

Министерство науки и высшего образования РФ
Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
институт
Кафедра водных и наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой

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

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

Экология озерных гольцов плато Путорана на примере озера Собачьего
тема

06.04.01 «Биология»
код и наименование направления

06.04.01.04 «Гидробиология и ихтиология»
код и наименование магистерской программы

Выпускник _____
подпись, дата

А. Г. Берг
инициалы, фамилия

Руководитель _____ в.н.с. КФ ФГБНУ «ВНИИРО»
(НИИЭРВЭ), д.б.н.
подпись, дата должность, научная степень

В.А. Заделёнов
инициалы, фамилия

Руководитель _____ к.б.н., доцент.
подпись, дата должность, научная степень

А.Е.Рудченко
инициалы, фамилия

Рецензент _____ н.с. КФ ФГБНУ «ВНИИРО»
(НИИЭРВЭ), к.б.н.

Д.В.Злотник

Красноярск 2023

АННОТАЦИЯ

Последние десятилетия остро возросла необходимость сохранения видового разнообразия, которое является жизненно важным условием для устойчивого функционирования экосистем. Это позволяет поддерживать стабильность биосферы и обеспечивать благоприятную среду обитания человека, при этом не вредя природе. Прогнозирование возможных изменений акватических экосистем в результате антропогенного воздействия, а также определение наилучших условий и правильной степени их использования, остаются важнейшими задачами, решаемыми гидроэкологией.

Для разрешения вопросов, связанных с сохранением водных экосистем Сибири, требуется постоянное улучшение критериев оценки уровня воздействия человеческой деятельности на рыбных сообществах природной среды региона. Такие крайне экстремальные условия, как наблюдаются в высокобореальных и арктических континентальных водоемах, могут существенно влиять на биоту и ее потенциал для приспособления. Тем не менее, в связи с изменением климата и растущим влиянием человека, водная среда испытывает значительные трансформации, требующие постоянного мониторинга состояния ключевых видов и сообществ.

Для адекватной оценки последующих изменений экосистем, как природных, так и техногенных, необходимо установить их исходный статус.

Выбор лососеобразных рыб в качестве объекта исследования состояния разноширотных водоемов обусловлен их высокой чувствительностью к изменяющимся условиям среды обитания и низкой устойчивостью к загрязнениям и другим антропогенным воздействиям. Эти рыбы имеют народнохозяйственное значение, характеризуются длительным жизненным циклом и обитают в районах, подвергающихся определенной антропогенной нагрузке.

Ключевые слова: ГОЛЬЦЫ, ОЗЕРО СОБАЧЬЕ, РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ, ПЛОДОВИТОСТЬ, ГИСТОПАТОЛОГИЯ.

АВТОРЕФЕРАТ

Магистерская диссертация по теме «Экология озерных гольцов плато Путорана на примере озера Собачьего» содержит 68 страниц текстового документа, 15 иллюстраций, 8 таблиц, 116 использованных источников.

Работа состоит из введения, 3 глав, 12 подразделов и заключения:

- Глава 1. Обзор литературы. Содержит в себе анализ литературных источников по теме магистерской работы;
- 1.1. Физико-географическая характеристика плато Путорана. Описание местонахождения озера Собачьего, гидрологический режим;
- 1.2 Характеристика озера, как среды обитания исследуемых видов. Площадь, ширина, протяженность, глубина озера;
- 1.3 История подробного исследования фауны лососёвых рыб на озере Собачье. Литературные данные исследований гольцовой ихтиофауны озер плато Путорана;
- 1.4 Систематика и биология озерных гольцов . Собрана наиболее полная систематика гольцов озер плато Путорана;
- 1.5 Гаметогенез рыб. Описания особенностей гаметогенеза гольцов;
- Глава 2. Материалы и методы исследования. В данной главе приведены и проанализированы собранные материалы на озере Собачье;
- 2.1 Использованный материал. Описание использованного материала;
- 2.2 Методы морфологического анализа. Описаны методы морфологического анализа, использованные в данной работе;
- 2.3 Исследование возраста, роста, и плодовитости. Приведены графики зависимостей роста гольцов;
- 2.4 Методы патолого-физиологического исследования. Исследование жабр, печени и гонад гольцов на наличие патологий;
- Глава 3. Обсуждение результатов. Подведение итогов полученных результатов;
- Заключение;
- Список литературы.

АВТОРЕФЕРАТ

Магистерская диссертация по теме «Экология озерных гольцов плато Путорана на примере озера Собачьего» содержит 68 страниц текстового документа, 15 иллюстраций, 8 таблиц, 116 использованных источников.

Работа состоит из введения, 3 глав, 12 подразделов и заключения:

- Глава 1. Обзор литературы. Содержит в себе анализ литературных источников по теме магистерской работы;
- 1.1. Физико-географическая характеристика плато Путорана. Описание местонахождения озера Собачьего, гидрологический режим;
- 1.2 Характеристика озера, как среды обитания исследуемых видов. Площадь, ширина, протяженность, глубина озера;
- 1.3 История подробного исследования фауны лососёвых рыб на озере Собачье. Литературные данные исследований гольцовой ихтиофауны озер плато Путорана;
- 1.4 Систематика и биология озерных гольцов . Собрана наиболее полная систематика гольцов озер плато Путорана;
- 1.5 Гаметогенез рыб. Описания особенностей гаметогенеза гольцов;
- Глава 2. Материалы и методы исследования. В данной главе приведены и проанализированы собранные материалы на озере Собачье;
- 2.1 Использованный материал. Описание использованного материала;
- 2.2 Методы морфологического анализа. Описаны методы морфологического анализа, использованные в данной работе;
- 2.3 Исследование возраста, роста, и плодовитости. Приведены графики зависимостей роста гольцов;
- 2.4 Методы патолого-физиологического исследования. Исследование жабр, печени и гонад гольцов на наличие патологий;
- Глава 3. Обсуждение результатов. Подведение итогов полученных результатов;
- Заключение;
- Список литературы.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	7
1.1. Физико-географическая характеристика плато Путорана	7
1.2 Характеристика озера, как среды обитания исследуемых видов	9
1.3 История подробного исследования фауны лососевых рыб на озере Собачье	11
1.4 Систематика и биология озерных гольцов	14
1.5 Гаметогенез рыб.....	27
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	30
2.1 Использованный материал	30
2.2 Методы морфологического анализа	30
2.3 Исследование возраста, роста, и плодовитости	37
2.4 Методы патолого-физиологического исследования.....	39
ГЛАВА 3. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ	40
ВЫВОД.....	54
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	55
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	56

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования

Арктический голец *Salvelinus alpinus* (L.) complex - комплексный вид семейства лососевых, известный необычайной изменчивостью и высоким полиморфизмом. Он образует множество географических группировок и симпатрических форм, значительно различающихся по целому ряду параметров и признается одним из самых изменчивых позвоночных на Земле. Этот вид имеет широкий циркумполярный ареал, охватывающий арктические побережья Европы, Азии и Северной Америки, а также встречается в некоторых более южных горных областях - в частности, в Альпах и горах Сибири.

Арктический голец изучается в разных странах мира как модельный объект эволюционных и экологических исследований. В частности, ввиду труднодоступности арктических и горных местообитаний вида остаются малоизученными значительные участки его области распространения. В первую очередь, это относится к сибирской части ареала.

Важнейшим направлением эволюционной биологии является изучение начальных этапов эволюционных преобразований - микроэволюционных процессов, протекающих внутри вида и приводящих к формированию различий между организмами и популяциями, возникновению внутривидовых группировок и, в конечном счете, новых. В природе такие процессы возможно изучать только на видах, имеющих неоднородную внутривидовую структуру, внутри которых активно идут процессы формообразования.

Таким образом, настоящее исследование актуально с точки зрения изучения разнообразия ихтиофауны и зоогеографии Сибири с одной стороны и механизмов видообразования с другой.

Целью данной работы являлся анализ размерно-возрастных характеристик, жаберного аппарата и плодовитости голецов озер плато Путорана.

Для достижения поставленных целей, необходимо выполнить следующие

задачи:

1. Проанализировать размерно-возрастной состав рыб в популяциях гольцов;
2. Изучить состояние жаберного аппарата семейства гольцов на предмет патологий;
3. Провести исследование состояния печени у этих видов для определения гистопатологических и функциональных изменений органа.

По материалам работы опубликована статья в рецензируемом журнале, входящем в список ВАК. Результаты работы были представлены на научной конференции международного уровня: «Современное состояние водных биоресурсов» (Новосибирск, 2021 г.)

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Физико-географическая характеристика плато Путорана

Водоемы плато Путорана (рисунок. 1) относятся к водосборным площадям рек Енисей, Пясина и Хатанга. Многие из крупных озер на плато Путорана большие и глубокие, их гидрологической характеристикой являются большие запасы пресной воды. Существует большое количество озер, высота некоторых из которых достигает 500 метров над уровнем моря, при этом озеро Аян находится на высоте 470 метров. Большинство из них расположены на низких высотах, примером которых могут служить системы озерных купален с перепадами в несколько сотен метров, такие как бассейны Пясина и Хатанга. Некоторые озера, такие как Лама, Глубокое, Собачье, находятся чуть ниже уровня моря. В общей сложности в этом регионе насчитывается более 42 озер с площадью поверхности более 6 квадратных километров, восемь из которых являются крупнейшими водоемами Сибири, а многие из них относятся к категории самых глубоких водоемов Евразии.

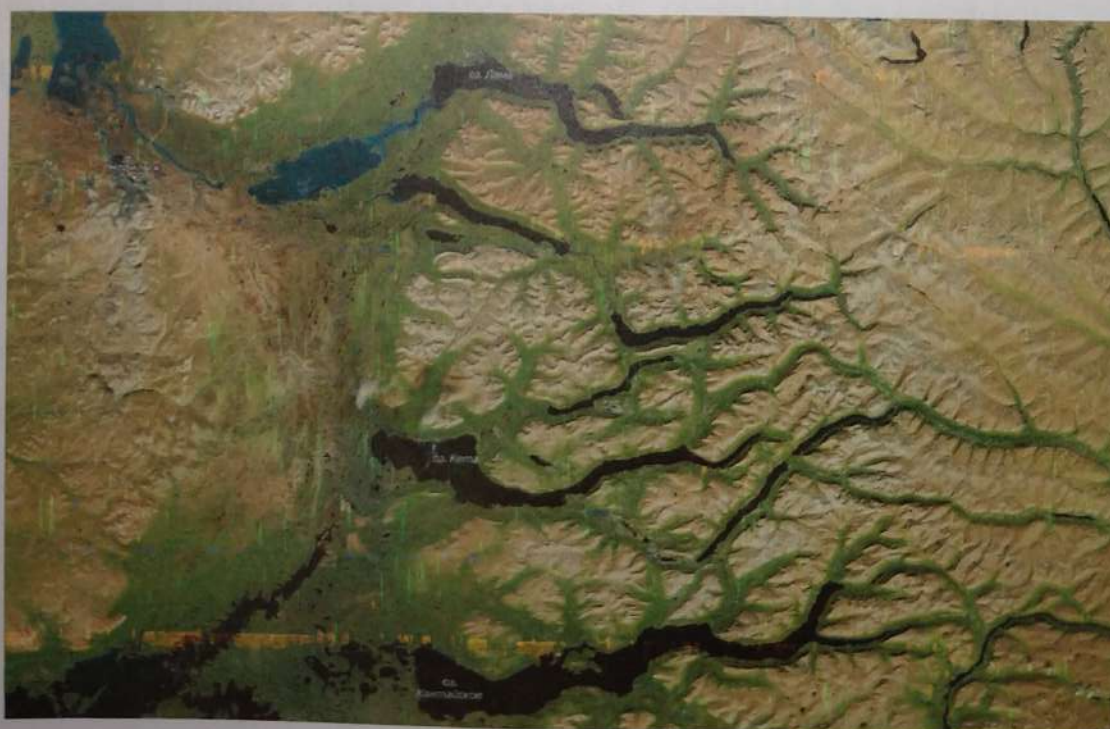


Рисунок 1 – Карта озёр западного сектора плато Путорана (Яндекс-карты)

Озеро Собачье (Ыт-Кюэль) - озеро в Красноярском крае, расположенное в северо-западной части плато Путорана. Оно входит в группу озер и болот, относящихся к Норило-Пясинской системе озер и рек. Оно относится к бассейну реки Пясинская, которая является водосборным бассейном Карского моря.

Согласно данным Государственного водного реестра, площадь водоема составляет 99,4 кв. км, а площадь водосборного бассейна - 2 520 кв. км. Длина озера составляет 46 км, ширина - 3,8 км, максимальная глубина - 162 метра. Глубина увеличивается к центру озера. Озеро Собачье - 20-е по величине озеро в Красноярском крае и 113-е по площади озеро в России.

Оно характеризуется своим самым важным притоком - рекой Нахта. Объем стока по реке Нахта составляет 150 миллионов кубических метров. Река Муссон, длиной 20 км, соединяет озеро Собачье с озером Грубокое.

Озеро имеет горный рельеф, а котловина - тектонический. Для него характерна вытянутая форма в направлении запад-северо-запад-восток-юго-восток, типичная для озера Путорана. Водоем слабо проточен. Уровень воды колеблется между 1 и 2 метрами, в зависимости от силы весенней распутицы. Уровень воды начинает подниматься весной, когда лед еще не замерз.

С конца октября до первой декады июля озеро покрыто льдом. Толщина льда составляет 1-1,2 метра. Летом температура воды на поверхности поднимается до 12-17°C, а температура воды у дна круглый год остается на уровне 3-4°C.

Питание озера снегово-дождевое. Вода чистая, с низким содержанием минералов. Прозрачность воды в краевой части озера составляет 6 метров, а на открытых участках достигает 10-11 метров.

1.2 Характеристика озера, как среды обитания исследуемых видов

Озеро Собачье (Ыт-Кюэль — один из водоемов, относящихся к Норило-Пясинской озерно-речной системе. Расположено озеро в Красноярском крае в северо-западной части плато Путорана. (Рисунок 2)

Водоем относится к бассейну реки Пясины. По данным водного реестра страны, Собачье озеро входит в 20 самых больших водоемов Красноярского края. На долганском языке озеро называется Ыт-Кюэль, слово «Ыт» означает приказ собаке лечь. В переводе на русский название превратилось в «собачье озеро».

Озеро горного типа, котловина тектонического происхождения. Характеризуется типичной для путоранских озёр вытянутой формой в направлении с запада – северо-запада на восток – юго-восток. Со всех сторон озеро окружено горами, покрытыми хвойным лесом. Берега щебнистые, реже песчаные, изрезанность береговой линии незначительна. Среди донных грунтов преобладает заиленный галечник. (Рисунок 3)



Рисунок 2 – Географическое расположение оз. Собачье (Яндекс-карты)



Рисунок 3 – оз. Собачье (Фото автора)

В радиусе 100 километров вокруг озера нет ни одного населенного пункта, поэтому туристы могут добраться в эти края только на лодке или вертолете.

Площадь водного зеркала 99,4 км². Протяжённость озера 46 км, ширина – 3,8 км, максимальная глубина 162 м. Глубина нарастает по направлению к центральной части озера. Собачье – 20-е озеро Красноярского края и 113-е озеро России по площади водного зеркала. Водосборная площадь озера 2520 км². Из наиболее значительных притоков выделяется р. Нахта. Отток происходит по р. Муксун протяжённостью 20 км, соединяющей Собачье озеро с Глубоким.

Водоём слабопроточный. Колебания уровня воды составляют 1–2 м и зависят от интенсивности весеннего снеготаяния. Весенний подъём уровней начинается ещё при ледоставе.

Со второй половины октября по первую декаду июля озеро покрыто льдом. Мощность ледяного покрова 1–1,2 м. Летом поверхностный слой воды прогревается до 12–17°С, в придонных слоях температура весь год держится на уровне 3–4°С.

Вода чистая, низко минерализованная. Прозрачность воды в прибрежной части озера достигает 6 м, на открытых участках – 10–11 м.

Водная растительность развита очень слабо. Промысловая ихтиофауна представлена озёрными гольцами, сигом, ряпушкой, налимом, хариусом. Основная промысловая рыба – ряпушка (80%); её промысел ведётся в зимний период, в период нерестовых концентраций. Постоянных поселений вблизи озера нет.

1.3 История подробного исследования фауны лососевых рыб на озере Собачье

В период с 1934 по 1937 годы научно-исследовательской станцией института Полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства проведено исследование ихтиофауны водоемов Таймыра, в рамках которого выявлено наличие различных видов гольцов в других водоемах полуострова, включая озера плато Путорана.

Позже, в 80-е годы, Томский государственный университет также приступил к изучению водоемов плато Путорана, в том числе и гольцовой фауны. Сегодня это наблюдение подтверждают и другие исследователи, которые отмечают наличие палии в различных водоемах полуострова.

Большинство из опубликованных работ на тему гольца фокусируются на его морфологии, структуре видов или характеристиках питания. Тем не менее, данные об возрастных, размерных и демографических параметрах гольца находятся в открытых источниках фрагментарно, а информация о его экологических и демографических параметрах в озере Собачье практически отсутствует. В период с июля по сентябрь 2013-2018 годов проводились комплексные отловы рыб с соответствующими разрешениями на добычу, выданными Енисейским территориальным управлением Росрыболовства. Одним из наиболее интересных и научно значимых результатов этой работы явилось обнаружение рыбы рода *Salvelinus* - арктического гольца - в 2018 году.

Этот вид рыбы проявился наиболее полезным для человека благодаря рекордному содержанию длинноцепочечных полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) семейства омега-3. Научное сообщество считает, что данные ПНЖК являются основным источником здоровья, необходимым для поддержания здоровой работы сердечно-сосудистой и нервной систем, сохранения молодости и красоты кожи, а также профилактики дегенеративных изменений в мозге и предотвращения ожирения [17, 31].

Основной задачей проекта, руководимого выдающимся ученым-членом РАН М.И. Гладышевым, заключается в разработке и внедрении инновационного метода использования гольца, добытого из озера Собачье, в сельскохозяйственном производстве. Завершение проекта позволит получать высококачественные продукты питания, обладающие высоким содержанием полиненасыщенных жирных кислот – одних из основных питательных веществ. Это позволит повысить доступность здоровой пищи для населения и поможет бороться с многими заболеваниями, связанными с питанием [17, 31].

Ученые находятся на поиске новых и эффективных методов товарного производства рыбы с уникальными питательными свойствами. В настоящее время аквакультура является единственным вариантом рациональной эксплуатации ценных рыбных ресурсов олиготрофных (малокормных) арктических озер. В этих озерах промышленный лов рыбы малоэффективен, либо невозможен (за исключением традиционных промыслов коренных малочисленных народов) из-за крайне низкой естественной кормовой базы. [29]

Для получения икры гольца и проведения искусственного оплодотворения, впервые были отловлены производители этого рыбного вида в Таймырском Долгано-Ненецком районе Красноярского края. Оплодотворенная в полевых условиях икра была транспортирована в ФГСЦР, расположенный в п. Ропша Ленинградской области, а также в ООО «Малтат», находящийся в п. Приморск Красноярского края. Целью этих действий является выращивание ремонтно-маточного стада уникальной формы гольца. Этот процесс уже занимает три года.

Для разнообразия генетического материала при создании ремонтно-маточного стада и повышения эффективности процесса выращивания гольца рода *Salvelinus* в условиях товарной аквакультуры, необходимо увеличение запасов икры. В связи с этим, проведение опытно-промышленного эксперимента является необходимым шагом, который позволит оценить эффективность данной стратегии в улучшении показателей ремонтно-маточного стада и приращения производства гольца в аквакультуре.

На данный момент научные исследователи Института биологии пресноводных вод Российской академии наук в сотрудничестве с учеными Сибирского федерального университета и Красноярского государственного аграрного университета проводят научное исследование на различных этапах развития культивируемых гольцов с целью выяснения причин высокого содержания полиненасыщенных жирных кислот в их биомассе и разработки оптимальных методов для эффективного выращивания данных организмов в аквакультуре. В ходе исследования было изучено жирнокислотное составление мышечной ткани мальков возрастов 1+ и 0+, пойманных в зимнее и летнее время 2022 года в садках у поселения Ропша и у компании ООО "Малтат".

Полученные результаты исследования демонстрируют высокое содержание полезных жирных кислот, таких как эйкозапентаеновая кислота (ЭПК) и докозагексаеновая кислота (ДГК), в молодых гольцах, которые еще не накапливают жир. Данные результаты относительно биологически активных веществ в молодых особях арктического гольца оказались настолько близкими к значениям, отмеченным во взрослых рыбах арктического гольца из Федерального селекционного и генетического центра рыбоводства в п. Ропша (Ленинградская область). Интересно отметить, что содержание эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК) и докозагексаеновой кислоты (ДГК) в молодых гольцах даже превышает сопоставимые показатели в некоторых видах дикой и аквакультурной рыбы лососеобразных, таких как горбуша, ряпушка, сига и другие. Несмотря на то, что молодые гольцы еще не достигли уровня

полезных жирных кислот в своих диких родителях, все еще есть потенциал для наращивания биомассы и накопления жира [17, 31].

1.4 Систематика и биология озерных гольцов

Рыбы рода *Salvelinus* имеют циркумполярное распространение и обитают у берегов Евразии и Северной Америки. Гольцы – это неотъемлемая часть арктической пресноводной фауны. По последним данным систематики, в мире обитает комплекс из девяти видов *Salvelinus alpinus*, включающий в себя и гольцов. В северной части Красноярского края зафиксировано наличие пяти видов гольцов, в том числе арктического гольца, боганидского гольца (палии), дрягинского гольца, таймырского гольца и ессейского гольца.

Стоит подчеркнуть, что данное распределение видов гольцов основано исключительно на данных из исследованных водоемов и не даёт полной картины их распространения. Поэтому при проведении исследований мы рассматриваем и общее распределение рыб рода *Salvelinus*.

Гольцы представляют собой вид, обитающий в водоемах плато Путорана Таймырского полуострова, а также в некоторых озерах, притоках нижней Тунгуски и в озере Марковское. Несмотря на значительный интерес к данному виду, исследования гольцов проводились в основном только в Норило-Пясинской и Хантайской озерных системах, в то время как в других водоемах, особенно на востоке Таймырского полуострова, гольцы оставались изученными недостаточно и были известны только как представители ихтиофауны. Большая экологическая и морфологическая гибкость гольцов затрудняет таксономические исследования данного вида. Арктический голец известен под различными местными названиями, такими как грязевой шкипер, кумжа и кунджа. Разновидность, о которой идет речь, характеризуется не сильным сжатием тела в боковой плоскости, а также округлой или конической формой головы. Окраска покрова тела и головы имеет темно-серый оттенок, в то время как бока и брюхо окрашены в серебристо-белый цвет. На коже можно наблюдать как небольшие, так и большие пятна, которые могут граничиться в

бледно-розовый или оранжевый оттенок. Во время спаривания спина и бока приобретают стальной голубоватый оттенок, брюхо же окрашивается в ярко-красный цвет. Парные грудные, брюшные и анальный плавники также обладают яркой красной окраской, а их внешние шипы имеют светло-кремовый цвет. Спинной и анальный плавники располагаются ближе к хвостовому отделу. Верхняя челюсть прямая и немного выступает за задний край глаза. Образец описываемой формы может быть проиллюстрирован посредством рисунка 4.

Арктический голец, вид рыб, обитающий в регионе Евразии в окрестностях Северного полюса, является интересным объектом изучения арктической фауны. Для их определения научным работникам и всем интересующимся предлагаются следующие характеристики. Голец можно найти в реках и заливах, окружающих Енисейский залив, Пясинский, Таймырский и Хатангский заливы, а также на островах в Карском море и море Лаптевых.

Голец является типичным примером мигрирующего вида, который успешно проходит жизненный цикл в обитаемых им морских и пресноводных биотопах. Для размножения голец возвращается в пресные воды рек, где происходит процесс полового созревания, занимающий в среднем от 1 до 9 лет. Однако, после достижения половой зрелости, молодые гольцы уходят в морскую среду для роста и питания, где продолжают свое развитие до следующего визита в реки для нереста.

Голец в морской среде предпочитает питаться крупным планктоном, сардинами и бычками, в то время как в пресной воде предпочитает бентосные организмы, планктон и мелкую рыбу для своего питания. Ее миграционный максимальный размер зависит от условий обитания, причем гольца длиной более 100 см и весом до 15 кг (старше 12 лет) можно поймать в Хатанском заливе, а длиной до 90 см и весом до 7 кг (старше 17 лет) - в Таймырском заливе. Нерест начинается в осенний период в медленно текущих участках рек и озер. Нерестится в нерестилищах диаметром 2-3 метра, образованных мелкой

и средней галькой. Плодовитость проходных рыб составляет от 1,5 до 9,0 миллионов икринок [62].



Рисунок 4 – *Salvelinus alpinus*– Арктический голец (Фото В.А. Заделенова)

Боганидский голец (Boganidae) - *Salvelinus boganidae* [39] Боганидский голец (*Salvelinus boganidae*) из семейства Boganidae является объектом интереса в научных кругах. Он получил различные местные названия, такие как кумжа, кунжа и кунса у долганов, и nera у нганасанов. Голова крупная, с максиллами, которые длиннее, чем вертикаль заднего края глаза. Рыба обладает крупными зубами и спинными, брюшными и хвостовыми плавниками, которые сильно сложены.

В период до и во время нереста тело боганидского гольца имеет коричневато-серый цвет, с медным или золотистым оттенком сверху и на боках. На боках можно заметить оранжевые или красные пятна. Горло белого цвета, а брюхо и плавники красные. Кроме того, первая линия противоположного плавника и анального плавника имеет кремово-белый цвет. У незрелых особей окраска более светлая, а брюхо белое и имеют бледные боковые пятна (рисунок 5).

Боганидский голец, рыба, о которой идет речь, была впервые обнаружена в озере, расположенном в верховьях реки Боганида (в Ханты-Мансийском автономном округе России) [13]. Он также встречается в других озерах, таких как Лама, Кета, Глубокое и Собачье [15]. С экологической точки зрения

боганидского гольца можно считать озерно - речным видом, обычно обитающим в озерах и нерестящимся в реках. Некоторые популяции, например обитающие в озере Кета, связаны с озерами на протяжении всего своего жизненного цикла. Весной и в начале лета боганидский голец прикрепляется к прибрежным районам, в то время как летом мечет икру в водах глубиной от 20 до 30 метров. Осенью эти рыбы мигрируют обратно в прибрежные районы, а зимой остаются в более глубоких частях озер. Боганидский голец может достигать длины до 56 см и имеет вес 2,5-2,8 кг. Наиболее долгоживущие экземпляры этого вида могут прожить до 14 лет. Однако, средний размер пойманных рыб обычно колеблется от 35 до 45 см, а масса - от 0,6 до 1,5 кг. Их возраст находится в диапазоне от 8 до 12 лет [71].

Половозрелые особи, готовые к размножению, обычно достигают длины более 35 см, весят около 0,6 кг и имеют возраст от 6 до 8 лет. Желая отложить икру, эти рыбы перемещаются в плодородные водоемы, например, нерестовые гнезда. Время миграции приходится на период таяния льда в расширяющихся реках. Они сконцентрированы в глубоких ямах и оврагах вверх по течению реки.

Нерест гольца вида *Salvelinus boganidae* происходит в период с конца сентября по начало октября. Икринки откладываются на гравийных донных отложениях. Вскоре после нереста, икринки перемещаются в озеро. На реке Микчангда, притоке озера Лама, голец этого вида осваивает отдельные нерестилища. Однако, боганский голец, который нерестится непосредственно в озере Собачье, выбирает песчано-гравийные субстраты на глубинах до 10 метров [94]. Абсолютная плодовитость особей этого вида зависит от размеров самок и колеблется от 1,1 до 120 000 [10]. В озере Собачье, показатель плодовитости колеблется от 0,7 до 44 000.



Рисунок 5 – Боганидский голец (боганидская палия) – *Salvelinus boganidae*
(Фото В.А. Заделенова)

Боганидский голец представляет большой интерес для любителей рыбалки. Как и для многих других видов морской форели, ограничивающими факторами для полноценного развития и наследования популяции являются недостаточное количество приспособленных для нереста мест и неоправданный промысел. Эти проблемы требуют активных мер по сохранению популяции животных и их среды обитания.

Гонец Дрягина *Salvelinus drjagini* Logashev.

Гольцы, входящие в семейство лососевых рыб, имеют разнообразные формы тела. Однако одним из наиболее выдающихся представителей этого семейства является вид, обладающий уникальной "торпедообразной" формой

тела. Отличительными чертами данного вида являются высокая голова с острым ртом, короткий хвостовой стебель. Верхняя челюсть этой рыбы выразительна своей широкой серповидной формой, выступающей заметно за задний край глаза. Чешуя данного гольца мелкая, а его задний край несколько ослаблен. В числе типичных особенностей семейства лососевых рыб, у данного вида спинной и брюшные плавники находятся близко к хвосту, а парные плавники невысокие.

Характеристика окраски гольца, представленного в данном описании, заслуживает внимания. Спинная поверхность окрашена в зеленовато-серый оттенок, в то время как бока головного плавника имеют светло-серую или серебристо-серую окраску, которая придаёт им бледно-оранжевый оттенок у брюшка. Плотно расположенные на боках крупные оранжевые пятна гармонично сочетаются с основной окраской. Основание живота может быть белым или бледно-розовым.

Одновременно с этим, спинной и хвостовой плавники имеют темно-серую окраску, грудные плавники светлеют до бледно-красного оттенка, и в то время как брюшные плавники и анальный окрашены в бледно-красный или коричневый.

Во время нереста гольцы Дрягина проявляют яркость и насыщенность цветов. На боках и брюхе заметен ярко-красный оттенок, а первая линия плавников становится белой, как и у других гольцов. Особенно выделяются ярко-красные пятна на боках тела. Дополнительно, при рассмотрении головы гольца Дрягина, заметно формирование горба, а также крючка на нижней челюсти и выемки на верхней [99]. Этот вид обитает в озерах Хантайского и Маковского озера бассейна Енисея, а также на озерно-речной системе Норило-Пясинской, включая Лама, Кета, Глубокое, Собачье, Капчуг, Гудке и Пясино, а также в реках и озерах Таймыра.

Голец Дрягина относится к типу озерного или озерно-речного, при этом озерно-речной тип преобладает. Также гольцы Дрягина получили местные

имена: в частности, их называют Дожо и Кумша, а в Якутии – Ньола и Нэра [36, 89].

В зависимости от типа водоема, рыба принимает определенную морфологическую и экологическую форму. К примеру, в озерах Лама и Собачье можно встретить такую разновидность, как "черный лосось", а в озере Кантески - "короткоротый" голец. Исследования в рамках Норило-Пясинской системы озер и бассейна озера Таймыр выявили случаи обнаружения экземпляров рыбы длиной до 100 см при весе от 13 до 15 кг, которые достигают максимального возраста в 22 года [55]. В озере Собачье размер рыбы в уловах составляет 45-70 см и 2,5-5,5 кг. [37]. Зрелость у данного вида была растянута во времени из-за большой вариации скорости роста.

В озерной системе Норило-Пясинского региона зрелость озерного гольца достигается в возрасте 7-11 лет. В данной системе существуют два периода нереста: весной и осенью [83]. Весной, при таянии льда, на нерест выходят самые крупные особи. Весенний и летний нерест проходят на более крупных нерестилищах, а второй пик приходится на конец августа и сентябрь. Крупнейшие нерестилища находятся в среднем и верхнем течении крупных притоков горных озер в "аквариумных" впадинах на глубине 4-7 м. В бассейне Хантайского озера основными реками для нереста озерного гольца являются: Кутарамакан, Гогочонде, Нерохтар и Иркиндэ; Лама-Бунысяк, Хойси, Букалама, Омон Юряк, Южный и Северный Нерач, Куланач, Байтк; Маркое-Аякли и Грубокое.

Гонец, преобладающий в верхней трофической цепи экосистем озер системы Норильск-Пясинский, проявляет высокую значимость в питании молодью, которая потребляет зообентосные организмы и икру рыб. На третьем году жизни голец полностью переходит хищный образ жизни, потребляя хету, муксуна и налима, а также может включать в свой рацион мелких млекопитающих и птиц. В отдельных популяциях гольца, например в "длиннохвостом" гольце озера Хантайского, воздушные и земноводные насекомые составляют основную часть рациона. Период нереста гольца

приходится на конец августа - начало октября, икра крупная, размером 4-6 мм, откладывается на гравийных нерестовых рифах на дне озера Кета-Ирбо.

Весной голец начинает активно передвигаться и осваивать территории прибрежных районов озер. При таянии льда он с удовольствием покидает берега и переходит на активную миграцию по водоему, предпочитая глубины от 5 до 20 метров.

Осенью, голец Дрягина снова концентрируется в прибрежных участках, и привлекает к себе внимание любителей и спортсменов в рыболовстве. Важно отметить, что популяция голец Дрягина более широко распространена и многочисленна по сравнению с другими видами голец.

Однако, в прошлом, в периоды интенсивного рыболовства, голец Дрягина занимал значительную долю в уловах по сравнению с другими видами голец. В настоящее время, его статус изменился, и он является объектом любительского и спортивного рыболовства.





Рисунок 6 – *Salvelinus drjagini*– Голец Дрягина из оз. Собачье
(Фото В.А. Заделенова)

Таймырский голец – *Salvelinus taimyricus* Michin

Гольцы выделяются на фоне других рыб своими длинными парными плавниками, коротким и тупым рылом, небольшими и несколько изогнутыми зубами [41]. Они имеют усеченный или слабо выемчатый хвостовой плавник и серебристо-серое тело с незначительным количеством пятен или их отсутствием. Брюхо гольцов может быть белым или желтовато-оранжевым, а плавники красными или серыми. В период нереста бока и брюхо рыб становятся броско-красными, а плавники приобретают кирпично-красный оттенок. Одной из особенностей этого вида является большой (4-6 % от длины тела) диаметр глаз.

Таймырский голец является эндемическим видом, обитающим лишь в озёрах полуострова Таймыр и плато Путорана. Описание этого вида было впервые представлено учёным В.С. Михиным на основании данных из озера Таймыр [55].

Верхнечелюстная кость у Таймырского гольца прямая и узкая, не доходя до заднего края глаза. Его тело имеет светло-серую окраску, которая в период нереста может стать оливковой. Брюхо может быть белым, жёлтым, оранжевым или красноватым, а плавники - серыми или красными. На боках заметны

слабовыраженные тёмные полосы. Окраска плавательного пузыря у Таймырского гольца имеет фиолетово-розовый оттенок [99].

В некоторых водоёмах плато Путорана можно встретить близкие морфо-экологические формы Таймырского гольца, такие как "пучеглазку" из озёр Лама, Капчуг, Глубокое, Собачье, "путоранчика" из озера Аян в бассейне Хатанги и "тыптушку" из озера Хантайского [42]. Также возможно присутствие Таймырского гольца в других озёрах полуострова Таймыр.

Согласно данным исследований, таймырский голец является озёрным видом. В период с весны до первой половины лета он предпочитает обитать в открытой, глубоководной части озёр, в то время как к осени переносится в заливы и прибрежные зоны. Зимой он выбирает более глубокие участки для обитания. При этом гольцы, известные как «пучеглазки» и «тыптушки», склонны обитать в окрестности каньонов. В озёрах Лама, Капчуг, Глубокое, Собачье «пучеглазки» обнаружены на глубинах от 30 до 100 метров, в то время как «тыптушки», среди которых следует выделить озерный вид из озера Хантайское, предпочитают глубины свыше 20 метров. Эти данные могут быть полезными для лучшего понимания характеристик и поведения данного вида гольца.

Исследования позволяют сделать вывод, что Таймырский голец является менее крупным видом, чем гольцы Дрягина, боганидский и арктический. Средние размеры уловов этого вида в озере Таймыр составляют 40 см и 700 г, максимальные - 50 см и 1300 г. Половозрелым он становится в возрасте 5-7 лет. Однако размеры гольцов, относящихся к так называемым "пучеглазкам", в озерах Лама и Капчуг варьируются от 25 до 45 см и от 100 до 350 г. Предельный возраст "пучеглазок" составляет 15 лет. Важно отметить, что в озере Собачьем были обнаружены две ярко выраженные морфологические формы "пучеглазок". Одна из них хищная, а основным компонентом ее питания является ряпушка, реже - другие виды рыб. Вторая форма, более мелкая, обладает очень крупными глазами и "мопсовидным" строением рыла, и питается только беспозвоночными. [15].



а

б

Рисунок 7 - Головы хищной (а) и мопсовидной (б) форм
(Фото В.А. Заделенова)

В исследовании уловов в озере Собачьем гольцы были зафиксированы в контрольной вылове с возрастом 2+ лет и длиной около 19 см, массой в районе 60 г. Однако, основную долю улова составляли рыбы возрастом от 5+ до 6+ лет, длиной от 21 до 32 см и массой в диапазоне от 103 до 452 г [25]. Процесс нереста таймырского гольца зависит от гидрологических факторов и происходит с июля по октябрь. В озере Таймыр, например, гольцы нерестятся в песчаных и песчано-галечных участках с глубинами 3-4 м в сентябре-октябре. В Норильских озерах, "пучеглазки" нерестятся на свале глубин и в местах выхода грунтовых вод.

Во время нереста «Путоранчиков» в августе-октябре на крупном галечнике в районах впадения небольших ручьев на глубине 5-15 м в озере Аян, температура воды достигает 1,2-0,4 °С, а в озере Таймыр – ниже еще на 9 градусов. В озере Собачьем температура воды при нересте «Пучеглазок» составляет 9-10 °С.

«Пучеглазки» в зависимости от его формы ("мопсовидной" или хищной) обладают плодовитостью от 30 до 2050 икринок соответственно, а диаметр икры может достигать 8 мм. У «Путоранчиков» в озере Аян плодовитость колеблется в пределах 250-360 икринок [30].

По характеру питания эврифаги, «Путоранчики» расходятся в выборе своих жертв. Они могут питаться как беспозвоночными, так и рыбами, такими как мизиды, бокоплавцы, личинки и имаго хирономид. В озере Собачьем хищная

форма, например, питается, главным образом, ряпушкой и реже другими видами рыб [25].

Изучено, что таймырский голец и его экологически близкие формы имеют ограниченное рыбохозяйственное значение и не образуют значительных промысловых запасов. Однако, обнаружено, что в Норильских озерах и в озере Хантайском спрос на эту рыбу высок, что говорит о ее высоком потребительском значении для местных жителей.



Рисунок 8 – *Salvelinus taimyricus* – Таймырский голец (Фото В.А. Заделенова)

Есейская паля – *Salvelinus tolmachoffi* Berg, 1926

Данный вид гольцов относится к среднему размеру и имеет тупорылую форму головы. Его челюсти имеют равную длину, а рот относительно

небольшой. Хвостовая выемка на теле выражена слабо. Ее тело имеет темный окрас: спина окрашена в иссиня-черный цвет, бока темно-серые с золотистым отливом, а брюхо бледно-желтое. В период нереста отличий в окраске между самцами и самками не отмечено.

Есейская палия обитает в озерах Есей, Сигтак и Безымянное в бассейне Хатанги, а также в системе озер Хантайского в бассейне Енисея. Ее описание исходит из озера Есей. Некоторые гольцы, которые обитают в озерах Хантайского и имеют морфологические признаки, схожие с есейской палией, называются «длиннотычиночный».

Местные жители дали есейской палии разные названия: кунджа (на якутском языке) и nera (на нганасанском языке).

Примечательной особенностью есейской палии является ее пристрастие к озерным водоемам в качестве места обитания. В целях размножения рыба предпочитает прибрежные зоны с песчаным дном и глубиной, не превышающей 4 метров. Особый интерес представляет тот факт, что ее нерест приходится на период с второй по третью декаду октября. [67].





Рисунок 9 – *Salvelinus tolmachoffi* – Есейская паляя (Фото В.А. Заделенова)

Есейская паляя, один из видов гольцов, характеризуется размерами в 40-50 см и 800-1300 г, а иногда встречаются и более крупные особи массой близкой к 2 кг. Максимальный зафиксированный возраст составляет 10+ лет. В отличие от крупных видов гольцов, эта рыба растет медленно. Период первого нереста наступает в возрасте 5+ - 7+ лет, когда она достигает длины в 32-40 см и массы 750-800 г. При этом абсолютная плодовитость достигает 3,1 тыс. икринок.

Судя по типу питания, есейская паляя является эврифагом, что означает, что она питается преимущественно зообентосом, хотя иногда может поедать также и рыбу [67].

Важно отметить, что есейская паляя является ценным объектом местного рыболовства. В прошлые годы, в 1950-1960, были зафиксированы максимальные промысловые уловы до 8 тонн в год, в среднем в год вылов составлял около 2 тонн.

1.5 Гаметогенез рыб

Оогенез

Состояние репродуктивной системы особи является важнейшим показателем здорового выживания вида. Несколько исследований [11, 25, 74, 105] показали, что изменения окружающей среды могут влиять на процессы гаметогенеза, нереста и эмбрионального развития у рыб и даже вторгаться в их

нормальные процессы, что впоследствии приводит к появлению нежизнеспособного потомства и снижению репродуктивной способности вида.

Репродуктивную систему рыб часто оценивают на основе визуального описания, однако гистологический анализ дает более точную информацию о состоянии и развитии половых клеток [83].

Важным показателем уровня репродуктивной системы рыб является состояние старших гамет, а наличие многочисленных молодых указывает на то, что пул половых клеток постоянно пополняется. В ооцитах интерес представляет размер ооцита, формирование оболочки, состояние ооцита - степень вакуолизации, диаметр желточных гранул, расположение жировых включений - ядер - в ооците, а также количество и расположение ядер.

Данные о строении ооцита у лосося дают достаточно информации для оценки межфамильных отношений. Анализ публикаций о строении ооцитов на трофической стадии лосося позволяет перечислить некоторые общие черты (табл. 1), характеризующие ооциты гольца:

- а) Отсутствие желатиновых мембран;
- б) Наличие тонкой желточной мембраны по сравнению с ооцитом трясогузки (*Osmeridae* [54])
- в) Образование двух везикулярных зон: ведущая везикула содержит в основном липиды, а окружающая везикула - углеводно-белковый компонент;
- г) Наличие белка, липидов и некоторых углеводов в желтке
- д) По мере созревания ооцита гранулы желтка сливаются, образуя большие глобулы, после чего содержимое гомогенизируется [55].

Как указывает Иванков [22], филогенетические группы таксонов рыб, подотряды и особенно на уровне семейств имеют клеточную морфологию и цитохимическую картину ткани желточных клеток, специфичную для своей группы. Авторы показали, что представители семейств *Salmonidae* и *Whitefish* различаются по характеристикам цитоплазматической вакуолизации и накоплению желтка. Для ооцитов рыб семейства *Salmonidae* характерно образование липидных вакуолей, занимающих гораздо большую область

внутри клетки, чем углеводные. Это происходит после формирования периферического кольца углеводных вакуолей, которые расположены в непосредственной близости от липидных вакуолей.

Таблица 1 – Признаки, характеризующие ооциты рыб семейств лососеобразных в период трофоплазматического [39]

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

У сиговых структуры липидных вакуолей появляются в клетке непосредственно перед или одновременно с углеводными вакуолярными структурами. По мере полной вакуолизации, липидные вакуоли практически полностью заполняют клетку, при этом значительно мельче углеводных вакуолей. Они остаются в этом состоянии до появления первичных желточных гранул. Касательно яичек лосося, желток первоначально формируется в отдаленной части клетки, далее шире кольца липидных и кортикальных вакуолей в случае *Cyprinidae*, и в зоне липидных вакуолей около ядра у *Salvelinus* [Иванков, 1987]. Специфически для лосося крупные гранулы желтка формируются практически

одновременно с мельчайшими. Однако, в случае *Salvelinus*, значительных гранул обнаруживается мало до полного заполнения клетки желтком [29].

Желтки представителей лососеобразных имеют сходный химический состав. Чтобы эффективно изучать функционирование репродуктивной системы рыб, необходимо точно определять и называть идентичные процессы и состояния половых клеток и гонад. Схема периодизации оогенеза и развития яичников, предложенная В.А. Мейеном [27, 41], является наиболее разработанной и принятой большинством отечественных исследователей. Она разделяет развитие половых клеток на периоды (синаптенного пути, малого и большого роста) и фазы. Однако было признано целесообразным дополнить эту схему двумя новыми периодами: оогониальным периодом и периодом созревания [77]. Ниже приводится полная схема периодизации оогенеза и развития яичников с некоторыми дополнениями, включающими ряд работ. (табл. 2).

Таблица 2 – Периодизация гамето- и гонадогенеза у самок рыб [29, 44, 61]

Гаметогенез		Гонадогенез
Периоды	Фазы, стадии, ступени	Периоды и стадии
Оогониальный (митотического размножения половых клеток)	Первичные половые клетки, оогонии	Индифинитный период
Премейотических преобразований ядра (ранняя стадия мейоза)	Липтотена, зиготена, пахитена, ранняя диплотена	Период цитологической дифференцировки пола, 1 стадия зрелости
Протоплазматического роста (ППР, цитоплазматического роста)	1)Начало ППР; 2)Накопление РНК в околоядренной зоне цитоплазмы; 3)Накопление РНК в периферическом слое цитоплазмы; 4)формирование желточного ядра	2 стадия зрелости
Трофоплазматического роста (вителлогенеза)	1)Начало вакуолизации цитоплазмы; 2)Середина вакуолизации цитоплазмы; 3)Заполнение цитоплазмы вакуолями;	3 стадия зрелости
		4 стадия зрелости

	4) начало отложений желтка; 5) Интенсивное желткононакопление; 6) Накопленный желтком ооцит; 7) Начало поляризации	
Созревание	1) Завершение поляризации и гидрация (для морских рыб) 2) Деление созревания	5 стадия зрелости

При переходе к мейозу гониальные клетки теряют способность к митотическому делению и происходит премейотическая репликация ДНК (Дэвидсон, 1972). Синаптонемальный комплекс формируется в ядрах, обеспечивая конъюгацию хромосом. Кроме того, происходит синтез дополнительной экстрахромосомной ДНК (Guraya, 1986; Чмилевский, Каменева, 2000 и др.). Этот период определяет, следует ли половой клетке идти по пути оогенеза или сперматогенеза.

Основные особенности ооцитов в период превителлогенеза следующие:

1) Интенсивный рост ооцитов, при котором их размер увеличивается в 12 раз;

При переходе к процессу вителлогенеза в ооцитах отмечается следующие изменения: включение предшественников синтеза РНК и белка, деструкция первичного ядра и увеличение числа периферических ядрышек, наличие "желточного ядра" и циркумнуклеарного кольца при определенных условиях. Также синтезируются 4S-транспортная и 5S-рибосомная РНК, которые накапливаются в цитоплазме ооцитов, а также м-РНК для биосинтеза белков - рецепторов вителлогенина. Кроме того, клетки фолликулярного эпителия приобретают веретеновидную форму и слабо размножаются. Появляется гранулярный компонент, а также активация синтеза 18S и 28S р-РНК в ядрышках ооцитов. [73].

Для ооцитов этого периода характерны включения в цитоплазме, такие как глыбки гликогена, капли нейтрального жира (определяемые уже в

превителлогенезе у некоторых видов рыб), кортикальные гранулы и желточные зёрна.

Кортикальные гранулы являются предшественниками кортикальных альвеол, которые отвечают за кортикальную реакцию при оплодотворении яйцеклетки, обеспечивая формирование перивителлинового пространства. Проведенные опыты с мечеными предшественниками кислых мукополисахаридов доказали, что синтез и формирование кортикальных гранул происходят постоянно под оболочкой ооцита.

Первые желточные гранулы, которые возникают на начальном этапе вителлогенеза, в основном имеют эндогенное происхождение, однако они содержат экзогенные белки, что было доказано в экспериментах с использованием НЗ-вителлогенина. В дальнейшем этот процесс становится более интенсивным. Согласно классической теории [34], вителлогенин поступает в ооцит благодаря активности мембраны, которая обладает рецепторами для его обнаружения и, таким образом, производит микропиноцитоз. Синтез вителлогенина осуществляется в печени, после чего происходит его передвижение по кровеносным сосудам к яичникам, где он поступает в периооцитное пространство.

В ходе первой половины вителлогенеза происходит увеличение интенсивности размножения фолликулярных клеток. Исходно данные клетки имеют призматическую форму, но в процессе активного накопления желтков и многократного увеличения размеров ооцита, они уплощаются, а первичная оболочка утолщается и приобретает радиальную исчерченность. Белки, необходимые для формирования оболочки ооцита, также синтезируются в печени в ходе вителлогенеза.

В период вителлогенеза ооциты заметно чувствительны к различным воздействующим факторам. Например, низкие температуры замедляют вителлогенез, в то время как повышенные температуры могут ускорять ранние этапы данного процесса. Однако продолжительное воздействие высоких

температур на поздних стадиях вителлогенеза может привести к резорбции ооцитов.

Период созревания ооцитов начинается с фазы миграции ядра к оболочке, при которой происходит концентрация хромосом в центре ядра и разрушение ядрышек. Затем изучается первое и второе деления созревания, после чего образуются направительные тельца. На этапе созревания ооциты обладают высокой чувствительностью к гипофизарным гормонам, облучению, химическим веществам и температурным флюктуациям. [45]

Сперматогенез

Мужские гаметы находятся в парных семенниках лососевых рыб [81]. Созревание сперматозоидов происходит в многочисленных семявыносящих протоках, ветви которых змеятся к общему выводному протоку у внутреннего края семенника. Мембраны семенников, стенки vas deferens и интерстициальная (промежуточная) ткань состоят из не термофильных элементов, образующих гонадальный интерстиций. Как и зародышевые клетки, большинство этих элементов изменяются во время половых циклов у разных таксонов рыб. Каждый такой цикл (сперматогенная волна) начинается с размножения сперматогоний - начальной основы для формирования зрелых сперматозоидов. Развитие мужских половых клеток проходит несколько стадий между началом размножения сперматогоний и образованием зрелых сперматозоидов.

В репродуктивной фазе крупные примитивные сперматогонии подвергаются насыщенному делению в стенке канала, формируя цисты. Половые клетки, находящиеся в этих цистах, находятся на той же стадии развития, что и клон изначальной сперматогониальной клетки и образуют её потомство. Интенсивное деление сперматогоний зачастую вызывает аномалии в ядрах, такие как "фрагментированные", "расщепленные" и "полиморфные" ядра. Это может быть связано с повышенной активностью метаболических процессов, по мере распространения и развития клеток.

В определенный момент развития сперматогонии вступают в фазу роста и становятся первичными сперматоцитами I типа. В этот момент ядро сперматоцита претерпевает трансформацию, готовясь к созреванию путем деления. По мере созревания один сперматоцит I типа делится на два вторичных сперматоцита, каждый из которых производит два сперматозоида, которые в конечном итоге переходят в стадию формирования и превращаются в зрелые сперматозоиды.

В отличие от сперматогенеза других, сперматогенез у костистых рыб характеризуется наличием примитивных сперматоцитов и вторичным возникновением внешнего оплодотворения в ходе эволюции. Авторы показывают, что у морских беспозвоночных не наблюдается раннего появления жгутиков - признака примитивного сперматогенеза.

Костистые рыбы - единственная группа позвоночных, у которых функциональный гермафродитизм и нормальные половые вариации встречаются у некоторых видов. Поэтому такой сценарий не является типичным для лососевых рыб; Исаков и Селюков [72] сообщили о наличии так называемых яичников у небольшой части особей устричных рыб, что может не свидетельствовать о нормальном развитии гонад.

Согласно экспериментам, проведенным с использованием методов хирургического удаления и химической инактивации гипофиза, задержка сперматогенеза у самцов происходит на стадии деления сперматоцитов и превращения их в сперматоциты, сопровождаясь дегенерацией гонад. Этот процесс является температурно-зависимым, и факторы, такие как гипотермия и гипертермия, могут подавлять его. Однако физиологические механизмы, ответственные за это, различаются.

Из этих результатов можно заключить, что размножение является важнейшей функцией организма, и любое нарушение или изменение функции репродуктивной системы следует рассматривать как важный диагностический показатель для оценки состояния популяции. Для того чтобы понять стабильность конкретной популяции, необходимо понять закономерности

формирования и функционирования репродуктивной системы рыб в конкретном водоеме и условия окружающей среды, характерные для данного водоема.

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
институт
Кафедра гидробиологии и ихтиологии
кафедра

УТВЕРЖДАЮ


Заведующий кафедрой
М. И. Гладышев
подпись инициалы, фамилия

«___» _____ 2023 г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

Экология озерных гольцов плато Путорана на примере озера Собачьего
тема

06.04.01 Биология

код и наименование направления

06.04.01.00.04 Гидробиология и ихтиология

код и наименование магистерской программы

Руководитель	 подпись, дата	<u>В.н.с КФ ФГБНУ «ВНИРО»</u> <u>(НИИЭРВ), д.б.н.</u> должность, ученая степень	<u>В. А. Заделёнов</u> инициалы, фамилия
Руководитель	 подпись, дата	преподаватель, к.б.н. должность, ученая степень	<u>А.Е. Рудченко</u> инициалы, фамилия
Выпускник	 подпись, дата		<u>А.Г. Берг</u> инициалы, фамилия
Рецензент	 подпись, дата	<u>н.с КФ ФГБНУ «ВНИРО»</u> <u>(НИИЭРВ), к.б.н.</u> должность, ученая степень	<u>Д.В. Злотник</u> инициалы, фамилия

Красноярск 2023