

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
« _____ » _____ 2017 г.

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА

06.03.01 - Биология

Различия в морфологии и питании двух близкородственных видов рода
Rhynchocypris - голяна Чекановского и голяна озерного

Руководитель	_____	доцент, к.б.н.	И.В. Зуев
	подпись, дата		
Выпускник	_____		К.Н. Клочан
	подпись, дата		

Красноярск 2017

Оглавление

Глава 1. Обзор литературы.....	5
1.1 Степень изученности гольяна Чекановского и гольяна озерного.....	5
1.2 Биология гольяна Чекановского и гольяна озерного	12
1.3 Распространение.....	14
Глава 2. Материалы и методы.....	18
Глава 3. Результаты.....	27
3.1 Характеристика выборки.....	27
3.2 Пластические признаки	29
3.3 Меристические признаки	38
3.4 Питание	46
Глава 4. Выводы	52
Список литературы	53

Введение

Гольяны играют важную роль в составе ихтиофауны Евразии. На территории России обитает около 6 видов гольянов, относящихся к родам *Phoxinus* и *Rhynchocypris* (URL: <http://www.sevin.ru>). В Красноярском крае обитает 3 вида гольяна (Вышегородцев, 2000). К ним относятся речной гольян – *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758), озерный гольян – *Rhynchocypris percniurus* (Pallas, 1814) и гольян Чекановского – *Rhynchocypris czekanowskii* Dybowski, 1869. Гольяна речного относят к роду *Phoxinus*, а гольян Чекановского и озерный гольян являются близкородственными видами и относятся к роду *Rhynchocypris*, что подтверждается данными молекулярной-генетики (Sakai et al., 2006).

Гольян озерный изучен довольно хорошо. Обитает в озерах Европы и Северной Азии (Попов, 2007). Является обычным представителем пойменных озер, особенно степной и лесостепной зон Енисея, Ангары и Чулыма (Вышегородцев, 2000; Попов, 2007). Данный вид имеет промысловый характер в Якутии (Атлас ... рыб России, 2003).

Гольян Чекановского изучен слабо, о чем свидетельствует немногочисленное количество статей, посвященных данному виду и упоминание о нем лишь в сводках состава ихтиофауны определенных водных объектов. Гольян Чекановского распространен в Азии, Сибири и в бассейнах Северного Ледовитого океана (Атлас...рыб России, 2003), также обитает в бассейне реки Енисей. Часто встречается вместе с озерным гольяном (Вышегородцев, 2000). В августе 2015 года, в двух озерах среднего Енисея нами были обнаружены две новые точки нахождения гольяна Чекановского, которые можно считать наиболее южными по левобережью Енисея.

Среди видов рыб семейства *Cyprinidae*, обитающих на территории Сибири, одной из малоизученных групп рыб являются гольяны. Актуальность исследования заключается в идентификации двух близкородственных видов рода *Rhynchocypris* – гольяна Чекановского и гольяна озерного. Также гольян

озерный и голяян Чекановского обитают в водоемах, схожих по своему типу (Зуев, 2007). Для идентификации этих видов необходимо четко различать их и можно предположить, что существуют различия в анатомических признаках, а также нахождение в различных экологических нишах, о чем свидетельствует закон конкурентного исключения Г. Гаузе (Степановских, 2001).

Цель: Провести сравнительный анализ морфологии и питания двух близкородственных видов рода *Rhynchocypris* – голяяна Чекановского и голяяна озерного из озер левобережной части реки Енисей.

Задачи:

- Исследовать морфологические признаки голяяна Чекановского и голяяна озерного;
- Изучить спектр и долю компонентов питания голяяна Чекановского и голяяна озерного;
- Провести сравнительную характеристику голяяна Чекановского и голяяна озерного по морфологии и питанию.

Глава 1. Обзор литературы

1.1 Степень изученности голяна Чекановского и голяна озерного

История изучения голянов началась в 1758 году, когда о них впервые упомянул Карл Линней в работе «Systema Naturae». Первым описанным типичным видом стал *Cyprinus phoxinus* (Зуев, 2007; Chen, 1996). Первоначально род был назван *Cyprinus*. В 1835 году Л. Агассиз ввел термин *Phoxinus*, который стал считаться родовым названием голянов и синонимом к термину *Cyprinus* (Зуев, 2007).

Основоположниками изучения голянов в России стали П.С. Паллас, Б.И. Дыбовский, Н.А. Варпаховский, К.Ф.Кесслер, Л.С. Берг. Согласно классификации Л.С. Берга, все типичные обитающие виды голяна на территории России следует относить к роду *Phoxinus*: *Phoxinus phoxinus* - речной голян, *Phoxinus (Rhynchocypris) percniurus* - озерный голян, *Phoxinus (Rhynchocypris) czekanowskii* - голян Чекановского и *Phoxinus (Rhynchocypris) lagowskii* - голян Лаговского (Атлас...рыб России, 2003; Зуев, 2007). Вследствие проведенных исследований в области генетики, к роду *Phoxinus* относится только голян речной, а голян озерный, голян Чекановского и голян Лаговского относятся в роду *Rhynchocypris* (Sakai et al., 2006). В русскоязычной литературе род *Rhynchocypris* является синонимом к роду *Phoxinus* (Атлас ... рыб, 2003).

Степень изученности различных видов голянов в основном связана с их распространенностью и массовостью. Максимальное число публикаций связано с изучением речного и озерного голянов, так как данные виды являются широкоареальными, повсеместно распространены и населяют водоемы европейской части России, а также часть Европы. Голян Лаговского и голян Чекановского являются узкоареальными, распространены в основном в водоемах Сибири и Северо-Востока России, поэтому данные по этим видам очень малочисленны (Зуев, 2007; Атлас...рыб России, 2003).

Гольян Чекановского впервые детально был описан вместе с гольяном Лаговского Б.И. Дыбовским в монографии «Systematyka ryb: Teleostei Ostariophysii – Pamiętnik Fizjograficzny» (Зуев, 2007). Там же была предложена внутривидовая организация *Phoxinus*.

Впервые в водоемах бассейна реки Нижняя Тунгуска был отмечен озерный гольян Н.А. Варпаховским (1887), а позднее в водоемах Среднего течения Енисея этот вид был кратко описан Л.В. Хохловой (1950) и А.В. Подлесным (1958) (Зуев, 2007). По современным данным, гольян Чекановского в водоемах бассейна реки Нижняя Тунгуска и в Эвенкийском водохранилище встречается довольно редко (Попов, 2009).

Первые сведения о гольяне Чекановского в водоемах бассейна реки Енисей появились в монографии А.В. Подлесного (1958), где он отметил то, что данный вид распространен от Дудинки до Минусинска, но никаких подтверждающих данных он не приводил (Подлесный, 1958). Морфо-экологические признаки данного вида были исследованы А.Г. Егоровым в водоемах бассейна р. Ангара (правый приток Енисея) (Зуев, 2007).

Для поиска информации о данном виде были использованы различные базы данных. В базе данных Fishbase (URL: <http://www.fishbase.org>) информация представлена биологией и морфологией вида, а также ареалом обитания. В данной базе данных валидным названием гольяна Чекановского является *Rhynchocypris czekanowskii*. Основным источником информации для базы данных Fishbase в области изучения гольяна Чекановского является статья Н.Г. Богуцкой и соавторов (2008). Информации в данной базе данных о гольяне Чекановского недостаточно, в связи с малоизученностью объекта. Валидным названием гольяна озерного в базе данных Fishbase является *Rhynchocypris percniurus*.

На сайте Калифорнийской академии наук в базе данных Catalog of Fishes (URL: <http://www.calacademy.org/scientists/projects/catalog-of-fishes>) кратко описан данный вид гольяна Чекановского с ссылками на литературу, связанную с изучением данного вида. В этой базе данных описаны места и условия

обитания, история открытия вида, систематика. Вид озерный голянь также кратко описан в базе данных. Указывается, на проблему с корректностью написания видового названия: *percnurus* или *perenurus*. Считается, что первоначально вид описывался как *Phoxinus perenurus* (Pallas, 1814), а также многие исследователи использовали данное видовое название в будущих описаниях (Дыбовский, 1876, 1877; Берг, 1900; Грацианов, 1907; Дыбовский, 1916), а в 1907 году Л.С. Берг необоснованно изменил название на *Phoxinus percnurus*, которое используется в современной литературе.

На сайте института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (URL: <http://www.sevin.ru/vertebrates>) содержится информационно-поисковая система позвоночных животных России. В данном блоке также имеется информация о голяне Чекановского. Информация о биологии, морфологии и распространении вида аналогична информации в Атласе пресноводных рыб (2003). Информация включает в себя перечень подвидов голяна Чекановского с информацией о дате открытия, авторе и месте нахождения вида. Информации о данном виде в каталоге недостаточно, так как вид малоизучен, подвиды также не поддавались тщательному изучению. Информации о голяне озерном в поисковой системе гораздо больше. Описание включает биологию, систематику, распространение, а также список подвидов с информацией, аналогичной голянчу Чекановского. Источниками информации является Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России (1998), Атлас пресноводных рыб (2003) и другие. Голянь озерный в некоторых местах встречается довольно редко, также включен в «Красную книгу МСОП»

При запросе информации о голяне Чекановского в Web of Science (URL: <http://isiknowledge.com>) и Scopus (URL: <http://www.scopus.com>) было найдено 3 статьи, связанные с изучением данного вида. Две статьи посвящены изучению генетических отношений между различными видами голяньев. Еще одна статья посвящена изучению сейсмодатчиков каналов у различных видов голяньев.

В статье Ito, Sakai, Shedko и соавторов (2002) проводился генетический анализ различных видов карповых, отнесенный к родам *Phoxinus* и *Rhynchocypris*, обитающим на севере Дальнего Востока. Было идентифицировано путем кластерного анализа несколько видов: *Phoxinus phoxinus*, *Rhynchocypris oxycephalus*, *R. perenurus*, *R. czekanowskii*, *R. kumgangensis*, *R. semotilus* и *R. lagowskii* (Ito et al., 2002).

В более поздней статье Sakai, Ito, Shedko и соавторов (2006) проводился аллозимный анализ и анализ митохондриальной тРНК между видами гольянов, обитающими на севере Дальнего Востока: *Phoxinus phoxinus*, *Rhynchocypris oxycephalus*, *R. perenurus*, *R. czekanowskii*, *R. kumgangensis*, *R. semotilus*, *R. lagowskii* и *R. sp.* (*bergi*?). Анализ проводился для того, чтобы установить родство между видами, обитающими на севере Дальнего Востока. Благодаря данному анализу было выяснено, что *R. lagowskii* из Японии и бассейна Амура и *R. sp.* из Владивостока, ранее отнесенные к *R. lagowskii* многими авторами, оказались различными путем кластерного анализа. Также было выяснено, что *R. oxycephalus* и *R. percnurus* гаплотипны видам *R. Lagowskii* и *R. czekanowskii*, что может говорить о том, что между видами могла произойти межвидовая гибридизация, что могло привести к возникновению новых видов. При кластерном анализе видов было выделено то, что *Rhynchocypris* образует монофилетический кластер с ельцами родов *Tribolodon* и *Pseudaspius*, а не с родом *Phoxinus* (Sakai et al., 2006).

Третья статья Fujita и Nosoya, 2005 посвящена изучению сейсмоденситивной системы головы различных видов гольянов рода *Phoxinus*: *P. phoxinus*, *P. kumgangensis*, *P. semotilus*, *P. lagowskii*, *P. oxycephalus*, *P. percnurus* и *P. czekanowskii*). В роде *Phoxinus* инфраорбитальный (IO) канал не связан с супраорбитальным (SO) и преоперкуломандибулярным (POM) каналом. Объединенный с двух сторон головы супраорбитальный (SO) канал наблюдался у всех исследуемых видов гольянов рода *Phoxinus*, кроме *P. perenurus* и *P. Czekanowskii* на протяжении всего развития. Супратемпоральный канал оказался объединенным у *P. lagowskii*, *P. oxycephalus* и *P. czekanowskii* в зрелом

состоянии. Преоперкуломандибулярный (*POM*) канал объединен у *P. kumgangensis*, и зрелых *P. lagowskii* и *P. oxucephalus*. Количество пор также варьирует у различных видов гольянов рода *Phoxinus*. Наблюдались внутривидовые вариации объединения супратемпоральных (*ST*) и преоперкуломандибулярных (*POM*) каналов, а также количество пор супратемпоральных (*ST*) каналов у *P. lagowskii*. Сделан вывод о том, что каналы у различных видов специфичны и это связано с местом их обитания, а также с размерами рыбы (Fujita, Nosoya, 2005).

Гораздо больше информации можно получить при запросе о гольяне озерном на Web of Science и Scopus. В Web of Science на данный запрос было доступно 14 статьи. А в Scopus было доступно 16 статей. Некоторые статьи являются идентичными статьям при запросе о гольяне Чекановского.

Первая статья в Web of Science Bogutskaya и соавторы (2005) посвящена изучению истинного видового названия гольяна озерного. В данной статье решается вопрос, какой вариант видового названия является наиболее верным: *percnurus* или *perenurus*. Вопрос возник в результате ошибочной замены на *c* во время печати. В настоящее время правильным считается написание *percnurus*.

Статья Kuszniierz, Pasko и Tagayev (2011) указывает на то, что гольян озерный имеет огромный ареал обитания, распространенный от Польши до Чукотского полуострова, а также острова Сахалина, Кореи и Японии. Вследствие географической изрезанности ландшафта, изменению климата и т.д., гольян озерный имеет высокую изменчивость и выделено несколько подвидов: *Eupallasella percnurus*, *Eupallasella stagnalis*, *Eupallasella ignatowi*, *Eupallasella mantschuricus*, *Eupallasella sachalinensis*. Подвид *Eupallasella stagnalis* возможно необходимо выделить в отдельный вид.

В статье Boron, Jankun и Kuszniierz (1997) производилось установление кариотипа озерного гольяна северной части Польши. Окрашивание хромосом производилось путем окрашивания по Гимзе и Ag-NOR. В результате число диплоидных хромосом $2n=50$, а кариотип характеризуется самой большой акроцентрической парой, что означает родственные связи между данным видом

и родами *Phoxinus Moroco*. Также в отличии североамериканских видов, которые имеют 1 пару NOR-несущих хромосом, данный вид гольянов имеет 2 пары NOR-несущих хромосом. Более поздняя статья Woron (2001) посвящена сравнительному анализу кариотипов гольяна речного и гольяна озерного из озер Польши. В предыдущих работах были выявлены сходства данных видов в числе диплоидных хромосом ($2n=50$), а также парой самых больших акроцентрических хромосом. Для описания кариотипов в данной работе использовались С-диапазоны, окрашивание серебром (Ag) и флуоресцентное окрашивание с помощью хромомиицина АЗ. В результате в хромосомном наборе гольяна речного Ag-NOR-участки расположены на теломерах двух метацентрических и двух субметацентрических хромосомах, тогда как у озерного гольяна Ag-NOR-участки располагаются на теломерах более короткого плеча двух пар субметацентрических хромосом. Таким образом можно говорить о том, что виды не являются близкородственными.

Статья Kaczmarczyk и Wolnicki (2016) посвящена изучению генетического разнообразия озерного гольяна на территории Польши, которые находятся под угрозой исчезновения, и рекомендациям для его сохранения. Выяснилось, что гольян озерный на территории Польши имеет очень малую изменчивость, но среди различных изолированных популяций существуют значительные генетические различия вследствие того, что различные популяции изолированы друг от друга, поэтому знание всех этих различий дает представление о виде в целом, а также позволяет принять необходимые меры, для сохранения этого вида на территории Польши.

Целью работы Kuznierz, Vorsuk и соавторов (2006) является изучение статуса гольяна озерного в озерах Польши, а также возможность искусственного воспроизведения популяции, с целью сохранения этого вида. В данной статье указаны возможные пути появления и обособления данного вида в Европейской части. Гольян озерный населяет мелкие, эвтрофные озера. В Сибири возможно появление данного вида в медленнотекущих реках. На территории Польши данный вид является исчезающим. Причиной тому может

быть дренаж озера, либо его заполнение. Существуют различные методы для искусственного воспроизведения гольяна озерного, которые, как показали результаты данного исследования могут быть очень эффективными. Но такие действия могут вызывать высокий поток генов, который нарушит естественные популяции и привести к дальнейшему падению численности.

Несколько работ посвящены сохранению гольяна озерного на территории Польши. В работе Dietrich, Peciо и соавторов (2014) исследовались характеристики и подвижность сперматозоидов двух различных изолированных популяций гольяна озерного. Различия в характеристиках сперматозоидов оказались значительными, что говорит о различных экологических условиях и генетических различиях. В другой работе Dietrich, Wolnicki и соавторов (2015) разрабатывались методы кратковременного хранения и криоконсервации сперматозоидов гольяна озерного для искусственного воссоздания и поддержания популяции.

Несколько работ посвящены изучению развития гольяна озерного на эмбриональной стадии, а также воздействия на эмбрион внешних факторов. Статья Kamin ski, Kamler и соавторов (2006) посвящена исследованию воздействия различных температур на развитие эмбриона и личинок. Оптимальными, для развития гольяна озерного на эмбриональной и личиночной стадии являются температуры 22-25⁰С. А в статье Hliwaa, Król (2016) указано влияние температур на половую дифференциацию в период гонадогенеза. В результате, на половую дифференциацию температуры не влияют.

Изучение влияния кормов на развитие молодняка озерного гольяна указано в статье Kamiński, Korwin-Kossakowski (2004). Исследовались четыре типа корма, три из которых являются коммерческими, а один – некоммерческий, с замороженными личинками хирономид. Молодняк выращивали при температуре 22⁰С. Наиболее эффективным является некоммерческий корм с замороженными личинками, который вполне можно использовать для искусственного воспроизведения исчезающего вида.

Изучение паразитов гольяна озерного описано в статье Popiolek, Okulewicz (2005). В кишечнике гольяна озерного из Польши найдено 2 вида личинок нематод, которые единственные обитают в озерах Польши: *Raphida scarisacus* (Bloch, 1799) и *Spiroxys contortus* (Rudolphi, 1819). *Spiroxys contortus* ранее не обнаруживался в кишечнике гольяна озерного.

Впервые попытка искусственного воспроизведения популяции озерного гольяна была описана в статье Kamiński, Kuszniarz (2004) с помощью препарата Ovorel (аналог GnRH). Исследование проводилось на двух популяциях. Одну популяцию обрабатывали двукратно, а вторую популяцию – однократно. Двукратная доза препарата привела к более высокой скорости овуляции, по сравнению с однократной дозой (70% и 25% соответственно). Препарат положительно влияет на вылупление личинок (98,4-100%), а также на долю личинок без деформации (91,1% и 96,5% соответственно в двух группах). Результаты позволяют оценить положительное воздействие препарата на размножение и развитие гольяна озерного.

1.2 Биология гольяна Чекановского и гольяна озерного

Гольян Чекановского – сравнительно небольшого размера рыба. По морфологии вид имеет сходство с озерным гольяном. Тело удлинненное, веретенообразное. Достигает длины до 10 см. Рот полунижний. Лоб слегка выпуклый. Окраска рыбы неоднородна: спина коричневая, брюшко светлое, бока коричнево-золотистые с темными пятнышками. Боковая линия доходит до заднего конца грудных плавников. Чешуя на брюхе несколько меньше, чем на боках (Атлас...рыб России, 2003). Для гольяна Чекановского свойственен половой диморфизм. Самцы в половозрелом возрасте легко отличаются от самок наличием заостренного полового сосочка, который появляется у самцов на втором году жизни, а также более мелкими размерами (Зуев, 2007).

Биология данного вида изучена слабо. По биологическим характеристикам вид имеет сходство с речным гольяном. Гольян Чекановского

нерестится в начале июня в реках, протоках и озерах. Самки достигают половозрелости при длине 7,1 см, а самцы – 5,2-5,8 см. (Атлас...рыб России, 2003; Новоселов, 2015; Кириллов и др., 2008). Плодовитость достигает 0,4-5,0, в среднем до 2 тыс. икринок. Откладывают икру на растительности (фитофилы) (Кириллов и др., 2008). По мнению П.А. Попова, голяян Чекановского относится к псаммолитофилам, выметывающим икру на песчано-галечный (или галечно-песчаный) грунт. (Попов, 2009). Различные данные о месте выметывания икры могли появиться из-за того, что голяян Чекановского – очень пластичный вид, который может приспосабливаться к различным средам обитания. Голяян питается водорослями, организмами зообентоса и летающими насекомыми. Является фито-бентофагом (Кириллов и др., 2008; Горлачева, 2011). Основу рациона голяяна Чекановского составляют личинки хирономид, фитопланктон, нитчатые водоросли и растительность (Горлачева, 2011).

Голяян Чекановского может обитать в реках, водоемах и протоках (Кириллов и др., 2008). Предпочитает водоемы небольшой глубины (в среднем $0,113 \pm 0,066 \text{ км}^2$). Температура воды может колебаться в пределах $11,3-25,6^{\circ}\text{C}$, активная реакция воды рН 6,5-7,6. Голяян Чекановского – типичный реофил (Зуев, 2007; Попов, 2013)

Данный вид относится к бореально-равнинному фаунистическому комплексу (Афонин, 2014; Попов, 2012; Кириллов и Книжин, 2013). Обитает на бореально-палеарктическом ареале (Кириллов и др., 2008; Кириллов, 2007).

Голяян Чекановского не имеет промыслового характера, но играет важную роль в биоценозах. Вид является объектом питания для крупных промысловых хищных рыб (Атлас...рыб России, 2003; Зуев, 2007).

Голяян озерный также имеет небольшие размеры, но в отличие от голяяна Чекановского больше и может достигать до 18 см в длину. Тело высокое. Рот конечный. Тело окрашено в темно-голубовато-золотистый цвет. Плавники имеют оранжевый цвет. Чешуя несколько больше, чем у голяяна Чекановского и других рыб данного рода. Боковая линия может быть полной и не полной (Атлас...рыб России, 2003). Половой диморфизм не выявлен, кроме

незначительного различия в абсолютной длине (самки преимущественно больше самцов) (Сафронов, Никитин, 2005).

Гольян озерный является типичным лимнофилом (обитает только в озерах) (Корзун и др., 2010). Предпочитает в основном карстовые, пойменные озера, искусственно созданные водоемы. В основном ведет придонный образ жизни (Атлас...рыб России, 2003). Обитает в изолированных водоемах с большим количеством водной растительности (Свердлова, 2011). Озерный гольян может выносить предельно низкие концентрации кислорода и заморы. Зимует, зарывшись в ил (URL: <http://www.fishbase.org>).

Гольян в основном питается водорослями, но в желудочно-кишечном тракте нередко можно встретить представителей зообентоса. Является фито-бентофагом (Горлачева, 2011). Гольян озерный, в отличие от других видов гольянов в основном не является источником питания других хищных видов рыб, так как обитает в изолированных водоемах, где другие виды не встречаются. Но он является источником питания для околводных птиц (Свердлова, 2011).

Озерный гольян относится к бореальному пресноводному равнинному фаунистическому комплексу (Попов, 2009; Чугунова, Вышегородцев, 2012). Данный вид подразделяется на 8 подвидов, но учитывая его способность к изменчивости, объективно выделять подвиды не удастся и данный вид необходимо считать монотипическим. В некоторой литературе выделяется в отдельный род *Eupallasella* (Решетников, 1998).

1.3 Распространение

Сведения о гольянах многочисленны в фаунистических сводках по различным территориям, но видовая принадлежность гольянов в этих работах не указывается. Это может быть связано с тем, что видовая идентификация гольянов сложна, а также что промыслового значения гольяны не несут, кроме

территории Якутии, где озерный голянь имеет промысловое значение (Зуев, 2007; Атлас...рыб России, 2003).

Голянь Чекановского обитает в реках бассейна Северного Ледовитого океана: от р. Кара до р. Колыма; в водоемах бассейна реки Амур (обычен в верховьях, в среднем и нижнем течениях встречается редко) (М. Kottelar, 2006). Встречается в Монголии: рр. Туул, Онон и Керулен, Ульдза, Халкин-Гол оз. Буйр-Нур; Также обитает в Сибири (Обь, Енисей, Лена) и на Дальнем Востоке (Зуев, 2007; Никитин, 2010). Вид не обитает в реках охотоморского побережья. (Атлас...рыб России, 2003). В реках Якутии (от р. Лены до р. Колымы) является эндемиком, очень редкий (Кириллов, 2007). На реке Ханка голянь Чекановского не является эндемиком и представляет открытую экосистему (Кассал, 2015).

На территории Ненецкого автономного округа (НАО) голянь Чекановского занесен в Красную книгу так как является маргинальным видом, обитающим на краю ареала (Новоселов, 2015).

П.А. Попов в своей работе отмечал, что голянь Чекановского распространен в водоемах бассейнов рек Обь, Енисей, Лена и Колыма. В оз. Байкал голянь Чекановского не найден. Также отмечено, что данный вид является видом-аборигеном для данных территорий (Попов, 2009).

Голянь Чекановского отмечен в реке Томь, которая является правым притоком Оби, но биология вида на данной территории практически не изучена и сведений о виде мало (Romanov et. al, 2011). Вид также отмечен в реке Иртыш, является видом-аборигеном в данной области и имеет небольшую численность, связанную с небольшим ареалом обитания (Кассал, 2015).

В водоемах Северо-востока России (бассейны рек Анадырь и Колыма) были описаны голяны озерный, речной и Чекановского (Зуев, 2007).

В водоемах бассейна рек Енисей и Пясины сведений о голянях недостаточно, и представлены они в основном заметками о присутствии в конкретных водоемах и иногда краткой морфо-биологической

характеристикой. Но не существует данных по анализу межпопуляционной и межвидовой изменчивости на данных территориях (Зуев, 2007).

До заполнения водой Красноярского водохранилища там, вероятно, обитали несколько видов гольянов, включая гольяна Чекановского (Чугунова и Вышегородцев, 2012). Данный вид встречается в Иркутском, Братском и Усть-Илимском водохранилищах (Попов, 2012).

Также гольян Чекановского был отмечен в 2000 г в бассейне реки Кан С.М. Чупровым и В.В. Давыдовым, и эта точка является самой южной чертой ареала распространения гольяна Чекановского в водоемах бассейна реки Енисей. В водоемах левобережной части Енисея вид не обнаружен. Также особи гольяна Чекановского были найдены в Эвенкии и Туруханском районе (Зуев, 2007).

В среднем течении Колымы П.А. Дрягин обнаружил один экземпляр гольяна, который сам исследователь признает как помесь гольяна озерного и гольяна Чекановского, так как по конечному рту он сходен с озерным гольяном, а по боковой линии и хвостовому стеблю – с гольяном Чекановского (Берг, 1949).

Гольян Чекановского имеет сходство с озерным гольяном и отличается от него длиной тела, окраской и некоторыми морфологическими особенностями (Вышегородцев, 2000). Озерный гольян обитает в заболоченных озерах, непроточных, заиленных и зарастающих водоемах. Гольян Чекановского встречается вместе с озерным гольяном, но малочислен (Вышегородцев, 2000). Но также гольян Чекановского может обитать в местах с течением (Берг, 1949).

Ареал обитания гольяна озерного прерванный. Обитает в озерах Западной Европы (территория Польши), европейской части России, а также бассейнах рек Ледовитого и Тихого океанов (Россия, Китай, Казахстан, Япония, Моноголия) (Атлас...рыб России, 2003).

В Западной Европе играет значительную роль как реликтовый вид, находящийся под угрозой исчезновения (URL: <http://www.fishbase.org>). Поэтому на территории Польши принимаются активные меры по защите

озерного гольяна. В Польше гольян озерный обитает на территории 5 воеводств, где и проводятся активные мероприятия для защиты реликтового вида от вымирания: Поморское воеводство (Гданьск), Куявско-Поморское воеводство (Быдгош), Мазовецкое воеводство (Варшава), Любелское воеводство (Люблин) и Велкопольское воеводство (Познань) (Radtke, 2011; Wolnicki, Kaminski et al., 2011; Wolnicki, Kaminski et al., 2011; Wolnicki, Sikorska et al., 2011; Sikorska, 2011).

Гольян озерный в России обитает практически во всех озерах, принадлежащих бассейнам всех рек Северного Ледовитого океана: от Северной Двины до Колымы и Анадыря; в реках Охотского моря, в бассейне реки Амур, Суйфун и реках Сахалина (Решетников, 1998).

В бассейне реки Лены гольян озерный обитает в верхнем течении совместно с гольяном Лаговского и речным гольяном (Свердлова, 2011).

Обитает на полуострове Ямал в прилегающих пресноводных водоемах, где в 2005-2006 гг. являлся редким видом, в 2008 г – обычным видом, а в 2009-2011 гг. статус не известен (Кижеватов, 2013).

На острове Сахалин гольян озерный представлен двумя подвидами: *Phoxinus percnurus sachalinensis* (сахалинский озерный гольян) и *Phoxinus percnurus mantschuricus* (маньчжурский озерный гольян) (Сафронов, Никитин, 2005).

Озерный гольян также встречается в северо-восточном Казахстане (Атлас...рыб России, 2003).

Глава 2. Материалы и методы

Материал для исследования был собран в июле 2016 года. Отлов рыб был произведен с помощью ихтиологического сачка и зафиксирован 4%-м раствором формальдегида. Было собрано и проанализировано 2 выборки общей численностью 58 особей гольяна Чекановского из двух озер: оз. Позитив (25 экз.) и оз. Мелкое (24 экз.) и 1 выборка общей численностью 25 особей гольяна озерного из озера Дурное. Озеро Позитив располагается на речке Савина, которая непосредственно впадает в р. Енисей. Озеро Мелкое располагается вблизи ручья Соснового, он впадает в Малую Бобровку, а Бобровка в Енисей. (рис. 1). Озеро Дурное располагается между деревнями Кононово и Абакшино. Рядом протекает ручей Исток.

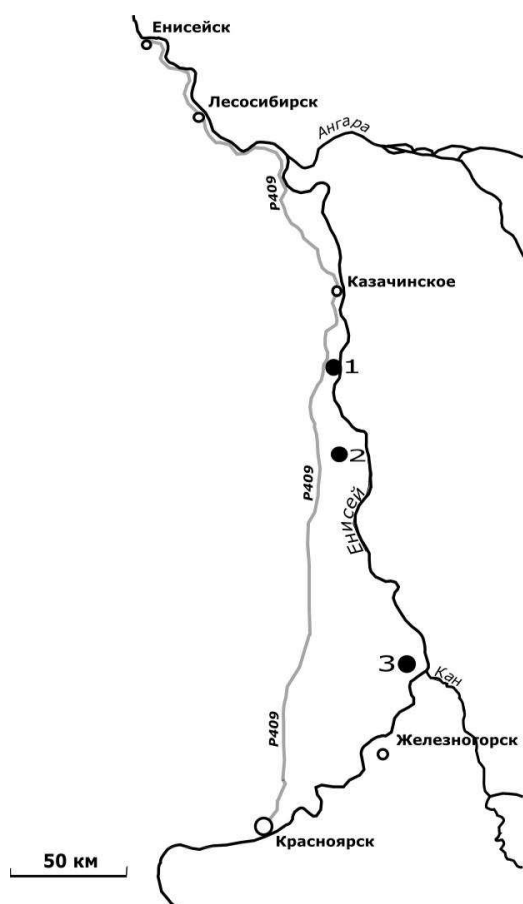


Рисунок 1 - Месторасположение сбора материала (1- оз. Позитив (57°27'08,8"N, 93°11'04,9"E); 2 – оз. Мелкое (57°25'19,5"N, 93°10'38,6"E); 3 – оз. Дурное (56°34'35,7"N, 93°41'39,7"E))

Площадь озера Позитив около $0,3 \text{ км}^2$, глубина около 2-3 м, рН=8,31, прозрачность воды 1 м. В озере обитают виды: голяян Чекановского – *Rhynchocypris czekanowskii* Dybowski, 1869, сибирский голец – *Barbatula toni* (Dybowski, 1869), обыкновенный карась – *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758), серебрянный карась – *Carassius gibelio* (Bloch, 1782), верховка – *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843). Макрофиты озера: Элодея канадская - *Elodea canadensis* Michx (1803), Рдест гребенчатый – *Stuckenia pectinata* Borner, 1912.

Площадь озера Мелкое около $0,1 \text{ км}^2$, глубина 1 м, рН=7,5, прозрачность воды 0,3 м. В озере обитают виды: голяян Чекановского – *Rhynchocypris czekanowskii* Dybowski, 1869, серебрянный карась – *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) и сибирский голец – *Barbatula toni* (Dybowski, 1869).

Площадь озера Дурное 3 км^2 , глубина 3-4 м, рН=6,5, прозрачность воды 1,5 м. В озере обитают виды: озерный голяян – *Rhynchocypris percunurus* (Pallas, 1814), обыкновенный карась – *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758), серебрянный карась – *Carassius gibelio* (Bloch, 1782), верховка – *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843). Прозрачность воды измерялась с помощью диска Секки (Константинов, 1986).

В лабораторных условиях был проведен биологический и морфологический анализ по следующим характеристикам.

Морфологическое описание произведено по пластическим (28) и меристическим (3) признакам. Пластические признаки (Правдин, 1966 с модификациями): промеры тела (L – длина всей рыбы, l – длина туловища, H – наибольшая высота тела, h – наименьшая высота тела, aD – антедорсальное расстояние, aP – антепектральное расстояние, aV – антевентральное расстояние, aA – антеанальное расстояние, PV – расстояние между P и V , PA – расстояние между P и A , VA – Расстояние между V и A , PD – Расстояние между P и D , pA – постанальное расстояние, pD – постдорсальное расстояние iO – межглазничное расстояние, B – максимальная ширина тела), промеры головы (Ch_1 – высота головы у затылка, Ch_2 – высота головы в районе глаза, C – длина головы, aO – длина рыла, O – диаметр глаза, pO – посторбитальное расстояние) и промеры плавников (lP – длина грудного плавника (P), lV – длина брюшного

плавника (V), lD – длина спинного плавника (D), hD – ширина спинного плавника (D), lA – длина анального плавника (A), hA – ширина анального плавника (A). Меристические признаки: количество лучей в плавниках (грудной (P), брюшной (V), спинной (D), анальный (A)) (Правдин, 1966), количество позвонков (общее количество позвонков (V_{ert}), позвонки переднего отдела (V_a), переходные позвонки (V_j), позвонки заднего отдела (V_c)), количество каналов головы сейсмодатированной системы (инфраорбитальный канал (IO), мандибулярный канал (MC), преоперкулярный канал (PO), супраорбитальный канал (SO), супратемпоральный канал (ST)).

Пластические признаки измерялись с помощью штангенциркуля с нониусом. Измерение производилось с точностью до 0,1 мм. Образец при измерении располагалась на дощечке, на которой фиксировалась иголками. Промеры головы, тела и плавников рассчитывались в процентном отношении. Промеры головы рассчитывались по отношению в длине головы (C), а промеры тела и плавников рассчитывались относительно длины туловища (l).

Количество лучей в плавниках подсчитывалось после окраски плавников щелочным раствором ализарина (1%). Отдельно считались ветвистые и неветвистые лучи. Первые несколько лучей считались, как неветвистые, а остальные – ветвистые. Подсчитывались лучи под биноклем.

В монографии Xing-Yu Chen (1996) делит костную систему рыб на четыре составные части: мозговой и лицевой череп, позвоночный столб и придатки. Позвоночный столб у всех рыб рода *Phoxinus* можно разделить на грудные и хвостовые позвонки. Между ними обычно два-три позвонка являются переходными. В среднем у гольянов от 37 до 40 позвонков из которых 18-20 позвонков составляют грудные, а 17-21 – хвостовые. В диссертации Зуева И. В. (2007) позвоночный столб разделяют на пять частей: позвонки Веберова Аппарата, грудные позвонки, переходные позвонки, хвостовые позвонки и уростиль.

Для более детального изучения остеологии гольянов существует методика от Jonathan W. Armbruster (Электронный ресурс:

http://www.cypriniformes.org/cln_sta_methods.html), благодаря которой можно получить остеологический препарат. Данная методика модифицировалась, так как цели окрашивать хрящевую ткань не было. Свежие образцы нужно оставить в 10%-м растворе формалина в течении 5 дней, после промыть водой и оставить храниться в воде на несколько дней. Далее образцы нужно поместить на 2-5 дней сначала в 30%-й раствор этанола, а после в 70%-й раствор этанола. В том случае, если рыба уже зафиксирована, то этот шаг следует пропустить. Если образцы большие, то следует сделать надрезы на коже. Необходимо удалить ЖКТ и половые органы рыб. Образец поместить в раствор (15% - раствор гидроксида калия+85% - перекись водорода) для отбеливания. Если образец не пигментирован, то этот шаг следует пропустить. Оставить в растворе в течении часа. Образец поместить в 1%-й раствор гидроксида калия с ализарином на 2-4 недели до окрашивания костей в темно-фиолетовый цвет в растворения всех мягких тканей, своевременно меняя раствор. Далее поместить образец сначала на 2-7 дней в раствор (70% гидроксида калия+30% глицерина), потом на 2-7 дней в раствор (40% гидроксида калия+60% глицерина), а после образец полностью поместить в смесь глицерина для хранения.

Позвонки дифференцировали на позвонки переднего отдела, позвонки заднего отдела, а также переходные позвонки. Число позвонков считали с уростилем, принимая его за один отдельный позвонок (Правдин, 1966). Позвонки Веберова Аппарата относили к грудным позвонкам и их количество принимали за 4 позвонка.

Боковую линию рыб иначе называют сейсмодатчиком (Касумян, 2003). Состоит она из двух отделов: каналы головы и каналы тела. У разных видов рыб строение сейсмодатчика различается (Chen, 1996).

У карповых рыб среди головных каналов различают инфраорбитальный (*infraorbital*), супраорбитальный (*supraorbital*), ушной (*otis*), преоперкуломандибулярный (*preoperculomandibular*) и супратемпоральный

(*supratemporal*) каналы. Так же *Phoxinus* имеют вышеперечисленные каналы. Но у рыб рода *Phoxinus* преоперкулярный канал разделяется на мандибулярный и преоперкулярный каналы, супраорбитальный канал прерывается между лобной и носовой костями (Chen, 1996). В статье Т.Fujita и К.Nosoya (2005) среди головных каналов гольянов различают инфраорбитальный, мандибулярный, преоперкулярный, супраорбитальный и супратемпоральный каналы.

Для подсчитывания сейсмоденситивных каналов рыбу сначала обесцвечивали в 3%-ом растворе пероксида водорода, потом подкрашивали каналы водным раствором метиленового синего (несколько кристалликов метиленового синего на 100 мл воды). Каналы подсчитывались под биноклем. Использовался модифицированный метод Т.Fujita и К.Nosoya (2005).

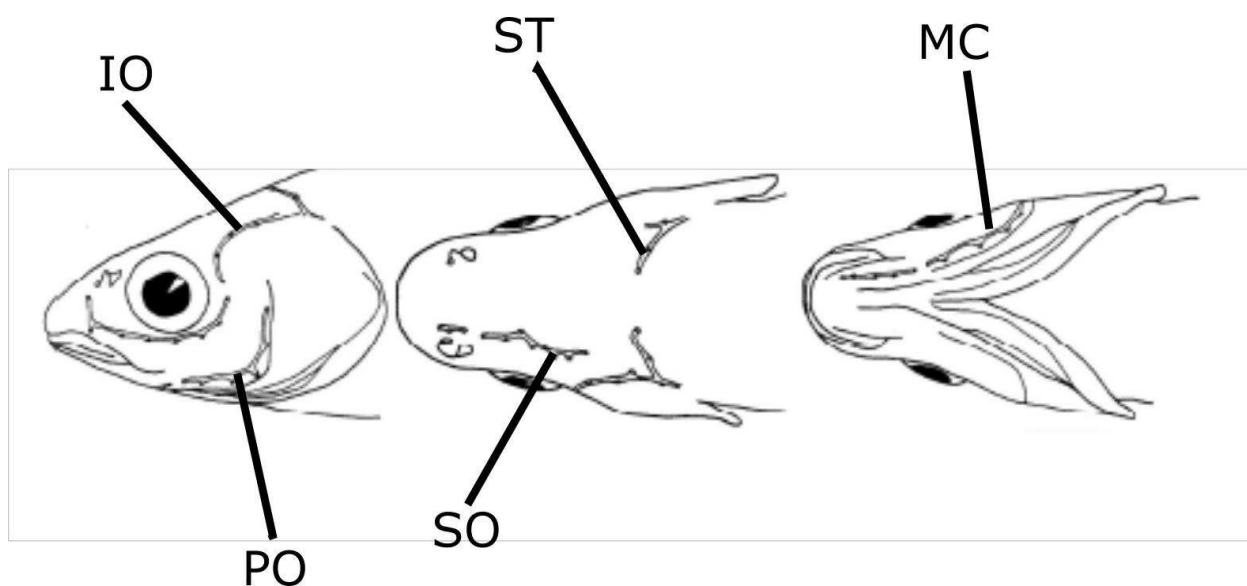


Рисунок 2 - Сейсмоденситивные каналы гольяна Чекановского (по Т.Fujita and К.Nosoya, 2005): *IO* – инфраорбитальный канал, *MC* – мандибулярный канал, *PO* – преоперкулярный канал, *SO* – супраорбитальный канал, *ST* – супратемпоральный канал

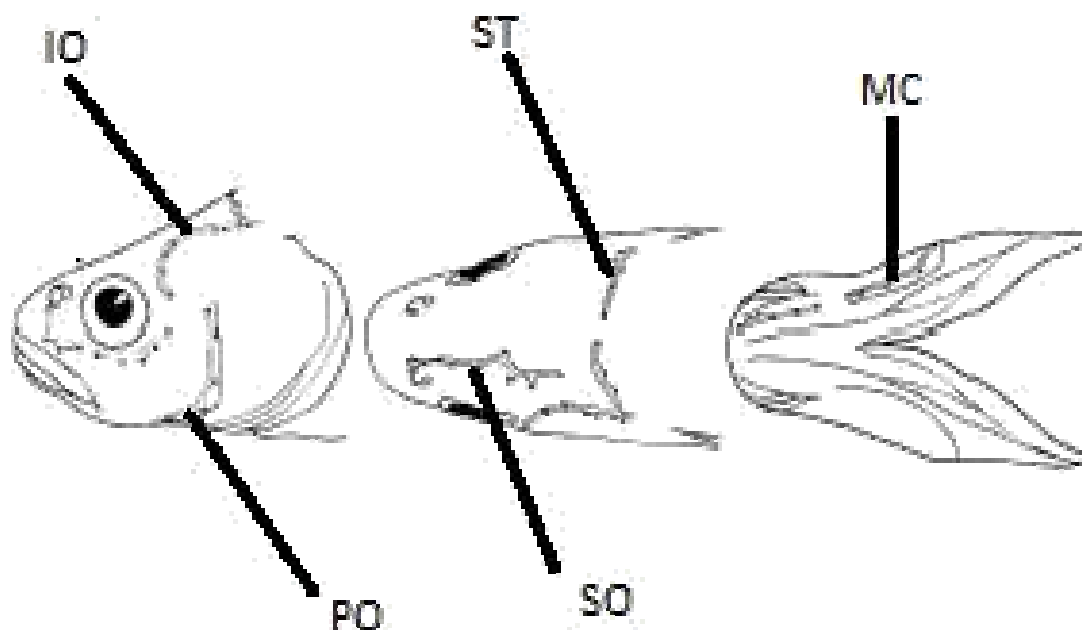


Рисунок 3 - Сейсмодатчики гольяна озерного (по T.Fujita and K.Nosoya, 2005): *IO* – инфраобритальный канал, *MC* – мандибулярный канал, *PO* – преоперкулярный канал, *SO* – супраорбитальный канал, *ST* – супратемпоральный канал

Также были определены биологические характеристики: масса, пол, стадия зрелости гонад, стадия жирности, наполненность желудка. Исследовали спектр питания гольянов в водоемах.

Массу определяли в граммах (*g*) на весах с точностью до 0,01 г. Определялся вес с органами и без органов.

Стадию зрелости гонад определяли с помощью единой универсальной шкалы зрелости половых желез самок и самцов с кратким описанием оогенеза и сперматогенеза по шестибальной шкале (I-VI) (Иванов, 1988).

Жирность рыб определяли по пятибальной шкале (I-V) по Никольскому (1963) (Правдин, 1966).

Чтобы исследовать спектр питания, рыбу изначально фиксировали 4%-м раствором формальдегида. После извлекали пищеварительный аппарат полностью, от начала пищевода до конца задней кишки, очищая от желез пищеварительного тракта, жировых ниток и др.. Желудочно-кишечный тракт

фиксируют в 4%-м растворе формальдегида индивидуально с этикеткой, на которой указывали порядковый номер рыбы (Правдин, 1966).

После доставали содержимое пищеварительного аппарата, измеряли на аналитических весах с точностью 0,001 г. Так как содержимое желудка очень мало, то помещали его на предметное стекло с каплей воды, накрывали покровным стеклом и просматривали под микроскопом с увеличением 4х и 10х. Каждый найденный организм или группу организмов измеряли отдельно, рассчитывали частоту встречаемости организмов и процент по массе. Также учитывали сохранность организмов. Все организмы определялись до отрядов и классов. Для определения стратегий питания гольянов использовался графический модифицированный метод Costello (1990), где каждая точка представляет собой положение определенного компонента питания, указывающая на его стратегию питания. По оси абсцисс откладывается координата частоты встречаемости, а по оси ординат - процент по массе каждого таксона. В классическом методе частота встречаемости ($\%F_i$) и процент по массе ($\%A_i$) рассчитывается:

$$\% = \left(\frac{\sum N_i}{\sum S_i} \right) \times 100 \quad (2)$$

где N_i – число рыб с определенным компонентом питания в желудке, N – общее количество рыб, S_i – масса определенного компонента в желудке, S_t – общая масса содержимого желудка.

Для модифицированного метода предлагается новый параметр ($\%P_i$), включающий расчет только для тех желудков, в которых имеется определенный компонент питания:

$$\% = \left(\frac{\sum N_i}{\sum S_i} \right) \times 100 \quad (3)$$

Информацию о стратегии питания можно получить путем изучения распределения точек вдоль диагоналей и осей диаграмм. Увеличение процентного отношения по диагонали от нижнего левого угла до верхнего правого угла говорит о мере важности какого-либо компонента питания и

точка, расположенная в верхнем правом углу означает, что компонент питания является доминантным и встречается в большинстве желудков в значительном количестве. Увеличение процентного отношения по вертикальной оси показывает специализацию организма. Точка в верхней части графика означает, что вид является специалистом и в основном употребляет определенный компонент питания, а точка внизу графика означает, что вид является генералистом и употребляет множество различных компонентов. Диагональ от правого нижнего угла до левого верхнего угла обозначает количество компонентов в экологической нише и в верхнем левом углу компонентов больше, чем в правом нижнем углу (рис. 3).

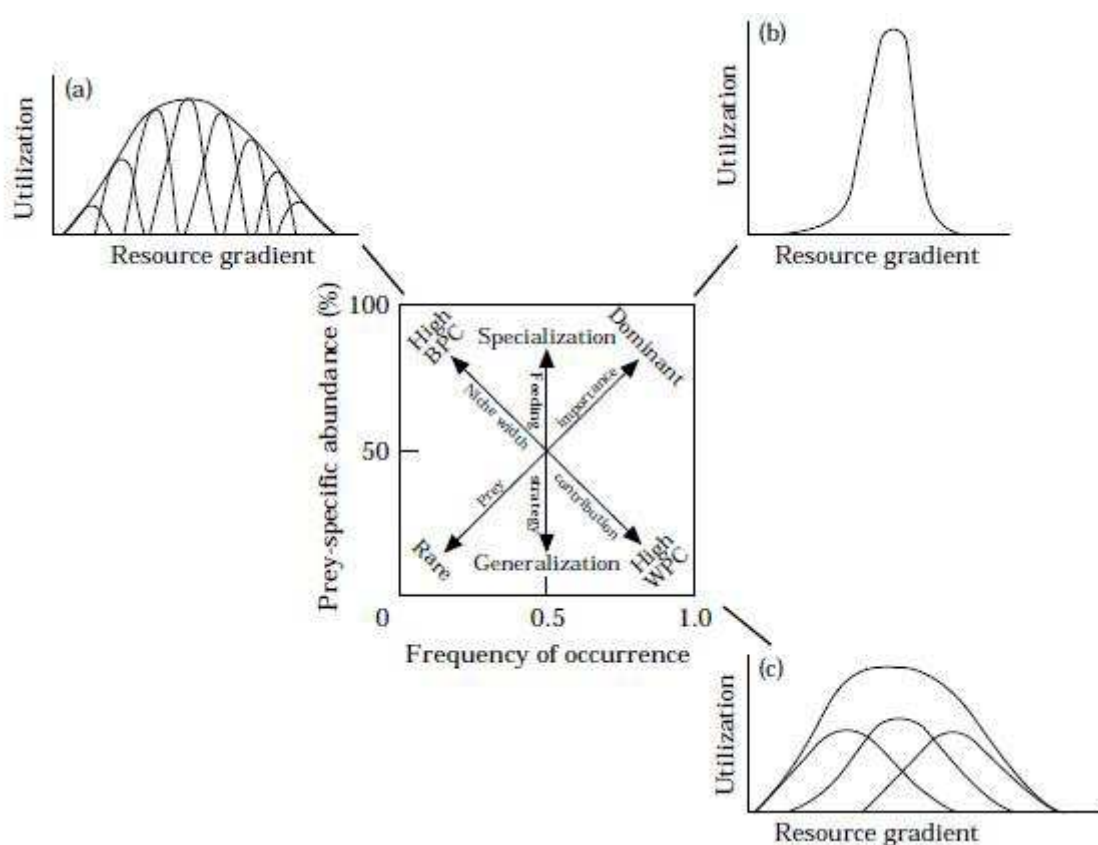


Рисунок 4—Диаграмма для интерпретации стратегий питания (по центру) и определения ширины экологической ниши (a, b, c) (по Amundsen и др., 1996).

При статистической обработке материала по пластическим и меристическим признакам рассчитывали среднее значение, стандартное

отклонение, ошибку. Достоверность различий определяли с помощью t -критерия Стьюдента.

Для сравнения двух популяций гольяна Чекановского из озер Позитив и Мелкое и популяции гольяна озерного из озера Дурное использовался метод главных компонент.

В качестве метода сравнения пластических и меристических признаков популяций гольяна Чекановского, найденных в оз. Позитив и оз. Мелкое с другими популяциями данного вида, а также популяции озерного гольяна с популяциями, обитающими на территории нашего региона, использовался кластерный анализ. В качестве меры дистанции использовалось евклидово расстояние.

Для статистических расчетов использовалась программа Microsoft Excel. Для кластерного анализа, для расчета метода главных компонент и стратегий питания гольянов использовалась программа Past.

Глава 4. Выводы

1. Половой диморфизм по пластическим признакам в исследованных популяциях гольянов Чекановского и озерного выражен слабо (<20% признаков). Различия между популяциями гольяна Чекановского из двух разнотипных озер проявляются только по количеству пор в некоторых каналах (*IO*, *SO*) сейсмодатчика системы.
2. Исследованные южные популяции гольяна Чекановского обособлены от прочих популяций бассейна р. Енисей по совокупности пластических и меристических признаков; популяция гольяна озерного озера Дурное – только по меристическим.
3. Наиболее существенные различия в морфологии между гольянами озерным и Чекановского проявляются по форме головы, высоте тела и расположению головных каналов сейсмодатчика системы. Головная часть сейсмодатчика системы в целом лучше развита у гольяна озерного.
4. Спектры питания исследованных популяций включали от 5 до 7 сходных компонентов, среди которых во всех случаях доминировали по биомассе и частоте встречаемости зеленые водоросли. Прочие компоненты имели низкие частоты встречаемости, но при этом высокую биомассу у отдельных особей.

Список литературы

1. Атлас пресноводных рыб России: Т.1 / Под ред. Ю. С. Решетникова. – 2-е изд. - Москва: Наука, 2003. - 379 с.
2. Афонин, А.В. Состав и фаунистические комплексы рыб антропогенно нарушенных притоков Онона в Кыринском районе Забайкальского края / Сборник трудов Сохондинского заповедника исследования в охранной зоне. / А.В. Афонин. – Чита: Экспресс-издательство. - 2014. – С. 15-20.
3. Берг, Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Часть 2. / Л.С. Берг. – издание 4-ое, испр. и доп. – Ленинград.: Академия наук СССР. - 1949. – С. 478-925.
4. Богуцкая, Н.Г. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями: монография / Н.Г. Богуцкая, А.М. Насека; под ред. И.М. Кержнера. – Москва: Товарищество научных изданий КМК. - 2004. – 389 с.
5. Вышегородцев, А.А. Рыбы Енисея: справочник / А.А. Вышегородцев. – Новосибирск: Наука. Сибирская издательская фирма РАН. - 2000. – 188 с.
6. Горлачева, Е.П. Особенности питания рыб реки Иля (Забайкальский край) / Е.П. Горлачева // Вестник КрасГАУ, 2011. - №10. – С. 127-131.
7. Зуев, И.В. Гольяны рода *Phoxinus* бассейнов рек Енисей и Пясины: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Зуев Иван Владимирович. – Томск, 2007. – 169 с.
8. Иванов, А.П. Рыбоводство в естественных водоемах / А.П. Иванов. – Москва: Агропромиздат, 1988. – 367 с.
9. Кассал, Б.Ю. Трофические группы рыб в пределах Средне-Иртышского ихтиологического района / Б.Ю. Кассал // Биологические науки Казахстана, 2015. – №1-2. – С. 45-54.
10. Касумян, А.О., Боковая линия рыб / А.О. Касумян. – М.: Издательство Московского Университета, 2003. – 92 с.

11. Кижеватов, Я. А. Рыбное население побережья Байдарацкой губы (п-ов Ямал) в условиях антропогенного воздействия / Я.А. Кижеватов, А.А. Кижеватова // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. – 2013. – №. 2. – С. 50-57.
12. Кириллов, А.Ф. История формирования, современный видовой состав и особенности распределения пресноводной ихтиофауны реки Ингидирки / А.Ф. Кириллов, Е.В. Иванов, В.В. Ходулов // Вестник ЯГУ, 2008. – Т. 5, №2. – С. 9-19.
13. Кириллов, А.Ф. Таксономический состав ихтиофауны пресных водоемов Якутии / А.Ф. Кириллов // Вестник ЯГУ, 2007. – Т. 4., №1. – С. 5-8.
14. Константинов, А.С. Общая гидробиология: Учеб. для студентов биол. спец. вузов / А.С. Константинов. – 4-е изд., перераб. и доп. – Москва: Высшая школа, 1986. – 472 с.
15. Корзун, А. С. Ихтиофауна реки Оши (Омская область) / А.С. Корзун, Б.Ю. Кассал, С.И. Ефимов // Вестник Омского университета, 2010. – №. 4.
16. Никитин, В.Д. Гольяны острова Сахалин (систематика, распространение, экология): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.06 / Никитин Виталий Дмитриевич. – Москва, 2010. – 24 с.
17. Новоселов, А.П. Редкие виды рыб в региональных Красных книгах Европейского Северо-Востока России / А.П. Новоселов // Биологические науки, 2015. - №10 (19). – С. 45-48.
18. Подлесный, А.В. Рыбы Енисея, условия их обитание и использование / А.В. Подлесный // Промысловые рыбы Оби и Енисея и их использование: Известия ВНИОРХ: Т. 44. – Москва: Пищепромиздат, 1958. – С. 97-179.
19. Позвоночные животные России (Информационно-поисковая система) // Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (ИПЭЭ РАН) [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.sevin.ru> – Дата обращения: 08.04.2016.

20. Попов, П.А. К прогнозу формирования Эвенкийского водохранилища / П.А. Попов // Мир науки, культуры, образования, 2009. - №3 (15). – С.18-25.
21. Попов, П.А. Классификация рыб Сибири по некоторым параметрам их экологии / П.А. Попов // Исследовано в России [Электронный ресурс]: многопредмет. науч. журн. / НГУ, 2013 – Электрон. журн. – Режим доступа: <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2007108.pdf>
22. Попов, П.А. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов: монография /П.А. Попов. - Новосибирск: НГУ, 2007. - 526 с.
23. Попов, П.А. Характеристика ихтиоценозов водохранилищ Сибири / П.А. Попов // География и природные ресурсы, 2012. - №3. – С. 77-84.
24. Правдин, И. Ф. Руководство по изучению рыб / И.Ф. Правдин. - М.: Пищепромиздат, 1966. - 376 с.
25. Решетников, Ю. С. Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России / под ред. Ю.С. Решетников - М: Наука. – 1998. – 218 с.
26. Сафронов, С. Н. Морфологическая характеристика озерных гольянов (род *Phoxinus*) острова Сахалин / С.Н. Сафронов, В.Д. Никитин //Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2005. – №. 3. – С. 456-465.
27. Свердлова, Т. В. Биологические показатели и экологические особенности гольянов (*Rhynchocypris*, *Phoxinus*) водоемов бассейна верхнего течения реки Лена/ Т.В. Свердлова, И.Б. Книжин // Байкальский центр полевых исследований «Дикая природа Азии». – 2011. – С. 42.
28. Степановских, А.С. Экология. Учебник для вузов / А.С. Степановских. - М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2001. - 703 с.
29. Чугунова, Ю.К. Современное состояние ихтиофауны и паразитофауны Красноярского водохранилища / Ю.К. Чугунова, А.А. Вышегородцев // Вестник Томского Государственного Университета, 2012. - №365. – С. 218-222.

30. Amundsen, P. A. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data—modification of the Costello (1990) method / P. A. Amundsen, H. M. Gabler, F. J. Staldvik // Journal of fish biology, 1996. – Т. 48. – No. 4. – С. 607-614.
31. Bogutskaya, N. G. On the spelling of the scientific name of the lake minnow *Phoxinus phoxinus* (Teleostei: Cyprinidae) / N.G. Bogutskaya, I.M. Kerzhner, V.V. Spodareva // Ichthyological Exploration of Freshwaters. – 2005. – Т. 16. – No. 1. – С. 93-95.
32. Boron, A. Chromosome study of swamp minnow *Eupallasella percnurus* (Dybowski, 1916) from Poland / A. Boron, M. Jankun, J. Kuszniarz // Caryologia. – 1997. – Т. 50. – No. 1. – С. 85-90.
33. Boron, A. Comparative chromosomal studies on two minnow fish, *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) and *Eupallasella percnurus* (Pallas, 1814); an associated cytogenetic-taxonomic considerations / A. Boron // Genetica. – 2001. – Т. 111. – No. 1. – С. 387-395.
34. Catalog of Fishes // California Academy of Science [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.calacademy.org/scientists/projects/catalog-of-fishes> - Дата обращения: 08.04.2016.
35. Chen, Xing-Yu. Morphology, phylogeny, biogeography and systematics of *Phoxinus* (Cyprinidae) / Xing-Yu Chen - Hrsg.: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexandr Koenig, Bonn, 1996. - 227 с.
36. Dietrich, G. J. Characterization of lake minnow *Eupallasella percnurus* semen in relation to sperm morphology, regulation of sperm motility and interpopulation diversity / G.J. Dietrich, A. Pecio et al // Journal of fish biology. – 2014. – Т. 85. – No. 2. – С. 446-455.
37. Dietrich, G. J. Short - term storage and cryopreservation of lake minnow (*Eupallasella percnurus* (Pallas, 1814)) sperm / G.J. Dietrich, J. Wolnicki et al // Journal of Applied Ichthyology. – 2015. – Т. 31. – No. S1. – С. 75-78.
38. FishBase [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.fishbase.org>

– Дата обращения: 08.04.2016.

39. Fujita, T. Cephalic lateral line systems in the Far Eastern species of the genus *Phoxinus* (Cyprinidae) / T. Fujita, K. Nosoya // Ichthyological Research. – 2005. – T. 52. – No. 4. – C. 336-342.
40. Hliwa, P. Gonadogenesis and annual reproductive cycles of an endangered cyprinid fish, the lake minnow *Eupallasella percnurus* (Pallas, 1814) / P. Hliwa, J. Krol et al // Animal Reproduction Science. – 2017. – T. 176. – C. 40-50.
41. Ito, Y. Genetic differentiation of the northern Far East cyprinids, *Phoxinus* and *Rhynchocypris* / Ito Y., Sakai H. et al. // Fisheries science. – 2002. – T. 68. – No.1. – C. 75-78.
42. Kaczmarczyk, D. Genetic Diversity of the Critically Endangered Lake Minnow *Eupallasella percnurus* in Poland and Its Implications for Conservation / D. Kaczmarczyk, J. Wolnicki // PloS one. – 2016. – T. 11. – No. 12. – C. e0168191
43. Kaminski, R. Effects of different incubation temperatures on the yolk - feeding stage of *Eupallasella percnurus* (Pallas) / R. Kaminski, E. Kamler et al // Journal of fish biology. – 2006. – T. 68. – No. 4. – C. 1077-1090.
44. Kaminski, R. Response of a juvenile cyprinid, lake minnow *Eupallasella percnurus* (Pallas), to different diets / R. Kaminski, M. Korwin-Kossakowski et al // Aquaculture International. – 2005. – T. 13. – No. 5. – C. 479-486.
45. Kaminski, R. The first attempt to artificially reproduce the endangered cyprinid lake minnow *Eupallasella percnurus* (Pallas) / R. Kaminski, J. Kuszniierz // Aquaculture International. – 2004. – T. 12. – No. 1. – C. 3-10.
46. Kirillov, A.F. Ichthyofauna of the Lena River (Laptev Sea Basin): Modern Composition and Historical Formation / A.F. Kirillov, I.B. Knizhin // Journal of Ichthyology, 2014. – T. 54, No.7. – C.433-445.
47. Kottelar, M. Fishes of Mongolia // A check-list of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature / M. Kottelar // Washington: The World Bank, 2006. – 103 c.

48. Kuszniierz, J. On the variation and distribution of the lake minnow, *Eupallasella percnurus* (Pall.) / J. Kuszniierz, L. Paško, D. Tagayev // Archives of Polish Fisheries. – 2011. – Т. 19. – №. 3. – С. 161-166.
49. Kuszniierz, J. Low genetic variability among the lake minnow *Eupallasella percnurus* (Cypriniformes, Cyprinidae) populations in Poland / J. Kuszniierz, P. Borsuk et al // Fisheries Management and Ecology. – 2006. – Т. 13. – №. 2. – С. 131-134.
50. Popiolek, M. Nematodes found in an endangered and poorly known cyprinid fish, lake minnow *Eupallasella perenurus* (Pallas, 1814) / M. Popiolek, J. Okulewick et al // HELMINTHOLOGIA. – 2005. – Т. 42. – №. 2. – С. 89.
51. Radtke, G. Occurrence, threats and protection of the endangered lake minnow, *Eupallasella percnurus* (Pall.), in Pomorskie Voivodeship in Poland / G. Radtke, J. Wolnicki, R. Kaminski // Archives of Polish Fisheries, 2011. – Т. 19. – № 3. – С. 183-193.
52. Romanov, V.I. Current state of ichthyofauna in River Tom Basin / V.I. Romanow, A.P. Petlina, O.G. Karmanova, I.B. Babkina // Вестник ТГПУ, 2011. - №8 (110). – С. 102-108.
53. Sakai, H. 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 / Sakai H, Ito Y. et al. // Zoological science. – 2006. – Т. 23. – №. 4. – С. 323-331.
54. Sikorska, J. Occurrence, threats, and the need for active protection of the lake minnow, *Eupallasella percnurus* (Pall.), in the Wielkopolskie Voivodeship in Poland / J. Sikorska, J. Wolnicki // Archives of Polish Fisheries. – 2011. – Т. 19. – №. 3. – С. 223-226.
55. Scopus [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.scopus.com> – Дата обращения: 04.04.2017.
56. Van Trump, W. J. Gentamicin is ototoxic to all hair cells in the fish lateral line system / W.J. Van Trump, Sheryl Coombs, Kyle Duncan, Matthew J. McHenry // Hearing research, 2010. – Т. 261. – № 1. – С. 42-50.

57. Web of Science [Электронный ресурс]. – Режим доступа:
<http://isiknowledge.com> – Дата обращения: 04.04.2017.
58. Wolnicki, J. Lake minnow, *Eupallasella percnurus* (Pall.), in Kujawsko-Pomorskie Voivodeship in Poland-past and present occurrence and protection / J. Wolnicki, R. Kaminski, J. Sikorska. et al. // Archives of Polish Fisheries, 2011. – Т. 19. – № 3. – С. 217-222.
59. Wolnicki, J. Lake minnow, *Eupallasella percnurus* (Pall.), in Lubelskie Voivodeship in Poland-occurrence, threats, and protection / J. Wolnicki, J. Sikorska, M. Kolejko // Archives of Polish Fisheries - 2011. – Т. 19. – №. 3. – С. 201-208.
60. Wolnicki, J. Occurrence, threats and active protection of the lake minnow, *Eupallasella percnurus* (Pall.), in Mazowieckie Voivodeship in Poland /J. Wolnicki, R. Kaminski, J. Sikorska // Archives of Polish Fisheries, 2011. – Т. 19. – №. 3. – С. 209-216.