявлено.

Нами установлено, что в состоянии жаберного аппарата сига из описываемого водоема присутствуют патологии пяти типов. У всех особей диагностирован цитоллиз (от 2% до 28% площади среза), следующие по частоте встречаемости: слияние (1–21%) респираторных ламелл и их деструкция (1–44%) у 79 и 71% особей, соответственно (рис. 9 а – в).

Таблица 6

Цитоморфологические характеристики жаберного эпителия сига-пыжьяна из оз. Кутарамакан (август, 2016 г.)

Параметры	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$ min-max	n, экз.
Число слоёв клеток вставочного эпителия	$3,8 \pm 0,2$ 2,5 – 6,0	14
Ширина респираторной ламеллы, мкм	$25,8 \pm 0,9$ 21,1 – 33,6	
Количество слизистых клеток в 1 мм ²	$133,0 \pm 20,6$ 60,7 – 341,7	
Индекс патологии, %	$0,6 \pm 0,1$ 0,2 – 1,4	

Менее чем у половины (43%) исследуемых рыб выявляли утолщение респираторных ламелл (1–6%), а у двух особей в возрасте 6+ отмечены аневризмы (рис. 9 г), достигающие 1% площади среза. Наибольшая глубина повреждений и разнообразие патологий органа было выявлено у старших

возрастных групп (10+...11+). В среднем, общая доля патологий составляла 29,3% площади среза.

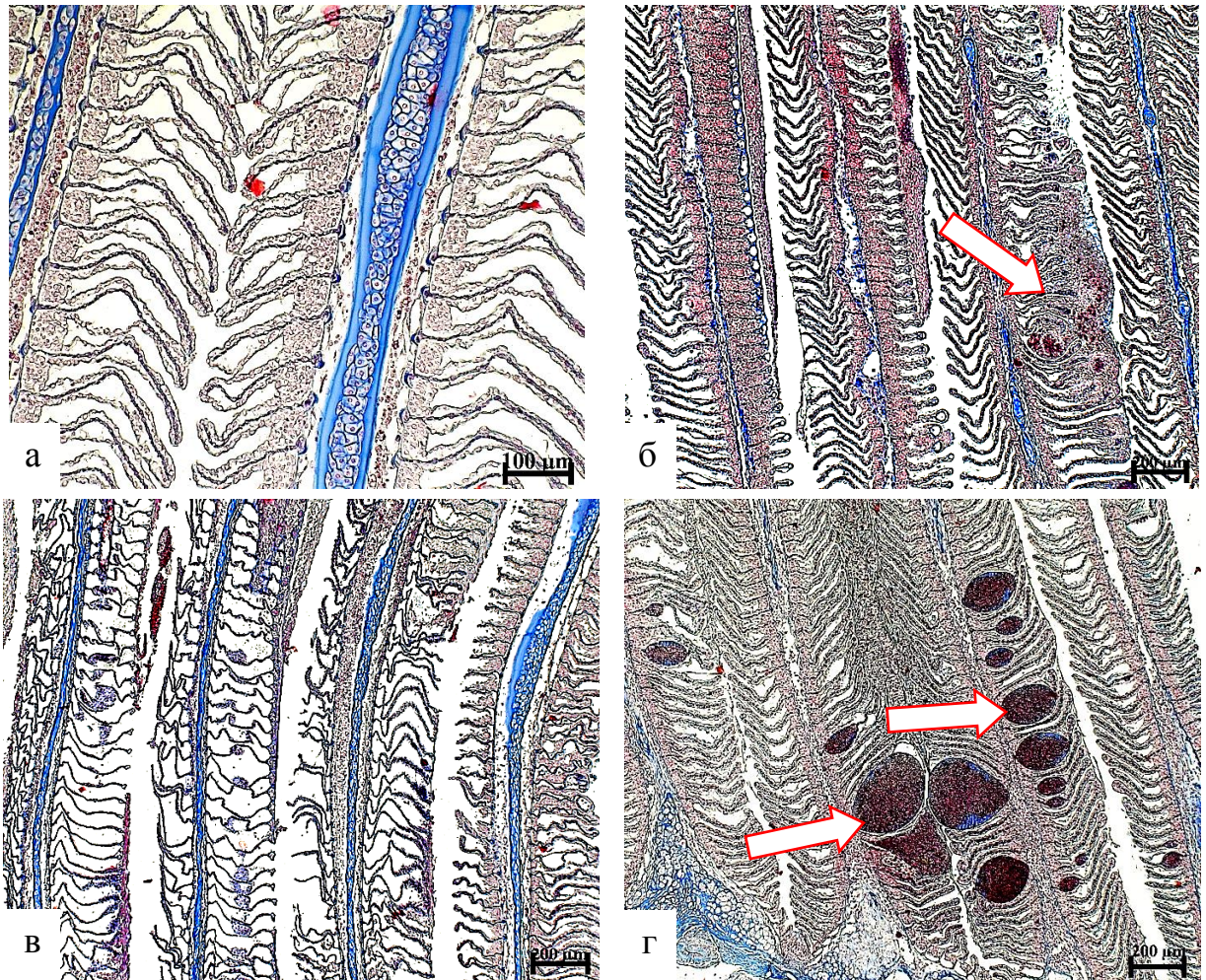


Рис.9. Патологии жаберного аппарата сига из оз.Кутарамакан

а – цитоллиз (100х);

б – слияние респираторных ламелл (стрелка) (40х);

в – деструкция жаберных филламентов и ламелл (40х);

г – аневризмы респираторных ламелл (стрелки) (40х).

Окраска: азан по Гейденгайну

Учитывая многочисленные патологические изменения жаберного эпителия у сига-пыжьяна в оз. Кутарамакан, его состояние нельзя считать удовлетворительным, хотя индекс патологий в этом органе был умеренно высоким (0,57%). Отметим, что у двух самок из старшей возрастной группы он превышал 1,2%, что проявилось и в ухудшении состояния их гонад. Все это свидетельствует об угнетающем влиянии некоего фактора или факторов. В наибольшей степени доля патологий и обусловленный ими индекс патологичности увеличивались с возрастом рыб.

Азас. В этом водоеме жаберный аппарат сига характеризуется значительными отклонениями как вставочного эпителия, так и респираторного. Число слоев клеток вставочного эпителия в разных возрастных группах не зависело от возраста (табл. 7, рис. 10 а), тогда как ширина респираторных ламелл с возрастом незначительно увеличивалась.

В жабрах сига-пыжьяна были обнаружены патологии трех типов. Наиболее часто отмечали цитоллиз (61%), у разных рыб выраженный в

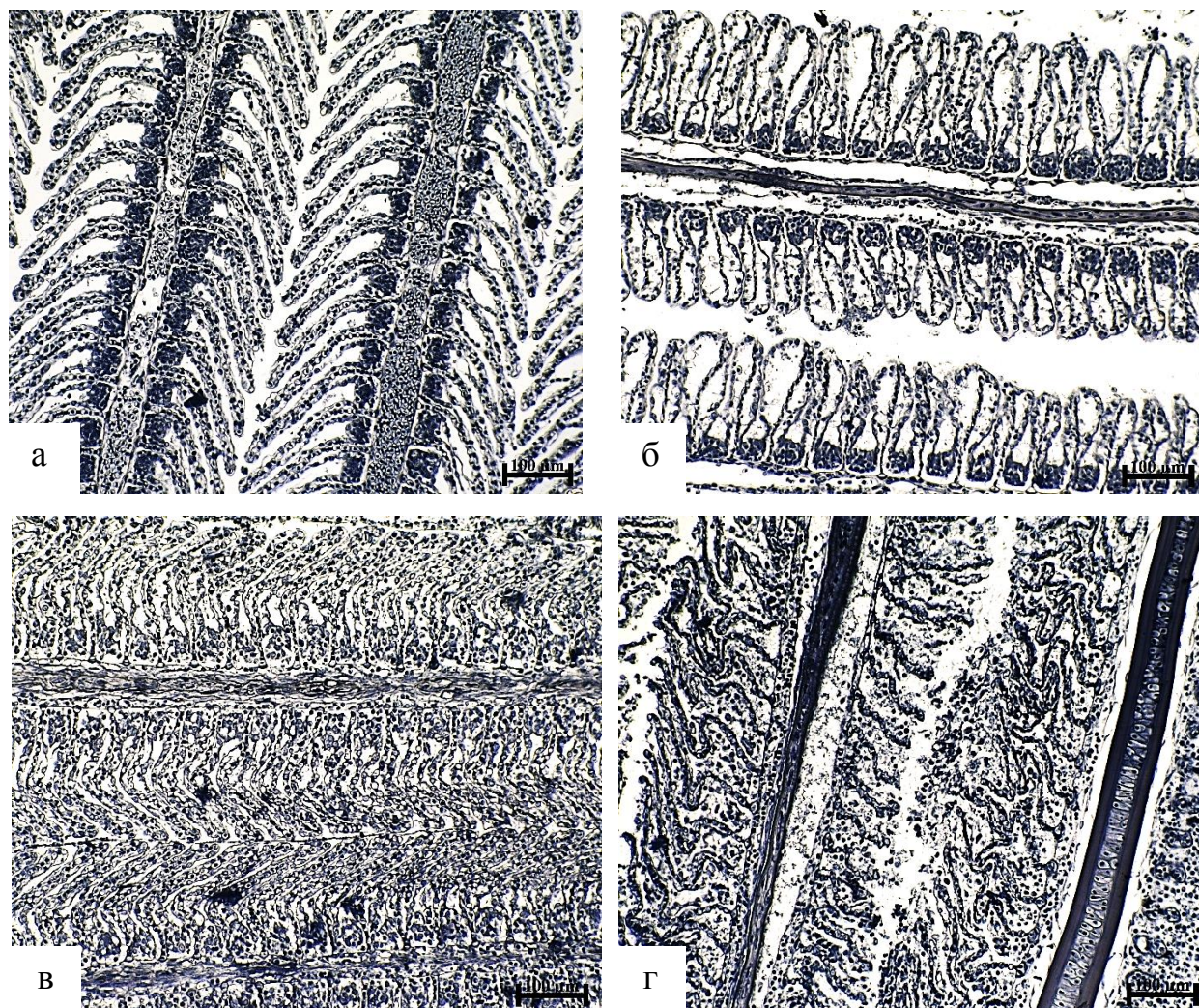


Рис. 10. Жаберный аппарат сига-пыжьяна в оз.Азас (100х)

а – нормальное состояние жабр;

б – отек и цитоллиз респираторных ламелл;

в – утолщение и сливание ламелл;

г – дегенерация жаберного эпителия.

Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

различной степени (рис. 10 б). Следующим по встречаемости отклонением в жаберном эпителии являлось утолщение ламелл (9%) (рис. 10 в). У

единичных особей отмечено их разрушение (рис. 10 г), достигающее 99% площади среза. Эта крайняя степень проявления деструктивных изменений может свидетельствовать о каком-то неблагоприятном влиянии на среду водоема.

Таблица 7

Характеристики жаберного эпителия у сига-пыжьяна в оз. Азас (2014 г.)

Показатели	Возраст, лет	
	2+...3+ (8 экз.)	4+...5+ (11 экз.)
Число слоёв клеток вставочного эпителия	$\frac{3,4 \pm 0,2}{2,8 - 4,3}$	$\frac{3,4 \pm 0,2}{2,4 - 4,8}$
Ширина респираторных ламелл, мкм	$\frac{32,9 \pm 1,6}{27,1 - 39,7}$	$\frac{34,2 \pm 1,8}{24,5 - 42,7}$
Количество слизистых клеток в 1 мм ²	$\frac{34,3 \pm 5,5}{15,1 - 63,0}$	$\frac{32,5 \pm 2,9}{19,9 - 53,6}$
Индекс патологии, %	$\frac{0,7 \pm 0,1}{0,3 - 1,0}$	$\frac{0,8 \pm 0,1}{0,3 - 1,0}$

Высокие значения индекса патологии жаберного аппарата (табл. 7) объясняются большой долей цитолиза респираторных ламелл, которая увеличивалась пропорционально возрасту. В среднем по выборке индекс находился на уровне 0,72%. С возрастом значение индекса увеличивается.

Учитывая подобное состояние жаберного аппарата сига-пыжьяна, очевидно, что его нельзя принимать в качестве нормы для данного водоема.

При сравнении частоты проявления и степени тяжести патологических изменений в состоянии такой высокочувствительной системы, как респираторная, отметим их возрастание у сига-пыжьяна в разнотипных озёрах Сибири в широтном направлении с запада на восток, в долготном — с севера на юг.

3.1.3 Морфофункциональное состояние печени сига-пыжьяна

В связи с особой ролью печени в синтезе вителлогенина, все выборки рыб были разделены на несколько групп: 1. самок и самцов; 2. неполовозрелых и половозрелых; последних, в свою очередь, подразделяли на нерестящихся впервые, повторно и пропускающих нерест.

Гольцовое. В исследуемом водоеме печень сига-пыжьяна была слабо гиперемирована, отчетливо просматривались капилляры, преимущественно по периферии органа. Однако как визуальное, так и на микроскопическом уровне явных нарушений не было выявлено. Цитоплазма гепатоцитов характеризовалась умеренной базофилией и включала липидные капли, доля которых была выше у самцов (табл. 8).

Таблица 8

Цитоморфологические характеристики гепатоцитов
сига-пыжьяна в оз. Гольцовое

Показатели	Повторно нерестящиеся	
	Самки (6 экз.)	Самцы (4 экз.)
Площадь клетки, мкм ²	86,2 ± 7,2	86,1 ± 8,9
	69,1–114,4	67,3–107,3
Площадь ядра, мкм ²	26,1 ± 1,4	24,9 ± 1,4
	23,0–31,6	21,6–28,4
Ядерно-цитоплазматическое отношение, %	46,8±1,7	46,6 ± 2,4
	42,0–52,0	39,4–50,3
Доля липидных включений, %	0,9±0,6	4,7 ± 4,2
	0–3,7	0–17,4

Отмеченные патоморфологические изменения в этом органе были незначительны. Наиболее распространенной патологией печени у сига-пыжьяна была слабо выраженная, но широко встречающаяся (до 40% особей) кавернизация паренхимы (рис. 11а) как следствие деструкции гепатоцитов. Отмечали также редкие участки с жировой дистрофией (рис. 11б). Впрочем,

эти хотя и значимые патологии — жировая дистрофия и кавернизация печени — не были массовыми, поэтому отсутствовала необходимость для проведения учета дегенеративных изменений органа.

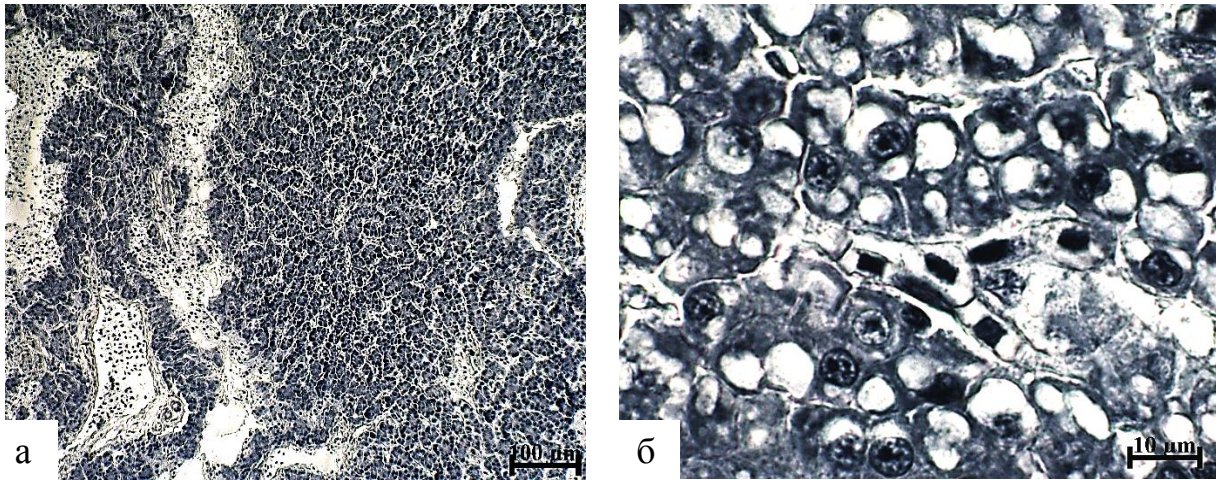


Рис. 11. Патоморфологические изменения печени сига-пыжьяна

а – кавернизация паренхимы (100х);

б – жировая дистрофия (1000х).

Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

Ядерно-цитоплазматическое отношение не носило различий по половому признаку. Измерения относительной площади липидных включений гепатоцитов продемонстрировали различия между полами. Доля таких включений у самцов более чем в 5 раз выше, чем у самок. У одного самца в возрасте 7+ отмечена значительная жировая дистрофия печени.

У повторно нерестящихся самок различия по площади гепатоцитов и их ядер не установлены, но количество липидных включений многократно ниже, чем у самцов (табл. 8). Это обусловлено интенсивным синтезом в гепатоцитах вителлогенина (липофосфопротеида) и расходом на эти цели липидных резервов. У осенненерестящихся сиговых рыб именно в летне-осенний период происходит накопление трофических включений в цитоплазме вителлогенных ооцитов (Семенов, 1980).

Таким образом, печень у этого вида была слабо гиперемирована, и в цитоплазме гепатоцитов самок объем липидных включений был низким, что свидетельствует о высокой вителлогенной активности органа незадолго до нереста. Наиболее распространенной аномалией печени у сига-пыжьяна была

слабо выраженная, но широко встречающаяся (до 40% особей) кавернизация. Выявленные редкие участки гепатоцитов, подверженные жировой дистрофии, не могли оказывать существенного влияния на метаболический статус печени.

Лангтибейто. У исследованных рыб печень была умеренно гиперемирована и слабо васкуляризована, у некоторых особей встречались цирротические разрастания стенок сосудов и ткани печени (рис. 12 а, б).

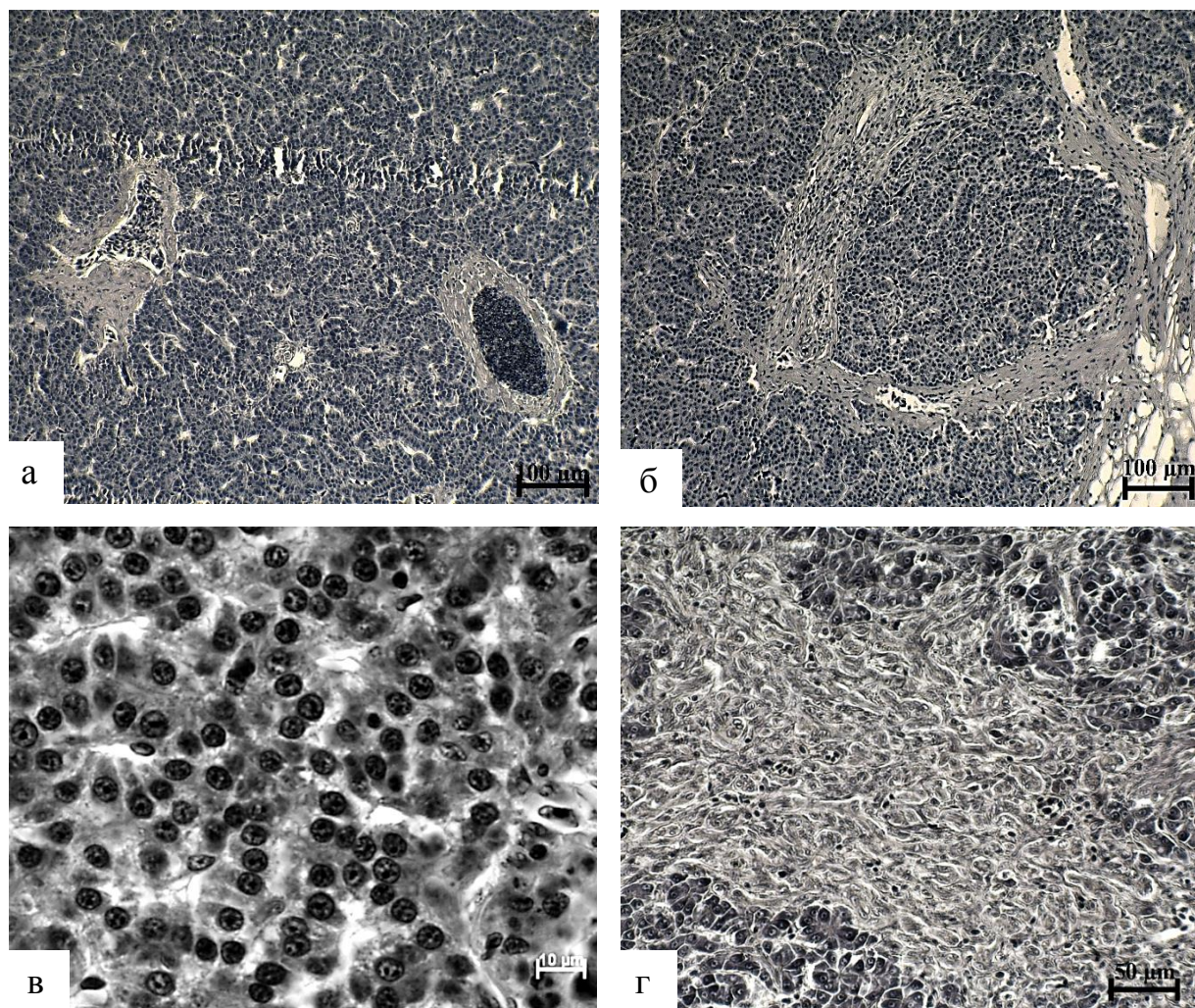


Рис. 12. Состояние печени сига-пыжьяна (оз. Лангтибейто)

а – цирротические разрастания стенок сосудов (100х);

б – замещение гепатоцитов соединительной тканью (100х);

в – участок печени с умеренно базофильными гепатоцитами, в цитоплазме присутствуют мелкие жировые капли (1000х);

г – участок печени с проявлением губчатого гепатита (200х).

Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

Цитоплазма гепатоцитов умеренно базофильна, в клетках некоторых рыб присутствовали липидные включения (рис. 12 в). У одной половозрелой

самки в 8+ отмечали начало образования губчатого гепатита (рис. 12 г), но не достигающее и 1% площади среза. Значение ядерно-цитоплазматического соотношения в гепатоцитах у сига на 12% выше, чем у сига-пыжьяна из оз. Гольцовое, т.к. при близких размерах ядра площадь клеток у того больше (табл. 8, 9). По остальным цитоморфологическим показателям органа различия практически отсутствовали.

Как и в оз. Гольцовое, у сига-пыжьяна в этом водоеме доля липидных включений в гепатоцитах печени у готовящихся к нересту самцов в пять раз выше, чем у самок (табл. 9). Данную закономерность можно объяснить спецификой полового созревания сиговых, что не является показателем какого-либо патологического изменения.

Таблица 9

Цитоморфологические характеристики гепатоцитов
сига-пыжьяна оз. Лангтибейто

Показатели	Повторно нерестящиеся	
	Самки (6 экз.)	Самцы (7 экз.)
Площадь клетки, мкм ²	88,2 ± 7,1	87,6 ± 3,6
	71,0–114,8	71,7–102,8
Площадь ядра, мкм ²	29,4 ± 2,9	27,6 ± 0,8
	23,5–38,6	24,2–29,9
Ядерно-цитоплазматическое отношение, %	53,5 ± 2,6	55,1 ± 4,6
	43,9–59,8	42,3–78,5
Доля липидных включений, %	1,2 ± 0,8	6,3 ± 2,8
	0–5,2	0–17,6

В оз. Лангтибейто 55% особей не имели патологических отклонений в печени. У остальных рыб отклонения были представлены в виде жировой дистрофии гепатоцитов (у 22% особей) и редко встречающихся цирротических разрастаний кровеносных сосудов и желчных протоков — 23%. Степень проявления отмеченных отклонений была незначительной.

Апоптозы и дегенеративные изменения гепатоцитов в выборке особей нами не выявлены.

К у т а р а м а к а н . В печени у большинства рыб (81%) была выявлена высокая степень васкуляризации, которая отмечена для многих самок (64%) и всех самцов; у остальных самок (36%) орган был умеренно васкуляризован (рис. 13). Несмотря на высокую степень васкуляризации печени, гиперемия была свойственна лишь 40% половозрелых самцов, у 10% она была умеренной, а у остальных — в пределах нормы. У части самок (36%) отмечена умеренная гиперемия органа, тогда как у большинства (64%) таковая явно не проявлялась. В целом гиперемия печени была характерна для созревающих и пропускающих нерест половозрелых самцов; у 10% повторно участвующих в нересте самцов и 36% пропускающих нерест самок она была умеренной.

У всех особей, вне зависимости от пола и возраста, цитоплазма гепатоцитов была базофильна.

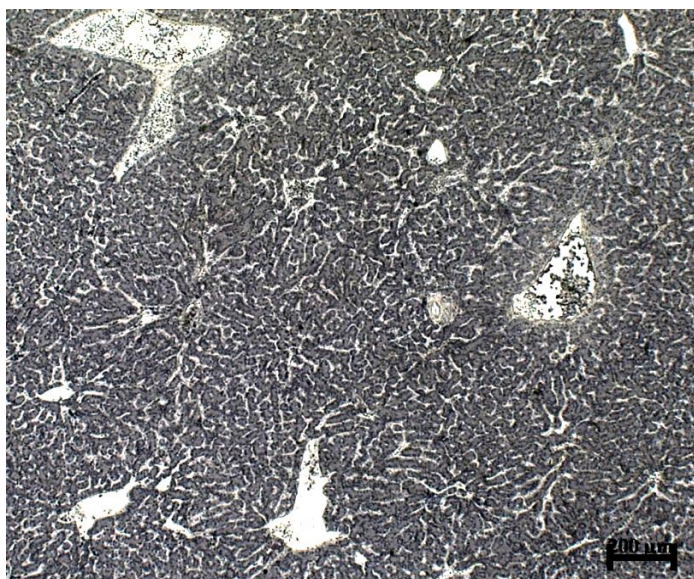


Рис. 13. Умеренно васкуляризованная печень сига-пыжьяна, цитоплазма гепатоцитов базофильна (40х). Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

Как видно из таблицы 10, площадь гепатоцитов и ядер в соответствующих группах были выше у самцов, нежели у самок. Ядерно-цитоплазматическое соотношение было выше у самок практически во всех группах, за исключением созревающих — готовящихся к первому нересту.

Цитоморфологические характеристики гепатоцитов сига-пыжьяна
из оз.Кутарамакан (август, 2016)

Показатели	Неполовозрелые		Половозрелые					
			Впервые нерестящиеся		Повторно нерестящиеся		Пропускающие нерест	
	♀ (1экз.)	♂ (1экз.)	♀ (2экз.)	♂ (1экз.)	♀ (2экз.)	♂ (7экз.)	♀ (6экз.)	♂ (1экз.)
Площадь клетки, мкм ²	94,1	97,4	88,8	100,8	79	97,7 ± 2,5	86,7 ± 2,1	104,3
			87,9–89,8		75,2–82,9	87,5–103,3	80,5–95,0	
Площадь ядра, мкм ²	27,8	27,6	27,9	29,5	24,9	26,8 ± 0,6	26,1 ± 0,3	32,4
			27,7–28,2		24,7–25,1	24,8–29,1	25,2–27,0	
Ядерно-цитоплазматическое отношение, %	44,9	40,4	48	51,8	47,6	41,8±1,4	44,2±1,7	45,3
			45,9–50,2		43,7–51,6	36,9–48,2	37,4–49,3	
Доля липидных включений, %	2,9	0,3	1,1	12,3	0,5	2,2±1,2	0,1±0,1	0
			0–2,2		0–0,9	0–9,1	0–0,8	

Это обусловлено большой долей липидных включений у молодого самца в возрасте 4+.

Цитометрические показатели гепатоцитов самок уступали аналогичным данным у рыб этого пола из озер Ямала (Гольцовое) и Гыдана (Лангтибейто), тогда как площадь гепатоцитов у самцов превышала таковую у особей из озер севера Западной Сибири, по остальным цитометрическим показателям (площадь ядра, ЯЦО, доля липидных включений) они были ниже. В оз. Кутарамакан отклонения у сига-пыжьяна в печени имели разную степень глубины и были представлены (рис. 14 а-в) дегенерирующей тканью печени (81%), цирротическими разрастаниями желчных протоков (43%) и стенок кровеносных сосудов (24%), единично отмечено воспаление в виде меланомакрофагальных телец и следы губчатого гепатита (рис. 14 г). Только 14% особей не имели патологических изменений органа. Наибольшее разнообразие патологий было характерно для группы половозрелых самок,

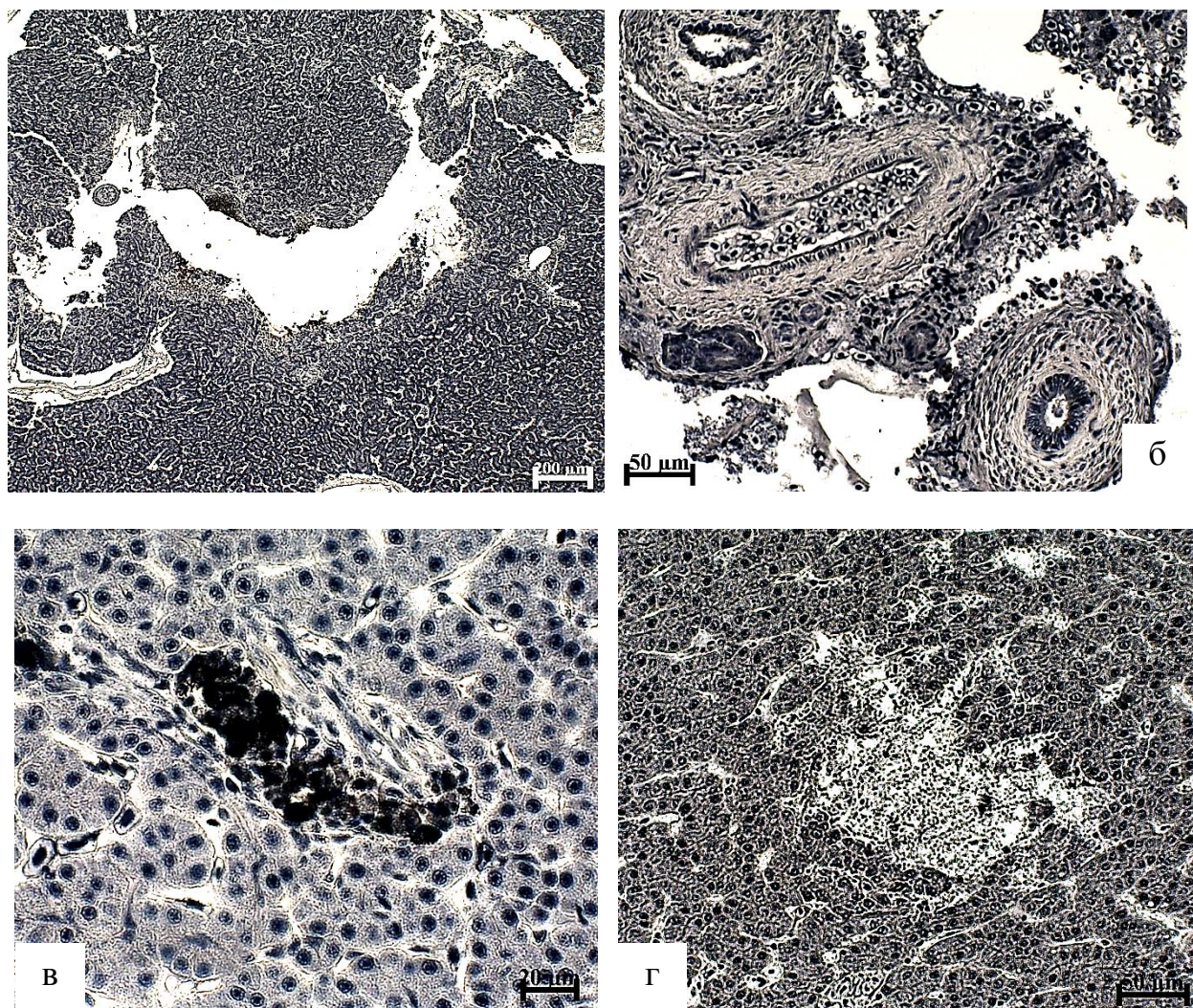


Рис. 14. Патологические изменения в печени сига-пыжьяна (оз.Кутарамакан)
 а – дегенерация печеночной ткани (40х);
 б – цирротические разрастания стенок сосудов (200х);
 в – воспаление (400х);
 г – губчатый гепатит (200х).

Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

тогда как у самцов отмечены только кавернизация паренхимы и цирротические разрастания стенок желчных протоков. У большей части самок (82%) и самцов (80%) были выявлены локальные участки дегенерации печеночной ткани, доля которых в среднем составляла 1,7 и 0,8%, соответственно. Второе по распространенности отклонение — фиброз желчных протоков — зарегистрирован у 46% самок и 40% самцов, доля нарушений у которых составила 1,5 и 0,9%, соответственно. Кроме того, у 46% самок наблюдали цирротические разрастания стенок кровеносных

сосудов, хотя и не превышавшие 0,5% площади гистологического среза. У одного половозрелого, повторно идущего на нерест самца в возрасте 11+, выявлено отклонение в виде меланомакрофагальных телец (0,4%). Можно заключить, что при столь экстенсивном проявлении дегенеративных изменений в печени индекс патологий был незначительным.

А з а с . Гистологический анализ печени сига-пыжьяна продемонстрировал, что у большей части рыб (76,5%) печень была высоко гиперемирована. У 17,7% особей была отмечена умеренная гиперемия органа, и у 5,9% она не выявлялась. Также были зарегистрированы различия в степени гиперемии между полами: у всех самцов печень имела высокое кровенаполнение; у самок — количество особей в выборке с высокой и умеренной гиперемией было равным (42,9%).

У большей части особей (58,8%) также отмечали высокую васкуляризацию печени, характерную и для половозрелых самцов; остальные рыбы, включая неполовозрелых самок (41,2%), характеризовались умеренной васкуляризацией.

У всех особей цитоплазма гепатоцитов была умеренно базофильна (рис. 15 а). Площадь гепатоцитов у самцов разных групп не различалась, тогда как у самок она была меньше, и между полами по этому показателю имелись различия. Площадь ядра незначительно выше в группе неполовозрелых и впервые вступающих в нерестовое стадо рыб, что отразилось на ядерно-цитоплазматическом отношении (табл. 11). ЯЦО было выше в группе неполовозрелых и впервые нерестящихся особей. Это, скорее всего, свидетельствует о высоком уровне метаболизма гепатоцитов у повторно нерестящихся рыб, обеспечивая организм необходимыми ресурсами для оптимальной подготовки к зимовке (неполовозрелые) и к нересту (созревающие). Выявленные различия в относительной площади липидных включений гепатоцитов продемонстрировали полоспецифичность: у неполовозрелых и половозрелых самцов доля липидных включений более

чем в 4 раза выше, нежели у самок. При этом у одного неполовозрелого самца отмечена жировая дистрофия печени.

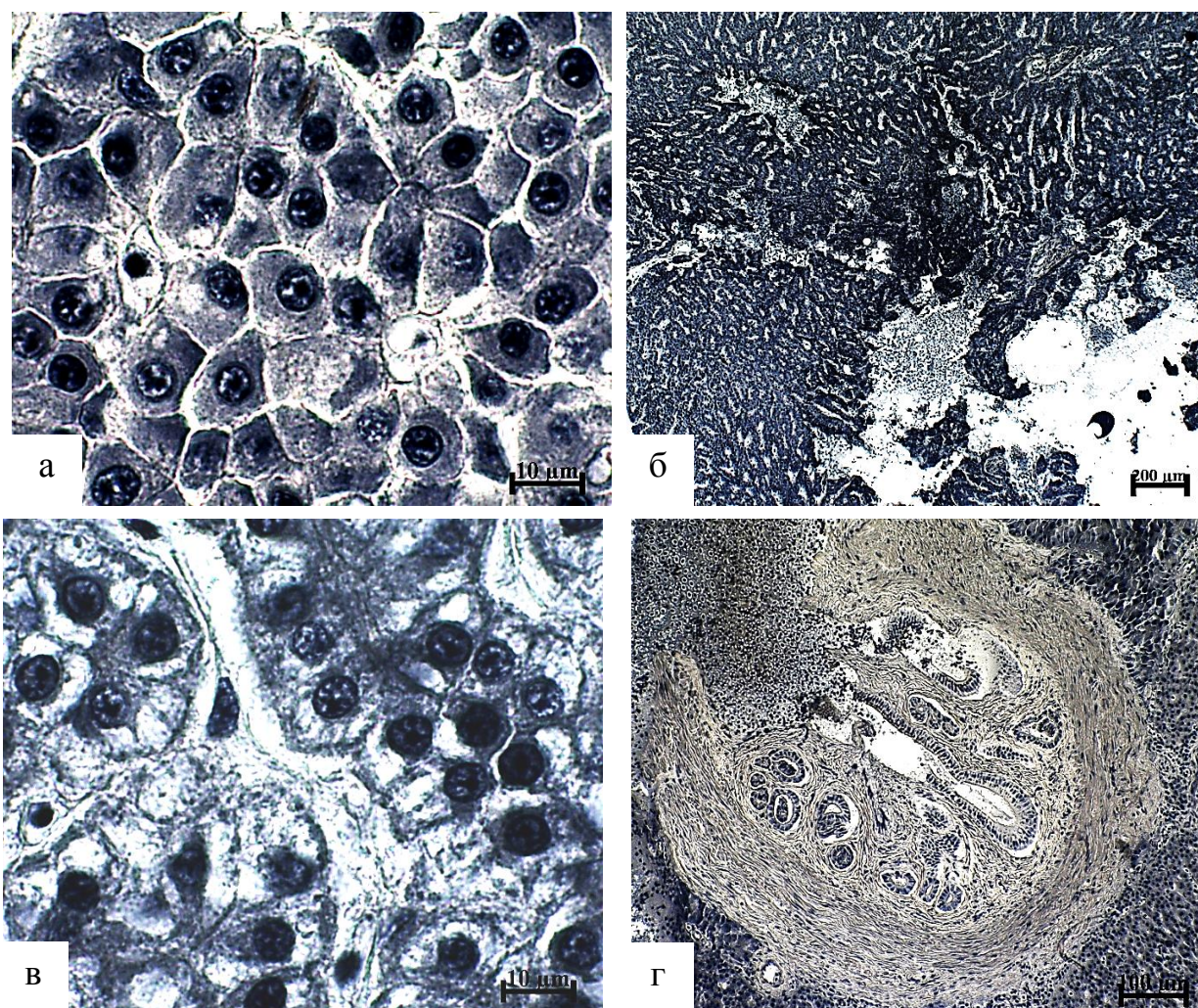


Рис. 15. Состояние печени у сига-пыжьяна оз.Азас
 а – нормальное состояние ткани печени (1000х);
 б – кавернизация печеночной паренхимы (40х);
 в – жировая дистрофия (1000х);
 г – фиброэластоз стенок желчных протоков (100х).
 Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

Наиболее распространенной патологией печени у сига-пыжьяна была кавернизация (рис. 15 б), отмеченная у 64,7% особей. Единично выявлялись жировая дистрофия, фиброэластозы стенок сосудов и желчных протоков, (рис. 15 в, г).

Таким образом, можно констатировать, что печень самцов в данный сезон годового цикла находилась в более активном морфофункциональном

состоянии и имела меньшую долю патологий в сравнении с этим органом у самок.

Таблица 11

Патогистологические и цитометрические показатели печени
сига-пыжьяна оз.Азас (август, 2014г.)

Показатели	Группы			
	неполовозрелые и впервые нерестящиеся		повторно нерестящиеся	
	Самки (2 экз.)	Самцы (6 экз.)	Самки (5 экз.)	Самцы (4 экз.)
Площадь клетки, мкм ²	104,7	121,6 ± 7,7	116,9 ± 4,8	121,3 ± 5,7
	97,7–111,7	101,5–148,3	107,5–134,0	105,2–132,0
Площадь ядра, мкм ²	33,9	34,5 ± 1,2	32,8 ± 0,9	32,4 ± 0,9
	32,8–35,1	30,6–39,0	29,4–34,6	30,2–34,4
Ядерно-цитоплазматическое отношение, %	49,1	46,4±1,9	40,9±2,2	42,7±4,5
	46,9–51,4	38,8–52,7	34,0–46,0	37,9–56,2
Доля липидных включений, %	0,0	9,9±5,5	2,2 ± 0,6	9,2 ± 4,8
		1,5–36,1	0,0–3,4	0,0–22,9

С учетом степени опасности для вида той или иной патологии и занимаемой ею площади среза, аномалиям присвоены баллы, на основе которых озера были ранжированы по степени возрастания нарушений в состоянии печени сига-пыжьяна (рис. 16). В итоге, наименьшая степень патологий в печени была свойственна сигу в оз. Лангтибейто, наибольшие отклонения – сигу-пыжьяну в оз. Кутарамакан.

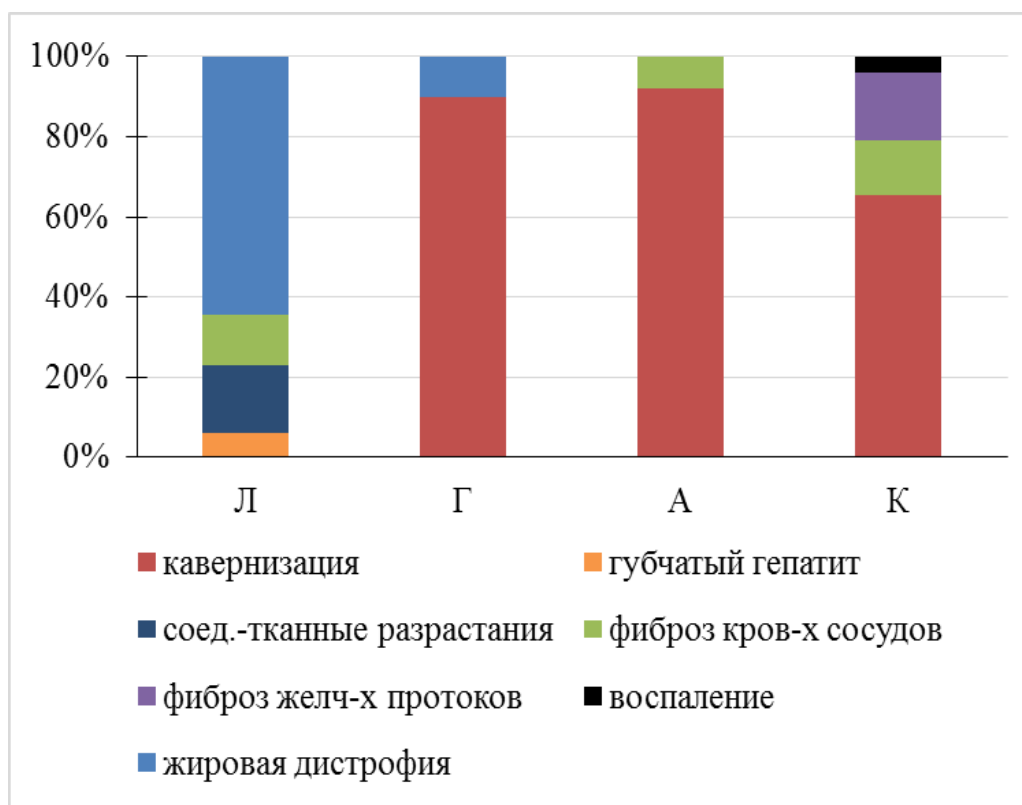


Рис. 16. Основные отклонения (%) в структуре печени сига-пыжьяна из разноширотных озер Западной и Восточной Сибири: Л – оз. Лангтибейто, Г – оз. Гольцовое, А – оз. Азас; К – оз. Кутарамакан.

3.1.4 Гистофизиологическое состояние половых желез у сига-пыжьяна в озерах Западной и Восточной Сибири

Озеро Гольцовое.

Яичники. В оз. Гольцовое у наиболее зрелых самок с яичниками Шв стадии зрелости ГСИ варьировал от 5,9% до 8,1%. При этом у особей в 10+ и 11+ значения ГСИ оказались ниже, чем у средневозрастных самок (прил. 2), что свидетельствует о снижении темпа вителлогенеза у старших возрастных групп. Все изученные особи были половозрелыми, и большинство готовились к предстоящему нересту. В яичниках III стадии зрелости старшая генерация половых клеток была представлена вителлогенными ооцитами фазы интенсивного накопления желтка (рис. 17а); при этом доля превителлогенных ооцитов многократно превышала остальные генерации, достигая 85% от числа всех половых клеток, что свидетельствует о высоком репродукционном потенциале этого вида (рис.

18). У части самок старших возрастных групп (10+...11+) отмечены резорбирующиеся вителлогенные ооциты, при этом старшей генерацией половых клеток становились ооциты начала фазы вакуолизации цитоплазмы (рис. 17 б). Численность таких особей незначительна (до 4%); они не смогут принять участие в предстоящем нересте, и пропустят очередной нерестовый сезон.

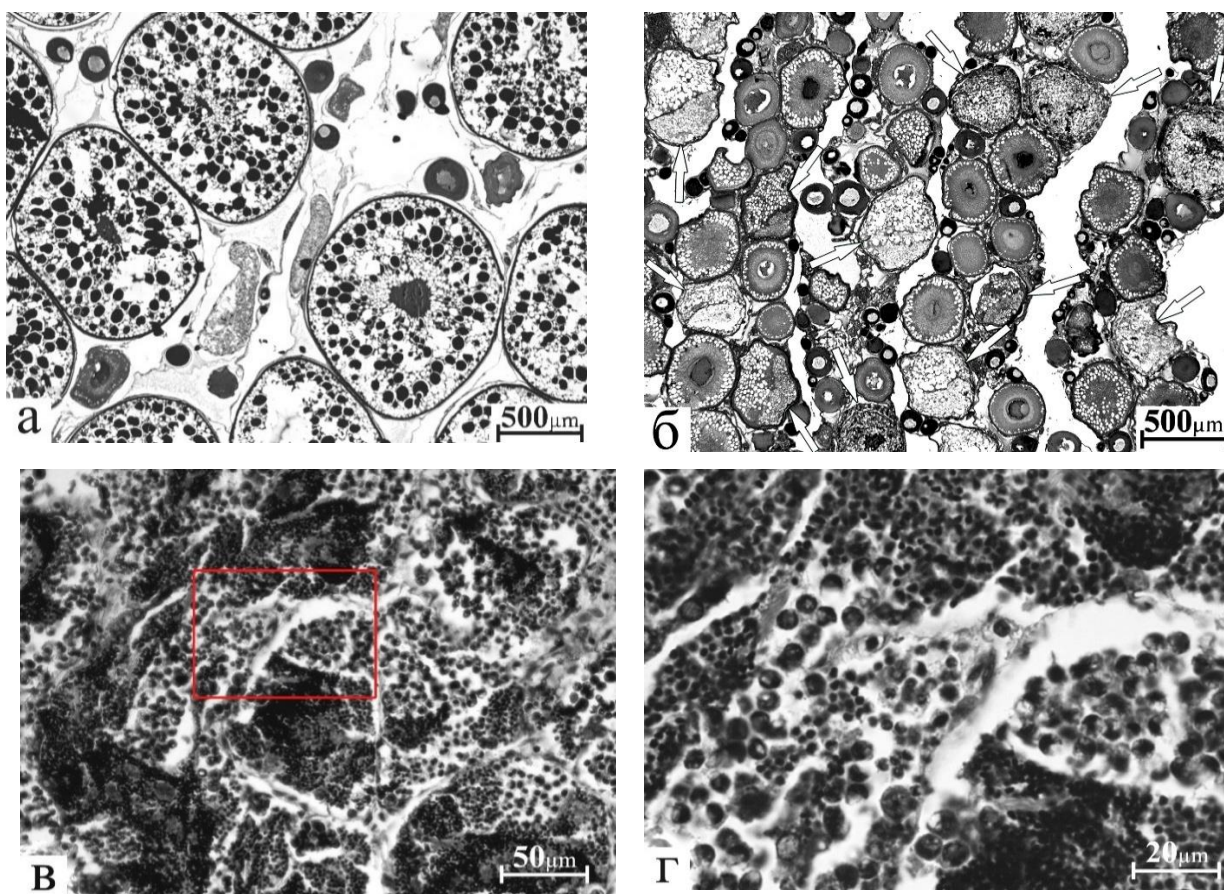


Рис. 17. Гонады сига-пыжьяна из оз. Гольцовое

а — участок яичника III стадии зрелости; старшая генерация — вителлогенные ооциты фазы интенсивного накопления желтка, между ними — превителлогенные ооциты и дегенерирующие фолликулы от прошлого нереста (40х);

б — в яичнике вителлогенные ооциты резорбируются; половые клетки старшей генерации представлены ооцитами фазы вакуолизации цитоплазмы (40х);

в — участок семенника III стадии зрелости (200х);

г — то же крупным планом (выделенный участок), половые клетки представлены всеми генерациями — от сперматогониев до спермиев (400х).

Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

Вся выборка была представлена половозрелыми особями.

Цитометрические показатели превителлогенных и вителлогенных ооцитов

приведены в таблице 12. Размерные характеристики превителлогенных ооцитов кратно меньше вителлогенных фазы вакуолизации цитоплазмы (в 2,2 раза) и тем более фазы накопления желтка (в 5,4). Меньшие различия зарегистрированы по диаметру ядер, в 2 и 2,4 раза, соответственно.

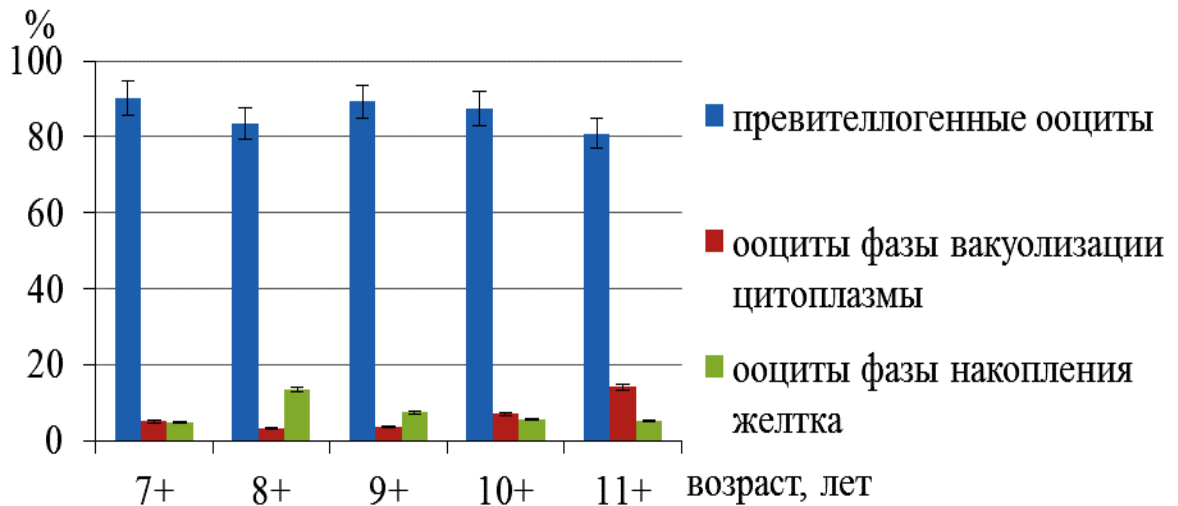


Рис. 18. Соотношение (%) половых клеток разных генераций у самок сига-пыжьяна оз.Гольцовое

Семенники. Гонады половозрелых самцов, а именно таковые оказались в выборке, находились в III стадии зрелости. В них формировались цисты сперматид, зрелые спермии выходили в просвет семенных канальцев (рис. 17 в, г). В этот период полового цикла доля половых клеток старшей генерации существенно возрастает (табл. 13).

При этом резервный фонд половых клеток представлен как покоящимися (А-типа), так и функционально активными (Б-типа) сперматогониями, встречающимися единично. Наибольшее количество половых клеток представлено сперматидами, следующими по численности были спермии. Многократно меньшее число гамет — сперматоциты, и совсем редко встречающиеся — сперматогонии А- и Б-типов. Данная картина является отражением нормального хода сперматогенеза у осеннерестящихся рыб в конце нагульного периода. Дополнительно отметим, что патологических изменений в гонадах не было выявлено.

Размерные показатели ооцитов разновозрастных групп
сига-пыжьяна из оз.Гольцовое

Показатели	Половозрелые (21 экз.)		
	Превителлогенные ооциты	вителлогенные ооциты	
		фазы вакуолизации цитоплазмы	фазы накопления желтка
Диаметр ооцитов, мкм	$213,2 \pm 3,0$	$461,1 \pm 13,6$	$1156,5 \pm 30,8$
	191,8–239,3	400,3–564,0	1005,5–1386,0
Диаметр ядер, мкм	$87,4 \pm 1,4$	$172,4 \pm 4,4$	$210,5 \pm 5,9$
	72,6 –100,2	147,7–197,0	181,3–253,4

Таблица 13

Соотношение половых клеток разных генераций на срезе участка семенника
(80 мкм²) у сига-пыжьяна из оз. Гольцовое (6 экз.)

сперматогонии		сперматоциты		сперматиды	спермии
А-тип	Б-тип	I порядка	II порядка		
$0,3 \pm 0,1$	$0,9 \pm 0,4$	$27,9 \pm 11,8$	$19,5 \pm 7,7$	$193,4 \pm 88,6$	$80,2 \pm 40,1$

Принимая во внимание основные характеристики сига-пыжьяна в субарктическом оз.Гольцовое, отметим, что основная масса рыб представлена старшевозрастными половозрелыми особями, активно готовящимися к нересту, что подтверждается высоким гонадосоматическим индексом и состоянием половых клеток старших генераций.

Озеро Лангтибейто.

Яичники находились на III стадии зрелости. Старшей генерацией половых клеток были вителлогенные ооциты, среди которых ооцитов фазы вакуолизации было втрое меньше, чем гамет в фазе накопления желтка; очередная генерация была представлена ооцитами периода превителлогенеза, составлявшими основную массу половых клеток (рис. 19 а, б, в; рис. 20).

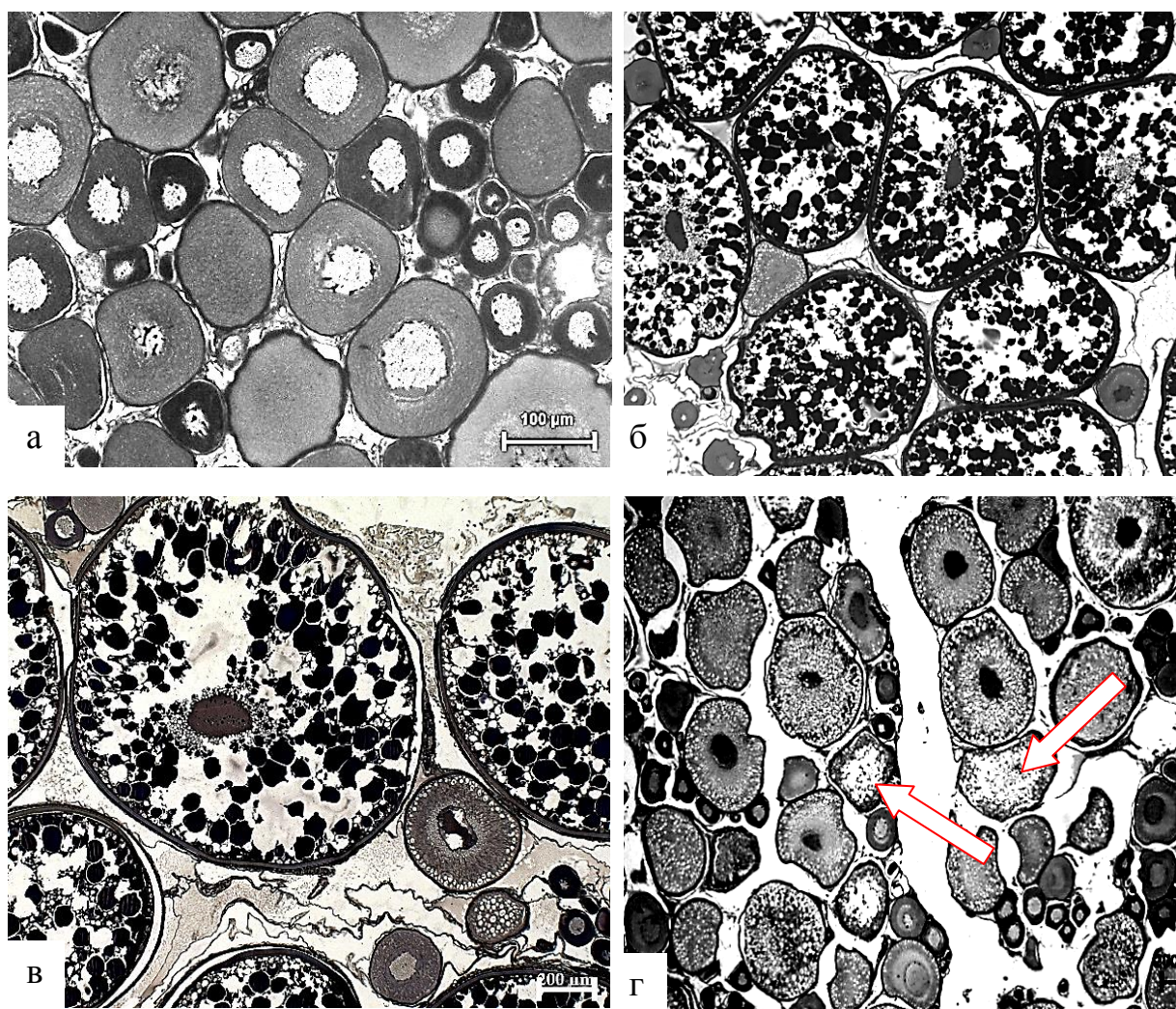


Рис. 19. Яичники сига-пыжьяна с ооцитами разных состояний (оз. Лангтибейто).

а – участок яичника II стадии зрелости; основная масса половых клеток представлена превителлогенными ооцитами (200х);

б, в – яичник IIIв стадии зрелости – ОСГ в фазе интенсивного накопления желтка; среди вителлогенных ооцитов присутствуют превителлогенные ооциты (40х, 100х);

г – яичник IIIб стадии зрелости – ОСГ находятся в фазе накопления мелкозернистого желтка; встречаются единичные резорбирующиеся ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы (стрелки) (40х).

Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

По соотношению вителлогенных ооцитов разных фаз развития можно заключить, что в этот период годового цикла проходит интенсивный вителлогенез, и нерестовый фонд половых клеток еще только формируется. У отдельных самок в яичниках присутствуют резорбирующиеся ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы (рис. 19 г).

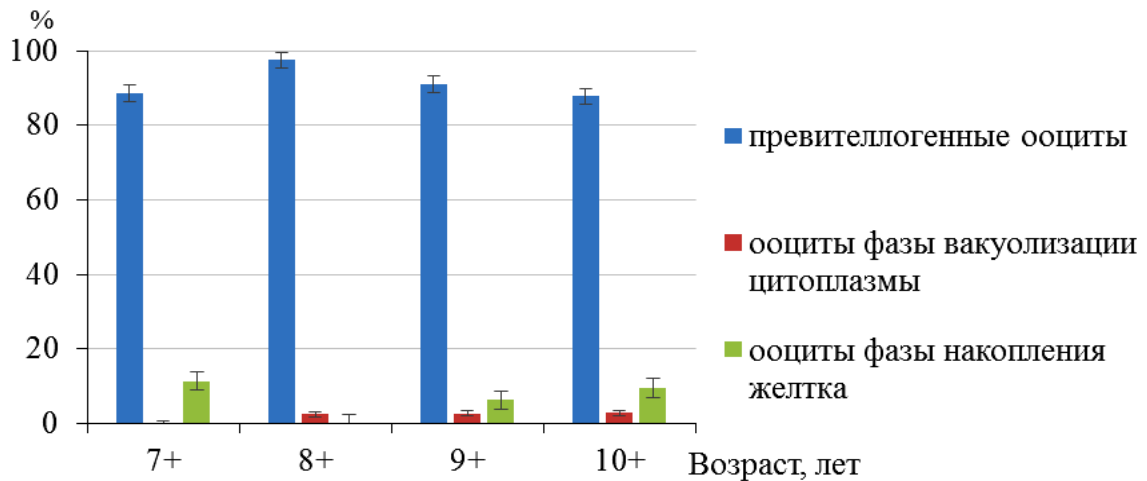


Рис. 20. Соотношение (%) половых клеток разных генераций у самок сига-пыжьяна в оз. Лангтибейто

Цитометрические показатели ооцитов периодов превителлогенеза и вителлогенеза приведены в таблице 14. Можно видеть, что размерные характеристики вителлогенных ооцитов сига-пыжьяна, как и у самок в оз.Гольцовом, кратно (в 2 и 5,7 раза соответственно) превышают превителлогенные. Различия по диаметру ядер менее значительные (1,5 и 2,2 раза).

Таблица 14

Размерные показатели ооцитов сига-пыжьяна в оз. Лангтибейто (август, 2011 г.)

Показатели	Половозрелые (7 экз.)		
	Превителлогенные ооциты	Вителлогенные ооциты	
		фазы вакуолизации цитоплазмы	фазы накопления желтка
Диаметр ооцитов, мкм	$228,4 \pm 4,3$	$455,7 \pm 19,2$	$1292,1 \pm 35,0$
	219,9–252,4	398,5–528,8	1222,4–1333,4
Диаметр ядер, мкм	$101,2 \pm 2,4$	$146,8 \pm 4,4$	$224,9 \pm 2,5$
	91,7–110,8	131,5–164,4	221,8–229,9

Семенники большинства рыб находились на III стадии зрелости — в семенных канальцах накапливались сперматиды и спермии (рис. 21 а, б). В сравнении с сигом из оз. Гольцовое, в гонадах самцов в данном водоеме преобладали половые клетки каждой генерации: сперматогонии Б-типа, сперматоциты II порядка и спермии (табл. 15), что свидетельствует о более развитых семенниках у этих рыб.

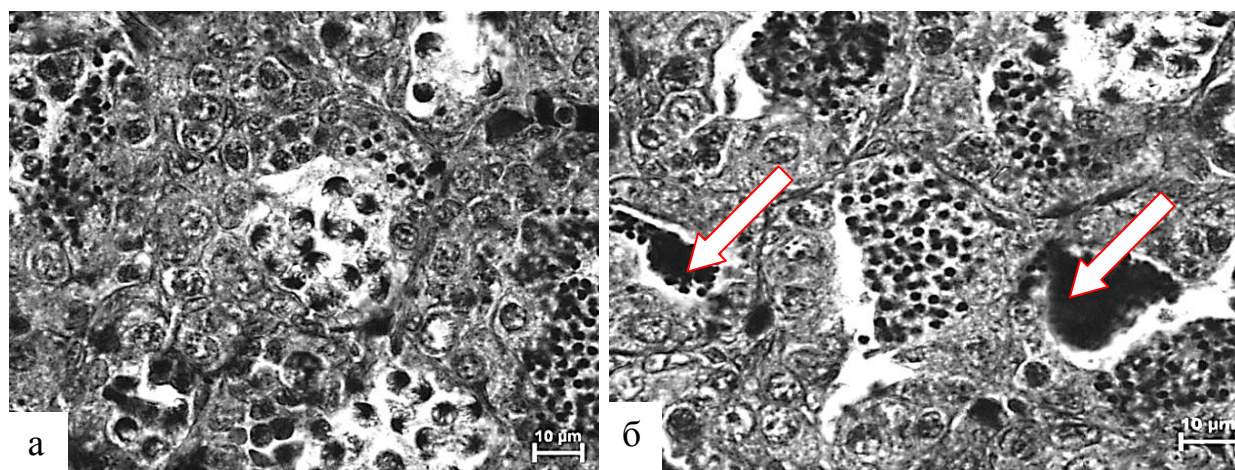


Рис. 21. Семенники сига-пыжьяна (оз. Лангтибейто)
 а — участок семенника в начале III стадии зрелости; в цистах видны сперматогонии, сперматоциты I и II порядка и отдельные группы сперматид (1000х);
 б — участок семенника III стадии зрелости; в цистах возрастает доля сперматид, а в просветах семенных канальцев накапливаются массы спермиев (стрелки) (1000х).

Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

Таблица 15

Соотношение половых клеток разных генераций на срезе участка семенника (80 мкм²) у сига-пыжьяна из оз. Лангтибейто (6 экз.)

сперматогонии		сперматоциты		сперматиды	спермии
А-тип	Б-тип	I порядка	II порядка		
0,6±0,3	3,1±0,7	23,3±8,2	28,9±17,3	70,9±7,9	177,0±89,5

Отклонения в состоянии гонад и половых клеток у сига-пыжьяна в этом озере были единичны и не могли повлиять на готовность рыб к половому созреванию и нересту.

Таким образом, для сига-пыжьяна в оз. Лангтибейто отмечен сравнительно благоприятный, в отличие от оз. Гольцовое, экологический

фон, что проявилось в предельных размерно-весовых характеристиках особей, низкой инвазированности и состоянии репродуктивной системы.

Озеро Кутарамакан

Яичники. Самки сига-пыжьяна в оз. Кутарамакан достигают половой зрелости на пятом году жизни. У них в исследуемый период только незначительная часть ооцитов старшей генерации вступала в фазу накопления желтка (рис. 22 а). Очередная генерация половых клеток была представлена многочисленными ооцитами периода превителлогенеза, которые отражают высокий репродукционный потенциал популяции.

Согласно гистологическим данным, только 36,4% изученных самок в оз.Кутарамакан примут участие в предстоящем нересте. У такого же числа (36,4%) отловленных половозрелых рыб встречали следы прошедшего нереста в виде опустевших фолликулов. При этом у всех особей в меньшем или большем (рис. 22 б) количестве была выявлена атрезия вителлогенных ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы, по причине чего более половины половозрелых рыб должна будет пропустить очередной нерест. Известно, что до некоторых пределов этот процесс является нормальным для сиговых и служит снижению асинхронности оогенеза (Селюков, 1986; Михайличенко, 1996), однако в оз. Кутарамакан, данное явление носило патологический характер. У одной самки в 6-летнем возрасте гонады были развиты слабо, старшая генерация была представлена единичными вителлогенными ооцитами фазы вакуолизации цитоплазмы, большая часть — превителлогенными. У данной особи не найдено следов прошедшего нереста и к участию в размножении в предстоящем нерестовом сезоне она не готова. В строме яичника отмечали скопления лимфоцитов, свидетельствующие, возможно, о протекании инфекционного процесса в организме. Выявленные особенности овариального цикла сига-пыжьяна в оз. Кутарамакан позволяют считать условия среды в этом заполярном водоеме неблагоприятными.

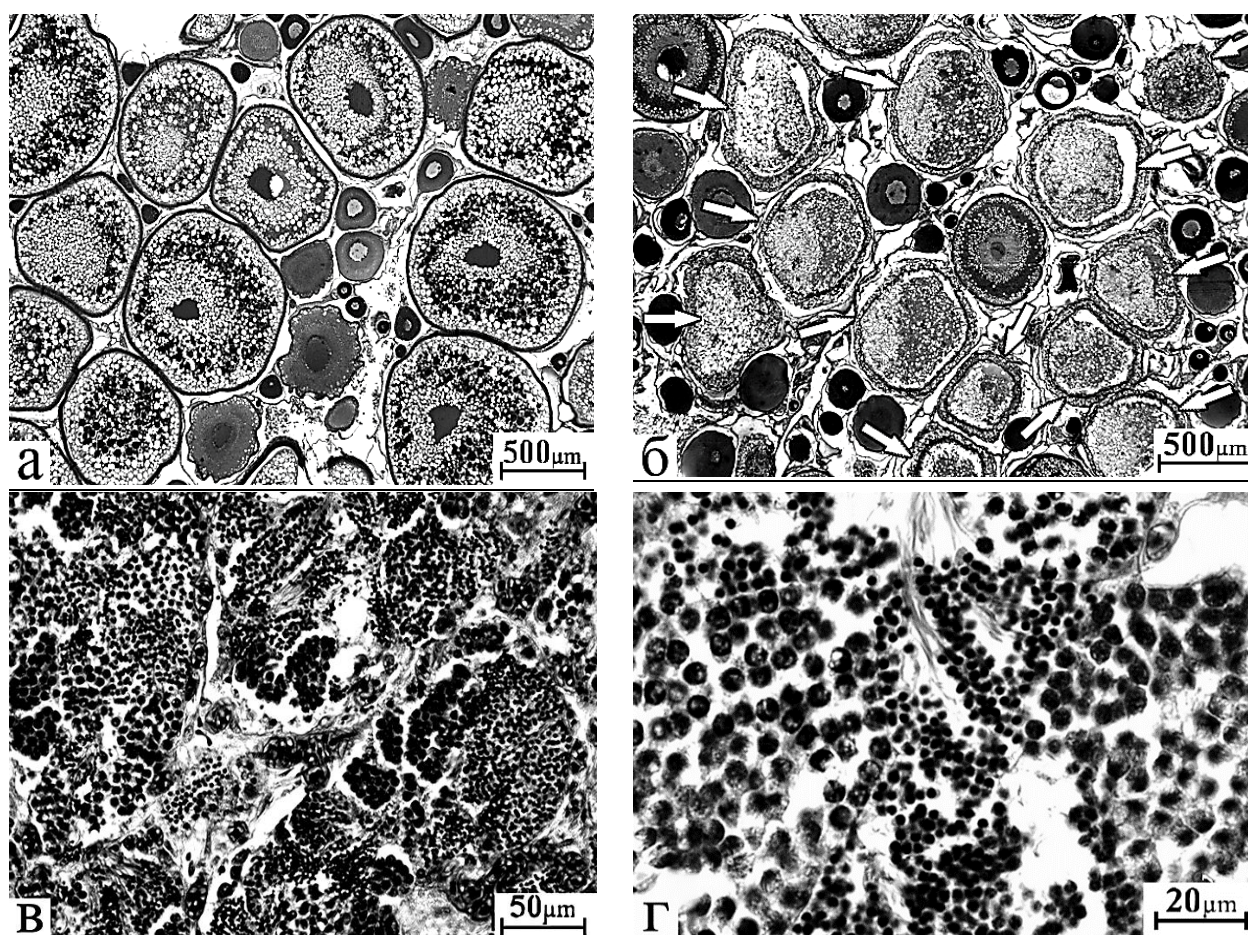


Рис. 22. Гонады сига-пыжьяна в оз. Кутарамакан
 а – яичник IIIб стадии зрелости; старшая генерация половых клеток представлена ооцитами фазы накопления желтка (40х);
 б – атрезия вителлогенных ооцитов (стрелки); очередные генерации половых клеток в фазе вакуолизации цитоплазмы (40х);
 в – семенник III стадии зрелости; основная масса половых клеток представлена сперматоцитами I-, II-порядков, сперматидами и спермиями (400х);
 г – в семеннике неполовозрелой особи (4+) наибольшее количество половых клеток составляют сперматоциты, в просветах семенных канальцев видны спермии (1000х).

Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

Вместе с тем, цитометрические показатели ооцитов разных фаз развития (прил. 6) свидетельствуют о сравнительно высоком темпе гаметогенеза. Средние размеры вителлогенных ооцитов фазы вакуолизации крупнее превителлогенных в 1,9 раза, что соответствует полученным данным по сигу из ранее описанных озер. Различия по диаметру ядер, также как в оз.Лангтибейто, менее значительные (1,5 раза).

Размерные характеристики ооцитов у половозрелых самок сига-пыжьяна немногим ниже, чем у пропускающих нерест особей. Только в группе половозрелых самок были отмечены единичные вителлогенные ооциты фазы накопления желтка.

Семенники. Большая часть самцов (70%) принимала участие в предыдущем нересте, и с высокой долей вероятности они будут готовы отнереститься в следующем нерестовом сезоне, о чем свидетельствует накопление в семенных канальцах сперматид и спермиев (рис. 22 в). В выборке присутствовал впервые вступающий в нерестовое стадо самец в возрасте 4+. У одной неполовозрелой особи (6+) основная масса половых клеток была представлена сперматоцитами, реже встречались сперматиды, а спермии в просветах семенных канальцев только появлялись (рис. 22 г). Отметим, что замедление созревания у этого экземпляра было вызвано высокой паразитарной инвазией *Diphyllbothrium dendriticum*. Также один половозрелый самец (5+) может пропустить предстоящий нерестовый сезон.

Преобладание половых клеток старших генераций у самцов из оз.Кутарамакан отражает более высокую степень их готовности к нересту, чем у рыб из озер п-ва Ямал и Гыданский. В наибольшем количестве встречались клетки старших генераций: сперматиды и спермии (табл. 16).

Таблица 16

Соотношение половых клеток разных генераций на срезе участка семенника (80 мкм²) у сига-пыжьяна из оз. Кутарамакан (10 экз.)

сперматогонии		сперматоциты		сперматиды	спермии
А-тип	Б-тип	І порядка	ІІ порядка		
0,8±0,4	2,0±0,6	30,9±8,9	33,4±8,0	61,0±14,7	193,9±36,8

Отмеченный значительный паразитарный пресс на организм этого вида в оз. Гольцовое не является исключением и для рыб, населяющих оз. Кутарамакан, где практически у всех особей выявлены экто- и эндопаразиты. Возможно, в немалой степени этим и можно объяснить высокую долю

пропускающих нерест самок, так как оогенез, в особенности на завершающих фазах вителлогенеза, энергетически более затратен, нежели сперматогенез. Очевидно, что паразитарный фактор является причиной пропуска нереста и частью половозрелых самцов.

Озеро А з а с

Я и ч н и к и . Самки сига-пыжьяна в оз. Азас созревают на четвертом году. В уловах из этого водоема встречались неполовозрелые особи. В яичниках II стадии зрелости у неполовозрелых рыб старшей генерацией половых клеток были превителлогенные ооциты (рис. 23 а), между которыми находились гнезда оогоний и ооцитов ранней профазы мейоза.

Половина отловленных самок сига-пыжьяна в оз. Азас созревает на четвертом году, остальные — в более позднем возрасте. В яичниках III стадии зрелости старшей генерацией половых клеток были ооциты фазы накопления желтка (рис. 23 б). Очередная генерация половых клеток была представлена многочисленными ооцитами периода превителлогенеза, которые отражают высокий репродукционный потенциал сига в этом водоеме. При характеристике половозрелых, неполовозрелых и пропускающих нерест самок отчетливо видны значительные различия в размерах ооцитов старшей генерации и их ядер (прил. 7).

У всех выловленных в оз. Азас половозрелых самок в 4+ были отмечены следы прошедшего нереста в виде опустевших фолликулов (рис. 23 в). У 86% половозрелых особей неоднократно регистрировали единичные резорбирующиеся вителлогенные ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы (рис. 23 г). А в яичниках одной особи в возрасте 5+ присутствовала тестикулярная ткань и резорбирующиеся ооциты (рис. 24 а).

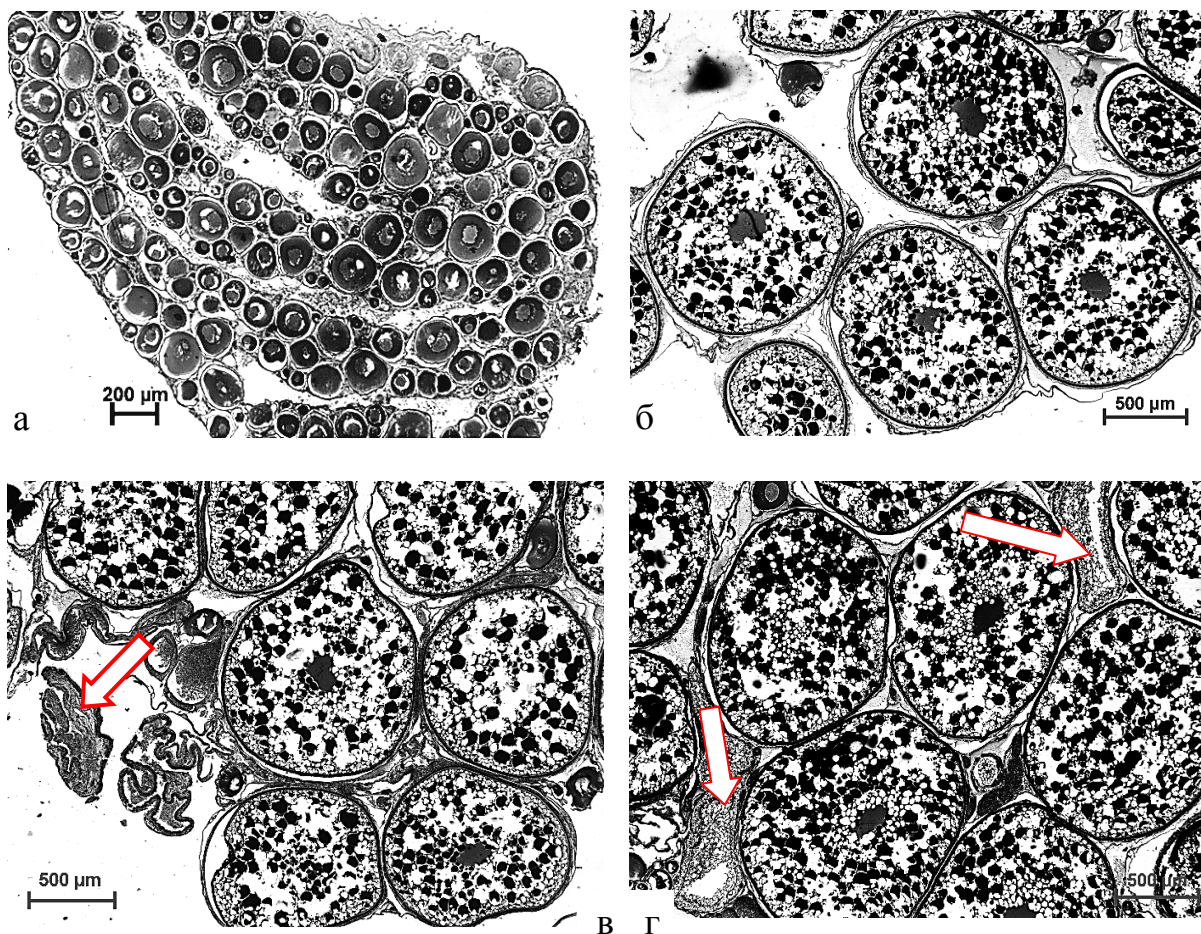


Рис. 23. Яичник сига-пыжьяна из оз.Азас
 а – яичник неполовозрелой особи; старшая генерация – превителлогенные ооциты (100х);
 б – III стадия зрелости, старшая генерация представлена ооцитами фазы накопления желтка (40х);
 в – следы прошедшего нереста в виде опустевших фолликулов (стрелка) (40х);
 г – атрезия вителлогенных ооцитов (стрелки) у сига-пыжьяна (40х).
 Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

Как можно заметить, развитие гонад у самок из оз. Азас опережает развитие яичников у одновозрастных особей из субарктических озер. Это подтверждается наличием в данный сезон года половых клеток старшей генерации, представленных близкими к дефинитивным размерам вителлогенными ооцитами фазы накопления желтка.

Семенники. Все самцы, за исключением ювенальных (рис. 24 б), принимали участие в прошедшем нересте и большинство с высокой вероятностью будут готовы отнереститься в предстоящем нерестовом сезоне.

У половозрелых особей в семенниках проходила волна сперматогенеза. Гонады находились на III стадии зрелости — в семенных канальцах накапливались сперматиды и спермии (рис. 24 в, г). В незначительном количестве присутствовали сперматогонии (табл. 17). В целом, в половых железах самцов сига какие-либо патологические изменения нами не были выявлены.

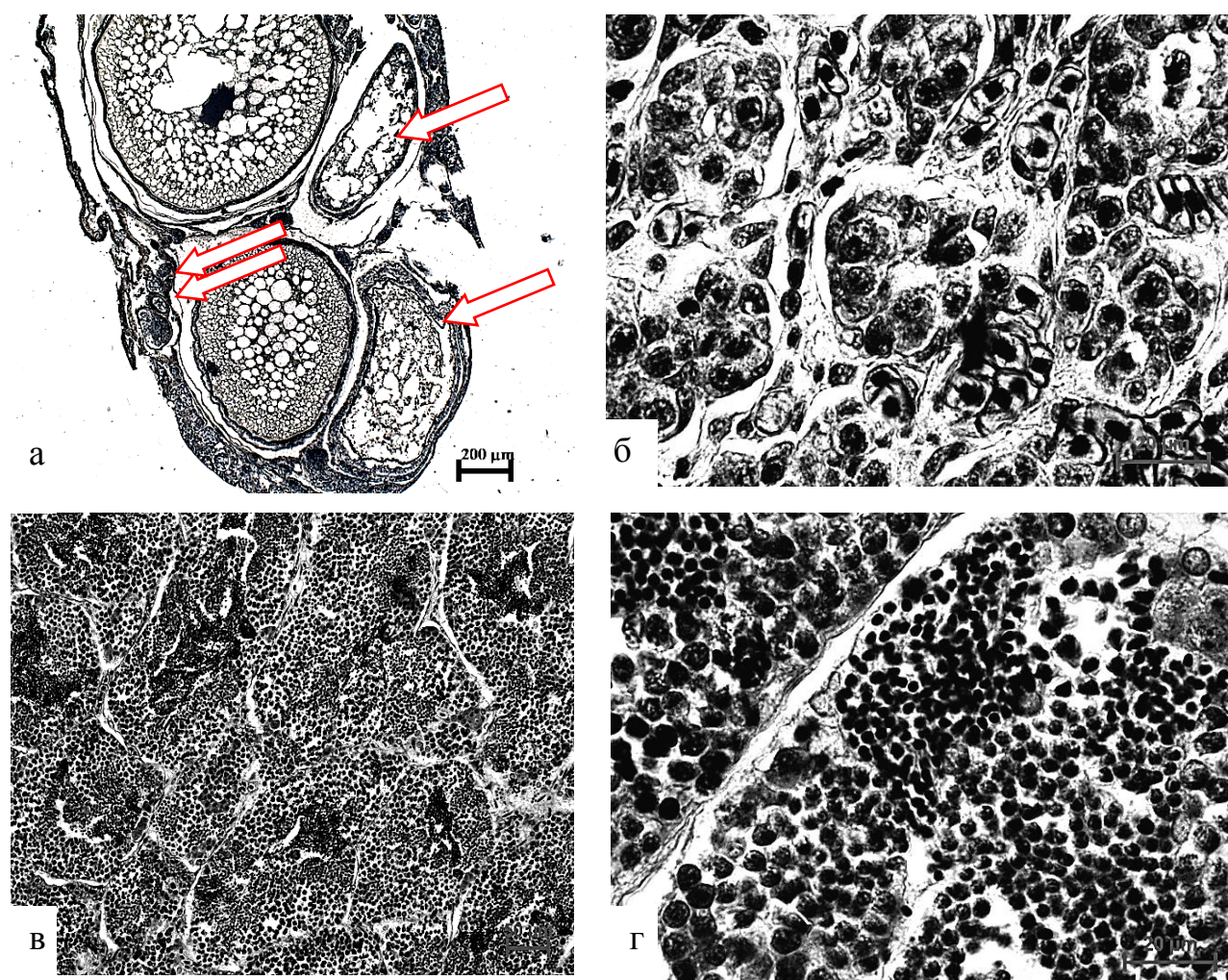


Рис. 24. Гонады сига-пыжьяна из оз.Азас
 а – в яичнике с дегенерирующими ооцитами (стрелка) присутствует тестикулярная ткань (2 стрелки) (100x);
 б – семенник неполовозрелого самца, в цистах присутствуют сперматогонии и сперматоциты I порядка (1000x);
 в – III стадия зрелости, в семенных канальцах накапливаются сперматиды и спермии (200x);
 г – то же при большем увеличении (1000x).

Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

Как следует из вышеизложенного, в оз. Азас самки созревают в возрасте 3+, а к 5+...6+ созревают все особи. У неполовозрелых и

пропускавших очередной нерестовый сезон самок в летний период накапливались молодые генерации превителлогенных ооцитов, что свидетельствовало об их высоком репродукционном потенциале. В яичниках половозрелых рыб в августе старшей генерацией половых клеток были ооциты фазы накопления желтка. В семенниках в этот период проходит волна сперматогенеза. Какие-либо патологические изменения в развитии генеративной системы самцов не были выявлены.

Таким образом, состояние репродуктивной системы сига-пыжьяна в озере бассейна верхнего течения Енисея в преднерестовый период свидетельствует о более продолжительном времени пополнения фонда половых клеток и переходу к созреванию, что является нормой для сиговых рыб, обитающих в водоемах с более высоким температурным режимом (Селюков, 1989).

Таблица 17

Соотношение половых клеток разных генераций на стандартном участке среза семенника (80 мкм²) у сига-пыжьяна из оз. Азас

Сперматогонии		Сперматоциты		Сперматиды	Спермии
А-тип	Б-тип	І порядка	ІІ порядка		
Неполовозрелые (3 экз.)					
4,0±1,3	12,1±2,3	5,8±5,2	0	0	0
Половозрелые (12 экз.)					
0,4±0,2	2,5±1,1	62,2±4,4	51,4±6,2	92,8±12,5	47,2±18,0
Пропускающие нерест (1 экз.)					
2,1	14,4	1,9	0	0	0

Таким образом, проведенные исследования показали, что оогенез сига-пыжьяна в преднерестовый период в субарктических озёрах Западной Сибири (Гольцовое и Лангтибейто) и среднегорном водоеме Восточной Сибири (Азас) проходит без отклонений, пропусков нереста большинством рыб не ожидается. Тогда как в субарктическом озере Восточной Сибири

(Кутарамакан) выявлена массовая резорбция вителлогенных ооцитов, приводящая к пропуску нереста у 63,6% половозрелых рыб.

С учетом соотношения половых клеток разных генераций в семенниках сига-пыжьяна из субарктических озёр Сибири, можно видеть (рис. 25), что самцы этого вида находились в более зрелом состоянии, чем в горном озере верховьев Енисея (Азас).

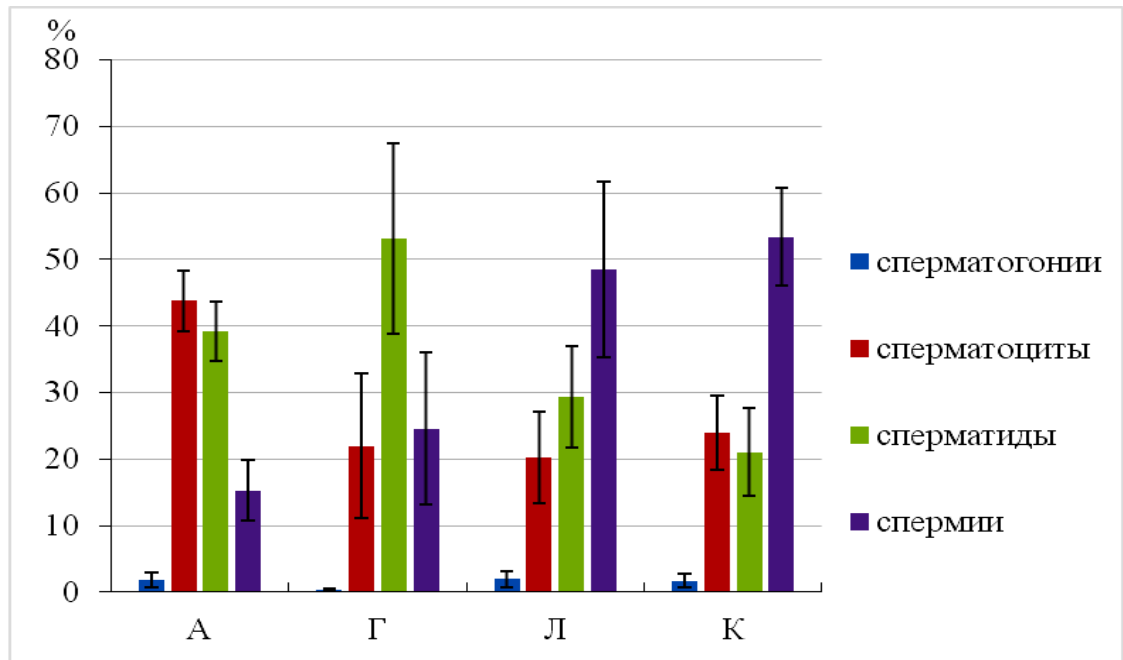


Рис. 25. Соотношение (%) половых клеток разных генераций на срезе участка семенника у сига-пыжьяна из разноширотных озер Сибири А – Азас, Г – Гольцовое, Л – Лангтибейто, К – Кутарамакан.

Однако в оз. Кутарамакан лишь 70% половозрелых самцов смогут принять участие в нересте. Отклонения в состоянии гонад и половых клеток у сига-пыжьяна в разноширотных озёрах, за исключением оз. Кутарамакан, были единичны и не могли повлиять на готовность рыб к половому созреванию и нересту. А выявленные особенности половых циклов у сига-пыжьяна в оз. Кутарамакан не позволяют считать условия среды в данном водоеме благоприятными.

3.2 Морфофункциональные показатели сибирского хариуса в озерах Восточной Сибири и Тувы

3.2.1 Биологические особенности и размерно-весовые показатели сибирского хариуса в субарктическом и горном озерах

Озеро К у т а р а м а к а н

Сибирский хариус в оз. Кутарамакан был представлен разновозрастными (4+...7+) половозрелыми особями (рис. 26). Размерно-весовые значения наиболее многочисленной возрастной группы (5+...7+) варьировали в пределах 338-380 мм и 404-581 г., из пятилеток (4+) в уловах присутствовали только 2 особи (прил. 8). Согласно П.Я. Тугариной (1958) и А.Н. Вокина (2008), размерно-весовые характеристики особей в оз. Байкал сопоставимы с приведенными данными. Во всех возрастных группах как по длине, так и по массе самцы были крупнее самок, однако гонадосоматический индекс самок в аналогичных возрастных группах был выше (прил. 8).



Рис. 26. Сибирский хариус (оз. Кутарамакан)

У большинства рыб желудочно-кишечный тракт был полным, что свидетельствует об интенсивном питании рыб, хотя у значительной части жирность не превышала двух баллов. Более половины отловленных в озере рыб (58%) были инвазированы плероцеркоидами лентеца *Diphyllbothrium dendriticum*.

Озеро Белковое

Сибирский хариус, отловленный в оз. Белковом (бассейн Верхнего Енисея) в конце июня, был представлен ювенальными и фертильными особями в возрасте 4+...8+. В уловах преобладали особи 4+ и 8+ (рис. 27); меньшее количество рыб составили возрастные группы 5+ и 6+.



Рис. 27. Сибирский хариус (оз. Белковое)

Длина рыб по Смитту варьировала от 223 до 345 мм при массе 157-496 г. По длине и массе самцы преобладали самками (прил. 9).

У всех выловленных самок гонады находились на III, у большинства самцов — на VI-II стадии зрелости. Уровень развития гонад хариуса в исследуемом водоеме был невысок, что вызвано у половозрелых рыб недавно прошедшим нерестом. При этом ГСИ самок вдвое превышал его значение у самцов (прил. 9).

У большей части рыб (56%) были обнаружены полостные паразиты (*D. dendriticum*). Желудочно-кишечный тракт имел среднее и высокое наполнение. Жирность у 85% рыб в оз. Белковое составляла 1-2 балла, у остальных жировых отложений не наблюдалось.

3.2.2 Морфофункциональные изменения в жаберном аппарате сибирского хариуса в озерах Кутарамакан и Белковое

У всех исследованных особей из разноширотных озер Восточной Сибири, наряду с нормальными участками жабр, были выявлены патологии, глубина и разнообразие которых с возрастом рыб увеличивались.

К у т а р а м а к а н . Число слоев клеток вставочного эпителия, как и ширина респираторных ламелл, с возрастом увеличивалось, возрастало и количество слизистых клеток на единицу площади (табл. 18), отражая повышение нагрузки у половозрелых рыб на жаберный эпителий в связи с его респираторной и осморегуляторной функциями (Матей, 1990, 1996). Значительное число слизистых клеток было обусловлено нахождением рыб в поисках пищевых объектов преимущественно в местах речного стока, выносящего различные механические взвеси.

Таблица 18

Цитоморфологические показатели жаберного аппарата хариуса из оз. Кутарамакан (август, 2016 г.)

Параметры		Число слоёв клеток вставочного эпителия	Ширина респираторных ламелл, мкм	Количество слизистых клеток в 1 мм ²	Индекс патологии, %
Возраст, лет	4+ (2 экз.)	<u>6,8</u> 6,8 – 6,8	<u>12,3</u> 12,2 – 12,4	<u>122,3</u> 118,8 – 125,9	<u>0,2±0,1</u> 0,1 – 0,3
	5+ (5 экз.)	<u>7,4 ± 0,8</u> 5,5 – 10,0	<u>14,3 ± 1,1</u> 11,2 – 16,1	<u>136,0 ± 36,8</u> 72,3 – 277,3	<u>0,1±0,02</u> 0,01 – 0,12
	6+ (4 экз.)	<u>6,2 ± 0,3</u> 5,5 – 6,8	<u>14,3 ± 1,9</u> 11,1 – 20,1	<u>152,1 ± 28,6</u> 116,3 – 218,0	<u>0,2±0,1</u> 0,02 – 0,4
	7+ (5 экз.)	<u>8,8 ± 0,5</u> 7,3 – 10,2	<u>16,1 ± 2,0</u> 11,1 – 22,3	<u>159,2 ± 9,9</u> 132,2 – 182,1	<u>0,2±0,1</u> 0,03 – 0,4

В данном водоеме при визуальной оценке хариуса аномалии в его жаберном аппарате не отмечались. Однако при оценке органа на тканевом уровне, с использованием микроскопической техники, у всех исследуемых особей были выявлены многочисленные патологии (рис. 28), глубина и разнообразие которых также увеличивались с возрастом рыб.

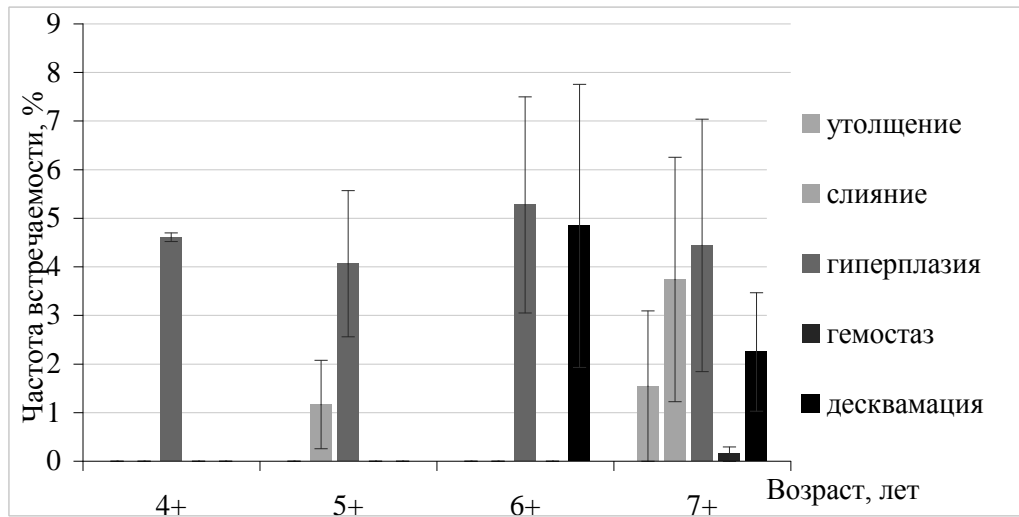


Рис. 28. Частота встречаемости основных нарушений в жабрах хариуса из оз. Кутарамакан.

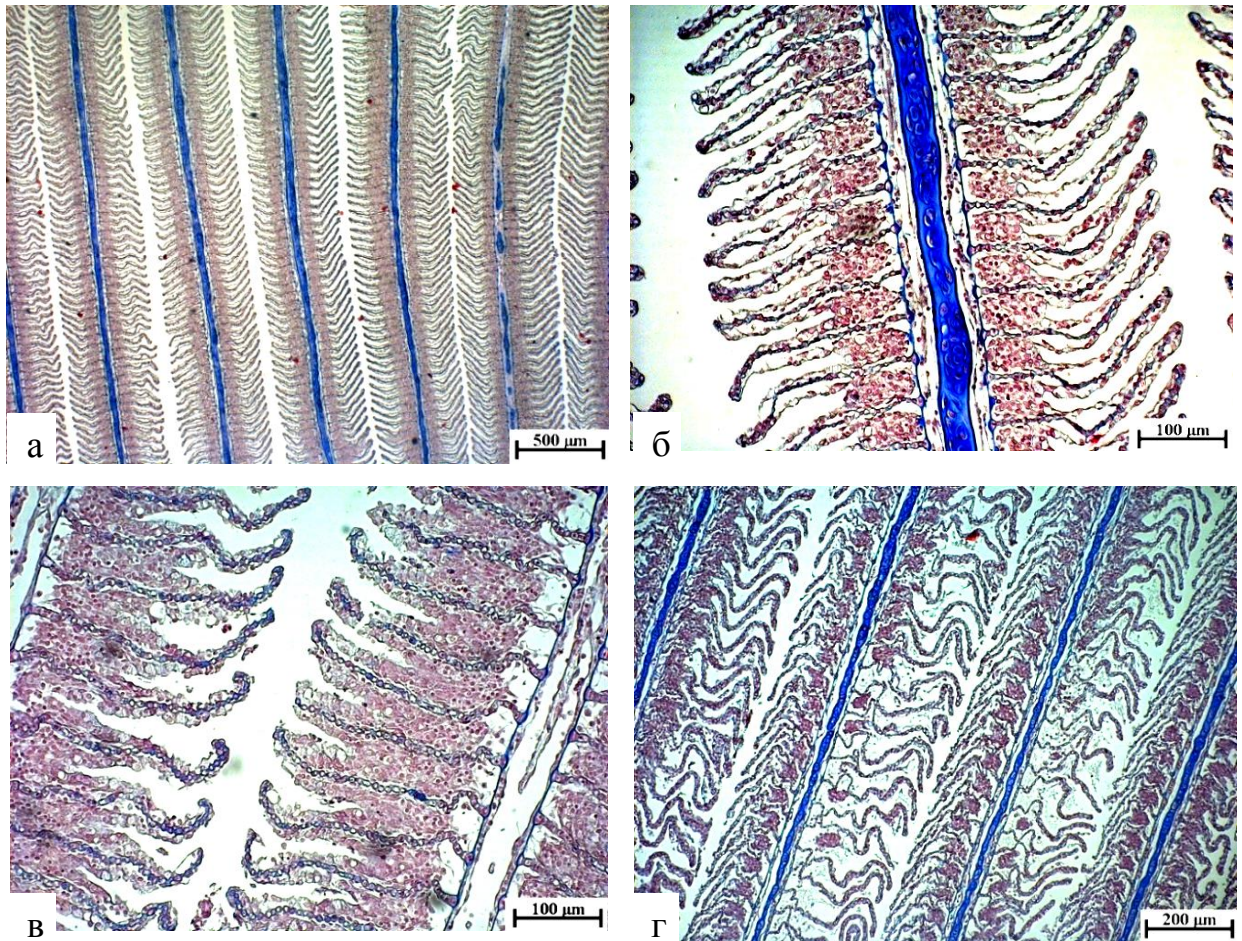


Рис. 29. Жаберный эпителий у хариуса из оз. Кутарамакан.
 а – нормальное состояние жаберного аппарата (40х);
 б – гиперплазия респираторного эпителия (200х);
 в – утолщение респираторных ламелл (200х);
 г – десквамация и разрушение эпителия афферентной зоны (100х).
 Краситель: азан по Гейденгайну.

На гистологических препаратах жабр, наряду с нормальным состоянием жаберного эпителия (рис. 29 а), отмечали участки плазмолиза, занимающие до 5% площади среза (рис. 29 б). Изредка у рыб в возрасте 7+ присутствовали утолщения респираторных ламелл (рис. 29 в) и гемостазы, занимавшие около 2% от площади среза. В жабрах старших возрастных групп (6+, 7+) зарегистрированы отслоения вставочного эпителия (рис. 29 г), занимавшие 5% и 2% соответственно. У отдельных особей десквамация достигала 13% площади среза, что и нашло отражение в индексе патологии (табл. 18), который также увеличивался с возрастом. Выявленные аномалии жаберного аппарата могут свидетельствовать о наличии каких-то неблагоприятных факторов в жизни рыб в этом водоеме.

Белковое

Принимая во внимание состояние таких цитоморфологических показателей жаберного аппарата как ширина респираторной ламеллы, число слоев вставочного эпителия и количество слизистых клеток (табл. 19), можно заключить, что каких-либо следов токсического стресса в нем не проявляется. Толщина респираторных ламелл варьирует незначительно.

Таблица 19

Цитоморфологические показатели жаберного аппарата хариуса из оз. Белковое (июнь, 2016 г.)

Параметры		Число слоёв клеток вставочного эпителия	Толщина респираторной ламеллы, мкм	Количество слизистых клеток в 1 мм ²	Индекс патологии, %
Возраст, лет	4+ (8 экз.)	$6,0 \pm 0,7$ 4,1 – 7,4	$15,7 \pm 2,6$ 11,3 – 23,1	$140,8 \pm 41,6$ 50,6 – 242,5	$0,05 \pm 0,01$ 0,02 – 0,08
	5+ (4 экз.)	$5,3 \pm 0,6$ 4,4 – 6,4	$12,4 \pm 0,4$ 11,8 – 13,2	$122,5 \pm 25,0$ 72,7 – 150,9	$0,04 \pm 0,01$ 0,02 – 0,05
	6+ (4 экз.)	$6,3 \pm 1,5$ 3,3 – 7,9	$13,7 \pm 0,8$ 12,3 – 14,8	$110,1 \pm 26,3$ 63,2 – 154,3	$0,08 \pm 0,04$ 0,02 – 0,15
	7+ (6 экз.)	$4,4 \pm 0,3$ 4,0 – 4,9	$14,4 \pm 0,5$ 13,7 – 15,2	$59,6 \pm 6,9$ 47,0 – 70,9	$0,12 \pm 0,01$ 0,11 – 0,14
	8+ (5 экз.)	$4,6 \pm 0,4$ 4,0 – 5,3	$13,1 \pm 0,3$ 12,5 – 13,4	$57,4 \pm 22,2$ 18,4 – 95,4	$0,07 \pm 0,01$ 0,05 – 0,1

Число слоев клеток вставочного эпителия и количество слизистых клеток с возрастом уменьшается, притом что разнообразие отклонений и частота их встречаемости у рыб старших возрастных групп повышается.

При осмотре хариуса в жаберном аппарате явных анатомических отклонений не было отмечено. Однако гистологический анализ в жабрах у всех рыб выявил патогистологические изменения в виде гиперплазии, незначительных утолщений респираторных ламелл и редких гемостазов (рис. 30).

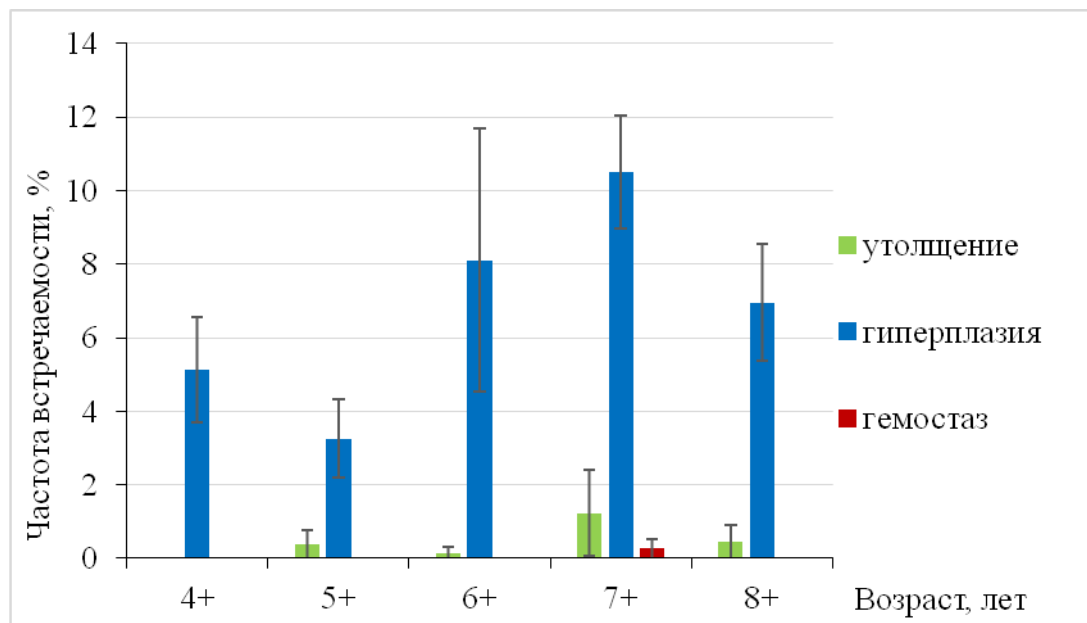


Рис. 30. Частота встречаемости основных нарушений в жабрах хариуса из оз.Белковое

В жабрах наряду с нормально развитыми филаментами (рис. 31 а) наблюдали гиперплазию респираторного эпителия (рис. 31 б), занимавшую в среднем 7% площади среза жабр, а у некоторых рыб достигавшую 15%. У 35% особей отмечены утолщения респираторных ламелл (рис. 31 в), охватывающие 1-3% площади среза. У отдельных экземпляров были зарегистрированы аневризмы (рис. 31 г). Тем не менее, данные отклонения в строении жаберного аппарата были не настолько значимы, чтобы повлиять на индекс патологий, который составлял в среднем 0,07%, достигая в группе 7+-летних особей максимальных значений 0,12%.

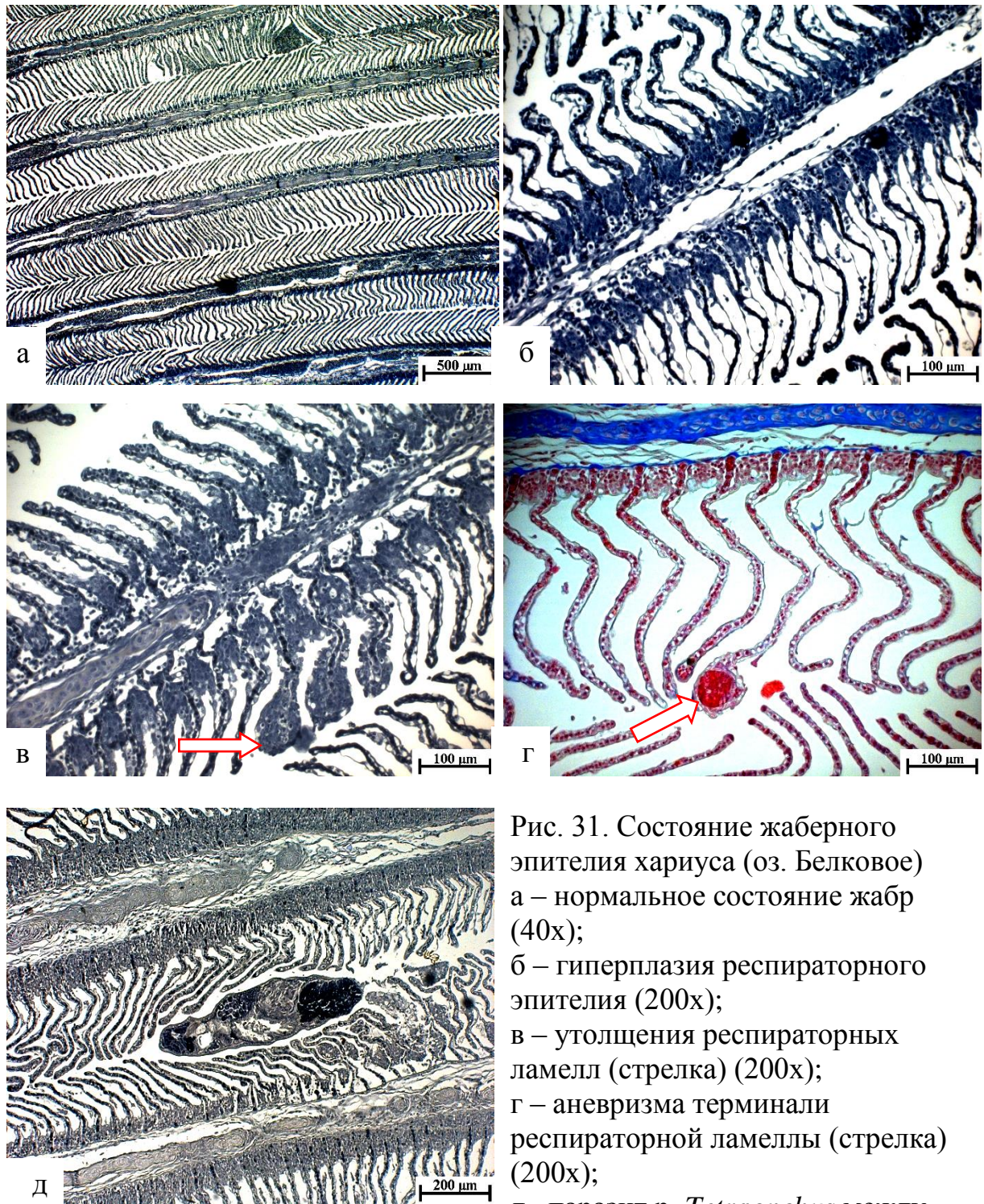


Рис. 31. Состояние жаберного эпителия хариуса (оз. Белковое)
 а – нормальное состояние жабр (40х);
 б – гиперплазия респираторного эпителия (200х);
 в – утолщения респираторных ламелл (стрелка) (200х);
 г – аневризма терминали респираторной ламеллы (стрелка) (200х);
 д – паразит р. *Tetraonchus* между жаберными филаментами (100х).
 Окраска а-в, д: железный гематоксилин по Гейденгайну;
 г – азан по Гейденгайну

Изредка в жабрах старшевозрастных рыб (2 экз.) были встречены эктопаразиты (рис. 31 д), по мнению ряда авторов (Экология рыб..., 2006; Барская и др., 2008; Поляева, Романов, 2016) относящиеся к роду *Tetraonchus*.

3.2.3 Морфофункциональное состояние печени сибирского хариуса

У неполовозрелых рыб из разноширотных озёр Восточной Сибири печень была высокогиперемирована и васкуляризована, у большинства половозрелых — умеренно васкуляризована.

К у т а р а м а к а н . При визуальном анализе этого органа нами отмечено, что у 31% особей хариуса печень была инвазирована паразитами (рода *Triaenophorus*), а у 8% имела мозаичный вид. При проведении гистологического анализа установлено, что у 70% изученных особей печень умеренно гиперемирована, что указывает на высокую функциональную активность этого органа. По таким цитоморфологическим характеристикам гепатоцитов как площадь клетки и ядра, ЯЦО межполовых различий не обнаружено (табл. 20).

Таблица 20

Цитоморфологические характеристики гепатоцитов сибирского хариуса из оз. Кутарамакан

Показатели	Половозрелые, повторно нерестящиеся	
	♀ (15 экз.)	♂ (4 экз.)
Площадь клетки, мкм ²	133,7 ± 5,2	134,2 ± 4,0
	93,1–159,8	123,0–141,9
Площадь ядра, мкм ²	27,1 ± 0,9	28,7 ± 1,6
	18,3–32,2	25,5–33,0
Ядерно-цитоплазматическое отношение, %	28,2 ± 1,0	28,8 ± 1,8
	22,5–34,5	25,6–33,8
Доля липидных включений, %	3,6 ± 2,1	—
	0–26,2	

Гепатоциты самок хариуса в возрасте 7 лет содержали липидные капли, среднее значение которых составляло 34,8 мкм². У самцов липидных включений не обнаружено. У части рыб печень отличалась повышенной васкуляризацией (рис. 32 а), но к наиболее серьезным изменениям в печеночной ткани, выявленным у 65% изученных особей, следует отнести кавернизацию (рис. 32 б), занимавшую в среднем 0,6% площади среза.

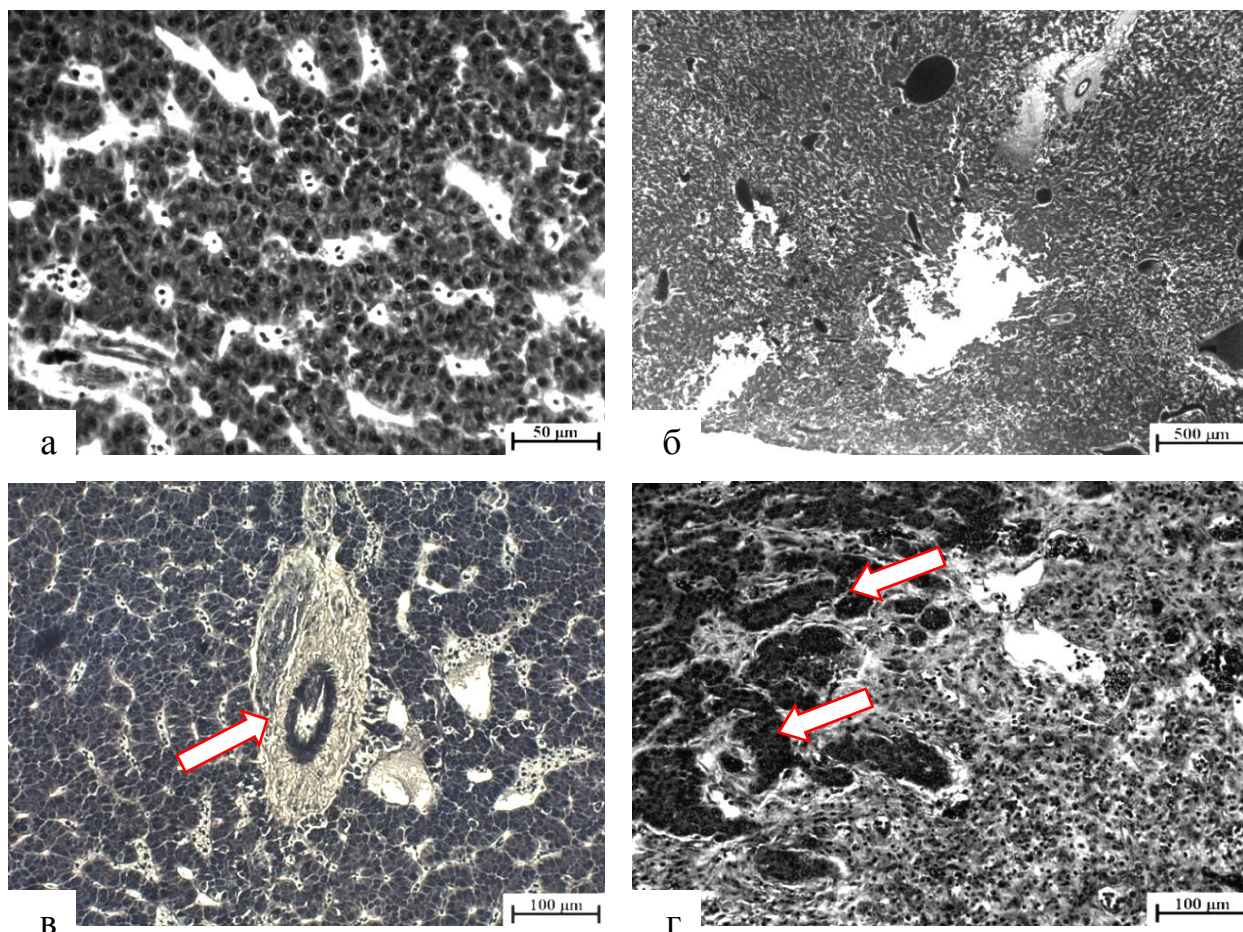


Рис. 32. Состояние печени у хариуса в период летнего нагула в оз. Кутарамакан.

- а – васкуляризованная ткань печени (400х);
 б – разрушение печеночной ткани (40х);
 в – фиброз желчных протоков (стрелка) (100х);
 г – неопластические образования в печени (стрелки) (100х).
 Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

Реже в поле зрения оказывались фиброзы стенок кровеносных сосудов и желчных протоков (рис. 32 в), встреченные на 0,2% площади среза. Кроме того, у части рыб были выявлены неопластические образования (рис. 32 г). Участки органа с различными патологиями занимали в среднем 2% площади исследуемого среза, хотя у некоторых особей этот показатель превышал 13%.

Таким образом, можно констатировать, что площадь повреждений печени была незначительной притом, что наиболее распространенным отклонением была кавернизация органа. Впрочем, в это время годового цикла высокая функциональная активность печени проявлялась независимо от половой принадлежности особей.

Белковое.

При визуальном анализе печени существенных аномалий не выявлено. Цитоплазма гепатоцитов всех рыб была базофильна. У неполовозрелых рыб этот орган был высоко васкуляризован и гиперемирован. Печень всех половозрелых самок умеренно васкуляризована, у трети из них наблюдали умеренную гиперемию. У двух особей была отмечена жировая дистрофия части органа. Половозрелые самцы характеризовались умеренной васкуляризацией ткани печени, половина рыб — умеренной гиперемией. У 80% особей выявлена жировая дистрофия, что проявилось и в цитоморфологической характеристике гепатоцитов (табл. 21).

Таблица 21

Цитоморфологические характеристики гепатоцитов
сибирского хариуса из оз. Белковое (июнь, 2016 г.)

Показатели	Неполовозрелые		Половозрелые, повторно нерестящиеся	
	♀ (0экз.)	♂ (2экз.)	♀ (7экз.)	♂ (5экз.)
Площадь клетки, мкм ²	—	$\frac{131,2}{125,3-137,1}$	$\frac{97,6 \pm 5,1}{83,5-121,8}$	$\frac{145,9 \pm 9,5}{128,8-182,9}$
Площадь ядра, мкм ²	—	$\frac{33,3}{30,2-36,3}$	$\frac{26,7 \pm 0,9}{24,3-31,8}$	$\frac{31,9 \pm 3,2}{24,9-43,6}$
Ядерно- цитоплазматическое отношение, %	—	$\frac{35,7}{32,5-38,8}$	$\frac{44,4 \pm 0,9}{41,2-48,4}$	$\frac{54,1 \pm 5,1}{41,0-69,3}$
Доля липидных включений, %	—	$\frac{2,4}{0,9-3,9}$	$\frac{7,9 \pm 3,4}{0-26,9}$	$\frac{34,6 \pm 4,5}{16,9-40,8}$

Как видно из таблицы, показатели печени самцов (с учетом средней площади гепатоцита и ядра) превосходят соответствующие значения самок, что может быть объяснено истощением (тратой) у последних ресурсов органа, используемых для синтеза вителлогенина. При этом высокая доля (34,6%) липидных включений (рис. 33 а) у отнерестившихся самцов

свидетельствует о значительных энергетических запасах, оставшихся в семенниках в посленерестовый период.

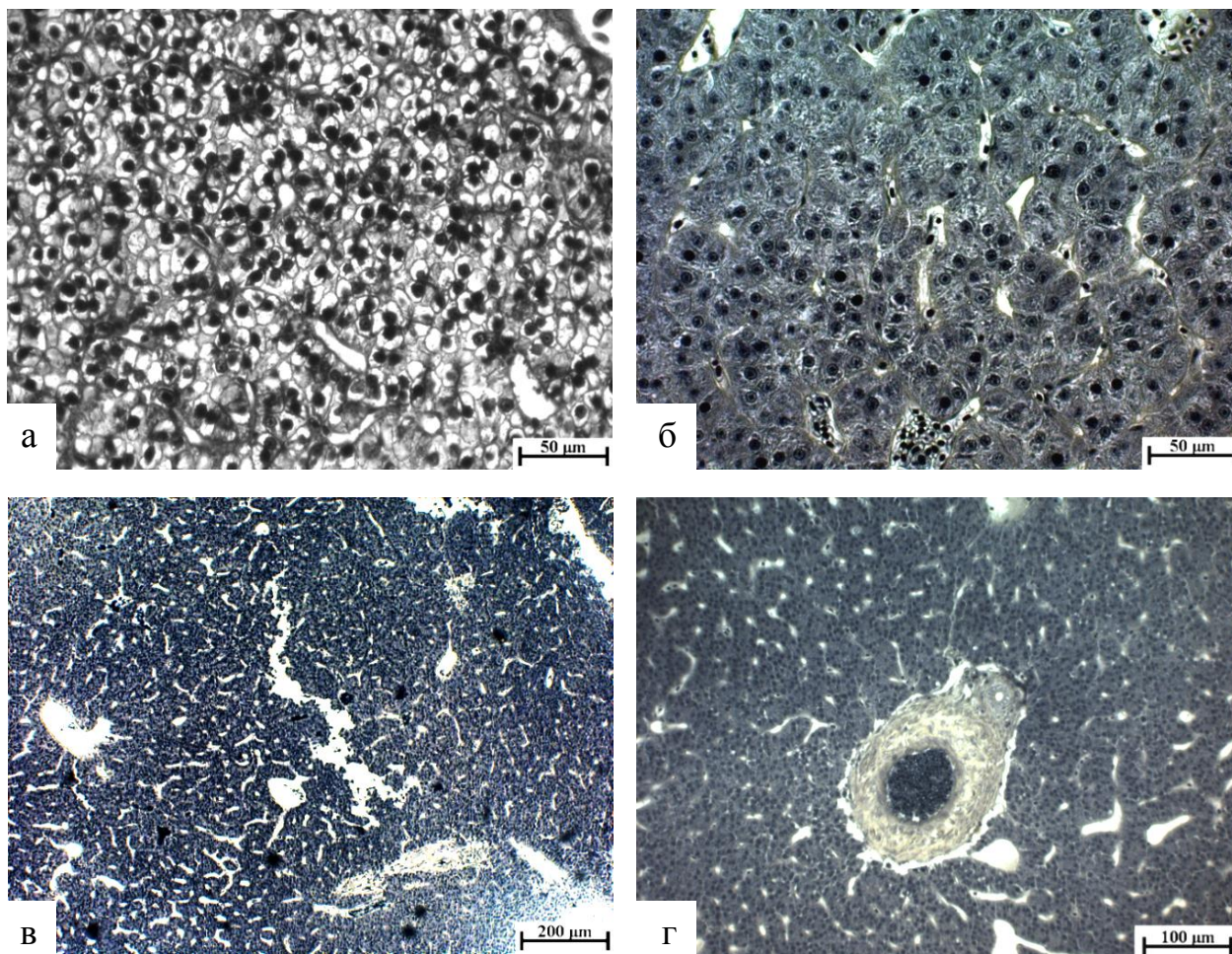


Рис. 33. Состояние печени у хариуса из оз. Белковое в посленерестовый период (июнь)

а – липидные включения в цитоплазме гепатоцитов (400х);

б – нормальное состояние печени самки (400х);

в – кавернизация печеночной ткани (40х);

г – разрастание соединительной ткани вокруг кровеносного сосуда (100х).

Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

В результате проведенного гистологического анализа печени рыб обоих полов у части особей (29%) в этом органе патологии не выявлены (рис. 33 б), хотя у большинства (71%) особей отмечены отклонения разного характера. Наиболее распространенной среди них была кавернизация печеночной паренхимы (рис. 33 в), занимавшая доминирующее положение (79%). Изредка вокруг кровеносных сосудов (рис. 33 г) и на всей площади среза отмечались цирротические разрастания соединительной ткани.

У самцов отмечали исключительно кавернизацию, хотя и не превышающую в среднем 1,2% площади среза. Тем не менее, у хариуса в оз. Белковом площадь патологических изменений в печени была незначительной, составляя около 2%, у некоторых особей повышаясь до 4%.

Таким образом, у сибирского хариуса в оз. Белковом патологичность печени была низкой и не могла повлиять на функциональные характеристики органа.

3.2.4 Гистофизиологическое состояние гонад сибирского хариуса в озерах Кутарамакан и Белковое

К у т а р а м а к а н .

Выборка сибирского хариуса из оз. Кутарамакан была представлена половозрелыми особями. Все изученные рыбы отнерестились в прошедшем нерестовом сезоне. При визуальном осмотре у незначительной части особей были выявлены отклонения в репродуктивной системе, в виде асимметрии гонад (25%), их перетяжек (11%) и студенистости (3%).

Я и ч н и к и находились на III стадии зрелости, а гонадосоматический индекс (ГСИ) достигал 1,6-3,2% (прил. 8). При гистологическом анализе у 10% самок были обнаружены резорбирующиеся вителлогенные ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы (рис. 34 а), которые могли свидетельствовать о неблагоприятных факторах, действующих в период короткого летнего нагула. Старшей генерацией половых клеток были вителлогенные ооциты фазы интенсивного накопления желтка, следующая генерация представлена вителлогенными ооцитами фазы вакуолизации цитоплазмы (рис. 34 б).

Цитометрические показатели ооцитов у разновозрастных самок представлены в таблице 22, из которой можно заключить, что спустя всего месяц после завершения нереста вителлогенез протекает достаточно интенсивно, и наметилась устойчивая тенденция в формировании будущего нерестового фонда.

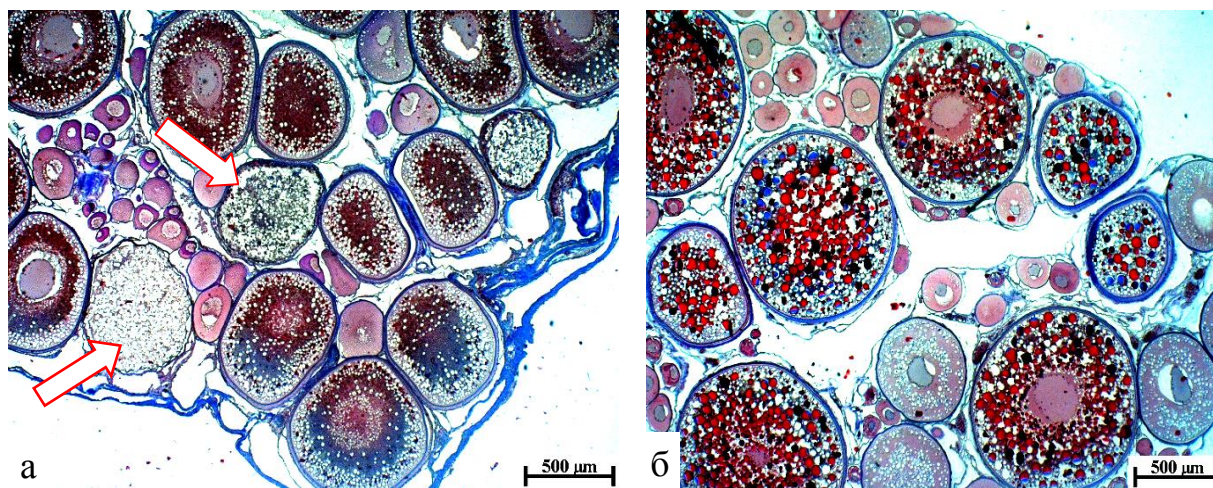


Рис. 34. Состояние яичников сибирского хариуса из оз. Кутарамакан (40х)
 а – яичник в IIIб стадии зрелости; резорбирующиеся вителлогенные ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы (стрелки); видны резорбирующиеся опустевшие фолликулы;
 б – в яичнике IIIб стадии зрелости старшая генерация представлена вителлогенными ооцитами фазы интенсивного накопления желтка.
 Окраска: азан по Гейденгайну

Таблица 22

Размерные показатели ооцитов сибирского хариуса
 в оз. Кутарамакан (август, 2016 г.)

Показатели	Половозрелые (22 экз.)		
	Превителлогенные ооциты	Вителлогенные ооциты	
		фазы вакуолизации цитоплазмы	фазы накопления желтка
Диаметр ооцитов, мкм	$289,6 \pm 2,4$	$551,7 \pm 4,6$	$922,9 \pm 7,9$
	273,0–297,4	532,9–579,1	871,1–959,1
Диаметр ядер, мкм	$123,4 \pm 1,3$	$185,9 \pm 2,8$	$243,7 \pm 2,5$
	115,0–128,2	171,3–200,8	228,2–255,9

С е м е н н и к и . У всех самцов северной популяции хариуса семенники находились на III стадии зрелости. В этот период проходила волна сперматогенеза. В семенных канальцах накапливались сперматоциты, сперматиды и спермии (рис. 35, 36; табл. 23). В незначительном количестве присутствовали сперматогонии.

№ особи	S среза, мкм ²	S патологий , мкм ²	№ участка	Сперматогонии		Сперматоциты		Сперматиды	Спермии
				А тип	Б тип	I порядка	II порядка		
516K17				1	3	65	23		13
				0	5	47	22	289	
				0	3	40	164	45	12
				1	1	88	177	36	19
				2	6	41	23	164	14

№ особи	S среза, мкм ²	S патологий , мкм ²	№ участка	Сперматогонии		Сперматоциты		Сперматиды	Спермии
				А тип	Б тип	I порядка	II порядка		
516K18				0	2	101		196	
				0	0	86	48	98	25
				0	2	97		164	

Рис. 35. Соотношение половых клеток в семенниках хариуса из оз.Кутарамакан.

Как можно видеть, относительное количество половых клеток старших генераций — сперматид и спермиев — значительно выше количества сперматоцитов, а те, в свою очередь, многократно преобладают над числом сперматогониев. Эти данные позволяют считать, что уже через месяц после предыдущего нереста происходит активное формирование фонда половых клеток для подготовки к очередному нерестовому сезону. Здесь же следует отметить отсутствие в семенниках сибирского хариуса в данном водоеме каких-либо гистопатологических изменений.

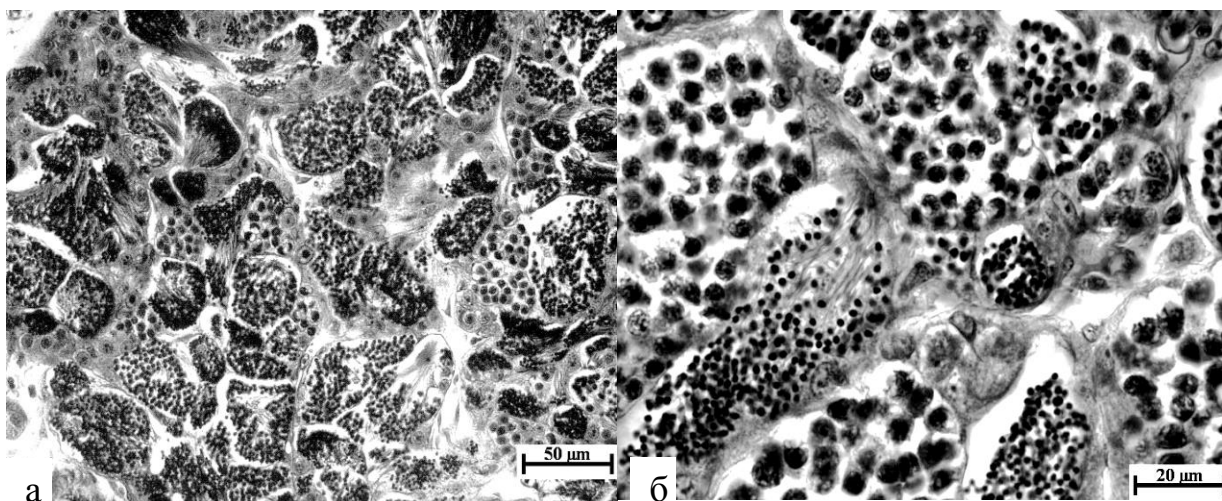


Рис. 36. Состояние семенников хариуса из оз. Кутарамакан
 а – в семеннике III стадии зрелости проходит интенсивное формирование половых клеток (400х);
 б – то же крупным планом; можно видеть большое количество сперматоцитов (1000х).
 Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

Таблица 23

Соотношение половых клеток разных генераций на стандартном участке среза семенника (80 мкм^2) у хариуса сибирского из оз. Кутарамакан

сперматогонии		сперматоциты		сперматиды	спермии
А-тип	Б-тип	I порядка	II порядка		
Половозрелые (6 экз.)					
0,7±0,2	5,1±2,1	79,5±7,8	58,6±12,2	121,0±16,0	75,1±19,9

Белковое

Большая часть изученных рыб из оз. Белковое были половозрелыми; в посленерестовый период в гонадах проходили репарационные процессы. При визуальной оценке значимых нарушений гонад не выявляли, лишь у отдельных особей отмечали некоторые отклонения, которые у самцов в 7% случаев выражались в виде асимметрии семенников. В целом, состояние репродуктивной системы не выходило за пределы нормы.

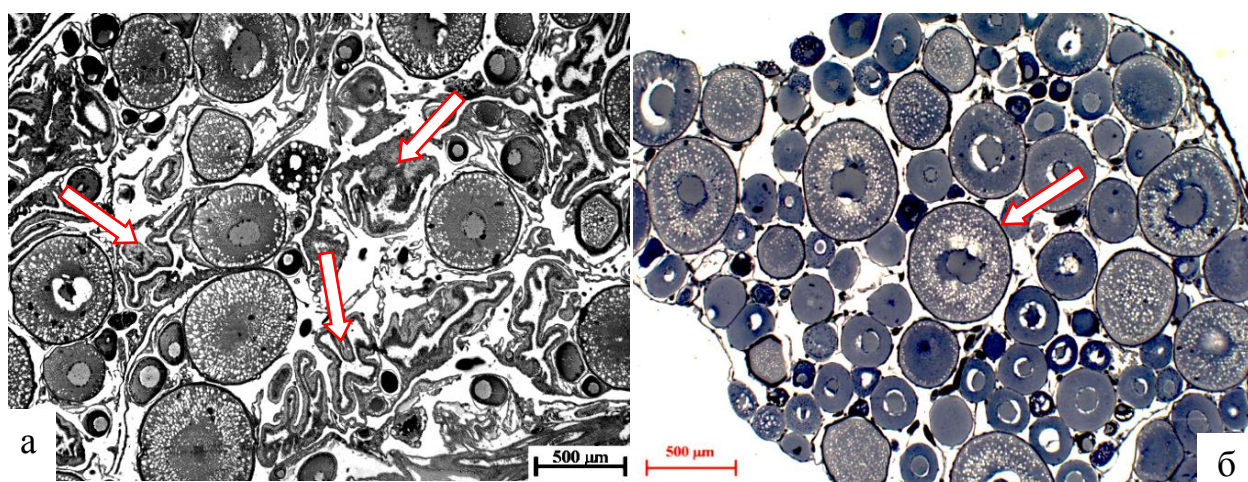


Рис. 37. Состояние яичников хариуса из оз. Белковое в постнерестовый период (июнь, 2016) (40х)

а – среди вителлогенных ооцитов в яичниках VI-III стадии зрелости отмечены резорбирующиеся, опустевшие фолликулы (стрелки);

б – участок яичника IIIа стадии зрелости, старшая генерация — ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы (стрелка).

Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

Яичники находились на VI-III стадии зрелости (рис. 37 а), а гонадосоматический индекс достигал 1,2-1,6% (прил. 9), что отражает нормальный ход гаметогенеза в постнерестовый период. Старшей генерацией половых клеток были вителлогенные ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы; следующая генерация была представлена многочисленными превителлогенными ооцитами разных размерных групп (рис. 37 б), что свидетельствует о высоком репродукционном потенциале рыб. Средние значения цитометрических показателей ооцитов представлены в таблице 24, из которой следует, что размерные характеристики вителлогенных ооцитов вдвое превышают размеры превителлогенных; различия по диаметру ядер менее значительные.

Размерные показатели ооцитов сибирского хариуса
в оз.Белковое (2016 г.)

Показатели	Половозрелые (10 экз.)	
	Превителлогенные ооциты	Вителлогенные ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы
Диаметр ооцитов, мкм	$269,2 \pm 5,7$ 239,7 – 287,2	$530,9 \pm 19,5$ 455,3 – 581,9
Диаметр ядер, мкм	$121,2 \pm 3,3$ 104,4 – 132,5	$192,0 \pm 5,4$ 175,5 – 215,0

Семенники. У большинства самцов хариуса семенники находились на VI-II стадии зрелости. В этот период основная масса половых клеток была представлена невыметанными (остаточными) спермиями, тогда как клетки других стадий развития (рис. 38, 39 а) составляли небольшую долю от общего числа половых клеток.

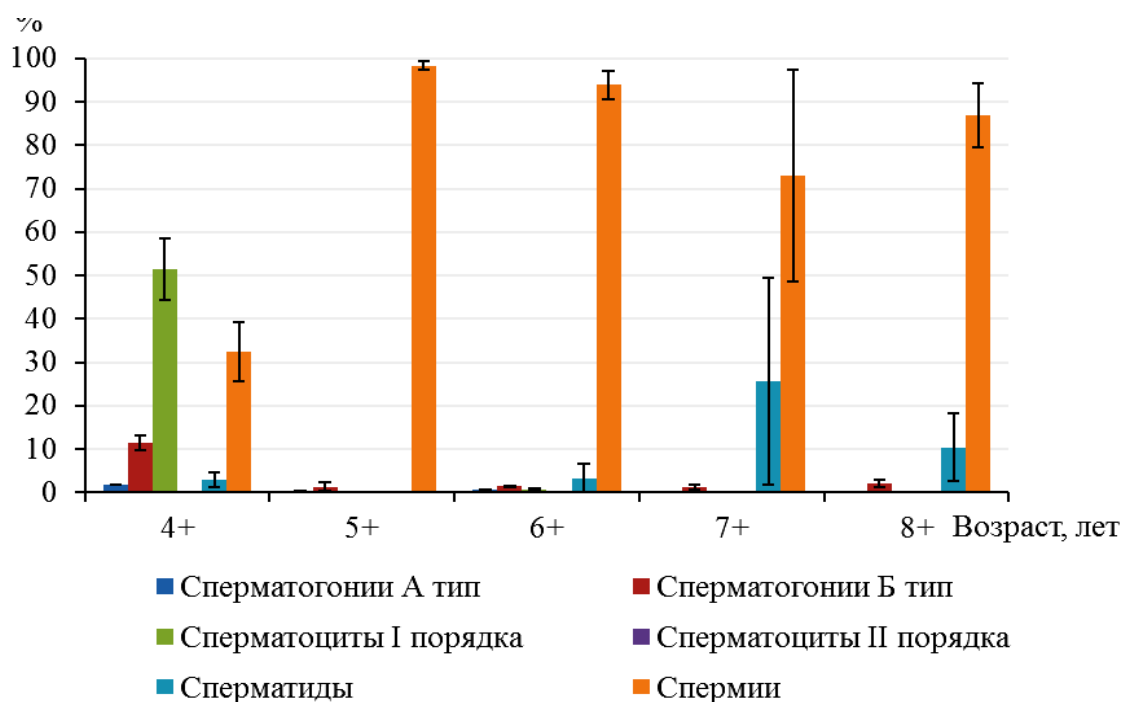


Рис. 38. Соотношение половых клеток разных генераций в гонадах самцов хариуса в оз. Белковое.

У неполовозрелых самцов в возрасте 5 лет отмечено преобладание сперматогоний и сперматоцитов (рис. 39 б, табл. 25).

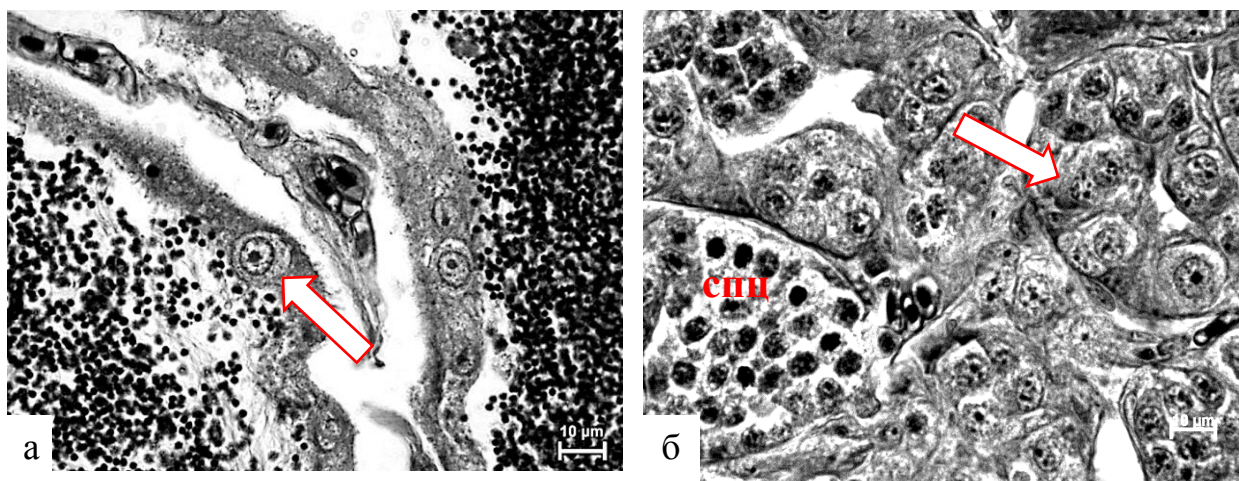


Рис. 39. Семенники сибирского хариуса из оз. Белковое (1000х)
 а – участок семенника на VI-II стадии зрелости; в просветах семенных канальцев присутствуют остаточные спермии, а в стенках — сперматогонии А-типа (стрелка) резервный фонд половых клеток;
 б – в стенках цист семенника у неполовозрелого самца преобладают сперматогонии (стрелка) и сперматоциты (спц).
 Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

Таблица 25

Соотношение половых клеток разных генераций на стандартном участке среза семенника (80 мкм²) у хариуса сибирского из оз. Белковое

сперматогонии		сперматоциты		сперматиды	спермии
А-тип	Б-тип	I порядка	II порядка		
Неполовозрелые (4 экз.)					
1,6±0,2	13,3±2,7	41,4±8,0	0	2,3±1,6	23,7±10,5
Половозрелые (12 экз.)					
1,2±0,1	4,6±0,6	0,4±0,3	0	34,2±20,6	289,4±45,3

Оценивая состояние гонад у сибирского хариуса в оз. Белковое в постнерестовый период, отметим, что гонадо- и гаметогенез у этого вида проходят без каких-либо отклонений, в гонадах происходят восстановительные процессы, накапливаются половые клетки очередных генераций, что обеспечит устойчивое формирование генеративного фонда к очередному нерестовому сезону. То же свойственно и репродуктивной системе всех самцов и большей части самок хариуса из оз. Кутарамакан. Однако среди половозрелых рыб, по аналогии с сигом-пыжьяном, в этом водоеме выявлена часть самок с резорбирующимися вителлогенными ооцитами.

3.3 Морфофункциональные особенности монгольского хариуса в горном озере Хиндиктиг-Холь

В уловах монгольского хариуса (рис. 40) преобладали особи в возрасте 4+...5+ (прил. 10), размерно-возрастные показатели которого соответствовали приведенным в литературе данным (Книжин и др., 2008). Жирность составляла 3 балла.



Рис. 40. Монгольский хариус (оз. Хиндиктиг-Холь)

Ж а б е р н ы й а п п а р а т. Воды оз. Хиндиктиг-Холь, находящегося в природной зоне, исключая химическое загрязнение, могут считаться вполне благоприятными для монгольского хариуса. Нами не предполагалось выявить каких-либо серьезных отклонений в состоянии жаберного аппарата этого вида. Для части особей данное предположение оказалось справедливым, но у большинства изученных рыб нами отмечались различные по характеру и глубине патологии.

Такой гистометрический показатель жаберного аппарата как ширина респираторной ламеллы с возрастом увеличивался, однако число слоев клеток вставочного эпителия у половозрелых рыб с возрастом снижалось (табл. 26). Количество слизистых клеток у монгольского хариуса, в сравнении с их числом у сибирского хариуса из разноширотных озер

Восточной Сибири в сходных возрастных группах, было несколько выше. Однако индекс патологии существенно превышал данный показатель сибирского хариуса, увеличиваясь с возрастом (табл. 26).

Таблица 26

Цитоморфологические показатели жаберного аппарата монгольского хариуса из оз. Хиндиктиг-Холь (июль, 2010 г.)

Параметры		Число слоёв клеток вставочного эпителия	Ширина респиратор- ных ламелл, мкм	Количество слизистых клеток в 1 мм ²	Индекс патологии, %
Возраст, лет	3+ (4 экз.)	$4,0 \pm 0,4$ 3,3 – 5,0	$17,6 \pm 0,7$ 16,2 – 19,2	$168,6 \pm 51,8$ 104,4 – 322,0	$1,0 \pm 0,4$ 0,2 – 1,9
	4+ (5 экз.)	$3,5 \pm 0,6$ 2,5 – 5,6	$19,6 \pm 2,4$ 16,5 – 29,1	$174,4 \pm 25,1$ 132,6 – 219,5	$1,2 \pm 0,4$ 0,6 – 1,9
	5+ (9 экз.)	$3,5 \pm 0,3$ 2,7 – 5,3	$19,6 \pm 1,5$ 14,5 – 30,1	$122,4 \pm 15,3$ 65,5 – 199,8	$1,3 \pm 0,2$ 0,2 – 2,3

Аномалии в строении жаберного аппарата монгольского хариуса в основном проявились в разрушении респираторных ламелл – крайней степени отклонений (рис. 41 г), – достигавшем у половозрелых рыб в среднем 40% площади среза. Следующим по частоте встречаемости явилось слияние филламентов (рис. 41 г) и респираторных ламелл (рис. 41 в), не превышающее 7% площади среза. Отмечены незначительные участки с утолщением и плазмоллизом респираторных ламелл (рис. 41 б). Разнообразие и доля патологий увеличивалось с возрастом, что нашло свое отражение в индексе патологии (табл. 26).

Учитывая такие показатели жаберного аппарата как ширина респираторных ламелл, количество слизистых клеток и индекс патологии, можно видеть, что этому органу монгольского хариуса из озера Хиндиктиг-Холь присущи значительные патологические изменения.

Таким образом, можно утверждать, что значимые отклонения в состоянии жаберного аппарата у монгольского хариуса в озере Хиндиктиг-Холь вызваны влиянием некоего неблагоприятного фактора(-ов).

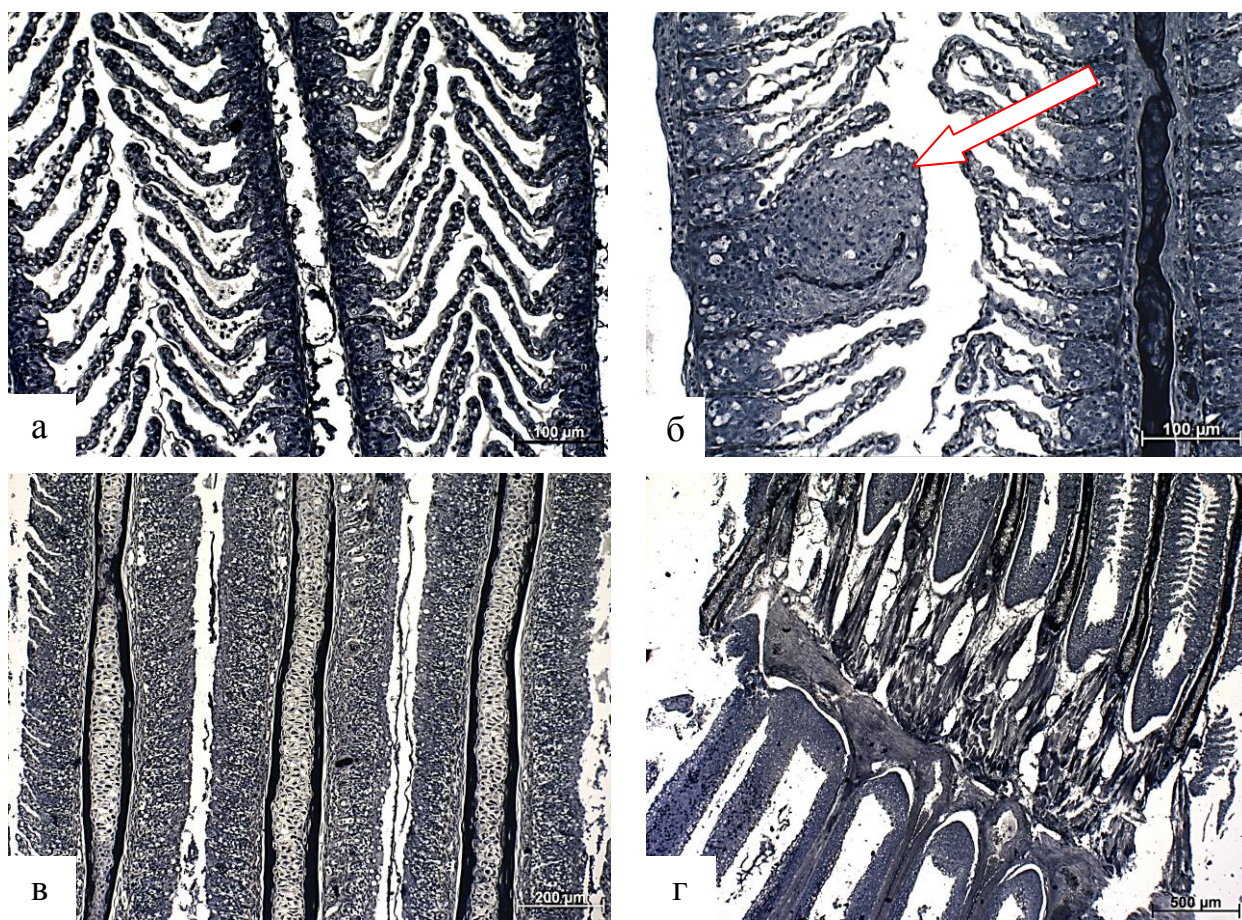


Рис. 41. Жаберный аппарат монгольского хариуса из оз.Хиндиктиг-Холь
 а – нормальное состояние жаберного эпителия (200х);
 б – утолщение (стрелка) и плазмолиз респираторных ламелл (200х);
 в – слияние респираторных ламелл (100х);
 г – слияние филламентов и разрушение респираторных ламелл (40х).
 Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

Печень. При изучении печени монгольского хариуса было установлено, что у самок и самцов этого вида данный орган был гиперемирован, но каких-либо существенных отклонений в его состоянии ни на макро-, ни на микроскопическом уровне не отмечено. Размеры гепатоцитов у рыб разных возраста и пола (табл. 27) практически не различались ($p > 0,05$).

Цитоплазма гепатоцитов была умеренно базофильна. Сами клетки печени имели немногочисленные липидные капли, количество которых варьировало незначительно (рис. 42 а).

Диаметр (мкм) гепатоцитов монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь

Показатели	Возраст, лет		
	3+ (5 экз.)	4+ (4 экз.)	5+ (7 экз.)
Диаметр гепатоцитов, мкм	$\frac{6,0 \pm 0,2}{5,4 - 6,4}$	$\frac{5,7 \pm 0,1}{5,5 - 5,8}$	$\frac{5,8 \pm 0,1}{5,5 - 5,9}$
Диаметр ядер гепатоцитов, мкм	$\frac{2,1 \pm 0,1}{1,9 - 2,3}$	$\frac{2,0 \pm 0,1}{1,8 - 2,1}$	$\frac{2,0 \pm 0,1}{1,9 - 2,3}$
Ядерно- цитоплазматическое отношение, %	54,3	53,9	52,6

Наибольшее количество и вариабельность липидных капель были свойственны гепатоцитам неполовозрелых особей обоего пола в возрасте 2+...3+ (рис. 42 б).

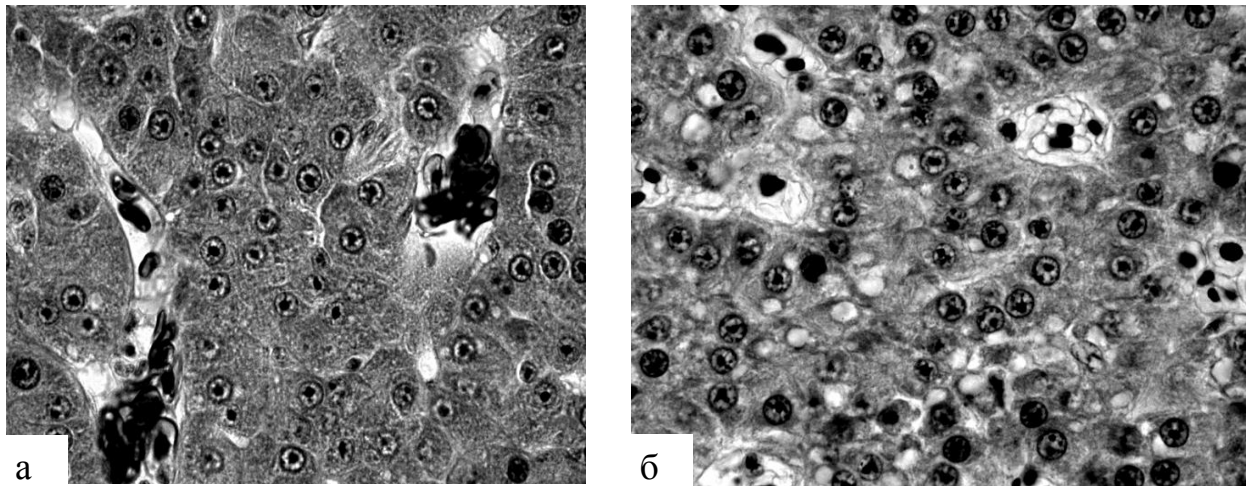


Рис. 42. Печень монгольского хариуса разных возрастных групп
а – в цитоплазме гепатоцитов половозрелых рыб липидные капли присутствуют в незначительном количестве (1000х);
б – многочисленные липидные капли в гепатоцитах неполовозрелых особей (1000х).

Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

Повышенная степень базофилии клеток печени отмечена у созревающих особей с гонадами III стадии зрелости: наличие вителлогенных ооцитов у самок и сперматоцитов II порядка — у самцов.

Таким образом, площадь и глубина повреждений печени у монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь была незначительной.

Яичники у большинства самок монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь находились в III стадии зрелости. Старшая генерация половых клеток была представлена вителлогенными ооцитами фазы вакуолизации цитоплазмы (рис. 43 а).

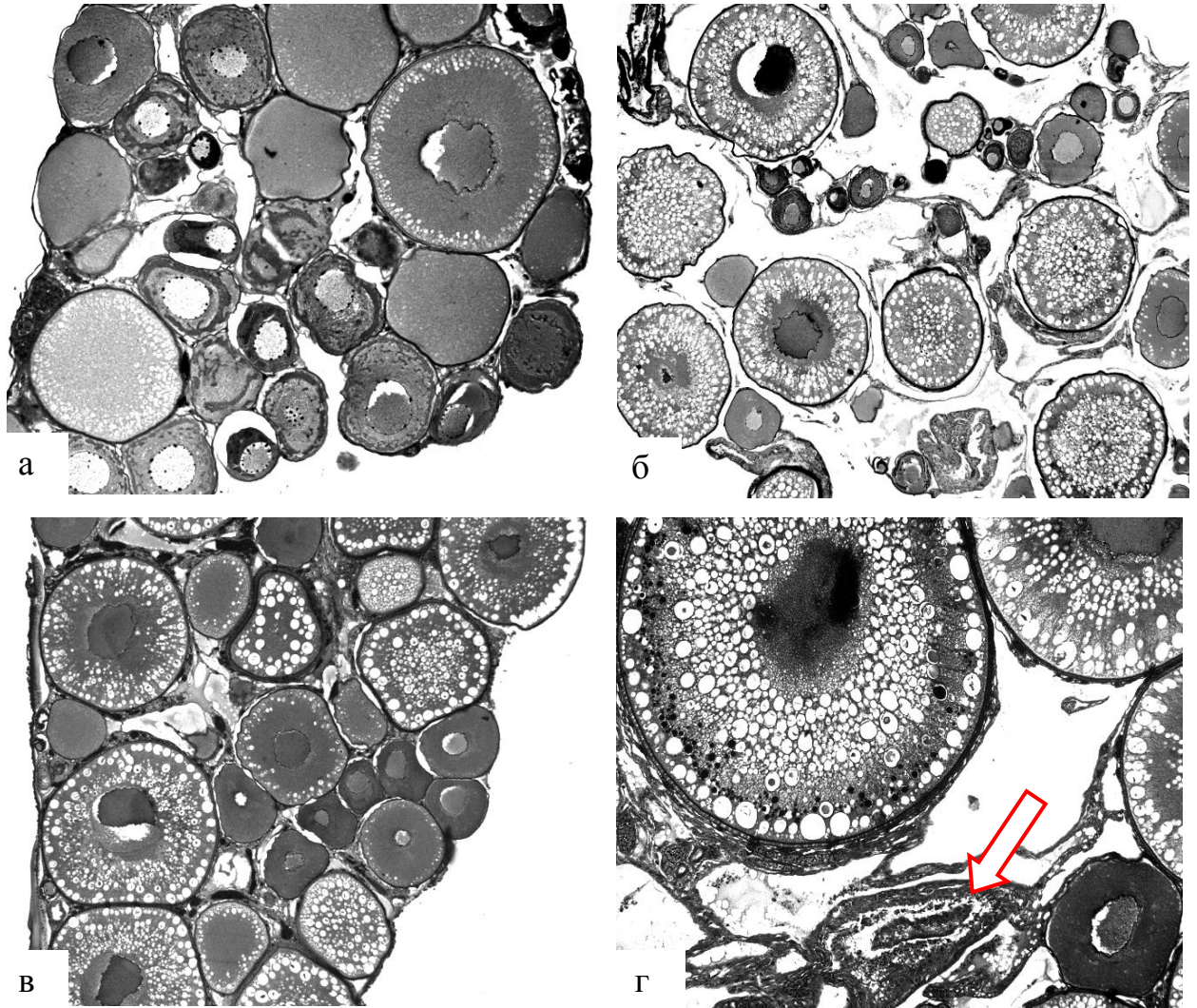


Рис. 43. Яичники монгольского хариуса на разных стадиях зрелости:
 а – участок яичника II стадии зрелости; в ооцитах старшей генерации начинается фаза вакуолизации цитоплазмы (100х);
 б – в яичнике IIIа стадии зрелости среди ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы видны дегенерирующие постовуляторные фолликулы (40х);
 в – участок яичника IIIа стадии зрелости с большим количеством ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы (40х);
 г – начало накопления желтка в ооците в яичнике IIIб стадии зрелости; хорошо виден дегенерирующий постовуляторный фолликул (стрелка) (400х).

Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

Очередным поколением половых клеток были превителлогенные ооциты (рис. 44). Они же в большом количестве (до 77%) присутствовали у отнерестившихся и пропускавших очередную нерест особей (рис. 43 б). У части рыб в возрастных группах 4+...7+, по сравнению с трех- и четырехлетними особями, число вителлогенных ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы значительно возрастало (рис. 43 в). Существенное отличие соотношения ооцитов разных фаз в старших возрастных группах может свидетельствовать о созревании хариуса в озере Хиндиктиг-Холь в возрасте 4+ и старше. У самок в 5+...7+ некоторые вителлогенные ооциты начинали резорбироваться, тогда как другие вступали в период накопления желтка при одновременной дегенерации постовуляторных фолликулов (рис. 43 г). Следовательно, такие самки отнерестились в текущем году и готовятся к нересту в следующем.

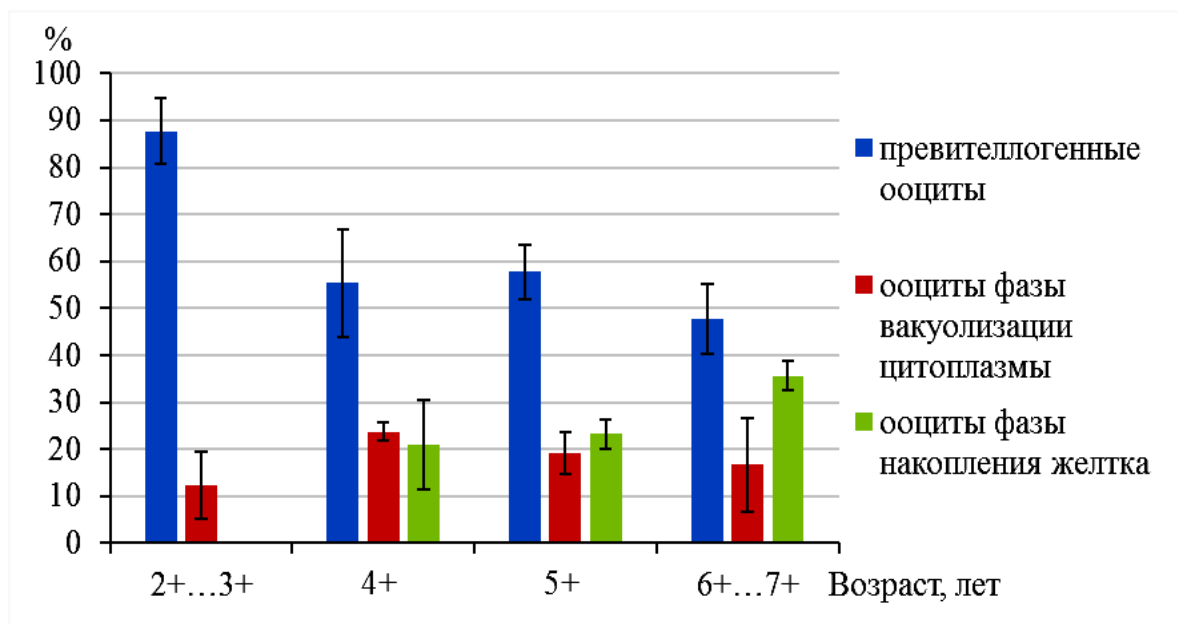


Рис. 44. Соотношение (%) фаз ооцитов у разных возрастных групп монгольского хариуса из оз. Хиндиктиг-Холь.

Анализ половых клеток на разных стадиях оогенеза показал (табл. 28), что у разновозрастных самок размеры ооцитов сходных фаз достоверно не различались ($p > 0,05$) или варьировали незначительно.

Размерные показатели ооцитов разновозрастных групп
монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь

Показатели	Возраст, лет				
	2+...3+		6+...7+		
	Превител- логенные ооциты	Вителлоген- ные ооциты фазы вакуолиза- ции цитоплазмы	Превител- логенные ооциты	Вителлогенные ооциты	
фазы вакуолиза- ции цито- плазмы				фазы накопле- ния желтка	
Диаметр ооцитов	$\frac{258,2 \pm 7,6}{240 - 273}$	$\frac{494,9 \pm 10,3}{485 - 505}$	$\frac{271,4 \pm 2,1}{266 - 275}$	$\frac{454,2 \pm 31,6}{423 - 486}$	$\frac{638,8 \pm 47,1}{533 - 745}$
Диаметр ядер	$\frac{105,3 \pm 1,7}{101 - 109}$	$\frac{179,7 \pm 13,5}{166 - 193}$	$\frac{107,3 \pm 2,5}{103 - 112}$	$\frac{151,0 \pm 6,8}{144 - 158}$	$\frac{200,4 \pm 9,4}{184 - 226}$

В каждой возрастной группе учтены 4 особи

Семенники у основной массы самцов находились во II стадии зрелости, а половые клетки были представлены сперматогониями (рис. 45 а). У части особей появлялись цисты со сперматоцитами (рис. 45 б). В гонадах большинства самцов присутствовали все типы клеток, но количество сперматоцитов II порядка с возрастом увеличивалось. У рыб в 2+...4+ в семенниках преобладали сперматоциты II порядка и сперматогонии Б-типа. (рис. 45 в). В меньшем количестве присутствовали сперматоциты I порядка и сперматогонии А-типа. В возрасте 5+ и старше наибольшую долю половых клеток составляли сперматоциты II порядка (рис. 46); в семенных канальцах присутствовали группы остаточных спермиев от прошедшего нереста (рис. 45 г).

На основании полученных данных можно заключить, что в состоянии репродуктивной системы монгольского хариуса данной популяции отклонений не выявлено, гаметогенез проходит в нормальном режиме.

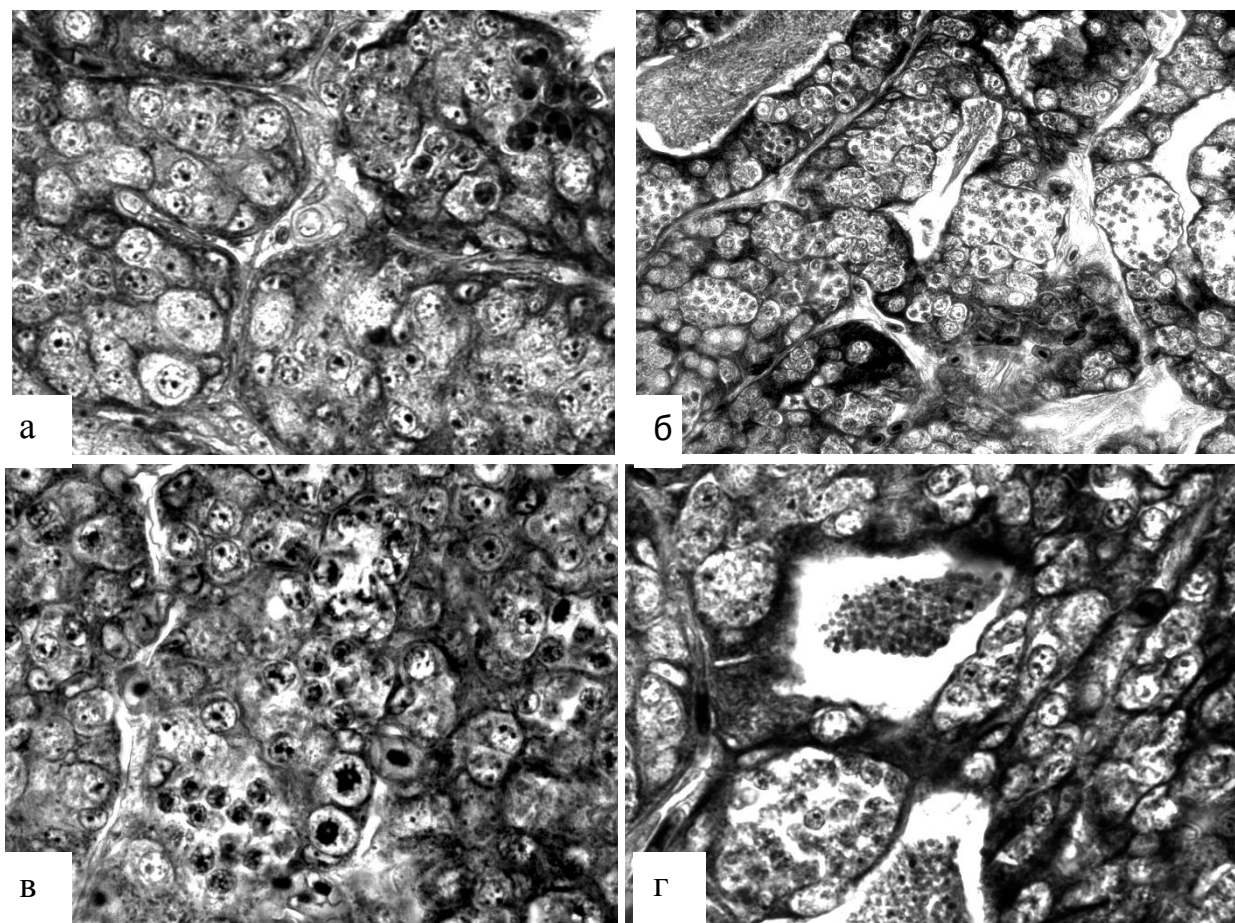


Рис. 45. Состояние семенников монгольского хариуса
 а – участок семенника II стадии зрелости, половые клетки представлены сперматогониями (1000х);
 б – массы сперматоцитов I и II порядков в семеннике III стадии зрелости (400х);
 в – преобладание сперматогониев Б-типа в семеннике II стадии зрелости (1000х);
 г – цисты сперматоцитов I порядка и сперматогониев Б-типа; в просвете семенного канальца – резорбирующиеся остаточные спермии (1000х).
 Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну

Таким образом, можно считать, что несмотря на экстремально низкие температуры на протяжении всего года и короткий нагульный период, состояние печени и репродуктивной системы монгольского хариуса находятся в нормальном состоянии. При том, что жабры большинства рыб были серьезно поражены. А, как известно, этот орган помимо респираторной и осморегуляторной выполняет в организме рыб барьерную функцию, что несомненно сказывается на качестве функционального состояния организма.

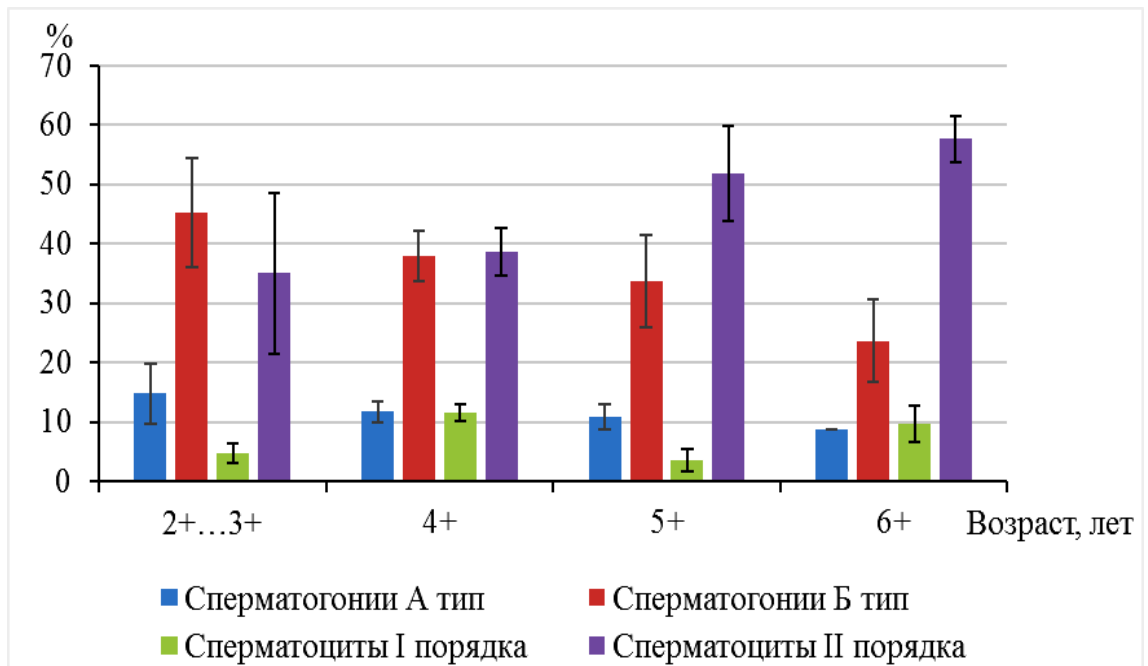


Рис. 46. Соотношение (%) половых клеток в семенниках монгольского хариуса разных возрастных групп (оз. Хиндиктиг-Холь)

В итоге, принимая во внимание патологичность жаберного аппарата, приходится признать, что морфофункциональное состояние монгольского хариуса в высокогорном холодноводном озере Тувы оставляет желать лучшего.

ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведен сравнительный анализ гистофизиологического состояния жабр, печени и гонад у сига-пыжьяна, сибирского и монгольского хариусов из разноширотных, с низкой антропогенной нагрузкой, озер субарктической зоны Западной и Восточной Сибири, горных озер верховий Енисея и Тувы.

Известно, что лососеобразные определяют характерный облик ихтиофауны Голарктики (Берг, 1949; Решетников, 1980). Они обладают продолжительным жизненным циклом, в течение которого могут аккумулировать различные токсиканты, вследствие чего проводится оценка их морфофункционального состояния (Решетников, 1980, 1999; Решетников и др., 1999; Селюков, 2007, 2012; Моисеенко, 2008, 2010; Исаков, Селюков, 2010). Выбранные для изучения сига-пыжьяна и хариусов озера малодоступны для промысла и в основном изолированы от техногенных воздействий. Именно этим и руководствовался автор при планировании работ с применением гистологических методов анализа по оценке важных функциональных систем рыб в водоемах как исходного их состояния перед неизбежным антропогенным воздействием. При почти полном, как предполагалось, исключении антропогенного фактора (промысел, загрязнение, гидротехнические работы и др.) различия между водными экосистемами были обусловлены в основном природными причинами: широтными, климатическими, а также исторически сложившимися геоморфологическими и гидрологическими.

При этом сиг-пыжьян и сибирский хариус, хотя и относящиеся к разным фаунистическим комплексам (Берг, 1949; Никольский, 1980), по сути, занимают одну экологическую нишу — это виды-эврифаги с широким трофическим спектром, что является естественным правилом для рыб бореальных и субарктических олиготрофных водоемов. Оба этих вида присутствуют только в оз. Кутарамакан, в оз. Гольцовом хариус не отмечен, а в оз. Лангтибейто довольно редок и встречается преимущественно в его притоках.

Нами показано, что в субарктических озерах на территории Западной Сибири (Гольцовое и Лангтибейто) сиг-пыжьян в период активного нагула (август) обладал хорошим ростом, уровень развития его репродуктивной системы достаточно высок, а пропуски очередного нереста были редки. Однако почти у половины особей в этих озерах отмечено значительное количество паразитов — плероцеркоидов чаечного лентеца *Dyphillobothrium dendriticum*. Инвазированными оказывались и другие сиговые рыбы в этих водоемах. Так, в оз. Лангтибейто (наши данные) у 27 из 50 проанализированных особей сибирской ряпушки, помимо плероцеркоидов в полости тела, кишечник был заполнен гельминтами. Такая интенсивная инвазия угнетает репродуктивную функцию, что нередко отмечалось в работах ряда исследователей (Извекова, 2010 и др.).

Определение нормы и патологии у гидробионтов в природных водоемах, надежное разделение естественных и техногенно обусловленных причин выявленных аномалий в организме требует достаточно тонких методик. С применением общебиологических и морфологических методов исследования проводятся на популяционном и организменном уровнях. Однако гистофизиологический анализ позволяет с высокой надежностью судить о характере и тяжести патологического процесса, подтверждая и дополняя результаты патологоанатомического описания на тканевом и клеточном уровнях. Значимость такого подхода заключается в возможности установления гистопатологических изменений в организме еще до визуального проявления последствий интоксикации.

Применение гистологических методов для оценки состояния жаберного аппарата сига-пыжьяна в оз. Лангтибейто показало отсутствие серьезных патоморфологических изменений, отчего индекс патологий оказался минимальным (табл. 29). У рыб из оз. Гольцовое данный индекс был намного выше, вследствие более значимых патологий — десквамация, плазмолиз — клеток жаберного эпителия.

В отличие от сига-пыжьяна из высокоширотных западносибирских озер, у особей этого вида в субарктическом водоеме бассейна р. Енисей (оз. Кутарамакан) в жаберном аппарате выявлены значительные отклонения. Несмотря на чистоту этого глубоководного озера, отмечено многократное — на порядок (оз. Гольцовое) — и четырехкратное (оз. Лангтибейто) превышение числа слизистых клеток в афферентной зоне (табл. 29).

Таблица 29

Цитоморфологические характеристики жаберного эпителия сига-пыжьяна в разноширотных озерах Сибири

Показатели	Лангтибейто (n=10)	Гольцовое (n=7)	Кутарамакан (n=14)	Азас (n=19)
Количество слизистых клеток в 1 мм ²	$\frac{21,4 \pm 4,3}{7,0 - 42,8}$	$\frac{10,1 \pm 3,4}{5,8 - 16,9}$	$\frac{133,0 \pm 20,6}{60,7 - 341,7}$	$\frac{33,4 \pm 4,2}{15,1 - 63,0}$
Индекс патологии, %	$\frac{0,09 \pm 0,02}{0 - 0,21}$	$\frac{0,5 \pm 0,3}{0,2 - 1,1}$	$\frac{0,6 \pm 0,1}{0,2 - 1,4}$	$\frac{0,7 \pm 0,1}{0,3 - 1,0}$

Полученные данные согласуются с результатами исследований В.Е. Матей (1987), выполненными на форели, в соответствии с которыми барьер, создаваемый жаберным эпителием между внешней средой и кровью, усиливается при стрессе или в неблагоприятных условиях (закисление, различные виды загрязнений). Более того, выявленные в оз. Кутарамакан многочисленные и достаточно обширные (до 30% на гистологическом срезе) патологии, повышение у старшевозрастных особей индекса патологичности с 0,57% до 1,2% понуждают искать причину таких аномалий. Требуется выяснить, являются ли они следствием воздействий природного или антропогенного характера. По всей видимости, на достаточно напряженный природный фон водоемов Норило-Пясинской водной системы, включающий многократно превышающие ПДК высокие концентрации тяжелых металлов (Лукина, 2014), накладывается не менее мощное многолетнее техногенное загрязнение. Как отмечалось в исследовании печени, почек, сердца и гонад у сиговых рыб, гольца и хариуса (Савваитова и др., 1995) в озерах Пясино, Лама, Собачье, наиболее значимым и имеющим наибольший радиус действия

является атмосферный канал загрязнения Норильского горно-металлургического комбината. В жабрах сиговых рыб в р. Кета-Ирбэ число рядов клеток вставочного эпителия вместо обычных 4-6 достигало 19-22. А характерным признаком повреждения тяжелыми металлами жабр являлась гиперплазия (60%) эпителия апикальных участков респираторных ламелл, присутствовали также гемолиз (80%), аневризмы (10%), отеки (50%) и неоплазия (10%) жаберного эпителия (Лукина, 2014). И хотя окрестности оз.Кутарамакан считаются территорией, не подверженной воздействию выбросов НГМК (Ершов, 2014), длительный аэрогенный перенос, несомненно, оказал влияние на гидрохимический режим и этого водоема.

Угнетение жаберного аппарата рыб снижает их функциональные, в первую очередь, респираторные характеристики, что ведет к подавлению резистентности организма и повышению его чувствительности к абиотическим и биотическим (инфекции, инвазии и др.) факторам (Лукьяненко, 1989). Инвазия моногенеи *D. sagittata* в жабрах сига-пыжьяна засвидетельствована в приведенной иллюстрации (рис. 5).

Рассмотренные показатели жаберного аппарата сига-пыжьяна в озерах Субарктики позволяют провести сопоставление с гистоморфологическими характеристиками данного органа у рыб этого же вида в водоемах умеренных широт. Так, в жабрах сига в оз. Азас выявлены более глубокие и значимые патологии. Несмотря на то, что количество слизистых клеток в жаберном эпителии было меньше, чем у сига в оз. Кутарамакан, цитолиз, гиперплазия респираторных ламелл и их разрушение на значительной площади жабр привели к тому, что среднее значение индекса патологий достигало 0,72% и увеличивалось с возрастом. Очевидно, что среда в оз. Азас не может считаться благоприятной для нормального функционирования респираторной системы. Сходные проявления патологий выявлены в озерах, загрязненных тяжелыми металлами. Так, у сига в оз. Имандра была установлена (Лукина, 2014) гиперплазия жаберного эпителия с последующей десквамацией, слипание респираторных ламелл.

Таким образом, проведенное нами сопоставление полученных материалов гистоморфологического и цитометрического анализа жаберного аппарата у сига-пыжьяна из разноширотных водоемов Западной и Восточной Сибири привели к определенным выводам. В первую очередь отметим, что в антропогенно незатронутых водных экосистемах, которые с некоторыми допущениями можно квалифицировать в качестве «условно эталонных», патоморфологические изменения жабр в пределах одного вида возрастают в направлении с Запада (п-ов Ямал, п-ов Гыданский) на Восток (плато Путорана, оз. Азас). Учитывая относительную недоступность этих водоемов, можно допустить или аэрогенное загрязнение (оз. Кутарамакан), или/и природную специфику местности (гидрохимические особенности горных источников). На атмосферное загрязнение вод Норило-Пясинской водной системы указывали К.А. Савваитова с соавторами (1995). Впрочем, эти авторы отмечали, что искривление жаберных тычинок у сига в оз. Лама наблюдались М.В. Логашевым и Ф.И. Белых еще в 1930-е годы (т.е. еще до начала антропогенного загрязнения) и объяснялись ими некоей популяционной особенностью. В связи с этим отметим, что в работе Ю.И. Ершова (2014) описывалось повышенное содержание свинца в почвах в районе оз. Кутарамакан, вызванное не техногенными причинами, а материнской (рудогенной) металлогенической породой. Что прекрасно объясняет наличие аномалий природно-экологическими причинами. От себя заметим, что устойчивые отклонения в строении любого органа вряд ли могут являться нормой.

В печени сига из озер Гольцовое и Лангтибейто не было выявлено значительных патологических изменений. Слабо выраженная кавернизация печеночной паренхимы, липоидная дегенерация гепатоцитов — не столь редко встречающиеся патологии, они отмечались на отдельных участках органа и были немногочисленными. Еще реже зарегистрированы цирротические разрастания стенок сосудов и желчных протоков. При этом у готовящихся к размножению самок были выявлены значительно меньшие

размеры гепатоцитов, нежели у самцов. Это обусловлено интенсивным вителлогенезом, при котором расходуются значительные трофические ресурсы, тогда как у мужских особей процесс сперматогенеза сопровождается несопоставимо меньшими энергетическими тратами.

В отличие от сига из западносибирских озер, у большей части рыб этого вида в оз. Кутарамакан установлена дегенерация ткани печени, почти у половины рыб были выявлены циррозы стенок желчных протоков, а у четверти — и кровеносных сосудов. При этом максимальное количество и разнообразие патологий оказалось свойственно половозрелым самкам. Впрочем, при такой широкой встречаемости аномалий печени глубина и площадь ее поражения также была невелика.

Отметим, что при исследовании (Лукина, 2014) ткани печени у сига р. Кета-Ирбэ (НПВС) были выявлены мелано-макрофагальные центры и кариолизис — признаки воспалительной реакции, а также васкуляризация органа и утолщение стенок кровеносных сосудов.

В печени сига-пыжьяна из оз. Азас, несмотря на высокую гиперемия органа, значительных патологий не выявлено. У большинства рыб наиболее часто, но на ограниченных участках органа, отмечали его кавернизацию, значительно реже встречались фиброэластозы и цирроз стенок кровеносных сосудов и желчных протоков.

Таким образом, при общем характере отклонений у всех особей сига из ряда разноширотных водоемов Западной и Восточной Сибири их значительных патологий, охватывающих большинство исследованных рыб, не выявлено. Те же, которые отмечались, были редкими или отражали специфику полового цикла в данный сезон года (август), когда у готовящихся к нересту рыб возрастала васкуляризация и гиперемия ткани печени, накапливались и расходовались трофические ресурсы, необходимые для размножения и зимовки.

Для полноценного существования вида необходимым условием является надежная и успешная реализация его генеративной системы в

период размножения, в связи с чем половое созревание, плодовитость и характер протекания половых циклов являются важными индикаторами репродуктивной потенции вида (Дрягин, 1949; Персов, 1972; Кошелев, 1984; Чмилевский, 1997, 2017; Моисеенко, Лукин, 1999; Моисеенко, 2002; Rowe, 2003; Селюков, 2007, 2012; Шатуновский, Рубан, 2009; Моисеенко, 2010; Wedekind, Küng, 2010; Селюков и др., 2012 а, б).

Нами проведены сравнительные исследования состояния гонад у сига-пыжьяна из субарктических и бореальных озер Западной и Восточной Сибири. У отловленных самок в оз. Гольцовое старшей генерацией половых клеток были вителлогенные ооциты. Подавляющее большинство рыб готовилось вступить в нерестовое стадо и только единицы (до 4%) пропускают нерестовый сезон по причине атрезии вителлогенных ооцитов. Очередными генерациями половых клеток были многочисленные превителлогенные ооциты разных размерных групп, что свидетельствует о высоком и достаточно устойчивом репродукционном потенциале рыб. Также и все исследованные самцы должны были принять участие в предстоящем нересте. Их репродукционный потенциал постоянно пополнялся за счет молодых генераций.

В наших сборах среди самок этого вида в оз. Лангтибейто (п-ов Ямал) не было выявлено ни одной особи, которые могли бы пропустить предстоящий нерест. При сопоставлении максимальных размеров ооцитов этих рыб с ооцитами сига из оз. Гольцовое, у первых оказался бóльший средний размер как превителлогенных, так и вителлогенных ооцитов соответствующих фаз развития. Можно полагать, что подобное явление вызвано лучшими трофическими ресурсами водоема из-за меньшей плотности рыбного населения. Как и у самок, половые клетки старшей генерации (спермии) у самцов двукратно превышали их количество у рыб в оз. Гольцовое, т.е. оказались более готовыми к нересту. Также для них оказалось свойственно и существенное превышение резервного фонда молодых генераций.

В отличие от сига из вышеописанных озер, у этого вида в оз. Кутарамакан только треть самок могли принять участие в нересте, у остальных вителлогенные ооциты находились на разных фазах атрезии (Фалеева, 1975, 1997). Аналогичные картины патоморфологических изменений в яичниках III, III-IV и IV стадий зрелости у сига, муксуна, пеляди, ряпушки, гольца и хариуса из озер Норило-Пясинской водной системы (НПВС) были продемонстрированы в исследованиях Ю.В.Чеботаревой с соавторами (1996, 1997). Ими отмечалось, что «В гонадах почти всех исследованных самок рыб НПВС были обнаружены деструктивные изменения половых и соматических клеток. На срезах гонад большинства рыб можно видеть группы деградирующих оогониев ..., оболочки их частично или полностью разрушены, ядра деформированы (гантелевидные, вытянутые, лопастные) и нередко уплотнены; в этих участках также присутствует клеточный детрит.» (Чеботарева и др., 1997, стр. 220). Таким образом, выявленные особенности овариального цикла сига-пыжьяна в оз. Кутарамакан позволяют считать неблагоприятными условия среды в этом заполярном водоеме. И следует обратить внимание на то, что подобные явно выраженные патологии в «условно чистых» водоемах для данной территории вполне естественны, если в качестве угнетающих факторов учитывать ветровые переносы выбросов промпредприятий Норильска в направлении группы озер северо-западной части плато Путорана: Лама, Глубокое, Собачье, Кета, возможно, и Кутарамакан. Патологические изменения в гонадах сига-пыжьяна из оз. Лама были выявлены у 23,2-25% особей (Савваитова и др., 1995). Впрочем, только ли этот факт является причиной описанных патологий?

Несколько более благоприятное состояние гонад отмечали у самцов сига. Хотя и были выявлены пропуски предыдущего нереста, которые ожидалось и в предстоящем нерестовом сезоне, уровень развития семенников был высок — более чем трехкратное преобладание числа спермиев над сперматидами — выше, чем у рыб в озерах Гольцовое и

Лангтибейто. Данное явление обусловлено более ранним нерестом (конец сентября) этой озерно-речной формы. Тем не менее, замедление созревания гонад у некоторых особей и пропуск нереста у отдельных половозрелых самцов, очевидно, были вызваны высокой паразитарной инвазией, поражающих рыб с ослабленной загрязненными иммунной системой (Лукьяненко, 1983, 1989).

Напротив, у сига в озере верховий р. Енисей развитие репродуктивной системы проходило на более высоком уровне. Гонадо- и оогенез протекал более интенсивно, чем у самок в субарктических водоемах, т.к. уже четырехлетние (3+) особи вступали в нерестовое стадо. Во второй половине лета (август), когда половые клетки рыб в северных водоемах еще только вступали в фазу накопления желтка, вителлогенные ооциты самок в оз. Азас были близки к дефинитивным размерам. Атрезия вителлогенных ооцитов в яичниках большинства самок сига, хотя и имела место, была достаточно редка. Как было неоднократно показано на единовременно нерестящихся рыбах разных систематических групп с асинхронным вителлогенезом (Дрягин, 1949; Лапицкий, 1949; Кузьмин, 1975; Кузьмин, Чуватова, 1975; Кошелев, 1984; Селюков, 1986, 1989), резорбция отдельных, продвинувшихся в развитии вителлогенных ооцитов, является нормой и способом достижения однородности нерестового фонда половых клеток.

Так же как и самки, самцы этого вида в оз. Азас имели вполне нормальные, без каких-либо патологий гонады и почти все они должны были вступить в нерестовое стадо. Впрочем, у самцов сига типичной озерной формы, в отличие от озерно-речной из оз.Кутарамакан, развитие половых клеток старшей генерации проходило на низком уровне: количество сперматид оказалось вдвое больше числа спермиев. Однако ко времени нереста формирование фонда зрелых спермиев должно пройти весьма успешно: в условиях средних широт темп гаметогенеза у рыб менее интенсивен, нежели в экстремальных условиях Севера (Селюков, 1987). На объединенной гистограмме (рис. 25) показан характер пополнения фонда

половых клеток старших генераций у сига-пыжьяна из озер с разной динамикой температурного режима — от более продолжительного вегетационного сезона (оз. Азас) к более короткому (оз. Кутарамакан).

Также и при характеристике состояния печени и репродуктивной системы сига разных популяций в рассматриваемых озерах уровень патологических изменений в этих органах у исследуемых рыб нарастает с Запада на Восток и с Юга на Север, т.е. наибольшие и значимые отклонения в органах установлены у рыб в оз. Кутарамакан.

Как показано, у сига-пыжьяна из разноширотных озер Сибири выявлен ряд особенностей в развитии и функционировании внутренних органов, часто используемых в качестве показателей функционального статуса организма и важнейшего критерия качества окружающей среды. С учетом эволюционной значимости (Решетников, 1980, 1995, 2010; Сидоров, Решетников, 2014; Politov, Gordon, et al, 2000; Politov et al, 2002; Politov, et al, 2004), широкого внутривидового полиморфизма (Решетников, 1980, 2010), экологической пластичности и обширного ареала сига, полученные данные могут быть перенесены на других представителей сиговых рыб, с учетом их видовых особенностей. Однако требуется выяснить, каковы эколого-гистофизиологические характеристики у другого столь же широко распространенного представителя лососеобразных рыб и обладающего достаточно широким разнообразием внутривидовых форм — сибирского хариуса.

Начнем его рассмотрение с оз. Кутарамакан. Установлено, что в ж а б р а х всех особей сибирского хариуса из этого водоема в большей или меньшей степени проявлялись разнообразные патологии — плазмолиз клеток респираторных ламелл, десквамации, которые с возрастом особей только возрастали, хотя индекс патологий был небольшим. В целом, картина напоминала ту, которую наблюдали у сига-пыжьяна в этом же озере, что может свидетельствовать о низком качестве его среды.

У рыб из оз. Белковое обширных патологических изменений жаберного эпителия не обнаруживали, а выявленные отклонения также увеличивались с возрастом. Так, у старшевозрастных особей чаще проявлялись аневризмы и гемостазы, которых у младшевозрастных экземпляров почти не встречали. Впрочем, эти отклонения были редки, отчего индекс патологий и составлял в среднем 0,07%.

При сопоставлении состояния жаберного аппарата сибирского хариуса из вышеназванных озер с таковым у монгольского хариуса из оз. Хиндиктиг-Холь отметим явные отклонения у рыб в этом водоеме в виде разрушения респираторных ламелл. И принимая во внимание высокие значения индекса патологии и ширину респираторных ламелл, увеличивающихся с возрастом, утверждаем, что жаберный аппарат у изученных рыб находился в крайне угнетенном состоянии.

Таким образом, среди хариусов обоих видов только у особей в оз. Белковое жаберный эпителий не претерпевал значительных отклонений.

Органом, играющим ключевую роль в метаболических и детоксикационных реакциях организма, является печень. Она же в случаях превышения критических значений интоксикации подвергается различным дегенеративным изменениям (Богдан и др., 2002; Лукина, 2014 и др.). При этом снижаются ее естественные иммунорезистентные характеристики и орган, а вслед за ним и организм в целом оказываются подвержены различным инвазиям. Так, в оз. Кутарамакан почти у трети особей сибирского хариуса обоего пола в печени были выявлены паразиты из рода *Triaenophorus*. В посленерестовый период, когда при активизации процессов репарации гонад печень находилась в повышенном функциональном напряжении, в гепатоцитах самцов совсем не обнаруживалось липидных капель. В это время проходила резорбция остаточной спермы и, одновременно, начиналась т.н. «волна сперматогенеза»; на эти-то процессы и расходуются резервные жиры печени. Как отмечено, в печени рыб обоего пола присутствовали всевозможные

отклонения, наиболее встречающейся из которых была кавернозность, хотя и занимающая незначительные площади на срезах органа. В целом же участки с аномалиями не превышали 1,5-2,5%.

У сибирского хариуса в оз. Белковое нерест завершился сравнительно недавно. Соответственно и изменения в печени более значительны, чем у хариуса в оз. Кутарамакан. В гепатоцитах печени самок липидных капель было мало, что вызвано их расходом на синтез вителлогенина. В отличие от самок, значительные энергетические ресурсы у самцов предназначены для посленерестовой резорбции остаточной спермы, тогда как волна сперматогенеза еще не наступала. Причиной чему были низкие температуры воды. Такое состояние печени вызвано половой спецификой в постнерестовый период и проявляется независимо от широты местности.

Что касается изменений, вызванных гидрологическими или гидрохимическими причинами, отметим наличие у 70-80% рыб всевозможных патологий, среди которых наиболее часто отмечалась кавернозность органа, хотя и не превышающая по площади 1-2%. То есть значительных патоморфологических изменений печени у хариуса в оз. Белковое также не установлено.

В печени монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь ни у самок, ни у самцов каких-либо существенных патологий не обнаружено. Встречающаяся гиперемия — признак, который может предшествовать либо патологии, либо отражать какое-то изменение функциональной активности органа, с патологией не связанное.

Таким образом, состояние печени сибирского и монгольского хариусов из трех сравниваемых разноширотных водоемов Восточной Сибири по степени снижения патоморфологических изменений можно распределить следующим образом: оз. Кутарамакан → оз. Белковое → оз. Хиндиктиг-Холь.

При анализе гонад хариусовых рыб, характеризующихся весенне-летним нерестом, важно учитывать в какие сроки после нереста рыбы отлавливались. У сибирского хариуса в оз. Белковое нерест проходил в июне,

несколько позже, но тоже в июне — у монгольского (оз. Хиндиктиг-Холь), а сборы проведены соответственно в конце июня и начале августа. Выловленный в августе сибирский хариус (оз. Кутарамакан) также нерестился в июне. Следовательно, к моменту вылова у него завершались репарационные процессы и формировался фонд половых клеток очередной генерации.

Все особи хариуса в оз. Кутарамакан были половозрелыми, но в гонадах части самок наблюдались отклонения, ранее отмеченные другими исследователями (Савваитова и др., 1995; Чеботарева и др., 1997) у рыб в озерах НПВС: резорбирующиеся вителлогенные ооциты. Сопоставляя наши данные с результатами исследований байкальского хариуса (Зайцева и др., 2008), ожидаемо подтвердилось, что у рыб из субарктического озера уровень развития яичников, оцениваемый по размерам вителлогенных ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы, был ниже, чем в водоёмах Селенгинского района.

У самцов этого вида в оз. Кутарамакан отмечена «волна сперматогенеза», когда сперматиды количественно преобладали над сперматоцитами II порядка; одновременно возрастала и доля спермиев.

В водоеме из бассейна верховий Енисея (оз. Белковое) в состоянии половых желез сибирского хариуса в постнерестовый период явных патологий не выявлялось. Яичники вступили в VI-IIIa стадию зрелости, в которой наряду с резорбирующимися фолликулами, старшей генерацией половых клеток были ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы. У рыб этой популяции отмечен высокий репродукционный потенциал, оцениваемый по многочисленным превителлогенным ооцитам, гнездам оогоний и ооцитов ранней профазы мейоза.

В семенниках сибирского хариуса VI-II посленерестовой стадии процессы резорбции остаточных спермиев только начинаются. Этим и объясняется максимальное их количество в семенных канальцах. Вследствие более раннего по времени (конец июня) учета половых клеток, количество сперматид у хариуса в этом водоеме было в 3,5 раза ниже, чем у самцов

данного вида из оз. Кутарамакан (начало августа). Однако выявленное количество сперматид является той генерацией, которая будет пополняться все последующие месяцы за счет перехода в данную стадию очередных партий сперматоцитов, и к следующему периоду размножения составит нерестовый фонд. Отмеченная низкая доля сперматогониев и сперматоцитов свидетельствует о том, что «волна сперматогенеза» в семенниках еще не началась.

Таким образом, состояние гонад у самок и самцов сибирского хариуса в оз. Белковое не обнаруживает каких-либо значимых отклонений, резервный фонд половых клеток вполне достаточен для полноценного воспроизводства и после завершения репарационных процессов препятствий формированию очередных генераций не просматривается.

Отлов монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь проводили спустя 30-40 суток после нереста. Яичники находились в III стадии зрелости, т.е. половые клетки старшей генерации были представлены вителлогенными ооцитами. У некоторых особей отдельные ооциты резорбировались, но это явление было редким. А многочисленные превителлогенные ооциты разных размерных групп составляли основу будущей плодовитости. Если у неполовозрелых и впервые отнерестившихся самок основную массу половых клеток составляли именно превителлогенные ооциты, то у старшевозрастных самок количество ооцитов разных фаз развития постепенно выравнивалось — за счет вступления в вителлогенез очередных генераций, что свидетельствует о более интенсивном протекании гаметогенеза у этих особей.

Семенники у монгольского хариуса в описываемом водоеме находились во II стадии зрелости; в семенных канальцах проходила резорбция остаточной спермы. Половые клетки были представлены сперматогониями и сперматоцитами; доля последних у старшевозрастных рыб увеличивалась. Таким образом, какие-либо отклонения, могущие вызвать устойчивое угнетение генеративной функции у монгольского

хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь, не выявлялись. Его репродукционный потенциал вполне достаточен для стабильного воспроизводства.

По аналогии с показателями репродуктивной системы сиговых рыб Обь-Иртышского бассейна (Селюков, 2002а, б, 2012; Селюков и др., 2012 б), можно считать, что монгольский хариус успешно освоил экстремальные условия этого холодноводного водоема Тувы.

Проанализировав состояние внутренних органов сибирского и монгольского хариусов в отношении экстремальности факторов среды водоемов их обитания, можно, безотносительно к систематической принадлежности этих видов, распределить озера по степени возрастания отклонений и нарастания патологий органов в следующем порядке: оз.Хиндиктиг-Холь→ оз. Белковое→ оз. Кутарамакан.

Таким образом, в субарктическом водоеме плато Путорана, озере Кутарамакан, в сравнении с остальными географически удаленными водными системами, присутствуют факторы среды, угнетающие развитие рыб, выбранных нами в качестве индикаторных. Очевидно, что рассматривать только этот один водоем, даже относительно удаленный от техногенно трансформированных озер Норильского промышленного района (НПР), без его связи с другими будет неверно. Эколого-геохимическая обстановка окружающей среды в НПР обусловлена природными (рельеф, климат, биота, почвы) и техногенными причинами: ветровые переносы пылегазовых выбросов промпредприятий, стоки с территорий и т.д. (Ершов, 2014). Автором показано, что почвы НПР, обогащены органическим веществом и «...по максимальным величинам ряд концентраций элементов имеет вид: $S > Cu > Ni > Co > Pb$ » (Ершов, 2014, стр. 984). Сера и тяжелые металлы присутствуют в аэральных выбросах в виде аэрозолей растворимых сульфатов и нерастворимых сульфатов и оксидов, соответственно. На мхах и лишайниках в напочвенном горизонте особо высокое биогенное накопление MnO , P_2O_5 , CaO , MgO , K_2O (Ершов, 2014). Попадая в воду, эти соединения изменяют гидрохимический режим озер. Атмосферное загрязнение и

оседание выбросов на ландшафт и акватории усугубляет в целом насыщенные тяжелыми металлами воды недр этого региона (Лукина, 2014). Впрочем, почвы в окрестностях оз. Кутарамакан по большинству тяжелых металлов относятся к фоновым территориям и только в отношении свинца отмечается (Ершов, 2014), что его значительные концентрации обусловлены «...породной металлогенической (рудогенной) специализацией почвообразующих пород» (Ершов, 2014, стр. 985).

С учетом вышесказанного, мы можем предположить, что рудогенность данной территории имеет определенную историю, связанную с эволюцией планеты и биоты. В частности, среди причин патологических проявлений у гидробионтов водных экосистем плато Путорана можно предложить к рассмотрению историю его возникновения (Пармузин, 1981). Обширные территории в Восточной Сибири — около 2 млн. кв. км — заняты т.н. сибирскими траппами, представляющими собой последствия такого типа вулканизма, при котором огромные объемы жидкой лавы за сравнительно короткое время заливают обширные территории. Плато Путорана имеет вулканическое происхождение, и 252 млн. лет назад было центром древнего вулканизма. Лава истекала по многочисленным разломам в земной коре. Как считают геологи, именно в районе плато Путорана в конце Палеозоя (пермский период) — начале Мезозоя (триасовый период) было извергнуто до 5 млн. куб. км лавы, а в атмосферу и океаны были выброшены большие количества углекислого газа и метана. Это привело к закислению поверхностных вод и вымиранию 96% морских и более 70% наземных видов — т.н. Великое пермское вымирание (Sobolev et al., 2011). Вполне вероятно, что именно по разломам и трещинам и в настоящее время продолжает поступать газовый поток, а известные кимберлитовые трубки (Якутия, Ю.Африка и др.) являются жерлами древних вулканов. В недавно вышедшей работе (Burgess et al., 2017) описываются особенности трапповых интрузий на территории Восточной Сибири.

Как нам представляется, когда-то состоявшиеся мощнейшие планетарные изменения не могли не сказаться на гидрогеологических особенностях изучаемых водоемов, и не исключено, что именно ими можно объяснить полученные результаты. Разумеется, в процессе эволюции организмы приобрели определенные биохимические механизмы, отчасти нивелирующие экстремальные факторы окружающей среды, но их возможности невелики, что отчетливо просматривается при анализе цитоморфологических структур у сига-пыжьяна и хариусов. В наибольшей степени это относится к водоемам Восточной Сибири — озерам Кутарамакан, Белковое и Хиндиктиг-Холь.

ВЫВОДЫ

1. Различия в размерно-весовых показателях одновозрастных сига-пыжьяна и хариуса из разных популяций отражают широтную зональность водоемов; самки сига южной популяций (оз. Азас) созревают в 3+...4+, а к 5+...6+ созревают все особи, в северной (оз. Кутарамакан) — на год позже и при бóльших размерах. У хариусов различий в сроках созревания (4+) не установлено.

2. У сига-пыжьяна из субарктических озер Западной (Гольцовое и Лангтибейто) и Восточной (Кутарамакан) Сибири и среднегорного водоема (Азас) верховьев Енисея патологические изменения жаберного эпителия (срастание и аневризмы респираторных ламелл, их десквамация и цитолиз) возрастали в восточном направлении.

3. Патоморфологические изменения жаберных филламентов у сибирского хариуса из озер Восточной Сибири в наибольшей степени проявлялись в оз. Кутарамакан; жабры монгольского хариуса из горного оз. Хиндиктиг-Холь отличались высокой патологичностью у всех особей.

4. Разнообразие и глубина патологий в печени — циррозы стенок сосудов, дегенерация гепатоцитов и кавернизация печеночной паренхимы, губчатый гепатит — у сига-пыжьяна в исследованных озерах возрастали в направлении Лангтибейто→Гольцовое→Кутарамакан и Азас→Кутарамакан. Аналогичные образования у сибирского хариуса: Белковое→Кутарамакан, нарушения печени у монгольского хариуса незначительны.

5. В яичниках сига-пыжьяна (64 % особей) из оз. Кутарамакан массовая резорбция ооцитов фазы вакуолизации ведет к пропуску нереста; у сибирского хариуса в этом водоеме резорбция ооцитов проявлялась в меньшей степени. В яичниках исследованных видов из остальных озер резорбирующиеся вителлогенные ооциты встречались редко. В семенниках (30 % особей) сига-пыжьяна из оз. Кутарамакан выявлены нарушения, ведущие к пропуску нереста; в остальных популяциях разных видов рыб отклонений сперматогенеза не наблюдали.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алимов, А.Ф. Элементы теории функционирования экосистем / А.Ф.Алимов. – СПб.: ЗИН РАН, 2000. – 147 с.
2. Алтуфьев, Ю.В. Морфофункциональное состояние мышечной ткани и печени молоди русского осетра и белуги в экспериментах по хронической интоксикации / Ю.В.Алтуфьев // Вопр. ихтиологии. – 1994. – Т. 34. № 1. – С.135-138.
3. Аминова, В.А. Физиология рыб / В.А.Аминова, А.А.Яржомбек. – М.: Лёгкая и пищ. пром-сть, 1984. – 200 с.
4. Амплеева, А.В. Патологические изменения почек и жабр белорыбицы Волго-Каспийского бассейна / А.В.Амплеева, О.В.Ложниченко // Вестник АГТУ. – 2010. – № 2. – С.116-118.
5. Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России / Под ред. Ю.С.Решетникова. – М.: Наука, 1998. – 218 с.
6. Атлас пресноводных рыб России: в 2 т. / Под ред. Ю.С.Решетникова. – М.: Наука, 2003. – Т. 1. 379 с.
7. Афанасьев, Ю.И. Гистология, цитология и эмбриология / Ю.И.Афанасьев, С.Л.Кузнецов, Н.А.Юрина. – М.: Медицина, 2004. – 768 с.
8. Базова, М.М. Оценка современного состояния качества вод Норильского промышленного района / М.М.Базова, Д.В.Кошевой // Арктика: экология и экономика. – 2017. – № 3 (27). – С.49-60.
9. Балдина, С.Н. Внутривидовая генетическая дифференциация и филогеография сигов (р. *Coregonus*) Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.07 / Балдина Светлана Николаевна. – М., 2010. – 23 с.
10. Баранов, И.В. Ожидаемый гидрохимический режим Нижнеобского водохранилища и Обской губы / И.В.Баранов // В кн.: Гидростроительство и рыбное хозяйство в Нижней Оби. Тюмень. – 1966. – С.178-218.
11. Баранникова, И.А. Гормональная регуляция размножения у осетровых / И.А.Баранникова // Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. – 1978. – Т.130. – С.6-16.

12. Барская, Ю.Ю. Паразиты лососевидных рыб Фенноскандии / Ю.Ю. Барская, Е.П. Иешко, Д.И. Лебедева. – Петрозаводск: Карел. Науч. Центр РАН, 2008. – 168 с.
13. Башкин, В.Н. Прогноз глобального потребления энергии и изменения климата / В.Н. Башкин, Р.В. Галиулин, Р.А. Галиулина // Территория нефтегаз. – 2013. – № 4. – С.94-98.
14. Беляев, В.А. Оогенез и особенности функции половых желёз у рыб эпинеретического комплекса течения Куроисио / В.А. Беляев, К.Е. Фёдоров, О.Ф. Сакун. – СПб.: СПбГУ, 2004. – 124 с.
15. Берг, Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран / Л.С. Берг. – 4-е изд. Ч. 1. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – 466 с.
16. Берг, Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран / Л.С. Берг // М.-Л.: АН СССР. – 1949. – Т.3. – С.930-1370.
17. Богдан, В.В. Влияние ртути на состав липидов печени и мышц окуня *Perca fluviatilis* / В.В. Богдан, Н.Н. Немова, Т.Р. Руоколайнен // Вопр. ихтиологии. – 2002. – Т. 42. № 2. – С.259-263.
18. Богданов, А.Л. История изучения, морфометрия и гидрология озер / А.Л. Богданов // География озер Таймыра. Л.: Наука. – 1985. – С.184-193.
19. Богданов, В.Д. Морфологические особенности развития и определитель личинок сиговых рыб р. Оби / В.Д. Богданов. – Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 1998. – 53 с.
20. Богданов, В.Д. Состояние рыбных ресурсов Восточного склона Полярного и Приполярного Урала / В.Д. Богданов // Экономика региона. Тематич. прил.к № 2 (10). Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН. – 2007. – С.89-97.
21. Богданов, В.Д. Экологическое состояние притоков Нижней Оби (реки Харбей, Лонготъеган, Щучья и др.) / В.Д. Богданов, Е.Н. Богданова, О.А. Госькова. – Екатеринбург: Изд-во Уральского университета, 2005. – 236 с.
22. Богданов, В.Д. Статус сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788) в системе река Танью – озеро Варчато (бассейн реки Войкар) /

В.Д.Богданов, Е.Н.Богданова, А.Р. Копориков // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. – 2017. – № 2. – С.7-17.

23.Большаков, В.Н. Антропогенная эволюция животных: факты и их интерпретация / В.Н.Большаков, Т.И.Моисеенко // Экология. – 2009. – № 5. – С.323-332.

24.Бондарь, М.Г. Результаты экологических исследований перспективных месторождений медно-никелевых руд центральной части Норильского промышленного района / М.Г.Бондарь, Ю.В.Ермолов, Н.Б.Ермаков, В.В.Виноградов, Л.А.Глущенко // Науч. труд. ФГБУ «Объед. дир. заповед. Таймыра» Изд-во АПЕКС. – 2015. – № 1. – С.30-47.

25.Бочкарев, Н.А. Популяционная структура сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) в озерах Тоджинской котловины и в верхнем течении реки Большой Енисей (республика Тыва) / Н.А.Бочкарев, Е.И.Зуйкова // Зоол. журнал. – 2009. – Т. 88. №1. – С.47-60.

26.Бугаев, А.М. Использование морфологических методов исследования органов рыб в системе мониторинга водоемов под воздействием антропогенного химического загрязнения / А.М.Бугаев, А.А.Янцен, Б.К.Хожамуратова, Н.М.Швец // Вторая всес. конф. по рыбохоз. токсикол. Тез. докл. С-Пб. – 1991. – Т. 1. – С.63-64.

27.Буцкая, Н.А. Фолликулярный эпителий семенников и особенности его функции, связанные с типом нереста (на примере окуневых) / Н.А.Буцкая // Зоологический журнал. – 1959. – Т. 38. Вып.12. – С.1844-1849.

28.Буцкая, Н.А. Некоторые особенности функции семенников у рыб с различными типами нереста / Н.А.Буцкая // В кн.: Экологическая пластичность половых циклов и размножения рыб. Л.: ЛГУ. – 1975. – С.108-122.

29.Буцкая, Н.А. Роль температуры и фотопериода в половом цикле ерша *Acerina cernua* (L.) (Percidae) / Н.А.Буцкая // Вопр. ихтиологии. – 1980. – Т. 20. Вып. 5 (214). – С.849-858.

30. Буцкая, Н.А. Анализ производительности сперматогенеза в разные периоды полового цикла у ерша *Gymnocephalus cernuus* (L). (Percidae) / Н.А.Буцкая // Вопр. ихтиологии. – 1985. – Т. 25. Вып. 4. – С.631-637.
31. Васецкий, С.Т. Мейотические деления / С.Т.Васецкий // Современные проблемы оогенеза. М.: Наука. – 1977. – С.145-173.
32. Вельш, У. Введение в цитологию и гистологию животных / У.Вельш, Ф.Шторх. – М.: Мир, 1976. – 259 с.
33. Виноградов, Г.А. Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных. Экологические и эволюционные аспекты: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.18 / Виноградов Герман Александрович. – Л., 1987. – 25 с.
34. Виноградов, М.Е. Биологические барьеры в эстуариях Оби и Енисея / М.Е.Виноградов, Э.А.Шушкина // Матер. симп. Биологические ресурсы побережья Российской Арктики. г. Беломорск. М.: ВНИРО. – 2001. – С.22-27.
35. Водные ресурсы России и их использование / Под ред. И.А.Шикломанова. – СПб.: Государственный гидрологический институт, 2008. – 600 с.
36. Вокин, А.И. Экология хариусовых рыб (Thymallidae) горных водоемов Байкальской рифтовой зоны: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Вокин Алексей Иннокентьевич. – Улан-Удэ, 2008. – 22 с.
37. Волкова, Н.И. Биологическая продуктивность и состав ихтиофауны озер Тоджинской котловины (Республика Тыва) / Н.И.Волкова, Т.В.Михалева, К.В.Поляева, Л.А.Щур // Вопр. рыболовства. – 2012. – Т. 13, №2(50). – С.250-262.
38. Володин, В.М. Влияние температуры на процессы резорбции близкой к зрелости икры и развитие очередной генерации ооцитов у синца *Abramis ballerus* L. Рыбинского водохранилища / В.М.Володин // Вопр. ихтиологии. – 1980. – Т. 20. № 1. – С.73–77.
39. Вышегородцев, А.А. Рыбы Енисея: Справочник / А.А.Вышегородцев. – Новосибирск: Наука, 2000. – 188 с.
40. Вышегородцев, А.А. Промысловые рыбы Енисея / А.А.Вышегородцев, В.А.Заделенов. – Красноярск: СФУ, 2013. – 302 с.

41. Гаврюсева, Т.В. Влияние абиотических и биотических факторов на состояние здоровья молоди тихоокеанских лососей в ранний пресноводный период / Т.В. Гаврюсева // Исследования водн. биол. рес. Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2009. – Вып. 14. – С.84-99.
42. Гентен, Ф. Атлас гистологии рыб: учебное пособие / Ф. Гентен, Э. Тервинге, А. Данги. – СПб.: Проспект Науки, 2016. – 216 с.
43. Гербильский, Н.Л. Возрастные и сезонные изменения в ооцитах зеркального карпа / Н.Л. Гербильский // Архив анатом., гистол. и эмбриол. – 1939. – Т. 21. № 2. – С.241-276.
44. Гистология для ихтиологов: опыт и советы / Е.В. Микодина, М.А. Седова, Д.А. Чмилевский и др. – М.: ВНИРО, 2009. – 112 с.
45. Голубцов, А.С. Очерк ихтиофауны Республики Алтай: систематическое разнообразие, распространение и охрана. / А.С. Голубцов, Н.П. Малков. – М., 2007. – 164 с.
46. Горковец О.В. Патогистологические изменения усатого гольца *Barbatula barbatula* (Linneus) рек бассейна Онежского озера / О.В. Горковец // Тезисы докл. XII междунар. конф. молодых учёных. Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия. Борок. – 2002. – С. 119.
47. Грезе, В.Н. Биологическая продуктивность реки Енисея и ее рыбохозяйственное значение / В.Н. Грезе // Труды Томск. ун-та. – 1953. – Т. 125. – С.55-62.
48. Грезе, В.Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисея и их использование / В.Н. Грезе. – Л.: ВНИОРХ, 1957. – Т. 41. – 236 с.
49. Грищенко, Л.И. Болезни рыб и основы рыбоводства / Л.И. Грищенко, М.Ш. Акбаев, Г.В. Васильков. – М.: Колос, 1999. – 456 с.
50. Гундризер, А.Н. О нахождении монгольского хариуса *Thymallus brevirostris* Kessler в водоемах СССР / А.Н. Гундризер // Вопр. ихтиологии. – 1966. – Т. 6. Вып. 4. – С.638-647.
51. Гундризер, А.Н. Размножение и развитие сибирского хариуса / А.Н. Гундризер // Проблемы экологии. Томск. – 1967. – Т. 1. – С.145-161.

52. Гундризер, А.Н. Особенности экологии монгольского хариуса *Thymallus brevirostris* Kessler (Thymallidae) в озерах Тувинской АССР / А.Н.Гундризер, В.К.Попков // Вопр. ихтиологии. – 1984. – Т.24. №1. – С.69-76.
53. Джомерт, С.Р. Кратковременное воздействие сырой нефти на печёночную и жаберную ткани бычка-песочника *Neogobius fluviatilis* (Pallas) / С.Р.Джомерт, Р.Ю.Касимов, Э.К.Рустамов // Изв. АН Грузии. Серия биол. А. – 2009. – Т. 356. № 5-6. – С.457-465.
54. Дохолян, В.В. Влияние двухлористой ртути на некоторые биохимические показатели головного мозга, крови и печени воблы *Rutilus rutilus caspicus* (Jak.) / В.В.Дохолян, Т.П.Ахмедова // Вопр. ихтиологии. – 1974. – Т.18. Вып.1(108). – С.177-180.
55. Дроздов, А.Л. Особенности гистологического строения семенников и ультраструктура сперматозоидов горбуши / А.Л.Дроздов, Н.К.Колотухина, А.А.Максимович // Биол. моря. – 1981. – № 7 (1). – С.49-53.
56. Дрягин, П.А. Половые циклы и нерест рыб / П.А.Дрягин // Изв. Всесоюз. НИИ озерн. и реч. рыб. хоз-ва. – 1949. – Т. 28. – С3-113.
57. Дэвидсон, Э. Действие генов в раннем развитии / Э.Дэвидсон. – М.: Мир, 1972. – 342 с.
58. Ершов, Ю.И. Эколого-геохимическая оценка мерзлотных почв Среднесибирского плоскогорья / Ю.И.Ершов // Сибирский экологический журнал. – 2014. – № 6. – С.975-986.
59. Журавлев, В.Б. Морфоэкологическая характеристика обыкновенного сига *Coregonus lavaretus* (L.) озера Сорулукель в республике Алтай / В.Б.Журавлев, С.Л.Ломакин, Ю.С.Решетников // Экология. – 2014 – № 5. – С.376–384.
60. Заботкина, Е.А. Структура гепатоцита рыб как отражение приспособления организма к условиям окружающей среды / Е.А.Заботкина // Матер. Всерос. конф. с междунар. участием «Физиологические, биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптаций гидробионтов». Борок. – 2012. – С.143-146.
61. Заделёнов, В.А. Ихтиофауна больших норильских озёр (Кутарамакан, Лама, Собачье) / В.А.Заделёнов, Л.А.Глуценко, В.В.Матасов, Е.Н.Шадрин // Научные

труды Фед. гос. бюдж. учр. «Объединённая дирекция заповедников Таймыра». Норильск: АПЕКС. – 2015. – С.116-130.

62.Зайцева, А.Н. Исследование морфологической изменчивости ооцитов начальных фаз вителлогенеза у двух форм байкальского хариуса *Thymallus baikalensis* / А.Н.Зайцева, Н.С.Смирнова-Залуми, Н.И.Захарова // Вопр. ихтиологии. – 2008. – Т. 48. № 6. – С.782-789.

63.Зиновьев, Е.А. Экотипы хариусовых рыб / Е.А.Зиновьев // Экология. – 2005. – № 5. – С.385-389.

64.Зиновьев, Е.А. О специфике заполярных популяций хариусов Евразии / Е.А.Зиновьев, М.А.Бакланов // Структурно-функц. особ. биосистем Севера (особи, популяции, сообщества): материалы Междунар. конф. Петрозаводск. – 2005. – Ч.1. – С.133-135.

65.Зиновьев, Е.А. Хариус как индикатор антропогенных воздействий / Е.А.Зиновьев // Антропогенная динамика природной среды: материалы Междунар. науч.-практ. конф. Пермь. – 2006. – С.148-154.

66.Зиновьев, Е.А. Таксономическая и экологическая структура хариусовых рыб / Е.А.Зиновьев // Исследования по ихтиол. и смеж. дисц. на внутр. водоемах в нач. XXI века (к 80-летию профессора Л.А. Кудерского): сб. науч. тр. СПб.;-М.: Тов-во науч. изд. КМК. – 2007. – Вып. 33. – С.425-435.

67.Зиновьев, Е.А. Сравнительный морфобиологический анализ сибирского хариуса (*Thymallus arcticus*, Thymallidae) северной и полярной части Урала / Е.А.Зиновьев, В.Д.Богданов // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. – 2012. – № 2. – С.33-40.

68.Иванков, В.Н. Значение исследования овогенеза для систематики рыб / В.Н.Иванков // Вопросы раннего онтогенеза рыб. Киев: Наук. Думка. – 1978. – С.8-9.

69.Иванков, В.Н. Строение яйцеклеток и систематика рыб / В.Н.Иванков. – Владивосток: Изд-во Дальневост. гос. ун-та, 1987. – 120 с.

70.Иванков, В.Н. Морфология и цитохимия ооцитов лососевых и корюшковых рыб / В.Н.Иванков, Т.В.Шкарина // Биология моря. – 1981. – № 1. – С.15-21.

- 71.Иванков, В. Н. Использование данных о внутреннем строении ооцитов для установления таксономического ранга некоторых лососевидных рыб / В.Н.Иванков, Н.И.Сергиенко // Морфология, структура популяций и проблема рационального использования лососевидных рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. – 1983. – С.81-82.
72. Иванков, В.Н. Различия в строении яйцеклеток сиговых, хариусовых и лососевых рыб / В.Н.Иванков, Е.Г.Терехова // IV Всесоюз. конф. по раннему онтогенезу рыб. Мурманск. – 1988. – Ч.1. – С.120-121.
- 73.Иванков, В.Н. Сравнительный анализ строения яйцеклеток хариусовых и лососевых и родственные отношения рыб в подотряде Salmonoidei / В.Н.Иванков, Е.А.Максимова // Вопр. ихтиологии. – 1992. – Т. 32, вып. 3. – С.59-66.
- 74.Извекова, Г.И. Влияние плероцеркоидов *Ligula intestinalis* (L.) (CESTODA, PSEUDOPHYLLIDEA) на промежуточных хозяев — рыб / Г.И.Извекова // Успехи соврем. биологии. – 2010. – Т. 130, № 6. – С.610-621.
- 75.Измайлова, А.В. Тоджа. Кутарамакан [Электронный ресурс] / А.В.Измайлова // Научно-популярная энцикл. Вода России. – 2015. – 703 с. Режим доступа: <http://water-rf.ru>.
- 76.Исаков, П.В. Влияние загрязненных нефтью донных грунтов на структуру органов и тканей карпа *Cyprinus carpio* (Linnaeus) / П.В.Исаков // Биология внутренних вод: проблемы экологии биоразнообразия. Борок. – 2002. – С.124-125.
- 77.Исаков, П.В. Сиговые рыбы в экосистеме Обской губы / П.В.Исаков, А.Г.Селюков. – Тюмень: ТюмГУ, 2010. – 184 с.
- 78.Казанский, Б.Н. Особенности функций яичников и гипофиза у рыб с порционным икрометанием / Б.Н.Казанский // Тр. лаб. основ рыбоводства. – 1949. – Т. 2. – С.64-120.
- 79.Качество вод в условиях антропогенных нагрузок и изменения климата в регионах Западной Сибири / под общ. ред. Моисеенко Т.И. – Тюмень: ТюмГУ, 2011. – 235 с.

80. Качество вод в условиях антропогенных нагрузок и изменения климата в регионах Западной Сибири / под общ. ред. Моисеенко Т.И. – Тюмень: ТюмГУ, 2012. – 281 с.
81. Кислицин, И.П. Типы озер Алтайского заповедника / И.П. Кислицин // Горы и человек: антропогенная трансформация горных экосистем. Барнаул. – 2000. – С.66-68.
82. Китаев, С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов / С.П. Китаев. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. – 394 с.
83. Книжин, И.Б. Хариусы (*Thymallus* Cuvier, 1829) Голарктики (систематика, филогеография, особенности экологии): автореф. дисс. ... докт. биол. наук: 03.00.10 / Книжин Игорь Борисович. – Москва, 2009. – 52 с.
84. Книжин, И.Б. Разнообразие и таксономическая идентификация хариусов (*Thymallus*) бассейна реки Енисей / И.Б. Книжин // Journal of Siberian Federal University. – 2011. – Biology 3. – С.293-300.
85. Книжин, И.Б. Хариусы бассейна оз. Байкал (*Thymallus*; Thymallidae): разнообразие форм и их таксономический статус / И.Б. Книжин, С.Дж. Вайс, С.Сушник // Вопр. ихтиологии. – 2006. – № 46. – С.442-459.
86. Книжин, И.Б. Хариусы (Thymallidae) водоемов Западной Монголии: морфологическое и генетическое разнообразие / И.Б. Книжин, С.Дж. Вайс, Б.Э. Богданов, Т. Копун, О.В. Музалевская // Вопр. ихтиологии. – 2008. – Т.48, №6. – С.745-766.
87. Книжин, И.Б. Новый вид хариуса *Thymallus svetovidovi* sp. nova из бассейна Енисея и его положение в роде *Thymallus* / И.Б. Книжин, С.Дж. Вайс // Вопр. ихтиологии. – 2009. – Т.49, №1. – С.139-156.
88. Коробкова, Г.В. Поверхностные воды / Г.В. Коробкова // Энциклопедия Алтайского края. Барнаул. – 1995. – Т. 1. – С.39-49.
89. Кошелев, Б.В. Экология размножения рыб / Б.В. Кошелев. – М.: Наука, 1984. – 309 с.

90. Кузьмин Е.Е. Гидрогеохимические поиски скрытых сульфидных месторождений в условиях многолетней мерзлоты: автореф. дис. ... д-ра геол.-минерал. наук: 04.00.13 / Кузьмин Егор Егорович. – М.: 1998. – 57 с.
91. Кузьмин, А.Н. Некоторые закономерности развития воспроизводительной системы и периодизация гаметогенеза у сигаховых / А.Н.Кузьмин // Изв ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. – 1975. – Т. 104. – С.17-27.
92. Кузьмин, А.Н. Развитие половых желез у самок невского проходного сига (*Coregonus lavaretus lavaretus* L.) / А.Н.Кузьмин, А.М.Чуватова // Изв. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. – 1975. – Т. 104. – С.130-139.
93. Лапицкий, И.И. Овогенез и годичный цикл яичников у сига-лудоги (*Coregonus lavaretus ludoga* Pall.) / И.И.Лапицкий // Тр. Лаб. основ рыбководства. Л. – 1949. – Т. II. – С.37-63.
94. Лилли, Р. Патогистологическая техника и практическая гистохимия / Р.Лилли. – М.: Мир, 1969. – 348 с.
95. Линдберг, Г.У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период / Г.У.Линдберг. – Л.: Наука, 1972. – 492 с.
96. Лукин, А.А. Система воспроизводства сига *Coregonus lavaretus* в условиях многофакторного загрязнения / А.А.Лукин // Вопр. ихтиологии. – 2000. – Т.40, №3. – С.425-428.
97. Лукин, А.А. Проблемы здоровья рыб во внутренних водоёмах России / А.А.Лукин, Ю.Н.Лукина // Труды ВНИРО. – 2015. – Т. 157. – С.32-44.
98. Лукина, Ю.Н. Проблемы здоровья рыб в водных экосистемах Европейско-Сибирской области Палеарктики: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.02.08 / Лукина Юлия Николаевна. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2014. – 36 с.
99. Лукьяненко, В.И. Общая ихтиотоксикология / В.И.Лукьяненко. – М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1983. – 320 с.
100. Лукьяненко, В.И. Иммунобиология рыб: врожденный иммунитет / В.И.Лукьяненко. – М.: Агропромиздат, 1989. – 271 с.

101. Максимова, Е.Г. Особенности строения яйцеклеток сибирского хариуса *Thymallus arcticus* в период вителлогенеза / Е.Г.Максимова // Вопр. ихтиологии. – 1991 – Том 31, № 2. – С.300-305.
102. Матей, В.Е. Хлоридные клетки – структурная основа ионно-обменных процессов в жабрах костистых рыб / В.Е.Матей // Цитология. – 1986 – Т. 28, №1. – С.5-22.
103. Матей, В.Е. Ультраструктура жаберного эпителия ручьевой форели в норме и при закислении воды / В.Е.Матей // Цитология. – 1987. – Т. XXIX. №10. – С.1120-1125.
104. Матей, В.Е. Функциональная морфология жаберного эпителия пресноводных костистых рыб / В.Е.Матей // Физиология, биохимия и токсикология пресноводных животных. Л.: Наука. – 1990. – С.104-141.
105. Матей, В.Е. Жабры пресноводных костистых рыб: морфофункциональная организация, адаптация, эволюция / В.Е.Матей. – СПб.: Наука, 1996. – 204 с.
106. Матей, В.Е. Реакция хлоридных клеток жаберного эпителия на изменение кислотности и ионного состава среды / В.Е.Матей, В.Т.Комов. – В кн.: Реакция гидробионтов на загрязнение. М., 1983. – 72 с.
107. Матей, В.Е. Влияние кадмия на структуру жабр тилляпии / В.Е.Матей, Д.Р.Павлов, Г.М.Чуйко // Цитология. – 1993. – Т. 35, №10. – С.13-19.
108. Мейен, В.А. Наблюдения над годовичными изменениями яичников у окуня (*Perca fluviatilis* L.) / В.А.Мейен // Русск. зоол. журн. – 1927. – Т. 7, № 4. – С.75-113.
109. Мейен, В.А. К вопросу о годовом цикле изменений яичников костистых рыб / В.А.Мейен // Изв. АН СССР. Сер. биол. – 1939. – № 3. – С.17-27.
110. Михалев, Ю.В. Водный и рыбохозяйственный фонд Красноярского края и Тувинской АССР / Ю.В.Михалев // Изв. ГосНИОРХ. Л. – 1989. – Вып. 296. – С.100-112.
111. Михайличенко, Л.В. Биологический анализ и состояние репродуктивной системы самок сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus Pidschian* реки Войкар (бассейн

- Оби) во время нерестовой миграции / Л.В.Михайличенко // Вопр. ихтиологии. – 1996. – Т. 36, № 6. – С.507-514.
112. Моисеенко, Т.И. Изменение стратегии жизненного цикла рыб в условиях загрязнения вод Субарктики / Т.И.Моисеенко // Экология. – 2002. – № 1. – С.50-60.
113. Моисеенко, Т.И. Концепция «здоровья» экосистемы в оценке качества вод и нормирования антропогенных нагрузок / Т.И.Моисеенко // Экология. – 2008. – № 6. – С.411-419.
114. Моисеенко, Т.И. Воздействие токсического загрязнения на популяции рыб и механизмы поддержания их численности / Т.И.Моисеенко // Экология. – 2010. – № 3. – С.199-206.
115. Моисеенко, Т.И. Патологии рыб в загрязняемых водоемах Субарктики и их диагностика / Т.И.Моисеенко, А.А.Лукин // Вопр. ихтиологии. – 1999. – Т.39, Вып. 4. – С.535-547.
116. Мосевич, Н.А. Зимние заморные явления в реках Обь-Иртышского бассейна / Н.А.Мосевич // Известия ВНИОРХ. М-Л. – 1947. – Том 25, вып. 1. – С.5-56.
117. Москаленко, Б.К. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна / Б.К.Москаленко. – Тр. Обь-Тазовск. отд. ВНИРО. Нов. серия., 1958. – Т.1. – 250 с.
118. Мэгарран, Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э.Мэгарран. – М.: Мир, 1992. – 184 с.
119. Незнанова, С.Ю. Ультраструктурное исследование гаметогенеза камбал *Hippoglossoides dubius* и *Hippoglossoides (Cleisthenes) herzensteini* в связи с проблемой их систематического положения: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.10 / Незнанова Светлана Юрьевна. – Владивосток, 2006. – 24 с.
120. Незнанова, С.Ю. Ультраструктурное исследование сперматогенеза кижуча *Oncorhynchus kisutch* и симы *O. masou* (Salmonidae, Teleostei) / С.Ю.Незнанова, А.А.Реунов // Цитология. – 2009. – Т. 51, № 12. – С.986-995.
121. Никольский, Г.В. О биологической специфике фаунистических комплексов / Г.В.Никольский // Зоол. журнал. – 1947. – Т. 24. Вып. 3. – С.211-231.

122. Никольский, Г.В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значение их анализа для зоогеографии / Г.В.Никольский // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.-Л.: Изд-во АН СССР. – 1953. – С.65-76.
123. Никольский, Г.В. Частная ихтиология / Г.В.Никольский. – М.: Высшая школа, 1971. – 367 с.
124. Никольский, Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб / Г.В.Никольский. – М.: Пищевая промышленность, 1980. – 182 с.
125. Ольшанская, О.Л. Пойма нижнего Енисея и ее рыбохозяйственное значение / О.Л.Ольшанская // Тр. Сиб. отд. ГосНИОРХ. Красноярск. – 1964. – Т. 8. – С.111-140.
126. Пармузин, Ю.П. Геологическое строение и история плато Путорана / Ю.П.Пармузин // История больших озер центральной Субарктики. Новосибирск: «Наука». – 1981. – С.4-8.
127. Пашина, Л.С. Патоморфологические изменения жаберного аппарата сиговых рыб в условиях Северной Сосьвы / Л.С.Пашина, И.С.Некрасов, А.Г.Селюков // Вестник ТюмГУ. Экология и природопользование. – 2015. – Том 1, №1(1). – С.90-97.
128. Персов, Г.М. Надежность функционирования воспроизводительной системы рыб / Г.М.Персов // Вопр. ихтиологии. – 1972. – Т.12, Вып. 2(73). – С.258-272.
129. Персов, Г.М. Дифференцировка пола у рыб / Г.М.Персов. – Л.: ЛГУ, 1975. – 148 с.
130. Поляева, К.В. Эколого-фаунистический обзор паразитов лососевидных рыб озера Собачье (плато Путорана) / К.В.Поляева, В.И.Романов // Российский паразитологический журнал. М. – 2016. – Т. 37. Вып. 3. – С.281-290.
131. Попов, П.А. К экологии сига-пыжьяна из водоемов Ямало-Гыданской географической области / П.А.Попов // В кн.: Мир науки, культуры, образования. – 2012. – № 3(34). – С.339-343.
132. Попов, П.А. Рыбы гор Южной Сибири / П.А.Попов // Изв. АО РГО. – 2016. – №1. – С.64-71.

133. Правдин, И.Ф. Руководство по изучению рыб / И.Ф.Правдин // Изд-во "Пищевая промышленность". М. – 1966. – С.221.
134. Природные ресурсы Красноярского края / Энциклопедия. Красноярск: КНИИГиМС, 2007. – 472 с.
135. Прозоровская, М.Л. К методике определения жирности воблы по количеству жира на кишечнике / М.Л.Прозоровская // "Доклады ВНИРО". – 1952. – вып. I. – С.75-78.
136. Ресурсы поверхностных вод СССР. Ангаро-Енисейский район. Енисей / Л.: Гидрометеиздат, 1973. – Т. 16. Вып. 1. – 723 с.
137. Речные бассейны / Под науч. ред. Черняева А.М. – ФГУП РосНИИВХ. Екатеринбург: «АКВА-ПРЕСС», 2000. – 536 с.
138. Решетников, Ю.С. Особенности роста и созревания сигов в водоемах Севера / Ю.С.Решетников // Закономерности роста и динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М.: Наука. – 1966. – С.93-155.
139. Решетников, Ю.С. О периодичности размножения у сигов / Ю.С.Решетников // Вопр. ихтиологии. – 1967. – Т. 7. Вып. 6. – С.1019-1031.
140. Решетников, Ю.С. О систематическом положении сиговых рыб / Ю.С.Решетников // Зоол. журнал. – 1975. – Т. 54. Вып. 11. – С.1656-1671.
141. Решетников, Ю.С. О связи сиговых рыб Сибири и Северной Америки / Ю.С.Решетников // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука. – 1979. – С.48-73.
142. Решетников, Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб / Ю.С.Решетников. – М.: Наука, 1980. – 301 с.
143. Решетников, Ю.С. Адаптивные особенности водных организмов высоких широт на примере рыб / Ю.С.Решетников // В кн. Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. АН Эстонской ССР. Таллин. – 1984. – С.160-165.
144. Решетников, Ю.С. Биологическое разнообразие и изменение экосистем / Ю.С.Решетников // Биоразнообразии. Степень таксономической изученности. М.: Наука. – 1994. – С.77-86.

145. Решетников, Ю.С. Современные проблемы изучения сиговых рыб / Ю.С.Решетников // Вопр. ихтиологии. – 1995. – Т. 35, № 2. – С.156-174.
146. Решетников, Ю.С. Метод экспертной оценки состояния особи и популяции сиговых рыб / Ю.С.Решетников // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. СПб.: Изд. ГосНИОРХ. – 1994. – С.115-118.
147. Решетников, Ю.С. Ихтиофауна Арктики / Ю.С.Решетников // Современные исследования ихтиофауны арктических и южных морей. Апатиты. ММБИ Кол. НЦ РАН. – 2007. – С.7-33.
148. Решетников, Ю.С. О центрах возникновения и центрах расселения в связи с распределением числа видов по ареалу на примере сиговых рыб / Ю.С.Решетников. – Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского). Сборник статей. М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. – 368 с.
149. Решетников, Ю.С. Список рыбообразных и рыб пресных вод России / Ю.С.Решетников, Н.Г.Богущая, Е.Д.Васильева и др. // Вопр. ихтиологии. – 1997. – Т. 37, вып. 6. – С.723-771.
150. Решетников, Ю.С. Современное состояние разнообразия сиговых рыб Онежского озера и проблемы определения их видовой принадлежности / Ю.С.Решетников, А.А.Лукин // Вопр. ихтиологии. – 2006. – Т. 46, №6. – С.732-746.
151. Решетников, Ю.С. Оценка благополучия рыбной части водного сообщества по результатам морфопатологического анализа рыб / Ю.С.Решетников, О.А.Попова, Н.А.Кашулин, А.А.Лукин, П.-А.Амундсен, Ф.Сталдвик // Успехи соврем. биологии. – 1999. – Т. 119. № 2. – С.165-177.
152. Решетников, Ю.С. Современное состояние лососеобразных рыб в водоёмах европейского Северо-Востока / Ю.С.Решетников, О.А.Попова, А.П.Новоселов // Тр. ВНИРО. – 2016. – Т. 162. – С. 6-11.
153. Реунов, А.А. Ультраструктурные аспекты сперматогенеза многоклеточных животных: дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.11 / Реунов Аркадий Анатольевич. – Владивосток, 1998. – 328 с.

154. Реунов, А.А. Ультроструктурное исследование спермиогенеза у камбаловых рыб *Hippoglossoides (Cleisthenes) herzensteini* и *Hippoglossoides dubius* (Teleostei, Pleuronectidae) / А.А.Реунов, С.Ю.Незнанова, В.Н.Иванков. – Владивосток: Изд-во ДВГУ, 2004. – 98 с.
155. Реунов, А.А. Сперматогенез многоклеточных животных / А.А.Реунов. – М.: Наука, 2005. – 123 с.
156. Романов, В.И. К вопросу о диагностике и ареале восточносибирского хариуса *Thymallus arcticus pallasi* (Valenciennes) / В.И.Романов // Вестник Томск. гос. ун-та. – 2004. – № 10. – С.102-106.
157. Романов, В.И. Фауна, систематика и биология рыб в условиях озерно-речных гидросистем Южного Таймыра: автореф. дис. ... д-ра. биол. наук: 03.00.08 / Романов Владимир Иванович. – Томск: Томский государственный университет, 2005. – 42 с.
158. Романов, В.И. О статусе западносибирского подвида сибирского хариуса (*Thymallus arcticus arcticus*): анализ некоторых меристических признаков / В.И.Романов // Исследования по ихтиологии и смеж. дис. на внутр. водоемах в нач. XXI века (к 80-летию профессора Л.А. Кудерского): сб. научных тр. ГОСНИОРХ. СПб-М. – 2007. – С.436-452.
159. Ромейс, Б. Микроскопическая техника / Б.Ромейс. – М.: Издательство иностранной литературы, 1953. – 719 с.
160. Рузен-Ранге, Э. Сперматогенез у животных / Э.Рузен-Ранге. – М.: Мир, 1980. – 255 с.
161. Рыбкина, И.Д. Особенности водопользования в регионах Обь-Иртышского бассейна / И.Д.Рыбкина, Н.В.Стойцева, М.С.Губарев, Е.С.Орлова, Е.Ю.Седова // Изв. АО РГО. – 2016. – № 4 (43). – С.19-29.
162. Рыбы Монгольской Народной Республики / А.Дулмаа, Б.Нансалмаа. – М.: Наука, 1983. – 277 с.
163. Рыбы в заповедниках России: в 2 т. / под ред. Ю.С.Решетникова. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. – Т. 1. – 627 с.

164. Савваитова, К.А. Аномалии в строении рыб как показатели состояния природной среды / К.А.Савваитова, Ю.В.Чеботарева, М.Ю.Пичугин, С.В.Максимов // Вопр. ихтиологии. – 1995. – Т.35, вып. 2. – С.182-188.
165. Савина, М.В. Зависимость скорости дыхания гепатоцитов от массы тела у пойкилотермных позвоночных / М.В.Савина, Н.Л.Гампер, И.В.Брайловская // Журн. эволюц. биохим. и физиол. – 1997. – Т. 33, № 4, 5. – С.392-396.
166. Сакун, О.Ф. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб / О.Ф.Сакун, Н.А.Буцкая. – Мурманск, 1968. – 48 с.
167. Салмова, Н.А. Морфологическое строение печени и поджелудочной железы молоди трески (*Gadus morhua* L.) в условиях искусственного выращивания / Н.А.Салмова, Н.Г.Журавлева // Вестник МГТУ. – 2012. – Т. 15, №3. – С.551-558.
168. Сафиханова, Х.М. Гистопатологические изменения жаберной ткани у сазана в результате воздействия сырой нефти высоких концентраций / Х.М.Сафиханова, А.М.Оруджева, Э.К.Рустамов // Вестник МГОУ. Серия «Естественные науки». – 2012. – № 4. – С.62-67.
169. Селюков, А.Г. Оогенез и половые циклы самок пеляди *Coregonus peled* (Coregonidae) озера Ендырь (бассейн Оби) / А.Г.Селюков // Вопр. ихтиологии. – 1986. – Т. 26, вып. 2. – С.294-302.
170. Селюков, А.Г. Гаметогенез и половые циклы / А.Г.Селюков // В кн.: Пелядь: Систематика, морфология, экология, продуктивность (под ред. Ю.С.Решетникова). М.: Наука. – 1989. – С.167-188.
171. Селюков, А.Г. Репродуктивная система сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) как индикатор состояния экосистемы Оби. I. Половые циклы пеляди *Coregonus peled* / А.Г.Селюков // Вопр. ихтиологии. – 2002 а. – Т.42, №1. – С.85-92.
172. Селюков, А.Г. Репродуктивная система сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) как индикатор состояния экосистемы Оби. II. Половые циклы муксуна *Coregonus muksun* / А.Г.Селюков // Вопр. ихтиологии. – 2002 б. – Т. 42, №2. – С.225-235.

173. Селюков, А.Г. Морфофункциональный статус рыб Обь-Иртышского бассейна в современных условиях / А.Г.Селюков. – Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 2007. – 184 с.
174. Селюков, А.Г. Морфофункциональные изменения рыб бассейна Средней и Нижней Оби в условиях возрастающего антропогенного влияния / А.Г.Селюков // *Вопр. ихтиологии.* – 2012. – Т. 52, № 5. – С.581-600.
175. Селюков, А.Г. Патоморфологические изменения некоторых органов рыб р.Туры на примере плотвы *Rutilus rutilus lacustris* (Pallas) / А.Г.Селюков, М.Н.Вторушин, П.В.Исаков, А.В.Коев // *Вестник Тюменского государственного университета.* – 2003. – №2. – С.40-52.
176. Селюков, А.Г. Репродукционный потенциал лососевидных рыб озерных систем Ямала и Гыдана / А.Г.Селюков, И.С.Некрасов, Л.А.Шуман // *Сб. докл. Международной науч.-практ. конф. Стратегические проекты освоения водных ресурсов Сибири и Арктики в XXI веке.* – 2012 а. – Т.1. – С.179-182.
177. Селюков, А.Г. Состояние гонад у лососевидных рыб в субарктических озерах Ямала и Гыдана / А.Г.Селюков, Л.А.Шуман, И.С.Некрасов // *Вестник Тюменского государственного университета.* – 2012 б. – №6. – С.31-40.
178. Селюков, А.Г. Морфофункциональное состояние сиговых рыб (Coregonidae) в устье Оби как интегральная оценка условий их обитания / А.Г.Селюков, Т.И.Моисеенко, Л.А.Шуман, И.С.Некрасов // *Вестник Тюменского государственного университета.* – 2012 в. – № 12. – С.135-147.
179. Силкина, Н.И. Влияние антропогенного загрязнения на окислительные процессы в печени рыб Рыбинского водохранилища / Н.И.Силкина, Д.В.Микряков, В.Р.Микряков // *Экология.* – 2012. – № 5. – С.361-365.
180. Световидов, А.Н. Европейско-азиатские хариусы (genus *Thymallus* Cuvier) / А.Н.Световидов // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР.* – 1936. – Т. 3. – С.183-301.
181. Семенов, В.В. О зависимости темпа роста вителлогенных ооцитов сиговых рыб от функционального состояния клеток печени / В.В.Семенов // *Архив анат., гистол. и эмбриол.* – 1980. – №3. – С.98-107.

182. Сидоров, Г.П. Лососевидные рыбы континентальных вод европейского Северо-Востока / Г.П.Сидоров // Вестник ин-та биол. Коми научн. центра УрО РАН. – 2008. – № 4. – С.2-6.
183. Сидоров, Г.П. Лососеобразные рыбы водоемов европейского Северо-Востока / Г.П.Сидоров, Ю.С.Решетников. – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2014. – 346 с.
184. Скрябин, А.Г. Сиговые рыбы юга Сибири / А.Г.Скрябин. – Новосибирск.: Наука, 1979. – 230 с.
185. Слынько, Ю.В. К вопросу о внутривидовых формах монгольского хариуса (*Thymallus brevirostris* Kessl.) озера Хотон Нур (Западная Монголия) / Ю.В.Слынько, Б.Мендсайхан, А.Н.Касьянов // Вопр. ихтиологии. – 2010. – Т. 50, № 1. – С.32-41.
186. Соин, С.Г. О размножении и развитии черного байкальского хариуса (*Thymallus arcticus baicalensis* Dyb.) / С.Г.Соин // Зоол. журн. – 1963. – Т. 42, № 12. – С.1817-1839.
187. Старков, И.А. Промысловые животные Бурятии / И.А.Старков, П.С.Стариков. – Улан-Удэ: Бурятское кн. изд-во, 1985. – 142 с.
188. Стоящева, Н.В. Водные ресурсы Обь-Иртышского бассейна и их использование / Н.В.Стоящева, И.Д.Рыбкина // Водные ресурсы. – 2014. – Т. 41, № 1. – С.3-9.
189. Строганов, Н.С. Экологическая физиология рыб / Н.С.Строганов. – М.: МГУ, 1962. – 443 с.
190. Темерев, С.В. Эколого–химическая оценка состояния водных систем бассейна Оби: автореф. дис. ... д-ра. хим. наук: 03.00.16 / Темерев Сергей Васильевич. – М., 2008. – 326 с.
191. Тугарина, П.Я. Байкальские хариусы / П.Я.Тугарина // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск: ОГИЗ. – 1958. – С.311-333.
192. Тугарина, П.Я. Хариусы Байкала / П.Я.Тугарина. – Новосибирск: Наука, 1981. – 281 с.

193. Тугарина, П.Я. Монгольский хариус *Thymallus brevirostris* Kessler бассейна р. Дзабхан / П.Я.Тугарина, А.Дашидоржи // Вопр. ихтиологии. – 1972. – Т. 12, вып. 5. – С.843-856.
194. Турдаков, А.Ф. Влияние температурных условий на скорость движения и оплодотворяющую способность спермиев некоторых иссыккульских рыб / А.Ф.Турдаков // Вопр. ихтиологии. – 1971. – Т. 11, вып. 2 (67). – С.258-270.
195. Турдаков, А.Ф. Воспроизводительная система самцов рыб / А.Ф.Турдаков. – Фрунзе: «Илим», 1972. – 280 с.
196. Фалеева, Т.И. Особенности процесса атрезии овариального фолликула у ерша при разных температурах / Т.И.Фалеева // В кн.: Экологическая пластичность половых циклов и размножения рыб. Л.: ЛГУ. – 1975. – С.123-139.
197. Фалеева, Т.И. Результаты экспериментального анализа нарушений оогенеза у рыб / Т.И.Фалеева // В кн. Проблемы надежности функционирования репродуктивной системы у рыб. Тр.Биол.НИИ. СПб.: СПбГУ. – 1997. – Вып. 44. – С.84-90.
198. Хорошавин, В.Ю. Прогноз формирования качества речных вод под влиянием рассредоточенных источников нефтепродуктов / В.Ю.Хорошавин // Вестник Тюменского государственного университета. – 2010. – № 7. – С.153–161.
199. Чеботарева, Ю.В. Аномалии в строении воспроизводительной системы самцов рыб Норило-Пясинской водной системы (Таймыр) / Ю.В.Чеботарева, С.П.Савоскул, К.А.Савваитова // Вопр. ихтиологии. – 1996. – Т. 36, № 5. – С.653-659.
200. Чеботарева Ю.В., Савоскул С.П., Савваитова К.А. Аномалии в строении воспроизводительной системы самок рыб Норило-Пясинских водоемов Таймыра / Ю.В.Чеботарева, С.П.Савоскул, К.А.Савваитова // Вопр. ихтиологии. – 1997. – Т.37, № 2. – С.217-223.
201. Черешнев, И.А. Происхождение пресноводной ихтиофауны районов Берингии / И.А.Черешнев // Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. – 1986. – С.122-145.

202. Черешнев, И.А. Лососевидные рыбы Северо-Востока России / И.А.Черешнев, В.В.Волобуев, А.В.Шестакив, С.В.Фролов. – Владивосток: Дальнаука, 2002. – 496 с.
203. Черняев, Ж.А. Размножение и развитие байкальского озерного сига в связи с вопросами его искусственного разведения / Ж.А.Черняев // Вопр. ихтиологии. – 1973. – Т. 139, вып. 2. – С.259-274.
204. Черняев, Ж.А. Особенности раннего онтогенеза весенне-нерестующего баунтовского сига / Ж.А.Черняев, М.Ю.Пичугин // Вопр. ихтиологии. – 1999. – Т. 39, вып. 1. – С.78-88.
205. Черняев, Ж.А. Эколого-морфологические особенности размножения и развития черного байкальского хариуса (*Thymallus arcticus baicalensis* Dyb.) популяции реки Фролихи (Северный Байкал) / Ж.А.Черняев // Тр. Каф. зоологии позвоночных Иркут. гос. ун-та. – 2001. – Т. 1. – С.136-147.
206. Чмилевский, Д.А. Особенности синтеза белков и полисахаридов в развивающихся ооцитах ерша / Д.А.Чмилевский // Цитология. – 1972. – Т. 14, № 3. – С.277-283.
207. Чмилевский, Д.А. Влияние экстремальных воздействий на оогенез рыб (итоги и перспективы исследований) / Д.А.Чмилевский // Проблемы надежности функционирования воспроизводительной системы у рыб. Л. ЛГУ. – 1997. – С.49-54.
208. Чмилевский, Д.А. К вопросу о периодизации оогенеза костистых рыб (обзор) / Д.А.Чмилевский // Вопр. ихтиологии. – 2003. – Том 43, № 3. – С.375-387.
209. Чмилевский, Д.А. Оогенез рыб в норме и при экстремальных воздействиях / Д.А.Чмилевский. – СПб: С.-Петербург.ун-т, 2017. – 156 с.
210. Чмилевский, Д.А. Морфофункциональные особенности развития фолликулярного эпителия в оогенезе мозамбикской тилляпии и травяной лягушки / Д.А.Чмилевский, Г.Ю.Юкина, Н.С.Габаева // Вестн. СПбГУ. – 1995. – Сер. 3. Вып. 3, № 17. – С.31-39.

211. Чмилевский, Д.А. Оогенез мозамбикской тилапии. I. Оогонии и ооциты ранней профазы мейоза / Д.А.Чмилевский, Т.О.Каменева // Цитология. – 2000. – Т. 42, № 9. – С.896-902.
212. Чмилевский, Д.А. Оогенез мозамбикской тилапии. II. Синтез РНК и развитие ядрышкового аппарата / Д.А.Чмилевский, Т.О.Каменева // Цитология. – 2001. – Т. 43, № 2. – С.114-122.
213. Шестаков, А.В. Биология молоди сиговых рыб бассейна реки Анадырь / А.В.Шестаков. – Владивосток: Дальнаука, 1998. – 114 с.
214. Шилова, С.А. Эколого-физиологические критерии популяций животных при действии повреждающих факторов / С.А.Шилова, М.И.Шатуновский // Экология. – 2005. – № 1. – С. 1-7.
215. Шуман, Л.А. Гистопатологические изменения и репродукционный потенциал у рыб в водоемах Обь-Иртышского бассейна с различной антропогенной нагрузкой: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.06 / Шуман Леонид Александрович. – М. ВНИРО, 2015. – 203 с.
216. Экология и хозяйственное значение рыб МНР. – М.: Наука, 1985. – 198с.
217. Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. – 596 с.
218. Ялышева, Е.Н. Видовой состав и распределение основных групп зообентоса (Oligohaeta, Hirudinea, Molluska, Chironomidae) в озерах Тувы: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Ялышева Елена Николаевна. – Томск, 2008. – 24 с.
219. Agamy, E. Histopathological Changes in the Livers of Rabbit Fish (*Siganus canaliculatus*) Following Exposure to Crude Oil and Dispersed Oil / E. Agamy // Toxicologic pathology. – 2012. – № 40. – Pp.1128–1140.
220. Aleshina, O.A. Zoning of zooplankton in the freshwater lakes of West Siberia (the case of the Tyumen Region) / O.A.Aleshina, L.A.Kozlova, D.V.Uslamin // Herald of the Tyumen St.Univ. Ecology. – 2012. – V.12. – Pp.139-148.

221. Aleshina, O.A. Zoning of macrozoobenthos in the freshwater lakes of the Tyumen Region / O.A.Aleshina, D.V.Uslamin // Herald of the Tyumen St.Univ. Ecology. – 2012 – V.12. – Pp.149-160.
222. Bernet, D. Histopathology in fish: Proposal for a protocol to assess aquatic pollution / D.Bernet, H.Schmidt, W.Meier, P.Burkhardt-Holm, T.Wahli // J. Fish Diseases. – 1999. – № 22. – Pp.25-34.
223. Bintanja, R. North American ice-sheet dynamics and the onset of 100,000-year glacial cycles / R.Bintanja, R.S.W. van de Wal // Nature. – 2008. – V. 454. – Pp.869–872.
224. Burgess, S.D. Initial pulse of Siberian Traps sills as the trigger of the end-Permian mass extinction / S.D. Burgess, J.D. Muirhead, S.A. Bowring // Nature Communications. – 2017. – V.8. – Pp.1–6. (<https://doi.org/10.1038/s41467-017-00083-9>).
225. Chung, E.-Y. Ultrastructure of germ cells, the Leydig cells, and Sertoli cells during spermatogenesis in *Boleophthalmus pectinirostris* (Teleostei, Perciformes, Gobiidae) / E.-Y.Chung // Tissue and Cell. – 2008. – № 40. – Pp.195-205.
226. Cruz-Landim, C. Morphological study of the spermatogenesis in the teleost *Piaractus mesopotamicus* / C.Cruz-Landim, F.C.Abdalla, M.A.Cruz-Hofling // Biocell. – 2003. – № 27. – Pp.319-328.
227. Fricke, N.F. Liver histopathology in Baltic eelpout (*Zoarces viviparus*) – a baseline study for use in marine environmental monitoring / N.F.Fricke, G.D.Stentiford, S.W.Feist, T.Lang // Marine Environmental Research. – 2012. – № 82. – Pp.1-14.
228. Guraya, S.S. The cell and molecular biology of fish oogenesis / S.S.Guraya. – Monogr Dev Biol. – 1986. – 18:1. – 223 p.
229. Heath, A.G. Water Pollution and Fish Physiology / A.G.Heath. – 2nd ed. CRC Press. Boca Raton, 1995. – 359 p.
230. Hinton, D.E. Toxic responses of the liver / D.E.Hinton, H.Segner, T.Braunbeck // In Target Organ Toxicity in Marine and Freshwater Teleosts. Taylor & Francis, London. – 2001. – Pp.224–268.

231. Heath A.G. Water pollution and fish physiology / A.G.Heath. – London: Lewis Publishers, 2002. – 506 p.
232. Hyller, S. Vitelline envelope proteins in teleost fish / S.Hyller, C.Haux // Reproductive Physiology of Fish. V. Intern. Symp. Univ. of Texas. – 1995. – P.152.
233. Kaya, C.M. Rheotaxis of young arctic grayling from populations that spawn in inlet or outlet streams of a lake / C.M.Kaya // Transactions of the American Fisheries Society. – 1989. – Vol. 118, № 5. – Pp.474-481.
234. Khangarot, B.S. Copper in dused Hepatic ultrastructural alterations in the snake-headed fish / B.S.Khangarot // Ecotoxicol and Environ. Safety. – 1992. – 23, № 3. – Pp.282-293.
235. Lee, T.-H. Ultrastructure of spermatogenesis of the Paradise fish *Macropodus opercularis* / T.-H.Lee, T.-H.Chaiang, B.-M.Huang, T.-C.Wang, H.-Y.Yang // J. Taiwan. – 2006. – 51 – Pp.170-180.
236. Li, T. Proteomic modification in gills and brains of medaka fish (*Oryzias melastigma*) after exposure to a sodium channel activator neurotoxin, brevetoxin-1 / T.Li, W.Minghua, L.Xiaomin, K.Paul, L.Sing, W.Mingfu, W.Dazhi, N.C.Hong, L.Ying, C.Leo Lai // Aquatic Toxicology. – 2011. – № 104. – Pp.211-217.
237. Lorin-Nebel, C. Individual and combined effects of copper and parasitism on osmoregulation in the European eel *Anguilla anguilla* / C.Lorin-Nebel, V.Felten, E.Blondeau-Bidet, E.Grousset, E.Amilhat, G.Simon, S.Biagiante, G.Charmantier // Aquatic Toxicology. – 2013. – № 130-131. – Pp.41-50.
238. Marty, G.D. Retrospective analysis: Bile hydrocarbons and histopathology of demersal rockfish in Prince William Sound, Alaska, after the Exxon Valdez oil spill / G.D.Marty, A.Hoffman, K.H.Okihiro, D.Hanes // Marine Environ. Res. – 2003. – № 56. – Pp.569-584.
239. Mazabraud, A. Biochemical research on oogenesis. RNA accumulation in the oocytes of Teleosts / A.Mazabraud, M.Wegnez, H.Denis // Develop. Biol. – 1975. – V. 44. – Pp.326-332.

240. Mataqueiro, M. Histopathological changes in the gill, liver and kidney of pacu (*Piaractus mesopotamicus*, Holmberg, 1887) exposed to various concentrations of trichlorfon / M.Mataqueiro // J. Appl. Ichthyol. – 2008. – V. 25. – Pp.124-127.
241. Munoz, M. Gonadal structure and gametogenesis of *Trigla lyra* (Pisces: Triglidae) / M.Munoz, M.Sabat, S.Mallol, M.Casadevall // Zool. Stud. – 2002. – № 41 – Pp.412-420.
242. Ong, K.J. Gill morphology of the mangrove killifish (*Kryptolebias marmoratus*) is plastic and changes in response to terrestrial air exposure / K.J.Ong, E.D.Stevens, P.A.Wright // The Journ. of Experimental Biology. – 2007. – № 210. – Pp.1109-1115.
243. Opresko, L. Differential postendocytotic compartmentation in *Xenopus* oocytes as mediated by a specifically bound ligand / L.Opresko, H.S.Wiley, R.A.Wallace // Cell. – 1980. – V. 22. – Pp.47-57.
244. Pacheco, M. Biotransformation, genotoxic and histopathological effects of environmental contaminants in European eel (*Anguilla anguilla* L.) / M.Pacheco, M.A.Santos // Ecotoxicol Environ Saf. – 2002. – № 53. – Pp.331-347.
245. Paris-Palacios, S. Biochemic and (ultra)structural hepatic perturbations of *Brachydanio rerio* (Teleostei, Cyprinidae) exposed to two sublethal concentrations of copper sulfate / S.Paris-Palacios, S.Biaqianti-Risbourq, G.Vernet // Aquat. Toxicol. – 2000. – Vol. 50, № 1-2. – Pp.109-124.
246. Perazzolo, L.M. Expression and localization of messenger ribonucleic acid for the vitellogenin receptor in ovarian follicles thoroughot oogenesis in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* / L.M.Perazzolo, K.Coward, B.Davail, E.Normand, C.R.Tyler, F.Pakdel, W.J.Schneider, F.Le Menn // Biol. Reprod. – 1999. – V. 60. – Pp.1057-1068.
247. Peruquetti, R.L. Nucleolar cycle and its correlation with chromatoid bodies in the *Tilapia rendalli* (Teleostei, Cichlidae) spermatogenesis / R.L.Peruquetti, S.R.Taboga, M.T.V.De Azeredo-Oliveira // The Anatomical Record: Advances in integrative anatomy and evolutionary biology. – 2010. – Vol. 293, № 5. – Pp.900-910.
248. Peruquetti, R.L. Chromatoid body assembling and nucleolar cycle: two important physiological events for the spermatogenesis in vertebrates / R.L.Peruquetti, M.T.V.De Azeredo-Oliveira // Recent Advances in Germ Cells Research. – 2013. – Pp.133-148.

249. Politov, D.V. Identification of Palearctic coregonid fish species using mtDNA and allozyme genetic markers / D.V.Politov, N.Y.Gordon, K.I.Afanasiev, Y.P.Altukhov, J.W.Bickham // *Journal of Fish Biology*. – 2000. – V. 57. – Pp.51-71.
250. Politov, D.V. Genetic identification and taxonomic relationships of six Siberian *Coregonus* species / D.V.Politov, N.Y.Gordon, A.A.Makhrov // *Archiw fur Hydrobiologie Special Issues Advances in Limnology*. – 2002. – V. 57. – Pp.21-34.
251. Politov, D.V. Molecular phylogeography of Palearctic and Nearctic ciscoes / D.V.Politov, J.W.Bickham, J.C.Patton // *Annales Zoologici Fennici*. – 2004. – V. 41, № 1. – Pp.13-23.
252. Romanov, V.I. On the taxonomic composition of the graylings (Thymallidae) from the Ob and Yenisei River Basins / V.I.Romanov // *Int. Journ. of environmental studies*. – 2017. – V. 74, №. 5. – Pp.845-853.
253. Roncero, V. Morfometric, structural and ultrastructural studies of tench (*Tinca tinca* L.) hepatocytes after copper sulfate administration / V.Roncero, E.Duran, F.Soler, J.Masot // *Environ. Res.* – 1992. – 57, № 1. – Pp.45-58.
254. Rowe, C.L. Growth responses of an estuarine fish exposed to mixed trace elements in sediments over a full life cycle / C.L.Rowe // *Ecotoxicology and Environ. Safety*. – 2003. – V. 54. – Pp.229-239.
255. Rutaisire, J. Ultrastructural description of spermiogenesis and spermatozoa in *Labeo victorianus*, Boulenger, 1901 (Pisces: Cyprinidae) / J.Rutaisire, R.T.Muwazi, A.J.Booth // *Afr. J. Ecol.* – 2006. – 44. – Pp.102-105.
256. Sollid, J. Temperature alters the respiratory surface area of crucian carp *Carassius carassius* and goldfish *Carassius auratus* / J.Sollid, R.E.Weber, G.E.Nilsson // *The Journal of Experimental Biology*. – 2005. – № 208. – Pp.1109-1116.
257. Santos, T. Histopathological alterations in gills of juvenile Florida pompano *Trachinotus carolinus* (Perciformes, Carangidae) following sublethal acute and chronic exposure to naphthalene / T.Santos, V.Gomes, J.Passos, A.Rocha, R.Salaroli, P.Ngan // *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*. – 2011. – V. 6(2). – Pp.109-120.

258. Santos, D.S.M. Histological alterations in gills of *Astyanax bimaculatus* caused by acute exposition to zinc / D.S.M.Santos, S.L.P.Matta, J.A.Oliveira, J.A.D.Santos // Experimental and Toxicologic Pathology. – 2012. – № 64. – Pp.861-866.
259. Selman, K. Oogenesis in *Fundulus heteroclitus*. IV. Yolk-vesicle formation / K.Selman, R.Wallace, V.Barr // J. Exp. Zool. – 1986. – V. 239. – Pp.277-288.
260. Sharamok, T. Histological-morphometric structure of the liver of some cyprinids (Cyprinidae Rafinesque, 1810) from the Zaporizhzhia reservoir / T.Sharamok, V.Kurchenko, N.Kolesnyk // Ribogospod Nauka Ukr. – 2017. – 4(42). – Pp.75-84.
261. Sobolev, S.V. Linking mantle plumes, large igneous provinces and environmental catastrophes / S.V.Sobolev, A.V.Sobolev, D.V.Kuzmin, N.A.Krivolutskaya, A.G.Petrinin, N.T.Arndt, V.A.Radko, Y.R.Vasiliev // Nature. – 2011. – V 477 (7364). – Pp.312-6.
262. Stanley, J. Manipulation of developmental events to produce monosex and sterile fish / J.Stanley // Rapp. p.-v. Cons. Int. explor. mer. – 1981. – V. 178. – Pp.485-491.
263. Tyler, C.R. Uptake of vitellogenin into oocytes during early vitellogenic development in the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) / C.R.Tyler, J.P.Sumpter, P.M.Campbell // J. Fish Biol. – 1991. – V. 38. – Pp.681-689.
264. Thophon, S. Histopathological alterations of white seabass (*Lates calcarifer*) in acute and subchronic cadmium exposure / S.Thophon, M.Kruatrachue, E.S.Upathan, P.Pokethitiyook, S.Sahaphong, S.Jarikhuan // Environ Pollut. – 2003. – № 121. – Pp.307-320.
265. Wedekind, C. Shift of spawning season and effects of climate warming on developmental stages of a grayling (Salmonidae) / C.Wedekind, C.Küng // Conservation Biology. – 2010. – 24 (5). – Pp.1418-1423.
266. Weiss, S. Secondary contact between two divergent lineages of grayling *Thymallus* in the lower Enisey basin and its taxonomic implications / S.Weiss, I.Knizhin, V.Romanov, T.Kopun // J. Fish Biol. – 2007. – V. 71. – Pp.371-386.
267. Wallace, R.A. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts / R.A.Wallace, K.Selman // Amer. Zool. – 1981. – V. 21, № 2. – Pp.325-343.

268. Wilson, J.M. Fish gill morphology: inside out / J.M.Wilson, P.Laurent // Journ. of experimental zoology. – 2002. – V. 293. – Pp.192-213.
269. Zadelenov, V.A. New data on biota of some lakes in the western part of the Putorana Plateau / V.A.Zadelenov, L.V.Bazhina, L.A.Glushchenko, I.G.Isaeva, V.O.Kleush, E.N.Shadrin, V.V.Matasov, O.P.Dubovskaya, K.A.Semenchenko // J. Sib. Fed. Univ. Biol. – 2017. – 10(1). – Pp.87-105.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1

Химический состав воды в субарктических озерах
Западной Сибири (август, 2011 г.)

Показатель	Гольцовое	Лангтибейто	ПДК _{рбхз}
pH	7,3±0,1	7,7±0,1	6,5-8,5
Цветность, гр,цв,	2,1±1,1	353,3±35,5	не норм.
УЭП, мкСм/см	46,0	548,0	не норм.
HCO ₃ ⁻ , мг/л	0,028±0,004	0,092±0,014	не норм.
Li ⁺ , мг/л	<0,01	<0,01	80
Na ⁺ , мг/л	2,5±0,4	98,2±14,7	120
NH ₄ ⁺ , мг/л	0,02±0,006	83±21	0,5
K ⁺ , мг/л	0,61±0,12	8,3±1,3	10
Mg ²⁺ , мг/л	2,0±0,4	6,8±0,7	40
Ca ²⁺ , мг/л	5,1±0,51	9,6±1,0	180
Cl ⁻ , мг/л	2,0±0,2	118,2±11,8	300
NO ₂ ⁻ , мг/л	<0,01	0,03±0,005	0,08
Br ⁻ , мг/л	<0,01	0,41±0,06	1,35
NO ₃ ⁻ , мг/л	0,25±0,04	1,75±0,18	40
SO ₄ ²⁻ , мг/л	1,7±0,17	21,7±2,2	100
PO ₄ ³⁻ , мг/л	<0,01	0,07±0,01	0,15
Si, мг/л	0,06±0,03	1,2±0,2	не норм.
Робщ, мг/л	0,01±0,002	0,05±0,01	не норм.
Fe общ., мг/л	0,32±0,01	7,5±0,3	0,1
Sr, мг/л	0,02±0,003	0,12±0,01	0,4
Cr ³⁺ , мг/л	0,0004	0,019±0,003	0,07
Mn ²⁺ , мг/л	<0,0001	0,003±0,001	0,01
Zn, мг/л	0,002±0,0003	0,004±0,001	0,01
Ni, мг/л	0,0003±0,00004	0,008±0,001	0,01
Cd, мг/л	<0,00005	<0,0002	0,005
Co, мг/л	<0,00005	0,001±0,0002	0,01
Hg, мг/л	<0,00005	<0,00005	0,00001

Размерно-весовые и репродуктивные показатели сига-пыжьяна в оз.Гольцовое (август, 2011 г.)

Показатели	пол	Возраст, лет				
		7+ 7 экз. (5♀; 2♂)	8+ 9 экз. (5♀; 4♂)	9+ 13 экз. (9♀; 4♂)	10+ 10 экз. (4♀; 6♂)	11+...12+ 4 экз. (3♀; 1♂)
Длина по Смитту, мм	♀	$\frac{318,6 \pm 6,2}{303 - 335}$	$\frac{327,8 \pm 9,7}{305 - 357}$	$\frac{332,0 \pm 3,9}{310 - 351}$	$\frac{349,5 \pm 6,7}{336 - 362}$	$\frac{354,0 \pm 5,6}{350 - 365}$
	♂	$\frac{320,5}{306 - 335}$	$\frac{335,8 \pm 6,9}{316 - 348}$	$\frac{348,3 \pm 6,2}{333 - 361}$	$\frac{349,8 \pm 4,9}{333 - 367}$	362
Масса, г	♀	$\frac{369,6 \pm 27,0}{275 - 428}$	$\frac{435,2 \pm 47,3}{337 - 557}$	$\frac{446,2 \pm 22,2}{325 - 524}$	$\frac{513,0 \pm 29,5}{468 - 600}$	$\frac{487,7 \pm 27,9}{454 - 543}$
	♂	$\frac{395,5}{341 - 450}$	$\frac{425,5 \pm 21,8}{363 - 460}$	$\frac{480,3 \pm 27,9}{412 - 543}$	$\frac{486,8 \pm 15,7}{432 - 534}$	544
ГСИ, %	♀	$\frac{3,7 \pm 1,1}{0,9 - 5,7}$	$\frac{5,4 \pm 0,8}{3,1 - 7,4}$	$\frac{5,0 \pm 0,7}{2,7 - 8,7}$	$\frac{4,6 \pm 1,6}{1,1 - 7,8}$	$\frac{4,0 \pm 1,1}{1,8 - 5,5}$
	♂	$\frac{1,4}{1,3 - 1,4}$	$\frac{1,3 \pm 0,4}{0,1 - 2,2}$	$\frac{1,5 \pm 0,3}{0,7 - 2,0}$	$\frac{1,3 \pm 0,2}{0,4 - 2,0}$	1,8

Размерно-весовые и репродуктивные показатели сига-пыжьяна в оз.Лангтибейто (август, 2011 г.)

Показатели	пол	Возраст, лет			
		4+...5+ 5 экз. (1♀; 4♂)	6+...7+ 5 экз. (3♀; 2♂)	8+...9+ 6 экз. (4♀; 2♂)	10+...12+ 5 экз. (1♀; 4♂)
Длина по Смитту, мм	♀	267	$\frac{308,3 \pm 9,2}{295 - 326}$	$\frac{328,5 \pm 5,6}{315 - 339}$	380
	♂	$\frac{247,0 \pm 6,8}{227 - 256}$	$\frac{294,5}{286 - 303}$	$\frac{326,0}{312 - 340}$	$\frac{364,5 \pm 18,9}{318 - 400}$
Масса, г	♀	225	$\frac{372,7 \pm 56,2}{314 - 485}$	$\frac{449,0 \pm 35,2}{377 - 511}$	774
	♂	$\frac{163,8 \pm 16,1}{116 - 184}$	$\frac{303,5}{291 - 316}$	$\frac{568,0}{536 - 600}$	$\frac{727,5 \pm 144,1}{448 - 999}$
ГСИ, %	♀	0,3	$\frac{2,7 \pm 2,3}{0,4 - 7,4}$	$\frac{2,5 \pm 1,9}{0,5 - 8,1}$	5,9
	♂	$\frac{0,04 \pm 0,03}{0 - 0,11}$	$\frac{0,5}{0 - 1,0}$	$\frac{1,5}{1,0 - 1,9}$	$\frac{1,5 \pm 0,5}{0,2 - 2,3}$

Размерно-весовые и репродуктивные показатели сига-пыжьяна в оз.Кутарамакан (август, 2016 г.)

Параметры	пол	Возраст, лет	
		4+...5+ 14 экз. (4♀; 10♂)	6+...7+ 21 экз. (11♀; 10♂)
Длина по Смитту, мм	♀	$\frac{346,8 \pm 3,6}{338 - 354}$	$\frac{347,9 \pm 5,1}{314 - 370}$
	♂	$\frac{338,3 \pm 3,9}{321 - 360}$	$\frac{342,1 \pm 5,8}{309 - 369}$
Масса, г	♀	$\frac{470,2 \pm 13,0}{437 - 493}$	$\frac{448,7 \pm 16,4}{342 - 511}$
	♂	$\frac{414,1 \pm 14,9}{357 - 486}$	$\frac{436,7 \pm 27,5}{320 - 637}$
ГСИ, %	♀	$\frac{1,5 \pm 0,4}{0,8 - 3,2}$	$\frac{1,5 \pm 0,2}{0,2 - 2,9}$
	♂	$\frac{1,2 \pm 0,2}{0,2 - 2,3}$	$\frac{1,1 \pm 0,1}{0,3 - 2,0}$

Размерно-весовые и репродуктивные показатели сига-пыжьяна в оз.Азас (август, 2014 г.)

Параметры	пол	Возраст, лет	
		2+...3+ 10 экз. (8♀; 2♂)	4+...5+ 15 экз. (3♀; 12♂)
Длина по Смитту, мм	♀	$\frac{249,1 \pm 3,0}{233 - 260}$	$\frac{265,0 \pm 8,0}{256 - 281}$
	♂	$\frac{253,0}{252 - 254}$	$\frac{252,2 \pm 1,8}{240 - 260}$
Масса, г	♀	$\frac{184,0 \pm 4,2}{166 - 194}$	$\frac{220,7 \pm 18,0}{192 - 254}$
	♂	$\frac{185,0}{176 - 194}$	$\frac{183,2 \pm 6,2}{150 - 228}$
ГСИ, %	♀	$\frac{4,5 \pm 1,3}{0,1 - 9,3}$	$\frac{4,4 \pm 2,2}{0,05 - 6,9}$
	♂	$\frac{0,8}{0,1 - 1,4}$	$\frac{1,3 \pm 0,2}{0,1 - 2,6}$

Генеративные показатели разновозрастных групп сига-пыжьяна оз.Кутарамакан

Показатели	Неполовозрелые 1 экз.		Половозрелые 4 экз.			Пропускающие нерест 6 экз.	
	Превителлогенные ооциты	Вителлогенные ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы	Превителлогенные ооциты	Вителлогенные ооциты		Превителлогенные ооциты	Вителлогенные ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы
				фазы вакуолизации цитоплазмы	фазы накопления желтка		
Диаметр ооцитов, мкм	279,3	504,5	$298,1 \pm 10,7$ 272,8–324,6	$553,2 \pm 32,9$ 466,2–611,0	$1063,9 \pm 12,1$ 1008,9–1131,1	$297,0 \pm 6,2$ 275,5–315,0	$562,0 \pm 11,3$ 529,4–599,7
Диаметр ядер, мкм	116,6	175,2	$127,7 \pm 3,0$ 119,3–134,0	$172,7 \pm 7,2$ 153,4–186,2	$218,1 \pm 9,8$ 155,6–257,2	$129,5 \pm 2,9$ 120,9–139,3	$180,9 \pm 3,1$ 171,2–190,5

Генеративные показатели самок сига-пыжьяна в оз. Азас (август, 2014 г.)

Показатели	Неполовозрелые 2 экз.	Половозрелые 7 экз.			Пропускающие нерест 4 экз.
	Превителло- генные ооциты	Превителло- генные ооциты	вителлогенные ооциты		Превителло- генные ооциты
			фазы вакуолизации цитоплазмы	фазы накопления желтка	
Диаметр ооцитов, мкм	$197,3$ <hr/> 192,5–202,1	$258,2 \pm 7,9$ <hr/> 239,8–291,1	$464,5 \pm 14,5$ <hr/> 409,0–507,0	$1225,7 \pm 31,5$ <hr/> 1114,6–1337,2	$202,0 \pm 4,0$ <hr/> 192,6–211,8
Диаметр ядер, мкм	$105,6$ <hr/> 102,8–108,3	$118,0 \pm 3,5$ <hr/> 107,3–132,8	$170,7 \pm 6,6$ <hr/> 150,9–192,5	$213,3 \pm 3,6$ <hr/> 202,0–232,2	$106,6 \pm 1,5$ <hr/> 104,0–110,9

Размерно-весовые и репродуктивные показатели сибирского хариуса в оз.Кутарамакан (август, 2016 г.)

Параметры	пол	Возраст, лет			
		4+ 2 экз. (2♀; 0♂)	5+ 16 экз. (11♀; 5♂)	6+ 17 экз. (13♀; 4♂)	7+ 14 экз. (9♀; 5♂)
Длина по Смитту, мм	♀	$\frac{310,5}{310 - 311}$	$\frac{338,5 \pm 2,4}{326 - 352}$	$\frac{358,4 \pm 3,2}{343 - 377}$	$\frac{375,0 \pm 3,1}{362 - 386}$
	♂	—	$\frac{341,6 \pm 3,8}{332 - 352}$	$\frac{367,3 \pm 5,1}{353 - 377}$	$\frac{380,4 \pm 3,7}{371 - 388}$
Масса, г	♀	$\frac{328,6}{302,4 - 354,7}$	$\frac{404,6 \pm 13,1}{348,6 - 474,7}$	$\frac{480,4 \pm 16,0}{404,2 - 593,7}$	$\frac{544,5 \pm 18,6}{430,4 - 607,0}$
	♂	—	$\frac{408,8 \pm 20,3}{349,2 - 462,8}$	$\frac{510,8 \pm 11,5}{493,9 - 544,9}$	$\frac{581,0 \pm 19,3}{538,5 - 640,2}$
ГСИ, %	♀	$\frac{1,8}{1,7 - 1,8}$	$\frac{1,4 \pm 0,2}{0,6 - 2,0}$	$\frac{1,8 \pm 0,2}{0,8 - 2,9}$	$\frac{2,1 \pm 0,3}{1,3 - 3,2}$
	♂	—	$\frac{1,3 \pm 0,2}{0,7 - 1,7}$	$\frac{1,1 \pm 0,2}{0,7 - 1,6}$	$\frac{1,3 \pm 0,1}{1,0 - 1,6}$

Размерно-весовые и репродуктивные показатели сибирского хариуса в оз.Белковое (август, 2016 г.)

Параметры	пол	Возраст, лет		
		4+...5+ 10 экз. (5♀; 5♂)	6+...7+ 10 экз. (4♀; 6♂)	8+ 5 экз. (0♀; 5♂)
Длина по Смитту, мм	♀	$\frac{273,8 \pm 3,6}{266 - 287}$	$\frac{293,0 \pm 4,9}{281 - 304}$	—
	♂	$\frac{271,4 \pm 5,3}{261 - 288}$	$\frac{319,2 \pm 5,1}{300 - 334}$	$\frac{332,4 \pm 3,4}{326 - 345}$
Масса, г	♀	$\frac{263,1 \pm 13,4}{227 - 304}$	$\frac{309,7 \pm 15,9}{271 - 345}$	—
	♂	$\frac{272,1 \pm 22,2}{219 - 330}$	$\frac{419,7 \pm 25,7}{335 - 496}$	$\frac{436,7 \pm 17,9}{391 - 494}$
ГСИ, %	♀	$\frac{1,5 \pm 0,2}{1,1 - 2,0}$	$\frac{1,4 \pm 0,1}{0,1 - 1,6}$	—
	♂	$\frac{0,6 \pm 0,1}{0,3 - 0,8}$	$\frac{0,9 \pm 0,1}{0,5 - 1,3}$	$\frac{1,1 \pm 0,1}{0,7 - 1,3}$

Размерно-весовые показатели монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь (июль, 2010 г.)

Параметры	пол	Возраст, лет			
		2+...3+ 12 экз. (7♀; 5♂)	4+ 14 экз. (9♀; 5♂)	5+ 20 экз. (11♀; 9♂)	6+ 6 экз. (4♀; 2♂)
Длина по Смитту, мм	♀	$\frac{218,0 \pm 3,4}{208 - 230}$	$\frac{250,4 \pm 6,5}{215 - 270}$	$\frac{273,6 \pm 3,3}{256 - 300}$	$\frac{275,5 \pm 4,8}{265 - 288}$
	♂	$\frac{218,4 \pm 9,9}{190 - 247}$	$\frac{248,8 \pm 4,4}{235 - 260}$	$\frac{274,1 \pm 4,9}{255 - 292}$	$\frac{304,5}{286 - 323}$
Масса, г	♀	$\frac{86,0 \pm 5,0}{70 - 110}$	$\frac{126,2 \pm 8,6}{82 - 160}$	$\frac{159,5 \pm 5,8}{124 - 196}$	$\frac{172,0 \pm 10,4}{142 - 188}$
	♂	$\frac{88,4 \pm 10,9}{54 - 106}$	$\frac{128,8 \pm 5,8}{110 - 142}$	$\frac{156,7 \pm 7,8}{122 - 192}$	$\frac{234}{202 - 266}$