

УДК 639.3.07: 574.52

**Skeletal Anomalies in Juveniles
of Siberian Grayling *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776)
from the Mana River (Middle Yenisei River System)
under Artificial and Natural Reproduction**

Nikita O. Yablokov*

*Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs
33 Parizhskoy kommunii Str., Krasnoyarsk, 660097, Russia
Siberian Federal University
79 Svobodny, Krasnoyarsk, 660041, Russia*

Received 26.07.2015, received in revised form 18.04.2016, accepted 12.05.2017

The paper contains data on diversity and frequency of occurrence of skeletal anomalies in larvae and juveniles of Siberian grayling from the Mana river (Middle Yenisei River system) grown both in the temporary fish-breeding farm and under natural conditions. The qualitative and quantitative characteristics of morphological abnormalities in the Siberian grayling in aquaculture were described for the first time. A total of 58 skeletal deformities belonged to 27 types and located in 7 regions of the skeleton were detected. The average frequency of occurrence of abnormal fish was 7.8 %. Significant differences between juveniles from natural and artificial reproduction were found only at the late stages of their development (at a length of 21-39 mm). Proportion of individuals with skeletal deformities among grayling's juveniles developing in fish-breeding farm was 11.1 %, which doesn't exceed the occurrence of morphological abnormalities in fish inhabiting natural water bodies of the Yenisei River system (13.0-31.0 %).

Keywords: Siberian grayling, skeletal anomalies, Yenisei, Mana, temporary fish-breeding farm.

Citation: Yablokov N.O. Skeletal anomalies in juveniles of Siberian grayling *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) from the Mana River (Middle Yenisei River system) under artificial and natural reproduction. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2017, 10(3), 343-357. DOI: 10.17516/1997-1389-0030.

© Siberian Federal University. All rights reserved

* Corresponding author E-mail address: noyablokov@mail.ru

**Аномалии развития скелета у молоди
сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776)
из р. Мана (система Среднего Енисея)
при искусственном и естественном воспроизводстве**

Н.О. Яблоков

*Научно-исследовательский институт
экологии рыбохозяйственных водоемов
Россия, 660097, Красноярск, ул. Парижской коммуны, 33
Сибирский федеральный университет
Россия, 660041, Красноярск, пр. Свободный, 79*

Приведены данные о разнообразии и встречаемости аномалий развития скелета у разновозрастной молоди сибирского хариуса из р. Мана (система Среднего Енисея), полученной в условиях временного рыбоводного комплекса (ВРК), а также у молоди, развивающейся в естественных условиях. В работе впервые приведены данные о разнообразии и встречаемости морфологических отклонений у сибирского хариуса как объекта аквакультуры. Всего было обнаружено 58 случаев аномального развития скелета и 27 видов аномалий, локализованных в 7 отделах скелета. Доля рыб с аномалиями в среднем составила 7,8 %. Достоверные различия между молодью, развивающейся в условиях искусственного и естественного воспроизводства, были отмечены лишь на поздних стадиях развития при длине 21-39 мм. Доля аномальных особей у молоди хариуса, развивающейся в условиях ВРК, составила 11,1 %, что не превышало значений встречаемости морфологических аномалий рыб для ряда естественных водоемов Красноярского края (13,0-31,0 %).

Ключевые слова: сибирский хариус, аномалии скелета, Енисей, Мана, временный рыбоводный комплекс.

Введение

Сибирский хариус *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) (Salmoniformes: Thymallidae) распространен в холодноводных реках и озерах Сибири и является основным объектом любительского рыболовства в бассейне р. Енисей.

В последние годы численность хариуса на территории Енисейского рыбохозяйственного бассейна существенно сократилась. Причинами тому стали подрыв запасов, связанный с интенсивным изъятием половозре-

лых особей в период нереста, а также изменение гидрологических условий в водоемах вследствие создания каскадов Енисейских и Ангарских водохранилищ (Шадрин, 2006; Иванова, 2015). Одним из методов восстановления численности сибирского хариуса и других ценных видов весенне-нерестующих рыб в бассейне р. Енисей является создание временных рыбоводных комплексов (ВРК), предполагающих инкубацию икры и подращивание рыб в условиях, приближенных к естественным (Иванова, 2015).

Существенной проблемой мероприятий по воспроизводству ценных видов рыб является оценка качества и жизнеспособности выпускаемой молоди (Акимова и др., 2004). Ряд авторов в качестве способа оценки физиологического состояния молоди на рыболовных предприятиях предлагает использовать показатели разнообразия и встречаемости морфологических отклонений (аномалий) в развитии рыб, являющихся своеобразным ответом на действие как генетических факторов, так и факторов внешней среды (Евланов и др., 1999; Boglione et al., 2013). Согласно работам Е.А. Зиновьева (2006) хариусовые рыбы являются одним из наиболее чувствительных индикаторов экологического состояния водоемов среди пресноводных рыб. Это обусловлено их высокой требовательностью к показателям среды: температуре, содержанию растворенного кислорода, рН и ряду токсикантов. На этом основании среди индикационных показателей антропогенного воздействия на экологическое состояние водоема автор предлагает обратить внимание на наличие внешних и внутренних аномалий развития хариусовых рыб, а также их морфофункциональное состояние (Зиновьев, 2006). Тем не менее в настоящее время специальных исследований, посвященных диагностике морфологических аномалий, а также оценке их разнообразия и встречаемости в популяциях хариуса, не проводилось.

Целью работы являлось изучение качественных и количественных характеристик основных форм аномалий развития скелета у молоди хариуса сибирского из р. Мана, возникающих в условиях естественного и искусственного воспроизводства.

Материалы и методы

Отлов особей-производителей хариуса осуществляли в конце апреля – начале мая

2014 г. в низовьях р. Мана. Отловленную рыбу выдерживали в рыболовных садках, расположенных в устье р. Мана на глубине 1 м при температуре 5-7 °С. Непосредственно перед посадкой в рыболовные садки производили прижизненную диагностику рыб на наличие внешних морфологических аномалий. Всего было осмотрено 273 экземпляра.

После выдерживания в садках в течение 7-10 дней производители доставлялись на временный рыболовный комплекс, расположенный в среднем течении р. Мана в 8 км выше пос. Береть, с последующим выдерживанием и отбором половых продуктов. Условия инкубации икры и подращивания молоди хариуса в условиях указанного ВРК подробно изложены в работах Е.Н. Шадрина и Е.В. Ивановой (Шадрин, Иванова 2012; Иванова, 2015; Иванова, Поляева, 2014).

Выборки развивающейся (активно плавающей) и погибшей (отход) молоди, полученной в ходе искусственного воспроизводства, делали на временном рыболовном комплексе в июне-июле 2014 г. Личинки и молодь хариуса из естественной популяции отбирали в р. Мана в двух километрах выше по течению от рыболовного комплекса. В качестве орудия лова использовали гидробиологические сачки различных конструкций. Количественные характеристики выборок молоди приведены в табл. 1. Выборки личинок и молоди хариуса были представлены особями А–Е стадий развития, длиной 9-36 мм для рыб из р. Мана и 9-39 мм для рыб, полученных в условиях рыболовного комплекса.

Непосредственно после отлова молодь хариуса фиксировали 5 %-ым раствором формальдегида. В лабораторных условиях проводили окраску скелета ализариновым красным и альциановым синим по модифицированной методике Поттхофа (Potthoff, 1984).

Таблица 1. Количественные характеристики выборок молоди хариуса

Дата отбора	Вариант пробы		Выборка, экз	Стадия	L ± SE, мм	Min – Max
07.06.2014	р. Мана	активно плавающие	58	В	11,82 ± 0,32	9-15
	ВРК	активно плавающие	22	В	14,30 ± 0,19	13-15
		отход	86	А – В	12,01 ± 0,14	9-15
20.06.2014	р. Мана	активно плавающие	74	С2	14,39 ± 0,23	12-16
	ВРК	активно плавающие	32	С1 – С2	17,50 ± 0,22	16-20
		отход	43	С1 – С2	15,25 ± 0,19	13-19
26.06.2014	ВРК	активно плавающие	48	D1 – D2	18,49 ± 0,32	16-25
		отход	65	D1 – D2	17,59 ± 0,18	15-23
01.07.2014	р. Мана	активно плавающие	35	Е	24,60 ± 0,99	20-36
	ВРК	активно плавающие	42	D2 – Е	25,67 ± 0,36	22-30
		отход	31	D2 – Е	26,09 ± 0,71	21-39

Примечание: L – абсолютная длина рыбы, SE – стандартная ошибка среднего. Стадии развития приведены по А.Ф. Коблицкой (1981), где А-В – предличинки, С1-D1 – ранние личинки, D2-Е – поздние личинки

При оценке количественных показателей морфологических аномалий скелета использовали следующие величины (Боркин и др., 2012):

1. Число аномалий (N_a) – сумма всех диагностированных случаев аномального развития скелета в выборке N ;

2. Встречаемость особей с морфологическими аномалиями (P_a , %) – процент аномальных особей N_{as} в выборке N ;

3. Относительная встречаемость аномалии (A_{ra} , %) – доля конкретного вида аномалии от всех зарегистрированных случаев аномального развития (N_a);

4. Индивидуальный спектр аномалий – число различных видов аномалий, проявляемых у одной особи;

5. Общий спектр аномалий – набор различных видов аномалий, обнаруживаемых у всех особей в выборке.

Качественную оценку морфологических аномалий скелета проводили посредством оценки встречаемости особей с тяжелыми формами аномалий (Boglione et al., 2001).

При анализе частот встречаемости морфологических аномалий скелета у молоди хариуса, полученной в естественных условиях и в условиях ВРК, использовали показатель сходства популяции Животовского (Животовский, 1979). Достоверность различий по общим частотам между выборками определяли посредством критерия идентичности при уровне значимости 0,95.

Определение соответствия в формировании меристических признаков хариуса сибирского, развивающегося в условиях искусственного и естественного воспроизводства, проводили у молоди на стадиях D2-Е по следующим признакам: D – общее число лучей в

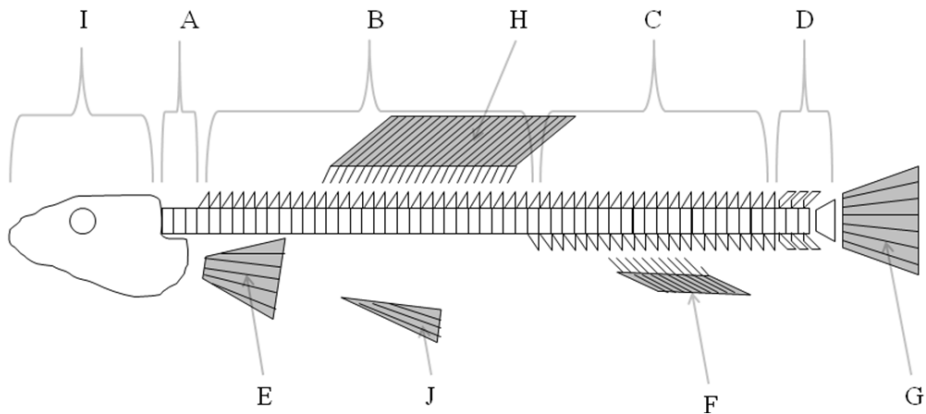


Рис. 1. Схема выделения отделов скелета у сибирского хариуса: А – головной отдел позвоночника (позвонки 1-3), В – прегемальный отдел позвоночника (позвонки 4-31), С – гемальный отдел позвоночника (позвонки 32-53), D – хвостовой отдел позвоночника (позвонки 54-уростиль), Е – грудной плавник, F – анальный плавник, G – хвостовой плавник, H – спинной плавник, I – череп, J – брюшной плавник

спинном плавнике, P – общее число лучей в грудном плавнике (l – левая сторона, r – правая сторона), V – общее число лучей в брюшном плавнике (l – левая сторона, r – правая сторона), A – общее число лучей в анальном плавнике, $vert.$ – число позвонков, Dp – число птеригофоров в спинном плавнике, Ap – число птеригофоров в анальном плавнике. Также у всех особей измеряли абсолютную длину тела (L).

При идентификации жизненных стадий молоди рыб использовали определитель Коблицкой (Коблицкая, 1981). Выделение отделов скелета производили в соответствии с работами Боглионе с соавторами (Boglione et al., 2014). Подробная схема отделов скелета приведена на рис. 1. Номенклатуру и дифференцировку аномалий по степени тяжести также производили на основании работ Боглионе с соавторами (Boglione et al., 2014) (табл. 2).

Статистическая обработка данных и построение графических изображений выполнены с использованием программных пакетов MS Office Excel и STATISTICA 6.0.

Результаты

Прижизненная диагностика тяжелых форм отклонений в развитии скелета у особей-производителей

В ходе прижизненного анализа особей-производителей хариуса на наличие внешних морфологических аномалий было диагностировано три вида аномалий локализованных в трех отделах скелета. Частота встречаемости особей с морфологическими аномалиями составила 1,5 %. Индивидуальный спектр аномалий не превышал одной-двух аномалий на особь. Среди отмеченных аномалий – кифоз гемального отдела осевого скелета (у трех особей), деформация лучей спинного плавника, недоразвитие жаберной крышки (по одной особи соответственно).

Определение соответствия в формировании меристических признаков

Сопоставление меристических признаков у хариуса на жизненных стадиях D2-E ($L = 20-39$ мм) по t -критерию Стьюдента ($p \leq 0,05$) не показало наличия достоверных различий между молодью, полученной путем

Таблица 2. Условные обозначения видов отмеченных аномалий (по Boglione et al., 2014)

Обозначение	Вид аномалии
S	<i>Сколиоз</i>
1	<i>Лордоз</i>
2	<i>Кифоз</i>
3	<i>Сращение позвонков</i>
4	<i>Деформация тела позвонка</i>
5	Деформация неврального отростка
6	Деформация гемального отростка
7	<i>Деформация / недоразвитие луча плавника</i>
8	Деформация птериigioфор
9	Деформация гепуралии
10	Деформация эпуралии
11	<i>Деформация хвостового хряща</i>
14	<i>Прогнатизм зубной кости ("мопсовидность")</i>
15	<i>Деформация верхней челюсти</i>
18	<i>Деформация жаберной крышки</i>
21	Недоразвитие жаберной дуги
22	<i>Циклопия</i>
23	<i>Прочие черепные аномалии</i>

Примечание: курсивом выделены тяжелые формы аномалий

естественного и искусственного воспроизводства (табл. 3). Данная тенденция прослеживалась как при сравнении особей из естественного водоема с жизнеспособными особями, выращенными в условиях рыбоводного комплекса, так и при сопоставлении с меристическими признаками погибших экземпляров.

Количественная оценка морфологических отклонений в развитии скелета

В выборках из естественной популяции общий спектр аномалий составил 9 видов (табл. 4). Общая частота встречаемости особей с аномалиями составила 7,2 %. Наибольшая встречаемость аномалий была характерна для молоди стадий D2-E (L = 20-36 мм) и составляла 14,0 %. Наименьшая доля аномалий отмечена у рыб на стадии C2, при

длине 12-16 мм (5,0 %). Среди диагностированных аномалий развития основу составили аномалии хвостового отдела осевого скелета (58,3 %). Кроме того, были отмечены аномалии черепа, спинного плавника, хвостового плавника, прегемального и гемального отделов осевого скелета.

Выборки, отобранные на временном рыбоводном комплексе, включали 11,1 % аномальных особей. Всего было обнаружено 46 случаев аномального развития и 23 вида аномалий. Индивидуальный спектр изменялся в пределах одной-двух аномалий на особь. Основная масса аномалий приходилась на череп (34,8 %), хвостовой отдел осевого скелета (21,7 %) и хвостовой плавник (17,4 %) (см. табл. 4). Кроме того, аномалии обнаруживались в прегемальном и гемальном отделах позвоночника, анальном

Таблица 3. Меристические признаки молоди хариуса сибирского на жизненных стадиях D2-E из естественной популяции и развивающейся в условиях ВРК

Признак	р. Мана (1) n = 35		ВРК				t ₁₋₂	t ₃₋₄
			активно плавающие (2) n = 42		отход (3) n = 31			
	M ± SE	Min – Max	M ± SE	Min – Max	M ± SE	Min – Max		
D	20,61 ± 0,18	19-23	20,19 ± 0,16	18-22	20,10 ± 0,22	18-23	1,6	0,3
Pl	13,88 ± 0,25	12-17	13,60 ± 0,24	11-16	13,58 ± 0,19	12-16	0,8	0,1
Pr	13,88 ± 0,25	12-17	13,57 ± 0,24	11-16	13,48 ± 0,20	12-16	0,9	0,3
Vl	9,48 ± 0,19	8-12	9,14 ± 0,15	7-11	9,61 ± 0,18	8-11	2,0	1,9
Vr	9,51 ± 0,19	8-12	9,17 ± 0,16	7-11	9,61 ± 0,17	8-11	1,9	1,9
A	12,88 ± 0,14	12-15	12,54 ± 0,16	11-14	12,29 ± 0,14	11-14	1,6	1,1
Vert.	55,48 ± 0,34	53-59	54,65 ± 0,21	52-57	54,75 ± 0,25	53-57	2,0	1,0
Dp	18,04 ± 0,54	10-22	17,90 ± 0,20	16-20	18,21 ± 0,27	16-20	1,4	0,9
Ap	10,66 ± 0,20	8-14	10,19 ± 0,15	9-12	10,00 ± 0,20	9-12	1,9	0,8

Примечание: расшифровку обозначений признаков см. в тексте. M – среднее арифметическое, SE – стандартная ошибка среднего, t₁₋₂ – эмпирические значения t-критерия Стьюдента при сравнении столбцов (1) и (2), p ≤ 0,05, t₂₋₃ – эмпирические значения t-критерия Стьюдента при сравнении столбцов (2) и (3), p ≤ 0,05

Таблица 4. Встречаемость аномалий развития скелета у молоди хариуса из естественной популяции и развивающейся в условиях ВРК

Вид аномалии		р. Мана		ВРК						Итого	
				активно плавающие		отход		общее			
Отдел	Код	N _a , шт	A _{га} , %	N _a , шт	A _{га} , %	N _a , шт	A _{га} , %	N _a , шт	A _{га} , %	N _a , шт	A _{га} , %
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Прегемальный отдел (B)	3	1	8,3	-	-	-	-	-	-	1	1,7
	5	-	-	2	11,7	-	-	2	4,3	2	3,5
	6	-	-	-	-	1	3,5	1	2,2	1	1,7
Гемальный отдел (C)	1	1	8,3	-	-	1	3,5	1	2,2	2	3,5
	2	-	-	1	5,9	2	6,8	3	6,5	3	5,2
	3	-	-	-	-	1	3,5	1	2,2	1	1,7
Хвостовой отдел (D)	5	-	-	1	5,9	-	-	1	2,2	1	1,7
	8	2	16,7	-	-	-	-	-	-	2	3,5
	1	2	16,7	-	-	1	3,5	1	2,2	3	5,2
	4	1	8,3	3	17,7	1	3,5	4	8,7	5	8,6
	5	-	-	1	5,9	-	-	1	2,2	1	1,7
	6	2	16,7	-	-	1	3,5	1	2,2	3	5,2
	9	-	-	1	5,9	-	-	1	2,2	1	1,7
Анальный плавник (F)	11	-	-	-	-	2	6,8	2	4,3	2	3,5
	7	-	-	-	-	1	3,5	1	2,2	1	1,7
Хвостовой плавник (G)	8	-	-	-	-	1	3,5	1	2,2	1	1,7
	7	-	-	1	5,9	3	10,3	4	8,7	4	6,9
	10	1	8,3	-	-	-	-	-	-	1	1,7
	11	-	-	2	11,7	2	6,8	4	8,7	4	6,9

Продолжение табл. 4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Спинной плавник (Н)	7	1	8,3	-	-	-	-	-	-	1	1,7
	8	-	-	1	5,9	-	-	1	2,2	1	1,7
Череп (I)	14	-	-	-	-	1	3,5	1	2,2	1	1,7
	15	-	-	1	5,9	8	27,5	9	19,4	9	15,4
	18	-	-	2	11,7	-	-	2	4,3	2	3,5
	21	1	8,3	-	-	1	3,5	1	2,2	2	3,5
	22	-	-	-	-	1	3,5	1	2,2	1	1,7
23	-	-	1	5,9	1	3,5	2	4,3	2	3,5	
Всего		12	-	17	-	29	-	46	-	58	-

Примечание: Условные обозначения видов аномалий даны в табл. 2. Курсивом выделены тяжелые формы аномалий.

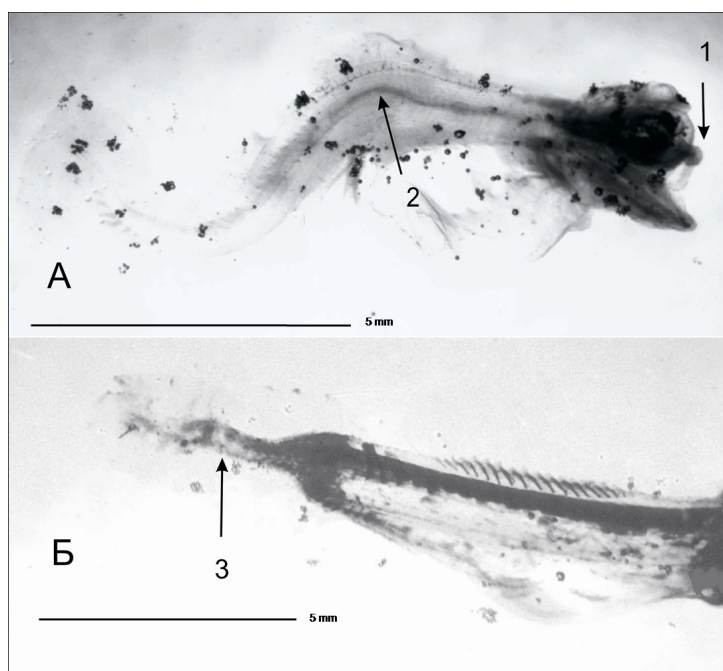


Рис. 2. Аномалии в развитии скелета у хариуса, развивающегося в условиях временного рыбоводного комплекса (А – предличинка, L = 9 мм; Б – личинка, L = 14 мм): 1 – недоразвитие верхней челюсти, 2 – кифоз прегемального отдела позвоночника, 3 – множественные аномалии в строении позвонков хвостового и гемального отделов позвоночника

и спинном плавниках. Наибольшим разнообразием групп отклонений в развитии скелета характеризовалась молодь на стадиях D2-E (L = 22-39 мм). Относительные частоты встречаемости аномалий различных отделов скелета для каждой возрастной группы приведены в табл. 5.

Частота встречаемости особей с аномалиями у активно плавающей молоди составляла 10,4 %. Наибольшая доля (19,1 %) аномальных особей была характерна для молоди стадий D2-E (L = 22-30 мм), наименьшая (6,2 %) для C1-C2 (L = 16-20 мм). Всего было обнаружено 17 случаев аномального развития

Таблица 5. Распределение относительной встречаемости аномалий (A_{ra} , %) по отделам скелета у личинок и молоди хариуса из естественной популяции и развивающейся в условиях ВРК

Отдел скелета		Возрастная стадия									
		А-В		С1-С2		D1-D2		Е		Общее	
		ВРК $N_a=14$	Мана $N_a=3$	ВРК $N_a=4$	Мана $N_a=4$	ВРК $N_a=12$	Мана $N_a=0$	ВРК $N_a=16$	Мана $N_a=5$	ВРК $N_a=46$	Мана $N_a=12$
Позвоночник	прегемальный отдел (В)	-	-	-	-	-	-	18,8	20,0	6,5	8,3
	гемальный отдел (С)	21,4	-	-	-	8,3	-	12,4	20,0	13,1	8,3
	хвостовой отдел (D)	14,3	66,7	-	100	25,1	-	31,3	20,0	21,7	58,5
Анальный плавник (F)		-	-	-	-	-	-	12,4	-	4,3	-
Хвостовой плавник (G)		-	-	25,0	-	58,3	-	-	20,0	17,4	8,3
Спинной плавник (H)		-	33,3	-	-	-	-	6,3	-	2,2	8,3
Череп (I)		64,3	-	75,0	-	8,3	-	18,8	20,0	34,8	8,3

и 12 видов аномалий. В выборках преобладали аномалии хвостового отдела позвоночника (29,4 %), аномалии черепа (23,5 %) и хвостового плавника (17,6 %) (рис. 2, табл. 4). Наиболее частыми аномалиями оказались деформация позвонков хвостового отдела, деформация невральных отростков прегемального отдела, деформация хвостового хряща, а также деформация жаберной крышки (табл. 4).

У погибших личинок было отмечено 17 видов аномалий и 29 случаев аномального развития с общей частотой встречаемости 11,6 %. Наибольшие частоты встречаемости были характерны для рыб D2-E стадий развития и составляли 16,6 %. Наименьшими частотами встречаемости характеризовались стадии С1-С2 (5,9 %). Аномалии были отмечены в шести отделах скелета, среди которых основная доля приходилась на череп (41,4 %), хвостовой отдел позвоночника и хвостовой плавник (по 17,2 % соответственно). В выборке доминировали такие нарушения, как деформация верхней челюсти (27,5 %) и недоразвитие лучей хвостового плавника (10,3 %) (табл. 5).

Общий перечень аномалий развития скелета, диагностированных у молоди хариуса

при естественном и искусственном воспроизводстве, включает 58 случаев аномального развития, принадлежащих к 27 видам аномалий. Аномалии были отмечены в семи отделах скелета.

Осевой скелет: всего было диагностировано 28 случаев проявления морфологических отклонений. Аномалии принадлежали к 14 видам и были локализованы в трех отделах осевого скелета – прегемальном (14,3 %), гемальном (25,0 %) и хвостовом (60,7 %):

- *прегемальный отдел:* три вида аномалий, единично отмечены сращения позвонков у рыб из р. Мана, деформация невральных и гемальных остистых отростков в выборках из ВРК;
- *гемальный отдел:* четыре вида аномалий, среди которых лордоз у рыб из естественной популяции; лордоз, кифоз, сращение позвонков и деформация неврального остистого отростка в выборках из ВРК;
- *хвостовой отдел:* семь видов аномалий. У рыб из естественной популяции отмечены – лордоз, сколиоз,

деформация тела позвонка, деформация гемального остистого отростка позвонка. У хариуса, развивающегося в условиях ВРК, диагностированы: лордоз, деформация тела позвонка, деформация гемального и неврального остистых отростков позвонков, деформация гепуралии и хвостового хряща.

Анальный плавник: диагностировано два вида аномалий у рыб, выращенных путем искусственного воспроизводства – единичная деформация лучей и птеригиофоров.

Хвостовой плавник: обнаружено девять случаев аномального развития, представленных тремя видами аномалий: для рыб из р. Мана – деформация эпуралии, для искусственно выращенных – деформация луча и деформация хвостового хряща.

Спинной плавник: отмечено два вида аномалий – деформация плавниковой каймы у личинки (в естественной популяции), деформация птеригиофоры (у искусственно выращенных рыб).

Череп: обнаружено 17 случаев аномального развития и 6 различных видов ано-

малий. У рыб из естественной популяции отмечалось недоразвитие жаберной дуги. У искусственно выращенных рыб диагностированы прогнатизм зубной кости, деформация верхней челюсти, деформация жаберной крышки, недоразвитие жаберных дуг, отклонение в развитии лобной и затылочной костей, циклопия.

При анализе разновозрастной молодежи и личинок хариуса, полученных путем естественного воспроизводства в р. Мана и искусственного воспроизводства в условиях временного рыбоводного комплекса, на наличие аномалий развития скелета наиболее высокие показатели встречаемости были характерны для искусственно выращенной молодежи. Встречаемость особей с морфологическими аномалиями у рыб, полученных на ВРК, в среднем была в полтора раза выше, нежели у рыб из естественной популяции. Однако сравнительный анализ частоты встречаемости особей с морфологическими аномалиями показал наличие достоверных различий лишь на поздних возрастных стадиях (рис. 3).

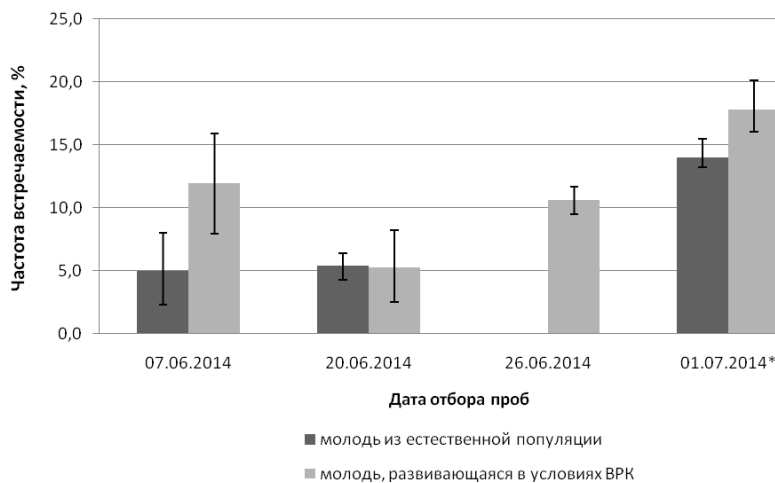


Рис. 3. Частота встречаемости особей с морфологическими аномалиями (P_a) у молодежи сибирского хариуса, развивающейся в естественных условиях, и в условиях ВРК. * – различия значимы на основании критерия идентичности (I), $p \leq 0,05$. Планки погрешностей представлены в виде стандартной ошибки среднего (SE)

*Качественная оценка
морфологических отклонений
в развитии скелета*

При оценке частоты встречаемости тяжелых форм морфологических отклонений в развитии скелета в популяции рыб, отобранных в естественных условиях, установлено, что 67 % из числа обнаруженных аномалий принадлежали к числу тяжелых. Частота встречаемости тяжелых форм аномалий варьировала в пределах от 5,7 % у молоди на стадии Е до 2,9 % у рыб на стадии С2. Доля тяжелых форм аномалий от общего числа аномалий изменялась от 100 % на стадии В до 40 % на стадии Е.

У рыб, выращенных в условиях временного рыбоводного комплекса, доля тяжелых морфологических отклонений составила 78,2 % от общего числа аномалий. У активно плавающей и погибшей молоди хариуса, выращенной в искусственных условиях, средние доли тяжелых аномалий в выборках составили 64,7 % от общего числа аномалий для активно плавающей молоди и 86,2 % для отхода.

Наибольшая частота встречаемости тяжелых форм аномалий у активно плавающей молоди была характерна для молоди возрастных стадий D1-D2 и составляла 12,5 %. Наименьшая частота была отмечена у особей на стадиях С1-С2 и составила 3,1 %. Для погибших особей показатель встречаемости тяжелых форм аномалий изменялся в пределах от 6,9 % у рыб на стадии С1-С2 до 16,2 % на стадиях А-В. Отмечено изменение доли тяжелых аномалий от общего количества аномалий в зависимости от роста молоди. Если на ранних этапах они составляли 100 % от общего числа аномалий, то к моменту выпуска их доля снизилась до 68 %.

Обсуждение результатов

При диагностике аномалий у молоди сибирского хариуса наблюдается преобладание

разнообразных нарушений в строении черепа, а также элементов хвостового отдела позвоночника и хвостового плавника, вплоть до его полного недоразвития у искусственно выращенных рыб. У молоди хариуса из естественной популяции преобладали аномалии хвостового отдела осевого скелета. Причинно-следственная связь конкретного вида аномалий и причин его возникновения на данном этапе остается открытым вопросом в связи с многообразием потенциальных факторов воздействия и недостаточной изученностью механизмов формирования различных форм отклонений развития (Boglione et al., 2001; Boglione et al., 2013).

В связи с отсутствием данных, посвященных диагностике морфологических аномалий, характеристике их разнообразия и встречаемости у сибирского хариуса, мы сравнили наши данные с показателями, полученными для других представителей отряда Salmoniformes, культивируемых в аквакультуре (сёмга, кумжа, микижа и др.).

Материалы по распределению аномалий скелета, диагностируемых у лососеобразных в аквакультуре, приведены в обзоре Боглионе с соавторами (Boglione et al., 2013). Согласно представленным в работе данным основу морфологических нарушений у представителей лососеобразных в аквакультуре составляют аномалии в строении позвоночника, реже отмечаются аномалии в строении черепа. Среди аномалий позвоночного столба у молоди лососевых отмечаются искривления позвоночника, образование асимметрии и сращений тел позвонков, а также комплексные аномалии. Для личинок характерны тяжелые формы искривлений осевого скелета и укорочение хвостового отдела (Wargelius et al., 2009). Аномалии черепа отмечаются как в спланхнокраниуме, так и в нейрокраниуме, но ограничены лишь несколькими костями,

подверженными морфологическим отклонениям. Прежде всего, это кости верхней и нижней челюстей, при нарушении которых образуются укорочения, перекресты, как правило, не позволяющие потреблять пищу, а также редукция жаберных крышек. Что касается частоты встречаемости аномалий скелета у культивируемых лососевых – для норвежской сёмги при различных условиях выращивания показатель варьировал в пределах от 7 до 37 % (Fjellidal, 2004; Hansen et al., 2010; Witten, 2005). В обзоре литературных данных, приведенных в работе Боглионе (Boglione et al., 2014), встречаемость морфологических аномалий, диагностированных при помощи окраски костных структур и рентгенографии, варьировала от 10 до 92 % у молоди *Oncorhynchus mykiss* и от 7 до 60 % для *Salmo salar* с преобладанием аномалий в строении спланхнокраниума и осевого скелета.

Среди аномалий в развитии скелета хариуса, выращенного на временном рыбоводном комплексе, наблюдалась аналогичная тенденция: большая часть отклонений отмечалась в строении осевого скелета, далее следовали аномалии черепа и плавников. Средняя частота встречаемости, в свою очередь, не превышала 12 %.

Также следует отметить, что среднее значение показателей встречаемости аномалий в развитии скелета не превышало доли аномалий у молоди пресноводных рыб, населяющих ряд водоемов бассейна Среднего Енисея (Яблоков, 2013).

В ходе анализа качественных показателей аномалий скелета было отмечено, что по мере роста хариуса прослеживается изменение числа тяжелых форм аномалий. Так, у молоди, развивающейся в условиях ВПК, в период с 07.06.2014 (стадия развития А-В) по 1.07.2014 (стадия развития D2-Е) доля тяже-

лых форм аномалий от общего числа аномалий снизилась с 100 до 50 %. Было замечено, что у молоди хариуса, развивающейся в естественном водоеме, снижение числа тяжелых аномалий происходит раньше, нежели у искусственно выращиваемой молоди. Данный факт мы связываем с более высоким уровнем пресса со стороны естественных факторов. В условиях отсутствия хищников и регулярного внесения кормовых объектов жизнеспособность рыб с аномалиями в строении челюстей, плавников, формы тела значительно увеличивается.

Как было отмечено выше, частота встречаемости морфологических аномалий является одним из перспективных показателей оценки качества молоди, выращиваемой на рыбохозяйственных предприятиях (Акимова и др., 2004; Boglione et al., 2001; Koumoundouros, 2010). Однако, исходя из литературных данных, следует отметить, что при различных комбинациях факторов среды зачастую происходит развитие сходных видов аномалий. Это свидетельствует о неспецифичности ряда аномалий к условиям среды, и было неоднократно подтверждено экспериментально (Crawford et al., 1985; Lagardère et al., 1993). Согласно работам Кирпичникова в естественных популяциях рыб процент особей с уродствами не превышает 5 % (Кирпичников, 1987). Однако на современных рыбоводных предприятиях частота встречаемости особей с отклонениями развития доходит до 50 % и более, что недопустимо для рыбоводного материала, выращиваемого с целью искусственного пополнения популяции. В связи с этим мониторинг встречаемости и распределения морфологических отклонений является необходимым мероприятием для оптимизации условий воспроизводства ценных видов рыб и снижения процента рыб с дефектами развития до минимальных значений.

Заключение

В ходе работы была проведена количественная и качественная оценка морфологических аномалий скелета у молоди хариуса сибирского, развивающейся в естественных условиях в р. Мана и в условиях временного рыбоводного комплекса. Всего было обнаружено 58 случаев аномального развития и 27 видов аномалий, локализованных в 7 отделах скелета.

Средние частоты встречаемости особей с аномалиями развития составляли 7,2 % для рыб, развивающихся в естественных условиях и 11,1 % для рыб, подращиваемых на рыбоводном комплексе. Достоверные различия между частотой встречаемости морфологических аномалий скелета у хариуса сибирского, развивающегося в естественных условиях и в

условиях временного рыбоводного комплекса, отмечались лишь на поздних возрастных стадиях. Общая доля морфологических отклонений, в свою очередь, не превышала частот встречаемости аномалий рыб для ряда водоемов системы Среднего Енисея.

Благодарности

Автор выражает благодарность кандидату биологических наук, доценту кафедры водных и наземных экосистем ФГАОУ ВПО «Сибирский федеральный университет» И.В. Зуеву, младшему научному сотруднику ФГБНУ «Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов» Е.В. Ивановой за методические рекомендации, а также всестороннюю помощь в проведении исследования.

Список литературы

- Акимова Н.В., Горюнова В.Б., Микодина Е.В., Никольская М.П., Рубан Г.И., Соколова С.А., Шагаева В.А., Шатуновский М.И. (2004) *Атлас нарушений в гаметогенезе и строении молоди осетровых*. М., Изд-во ВНИРО, 121 с. [Akimova N.V., Goryunova V.B., Mikodina E.V., Nikolskaya L.S., Ruban G.I., Sokolov S.A., Shagayeva V.A., Shatunovsky M.I. (2004) *The atlas of violations in a gametogenesis and a structure of juveniles of sturgeon*. Moscow, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, 121 p. (in Russian)]
- Боркин Л.Я., Безман-Мосейко О.С., Литвинчук С.Н. (2012) Оценка встречаемости морфологических аномалий в природных популяциях (на примере амфибий). *Труды Зоологического института РАН*, 316 (4): 324-343 [Borkin L.Ya., Bezman-Moseyko O.S., Litvinchuk S.N. (2012) Assessment of occurrence of morphological anomalies in natural populations (on the example of amphibians). *Proceedings of the Zoological Institute*, 316 (4): 324-343 (in Russian)]
- Евланов И.А., Минеев А.К., Розенберг Г.С. (1999) *Оценка состояния пресноводных экосистем по морфологическим аномалиям у личинок рыб*. Тольятти, ИЭВБ РАН, 38 с. [Evlanov I.A., Mineev A.K., Rosenberg G.S. (1999) *Assessment of a condition of freshwater ecosystems on morphological anomalies at fish larvae*. Tolyatti, Institute of Ecology of Volga basin RAS, 38 p. (in Russian)]
- Животовский Л.А. (1979) Показатель сходства популяций по полиморфным признакам. *Журнал общей биологии*, 40 (4): 587-602 [Zhivotovsky L.A. (1979) An index of similarity of populations on polymorphic signs. *Biology Bulletin Reviews*, 40 (4): 587-602 (in Russian)]
- Зиновьев Е.А. (2006) Хариус – как индикатор антропогенных воздействий. *Антропогенная динамика природной среды*, 2: 148-155 [Zinovyev E.A. (2006) Grayling as an indicator of anthropogenic influences. *Anthropogenic Dynamics of the Environment*, 2: 148-155 (in Russian)]

Иванова Е.В. (2015) *Биотехника искусственного воспроизведения хариуса сибирского Thymallus arcticus (Pallas, 1776) в бассейне р. Енисей в условиях временного рыбоводного комплекса*. Автореф. дис. канд. биол. наук. Новосибирск, 25 с. [Ivanova E.V. *Biotechnics of artificial reproduction of Arctic grayling Thymallus arcticus (Pallas, 1776) in the basin of the Yenisei River under the conditions of the temporary fish farm*. PhD thesis. Novosibirsk, 25 p. (in Russian)]

Иванова Е.В., Поляева К.В. (2014) Комплекс профилактических мероприятий при подращивании молоди хариуса в условиях временного рыбоводного комплекса (р. Мана). *Фундаментальные исследования. Биологические науки*, 12 (10): 2142-2145 [Ivanova E.V., Polyayeva K.V. (2014) A preventive measures algorithm for juvenile grayling reproduction in a temporary fish farm (Mana river). *Fundamental research. Biological sciences*, 12 (10): 2142-2145 (in Russian)]

Кирпичников В.С. (1987) *Генетика и селекция рыб*. Л., Наука, 320 с. [Kirpichnikov V.S. (1987) *Genetics and selection of fish*. Leningrad, Nauka, 320 p. (in Russian)]

Коблицкая А.Ф. (1981) *Определитель молоди пресноводных рыб*. М., Легкая пищевая промышленность, 205 с. [Koblitskaya A.F. (1981) *Identification key for juvenile freshwater fish*. Moscow, Legkaya pishchevaya promyshlennost', 205 p. (in Russian)]

Шадрин Е.Н. (2006) *Эколого-трофическая характеристика сибирского хариуса Thymallus arcticus (Pallas, 1776) бассейна р. Енисей*. Автореф. дис. канд. биол. наук. Красноярск, 19 с. [Shadrin E.N. (2006) *Ecological and trophic characteristic of Arctic grayling Thymallus arcticus (Pallas, 1776) from the Yenisei River basin*. PhD thesis. Krasnoyarsk, Russia, 19 p. (in Russian)]

Шадрин Е.Н., Иванова Е.В. (2012) Искусственное воспроизводство хариуса сибирского *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в условиях временного рыбоводного комплекса, установленных на реках Енисей и Мана. *Рыбное хозяйство*, 5: 83-88 [Shadrin E.N., Ivanova E.V. (2012) Artificial reproduction of Arctic grayling *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) under conditions of temporary fish-breeding farm on the Yenisei and Mana rivers. *Fisheries*, 5: 83-88 (in Russian)]

Яблоков Н.О. (2013) Разнообразие и встречаемость морфологических аномалий молоди рыб водных объектов Енисея и Оби. *Биоэкологическое краеведение: мировые, российские и региональные проблемы*. Попов Ю.М. (ред.) Самара, Порто-принт, с. 303-310 [Yablokov N.O. (2013) Variety and occurrence of morphological anomalies of juvenile fishes from Yenisei and Ob basins. *Bioecological study of local lore: world, Russian and regional problems*. Popov Yu.M. (ed.) Samara, Porto-print, p. 303-310 (in Russian)]

Boglione C., Gagliardi F., Scardi M., Cataudella S. (2001) Skeletal descriptors and quality assessment in larvae and post-larvae of wild-caught and hatchery-reared gilthead sea bream (*Sparus aurata* L. 1758). *Aquaculture*, 192: 1-22

Boglione C., Ginsbert E., Gavaia P. Witten P.E., Moren M., Fontagné S., Koumoundouros G. (2013) Skeletal anomalies in reared European fish larvae and juveniles. Part 2: main typologies, occurrences and causative factors. *Reviews in Aquaculture*, 5 (1): 121-167

Boglione C., Pulcini D., Scardi M., Palamara E., Russo T., Cataudella S. (2014) Skeletal anomaly monitoring in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum 1792) reared under different conditions. *PLoS ONE*, 9 (5): 1-17

Crawford R.B., Guarina A.M. (1985) Effects of environmental toxicants on development of a teleost embryo. *Journal of Environmental Pathology, Toxicology, and Oncology*, 6 (2): 185-194

Fjelldal P.G. (2004) Pinealectomy induces malformation of the spine and reduces the mechanical strength of the vertebrae in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Journal of Pineal Research*, 36 (2): 132-139

Hansen T., Fjelldal P.G., Yurtseva A., Berg A. (2010) A possible relation between growth and number of deformed vertebrae in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Journal of Applied Ichthyology*, 26 (2): 355-359

Koumoundouros G. (2010) Morpho-anatomical abnormalities in Mediterranean marine aquaculture. *Recent Advances in Aquaculture Research*. Kerala, Transworld Research Network, p. 125-149

Lagardère F., Boulhic M., Bürgin T. (1993) Anomalies in the cephalic area of laboratory-reared larvae and juveniles of the common sole, *Solea solea*: oral jaw apparatus, dermal papillae and pigmentation. *Environmental Biology of Fishes*, 36 (1): 35-46

Potthoff T. (1984) Clearing and staining techniques. *Ontogeny and Systematics of Fishes*. Allen Press Lawrence, American Society of Ichthyologists and Herpetologists, p. 35–37

Wargelius A., Fjelldal P.G., Nordgarden U., Hansen T. (2009) Continuous light affects mineralization and delays osteoid incorporation in vertebral bone of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Journal of Experimental Biology*, 212: 656–661

Witten P.E. (2005) Compressed vertebrae in Atlantic salmon *Salmo salar*: evidence for metaplastic chondrogenesis as a skeletogenic response late in ontogeny. *Diseases of Aquatic Organisms*, 64: 237-246