

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ  
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.5:591.8:574.24

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ СТАТУС МОНГОЛЬСКОГО ХАРИУСА  
*Thymallus brevirostris* В ГОРНОМ ОЗЕРЕ  
(ЮГ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ)

© 2021 г. И. С. Некрасов<sup>а, \*</sup>, Л. А. Шуман<sup>а</sup>, А. Г. Селюков<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия

\*e-mail: i.s.nekrasov@utmn.ru

Поступила в редакцию 13.12.2019 г.

После доработки 10.06.2020 г.

Принята к публикации 29.10.2020 г.

Проведен гистологический анализ внутренних органов озерной (бентосоядной) формы монгольского хариуса *Thymallus brevirostris* (Kessler, 1879) в горном холодноводном оз. Хиндиктиг-Холь (Тува) в летний период. Установлено, что самки созревают в возрасте 4+, а пик нерестовой активности наблюдается в 5+. Самцы созревают на год раньше самок. В яичниках половозрелых рыб в летний период старшая генерация половых клеток представлена ооцитами фазы вакуолизации цитоплазмы, очередные генерации – многочисленными превителлогенными ооцитами. В семенниках проходит волна сперматогенеза. В эпителии жабр выявлены значительные патоморфологические изменения, что угнетает респираторную функцию. Зарегистрированные слабая гиперемия печени и умеренная базофилия гепатоцитов свидетельствуют о ее нормальном функционировании у хариуса в этот период.

**Ключевые слова:** гистологический анализ, монгольский хариус, горное озеро, гонады, жаберы, печень

**DOI:** 10.31857/S0320965221020121

## ВВЕДЕНИЕ

Исследования сем. хариусовых Thymallidae проводятся уже более двух столетий (Kessler, 1879; Boulenger, 1898; Световидов, 1936; Берг, 1948; Тугарина, Дашидоржи, 1972; Pivnicka, Hensel, 1978; Северин, Зиновьев, 1982; Михеев, Мазникова, 2016). В ряде водоемов ареала хариусовые имеют важное значение в структуре рыбного населения литорали, являясь доминирующими видами среди остальных компонентов ихтиоценоза. Происхождение этой группы лососевидных рыб приурочено к водоемам Алтая и Монголии, где отмечено их наибольшее видовое разнообразие (Pallas, 1776; Световидов, 1936; Берг, 1948; Баасанжав и др., 1988; Travers, 1989; Koskinen et al., 2002; Weiss, 2007; Книжин и др., 2008). Однако, если европейский и сибирский хариусы широко распространены, и их биология достаточно хорошо исследована, то наименее изученным представителем семейства является монгольский хариус *Thymallus brevirostris* (Kessler, 1879).

Монгольский хариус распространен во внутренних водоемах Северо-Западной Монголии, в бассейнах рек Кобдо и Дзабхан и в ряде озер (Гундризер, 1966; Тугарина, Дашидоржи, 1972), некоторые из которых находятся в горных регионах и характеризуются экстремальными гидроло-

гическими условиями. В настоящее время считается (Книжин и др., 2008; Слынько и др., 2010), что монгольский хариус бассейна р. Кобдо представлен крупной (хищной) и мелкой (бентосоядной) формами. Генетическое единство крупной и мелкой форм, однородность по меристическим признакам, сходство в характере варьирования окраски чешуйного покрова и рисунка на спинном плавнике свидетельствуют об их принадлежности к одному виду. Водоемы Центрально-Азиатского бассейна также населяют популяции монгольского хариуса со смешанным типом питания и признаками внешнего строения, в разной степени свойственными обеим формам.

Цель работы – исследовать размерно-возрастной состав и гистофизиологическое состояние гонад, жаберного аппарата и печени монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь (Тува) для оценки состояния этого вида при низких среднегодовых температурах воды в период их максимальных значений.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Озеро Хиндиктиг-Холь моренно-подпрудного происхождения, расположено в пределах высокогорной тундры на высоте 2306 м над уровнем мо-

ря. Площадь озера 6700 га, питание смешанное, в основном ледниковое. В западной части из него вытекает р. Моген-Бурен, приток р. Кобдо (бассейн Больших Бессточных озер Монголии). Преобладающие глубины в северной части озера 20–25 м, в восточной — >35 м. Сход льда наблюдается в конце июня. По температурному режиму считается самым холодноводным среди основных промысловых водоемов Тувы. Температура воды в конце июня у поверхности — до 5.7°C, в конце июля — 11–12°C. Вода слабоминерализованная (до 30 мг/л), относится к гидрокарбонатному классу, группе натрия. Прозрачность воды по стандартному диску Секки 16 м. По биомассе (0.2 г/м<sup>3</sup>) и доминирующему комплексу зоопланктона (Calanoida) озеро характеризуется как олиготрофный водоем. В среднем по водоему численность зоопланктона 8.0 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса — 0.2 г/м<sup>3</sup>. Преобладание мелких форм зоопланктона связано с тем, что младшие возрастные группы хариуса питаются преимущественно зоопланктоном. Биомасса зообентоса в литорали в среднем 2.9 г/м<sup>2</sup>, в профундали — 1.9 г/м<sup>2</sup>. По биомассе в литорали доминируют моллюски, хирономиды и гаммарусы, в профундали — хирономиды. Из рыб в оз. Хиндиктиг-Холь обитает только монгольский хариус.

Монгольского хариуса отлавливали с 12 по 20 июля 2010 г. В ходе исследования рыб измеряли и взвешивали, их гонады, жабры и печень фиксировали в смеси Буэна. Гистологический анализ проводили по стандартным методикам (Микодина и др., 2009). Серийные парафиновые срезы толщиной 5 мкм готовили на автоматизированном ротационном микротоме НМ 335S (“MICROM”), препараты окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну, заключали в среду Bio Mount (“Bio Optica”) и анализировали на микроскопе AxioImager A1 (“Zeiss”).

С использованием программного обеспечения AxioVision 4.7.1 (“Zeiss”) на срезах яичников измеряли диаметр ооцитов и их ядер, подсчитывали число ооцитов разных фаз развития. На препаратах семенников у каждой особи произвольно выбирали по 3 среза, на которых выделяли по семь областей площадью 80 мкм<sup>2</sup> каждая, на этих участках подсчитывали число сперматогониев А- и Б-типов, сперматоцитов I и II порядков.

В жабрах, в пределах исследованной зоны, измеряли ширину респираторных ламелл (проксимальный, медиальный, дистальный участки), число слоев клеток вставочного эпителия, количество слизистых клеток в 1 мм<sup>2</sup>. Учитывали патоморфологические изменения (цитоллиз, утолщение, десквамация, слияние и деструкция респираторных ламелл и др.) и измеряли их площадь. Вычисляли индекс патологии органа, который рассчитывали из суммы долей каждой патологии, помноженной на так называемый коэффициент

значимости (Bernet et al., 1999). Коэффициент значимости присваивали каждой патологии в зависимости от ее опасности для здоровья рыбы и респираторной функции жабр (Шуман, 2015).

При оценке состояния печени на гистологических срезах органа учитывали наличие ряда отклонений адаптационного характера (гиперемия, васкуляризация, базофилия цитоплазмы гепатоцитов) и патологических изменений — жировая дистрофия, разрушение печеночной ткани и появление каверн. У каждой особи анализировали по пять срезов печени, на которых в произвольном порядке измеряли площади гепатоцитов, их ядер и липидных включений. Препараты фотографировали камерой AxioCam MRc5 (“Zeiss”).

Всего исследовано 52 экз. монгольского хариуса, 50 из них изучено с применением гистологических методов, приготовлено 50 препаратов гонад, 47 — жабр и 44 — печени. Все расчеты проводили с помощью программ MS Excel 2007.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В уловах преобладали особи в возрасте 4+...5+, по размерным показателям соответствующие литературным данным (Книжин и др., 2008), что свидетельствует о нормальном развитии этого вида в холодноводном оз. Хиндиктиг-Холь (табл. 1). Тем не менее, вследствие устойчиво низких температур воды в течение года, метаболизм у рыб должен быть понижен и сопровождаться замедлением полового созревания, низкой плодовитостью и неежегодным нерестом.

**Гонады.** Яичники у большинства самок монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь находились на III стадии зрелости, в которой старшей генерацией половых клеток были вителлогенные ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы (рис. 1а). Очередное поколение половых клеток представлено превителлогенными ооцитами (рис. 2). Они же в большом количестве (до 77%) присутствовали у отнерестившихся особей (рис. 1б). У части рыб в возрастных группах 4+...7+, по сравнению с трех- и четырехлетними особями, число вителлогенных ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы значительно возрастало (рис. 1в). Существенное различие соотношения ооцитов разных фаз в старших возрастных группах может свидетельствовать, что в оз. Хиндиктиг-Холь хариус созревает в возрасте 4+ и старше. У самок в возрасте 5+...7+ некоторые вителлогенные ооциты начинали резорбироваться, тогда как другие вступали в период накопления желтка при одновременном проходящей дегенерации постовуляторных фолликулов (рис. 1г). Следовательно, такие самки отнерестились в текущем году и готовятся к нересту в следующем.

**Таблица 1.** Размерно-массовые показатели монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь

Возраст, лет	Длина по Смитту, мм		Масса, г	
	самки	самцы	самки	самцы
2+...3+	$218.0 \pm 3.4$ 208–230 (n = 7)	$218.4 \pm 9.9$ 190–247 (n = 5)	$86.0 \pm 5.0$ 70–110 (n = 7)	$88.4 \pm 11.0$ 54–106 (n = 5)
	4+	$250.4 \pm 6.5$ 215–270 (n = 9)	$248.8 \pm 4.4$ 235–260 (n = 5)	$126.2 \pm 8.6$ 82–160 (n = 9)
5+		$273.6 \pm 3.3$ 256–300 (n = 11)	$274.1 \pm 4.9$ 255–292 (n = 9)	$159.5 \pm 5.8$ 124–196 (n = 11)
	6+	$285.0 \pm 10.2$ 265–323 (n = 5)	286 (n = 1)	$190.8 \pm 20.5$ 142–266 (n = 5)

Примечание. Здесь и в табл. 2–4 над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – min–max, n – число исследованных рыб.

**Таблица 2.** Генеративные показатели у разновозрастных групп монгольского хариуса

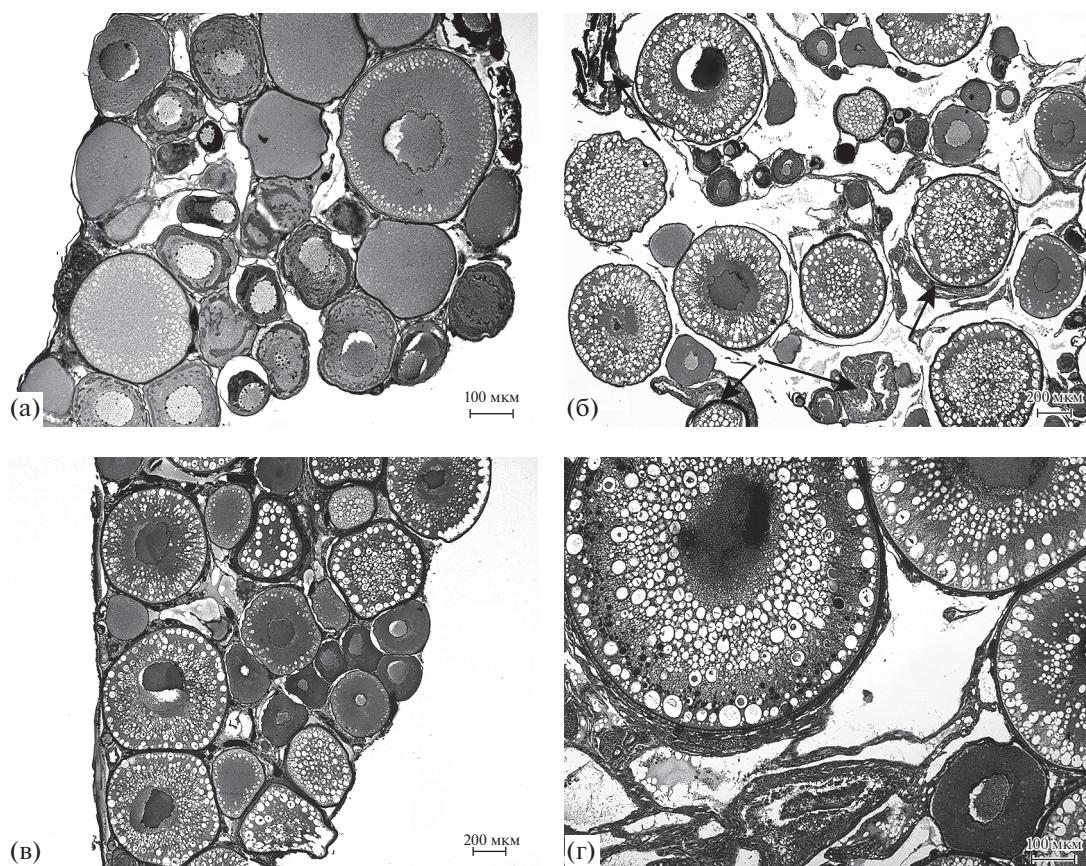
Половые клетки	Диаметр ооцитов, мкм	Диаметр ядер, мкм	Ядерно-цитоплазматическое соотношение, %
<b>2+...3+, лет</b>			
Превителлогенные ооциты	$258.2 \pm 7.6$ 240–273	$105.3 \pm 1.7$ 101–109	68.93
Вителлогенные ооциты			
фаза вакуолизации цитоплазмы	$494.9 \pm 10.3$ 485–505	$179.7 \pm 13.5$ 166–193	57.03
<b>6+...7+, лет</b>			
Превителлогенные ооциты	$271.4 \pm 2.1$ 266–275	$107.3 \pm 2.5$ 103–112	65.40
Вителлогенные ооциты			
фаза вакуолизации цитоплазмы	$454.2 \pm 31.6$ 423–486	$151.0 \pm 6.8$ 144–158	49.80
фаза накопления желтка	$638.8 \pm 47.1$ 533–745	$200.4 \pm 9.4$ 184–226	45.71

Примечание. Число исследованных рыб каждой возрастной группы n = 4.

Анализ половых клеток на разных стадиях оогенеза показал (табл. 2), что у разновозрастных самок размеры ооцитов сходных фаз достоверно не различались ( $p > 0.05$ ) или варьировали незначительно.

Семенники у основной массы самцов находились на II стадии зрелости, половые клетки были представлены сперматогониями (рис. 3а). У части особей появлялись цисты со сперматоцитами

(рис. 3в). В гонадах большинства самцов присутствовали все типы клеток, но количество сперматоцитов II порядка с возрастом увеличивалось. У рыб в возрасте 2+...4+ в семенниках преобладали сперматоциты II порядка и сперматогонии Б-типа. (рис. 3б). В меньшем количестве присутствовали сперматоциты I порядка и сперматогонии А-типа. В возрасте 5+ и старше наибольшую долю половых клеток составляли сперматоциты II



**Рис. 1.** Яичники монгольского хариуса на разных стадиях зрелости: а – в ооцитах старшей генерации начинается фаза вакуолизации цитоплазмы ( $\times 100$ ), б – среди ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы видны дегенерирующие постовуляторные фолликулы ( $\times 40$ ), в – участок яичника IIIб стадии зрелости с большим количеством ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы ( $\times 40$ ), г – начало накопления желтка в ооците, можно видеть дегенерацию постовуляторного фолликула ( $\times 400$ ).

порядка (рис. 4), в семенных канальцах присутствовали группы остаточных спермиев от прошедшего нереста (рис. 3г).

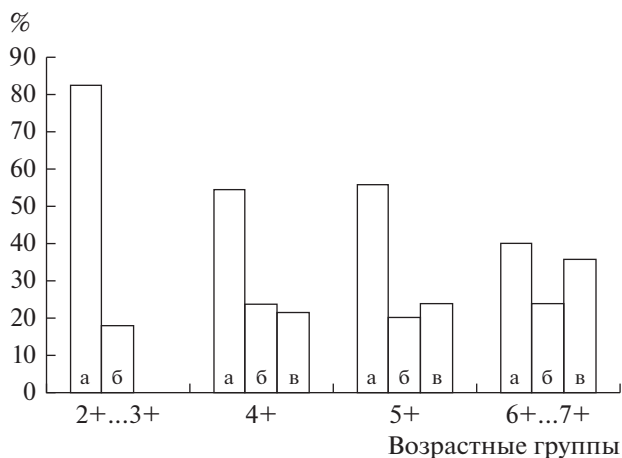
**Жабры.** Воды оз. Хиндиктиг-Холь, находящегося в природной зоне, исключая химическое загрязнение, могут считаться вполне приемлемыми для монгольского хариуса, поэтому мы не предполагали выявления каких-либо серьезных отклонений в состоянии его жаберного аппарата. Для части особей данное предположение оказалось справедливым (рис. 5а), но у большинства изученных рыб нами установлены различные по характеру и глубине патологии. Аномалии в строении жаберного аппарата монгольского хариуса проявлялись в плазмоллизе и частичном (рис. 5б) или полном слиянии респираторных ламелл, охватывающем отдельные участки жабр (рис. 5в) с последующей деструкцией респираторного и вставочного эпителиев (рис. 5г). Разнообразие и частота встречаемости нарушений увеличивались с возрастом, что нашло свое отражение в индексе патологии (табл. 3). При этом число слоев клеток вставочного эпителия у половозрелых

особей несколько снижалось. Наблюдаемый высокий индекс патологий в жабрах рыб старшевозрастной группы при достоверно меньшем количестве слизистых клеток и сходном числе клеток вставочного эпителия расходятся с проведенными на форели исследованиями В.Е. Матей (1987). В соответствии с ними, барьер, создаваемый жаберным эпителием между внешней средой и кровью, возрастает при стрессе или в неблагоприятных условиях (закисление, различные виды загрязнений).

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

**Печень.** При изучении печени установлено, что у самок и самцов хариуса этот орган гиперемизирован, но каких-либо существенных отклонений в его состоянии ни на макро-, ни на микроскопическом уровне не отмечено. Размеры гепатоцитов у рыб разных возраста и пола (табл. 4) почти не различались ( $p > 0.05$ ). Цитоплазма гепатоцитов была умеренно базофильна. Сами клетки печени имели немногочисленные липидные кап-





**Рис. 2.** Соотношение (%) фаз ооцитов у разных возрастных групп монгольского хариуса: а – превителлогенные ооциты, б, в – вителлогенные ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы и фазы накопления желтка соответственно.

ли, количество которых варьировало незначительно (рис. 6а). Наибольшее количество и вариабельность липидных капель были свойственны гепатоцитам неполовозрелых особей обоего пола

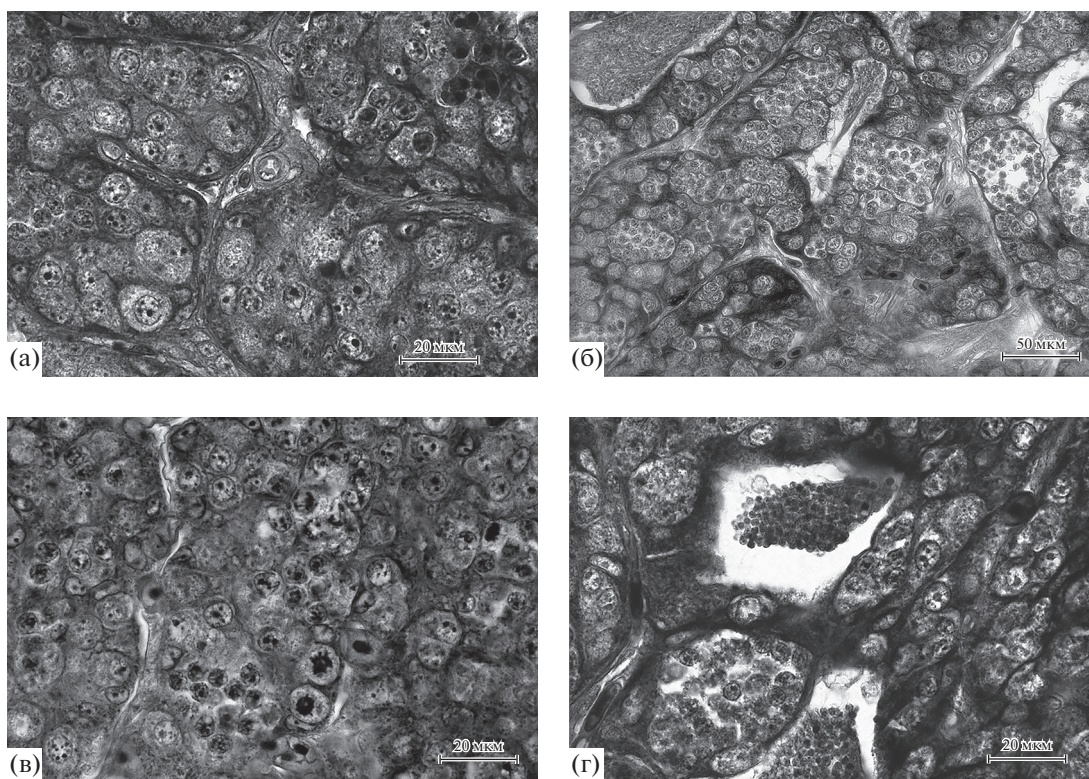
в возрасте 2+...3+ (рис. 6б). Повышенная степень базофилии клеток печени отмечена у созревающих особей с гонадами III стадии зрелости: вителлогенными ооцитами у самок и сперматоцитами II порядка у самцов.

Таким образом, у подавляющего большинства особей монгольского хариуса в горном холодноводном оз. Хиндиктиг-Холь отмечен типичный для этого вида темп роста с некоторой задержкой полового созревания, возможно, вызванной снижением морфофункционального состояния жабберного аппарата; у большинства самок при достижении половой зрелости – ежегодный нерест.

**ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ**

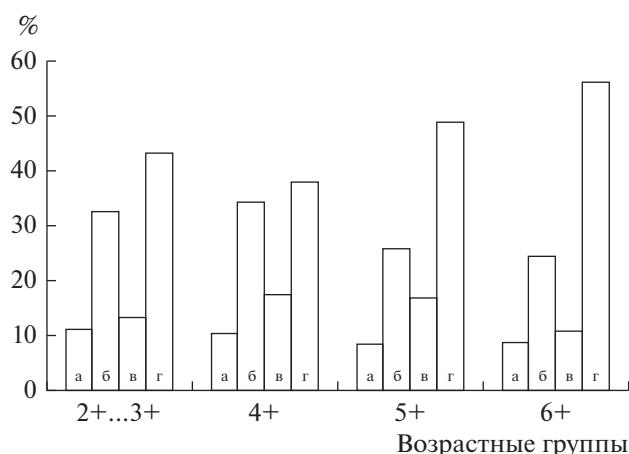
Согласно ранее проведенным исследованиям (Книжин и др., 2008; Слынько и др., 2010), размерные показатели “бентосоядной” формы монгольского хариуса из оз. Хиндиктиг-Холь вполне сопоставимы с показателями этого вида из других водоемов (Тугарина, Дашидоржи, 1972; Шатуновский, 1983).

Нами показано, что у большинства самок старшая генерация половых клеток в период активного посленерестового нагула находилась в



**Рис. 3.** Состояние семенников монгольского хариуса: а – II стадия зрелости, половые клетки представлены сперматогониями (×1000), б – массы сперматоцитов I и II порядков в семеннике III стадии зрелости (×400), в – преобладание сперматогониев Б-типа в семеннике II стадии зрелости (×1000), г – сперматоциты в окружении цист сперматогониев Б-типа, в просвете семенного канальца – резорбирующиеся остаточные спермии (×1000).

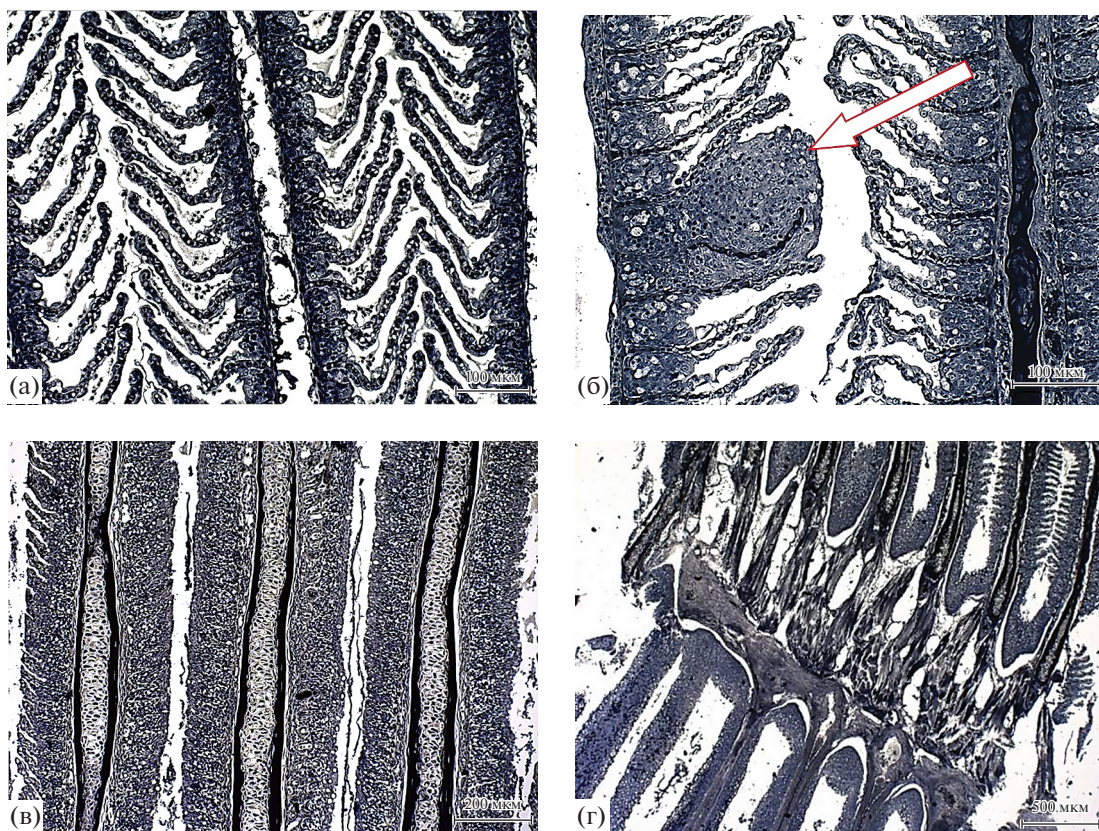




**Рис. 4.** Соотношение (%) половых клеток в семенниках монгольского хариуса разных возрастных групп: а – сперматогонии А-типа, б – сперматогонии В-типа, в – сперматоциты I порядка, г – сперматоциты II порядка.

фазе вакуолизации цитоплазмы. Очередной пул клеток у рыб всех возрастных групп был представлен превителлогенными ооцитами, и они же в своем большинстве присутствовали у отнер-

стившихся особей. У части самок в возрастных группах 4+...7+, по сравнению с трех- и четырехлетними особями, число вителлогенных ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы значительно возросло. Существенное различие соотношения ооцитов разных фаз в разных возрастных группах может свидетельствовать о том, что в этом озере хариус созревает в возрасте 4+ и старше. У самок в возрасте 5+...7+ некоторые вителлогенные ооциты начинали резорбироваться, но основная масса половых клеток приступала к накоплению желтка. В размерных характеристиках ооцитов монгольского хариуса из оз. Хиндиктиг-Холь явных различий с ооцитами байкальского хариуса (Зайцева и др., 2010) не выявлено. Отсутствие пропускающих предстоящий нерестовой сезон самок и наличие в яичниках хариуса следов прошедшего нереста в виде опустевших фолликулов свидетельствуют об экологической пластичности его репродуктивной системы, что можно соотнести с состоянием репродуктивной системы сиговых рыб Обь-Иртышского бассейна (Селюков, 2002а, 2002б, 2012; Селюков и др., 2012). Таким образом, самки “бентосоядной” формы монгольского хариуса в олиготрофном оз. Хиндиктиг-



**Рис. 5.** Жаберный аппарат монгольского хариуса из оз. Хиндиктиг-Холь: а – нормальное состояние жаберного эпителия ( $\times 200$ ), б – утолщение (стрелка) и плазмолиз респираторных ламелл ( $\times 200$ ), в – слияние респираторных ламелл ( $\times 100$ ), г – слияние филламентов и разрушение респираторных ламелл ( $\times 40$ ).

**Таблица 3.** Характеристики жаберного эпителия у монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь (июль 2010 г.)

Показатель	Возраст		
	3+ (n = 4)	4+ (n = 5)	5+ (n = 9)
Число слоев клеток вставочного эпителия	$4.0 \pm 0.4$ 3.3–5.0	$3.5 \pm 0.6$ 2.5–5.6	$3.5 \pm 0.3$ 2.7–5.3
Ширина респираторных ламелл, мкм	$17.6 \pm 0.7$ 16.2–19.2	$19.6 \pm 2.4$ 16.5–29.1	$19.6 \pm 1.5$ 14.5–30.1
Количество слизистых клеток в 1 мм <sup>2</sup>	$168.6 \pm 51.8$ 104.4–322.0	$174.4 \pm 25.1$ 132.6–219.5	$122.4 \pm 15.3$ 65.5–199.8
Индекс патологии, %	$1.0 \pm 0.4$ 0.2–1.9	$1.2 \pm 0.4$ 0.6–1.9	$1.3 \pm 0.2$ 0.2–2.3

Холь созревают в возрасте 4+, а пик нерестовой активности наблюдается в возрасте 5+.

У большей части самцов половые клетки представлены сперматогониями. В семенниках остальных рыб присутствовали все типы клеток. В возрастной группе 2+...3+ наблюдалось преобладание сперматоцитов II-го порядка и сперматогониев В-типа, что свидетельствовало о высокой вероятности участия этих особей в следующем нерестовом сезоне, т.е. самцы созревали на год раньше самок. В семенниках некоторых мужских особей старших возрастных групп, находящихся в посленерестовом состоянии и готовящихся к очередному нересту, в просветах семенных канальцев наблюдались остаточные спермии. В целом, в развитии гонад какие-либо существенные отклонения отсутствовали.

Анализ состояния жаберного аппарата рыб часто используют для оценки их морфофункционального статуса (Матей, 1990), у монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь оно находится в крайне угнетенном состоянии. Причины подобных аномалий, очевидно, вызваны гидрохимическим режимом, обусловленным аэрогенными переносами и/или рудогенными факторами, слагающими горный массив.

Нарушений в состоянии печени исследуемого вида, в отличие от сиговых рыб Северной Сосьвы (Некрасов и др., 2014), не было установлено, в гепатоцитах неполовозрелых особей обоего пола (2+...3+) отмечен значительный объем липидных включений в сравнении с печеночными клетками рыб старших возрастных групп. В печени созревающих самок липидные включения исчезают, что свидетельствует об энергетических затратах организма на синтез вителлогенина.

Состояние внутренних органов у монгольского хариуса данной популяции несет отчетливые признаки токсического стресса, касающиеся преимущественно респираторной системы. В отно-

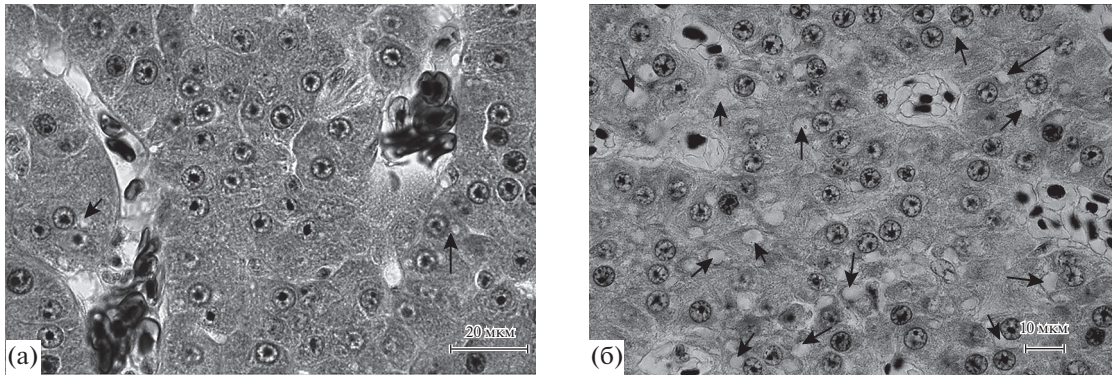
шении печени и половых желез аналогичные утверждения пока преждевременны, однако нарушение ключевой системы жизнедеятельности неизбежно ведет к угнетению остальных функций организма.

**Выводы.** Размерно-массовые показатели у “бентосоядной” формы монгольского хариуса из оз. Хиндиктиг-Холь соответствуют приведенным в литературе из других водоемов, что свидетельствует о достаточной кормовой базе, обеспечивающей рост хариуса даже в условиях низких среднегодовых температур, в уловах преобладали пяти–шестилетние особи обоего пола. Самки хариуса созревают на пятом году жизни, самцы – на год раньше. В яичниках половозрелых особей присутствовали дегенерирующие опустевшие фолликулы от прошлогоднего нереста, отмечен ежегодный нерест самок и самцов. Существенные отклонения в жаберном эпителии как важнейшем биомаркере качества окружающей среды свидетельствуют о наличии некоего фактора (ов), угнетающего респираторную функцию этого вида в оз. Хиндиктиг-Холь. Печень у всех исследованных рыб не имела аномалий, выявленные различия в размерах клеток и наличии липидных включений отра-

**Таблица 4.** Размерные показатели гепатоцитов монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь

Показатель	Возраст, лет		
	3+ (n = 5)	4+ (n = 4)	5+ (n = 7)
Диаметр гепатоцитов, мкм	$6.0 \pm 0.18$ 5.4–6.4	$5.7 \pm 0.07$ 5.5–5.8	$5.8 \pm 0.07$ 5.5–5.9
Диаметр ядер гепатоцитов, мкм	$2.1 \pm 0.06$ 1.9–2.3	$2.0 \pm 0.07$ 1.8–2.1	$2.0 \pm 0.06$ 1.9–2.3
Ядерно-цитоплазматическое соотношение, %	54.3	53.9	52.6





**Рис. 6.** Печень монгольского хариуса разных возрастных групп: а – в цитоплазме гепатоцитов половозрелых рыб липидные капли присутствуют в незначительном количестве ( $\times 1000$ ), б – многочисленные липидные капли в гепатоцитах неполовозрелых особей ( $\times 1000$ ). Стрелками указаны липидные капли.

жают полоспецифические особенности физиологического состояния разновозрастных особей.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена на личные средства авторов.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Материалы по гидробиологическим показателям и характеру питания монгольского хариуса были предоставлены А.Н. Гадиновым (НИИ экологии рыбохозяйственных водоемов, г. Красноярск).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баасанжав Г., Джебудзе Ю.Ю., Ланин В.И. 1988. К изучению хариусов водоемов реки Кобдо // Природные условия, растительный покров и животный мир Монголии. Пушино: Научный центр биологических исследований РАН. С. 319.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Москва: Изд-во АН СССР. Ч. 1.
- Гундризер А.Н. 1966. О нахождении монгольского хариуса *Thymallus brevirostris* Kessler в водоемах СССР // Вопр. ихтиологии. Т. 6. Вып. 4. С. 638.
- Зайцева А.Н., Смирнова-Залуми Н.С., Захарова Н.И. 2010. Сравнительный анализ роста ооцитов у двух форм байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* (Thymallidae) // Вопр. ихтиол. Т. 50. № 4. С. 541.
- Книжнин И.Б., Вайс С.Д., Богданов Б.Э. и др. 2008. Хариусы (Thymallidae) водоемов западной Монголии: морфологическое и генетическое разнообразие // Вопр. ихтиол. Т. 48. № 6. С. 745.
- Матей В.Е. 1987. Ультраструктура жаберного эпителия ручьевой форели в норме и при закислении воды // Цитология. Т. 29. № 10. С. 1120.
- Матей В.Е. 1990. Функциональная морфология жаберного эпителия пресноводных костистых рыб // Физиология, биохимия и токсикология пресноводных животных. Ленинград: Наука. С. 104.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др. 2009. Гистология для ихтиологов: Опыт и советы. Москва: Всерос. научно-исследовательский ин-т рыб. хоз-ва и океанографии.
- Михеев П.Б., Мазникова О.А. 2016. Сравнительный анализ двух видов амурских хариусов *Thymallus* (Salmoniformes; Thymallidae) в зоне их симпатрии по ряду остеологических и морфологических признаков // Биология внутренних вод. № 1, С. 62. <https://doi.org/10.7868/S0320965216010137>
- Некрасов И.С., Пашина Л.С., Селюков А.Г. 2014. Морфофункциональные изменения печени сиговых рыб в условиях реки Северная Сосьва в период летнего нагула // Вестник Тюменского государственного университета. Экология и природопользование. № 12. С. 114.
- Световидов А.Н. 1936. Европейско-азиатские хариусы (genus *Thymallus* Cuvier) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 3. С. 183.
- Северин С.О., Зиновьев Е.А. 1982. Кариотипы изолированных популяций *Thymallus arcticus* (Pallas) бассейна реки Оби // Вопр. ихтиол. Т. 22. Вып. 1. С. 27.
- Селюков А.Г. 2002а. Репродуктивная система сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) как индикатор состояния экосистемы Оби. I. Половые циклы пеляди *Coregonus peled* // Вопр. ихтиол. Т. 42. № 1. С. 85.
- Селюков А.Г. 2002б. Репродуктивная система сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) как индикатор состояния экосистемы Оби. II. Половые циклы муксуна *Coregonus muksun* // Вопр. ихтиол. Т. 42. № 2. С. 225.
- Селюков А.Г. 2012. Морфофункциональные изменения рыб бассейна Средней и Нижней Оби в условиях возрастающего антропогенного влияния // Вопр. ихтиол. Т. 52. № 5. С. 581.
- Селюков А.Г., Шуман Л.А., Некрасов И.С. 2012. Состояние гонад у лососевидных рыб в субарктических озерах Ямала и Гыдана // Вестник Тюменского государственного университета. Экология и природопользование. № 6. С. 31.
- Слынько Ю.В., Мендсайхан Б., Касьянов А.Н. 2010. К вопросу о внутривидовых формах монгольского хариуса (*Thymallus brevirostris* Kessl.) озера Хотон Нур



- (Западная Монголия) // Вопр. ихтиол. Т. 50. № 1. С. 32.
- Тугарина П.Я., Дашидоржи А. 1972. Монгольский хариус *Thymallus brevirostris* Kessler бассейна р. Дзабхан // Вопр. ихтиол. Т. 12. Вып. 5. С. 843.
- Шатуновский М.И. 1983. Рыбы Монгольской Народной Республики. Москва: Наука.
- Шуман Л.А. 2015. Гистопатологические изменения и репродукционный потенциал у рыб в водоемах Обь-Иртышского бассейна с различной антропогенной нагрузкой: Дис. ... канд. биол. наук. Москва: Всерос. научно-исследовательский ин-т рыб. хоз-ва и океанографии.
- Bernet D., Schmidt H., Meier W. et al. 1999. Histopathology in fish: Proposal for a protocol to assess aquatic pollution // J. Fish Diseases. № 22. P. 25. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2761.1999.00134.x>
- Boulenger G.A. 1898. On a new genus of salmonoid fishes from the Altai Mountains // Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 7. V. I. № 4. P. 329.
- Kessler K. 1879. Beitrage zur Ichthyologie von Central-Asien // Melanges diol. Tires Bull. Acad. St.-Petersb. V. 10. S. 233.
- Koskinen M.T., Knizhin I., Primmer C.R. et al. 2002. Mitochondrial and nuclear DNA phylogeography of *Thymallus* spp. (grayling) provides evidence of ice-age mediated environmental perturbations in the world's oldest body of freshwater, Lake Baikal // Mol. Ecol. V. 11. P. 2599. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01642.x>
- Pallas P.S. 1776. Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reiches. Th. 3. St.- Petersburg: Kaiserl. Acad. Der Wiss.
- Pivnicka K., Hensel K. 1978. Morphological variation in the genus *Thymallus* Cuvier, 1829 and recognition of the species and subspecies // Acta Univ. Carolinae-Biologica 1975–1976. V. 4. P. 37.
- Travers R.A. 1989. Systematic account of a collection of fishes from the Mongolia People's Republic: with a review of the hydrobiology of the major Mongolian drainage basins // Bull. Brit. Mus. Natur. Hist. (Zool.). V. 55. № 2. P. 173.
- Weiss S., Knizhin I., Romanov V., Kopun T. 2007. Secondary contact between two divergent lineages of grayling *Thymallus* in the lower Enisey basin and its taxonomic implications // J. Fish Biol. V. 71. Suppl. C. P. 371. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01662.x>

## Morphofunctional Status of the Mongolian Grayling *Thymallus brevirostris* in the Mountain Lake of South of Eastern Siberia

I. S. Nekrasov<sup>1,\*</sup>, L. A. Shuman<sup>1</sup>, and A. G. Selyukov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Tyumen State University, Tyumen, Russia

\*e-mail: [i.s.nekrasov@utmn.ru](mailto:i.s.nekrasov@utmn.ru)

The aim of the study was to analyze the histological peculiarities of the internal organs of the lake form of Mongolian grayling *Thymallus brevirostris* (Kessler, 1879) caught in the mining coldwater pond Tuva during the summer period. We show that the maturation period of females begins at the age of 4+ and the peak of their spawning activity is at the age of 5+ years. Males reach maturity one year earlier than females. In the ovaries of mature fish in the summer, the older generation of germ cells is represented by oocytes phase of the cytoplasm vacuolization; younger cells generation is presented by numerous previtellogenous oocytes. In the testes wave of spermatogenesis was observed. In the epithelium of the gills, significant pathomorphological changes were revealed, which inhibit respiratory function. Weak liver congestion and moderate basophilic hepatocytes indicate the normal condition in this lake.

**Keywords:** histological analysis, Mongolian grayling, mountain Lake, gonads, gills, liver