

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
кафедра водных и наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой
_____ М. И. Гладышев
подпись инициалы, фамилия
«____»____ 20____ г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

Устойчивость к гипоксии двух близкородственных видов гольянов рода

Rhynchoscypris

06.04.01 Биология

06.04.01.04 «Гидробиология и ихтиология»

Научный руководитель	_____	к.б.н., доцент	И. В. Зуев
	подпись, дата	должность, ученая	инициалы, фамилия
Выпускник	_____	степень	
	подпись, дата		
Рецензент	_____	должность, ученая	К. Н. Стоянов
	подпись, дата	степень	инициалы, фамилия

Красноярск 2020

Оглавление

Введение.....	3
Глава 1. Обзор литературы.....	5
1.1 Степень изученности явления гипоксии	5
1.2 Гипоксия рыб.....	7
1.3 Газообмен рыб.....	10
1.4 Строение жаберного аппарата рыб	12
1.5 Адаптации рыб к гипоксии	14
1.6 Объекты исследования	19
Глава 2. Материалы и методы.....	23
2.1 Отбор проб.....	23
2.2 Измерение потребления кислорода.....	23
2.3 Сравнение морфологии жабр.....	26
2.5 Статистическая обработка полученных данных	27
Глава 3. Результаты.....	28
3.1 Скорость метabolизма.....	28
3.2 Морфология жабр	30
Глава 4. Обсуждение результатов	32
4.1 Обсуждение	32
Выводы.....	38
Список литературы	39

Введение

Гольяны рода *Rhynchoscypris* (FishBase, 2019), – гольян Чекановского (*R. czekanowskii*) и озерный гольян (*R. percspinus*) это типичные непромысловые рыбы, играющие важную роль в биоценозах, как объект питания и конкуренты за пищевые ресурсы ценных промысловых видов рыб (Зуев, 2007).

Согласно генетическим исследованиям гольян Чекановского и озерный гольян, одни из наиболее близкородственных представителей рода *Rhynchoscypris* (Sakai et al., 2006). Несмотря на близкородственность этих видов, их экология и распространение отличаются (Попов, 2007).

Гольян озерный хорошо изучен. Встречается в водоемах Европы и Северной Азии (Попов, 2007). Является типичным представителем пойменных озер, особенно степной и лесостепной зон Енисея, Ангары и Чулыма (Вышегородцев, 2000; Попов, 2007). В большинстве районов Сибири озерный гольян – непромысловый вид, но в Якутии эта рыба издавна использовалась местным населением в пищу. Так, в бассейне Лены, в 1962, 1964 и 1966 годах было добыто 13, 188 и 182, соответственно, тонн озерного гольяна. И, по некоторым прогнозам общий вылов озерного гольяна, по бассейнам Индигирки, Колымы, Лены и Яны может быть доведен до 1,5 тыс. т в год (Попов, 2007).

Гольян Чекановского изучен хуже, об этом свидетельствует малое число статей, а также упоминания о нем лишь в фаунистических сводках. Встречается в водоемах Сибири и в бассейнах Северного Ледовитого океана, может обитать в реках, водоемах, протоках. Является типичным реофильным видом (Попов, 2007), но по некоторым данным может встречаться с озёрным гольяном совместно (Вышегородцев, 2000).

Разница в предпочтаемых местах обитания, возможно, связана с разной способностью переносить неблагоприятные условия, а именно снижение концентрации кислорода – гипоксию. Доказано, что устойчивость к гипоксии – видоспецифична и может сильно отличаться у разных видов (Е. Н.

Ядренкина, 2011). По некоторым, ориентировочным, данным – гольяна Чекановского можно отнести к оксибионтам, тогда как озерный гольян устойчив к дефициту кислорода (Попов, 2007). Но исследования по устойчивости этих видов, фактически отсутствуют (Смирнов и др., 2020).

Цель работы: Оценить устойчивость к гипоксии гольяна Чекановского и озерного гольяна (род *Rhynchosypris*).

Задачи:

- 1) Измерить интенсивность газообмена при помощи камеры респирометра
- 2) Измерить удельную площадь дыхательной поверхности
- 3) На основании полученных параметров оценить и сравнить устойчивость к гипоксии гольянов.

Глава 1. Обзор литературы

1.1 Степень изученности явления гипоксии

Изучение явления гипоксии в водных экосистемах – тема актуальная. Согласно порталу Web of science – количество публикаций, как и количество цитирований (Рис. 1.) по теме «Гипоксия вод» (Water hypoxia) растет с каждым годом (Web of science, 2020). Начиная с 1990 года тема стала более популярна.

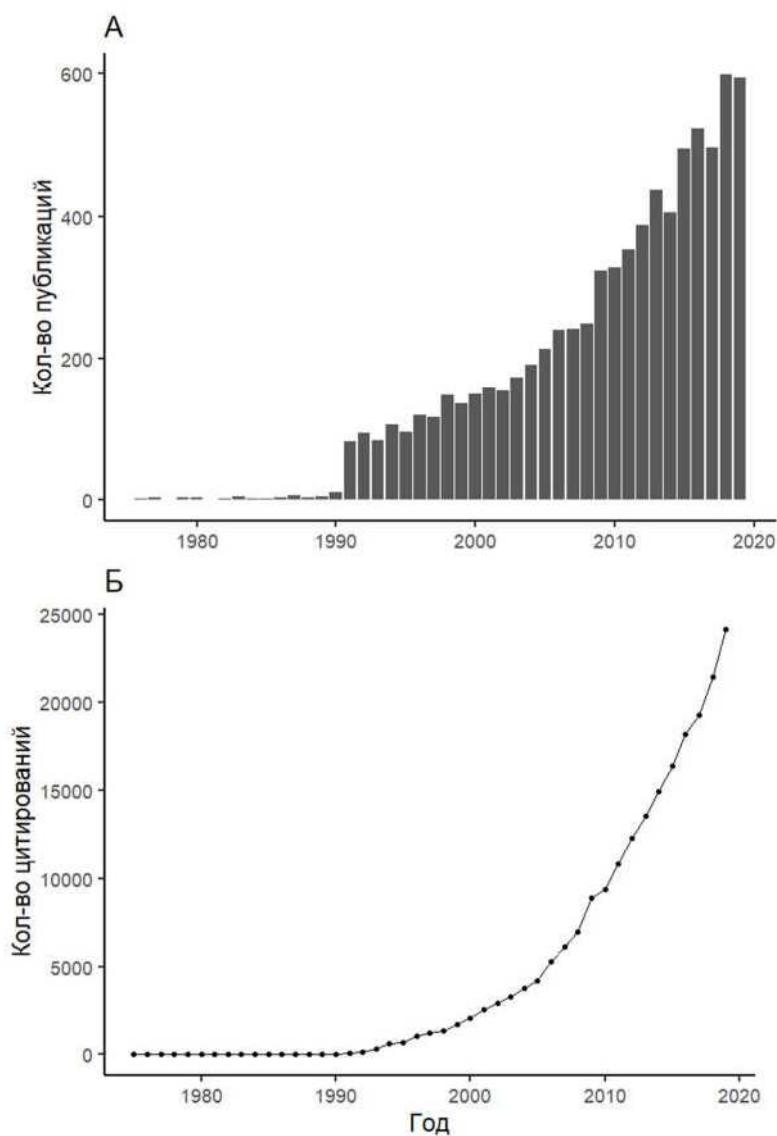


Рисунок. 1. Графики количества публикаций (А) и количества цитирований (Б). Данные с портала web of science (2020), поиск по запросу «Гипоксия вод» (Water hypoxia).

На данный момент времени насчитывается более 8000 статей по теме гипоксия в водной среде. Большая часть статей (около 3000) поделены между двумя категориями web of science: биология морей и пресных вод и науки об окружающей среде (рисунок 2). Следующие три крупные категории: океанография, экология и физиология – в сумме около 2400 публикаций. Последние две категории: зоология и аквакультура – в сумме около 1000 публикаций. Для анализа брались только самые крупные категории от 500 публикаций.

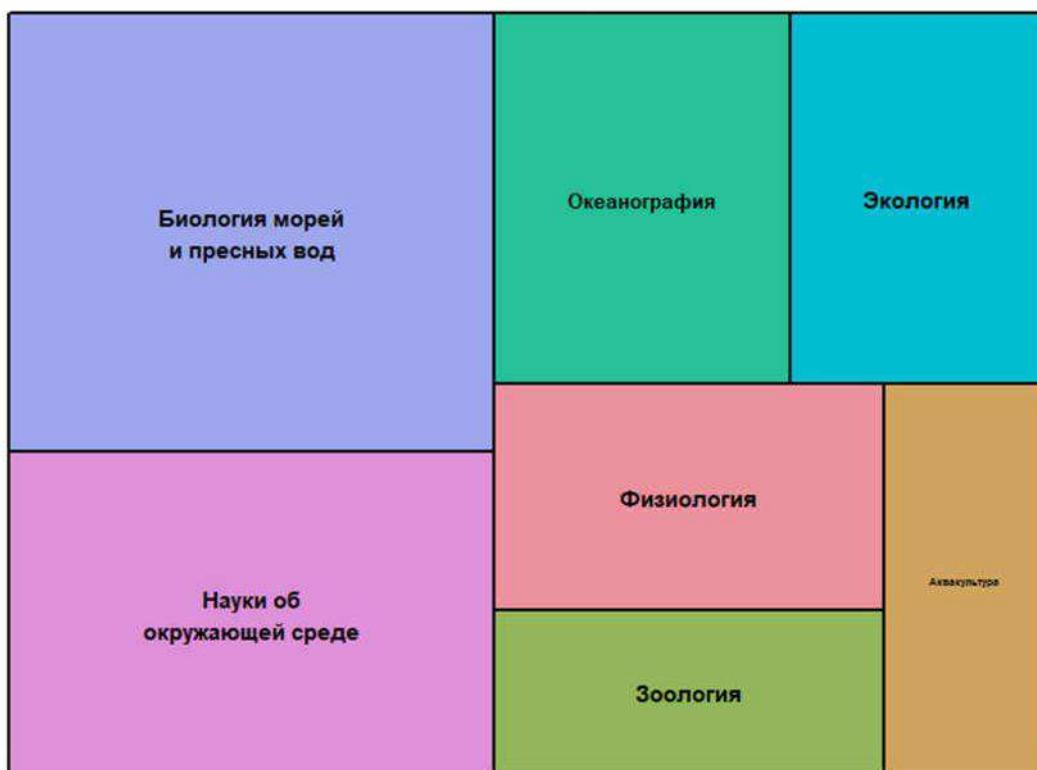


Рисунок. 2. Распределение большинства публикаций по категориям web of science. Размер квадрата – количество публикаций, цвет – категория.

Одна из причин популярности – прямая связь гипоксии с эвтрофированием. Поиск по связке гипоксия и эвтрофирование дает более 1300 статей. Большая часть статей находится в биологии морей и пресных вод, остальные в категориях: науки об окружающей среде, экология и океанография (Web of science, 2020).

Известно, что на одном из этапов эвтрофирования в водоеме, из-за разложения (микроорганизмами) накопившейся органики, концентрация растворенного кислорода снижается (Diaz, Rosenberg, 2008).

Участившиеся случаи эвтрофирования водоемов связывают с возросшей антропогенной нагрузкой, а в частности с загрязнением воды соединениями азота и фосфора – основными лимитирующими элементами, а также с тепловым загрязнением и с изменениями климата (Camargo, Alonso, 2006; Correll, 1998; Poertner, Peck, 2010; Stanley, Nixon, 1992).

Эвтрофирование и гипоксия – влияют на биоценоз напрямую. При этом изменяется численность популяций (из-за отсутствия адаптаций к новым условиям), меняется пространственная структура сообществ, а также межвидовые взаимодействия (Doney et al., 2012). Всё это влияет на целостность и устойчивость сообществ, и именно поэтому изучению гипоксии отводится такое место в современной науке.

1.2 Гипоксия рыб

В некоторых экосистемах организмы могут изменяться под действием неблагоприятных природных факторов, например таких как: температура, кислород, pH или токсины. Организмы адаптируются к экстремальным условиям среды, тем самым образуя особые фенотипы и сообщества (Tobler et al., 2007). Как правило, но не всегда, экстремальные условия среды характеризуются меньшей продуктивностью и биоразнообразием, а следовательно и конкуренцией, помимо этого в таких экосистемах меньше распространено хищничество и ниже нагрузка на иммунную систему (меньше паразитов и патогенных микроорганизмов) (Tobler et al., 2007; Tobler, 2008).

Экосистемы с экстремальными условиями обитания, как правило это полярные регионы, но также их можно наблюдать и внутри типичных биогеоценозов. Например: придонные или заболоченные участки озёр со сниженной концентрацией кислорода (Chapman, 2007; Tobler, 2008).

Водная гипоксия – низкая концентрация растворенного кислорода в воде, интересна в данный момент тем, что позволяет увидеть пределы устойчивости рыб, а также предоставляет возможность для изучения экологических и эволюционных последствий жизни в экстремальных условиях. Здесь также можно проследить за последствиями деятельности человека (Diaz, Rosenberg, 2008).

Гипоксия, как явление, не имеет четко очерченных границ, так как для отдельных видов разная концентрация растворенного в воде кислорода является оптимальной. Однако, на основании изучения 206 видов морских рыб Vaquer-Sunyer и соавторы установили, что критическое значение равно 2 мгO₂/л. Это значение является полулетальной дозой (ЛД 50) для изученных видов рыб (Vaquer-Sunyer, Duarte, 2008). Можно к гипоксии относить не только летальную концентрацию кислорода, а при которой на организм оказывается негативное воздействие (Breitburg, 2002; Pollock, et al., 2007). Концентрацию кислорода обычно считают как мг/л или мл/л (разница есть: 1мг O₂ = 0,7 мл O₂) или в процентном соотношении, или в единицах измерения давления (Кляшторин, 1982).

Физические свойства воды, даже при высоком уровне растворенного кислорода, могут создавать проблемы для поглощения кислорода (Кляшторин, 1982). Вдобавок к ограничениям в поглощении кислорода накладываемые свойствами воды есть также множество экосистем остающихся ненасыщенными кислородом и которые затем переходят в гипоксические. Речь идёт о так называемых OMZs - Oceanic oxygen minimum zones - или океанические районы с минимальным содержанием кислорода. В океане очень распространены такие участки для примера донные гипоксические участки достигают площади в 1.148.000 км² или 31% Тихого океана и 51% Индийского (Childress, Seibel, 1998).

Помимо океанических участков гипоксия часто характеризует множество пресноводных экосистем с плохим перемешиванием и высоким уровнем растворенного органического вещества (РОВ) и/или малым

количеством света для нормальной (фотосинтетической) продукции кислорода, такой как в сильно заросших болотах, затопленных лесах и затопленных равнинах, а также глубоких озёр, прудов покрытых льдом и северных озёр. Хроническая гипоксия и аноксия характеризует некоторые глубокие меромиктические озёра, например Африканские озёра Танганьика и Малави, гипоксия в таких озёрах вызвана стратификацией, а также стоком РОВ (Spigel, Coulter, 1996). В других экосистемах происходят колебания уровня кислорода вызванные сезонными явлениями – изменением количества осадков, перемешиванием, количеством падающего света и температурой воды. Колебания уровня растворенного кислорода происходит в непостоянных водоемах или водотоках (изменяющиеся в течении года). В сезоны дождей, когда водоем или водоток имеет большую скорость течения или проточность, концентрация кислорода – высокая, и наоборот в засушливый период (Chapman, Kramer, 1991). В озёрах уровень растворенного кислорода в гиполимниуме снижается в зависимости от глубины, первичной продукции и температуры, а также множество эвтрофных озёр испытывают летнее снижение концентрации кислорода. Зимой из-за покрывания озёр льдом и снегом могут происходить заморы при этом непосредственно нарушаются газообмен и перекрывается доступ к солнечному свету, и если в озере большое количество РОВ, то заморные процессы могут развиваться на длительный период времени (Kalff, 2002). Ночное дыхание в эвтрофных водоемах может понижать содержание кислорода от перенасыщения днём, до гипоксии ночью (Chapman, Chapman, 1993; Congleton, 1980; Kramer et al., 1978). Пруды, спрятанные под пологом леса, в которых перемешивание воды происходит слабо, также характеризуются гипоксией (Chapman, Kramer, 1991).

Помимо вышеперечисленного, гипоксия может появляться из-за антропогенной активности. Например – муниципальные загрязнения или стоки удобрений, которые загрязняют воду и ускоряют эвторфикацию (Diaz, 2001). Искусственная эвторфикация и связанная с ней гипоксия в

пресноводных экосистемах стали наиболее распространенными во второй половине двадцатого века (Jepensen, Sondergaard, Jensen, 2005). В экосистемах расположенных на берегах и в эстуриях эвторфикация связана в основном с деятельностью человека, которая ведет к придонной гипоксии, массовой гибели обитателей и изменения структуры экосистемы (Diaz, 2001; Diaz, Rosenberg, 2008; Dybas, 2005; Rabalais, Turner R Eugene, WJ Jr Wiseman, 2002). Гипоксические участки (Мёртвые зоны) увеличиваются экспоненциально начиная с 1960-х, сейчас известно около 400 экосистем с площадью более 245.000 км (Diaz, Rosenberg, 2008).

1.3 Газообмен рыб

Рыbam, как и другим эукариотам, для жизнедеятельности, необходим кислород. Но для водных обитателей, в отличие от обитателей наземно-воздушной среды, извлечение кислорода – сопряжено с рядом трудностей. Рыбы разработали ряд приспособлений (морфологических и физиологических) для извлечения кислорода из воды. Помимо механизмов извлечения кислорода из воды, также существует ряд адаптаций к уменьшению потребления кислорода и увеличению эффективности энергетических процессов в организме (The diversity..., 2009).

Наземно-воздушная среда – богата кислородом, тогда как водная – бедна. Вода содержит только 1/30 часть от кислорода воздуха, и при добавок диффузия в воде происходит в 10,000 раз медленнее, чем на воздухе (Riesch, Tobler, Plath, 2015). Скорость диффузии обусловлена высокой вязкостью воды (выше в 55 раз чем у воздуха) и плотностью (примерно в 780 раз выше, чем у воздуха). При этом скорость диффузии повышается с температурой, а растворимость кислорода – наоборот (Кляшторин, 1982). Растворимость кислорода в воде зависит не только от температуры, также влияют соленость и глубина (Davis, 1975). Увеличение температуры и солености, ухудшают растворимость кислорода в воде (таблица 1.) (Davis, 1975).

Таблица 1. Растворимость кислорода в пресной воде при разной температуре (Концентрация кислорода воздуха 20,9% атмосферное давление 760 мм ртутного столба) (Davis, 1975).

Температура, °C	Концентрация ppm	Концентрация мл/л	Температура, °C	Концентрация ppm	Концентрация мл/л
0	14,62	10,23	16	9,95	6,96
1	14,23	9,96	17	9,74	6,82
2	13,84	9,68	18	9,54	6,68
3	13,48	9,43	19	9,35	6,54
4	13,13	9,19	20	9,17	6,42
5	12,80	8,96	21	8,99	6,29
6	12,48	8,73	22	8,83	6,18
7	12,17	8,52	23	8,68	6,07
8	11,87	8,31	24	8,53	5,97
9	11,59	8,11	25	8,38	5,86
10	11,33	7,93	26	8,22	5,75
11	11,08	7,75	27	8,07	5,65
12	10,83	7,58	28	7,92	5,54
13	10,60	7,42	29	7,77	5,44
14	10,37	7,26	30	7,63	5,34
15	10,15	7,10	-	-	-

Рыбы обладают системой дыхания с принудительной вентиляцией, которая обеспечивает перенос кислорода к дыхательным поверхностям – жабрам. Но перенос кислорода из внешней среды во внутреннюю происходит за счёт диффузационного процесса (The diversity..., 2009).

Жабры очень эффективны в извлечении кислорода из воды, такая эффективность достигается за счёт огромной площади поверхности. Плотная капиллярная сеть образует большую площадь, диффузционной, поверхности. Поступивший в кровь кислород связывается гемоглобином и переносится с током крови к тканям. Перенос O_2 (рисунок 3) из среды к тканям может быть представлен в виде двух капиллярных газообменников (жаберного и тканевого). В жаберном газообменнике растворенный в воде O_2 переходит в кровь, циркуляция которой обеспечивается работой сердечного насоса. В тканевом капиллярном газообменнике кислород из крови переходит в ткани. Одновременно происходит переход CO_2 из тканей в кровь (в тканевом

газообменнике) и из крови в воду в жаберном газообменнике (Кляшторин, 1982).

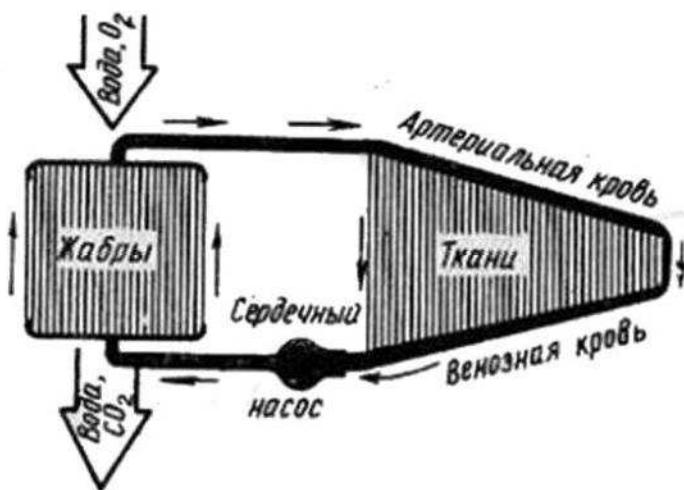


Рис. 3. Схема переноса кислорода из воды к тканям (Кляшторин, 1982)

1.4 Строение жаберного аппарата рыб

Жабры – образования с влажной, тонкой поверхностной оболочкой, богато снабженные кровеносными сосудами и сложноскладчатые для увеличения площади поверхности газообмена (Ромер, Парсонс, 1992).

В основном у рыб строение жабр - однотипно, хотя даже в пределах класса костных рыб встречаются характерные различия. Строение жабр костиных рыб показано на рисунке 4. От каждой жаберной дуги отходят сужающиеся к концу парные выросты, жаберные лепестки. Поперек жаберного лепестка расположены поперечные складки, называющиеся вторичными лепестками, или вторичными ламеллами или просто – пластинками (Hughes, 1984; The diversity..., 2009).

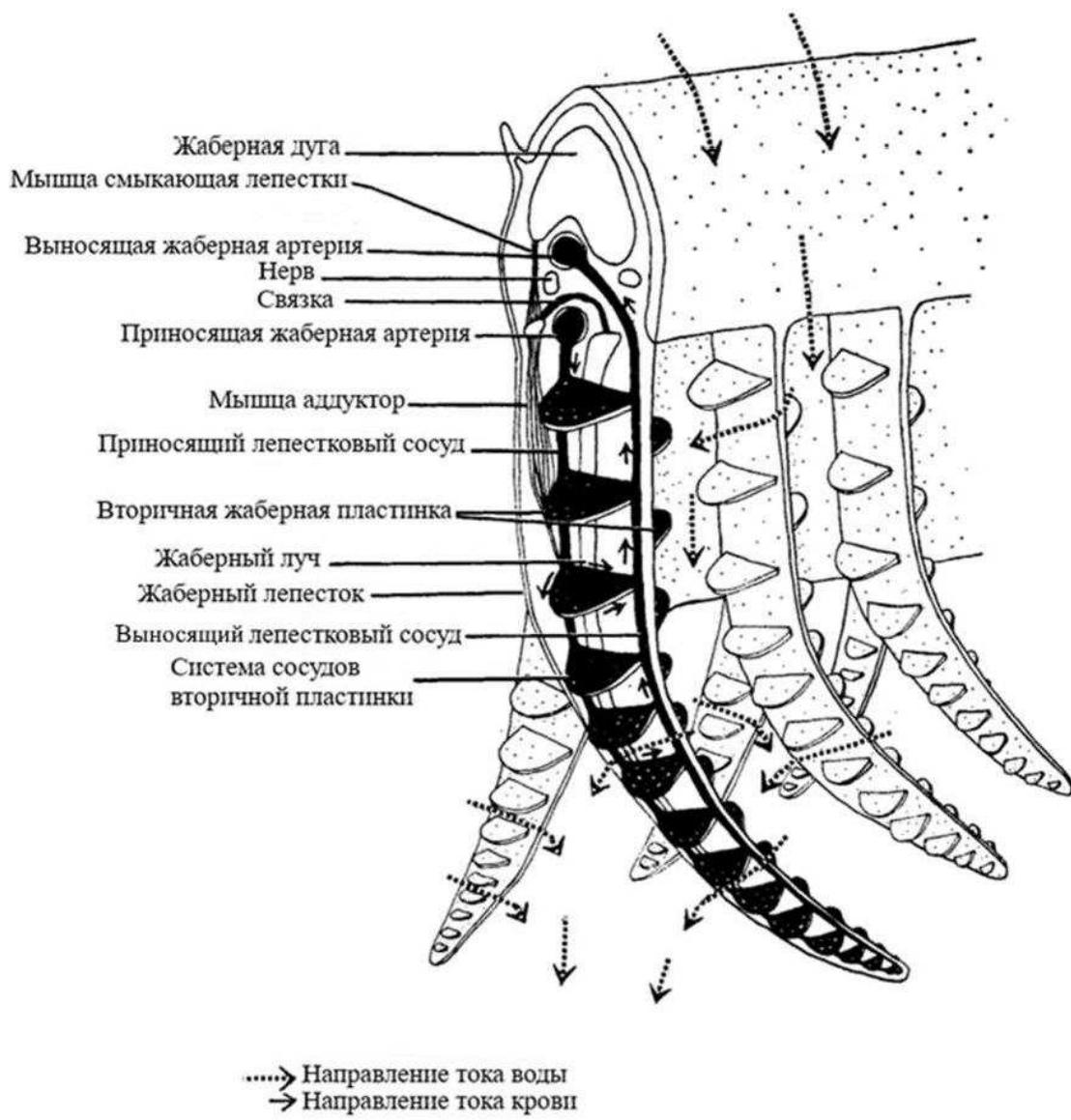


Рис. 4. Схематическое строение жабр костистых рыб (Hughes, Morgan, 1973).

Именно пластинки, покрыты густой сетью капилляров, где происходит газообмен. Жаберные лепестки, и тем более жаберные дуги, обеспечивают равномерный ток воды и выполняют роль поддерживающей структуры (Hughes, 1984; Hughes, Morgan, 1973; The diversity..., 2009).

Кровь, приходящая от сердца по жаберной артерии, дает ответвления в каждую жаберную дугу. От этой приносящей артерии в каждый жаберный лепесток отходит ветвь, которая проходит по внешнему краю лепестка. От лепестковой ветви в свою очередь отходят тонкие сосуды в тело каждой вторичной пластинки, где такой сосуд разбивается на два: один идет по свободному краю вторичной пластинки, а другой – вдоль ее основания. Между

этими сосудами кровь течет по густой сети мельчайших капилляров, сечением приблизительно в диаметр эритроцита. Оба сосуда, окаймляющие вторичную пластинку, сшиваются в один и впадают в окаймляющую жаберный лепесток выносящую артерию. Выносящие лепестковые артерии сливаются в уносящий сосуд жаберной дуги, а последние, объединяясь, впадают в так называемый головной круг, и далее в головную и спинную аорты. Из спинной аорты артериальная кровь разносится (с помощью вторичных артерий) в органы и ткани животного (Hughes, 1984; The diversity..., 2009).

Жаберные лепестки обладают определенной жесткостью за счет того, что внутри лепестка проходит тонкая опорная хрящевая пластинка (часть жаберной дуги). Кроме того, весь лепесток и вторичные пластинки одеты очень тонким слоем упругой соединительной ткани, так называемой базальной мембраной. Помимо пассивно-упругого соединительнотканного каркаса жаберные лепестки имеют специализированную мускулатуру (Hughes, 1984).

1.5 Адаптации рыб к гипоксии

Такая проблема, как гипоксия, привела к выработке у рыб нескольких основных стратегий выживания:

- 1) Совершенствование органов дыхания;
- 2) Поведенческие особенности;
- 3) Развитие механизмов поглощения кислорода из воды;
- 4) Замедление метаболизма;
- 5) Анаэробный метаболизм (Riesch et al., 2015).

Многие костные рыбы развили двойную систему дыхания, одновременно есть и жабры, и орган воздушного дыхания – ОВД (ABO – air breathing organ – анг.) (Martin, Graham, 1998). Например, этот ОВД может использоваться для запасания воздуха с поверхности – рыба заглатывает

пузырек воздуха и, в последствии, расходует его. Этот орган имеет разные формы и разное происхождение, например: слепо заканчивающиеся бронхиальные камеры (*Clarias*, *Stenopomata*) и модификации плавательного пузыря (*Polypterus*, *Protopterus*). Такие рыбы комбинируют два типа дыхания, используют кислород атмосферы и растворенный в воде. Зависимость от атмосферного кислорода и степень развития жабр сильно варьирует. Так например африканские двоякодышащие рыбы (*Protopterus sp.*) дышат исключительно атмосферным воздухом. Без доступа к поверхности воды они гибнут, тогда как Клариевые сомы (*Clarias sp.*), помимо наличия ОВД, имеют хорошо развитые жабры и могут, при высоких концентрациях растворенного кислорода, удовлетворять свою потребность за счёт кислорода воды (Chapman, Chapman, 1994).

Воздушное дыхание должно быть, в теории, более энергетически выгодным чем водное, за счёт меньших затрат на вентиляцию и большей концентрации кислорода в воздухе (Kramer, 1987; Martin, Graham, 1998). Тем не менее, рыб, использующих воздух для дыхания, всего 2% от известных (Martin, Graham, 1998), вдобавок большинство рыб, живущих в условиях гипоксии, не используют атмосферный кислород. Для примера, основные рыбы, живущие в зарослях папируса и *Misanthidium* влажных земель Африки – воднодышащие, относящиеся к семействам Цихлиды, Карповые и Мормировые (Joyner-Matos, Chapman, 2013). Таким образом, можно сделать выводы о том, что есть физиологические и экологические издержки воздушного дыхания, которые скорее всего включают энергетические затраты и риск быть атакованным хищником (при приближении к поверхности воды) (Kramer, 1987).

Поведенческие особенности, вертикальные миграции, сезонные миграции или заглатывание кислорода с поверхности воды, позволяют быть более приспособленным для жизни при изменениях концентрации растворенного кислорода, которые могут быть временными или пространственно-локализованными. Гипоксия может быть причиной

изменений в спонтанной активности у рыб, она может уменьшаться или увеличиваться (зависит от вида рыбы и обстановки). Раньше считалось, что такое поведение направленно на сохранение энергии, теперь же считают, что на избегание неблагоприятных условий (Chapman, McKenzie, 2009). Например у золотого карася *Carassius carassius* спонтанная активность уменьшается на 50%, а вслед за ней и на 35% падает обмен веществ (Nillson et al., 1993). Wannamaker и Rice (2000) - характеризовали несколько видов живущих в эстуариях, которые обладают способностью обнаруживать и избегать концентрации ниже 1 мгO₂л⁻¹. Также были обнаружены пелагические виды рыб, которые избегают концентрации ниже 2мг O₂л⁻¹, избегают перемещаясь вертикально или горизонтально к границе гипоксической зоны (Zhang et al., 2009). Близкий по сути вариант суточных миграций Миктофовых (светящиеся анchoусы), их миграция заключается в перемещении днем в воду более насыщенную кислородом, а ночью - обратно в воду менее насыщенную кислородом (Lopes et al., 2013).

В мелких гипоксических водоемах распространена поведенческая особенность - водное поверхностное дыхание или ASR - aquatic surface respiration. Заключающаяся в том, что рыбы периодически поднимаются к поверхности воды и вентилируют, увлажненные, жабры на воздухе, таким образом вода покрывающая жабры насыщается кислородом, который затем поглощается жабрами (Riesch et al, 2015). Поверхностное дыхание эффективнее, чем простое учащение дыхательных движений (Kramer, 1983a; Kramer, 1983b; Kramer, Mehegan, 1981). В дополнение: некоторые виды увеличивают количество поглощенного кислорода, находясь у поверхности, в более насыщенных кислородом слоях воды (Chapman, Chapman, 1994; Rosenberger, Chapman, 2000) или заглатывая пузырьки воздуха и, удерживая их в ротовой полости, вода, проходящая через пузырёк с воздухом, насыщается кислородом (Burggren, 1982; Gee, Gee, 1991). Некоторые виды имеют морфологические особенности, такие как верхний рот или уплощенная голова, которые увеличивают эффективность поверхностного дыхания (Cech

et al., 1985; Lewis, 1970), или выпячивания кожи на губах (dermal lip protuberances) которые содействуют доступу воды с поверхностной плёнки (Winemiller, 1989). Но надо помнить, что поверхностное дыхание, подвергает рыбу риску - стать жертвой хищника, а также повышает энергозатраты (Chapman, McKenzie, 2009).

Рыбы опирающиеся на водный газообмен в хронически гипоксических водоемах используют множество стратегий для доставки наибольшего количества кислорода из воды в ткани и для того чтобы избежать проблем с гипоксией. Один из механизмов для удовлетворения потребности в кислороде – увеличение площади мембран участвующих в газообмене. Есть например, несколько исследований, в которых сравнивали популяции разных видов (*Barbus neumayer*, *Pseudocrenilabrus multicolor victoriae*) из богатых кислородом водоемов и из заморных болот восточной Африки. Большая удельная площадь жаберной поверхности была обнаружена у популяций населяющие заморные водоемы (Chapman et al., 1999; Chapman et al., 2000; Langerhans et al., 2007; Tobler et al., 2011; Wiens et al., 2014).

Большие по размеру жабры также характеризуют некоторые придонные виды рыб из областей с минимальным насыщением кислородом (Friedman et al., 2012), например: *Microstomus pacificus* имеет большие жабры, в сравнении с другими Камбалообразными, *Nezumia liolepis* имеет большие жабры в сравнение с *Corphaenoides acrolepis* живущей в области с большей концентрацией кислорода. В добавление к межвидовой и межпопуляционному шаблону площади жаберной поверхности, некоторые виды рыб могут изменять площадь жабер, изменяя их морфологию. Изменение морфологии жабер впервые было обнаружено у золотого карася *Carassius Carassius* и у золотой рыбки *Carassius auratus auratus* (Nillson et al., 2012). Такая корректировка, включала в себя либо редукцию, либо увеличение межламеллярной клеточной массы (ILCM - interlamellar cell mass). При необходимости увеличить поглощение кислорода из воды, ILCM уменьшалась апоптозом увеличивая соприкосновение эпителия жабер с водой и увеличивая

поглощение кислорода из воды (Nillson, 2007; Nillson et al., 2012; Sollid et al., 2003; Sollid, Nillson, 2006; Sollid et al., 2005; Tzaneva et al., 2011).

Транспорт кислорода кровью рыб происходит, в основном, при помощи гемоглобина, содержащегося в эритроцитах. Адаптация к снижению концентрации кислорода в воде со стороны кровеносной системы происходит путем увеличения числа эритроцитов или увеличения количества гемоглобина в эритроцитах (Hughes, Morgan, 1973; Jensen, 1991; Johansen et al., 1978; Wells et al., 1989). Wells (2009) предположил, что эволюционный успех костных рыб заключён в, так называемом Корневом эффекте (Root effect), который уникален для костных рыб. Заключается он в кратковременном увеличении гематокрита (Hct) (количества форменных элементов крови к плазме) и концентрации гемаглобина в эритроцитах (Hb) в ответ на гипоксию. Этот эффект был обнаружен у нескольких рыб семейств: Харационовые, Кольчужные сомы, Нототониевые, Пецилиевые (Graham, 1985; Timmerman, Chapman, 2004; Val et al., 1992; Wells et al., 1989). Тем не менее такие изменения в физиологии крови могут быть настолько незначительными, что даже и не различимыми (Marinsky et al., 1990).

Ещё одна стратегия для выживания при экстремальных значениях кислорода – анаэробный метаболизм. Анаэробный метаболизм позволяет восполнить недостаток в энергии, которую не может дать аэробный метаболизм (в связи с недостатком кислорода). Многие рыбы устойчивые к гипоксии увеличивают кислород-независимый синтез АТФ для поддержания энергетического баланса клеток (Davies et al., 2011; Jibb, Richards, 2008; Land et al., 1993), используя гликолиз для возмещения недостатка АТФ (Hochachka et al., 1996; Lawrence et al., 2004; Pollock et al., 2007). Конечно, анаэробный метаболизм уступает в эффективности аэробному (Hochachka, Somero, 2002), и, к тому же, требует больших запасов гликогена, что в результате приводит к накоплению продуктов метаболизма (Seibel, 2011). Рыбы, живущие в условиях хронической гипоксии – обладают не одной, а целым рядом адаптаций, содействующих выживанию. Есть даже вариант, когда рыбы используют

анаэробный путь метаболизма – как основной. Например, рыбы живущие в OMZ, где содержание РК > 0.2 мл О2 Л-1, используют анаэробный гликолиз для поддержания жизнедеятельности (Childress, Seibel, 1998). Анаэробный гликолиз - в некоторых случаях единственный вариант выживания для рыб. Так, золотой карась может пережидать замерзание поверхности воды на протяжении целого месяца (Vornanen et al., 2009). Один из факторов успеха использования анаэробного гликолиза – синтез этанола в качестве конечного продукта. Такой подход позволяет находиться в гипоксических условиях не закисляясь молочной кислотой.

Есть хороший пример комплексной адаптации рыбы к гипоксии. Золотой карась, для пережидания зимы, запасает гликоген в большом количестве (Vornanen et al., 2009), наращивает площадь жаберной поверхности (Sollid et al., 2003; Sollid et al., 2005), повышает кислород-связывающие свойства крови и расширяет капилляры жабр (Vornanen et al., 2009). И вдобавок ко всему этому - снижает активность мозга, вслед за чем падает чувствительность к внешним факторам (Johansson et al., 1997; Nilsson, 2001).

1.6 Объекты исследования

Объектами исследования были выбраны гольяны. Выбраны потому что это два близкородственных вида, очень схожих по морфологии и экологии (их зачастую можно перепутать) (Зуев, 2007). Но тем не менее в их биологии есть аномалия – разность в ареале. Такие схожие виды должны обитать, примерно, на одной и той же территории, но это не так.

В большинстве публикациях (анализировались данные с порталов Elibrary, Web Of Science, Google Scholar) гольяны упоминаются в фаунистических сводках. Изученность разных видов гольянов связана с их распространённостью и массостью. Работ по изучению озерного гольяна – больше, так как вид является широкоареальным. Тогда как гольян Чекановского – узкоареальный вид, и работ посвященных ему меньше. Поиск по различным базам данных подтверждает эту информацию (FishBase, 2019;

Позвоночные животные России (Информационно-поисковая система), 2020; California Academy of Sciences, 2020).

Также слабую изученность озерного гольяна подтверждают Смирнов и соавторы (2020) – в новой работе по избираемой температуре и температурной устойчивости озерного гольяна.

Гольян Чекановского и Озерный гольян (рисунок 3) *R. czekanowskii* и *R. percspinus*, соответственно, принадлежат к одному роду *Rhynchoscypris*. В Анголязычной литературе они встречаются под названиями: Czekanowski's minnow и Lake minnow (FishBase, 2019).



Рис. 5. Гольян Чекановского (сверху, р. Богунай, приток р. Кан) и Озерный гольян (снизу, пойменное озеро бассейна р. Подкаменная Тунгуска в районе с. Байкит). Фото: С.М. Чупров

Эти виды – близкие родственники, что показал совместный аллозимный анализ и анализ митохондриальной ДНК. Они принадлежат к монофилетической группе *Rhynchoscypris* (Sakai et al., 2006). Оба встречаются в бассейне реки Енисей гольян озерный распространен в пойменных озерах Енисея, Ангары, Чулымы и их притоков. Гольян чекановского обитает в Енисее на участке от Дудинки до Минусинска, но в отличии от озерного гольяна чекановского везде малочислен (Вышегородцев, 2000; Попов, 2007).

Таблица 2. Сравнение признаков гольянов (Вышегородцев, 2000; Зуев, 2007; Кляшторин, 1982; Никольский, 1950; Попов, 2007; Попов, 2009) (Атлас пресноводных..., 2003; Строганов, 1962).

Характерные признаки	гольян Чекановского	озерный гольян
Меристические признаки	D III – 7–8, P I – 12–16, V II – 6–8, A III–VI – 7–8.	D III – 6-8, P I – 13–14, V I – 6, A III – 6-8.
	жаберных тычинок – 10.	жаберных тычинок – 8-12.
	позвонков – 36–40;	позвонков – 35-41
	боковая линия заканчивается на уровне заднего края грудных плавников	боковая линия полная у одних популяций и неполная – у других; в ней – 67-90 чешуй, из которых у особей с неполной линией всего 10-65 прободенных чешуй
Пластические признаки	чешуя очень мелкая, не налегающая друг на друга.	чешуя несколько крупнее, чем у других гольянов. Ею покрыто и брюшко рыб
	тело удлиненное, веретенообразное	тело выше, чем у других гольянов, немного сжатое с боков
	рот полунижний	рот конечный

	спинка коричневая, бока коричнево-золотистые, брюшко светлое. (от озерного гольяна отличается преобладанием коричневых и отсутствием зеленоватых тонов, а также более яркими черными пятнами по бокам тела.) Лоб немножко выпуклый. Брюшина бурая	окраска тела темно-голубовато-золотистая, у живых особей по бокам тела желтовато-золотистая полоска. Плавники оранжевые или красные. (многие признаки строения тела озерного гольяна весьма изменчивы, однако, в пределах монотипического вида)
Возраст и рост	длина 21-130 мм, масса 1 – 21 г. Продолжительность жизни 5-7 лет	длина 10 – 150 мм, масса 2 – 65 г. Продолжительность жизни 5-6 лет
Кислородные преференции	гольян Чекановского – оксибионт содержание кислорода не менее 3-4 мг/л*.	озерный гольян – устойчив к дефициту кислорода 1 – 0,5 мг/л*.

*данные по кислородным преференциям – ориентировочные, точные измерения (потребления кислорода) не проводились.

Глава 2. Материалы и методы

2.1 Отбор проб

Район отбора - Восточная Сибирь, Красноярский край. Гольянов отбирали для экспериментов и морфометрии жабр. Отбор проводили в августе и сентябре 2019. Было предпринято несколько попыток поимки гольянов. Места отбора проб (рисунок 6) – ближайшие к месту проведения экспериментов. Это важно, потому что для опытов по измерению скорости метаболизма нужна живая рыба, а транспортировка рыб в лабораторию сопряжена с рядом проблем. Места отбора проб – наиболее южные точки в ареале для гольяна Чекановского (Zuev et al., 2019).



Рис. 6. Места отбора проб (черная точка – район успешного отбора, белые точки – места неуспешных попыток)

2.2 Измерение потребления кислорода

Исторически сложились два варианта оценки потребления кислорода: в открытых и закрытых респирометрах. В закрытом респирометре измеряется

потребление кислорода в замкнутой камере. В открытом - разница в содержании газа в воде на входе и выходе из камеры. У обоих методов есть свои недостатки. У закрытого – накопление продуктов обмена и в частности углекислого газа. У открытого (проточного) метода – сложность в поддержании постоянства газового состава протекающего через камеру и в точности электрода, который должен улавливать изменения газового состава (Rosewarne et al., 2016).

Есть модификация этих методов которая учитывает эти недостатки - прерывистая проточная респирометрия. Измерение происходит в закрытой камере (в течении короткого периода времени) и периодически происходит промывка камеры от продуктов обмена и насыщение воды кислородом (Svendsen et al., 2016). Помимо обновления воды в респирометре такая система позволяет оставить рыбку в камере для адаптации её к новым условиям. Так как даже самая обычная операция поимки рыбы и пересаживания её в респирометр вызывает у неё многочасовую стрессоподобную реакцию и столь же длительное увеличение потребления кислорода (Кляшторин, Саликзянов, 1979). Этот стресс используют для измерения максимального уровня метаболизма (Rosewarne et al., 2016).

Продвинутый метод измерения скорости метаболизма требует достаточно сложного оборудования. Мы использовали, компромиссный, вариант респирометра (рисунок 4). Наш респирометр – позволял проводить прерывистые проточные измерения, но вручную. Рыбу помещали в камеру (рисунок 4). И сразу проводили измерения в течении 15 минут – так определяли максимальный уровень метаболизма (MMR). Затем открывали клапаны и включали насос для продувки – таким образом насыщали воду кислородом и проводили очистку от продуктов метаболизма, а затем проводили повторные измерения. Ручное открывание клапанов не позволило измерить ничего помимо MMR. Вмешательство испытателя вызывало у рыбы стресс.

Для определения ММР было произведено 19 измерений, 10 для озерного гольяна, 9 для гольяна Чекановского. Рыбу предварительно адаптировали в аквариуме к 20 °С в течении ≥ 10 дней. Измерения проводили в течении 20 минут Модель оксиметра Hanna hi 9142.

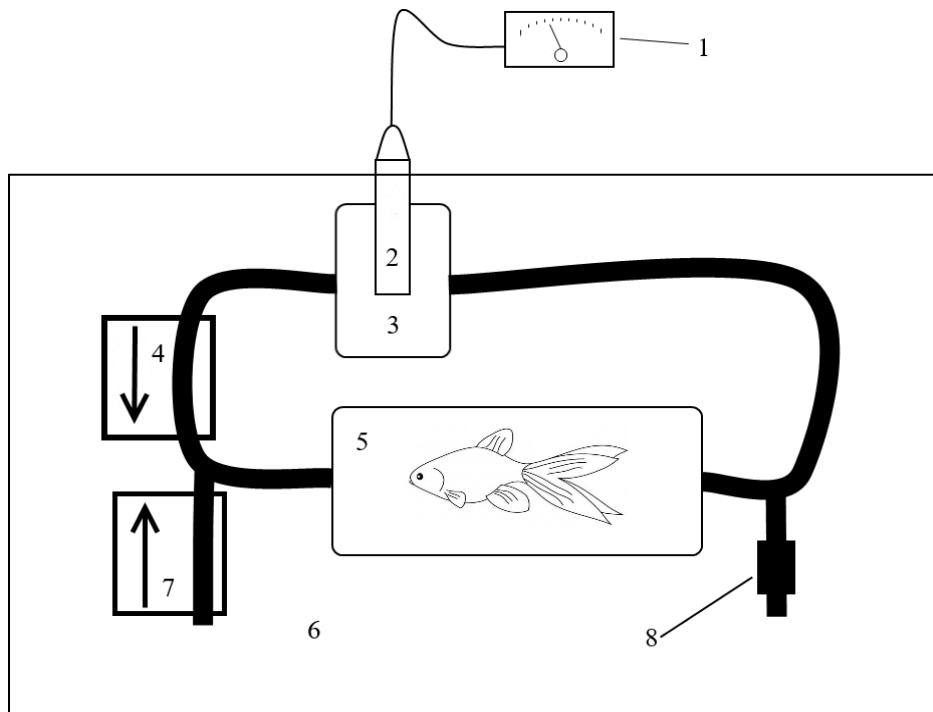


Рис. 7. Схема респирометра собранного автором (Рисунок автора)

1 – оксиметр (Hanna hi 9142). 2 – электрод. 3 – камера для электрода через которую постоянно прокачивается вода. 4 и 7 – насосы мембранныго типа. 5 – камера с исследуемой рыбой (камера представляет собой стеклянную или пластиковую трубу с двумя отверстиями и крышкой); 6 – термостатирующая емкость с аэратором; 8 – краны для замыкания системы. Черные линии на схеме – трубки, которые соединяют емкости между собой.

Расчет потребления кислорода производили по формуле:

$$y = KVM^{-1}$$

Где у – потребление кислорода ($\text{мгO}_2\text{кг}^{-1}\text{ч}^{-1}$); К – скорость потребления кислорода рыбой в респирометре, разность между конечной и начальной

концентрацией / время ($\text{мгл}^{-1} \text{h}^{-1}$); V – объем респирометра скорректированный к объему рыбы (объем рыбы – объем респирометра); M – масса рыбы (кг).

2.3 Сравнение морфологии жабр

Рыбу отбирали из водоемов, а не из аквариумов (чтобы не допустить адаптации и изменения в жаберной структуре). Рыбу умерщвляли при помощи гвоздичного масла, затем помещали в формалин. У 16 рыб была измерена морфология жабр (по 8 у каждого вида).

Измерения проводили при помощи стереомикроскопа ZEISS STEMI 2000-C, камеры ZEISS Axiocam 503 color и программного обеспечения ZEISS Axio Vision.

Для сравнения морфологии жабр измеряли следующие признаки: число жаберных лепестков, суммарную длину лепестков, плотность пластинок и площадь пластинок.

Измерение плотности пластинок проводили для каждого десятого лепестка – для всех жаберных дуг с левой стороны. Плотность пластинок измеряли в пересчете на мм. Также измеряли площадь жаберных пластинок для этого делали срезы в начале, середине и конце жаберных лепестков.

Суммарную площадь жаберной поверхности (total gill area, TGA) рассчитывали по формуле:

$$TGA = Lnb l$$

Где L – суммарная длина жаберных лепестков (мм); n – плотность пластинок в расчете на мм; bl – площадь поверхности жаберных пластинок.

Это классическая методика (Hughes, Muir, 1969), слегка модифицированная для конкретного вида. Методика используется в том же виде и по сей день, с частными авторскими модификациями, которые сохраняют основные принципы исходной методики (Aparecida Perna, Fernandes, 1996; Chapman, Hulen, 2001; Don Stevens, Sutterlin, 1999).

Для того чтобы нивелировать влияние массы рыбы, при сравнении двух видов, использовали удельную жаберную поверхность, в расчете на грамм массы рыбы.

2.5 Статистическая обработка полученных данных

Для сравнения средних величин был выбран классический метод - Т-критерий Стьюдента, с предварительной проверкой на нормальность методом Шапиро-Вилка и проверкой на гомогенность дисперсий при помощи критерия Фишера. Статистический анализ проводили при помощи: R версии 3.6.1 для Windows, Microsoft Excel и Past 3.

Выводы

- 1) Интенсивность газообмена для гольяна озерного составляет 93.43 $\text{мгO}_2\text{кг}^{-1}\text{ч}^{-1}$, для гольяна Чекановского 136.66 $\text{мгO}_2\text{кг}^{-1}\text{ч}^{-1}$.
- 2) Удельная площадь дыхательной поверхности для гольяна озерного составляет 86.28 $\text{мм}^2\text{ г}^{-1}$, для гольяна Чекановского 181.41 $\text{мм}^2\text{ г}^{-1}$.
- 3) Меньшие потребности в кислороде у озерного гольяна характеризуют этот вид, как более приспособленный к условиям гипоксии, относительно гольяна Чекановского. Согласно принятой классификации гольяна озерного можно отнести к рыбам устойчивым к дефициту кислорода, а гольяна Чекановского к рыбам оксибионтам

Список литературы

1. Doney S.C. и др. Climate Change Impacts on Marine Ecosystems // Annual Review of Marine Science, Vol 4 / под ред. C.A. Carlson, S.J. Giovannoni. Palo Alto: Annual Reviews, 2012. С. 11–37.
2. А. Ромер, Т. Парсонс. Анатомия позвоночных. Москва: Мир, 1992. 406 с.
3. Вышегородцев А.А. Рыбы Енисея / под ред. Д. А. Бураков. Новосибирск: Сибирская издательская фирма РАН, 2000. Вып. Наука. 188 с.
4. Е. Н. Ядренкина. Структурно-функциональная организация рыбного населения в заморных озерах Западной Сибири // 2011.
5. Зуев И. Гольяны рода *Phoxinus* (сем. Cyprinidae) бассейнов рек Енисея и пясины // 2007.
6. Кляшторин Л.Б. Водное дыхание и кислородные потребности рыб. Москва: Легкая и пищевая промышленность, 1982. 168 с.
7. Кляшторин Л.Б., Саликзянов Р.Ф. Установка для автоматического измерения дыхания рыб и других гидробионтов при заданных температурных и кислородных условиях // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19. № 1. С. 558–561.
8. Никольский. Частная ихтиология. Москва: Рипол Классик, 1950. Вып. Советская наука. 436 с.
9. Попов П.А. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов. Новосибирск: Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, 2007. 525 с.
10. Попов П.А. Видовой состав и характер распространения рыб на территории Сибири // Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 49. № 4. С. 451–463.

11. Смирнов А.К. и др. Избираемая температура и температурная устойчивость озерного гольяна *Rhynchocypris percnurus* // Биология Внутренних Вод. 2020. № 2. С. 156–161.
12. Ядренкина Е., Интересова Е. Структура сообществ рыб заморных озер юга Западной Сибири в период маловодья // 2007. С. 1.
13. Ядренкина Е.Н. Распределение Чужеродных Видов Рыб В Озерах Умеренного Климатического Пояса Западной Сибири // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2012. Т. 5. № 1. С. 98–115.
14. Aparecida Perna S., Fernandes M.N. Gill morphometry of the facultative air-breathing loricariid fish, *Hypostomus plecostomus* (Walbaum) with, special emphasis on aquatic respiration // Fish Physiol Biochem. 1996. Т. 15. № 3. С. 213–220.
15. Breitburg D. Effects of hypoxia, and the balance between hypoxia and enrichment, on coastal fishes and fisheries // Estuaries. 2002. Т. 25. № 4. С. 767–781.
16. Burggren W.W. «Air Gulping» Improves Blood Oxygen Transport during Aquatic Hypoxia in the Goldfish *Carassius auratus* // Physiological Zoology. 1982. Т. 55. № 4. С. 327–334.
17. Camargo J.A., Alonso Á. Ecological and toxicological effects of inorganic nitrogen pollution in aquatic ecosystems: A global assessment // Environment International. 2006. Т. 32. № 6. С. 831–849.
18. Cech J. и др. Respiratory metabolism of mosquitofish, *Gambusia affinis*: effects of temperature, dissolved oxygen, and sex difference // Environ Biol Fish. 1985. № 13. С. 297–307.

19. Chapman L. и др. Papyrus swamps and faunal diversification: geographical variation among populations of the African cyprinid *Barbus neumayeri* // J Fish Biol. 1999. № 54. C. 310–327.
20. Chapman L.J., Chapman C.A. Desiccation, flooding, and the behavior of *Poecilia gillii* (Pisces: Poeciliidae). Desecación, inundación y el comportamiento de *Poecilia gillii* (Pisces: Poeciliidae) // Ichthyological Exploration of Freshwaters. 1993. T. 4. № 3. C. 279–287.
21. Chapman L.J., Chapman C.A. Observations on synchronous air breathing in *Clarias liocephalus* // Copeia. 1994. C. 246–249.
22. Chapman L.J., Galis F., Shinn J. Phenotypic plasticity and the possible role of genetic assimilation: hypoxia-induced trade-offs in the morphological traits of an African cichlid // Ecol Lett. 2000. № 3. C. 388–393.
23. Chapman L.J., Hulen K.G. Implications of hypoxia for the brain size and gill morphometry of mormyrid fishes // J. Zoology. 2001. T. 254. № 4. C. 461–472.
24. Chapman L.J., Kramer D.L. Limnological observations of an intermittent tropical dry forest stream // Hydrobiologia. 1991. T. 226. № 3. C. 153–166.
25. Chapman L.J., McKenzie D. Behavioural responses and ecological consequences // Fish Physiol. 2009. № 27. C. 26–77.
26. Childress J.J., Seibel B.A. Life at stable low oxygen levels: adaptations of animals to oceanic oxygen minimum layers // J. Exp. Biol. 1998. T. 201. № Pt 8. C. 1223–1232.
27. Congleton J.L. Observations on the responses of some southern California tidepool fishes to nocturnal hypoxic stress // Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology. 1980. T. 66. № 4. C. 719–722.

28. Correll D.L. The Role of Phosphorus in the Eutrophication of Receiving Waters: A Review // *J. environ. qual.* 1998. T. 27. № 2. C. 261–266.
29. Davies R., Moyes C.D., Wang Y.S. Intra- and Inter-specific variation in metabolic gene expression in relationship to environmental hypoxia // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 2011. T. 159. № 1. C. 25–31.
30. Davis J.C. Minimal Dissolved Oxygen Requirements of Aquatic Life with Emphasis on Canadian Species: a Review // *J. Fish. Res. Bd. Can.* 1975. T. 32. № 12. C. 2295–2332.
31. Diaz R.J. Overview of Hypoxia around the World // *Journal of Environment Quality*. 2001. T. 30. № 2. C. 275.
32. Diaz R.J., Rosenberg R. Spreading Dead Zones and Consequences for Marine Ecosystems // *Science*. 2008. T. 321. № 5891. C. 926–929.
33. Don Stevens E., Sutterlin A. Gill Morphometry in Growth Hormone Transgenic Atlantic Salmon // *Environmental Biology of Fishes*. 1999. T. 54. № 4. C. 405–411.
34. Dybas C. Dead zones spreading in world oceans // *BioScience*. 2005. № 55. C. 552–557.
35. Friedman J., Condon N., Drazen J. Gill surface area and metabolic enzyme activities of demersal fishes associated with the oxygen minimum zone off California // *Limnol. Oceanogr.* 2012. № 57. C. 1701–1710.
36. G. M. Hughes, B. S. Muir. Gill dimensions for three species of tunny // *Journal of Experimental Biology*. 1969. T. 51. № 2. C. 271–285.
37. Gee J.H., Gee P.A. Reactions of Gobioid Fishes to Hypoxia: Buoyancy Control and Aquatic Surface Respiration // *Copeia*. 1991. T. 1991. № 1. C. 17–28.

38. Graham J.B. Seasonal and environmental effects on blood haemoglobin concentrations of some Panamanian air-breathing fishes // Environ Biol Fish. 1985. № 12. C. 291–301.
39. Hochachka P.W. и др. Unifying theory of hypoxia tolerance: molecular/metabolic defense and rescue mechanisms for surviving oxygen lack. // Proceedings of the National Academy of Sciences. 1996. T. 93. № 18. C. 9493–9498.
40. Hochachka P.W., Somero G.N. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. New York: Oxford University Press, 2002. 466 с.
41. Huang Q. и др. Intraspecific Scaling of the Resting and Maximum Metabolic Rates of the Crucian Carp (*Carassius auratus*) // PLOS ONE. 2013. T. 8. № 12. C.
42. Hughes G.M. General Anatomy of the Gills // Fish Physiology. : Elsevier, 1984. C. 1–72.
43. Hughes G.M., Morgan M. The structure of fish gills in relation to their respiratory function // Biological Reviews. 1973. T. 48. № 3. C. 419–475.
44. Jensen F. Multiple strategies in oxygen and carbon dioxide transport by haemoglobin. In: Woakes AJ, Grieshaber MK, Bridges CR (eds) Physiological strategies for gas exchange and metabolism // Cambridge University Press. 1991. C. 55–79.
45. Jepensen E., Sondergaard M., Jensen J.P. Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies // Freshw Biol. 2005. № 50. C. 1747–1771.
46. Jibb L.A., Richards J.G. AMP-activated protein kinase activity during metabolic rate depression in the hypoxic goldfish, *Carassius auratus* // Journal of Experimental Biology. 2008. T. 211. № 19. C. 3111–3122.

47. Johansen K., Mangum C., Lykkeboe G. Respiratory properties of the blood of Amazon fishes // Can. J. Zool. 1978. № 56. C. 898–906.
48. Johansson D., Nilsson G.E., Doving K.B. Anoxic depression of light-evoked potentials in retina and optic tectum of crucian carp // Neuroscience Letters. 1997. T. 237. № 2. C. 73–76.
49. Joyner-Matos J., Chapman L.J. Persisting in papyrus: size, oxidative stress, and fitness in freshwater organisms adapted to sustained hypoxia // Comp Biochem Physiol A. 2013. № 165. C. 405–416.
50. Kalff J. Limnology: inland water ecosystems. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall, 2002. 592 c.
51. Kramer D.L. и др. The fishes and the aquatic environment of the central Amazon basin, with particular reference to respiratory patterns // Can. J. Zool. 1978. T. 56. № 4. C. 717–729.
52. Kramer D.L. Aquatic surface respiration in fishes of Panama: distribution in relation to risk of hypoxia // Environ Biol Fish. 1983a. № 8. C. 49–54.
53. Kramer D.L. The evolutionary ecology of respiratory mode in fishes: an analysis based on the costs of breathing // Environ Biol Fish. 1983b. № 9. C. 145–158.
54. Kramer D.L. Dissolved oxygen and fish behavior // Environ Biol Fish. 1987. № 18. C. 81–92.
55. Kramer D.L., Mehegan J.P. Aquatic surface respiration, an adaptive response to hypoxia in the guppy, *Poecilia reticulata* (Pisces, Poeciliidae) // Environ Biol Fish. 1981. № 6. C. 299–313.

56. L. J. Chapman. Morpho-physiological divergence across oxygen gradients in fishes // Fish respiration and the environment. , 2007. Вып. Science Publishers. C. 14–39.
57. Land S.C., Buck L.T., Hochachka P.W. Response of protein synthesis to anoxia and recovery in anoxia-tolerant hepatocytes // American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. 1993. Т. 265. № 1. С. 41–48.
58. Langerhans R.B., Chapman L.J., Dewitt T.J. Complex phenotype?environment associations revealed in an East African cyprinid // J Evolution Biol. 2007. Т. 20. № 3. С. 1171–1181.
59. Lawrence DeKoning A.B. и др. Stress and interpopulation variation in glycolytic enzyme activity and expression in a teleost fish *Fundulus heteroclitus* // Physiol. Biochem. Zool. 2004. Т. 77. № 1. С. 18–26.
60. Lewis W. Morphological adaptations of cyprinodontoids for inhabiting oxygen deficient waters // Copeia. 1970. С. 319–325.
61. Lopes A.R. и др. Oxidative stress in deep scattering layers: heat shock response and antioxidant enzymes activities of myctophid fishes thriving in oxygen minimum zones // Deep-Sea Res. 2013. Т. 1. № 82. С. 10–16.
62. Marinsky M., Houston A., Murad A. The effect of hemoglobin isomorph abundances in rainbow trout, *Salmo gairdneri* // Can. J. Zool. 1990. № 68. С. 8840–8888.
63. Martin K.L.M., Graham J.B. Air-Breathing Fishes: Evolution, Diversity, and Adaptation // Copeia. 1998. Т. 1998. № 1. С. 254.
64. Mitrovic D. и др. Physiological consequences of gill remodeling in goldfish (*Carassius auratus*) during exposure to long-term hypoxia // American Journal of

Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. 2009. T. 297. № 1. C. 224–234.

65. Nilsson G. Gill remodeling in fish – a new fashion or an ancient secret? // J Exp Biol. 2007. № 201. C. 2403–2409.
66. Nilsson G.E., Dymowska A., Stecyk J. New insights into the plasticity of gill structure // Respir Physiol Neurobiol. 2012. № 184. C. 214–222.
67. Nilsson G.E., Rosen P., Johansson D. Anoxic depression of spontaneous locomotor activity in crucian carp quantified by a computerized imaging technique // J Exp Biol. 1993. № 180. C. 153–162.
68. Nilsson G.E. Surviving anoxia with the brain turned on // News Physiol. Sci. 2001. T. 16. C. 217–221.
69. Palzenberger M., Pohla H. Gill surface area of water-breathing freshwater fish // Rev Fish Biol Fisheries. 1992. T. 2. № 3. C. 187–216.
70. Poertner H.O., Peck M.A. Climate change effects on fishes and fisheries: towards a cause-and-effect understanding // J. Fish Biol. 2010. T. 77. № 8. C. 1745–1779.
71. Pollock M.S., Clarke L.M.J., Dube M.G. The effects of hypoxia on fishes: from ecological relevance to physiological effects // Environ. Rev. 2007. T. 15. № NA. C. 1–14.
72. Rabalais N.N., Turner R Eugene, WJ Jr Wiseman. Gulf of Mexico hypoxia A.K.A. The dead zone // Ann Rev Ecol Syst. 2002. № 33. C. 235–261.
73. Riesch R., Tobler M., Plath M. Extremophile Fishes. : Springer, 2015. 326 c.
74. Rosenberger A.E., Chapman L.J. Respiratory characters of three species of haplochromine cichlids: Implications for use of wetland refugia // Journal of Fish Biology. 2000. T. 57. № 2. C. 483–501.

75. Rosewarne P.J., Wilson J.M., Svendsen J.C. Measuring maximum and standard metabolic rates using intermittent-flow respirometry: a student laboratory investigation of aerobic metabolic scope and environmental hypoxia in aquatic breathers: teaching aerobic metabolic scope and hypoxia // *J Fish Biol.* 2016. T. 88. № 1. C. 265–283.
76. Sakai H. и др. Phylogenetic and Taxonomic Relationships of Northern Far Eastern Phoxinin Minnows, *Phoxinus* and *Rhynchocypris* (Pisces, Cyprinidae), as Inferred from Allozyme and Mitochondrial 16S rRNA Sequence Analyses // *Zoological Science*. 2006. T. 23. № 4. C. 323–331.
77. Seibel B.A. Critical oxygen levels and metabolic suppression in oceanic oxygen minimum zones // *Journal of Experimental Biology*. 2011. T. 214. № 2. C. 326–336.
78. Sollid J. и др. Hypoxia induces adaptive and reversible gross morphological changes in crucian carp gills // *J. Exp. Biol.* 2003. T. 206. № Pt 20. C. 3667–3673.
79. Sollid J., Nilsson G. Plasticity of respiratory structures – adaptive remodeling of fish gills induced by ambient oxygen and temperature // *Respir Physiol Neurobiol.* 2006. № 154. C. 241–251.
80. Sollid J., Weber R.E., Nilsson G.E. Temperature alters the respiratory surface area of crucian carp *Carassius carassius* and goldfish *Carassius auratus* // *J. Exp. Biol.* 2005. T. 208. № Pt 6. C. 1109–1116.
81. Spigel R.H., Coulter G.W. Comparison of hydrology and physical limnology of the East African Great Lakes: Tanganyika, Malawi, Victoria, Kivu and Turkana (with references to some North American Great Lakes). In: Johnson TC, Odada EO (eds) , climatology, and paleoclimatology of the East African lakes. Gordon and Breach Publishers, Amsterdam, // *The limnology, climatology, and paleoclimatology of the East African lakes*. 1996. C. 103–135

82. Stanley D.W., Nixon S.W. Stratification and bottom-water hypoxia in the Pamlico River estuary // *Estuaries*. 1992. T. 15. № 3. C. 270–281.
83. Svendsen M.B.S., Bushnell P.G., Steffensen J.F. Design and setup of intermittent-flow respirometry system for aquatic organisms: how to set up an aquatic respirometry system // *J Fish Biol.* 2016. T. 88. № 1. C. 26–50.
84. Timmerman C., Chapman L. Behavioral and physiological compensation for chronic hypoxia in the live-bearing sailfin molly (*Poecilia latipinna*) // *Physiol Biochem Zool.* 2004. № 77. C. 601–610.
85. Tobler M. и др. Extreme habitats as refuge from parasite infections? Evidence from an extremophile fish // *Acta Oecologica*. 2007. T. 31. № 3. C. 270–275.
86. Tobler M. Divergence in trophic ecology characterizes colonization of extreme habitats: TROPHIC ECOLOGY IN EXTREME HABITATS // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2008. T. 95. № 3. C. 517–528.
87. Tobler M. и др. Replicated phenotypic differentiation in livebearing fish inhabiting sulfidic springs // *Evolution*. 2011. № 65. C. 2213–2228.
88. Tzaneva V., Bailey S., Perry S. The interactive effects of hypoxemia, hyperoxia, and temperature on the gill morphology of goldfish (*Carassius auratus*) // *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. 2011. № 300. C. 1344–1351.
89. Val A., Affonso E., De Almeida-Val V. Adaptive features of Amazon fishes: blood characteristics of Curimata (*Procilodus cf. nigricans*, *Osteiophthyes*) // *Physiol Zool.* 1992. № 65. C. 832–843.
90. Vaquer-Sunyer R., Duarte C.M. Thresholds of hypoxia for marine biodiversity // *PNAS*. 2008. T. 105. № 40. C. 15452–15457.

91. Vornanen M., Stecyk J.A.W., Nilsson G.E. Chapter 9 The Anoxia-Tolerant Crucian Carp (*Carassius Carassius* L.) // Fish Physiology Hypoxia. / под ред. J.G. Richards, A.P. Farrell, C.J. Brauner. : Academic Press, 2009. C. 397–441.
92. Wannamaker C.M., Rice J.A. Effects of hypoxia on movements and behavior of selected estuarine organisms from the southeastern United States // *J Exp Mar Biol Ecol.* 2000. № 249. C. 145–163.
93. Wells R. и др. Hypoxic responses in a fish from a stable environment: blood oxygen transport in the antarctic fish *Pagothenia borchgrevinki* // *J Exp Biol.* 1989. № 141. C. 97–11.
94. Wiens K., Crispo E., Chapman L. Phenotypic plasticity is maintained despite geographical isolation in an African cichlid fish, *Pseudocrenilabrus multicolor* // *Int Zool.* 2014. № 9. C. 85–96.
95. Winemiller K. Development of dermal lip protuberances for aquatic surface respiration in South America characid fishes // *Copeia.* 1989. C. 382–390.
96. Zhang H. и др. Hypoxia-driven changes in the behavior and spatial distribution of pelagic fish and mesozooplankton in the northern Gulf of Mexico // *J Exp Mar Biol Ecol.* 2009. № 381. C. 80–91.
97. Zuev I.V., Chuprov S.M., Zueva A.V. Expanding the geographical distribution of *Rhynchocyparis czekanowskii* (Dybowski, 1869) (Cypriniformes, Cyprinidae) in the basin of the Yenisei River, Eastern Siberia, Russia // *Check List.* 2019. T. 15. № 3. C. 369–374.
98. The diversity of fishes: biology, evolution, and ecology / под ред. G.S. Helfman, G.S. Helfman. Chichester, UK ; Hoboken, NJ: Blackwell, 2009. 720 с.
99. FishBase [Электронный ресурс]. URL: <https://www.fishbase.us/> (дата обращения: 05.12.2019).

100. Web of science [Электронный ресурс]. URL:
<https://apps.webofknowledge.com/>.
101. Позвоночные животные России (Информационно-поисковая система) [Электронный ресурс]. URL: <http://www.sevin.ru/vertebrates/> (дата обращения: 21.06.2020).
102. California Academy of Sciences [Электронный ресурс]. URL:
<https://www.calacademy.org/scientists/projects/eschmeyers-catalog-of-fishes> (дата обращения: 21.06.2020).

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
кафедра водных и наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой
_____ М. И. Гладышев
подпись инициалы, фамилия
« 8 » июля 2020 г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

Устойчивость к гипоксии двух близкородственных видов гольянов рода

Rhynchosypris

06.04.01 Биология

06.04.01.04 «Гидробиология и ихтиология»

Научный руководитель



подпись, дата

к.б.н., доцент
должность, ученая
степень

И. В. Зуев
инициалы, фамилия

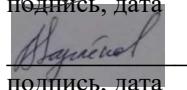
Выпускник



подпись, дата

К. Н. Стоянов
инициалы, фамилия

Рецензент



подпись, дата

д.б.н., вед.н.сотр
должность, ученая
степень

В.А. Заделенов
инициалы, фамилия

Красноярск 2020