

УДК 57.017.645/597.552.51

НАРУШЕНИЯ РАЗВИТИЯ У ЛОСОСЕВЫХ РЫБ (SALMONIDAE) В УСЛОВИЯХ МАСШТАБНОГО ВУЛКАНИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ МЕСТ ВОСПРОИЗВОДСТВА (НА ПРИМЕРЕ КАМЧАТСКОЙ МАЛЬМЫ *SALVELINUS MALMA*)

© 2015 г. Е. В. Есин

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)

107140, Москва, ул. В. Красносельская, 17

E-mail: esinevgeniy@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.08.2014 г.

Окончательный вариант получен 23.10.2014 г.

Реки территорий современного вулканизма на Камчатке служат местом воспроизводства проходных и жилых популяций гольца мальмы (*Salvelinus malma*). В ряде случаев водотоки с многолетним устойчивым нерестом гольца подвергаются хроническому загрязнению растворенными токсикантами и взвешенными минеральными частицами. Выявлен диапазон условий развития от фоновых (“чистые” реки) до критических (наиболее “загрязненные” реки). Развитие при средней силе загрязнения приводит к появлению мальков с нарушениями строения этмоидного отдела головы, нижней челюсти, жаберной крышки, лопастей парных плавников и осевого скелета (до 40% суммарной встречаемости). Происходит запаздывание окостенения элементов скелета. Частота встречаемости нарушений развития остистых отростков увеличивается с фоновых 25–30% до 49–55%, среднее число асимметрий на особь (по 4-м билатеральным структурам) возрастает с 1.1–1.4 до 1.7–2.5. Сходные нарушения развития сегментов зафиксированы при различных сочетаниях загрязнителей, как у проходной формы, так и у специализированных жилых группировок. По мере роста происходит выборочная гибель особей с аномалиями так что частота аномалий у 3-летней молодежи приближается к фоновой. При экстремальном загрязнении отбор девиантных особей происходит на более ранних этапах развития, и выборки мальков отличаются пониженной частотой морфологических аномалий.

Ключевые слова: реки вулканических территорий, загрязнение, флуктуирующая асимметрия, мальформации, нарушения развития, мальма *Salvelinus malma*, Камчатка.

DOI: 10.7868/S0475145015020044

ВВЕДЕНИЕ

Ухудшение условий развития наряду с нарушением генетического гомеостаза вызывает у рыб рост частоты аномалий и асимметрий в раннем морфогенезе (Захаров, 1987; Кирпичников, 1987; Lewis et al., 2004; Gjerde et al., 2005; Branson, Turnbull, 2008). Показано, что при развитии в условиях неоптимальных температур, гипоксии, воздействии токсикантов растет число особей с морфологическими дефектами (мальформациями): деформациями и дисплазиями элементов осевого скелета и частей тела, различными уродствами (Branson, Turnbull, 2008; Fjellidal et al., 2012). Как правило, вне зависимости от конкретного типа воздействия в популяции выделяется ограниченное число вариантов мальформаций (Bateson, 1984), например, они типизированы на лососевых Salmonidae (Salmoniformes, Teleostei) в аквакультуре (McKay, Gjerde, 1986; Fjellidal et al., 2012).

Второй вариант отклонений в морфогенезе при смещении к границам толерантности по большинству факторов среды связан со стохастическим ростом асимметрии при закладке билатеральных структур в пределах нормы реакции (Захаров, 1987; Романов, Ковалев, 2004; Taning, 1952; Valentine et al., 1973; Bryden, Heath, 2000).

Индивидуальная адаптация к неблагоприятным воздействиям у рыб выражена сравнительно слабо, приспособляемость популяций осуществляется в основном через отбор наиболее устойчивых особей. Элиминации в первую очередь подвергается молодежь с повышенной частотой морфологических нарушений и отклонений, т.е. с пониженным уровнем стабильности морфогенеза (Влияние..., 1979; Реакции..., 1983). Рыбы с мальформациями и высокой асимметрией имеют пониженную жизнеспособность и показатели роста (Agnese et al., 1995; Hansen et al., 2010; Yamamoto

Таблица 1. Местоположение исследованных водотоков на Камчатке (2010–2013 гг.)

№	Водоток	Куда впадает (бассейн)	Координаты места работы, °N°E
1	р. Лев. Карымчина ^I	р. Плотникова, бассейн р. Большая	52°40'38"; 157°52'24"
2	руч. Перевальный ^I	р. Кимитина, бассейн р. Камчатка	55°4'48"; 158°14'52"
3	р. Бармотина ^I	р. Старый Семячик, бассейн р. Семячик	54°10'17"; 159°57'59"
4	р. Паратунка ^I	Самостоятельный бассейн	52°42'43"; 158°11'55"
5	руч. Быстрый ^I	р. Паужетка, бассейн р. Озерная	51°28'30"; 156°49'19"
6	р. Мутная (влк. Мутновский) ^I	Самостоятельный бассейн	52°24'20"; 158°3'3"
7	р. Мутная (влк. Авачинский) ^I	р. Налычева, бассейн р. Налычева	53°15'59"; 159°11'48"
8	р. Ага ^I	р. Копылье, бассейн р. Ича	55°25'4"; 157°50'56"
9	руч. Извилистый ^I	р. Балхач, бассейн р. Камчатка	55°12'20"; 158°7'44"
10	р. Лев. Паужетка ^I	р. Паужетка, бассейн р. Озерная	51°26'35"; 156°47'45"
11	р. Мутная (влк. Кихпинич) ^I	Самостоятельный бассейн	54°27'10"; 160°25'1"
12	р. Первая речка ^I	Самостоятельный бассейн	54°12'21"; 160°4'55"
13	руч. Апачинский ^{II}	р. Гольцовка, бассейн р. Большая	52°56'11"; 157°2'53"
14	руч. Ниж. Кошелевский ^{II}	р. Речка 3-я, бассейн р. Речка 3-я	51°22'6"; 156°35'34"
15	р. Фальшивая ^{II}	Самостоятельный бассейн	52°29'58"; 158°14'19"

Примечание. I – воспроизводится проходная мальма, II – малочисленная жилая мальма на участках выше непреодолимых преград.

et al., 2013). За счет выборочной смертности особей с крайними значениями признаков отмечается снижение внутрigrupпового морфологического разнообразия (Медников, 1977; Касьянов и др., 2001; 2002). С другой стороны, такое снижение частично может происходить за счет морфологической трансформации особей с отклонениями. Например, показано, что лордоз и кифоз по мере роста мальков может полностью нивелироваться компенсаторной оссификацией (Kaum et al., 2010).

На современном этапе большой интерес представляет выявление нарушений раннего морфогенеза в природных популяциях рыб из водных объектов с комплексным хроническим загрязнением, где развитие множества поколений происходит за пределами физиологического оптимума. Широкий спектр вариантов морфологических реакций на подобное загрязнение среды представляют популяции лососевых рыб из нерестовых рек вулканических территорий Камчатки. Лососевые относятся к группе высокочувствительных к действию загрязнителей (Филенко, 1988). В тоже время на полуострове распространены водотоки с повышенным природном фоном мутности и концентрации поллютантов, в которых нерестится один из самых распространенных представителей местной ихтиофауны – голец-мальма *Salvelinus malma*. Целью работы стало выявление типов и частот нарушений, возникающих при развитии мальмы в условиях масштабного вулканического загрязнения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для исследования собирали на 15 водотоках соизмеримого размера (порядка) в пределах вулканических территорий центральной и южной Камчатки, где обнаружен нерест и нагул мальмы (табл. 1). Все водотоки дренируют обширные участки с незадернованными пирокластическими отложениями. Обследования проводили однократно, за исключением р. Фальшивая (№ 15), где полный комплекс работ выполнили три раза в разные годы.

На каждом объекте через 1–2 месяца после выхода сеголеток мальмы из нерестовых бугров (июль) находили и облавливали сачками по одному скоплению молоди всех представленных размерных классов. Рыбу усыпляли в анестетике MS-222 и фиксировали в 4% изотоничном формалине. Все дальнейшие действия с материалом проводили после уточнения возраста (по отоцитам) и длины тела (*FL*). Всего было собрано 530 экз. сеголеток, 429 экз. 2-леток, 150 экз. 3-леток.

Для выявления морфологических мальформаций и флуктуирующей асимметрии применяли методику просветления тканей тела после окрашивания костных структур ализарином (Пичугин, 2009; Snyder, Muth, 2004). На выборках сеголеток *FL* 28–48 мм и 2-леток *FL* 69–85 мм после препарирования типизировали уродства и определяли их парциальную встречаемость (Боркин и др., 2012). Индексы частотного разнообразия уродств при сравнении выборок не применяли в связи с низким числом выделенных типов. До-

полнительно на сеголетках оценивали длину тела, при которой происходит окостенение элементов черепа, предорзалий и радиалий непарных плавников. Просчет меристических структур с разных сторон тела выполняли только на сформированной молоди, перешедшей на мальковый период развития: использовали выборки просветленных сеголеток *FL* 35–60 мм, а также 2-леток *FL* 70–105 мм и 3-леток *FL* 100–125 мм. Определяли число ветвистых лучей в грудных и брюшных плавниках, число жаберных лучей и тычинок (сформированных, а также прокрасившихся краевых плоских окостенений) с разных сторон тела. Сравнение выборок проводили на основе сопоставления доли асимметричных особей по разному числу признаков (от одного до четырех), доли особей с асимметрией по двум счетным элементам и дисперсии асимметрии (Захаров, 1987; Романов, Ковалев, 2004). В качестве обобщенной оценки уровня асимметрии использовали среднюю дисперсию по четырем признакам и среднее число асимметрий на особь.

В период полевых работ после начала нереста при стабильном меженном уровне воды (август) выше места отлова молоди в каждом бассейне оконтуривали ближайшее крупное нерестилище мальмы. На нерестилищах и в нагульных биотопах оценивали суточную динамику мутности воды (не менее 8 приборных измерений в сутки), а также дополнительно – жесткость и pH. На тех же речных сайтах отбирали пробы воды из поверхностного горизонта потока. Пробы фильтровали через бумагу Ф-III ГОСТ 12026-76 и хранили до обработки без фиксации. Проводили анализ элементного состава фильтрата методами масс-спектрометрии и атомной-эмиссии с индуктивно-связанной плазмой по НСАМ № 480-х и ГОСТ Р 51309-99. Всего было проанализировано 60 проб воды и выполнено 44 суточные серии измерений мутности.

На основе полученных гидрологических данных рассчитывали показатели загрязнения воды. Индекс химическое загрязнение (ИХЗ) определяли как среднюю кратность превышения нормативов предельно допустимых концентраций потенциальных токсикантов в пересчете на химические элементы. Использовали критерии качества мягких гидрокарбонатных вод объектов рыбохозяйственного значения РФ (Нормативы..., 2011) и Британской Колумбии (Water..., online) как наиболее близкого по условиям региона, где сохранился естественный нерест лососей. Учитывая, что допустимые критерии качества рассчитываются для неэффективного уровня воздействия на рыб (NoEC), выбирали более “мягкий” из пары нормативов. Для тех 10 элементов, по которым наблюдалось превышение ПДК, использовали следующие критические концентрации в мкг/л: Al – 100 (канадский WQC), Cu – 2.0 (WQC), Mn – 10 (российский ПДКрбх), Pb – 6.0 (ПДКрбх), Sb –

10 (ПДКрбх), Zn – 30 (WQC), Mo и V – 5.0 (WQC), Se – 2.0 (ПДКрбх), B – 1200 (WQC). Для получения индекса качества воды (ИКВ) к ИХЗ прибавляли величину кратности превышения концентрации взвешенного минерального вещества над 10 мг/л. Это значение мутности использовали в качестве критического, т.к. оно соответствует среднему меженному показателю, определенному расчетными методами для рек Восточного вулканического пояса (Власов, Чемяков, 1950; Ермакова, 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Нерестово-выростные водотоки мальмы в пределах вулканических территорий могут быть разделены на 4 группы согласно степени химической и механической загрязненности вод. Это, соответственно: водотоки с относительно слабым загрязнением мест нереста и нагула (фоновые условия, №№ 1–4 и 13); водотоки с нерестом в “чистых” притоках и преимущественным нагулом молоди в загрязненных биотопах (№ 5–7); водотоки с загрязнением мест нереста и нагула сходной интенсивности (№ 8–10 и 14–15); водотоки с нерестом в местах с особо сильным загрязнением и летним нагулом молоди в устьях временных “чистых” притоков (№ 11 и 12). ИХЗ и ИКВ обследованных водотоков, особенно в 3-й группе, варьирует в широких пределах. Основными хроническими загрязнителями являются растворенные соединения меди, цинка, свинца, марганца, анионогенных элементов ванадия и селена, а также мелкофракционные минеральные взвеси с продолжительным сроком оседания. Для каждого из водных объектов характерна специфическая многокомпонентная картина валового загрязнения мест нереста и нагула. При этом выявить связь между концентрацией токсикантов и жесткостью воды не удается; pH обследованных водотоков колебался в пределах субоптимальных значений с фоновым диапазоном 7.3–7.8 (табл. 2).

У молоди из загрязненных водотоков 3-й группы выделено 6 повторяющихся вариантов мальформаций с четкими синдромами:

– микроцефалия, недоразвитый этмоидный отдел хондрокrania (нижняя челюсть выступает вперед рыла, supraethmoideum закрывает весь отросток praemaxillare);

– брахигнатия, недоразвитая нижняя челюсть (укорочена озубленная часть dentale, нижняя челюсть не достигает вертикали, проведенный через ноздрю, часть неба оголено);

– недоразвитая (узкая) крышечная кость в жаберной крышке (дыхательная перепонка не закрывает клейтрум и другие кости пояса грудных плавников, в ряде случаев оголены концы жаберных лепестков);

Таблица 2. Среднесуточные показатели и индексы межennaleго загрязнения воды в местах нереста (перед чертой) и отлова молоди (за чертой) мальмы *Salvelinus malma* в исследованных водотоках Камчатки

№ водо-тока	Концентрация потенциально токсичных химических элементов ¹ , мкг/л	Жесткость, мг/л	Мутность, мг/л	pH	ИХЗ	ИКВ
1	—	7.6/7.6	0.7/0.7	7.8/7.8	0.1/0.1	0.2 /0.2
2	V 3/3; Se 1/1	8.7/8.7	0.3/0.2	7.5 /7.5	0.2/0.2	0.2 /0.2
3	Al 41/39; V 7/7	16.1/16.0	1.1/1.1	7.6/7.6	0.2/0.2	0.3/0.3
4	Pb 9/9; Zn 10/9; Mo 1/1; V 5/5	6.7/6.7	1.9/1.7	7.5/7.5	0.5/0.5	0.6/0.6
5	Pb 22/35; Sb 8/12; Zn 29/39; Mo 1/2; V 1/3; B 560/1110	10.5/30.9	0.9/1.6	8.0/8.4	0.7/1.1	0.7/1.2
6	Cu 2/7; Pb 0.6/10; Zn 63/70; Mo 0.5/1; V 0.5/4; Se 7/6	14.4/19.3	1.9/27.8	7.5/6.6	0.7/1.1	0.9/3.9
7	Cu 0.6/7; Pb 21/30; Zn 60/98; Mo 0.0/1; V 15/16	8.4/15.1	4.5/18.5	7.7/6.8	0.9/1.6	1.3/3.4
8	Al 72/64; Cu 1/1; Mn 14/7; Zn 13/11; Mo 2/1; V 3/3	26.0/19.6	6.2/6.8	7.7/7.8	0.3/0.4	0.9/1.1
9	Al 143/140; Cu 2/2; Pb 1/0.1; Zn 10/10; Mo 1/1; V 2/2; Se 1/1	56.7/52.5	9.3/9.2	7.4/7.9	0.4/0.4	1.3/1.3
10	Cu 4/2; Mn 11/9; Pb 19/13; Zn 69/65; V 6/7; Se 1/1	14.0/11.5	11.5/7.5	7.2/7.9	0.9/0.8	2.1/1.6
11	Cu 7/5; Sb 14/13; Zn 34/22; Mo 13/9; Se 6/6	11.7/7.3	17.5/2.0	7.3/8.0	1.2/0.9	2.7/1.4
12	Al 1400/645; Cu 2/1; Mn 66/39; Zn 6/5; V 3/5	32.5/30.1	14.5/11.5	7.1/7.6	1.6/1.6	3.1/2.7
13	Pb 2/2	5.3/5.3	0.7/0.7	7.6/7.6	0.1/0.1	0.2/0.2
14	Cu 6/4; Pb 15/17; Zn 96/97; V 9/9; Se 1/0.0	7.6/9.2	1.2/1.6	7.7/7.8	1.1/1.0	1.3/1.2
15 ^{II}	Al 64/85; Cu 9/4; Mn 68/143; Pb 4/8; Zn 91/41; Mo 6/0.5; V 11/3; Se 2/5; B 217/12	7.3/3.7	6.8/0.7	7.3/7.7	1.4/1.7	2.1/1.8

Примечание. I – превышен хотя бы один из нормативов критических концентраций, ПДКрбх или WQC; II – средние показатели за 3 года исследований.

– микропинния, недоразвитая лопасть парного плавника (укорочена в ≥ 1.5 раза, иногда искривлена, дистальные элементы птеригофоров отсутствуют);

– сколиоз, искривление позвоночника, сопровождающееся срастанием 3-х и более позвонков (обычно проявляется в укорочении и искривлении хвостового стебля);

– зеркальная инверсия положения печени и петли кишки (иногда только печени).

В реках с фоновыми условиями и максимальным межennaleм загрязнением мест эмбрионального развития практически не попадалась молодь с уродствами головы (рис. 1), а парциальная встречаемость остальных уродств была ниже (табл. 3). При этом частота мальформаций явно не коррелировала с загрязненностью мест нагула. Суммарно во всех обследованных водотоках среди мелких сеголеток мальформации имели 16% особей. Преобладал сколиоз (35% обнаруженных мальформаций), микропинния и недоразвитие жаберной крышки (по 15%). Парные уродства встречались у 2% сеголеток, т.е. у 11% особей с мальформациями. Второе уродство обычно дополняло сколиоз (5 из 7 рыб). Среди 2-леток мальформации имели 6% особей. Преобладал сколиоз (50%), также встречались брахигнатия и инверсия положения полостных органов; 2-леток с парными уродствами не обнаружено.

У единичных особей из загрязненных рек также были обнаружены нарушения в развитии непарных плавников, жаберных дуг и тычинок, разветвления канала боковой линии в передней части тела. В связи с невозможностью выполнить качественные градации проявленности таких аномалий, их не учитывали (синдромы классифицировать не удалось).

В отличие от мальформаций, с высокой частотой и во всех обследованных выборках обнаружены особи с разнообразными нарушениями в развитии остистых отростков: раздвоением, разрастанием, дисплазией проксимальных фрагментов, отделением от тела позвонка. В некоторых случаях нарушения строения отростков сопровождались спайкой и (или) гипертрофией смежных тел позвонков (рис. 2 и табл. 3). Во всех случаях у сеголеток подобные аберрации встречались чаще, чем у 2-леток.

У молоди жилой мальмы из р. Фальшивая выявлены межгодовые различия в частоте встречаемости морфологических мальформаций. В 2010 и 2012 гг. при сходной численности сеголеток на отмелях суммарная частота встречаемости выделенных мальформаций составляла около 35%. В 2013 г. после зимы с очень низким уровнем воды в реке численность сеголеток и частота встречаемости у них мальформаций была в 3 раза ниже. На этом фоне число особей с нарушениями развития

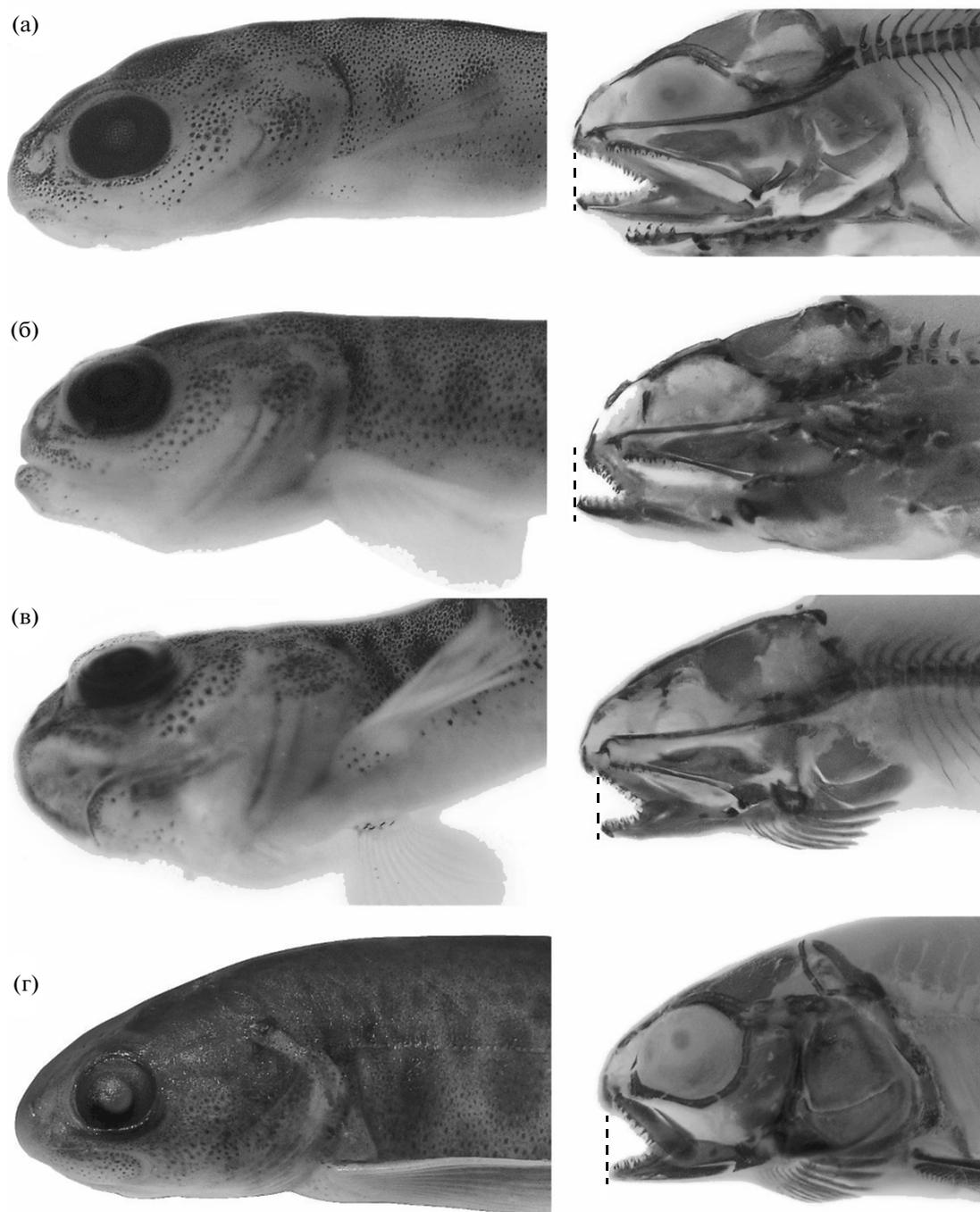


Рис. 1. Мальформации головы молоди мальмы *Salvelinus malma*: (а) – норма, (б) – недоразвитый этmoidный отдел, (в) – недоразвитая нижняя челюсть, (г) – недоразвитая жаберная крышка.

остистых отростков изменялось между годами не столь существенно (табл. 3).

В выборках сеголеток проходной и жилой формы из водотоков 2-й группы (анализировали выборки из водотоков № 8, 10, 14 и 15) наблюдалось явное запаздывание смыкания саггитальных краев лобных костей, закладки орбитального ряда косточек, а также окостенения предорзалий и ра-

диалий спинного плавника. Окостенения начались при $FL > 45$ мм. В это же время у сеголеток из фоновых водотоков, а также из особо загрязненных рек (№ 2, 13 и 11, 12) все эти элементы окостенели при $FL 35–45$ мм.

Во всех проанализированных выборках имелись особи с асимметрией по числу лучей в грудных (P) и брюшных (V) плавниках, жаберных тычки-

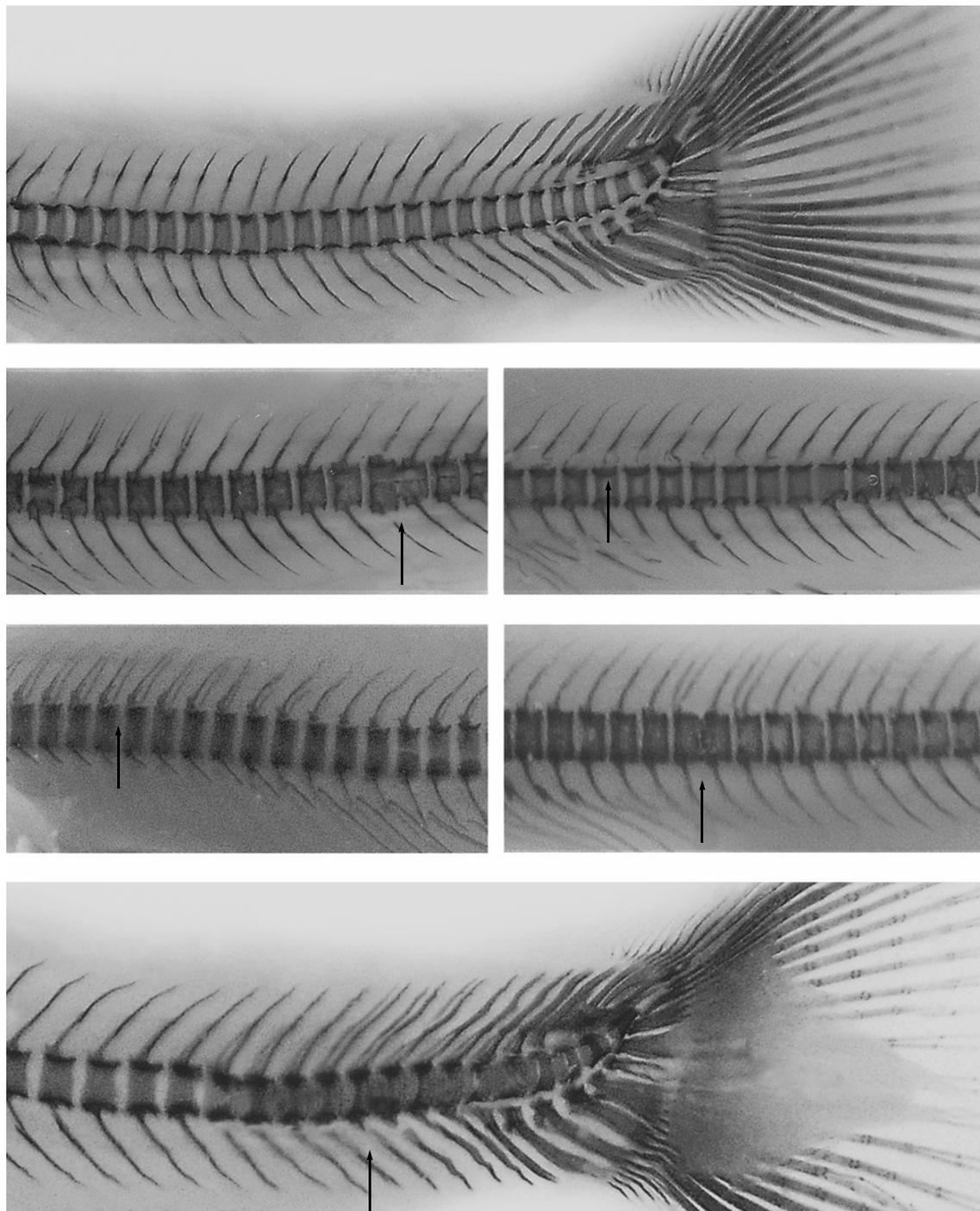


Рис. 2. Нормальное строение позвоночника (вверху), различные нарушения развития остистых отростков и спайки позвонков (по центру, обозначены стрелками), искривление хвостового стебля (внизу) на препаратах молоди мальмы *Salvelinus malma*.

нок (*sb*) и лучей (*rb*). Направленность асимметрии, в т.ч. в выборках из изолированных популяций, в подавляющем числе случаев была минимальна, что подтверждает случайный характер нарушений при закладке билатеральных структур. Наименее стабильной структурой в раннем морфогенезе явля-

ются жаберные лучи, самая низкая асимметрия характерна для лучей брюшных плавников.

Частота асимметрии, как и мальформаций, была выше в выборках сеголеток из рек со средними значениями качества вод мест нереста и эмбрионального развития. В таких водотоках отчетливо

Таблица 3. Парциальная встречаемость (%) выделенных типов нарушений морфологического развития у молоди мальмы *Salvelinus malma* разного возраста (сеголетки/2-летки) в некоторых из исследованных водотоков Камчатки

Группа водотоков	С фоновыми условиями		С нерестом в чистых притоках		Загрязненные с нерестом проходной формы			Загрязненные с нерестом жилой формы		С максимальным загрязнением мест нереста	
	№ водотока	2	5	6	8	9	10	14	15 ¹	11	12
Число особей, экз.		31/25	23/30	24/20	34/35	43/25	33/20	30/40	33, 30, 31/—, 35, —	35/24	25/21
Типы нарушений	Микроцефалия	0/0	0/0	0/0	0/0	5/0	3/0	3/0	9, 3, 0/—, 0, —	0/0	0/0
	Брахигнапия	0/0	0/0	0/0	0/0	7/0	6/5	0/0	3, 3, 0/—, 6, —	0/0	0/0
	Микропинния	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	6/0	10/0	12, 9, 0/—, 0, —	0/0	0/0
	Сколиоз	0/0	0/—	9/0	4/0	6/3	12/5	13/8	12, 12, 6/—, 3, —	3/0	0/0
	Недоразвитая жаберная крышка	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	12/0	0/0	0, 6, 6/—, 0, —	0/0	0/0
	Зеркальное отражение органов	0/0	4/0	0/0	4/0	0/0	0/0	14/10	0, 0, 3/0, 0, —	0/0	0/0
	Нарушения строения остистых отростков	29/20	30/—	26/20	25/20	41/20	49/—	43/20	61, 53, 52/—, 17, —	34/25	32/19
	Спайка смежных позвонков	0/0	0/—	4/0	8/5	15/6	16/—	23/3	30, 27, 10/—, 11, —	0/8	0/0

Примечание. “—” — нет данных; I — через запятую данные за 2010, 2012 и 2013 годы соответственно.

прослеживалось снижение частоты асимметрии в выборках старшей молодежи. Максимальные показатели асимметрии во всех возрастных группах были характерны для жилых популяций из загрязненных рек; минимальные показатели — не для молодежи из фоновых водотоков, а для мальков проходной мальмы из рек с максимальным загрязнением участков размножения. Только в водотоках со средней силой загрязнения нерестилищ встречались особи, асимметричные по всем четырем учетным признакам, и была повышена доля рыб с асимметрией по трем признакам. В этих же выборках чаще попадалась молодежь, число жаберных тычинок и жаберных лучей (значительно реже) у которой различалось с разных сторон тела на 2 единицы (табл. 4). Связь частоты асимметрии молодежи и загрязненности мест ее нагула не выявлена.

У сеголеток жилой мальмы из р. Фальшивая от года к году прослеживалось снижение числа асимметричных особей и дисперсии асимметрии (табл. 4). Если в 2010 и 2012 гг. в среднем по 4-м признакам было учтено соответственно 3.4 и 2.5 асимметрии на особь при средней дисперсии 1.24 и 1.10, то в 2013 — лишь 2.0 ас./особь при дисперсии 0.70. При этом в первый год исследований частота дисперсии среди 2-леток была в 1.5 раза ниже, чем среди сеголеток, во второй год частоты были сопоставимы, в третий частота асимметрии в выборке 2-леток оказалась выше. Таким образом, наблюдалось совпадение в снижении частот мальформаций и асимметрии в отдельных поколениях.

ОБСУЖДЕНИЕ

Камчатскую мальму характеризуют высочайшая экологическая пластичность и широкий диапазон изменчивости в морфогенезе (Глубоковский, 1995; Пичугин, 2009). Биология мальмы направлена на освоение максимально разнообразных мест нереста и нагула, в т.ч. с неоптимальными условиями. Эксплуатация рек с природным загрязнением, которые дренируют территории современного вулканизма, осуществляется посредством постоянной экспансии новых поколений многочисленной и неспециализированной проходной формы. Большая часть вышедшей из грунта молодежи первый год жизни проводит на ближайших к нерестилищам отмелях и зимовальных ямах. Условно выделяются 3 стратегии воспроизводства. Нерест производителей и летний нагул молодежи могут преимущественно проходить в основном русле, несмотря на наличие или отсутствие небольших притоков. Нерест может проходить в небольших притоках с “чистой” водой, откуда основная часть молодежи, не находя в нижнем течении нерестовых притоков подходящих мелководий со спокойным течением и укрытий, мигрирует на нагул

в основное русло. Наконец, в случае отсутствия подходящих притоков с фоновыми условиями нерест может проходить в основном русле с избыточной мутностью и токсичной водой, но молодежь летом концентрируется в устьях временных притоков. В последнем случае притоки, как правило, имеют выраженное ключевое питание (мальма не размножается на выходах напорных грунтовых вод), либо слишком мелководны в устье (пересыхают зимой). Наиболее вероятно, что зимовка мальков происходит также в основном русле. При возникновении непреодолимых преград на пути миграции образуются ручьевые популяции с сильно замедленным ростом, которые способны существовать в условиях масштабного загрязнения среды в небольших ручьях в течение многих поколений.

В фоновых условиях частота встречаемости мальформаций у молодежи мальмы на 2–3-м месяце жизни не превышает 10%, среднее число асимметрий на особь по четырем учетным признакам составляет 1.1–1.4 (в среднем 1.3) при средней дисперсии 0.3–0.5, нарушения развития остистых отростков встречаются у трети рыб. В выборках молодежи, перезимовавшей в “чистых” водотоках, сохраняются те же показатели частоты мальформаций и асимметрии при снижении встречаемости нарушений развития остистых отростков. С учетом массового характера проявления последней аномалии развития степень ее влияния на жизнеспособность мальков представляется незначительной. Возможно, снижение частоты раздвоенных остистых отростков у старшей молодежи является следствием нормализации строения позвоночника по мере роста.

При развитии в условиях повышенных концентраций взвеси и токсикантов средняя частота мальформаций у перешедшей на внешнее питание молодежи может достигать 40%, встречаемость нарушений развития остистых отростков — 60%, средняя асимметрия — 2.5 ед./особь при дисперсии 0.8–1.0. Сходные нарушения развития зафиксированы при различных сочетаниях загрязнителей. В выборках 2-леток наблюдается снижение частоты всех типов нарушений, что указывает на выборочную гибель наиболее девиантных особей уже после перехода на мальковый период развития. Все выявленные мальформации можно отнести к “умеренным”. В частности, не отмечался распространенный у лососей в аквакультуре V-образный лордоз (Fjelldal et al., 2012). Наблюдаемые искривления позвоночника почти всегда захватывали лишь хвостовой отдел и редко распространялись более чем на 10 позвонков. Все нарушения были связаны с недостаточным развитием, а не с отсутствием или гипертрофией частей тела. Микроцефалия и недоразвитая жаберная крышка встречались только у мелких сеголеток, хотя из литературы известны редкие случаи поимки

Таблица 4. Характеристики флуктуирующей асимметрии по 4-м меристическим признакам в выборках мальмы *Salvelinus malma* разного возраста из исследованных водотоков Камчатки

Группа водотоков	№ водо-тока	Возраст, лет	Число экз.	Дисперсия (направленность) асимметрии				Асимметрия по разному числу признаков, %
				<i>P</i>	<i>V</i>	<i>sb</i>	<i>rb</i>	1/2/3/4 признака (2 счетных элемента)
С фоновыми условиями	1	0+	25	0.59 (0.12)	0.04 (0.04)	0.53 (0.12)	0.49 (0.08)	40/16/12/0 (16)
		1+	25	0.37 (0.04)	0.13 (0.04)	0.56 (0.16)	0.52 (0.08)	40/20/20/0 (4)
		2+	22	0.38 (0)	0.10 (0)	0.56 (0.09)	0.60 (0.09)	36/32/9/0 (9)
	2	0+	25	0.35 (0.08)	0.24 (0.08)	0.21 (0.04)	0.50 (0.20)	40/28/4/0 (4)
		1+	25	0.42 (0.12)	0.29 (0.04)	0.30 (0.04)	0.46 (0.04)	48/32/8/0 (0)
	3	0+	25	0.60 (0.24)	0.25 (0)	0.33 (0.08)	0.29 (0.28)	44/28/8/0 (0)
		1+	25	0.25 (0.12)	0.21 (0.04)	0.31 (0)	0.44 (0.24)	48/24/8/0 (0)
	4	0+	25	0.75 (0.20)	0.13 (0.04)	0.49 (0.08)	0.49 (0.08)	52/28/8/0 (12)
		1+	23	0.32 (0.04)	0.09 (0)	0.36 (0.17)	0.59 (0.04)	44/30/4/0 (0)
	13	0+	20	0.45 (0.10)	0.20 (0.10)	0.59 (0.05)	0.38 (0.05)	25/30/10/0 (10)
		1+	16	0.52 (0.13)	0.32 (0.13)	0.33 (0.06)	0.35 (0.06)	50/31/0/0 (6)
		2+	21	0.35 (0.05)	0.26 (0.05)	0.43 (0.14)	0.26 (0.05)	38/14/10/0 (10)
	С нерестом в чистых притоках	5	0+	25	0.39 (0.16)	0.16 (0.08)	0.39 (0.16)	0.41 (0.08)
1+			21	0.33 (0.14)	0.10 (0)	0.36 (0.05)	0.39 (0.24)	43/24/0/0 (10)
2+			23	0.23 (0.04)	0.17 (0.09)	0.51 (0.04)	0.32 (0.04)	44/17/9/0 (4)
6		0+	26	0.63 (0.15)	0.31 (0.08)	0.56 (0)	0.86 (0.15)	50/23/12/8 (19)
		1+	20	0.32 (0)	0.16 (0.05)	0.56 (0.15)	0.66 (0.15)	55/10/20/0 (10)
7		0+	23	0.64 (0.17)	0.21 (0.13)	0.49 (0.30)	0.82 (0.66)	35/39/5/4 (22)
		1+	25	0.37 (0.04)	0.12 (0.04)	0.53 (0.12)	0.55 (0.16)	48/20/20/0 (4)
Загрязненные с нерестом проходной формы	8	0+	25	0.44 (0.12)	0.31 (0.04)	0.53 (0.12)	0.62 (0.04)	40/24/16/12 (8)
		1+	25	0.51 (0.00)	0.16 (0.08)	0.46 (0.04)	0.67 (0.00)	28/28/25/16 (4)
	9	0+	26	0.84 (0.04)	0.34 (0.23)	0.79 (0.15)	0.84 (0.04)	31/27/23/12 (23)
		1+	25	0.42 (0.20)	0.25 (0.00)	0.71 (0.04)	0.71 (0.28)	24/16/28/8 (12)
	10	0+	19	0.83 (0.05)	0.32 (0.11)	0.92 (0.16)	0.73 (0.21)	26/32/26/11 (21)
		1+	20	0.77 (0.15)	0.21 (0)	0.66 (0.10)	0.52 (0.10)	20/50/25/0 (5)
Загрязненные с нерестом жилой формы	14	1+	25	1.02 (0.08)	0.27 (0.08)	0.91 (0.08)	0.96 (0.28)	20/52/24/4 (32)
		2+	25	0.99 (0.08)	0.21 (0.04)	0.79 (0.04)	1.01 (0.44)	12/48/24/8 (32)
	15 ^I	0+	26,	1.59 (0.08)	0.44 (0.04)	1.50 (0.15)	1.42 (0.15)	20/23/23/34 (50)
			24	1.67 (0.08)	0.48 (0.04)	1.26 (0.04)	1.00 (0.04)	25/25/42/8 (46)
			20	0.66 (0.10)	0.35 (0.10)	0.87 (0.15)	0.91 (0.20)	25/35/20/4 (25)
		1+	26	0.78 (0.31)	0.28 (0.04)	1.02 (0.15)	0.86 (0.31)	23/15/19/19 (19)
			24	1.12 (0.08)	0.19 (0.08)	1.17 (0.04)	1.10 (0.17)	16/29/33/8 (29)
			25	0.88 (0.28)	0.35 (0.08)	1.03 (0.12)	0.88 (0.28)	20/16/25/24 (20)
			24	0.43 (0.21)	0.17 (0)	0.96 (0.17)	0.49 (0.17)	17/25/4/13 (17)
	2+	23	0.77 (0.04)	0.23 (0.04)	1.12 (0.09)	1.03 (0.13)	35/39/22/4 (22)	
		25	0.71 (0.28)	0.30 (0.04)	1.16 (0.16)	0.58 (0.20)	32/36/24/4 (24)	
С максимальным загрязнением мест нереста	11	0+	26	0.32 (0.12)	0.16 (0.08)	0.24 (0)	0.46 (0.15)	35/27/4/0 (4)
		1+	24	0.48 (0.04)	0.17 (0.08)	0.31 (0.04)	0.38 (0.13)	33/29/8/0 (4)
		2+	19	0.33 (0)	0.11 (0)	0.37 (0.11)	0.55 (0.11)	32/37/0/0 (5)
	12	0+	20	0.17 (0.05)	0.06 (0.05)	0.34 (0.15)	0.27 (0.20)	35/10/0/0 (5)
		1+	21	0.25 (0.05)	0.23 (0.10)	0.26 (0.05)	0.15 (0.05)	33/24/0/0 (0)

Примечание. I – через запятую данные за 2010, 2012 и 2013 годы соответственно. Расшифровка признаков приведена в тексте.

взрослых гольцов с недоразвитым этmoidным отделом головы (Савваитова и др., 1992; Yamamoto et al., 2013). Напротив, особи с брахигнатией в обследованных реках успешно питаются и зимуют.

При критическом загрязнении гибель особей с нарушениями развития, вероятно, происходит на зародышевом и (или) личиночном периоде. Выборки сеголеток, перешедших на внешнее питание, и 2-леток из самых загрязненных рек характеризуются минимальными показателями нарушений морфогенеза и асимметрии. В результате, зависимость частоты встречаемости мальформаций и асимметрии от валового загрязнения мест воспроизводства имеет для молоди мальмы параболический вид (рис. 3 и 4).

В водотоках с нерестом в загрязненной среде интенсивность воздействия и, следовательно, частота аномалий развития может различаться между годами. В р. Фальшивая, по всей видимости, концентрация токсикантов в период эмбриогенеза достигает критического уровня только в отдельные годы при особо низкой межени. Наиболее интенсивная гибель девиантных особей при этом смещается с малькового на личиночный или зародышевый период. Даже продолжение отбора на мальковом периоде не компенсирует ярко выраженные различия в частотах мальформаций и асимметрии между смежными поколениями.

Описанные закономерности проявляются сходным образом, как в популяциях проходной формы, так и в относительно малочисленных изолированных жилых группировках. Фактор инбридинга не играет ключевой роли в межпопуляционных различиях частоты анализируемых нарушений. Исключение составляет такая аномалия как зеркальное отражение положения внутренних органов, которая встречалась в изолированных популяциях намного чаще.

Наблюдаемый всплеск стохастических отклонений развития в реках вулканических территорий можно сравнить с адаптивными реакциями популяций на периферии ареала, где воспроизводство проходит на границе возможностей. Массовые нарушения гомеостаза развития при этом потенциально имеют эволюционное значение, т.к. в случае возникновения изоляции способствуют реализации эффекта основателя и новым отборным преобразованиям (Майр, 1968). Например, уникальный эндемик изолированного озера Кроноцкое — т.н. “носатый” голец имеет специфические особенности морфологии головы (Викторовский, 1978), чрезвычайно напоминающие последствия развития молоди с брахигнатией. Вероятно, это уродство закрепилось в одной из групп гольцов при прохождении бутылочного горлышка в момент образования новой изолированной экосистемы.

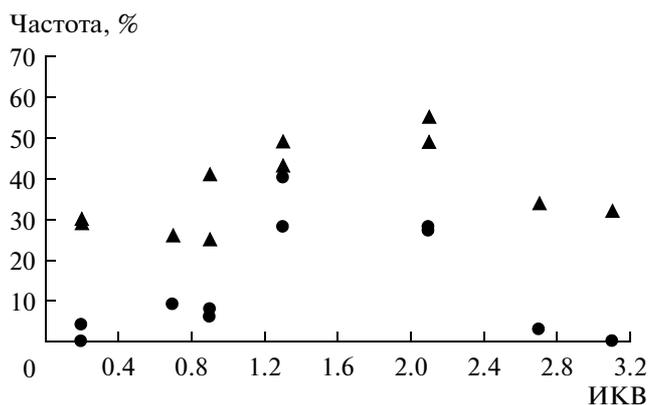


Рис. 3. Изменение суммарной частоты встречаемости выделенных морфологических мальформаций (●), а также частоты нарушений развития остистых отростков (▲) у сеголеток мальмы *Salvelinus malma* в зависимости от валового межленивого загрязнения рек вулканических территорий Камчатки.

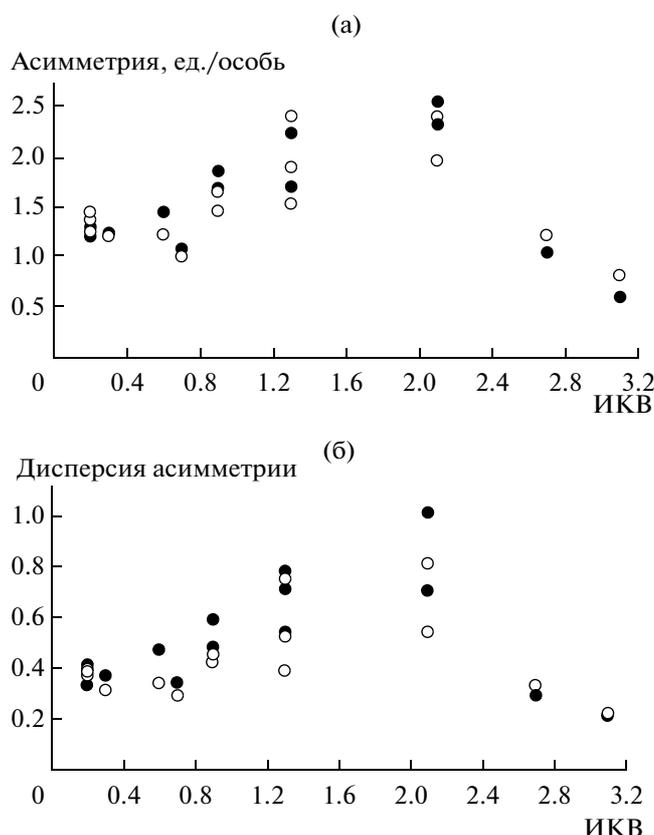


Рис. 4. Изменение среднего числа асимметрий на особь (а) и средней дисперсии асимметрии (б) по четырем показателям у сеголеток (●) и 2-леток (○) мальмы *Salvelinus malma* в зависимости от валового межленивого загрязнения рек вулканических территорий Камчатки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На Камчатке широко распространены водотоки с нерестом мальмы, подверженные хроническому вулканическому загрязнению минераль-

ными взвесями и растворенными токсикантами. При отсутствии притоков с фоновыми условиями нерест и последующее развитие происходят прямо в основном русле с мутной токсичной водой. Вследствие неоптимальных условий эмбриогенеза перешедшая на внешнее питание молодь отличается повышенной частотой морфологических мальформаций, нарушений развития остистых отростков, асимметрии билатеральных структур, запаздыванием окостенения элементов скелета. По мере роста происходит выборочная гибель особей с аномалиями развития. При экстремальном загрязнении отбор девиантных особей происходит на более ранних этапах развития, и мальки отличаются пониженной частотой морфологических аномалий. В фоновых условиях у сеголеток не встречаются мальформации головы, частота раздвоения остистых отростков составляет порядка 30%, средняя асимметрия по числу жаберных тычинок и лучей, а также лучей в парных плавниках не превышает 1.5 ед./особь. Учитывая принципиальную схожесть процессов природного и техногенного загрязнения, полученные фоновые значения частот аномалий можно использовать для оценки воздействий природопользования на экосистемы лососевых рек Камчатки.

Автор выражает благодарность сотрудникам лаб. воспроизводства лососевых рыб ВНИРО за помощь в сборе материала, а также к.б.н. Н.И. Виленской за научные консультации и редакцию текстов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 14-04-01433 А.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боркин Л.Я., Безман-Мосейко О.С., Литвинчук С.Н. Оценка встречаемости морфологических аномалий в природных популяциях (на примере амфибий) // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2012. Т. 316. № 4. С. 324–343.
- Викторовский Р.М. Механизмы видообразования у гольцов Кронцокого озера. М.: Наука, 1978. 106 с.
- Власов Г.М., Чемяков Ю.Ф. Основные этапы формирования рельефа полуострова Камчатки в четвертичный период и его геоморфологическое районирование // Изв. ВГО. 1950. Т. 82. Вып. 3. С. 262–272.
- Влияние загрязняющих веществ на гидробионтов и экосистемы водоемов. Л.: Наука, 1979. 352 с.
- Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 1995. 343 с.
- Ермакова А.С. Русловые процессы рек Камчатки. Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М.: МГУ, 2009. 26 с.
- Захаров В.М. Асимметрия животных. М.: Наука, 1987. 216 с.
- Касьянов А.Н., Таликина М.Г., Изюмов Ю.Г. и др. Изменчивость признаков осевого скелета у сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* после воздействия токсических веществ в период раннего индивидуального развития // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41. Вып. 4. С. 495–503.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянова Н.В. и др. Изменчивость числа позвонков и аномалии осевого скелета сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* после воздействия экстремальных температур и при низких значениях рН на ранних этапах эмбриогенеза // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42. № 5. С. 646–650.
- Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1987. 520 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция М.: Мир, 1968. 597 с.
- Медников Б.М. Температура как фактор развития // Внешняя среда и развивающийся организм. М.: Наука, 1997. С. 7–52.
- Нормативы качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения. М.: ВНИРО, 2011. 257 с.
- Пичугин М.Ю. Развитие элементов скелета в эмбрионально-личиночный период у карликовой и мелкой симпатрических форм *Salvelinus alpinus* complex из оз. Даватчан (Забайкалье) // Вопр. ихтиологии. 2009. Т. 49. № 6. С. 763–780.
- Реакции гидробионтов на загрязнение. М.: Наука, 1983. 246 с.
- Романов Н.С., Ковалев М.Ю. Флуктуирующая асимметрия серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Cyprinidae) из некоторых водоемов Дальнего Востока // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44. № 1. С. 109–117.
- Савваитова К.А., Пичугин М.Ю., Груздева М.А. и др. К проблеме формообразования у пресноводных гольцов рода *Salvelinus* из бассейна реки Камчатка // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32. № 6. С. 33–40.
- Филенко О.Ф. Водная токсикология. М.: МГУ, 1988. 154 с.
- Agnese J.F., Oteme Z.J., Gilles S. Effects of domestication on genetic variability, fertility and growth rate in a tropical Siluriform: *Heterobranchius longifilis* Valenciennes 1840 // Aquaculture. 1995. V. 131. № 3–4. P. 197–204.
- Bateson W. Materials for the Study of Variation: Treated with Especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species. McMillan & Company pbl., London, 1984. 598 p.
- Branson E.J., Turnbull T. Welfare and deformities in fish. Fish Welfare. Blackwell Publishing, Oxford, 2008. P. 202–216.
- Bryden C.A., Heath D.D. Heritability of fluctuating asymmetry for multiple traits in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2000. V. 57. № 11. P. 2186–2192.
- Fjelldal P.G., Hansen T., Breck O. et al. Vertebral deformities in farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) – etiology and pathology // J. Applied Ichthyol. 2012. V. 28. P. 433–440.
- Gjerde B., Pante M.J.R., Baeverfjord G. Genetic variation for a vertebral deformity in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Aquaculture. 2005. V. 244. № 1–4. P. 77–87.
- Hansen T., Fjelldal P.G., Yurtseva A., Berg A. A possible relation between growth and number of deformed vertebrae in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // J. Appl. Ichthyol. 2010. V. 26. № 2. P. 355–3559.

- Kayim M., Can E., Guner Y. Is it possible to transform hatchery-reared abnormal juveniles of Sea bass (*Dicentrarchus labrax* L. 1758) into normal individuals? // *As. J. Animal and Veterinary Adv.* 2010. V. 5. P. 327–338.
- Lewis L.M., Lall S.P., Witten P.E. Morphological descriptions of the early stages of spine and vertebral development in hatchery-reared larval and juvenile Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) // *Aquaculture.* 2004. V. 241. № 1. P. 47–59.
- McKay L.R., Gjerde B. Genetic variation for a spinal deformity in Atlantic salmon, *Salmo salar* // *Aquaculture.* 1986. V. 52. № 4. P. 263–272.
- Snyder D.E., Muth R.T. Catostomid fish larvae and early juveniles of the upper Colorado river basin – morphological descriptions, comparisons, and computer-interactive key // Colorado Division of Wildlife Technical Publication. 2004. № 42. 120 p.
- Taning A.V. Experimental study of meristic characters in fishes // *Biol. Rev. Philos. Soc.* 1952. V. 27. № 2. P. 169–193.
- Valentine D.V., Soule M.E., Samollov P. Asymmetry analysis in fishes: a possible statistical indicator of environmental stress // *Nat. Mar. Fish. Serv. Bull.* 1973. V. 71. P. 357–370.
- Yamamoto S., Morita K., Yokoyama R. et al. Incidence of a skeletal deformity (truncated upper jaw) in an isolated population of White-spotted Charr *Salvelinus leucomaenis* // *J. Ichthyol.* 2013. V. 53. № 10. P. 889–893.
- Water quality guidelines for the protection of aquatic life // Canadian environmental quality guidelines, Canadian Council of Ministers of the Environment <http://ceqg-rcqe.ccme.ca/>

Developmental Abnormalities in Salmonids (Salmonidae) under the Conditions of Large-Scale Volcanic Pollution of Their Spawning Ground (Using Dolly Varden *Salvelinus malma* as an Example)

E. V. Esin

*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,
ul. Verkhnyaya Krasnosel'skaya 17, Moscow, 107140 Russia
e-mail: esinevgeniy@yandex.ru*

Received August 28, 2014; in final form, October 23, 2014

Abstract—Rivers originating from the areas of active volcanism in Kamchatka serve a spawning ground for anadromous and resident populations of dolly varden (*Salvelinus malma*). In some cases, watercourses with a long-term continuous spawning of *S. malma* are subjected to chronic pollution with dissolved toxicants and suspended mineral particles. The revealed development conditions range from background (“clean” rivers) to critical (most “polluted” rivers). Medium pollution leads to the development of hatchlings with abnormalities in the ethmoidal head segment, lower jaw, operculum, lobes of the paired fins, and axial skeleton (up to 40% of all specimens). Delayed ossification of skeletal elements takes place. Abnormalities in the development of spinous processes occur more often (up to 49–55% compared to 25–30% in the background areas). The average number of asymmetries per specimen (in four bilateral structures) increases from 1.1–1.4 to 1.7–2.5. Similar developmental abnormalities have been registered in underyearlings, both anadromous and resident, influenced by various pollutant combinations. While fish continue to grow, some of them die because of abnormalities; thus, their frequency in 3-year-old specimens nears the background one. Upon extreme pollution, deviant specimens are sampled at earlier developmental stages and characterized by a lower frequency of morphological abnormalities.

Keywords: rivers in volcanic regions, pollution, fluctuating asymmetry, malformations, developmental abnormalities, dolly varden *Salvelinus malma*, Kamchatka