

# МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ СТРЕССА У РЫБ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА И ИНТЕНСИФИКАЦИИ АНТРОПОГЕННОЙ НАГРУЗКИ НА ВОДОЕМЫ СРЕДНЕЙ И НИЖНЕЙ ВОЛГИ

**А.К. Минеев**

Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия

Эл. почта: [mineev7676@mail.ru](mailto:mineev7676@mail.ru)

Статья поступила в редакцию 12.04.2003; принята к печати 22.05.2023

На основе результатов икhtiопатологических исследований в водоемах Средней и Нижней Волги выполнен сравнительный анализ заболеваний рыб, обитающих в крупных водохранилищах и их притоках, испытывающих различную степень антропогенной нагрузки. Используются данные многолетних исследований (1995–2020 годы) по заболеваниям рыб аборигенных и чужеродных видов в районах повышенной антропогенной нагрузки (крупные города Поволжья, объекты промышленной и транспортной инфраструктуры) и в водотоках с минимальным уровнем негативного воздействия. Сделана попытка разработать общие стандартные критерии развития стрессовых реакций у волжских рыб в условиях антропогенной нагрузки разной выраженности и схему развития стресса, обобщающую последовательность морфофизиологических ответов на стресс при разных уровнях негативного воздействия. Установлено, что развитие стресса у половозрелых рыб и их популяций из водоемов с различными гидрологическими режимами и уровнями антропогенной нагрузки соответствует единой последовательности стадий: резистентности организма → его истощения → деструкции или элиминации. Для молоди рыб тех же видов на ранних стадиях эмбрионального и личиночного развития, вследствие повышенной чувствительности к внешним неблагоприятным воздействиям, стадия деструкции наступает сразу после краткосрочной стадии резистентности, которая, возможно, совмещена с такой же краткосрочной стадией истощения. При этом стадия резистентности у личинок и мальков рыб характеризуется появлением многочисленных и разнообразных морфологических аномалий, приводящих к элиминации 99,9% особей на стадии деструкции. Предложена возможность использовать морфофизиологические показатели развития стресса у рыб разных возрастных групп для биоиндикации экологического состояния волжских водоемов.

*Ключевые слова:* антропогенная нагрузка, развитие стресса, биоиндикация.

## MORPHOPHYSIOLOGICAL ASPECTS OF STRESS DEVELOPMENT IN FISHES UNDER CLIMATE CHANGES AND INCREASING ANTHROPOGENIC LOAD ON WATER BASINS IN MIDDLE AND LOWER VOLGA REGIONS

**A.K. Mineev**

Institute of Volga Basin Ecology, Togliatti, Russia

Email: [mineev7676@mail.ru](mailto:mineev7676@mail.ru)

Based on the results of ichthyopathological studies in the water basins of Middle and Lower Volga, a comparative analysis of the diseases of fish living in larger reservoirs and their tributaries under varying degrees of anthropogenic stress was performed. Data obtained in long-term studies (1995–2020) on diseases of native and alien fish species in areas of increased anthropogenic load (large cities of the Volga region and industrial and transport infrastructure facilities) and in watercourses where negative impact is minimal were compared. An attempt has been made to develop general standard criteria for assessing the development of stress reactions in Volga fishes under conditions of varying anthropogenic load and to develop a scheme of stress development summarizing the sequence of morphophysiological responses at different levels of negative impact. It has been established that the stages of stress development in mature fishes and their populations from reservoirs featuring different hydrological regimens and anthropogenic loads correspond to a standard sequence of stages: organism resistance → exhaustion → destruction or elimination. In juvenile fishes of a defined species at the early stages of embryonic and larval development, because of their high sensitivity to adverse external impacts, the stage of destruction occurs immediately after the short-term resistance stage, which may be combined with the similarly short-term exhaustion stage. At the same time, the resistance stage in fish larvae and fry is characterized by numerous and diverse morphological anomalies leading to the elimination of 99.9% of individuals at the destruction stage. The possibility of using morphophysiological indicators of stress development in fishes of different age groups for bioindication of the ecological conditions of the Volga reservoirs is proposed.

*Keywords:* anthropogenic load, stress development, bioindication.

## Введение

Сохранение биологического разнообразия является одной из важнейших задач современности, при этом устойчивое функционирование популяций и сообществ невозможно без здоровых жизнеспособных особей, которые определяют качество других уровней биологической организации [23]. Воздействие различных неблагоприятных факторов, в том числе различных групп загрязняющих веществ, на водные экосистемы является стрессом для гидробионтов, и его следует изучать в контексте биологических ответов организма, в связи с чем выяснение закономерностей и причинно-следственных связей в развитии патологий разной выраженности и вопросы механизмов и дифференциации патологических процессов представляют несомненный интерес [23], и проблеме заболеваний животных в природных экосистемах уделяется пристальное внимание во всем мире [23, 38, 39, 44]. Качество вод – это совокупность свойств, сформированных химическими, физическими и биологическими процессами как на водоеме, так и в водосборе [31], и морфофункциональные изменения органов и тканей могут служить индикаторами эффектов загрязняющих веществ, степени и продолжительности загрязнения, особенно в условиях сублетальных и хронических воздействий [23]. В то же время разнообразные и в разной степени выраженные морфофизиологические нарушения являются адекватными показателями уровня стрессовых реакций и глубины внешнего стрессового воздействия как на отдельную особь, так и на популяцию в целом. Развитие стресса у рыб, как и у других животных, приводит к развитию в организме общего адаптационного синдрома [6], некоторые результаты изучения которого на примере ихтиофауны Средней и Нижней Волги и приводятся в данном исследовании.

Само понятие стресса введено Гансом Селье. **Стресс** представляет собой совокупность стереотипных физиологических реакций организма, которые возникают под действием неблагоприятных факторов окружающей среды. Эти реакции сопровождаются перестройкой защитных сил организма и характерны для всех живых существ [43]. Необходимо различать два типа стрессовой реакции: **физиологический стресс** (эустресс) – реакция организма, возникающая на воздействие, которое по своей силе не превышает адаптационные возможности организма, и **патологический стресс** (дистресс) – реакция на воздействие, способное привести организм к гибели. Какими бы ни были стрессовые воздействия на организм, ответные реакции на него имеют общие черты [34].

В соответствии с уровнями организации водных экосистем морфофункциональные изменения в организме рыб в условиях антропогенного воздействия, являющиеся результатом стрессовых воздействий, накапливаются на более высоких уровнях организации (по-

пуляция, сообщество) и становятся основой для их последующих преобразований [23]. Они выражаются, в частности, в изменении биохимического статуса и в патологических и компенсаторно-приспособительных реакциях, направленных на поддержание жизнедеятельности организма в ущерб пластическому росту и созреванию [23].

Целью данного исследования является обобщение данных, отражающих морфофизиологическое состояние рыб разных видов и возрастов в имеющих разную выраженность экологических условиях водных объектов Средней и Нижней Волги, и попытка создания общей стандартной схемы развития стресса у гидробионтов на разных уровнях организации.

## Общие закономерности развития стресса у позвоночных животных

Стрессовые факторы воздействуют на организм позвоночных по стандартному принципу. Стрессоры, с одной стороны, вызывают ряд негативных процессов (повреждения и нарушения различных систем и органов особей), с другой – усиливают защитные функции, которые противодействуют нестабильности [25]. Как правило, в начальный период стресса эффекты повреждений и нарушений преобладают над адаптивными реакциями, вызывая тем самым снижение уровня резистентности организма (реакция тревоги по Селье). На стадии тревоги происходит первый контакт со стрессором. Причем, если величина отрицательных эффектов выходит за границы, совместимые с жизнью, то животное погибает в начальной фазе острого стресса. Если же степень негативных процессов не превышает допустимые пределы, то усилившиеся защитные реакции со временем ликвидируют нарушения, предавая организму повышенную устойчивость (стадия резистентности по Селье). Другими словами, стадия резистентности наступает, если сила действия стрессора сопоставима с возможностью адаптации [7]. Воздействие одновременно продолжительного и сильного стрессора вызывает истощение адаптивных ресурсов организма, приводя к преобладанию негативных симптомов над защитными реакциями (стадия истощения по Селье) [25]. На этой стадии при долговременном воздействии стрессора адаптационная энергия исчерпывается, вновь появляются признаки тревоги, но изменения необратимы, и организм погибает [7, 13].

Негативные процессы, происходящие на организменном уровне, неизбежно вызывают нарушения на уровне популяции. На примере сивых рыб из водоемов Субарктики, испытывающих влияние многолетнего комплексного загрязнения, выявлены общие закономерности развития токсикозов на основе клинических, патологоанатомических и гематологических показателей организма [30]. Установлено, что общая закономерность развития токсикоза рыб определяется взаи-

моделью патогенеза и эволюционно заложенных механизмов защиты организма и характеризуется четырьмя стадиями: I – контакт с фактором стресса, II – мобилизация организма, III – дестабилизация функций организма, IV – деградация [30]. Переход к необратимым изменениям и гибели организма характеризуется «критической точкой», разделяющей «норму» и «патологию» и методически устанавливающейся на основе гематологических показателей. При этом два основных фактора, определяющих адаптивные перестройки популяций в условиях токсичного загрязнения, – повышенная элиминация особей в стаде от токсикозов и дополнительная «энергетическая плата» на детоксикацию, а основной механизм адаптации – концентрация энергетических ресурсов на главную функцию организма – воспроизводство [30]. В связи с этим популяция приспособительно перестраивает стратегию жизненного цикла по двум направлениям в соответствии с общебиологическими законами саморегуляции численности: а) замедление темпа роста при интенсивном питании и запасании жиров, отсрочка созревания, пропуски нерестового сезона; б) переход на короткий цикл воспроизводства, раннее созревание и омоложение стада [30].

Приведенные тенденции подтверждаются исследованиями других авторов [35]. По их мнению, интенсификация энергетического обмена, обусловленная негативным изменением среды обитания, также ведет к увеличению скорости роста и более раннему созреванию сиговых, но снижению предельных размеров. Отмечаемое раннее созревание рыб, вероятно, является ответной реакцией популяции на сокращение продолжительности жизни в результате повышенной токсичности среды, а быстрое развитие особей и более раннее созревание сокращает энергетические затраты на образование половых продуктов и процессы детоксикации в условиях сублетального загрязнения [35].

Таким образом, в условиях токсического загрязнения адаптивную ценность приобретают перестройки популяций рыб, связанные, прежде всего, с сокращением более энергоемких функций (долгожительство, соматический рост, позднее созревание, многократность нереста), которые проявляются в сжимании структурных рядов – возрастного, размерного, нерестового [30].

Возникновение различных морфофункциональных нарушений у отдельных особей в условиях разноуровневого воздействия комплексных загрязнений имеет ряд закономерностей, одинаковых для рыб разных видов, экологических групп и возрастов.

Независимо от вида стресс-фактора общий адаптационный синдром у рыб характеризуется первичными и вторичными эффектами [41]. Первичные эффекты – это эндокринные изменения, которые у рыб выражены в увеличении адренкортикотропного гор-

мона, поступающего из гипофиза, и циркулирующих в крови катехоламинов (в основном адреналина) и кортикостероидов (главным образом кортизола) [42, 45]. Вторичными эффектами являются биохимические и количественные изменения среди клеток крови под действием гормонов: это увеличение содержания молочной кислоты, глюкозы, а также лейкопения, которая характеризуется лимфопенией, эозинопенией и нейтрофилией [8, 37, 40].

Длительное воздействие стрессовых факторов подавляет не только иммунные функции, но и механизмы функционирования некоторых гормонов. Волжские осетровые и костистые рыбы демонстрируют классическую схему реакции на острый стресс, характерную для позвоночных животных.

У осетровых при остром стрессе резко возрастает уровень кортизола и глюкозы в крови, что приводит к ингибированию половых гормонов (стероидов: тестостерона и прогестерона) и оказывает тормозящее действие на функцию половых желез [2]. При кумулятивном токсикозе происходят изменения в активности ферментов, что следует рассматривать в качестве первичной реакции биологически активных веществ, направленной на детоксикацию чужеродных соединений [14]. Однако при продолжительном воздействии стрессовых факторов (в том числе – комплексного загрязнения) происходит постепенное затухание активности ферментов, способствующих детоксикации (что соответствует стадии истощения по Селье: преобладание негативных симптомов над защитными реакциями). В этом случае сдвиги в биохимических процессах, направленные изначально на повышение резистентности организма в условиях стресса, приобретают негативный характер и провоцируют патологические изменения организма уже на клеточном и тканевом уровнях. Многочисленными исследованиями доказано, что подобные изменения носят неспецифический характер, так как аналогичны для большинства позвоночных животных.

Как проявление адаптации рыб к неблагоприятным условиям среды рассматривается изменение фракционного состава мышечных водорастворимых белков. Отмечено увеличение числа компонентов мышечных белков у подопытных карпов под влиянием сублетальных концентраций нефти, что считают конкретным проявлением биохимической адаптации к неблагоприятным условиям окружающей среды [16–18]. Подобные изменения зафиксированы как у половозрелых особей, так и у молоди рыб. Так, у мальков кутума (*Rutilus frisii kutum*) при воздействии различных концентраций нефти (от 0,05 до 1,0 мг/л) отмечены неспецифические изменения активности пептидаз, содержания общего белка и фракционного состава тканевых белков [20]. При хроническом воздействии нефти наблюдалось снижение интенсивности накопления

общего белка и содержания альбуминов, повышение доли гамма-глобулинов и активности пептидаз. Эти процессы рассматриваются как адаптивные реакции организма на изменившиеся условия среды, направленные на обеспечение выживаемости, роста и развития на ювенальном этапе онтогенеза [20].

Не вызывает сомнения тот факт, что негативное воздействие антропогенных факторов на рыб и в условиях волжских водоемов, в особенности водохранилищ, которые являются главными накопителями водных масс, вызывает определенные реакции и адаптивные перестройки организма: нарушения морфологических, патологоанатомических и гематологических показателей. Однако возникновение, развитие и последствия морфофизиологических нарушений, появляющихся в популяциях гидробионтов, подчинены ряду общих закономерностей, не зависящих от географических и эколого-гидрологических характеристик исследуемого водоема, видового и возрастного состава ихтиофауны.

Например, у половозрелых особей волжской стерляди в современных экологических условиях выявлен широкий спектр морфофункциональных отклонений в гонадах, почках и жабрах как на уровне защитно-приспособительных адаптивных реакций, так и на уровне патологических процессов (некрозы в жабрах и почках, тератогенез половых клеток) [21]. Показано, что при действии токсикантов в эпителии жабр развиваются различные адаптивные реакции на тканевом уровне – увеличение клеточных элементов (гиперплазия) как в первичном, так и во вторичном эпителии, рост числа железистых клеток, предохраняющих жабры от прямого воздействия токсических веществ, растворенных в воде [21]. В результате опосредованного воздействия внешней среды обнаружен также широкий спектр морфологических отклонений в развитии ооцитов разных стадий развития (прото- и трофоплазматического роста) у самок стерляди, разноуровневые морфофункциональные изменения в нефронах почек, сосудистые расстройства в системе кровообращения и органах кроветворения (анемия), нарушения жирового обмена в печени [21]. Аналогичные морфофункциональные нарушения, связанные, прежде всего, с характером распространения загрязняющих веществ по акватории, зафиксированы и у леща из водохранилищ Верхней Волги – Рыбинского и Горьковского [5].

По результатам ихтиопатологического исследования жабр, печени, почек и кишечника лещей сделан вывод об увеличении уровня заболеваемости рыб в местах повышенного загрязнения в 1,1–1,5 раза, в ряде случаев отмечены аномалии в строении ротового аппарата, искривления позвоночника, изменения в селезенке и гонадах, наличие абсцессов и язв на теле рыб [5]. Обнаруженные нарушения объяснялись как об-

щей реакцией систем организма на неблагоприятный фактор, так и с некоторым снижением резистентности организма вследствие увеличения заболеваний с патологическими изменениями в органах и тканях [5].

Отмечается, что на фоне сочетания большого количества загрязняющих веществ в Волге, в основном ксенобиотиков, морфофункциональные изменения в отдельно взятых органах стерляди [21] и леща [5] имеют неспецифический характер, сопровождаясь в некоторых случаях (на уровне половых клеток) тератогенным и канцерогенным эффектами [21]. При этом степень адаптивных реакций отдельных органов у рыб варьирует в соответствии с ежегодно меняющимся уровнем загрязнения волжской воды, что в свою очередь определяет и уровень регенерационных способностей исследованных органов [21]. Периоды частичного восстановления функций органов характеризуются снижением как количественных, так и качественных (виды патологий) показателей в половых клетках, однако полного восстановления до физиологической нормы не происходит. Наличие ооцитов с необратимыми нарушениями в преднерестовый период у 58,5% самок стерляди не только характеризует уровень современного естественного воспроизводства, но и в какой-то степени объясняет причины его снижения и происхождение разнообразных аномалий у предличинок и молоди стерляди из естественных водоемов [21].

### **Развитие стресса у массовых видов волжских рыб**

Аналогичные результаты получены и в ходе наших исследований морфофизиологического состояния массовых аборигенных и чужеродных видов рыб из водоемов Средней и Нижней Волги. Как среди аборигенных карповых и окуневых рыб, так и среди чужеродных бычковых, основу популяций в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах составляют особи с патологиями клеток крови (табл. 1).

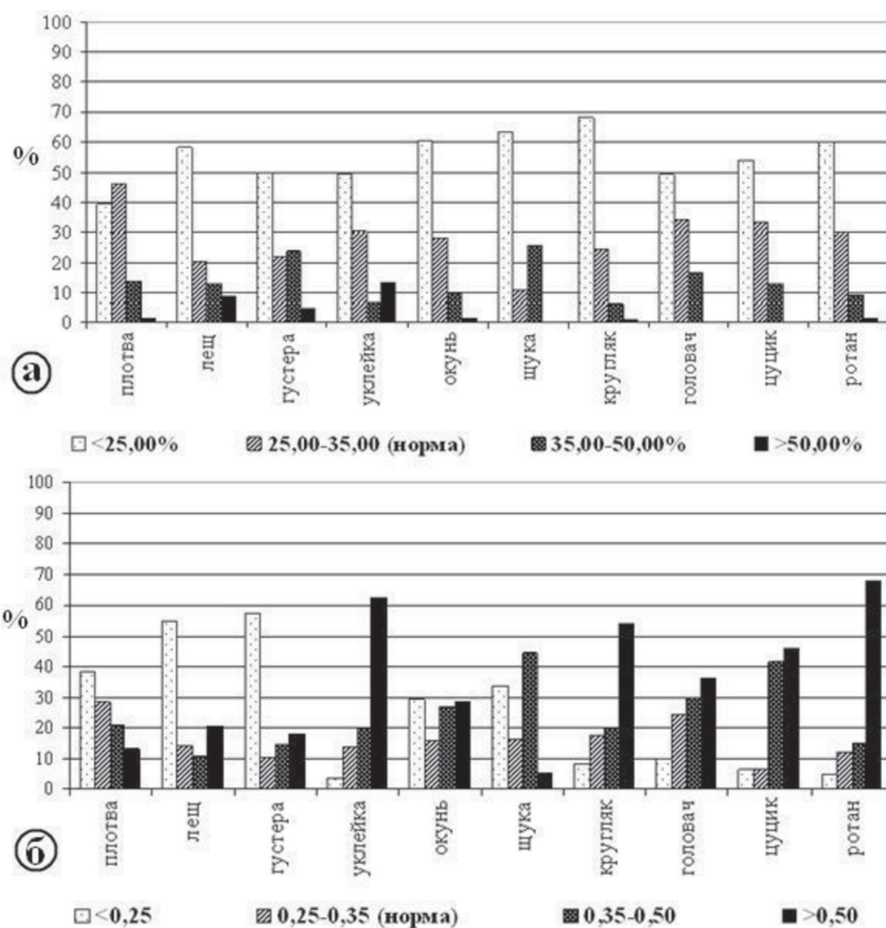
Велика доля особей с нарушениями гематологических параметров (рис. 1) и гистопатологиями жабр (рис. 2а), печени (рис. 2б), гонад и миокарда. Ситуация в этом смысле значительно отличается в водотоках с минимальным уровнем антропогенного воздействия – в реках Нулга и Ува (Удмуртская республика) (рис. 2а, 2б). Встречаемость рыб массовых видов с гистопатологиями жабр и печени в разы меньше, среди многих видов такие патологии не обнаружены за весь период исследования.

При этом в водохранилищах доля рыб с нарушениями, которые можно характеризовать как адаптивные реакции (разрастание покровного эпителия ламелл, гиперплазия кубического эпителия желчных протоков печени, инкапсуляция новообразований), позволяющие организму перейти на новый уровень функ-

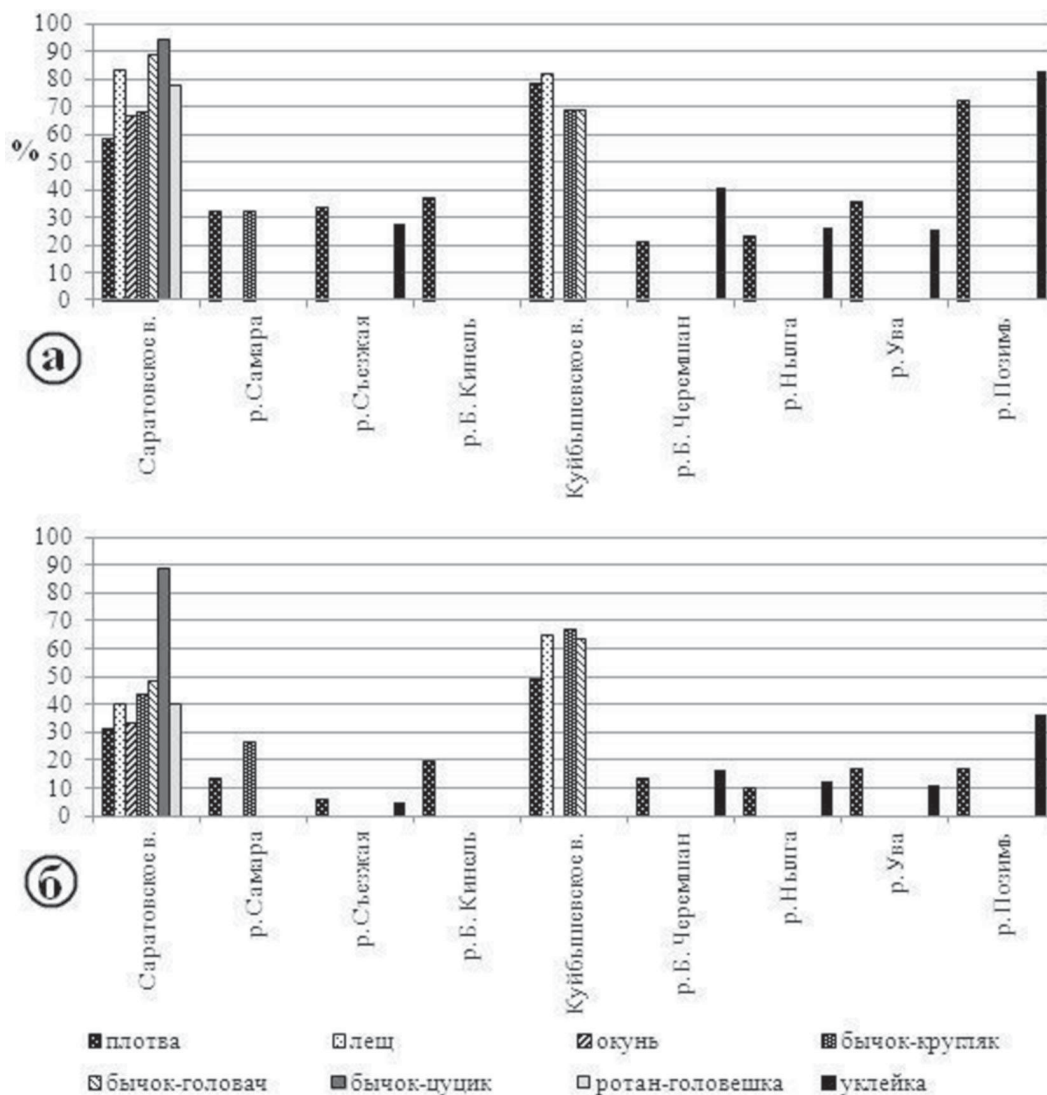
Табл. 1

**Встречаемость половозрелых особей с различными численностями патологий эритроцитов в крови (на примере Саратовского водохранилища) [26]**

Вид рыб	Число особей, экз.	Доля рыб без патологий эритроцитов, %	Доля рыб с патологиями эритроцитов, %	
			Особи с единственным типом патологии в кровяном русле	Особи с двумя и более типами патологий в кровяном русле
Плотва	423	26,95 ± 2,2	33,81 ± 2,3	39,24 ± 2,7
Лещ	294	20,41 ± 2,4	42,86 ± 2,9	36,73 ± 2,8
Густера	224	20,09 ± 2,7	36,61 ± 3,2	43,30 ± 3,3
Уклейка	307	20,19 ± 2,3	40,39 ± 2,8	39,41 ± 2,8
Окунь	278	24,82 ± 2,6	34,17 ± 2,9	41,01 ± 2,9
Щука	74	27,03 ± 5,2	35,14 ± 5,6	37,84 ± 5,7
Ротан-головешка	250	16,40 ± 2,4	37,20 ± 3,6	46,40 ± 3,2
Бычок-кругляк	282	26,59 ± 2,6	24,82 ± 2,6	48,58 ± 2,9
Бычок-головач	114	30,70 ± 4,3	23,68 ± 4,0	45,61 ± 4,7
Бычок-цуцик	63	11,11 ± 3,9	38,09 ± 6,2	50,79 ± 6,4
<b>Общие данные по водохранилищу</b>	<b>2309</b>	<b>22,87 ± 0,8</b>	<b>35,08 ± 0,9</b>	<b>42,05 ± 1,0</b>



**Рис. 1.** Встречаемость особей обследованных видов рыб с различными гематологическими показателями: **а** – содержание лейкоцитов в крови (%); **б** – индекс сдвига лейкоцитов. (На примере Саратовского водохранилища [26, с изменениями])



**Рис. 2.** Встречаемость особей с гистопатологиями жабр (а) печени (б) (%) среди обследованных видов рыб из водоемов и водотоков Средней и Нижней Волги [26, с изменениями]

ционирования и выжить в изменяющихся условиях среды обитания, относительно мала. В то же время наиболее частой встречаемостью отличались гематологические и гистопатологии, относящиеся к разряду необратимых, когда восстановление структуры и функции органа или ткани невозможно – липоидные дистрофии тканей органов, инфильтрации, некротические изменения, стерилизация гонад, различные новообразования (неоплазии), цитолитический эритроцитоз и т. д. Количество же рыб разных видов, не имеющих каких-либо морфофункциональных нарушений, в условиях Саратовского и Куйбышевского водохранилищ настолько мало, что не позволяет поддерживать достаточный уровень пополнения популяций качественным потомством. Об этом свидетельствует и высокий процент личинок и мальков рыб с морфологическими аномалиями, большинство из которых приводят к гибели

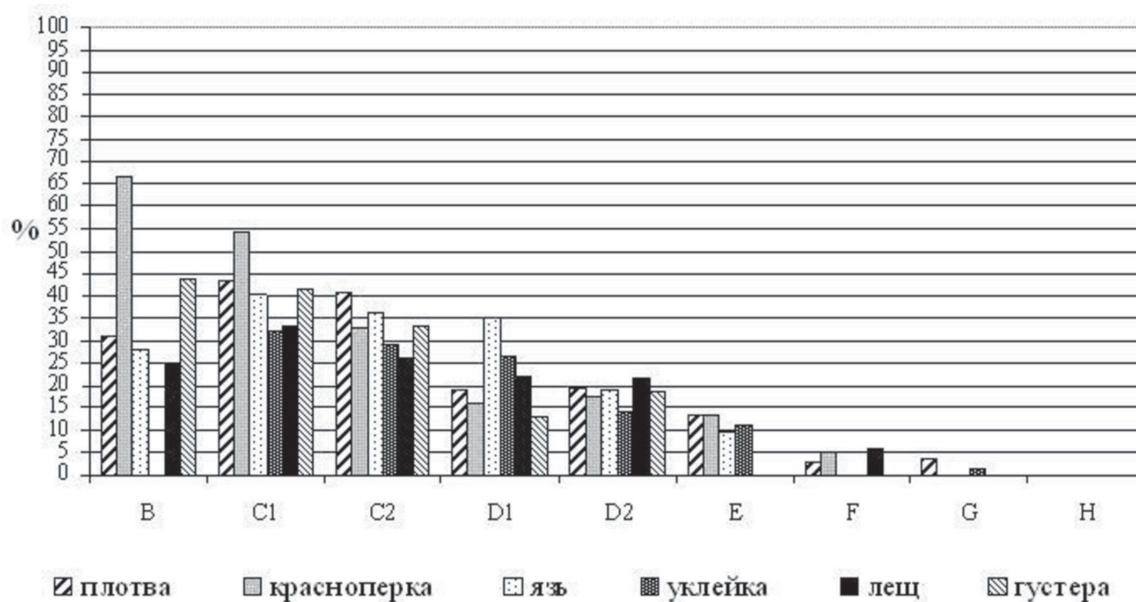
особей на ранних стадиях развития, в обследованных волжских водохранилищах (табл. 2, рис. 3).

В более благополучных в экологическом плане водоемах, какими являются некоторые притоки Куйбышевского и Саратовского водохранилищ, ситуация отличается кардинально – основу популяций исследованных видов рыб составляли особи, здоровые по морфологическим, гематологическим и гистологическим показателям. Морфофизиологические нарушения, встречающиеся у части рыб из данных водоемов, носили в основном адаптационный характер, а встречаемость рыб с необратимыми патологическими изменениями была минимальной.

В волжских водохранилищах морфофизиологические изменения ихтиофауны, по-видимому, уже вышли за границы интенсификации энергетического обмена (снижения предельных размеров и более раннего

**Встречаемость молоди рыб с нарушениями морфологии в исследованных водоемах и водотоках  
[27, с изменениями]**

Водоем	Период исследования (годы)	Встречаемость аномальных особей, %
<i>Куйбышевское водохранилище</i>	1983–1986	17,7 ± 0,82
	1996–1998	31,5 ± 1,23
<i>Притоки Куйбышевского водохранилища</i>		
р. Ува	2011	3,0 ± 1,22
р. Нылга	2011	4,2 ± 1,57
р. Позимь	2011	22,5 ± 0,95
р. Большой Черемшан	2012	8,7 ± 0,93
<i>Саратовское водохранилище</i>	1995–2020	34,3 ± 0,31
<i>Притоки Саратовского водохранилища</i>		
р. Самара	2012, 2013	7,5 ± 0,66
р. Съезжая	2013	6,6 ± 0,56
р. Большой Кинель	2012	1,8 ± 0,63
р. Кутулук	2013	20,0 ± 3,52
р. Кондурча	2013	3,8 ± 1,31
р. Сок	1996, 1997, 2007, 2009, 2010	26,3 ± 1,17
р. Чапаевка	1995, 2009, 2013, 2014	18,5 ± 1,65
<i>Волгоградское водохранилище</i>	2011	16,1 ± 1,07
<i>Волго-Ахтубинская пойма</i>	1996, 1997, 1998	38,7 ± 0,39
<b>Общее число обследованных особей, экз.</b>	1983–2020	59184



**Рис. 3.** Встречаемость аномальных особей среди шести видов рыб (на примере Саратовского водохранилища) на разных стадиях личиночного и малькового развития (%). На мальковой стадии Н аномальные особи отсутствуют по причине элиминации их на предыдущих стадиях развития [26, с изменениями]

созревания особей), так как основу популяций массовых видов рыб составляют особи с широким спектром морфофизиологических отклонений, которые уже нельзя назвать адаптационными клеточными и тканевыми реакциями. Такие нарушения, являющиеся зачастую необратимыми морфологическими аномалиями и морфофункциональными патологиями, обнаружены у рыб не только разных систематических, но и разных возрастных групп, что указывает на их неспецифический характер.

Динамику возникновения у волжских рыб адаптационных реакций и преобразования возникающих изменений в необратимые физиолого-патологические процессы можно наглядно представить в виде схемы (рис. 4), которая будет являться корректной как для водоемов с различным гидрологическим режимом и уровнем воздействия неблагоприятных факторов, так и для рыб разных систематических, экологических и возрастных групп.

В природных водоемах, не подверженных воздействию техногенных загрязнений и комплекса других неблагоприятных абиотических и биотических факторов, в популяциях рыб разных видов не наблюдается особей с какими-либо морфофизиологическими

нарушениями: все системы органов и ткани организма находятся в состоянии нормы. Морфологические аномалии могут обнаруживаться у молоди рыб, но доля аномальных особей в скоплениях личинок и мальков не должна при этом превышать 5,0%, что является следствием естественного мутагенеза и нормой для благополучных природных популяций [19].

В исследованных волжских водоемах нами практически не обнаружены популяции рыб с нормальным состоянием организма у доминирующего количества особей, так как не сохранились водоемы, не подверженные какому-либо антропогенному воздействию. Реками, наиболее близкими по своим гидрологическим показателям и уровню загрязнения к благополучным природным водоемам, согласно полученным нами результатам, оказались лишь Ува и Нылга – притоки Куйбышевского водохранилища 5-го порядка. Уровень антропогенного воздействия на данные водоемы минимален в силу их удаления от крупных населенных пунктов и промышленных объектов, однако и в этих малых реках условия обитания рыб не вполне соответствуют норме.

Согласно предложенной схеме, нормальное состояние водной среды может быть нарушено либо крат-



Рис. 4. Динамика развития стресса рыб в условиях негативных воздействий разной выраженности [27]



ковременным сублетальным воздействием загрязнителя (или комплекса загрязнителей), либо резким стрессовым воздействием токсикантов, в результате которого наступает быстрая интоксикация и последующая элиминация организма – стадия деструкции. В первом случае возникает лишь некоторое, иногда незначительное, ухудшение условий среды обитания.

Подобное ухудшение качества водной среды может иметь очаговый кратковременный характер и вызывать реакцию тревоги у взрослого организма, после чего происходит нормализация условий обитания и возврат состояния организма к норме. Однако даже при кратковременном сублетальном воздействии негативных факторов возникают многочисленные морфологические аномалии у молоди рыб, которые приводят, как правило, к ее элиминации в 99,9% случаев (рис. 3, 4). То есть негативное воздействие любого характера, оказываемое на личиночные и мальковые стадии развития рыб, в силу их повышенной чувствительности является в конечном итоге летальным и приводит к стадии деструкции, в отличие от половозрелых рыб.

Сублетальное воздействие негативных факторов среды может сохраняться длительное время, в результате чего организм половозрелой особи переходит от реакции тревоги к стадии возникновения обратимых адаптивных реакций – стадия резистентности организма.

Реакция тревоги, вызванная началом сублетального воздействия каких-либо неблагоприятных факторов среды, характеризуется усилением защитных реакций организма и временным характером происходящих физиологических адаптаций. При этом, как правило, у взрослых рыб не происходит заметных изменений морфогистологического состояния органов и тканей, а адаптационные процессы начинаются по большей части с биохимических реакций. Биохимическая адаптация рыб на начальных этапах загрязнения водной среды подтверждена исследованиями отечественных и зарубежных ученых. Так, экспериментально установлено, что при начале токсического стресса у рыб (в частности у лаврака – *Dicentrarchus labrax*) в плазме крови увеличивается содержание кортизола, который оказывает подавляющее действие на иммунную систему, и глюкозы, а также происходит параллельное снижение фагоцитарной активности в почках и цитотоксической активности эозинофильных гранулоцитов из перитонеальной полости [46]. Такая динамика кортизола, глюкозы и половых стероидов отмечена и у производителей волжских осетровых в условиях стрессовых воздействий. Осетровые, как и костистые рыбы, демонстрируют классическую схему реакции на острый стресс, характерную для всех позвоночных животных: повышение уровня кортизола и глюкозы в крови и подавление функций иммунитета и функции половых желез (подавление половых стероидов) [3].

В процессах изменения сопротивляемости организма при кумулятивном токсикозе происходят также изменения активности ферментов, которые следует рассматривать в качестве первичной реакции биологически активных веществ, направленной на детоксикацию чужеродных соединений [14]. Отмечались также общеизвестные для окуня и линя особенности динамики белкового компонента сыворотки крови и процессов лейкопоза в условиях естественного процесса эвтрофикации водоема и его химического загрязнения [24, 25], что указывает на неспецифический характер подобных реакций.

Для реакции тревоги организма на фоне сублетального воздействия токсикантов характерны также аналогичные для разных видов рыб гематологические адаптивные изменения: смещение лейкоцитарной формулы в сторону увеличения гранулоцитов, что свидетельствует о воспалительных процессах, и снижение числа лимфоцитов на фоне повышения базофилов, что указывает на повышение фагоцитарной активности и включение компенсаторных механизмов [22, 28]. Показано, что токсическая среда вызывает иммунный дефицит, и как следствие этого возникают воспалительные процессы [28], однако повышение молодых форм нейтрофилов и эозинофилов в организме, образующих циркулирующие иммунные комплексы антиген-антитело, обеспечивают при определенном уровне загрязнения детоксикационные процессы в организме рыб [22], что является адаптационной реакцией. Такие изменения в лейкоцитарной формуле при токсических стрессах, в частности – уменьшение относительного количества лимфоцитов на фоне увеличения доли нейтрофилов, определены как изменения неспецифического характера [2].

В случае сохранения и пролонгации сублетального воздействия загрязняющих веществ или других неблагоприятных факторов среды на организм рыб характерные для реакций тревоги организма физиологические изменения приводят уже к адаптационным гистологическим преобразованиям некоторых тканей и органов, что направлено на повышение резистентности организма. На данной стадии морфофизиологических преобразований обратимые адаптивные реакции все еще преобладают над нарушениями, способными перейти в фазу необратимых патологических процессов. Однако не все органы и ткани подвержены адаптивным преобразованиям в одинаковой степени. Наиболее серьезные изменения в условиях техногенного воздействия претерпевают жаберы, непосредственно контактирующие с токсикантом. На стадии резистентности организма (рис. 4) прежде всего происходит увеличение высоты жаберного эпителия, являющегося определяющим фактором гипертрофии филаментов [36]. Изначально гипертрофия имеет приспособительное значение, направлен-

ное на компенсацию функций поврежденного органа или системы, однако количество клеточных слоев, формирующих эпителий ламелл и филамента, строго регламентировано и зависит от экологии рыб [36].

Не менее реактивно в условиях сублетальных загрязнений реагируют изменением своей структуры почки, основной функцией которых является выведение продуктов метаболизма и вредных веществ из организма, а также печень – основной орган детоксикации. В то же время сердечная мышца и репродуктивные органы являются наиболее инертными по отношению к действию различного рода токсикантов структурами [36], следовательно, на стадии резистентности организма вероятность обнаружения адаптивных гистологических преобразований в данных органах минимальна. Параллельно с процессами гипертрофии покровной ткани жабр происходят процессы компенсаторно-адаптивного преобразования и других внутренних органов и тканей: гипертрофия кубического эпителия желчных протоков печени, утолщение стенок капилляров и более крупных кровеносных сосудов и т. д. Продолжается также повышение содержания гранулоцитов (нейтрофилов и эозинофилов) в белой крови и активизация их фагоцитарных функций.

На каспийских осетровых было показано, что адаптивная модификация в организме под влиянием токсических веществ может проявляться в двух формах. Первая характеризуется отсутствием патологических нарушений в печени рыб, и она сохраняется под контролем естественного отбора, а вторая проявляется деструктивными нарушениями в печени – «болезнями адаптации», которые по ряду признаков могут быть обратимыми [15]. При этом патоморфологические изменения отмечены не только в печени, но и в скелетных мышцах и гонадах осетровых рыб. Установлено, что все структурно-функциональные нарушения в организме рыб являлись следствием кумулятивного токсикоза – это снижение уровня аэробного и анаэробного видов обмена, накопление липидов и фосфолипидов в тканях [11]. Отмечена также тенденция к увеличению встречаемости рыб с небольшими изменениями в органах или без каких-либо изменений и снижение числа особей с умеренными нарушениями, что свидетельствует о перестройке в популяции осетровых за счет адаптивной модификации как ответной реакции организма на современные условия внешней среды [11].

Таким образом, большинство гистологических преобразований, обнаруживаемых у рыб на стадии формирования резистентности организма, такие как гипертрофия, гиперплазия, реорганизация, инкапсуляция, являются структурно-функциональными основами компенсаторно-приспособительных реакций, позволяющих организму перейти на новый уровень

функционирования и выжить в изменяющихся условиях среды обитания [36]. Однако в данных условиях организм вынужден компенсировать энергетические затраты, направленные на адаптивные преобразования. Как правило, в популяциях рыб это происходит за счет сокращения энергетических затрат на соматический рост, что приводит к сокращению размерно-возрастных параметров всей популяции, раннему половому созреванию особей, ухудшению качественно-количественных параметров половых продуктов, сокращению сроков нереста и плодовитости. То есть при длительном сублетальном воздействии неблагоприятных факторов на рыб происходит общее ухудшение состояния всей популяции, несмотря на все адаптационные изменения, направленные на ее выживание.

Тем не менее, все морфофизиологические адаптационные изменения, характерные для стадии резистентности в условиях сублетального воздействия неблагоприятных факторов, являются обратимыми, и при стабильной и длительной нормализации условий среды обитания организм возвращается к состоянию нормы. Однако при усилении негативного воздействия стрессоров на организм либо при их достаточно продолжительном сублетальном воздействии наступает стадия истощения, когда различные морфофизиологические преобразования становятся необратимыми. При этом происходит преобладание патологических симптомов над адаптивными реакциями.

В качестве основных типов гистологических преобразований отмечались такие патологии, как очаги зернисто-жировой и гидропической дистрофии печени, атрофия эпителия и увеличение просвета почечных канальцев, грануломатозные разрастания в селезенке рыб, которые могут либо быть отнесены к ситуативным изменениям адаптационного характера в случае умеренного воздействия неблагоприятных абиотических факторов среды, либо стать необратимыми при усилении хронического негативного воздействия [4].

На стадии истощения организма любые морфофизиологические изменения, произошедшие на стадии резистентности и имеющие адаптационный характер, усиливаются и приобретают ярко выраженную форму и необратимый характер, так как баланс между процессами регенерации и дегенерации тканей и органов сдвигается в сторону дегенерации. При этом дегенеративные и некротические нарушения затрагивают даже самые защищенные системы организма – половую, сердечно-сосудистую и мышечную. На примере мышечной ткани осетровых рыб было показано, что при нарушении процессов регенерации (обусловленном токсикологическими факторами) дегенеративные процессы в мышечной ткани необратимо нарастают, что снижает плавательную способ-

ность рыб и может приводить к их гибели [9]. Красные мышечные волокна разрушаются мононуклеарными клетками (лимфоцитами и макрофагами), которые активно мигрируют из мелких кровеносных и лимфатических сосудов, проникают между миоцитами, прикрепляются в сарколеме и лизируют сначала клеточную оболочку, а потом и все волокно [10]. Таким образом, развитие дегенеративных процессов в красных мышцах осуществляется по типу аутоиммунных реакций и вызвано резкими изменениями гематологических показателей у рыб, обитающих в водоемах с большим содержанием токсикантов [9]. По этому принципу развиваются необратимые некротические процессы и в других органах и тканях при длительном сублетальном или летальном воздействии загрязнителей на организм рыб.

Согласно результатам наших собственных исследований, популяции рыб из таких водоемов, как Куйбышевское и Саратовское водохранилища, являющихся главными резервуарами водосбора Средней и Нижней Волги, находятся на условной стадии истощения организма (рис. 4). Об этом свидетельствуют многочисленные и разнообразные гемато- и гистопатологии внутренних органов и тканей у половозрелых особей разных видов и экологических групп, а также широко распространенные у молоди рыб из данных водоемов морфологические аномалии, приводящие к массовой элиминации личинок и мальков рыб, особенно на ранних стадиях развития. В аналогичной экологической ситуации, соответствующей стадии истощения организма, оказались и популяции плотвы и уклейки из р. Позимь – притока Куйбышевского водохранилища третьего порядка, так как этот водоем находится под воздействием постоянных загрязнений бытовыми и промышленными стогами г. Ижевска. Как в обследованных водохранилищах, так и в р. Позимь доля здоровых рыб в популяциях минимальна, а основу ихтиоценоза составили особи с максимальным количеством типов патологий клеток крови и гистопатологий жабр, печени, гонад и миокарда. При этом среди обнаруженных морфофизиологических нарушений преобладали патологии, имеющие необратимый летальный характер, – липоидные дегенерации печени, гонад и миокарда, дисплазии (некрозы) тканей всех обследованных органов, инфильтрации клеток крови в ткани, развитие новообразований в обследованных органах и тканях, соединительнотканная и липоидная стерилизация гонад, преобладание в кровяном русле эритроцитов с различными типами патологий и т. д.

Однако встречаемость как аномальной молоди рыб, так и половозрелых особей с обнаруженными гемато- и гистопатологиями в Куйбышевском, Саратовском водохранилищах и их притоках имеет неоднородный характер и зависит прежде всего от уровня загрязнения отдельных участков водоемов, что позволяет

успешно использовать состояние морфофизиологических показателей отдельных особей и популяций рыб в качестве надежного биоиндикационного критерия экологического состояния водных объектов.

### **Применение морфофизиологических показателей стресса у рыб в биоиндикационных исследованиях**

Состояние здоровья гидробионтов вообще, и рыб в частности, может служить обобщенным и надежным показателем степени экологического состояния водных экосистем [12]. Существует также множество методик, применяемых в биоиндикации для оценки общего экологического состояния водоема, основанных на анализе изменений морфофизиологических показателей гидробионтов в результате воздействия комплекса внешних стрессирующих факторов. Однако не существует единого универсального критерия для оценки всех антропогенных воздействий. Например, при оценках эвтрофирования водоемов наиболее ясную картину формируют изменения фитопланктонного сообщества, закисления вод – изменения зообентосного, токсичного загрязнения – нарушения в организме рыб [32].

В свою очередь, последствия воздействия стресса на организм рыб можно оценивать на разных уровнях организации – клеточном, тканевом, органном и организменном. В силу этого морфофизиологическое здоровье рыб и последствия воздействия стресса на организм являются адекватными и приемлемыми критериями как состояния отдельных особей и популяций в целом, так и экологического состояния исследуемого водоема. Соответственно, в настоящее время для биологической оценки используется широкий арсенал различных методических подходов: иммунологический, генетический, биохимический, физиологический, морфологический, морфогенетический, патологоанатомический, гистологический и др.

Однако многие методы, в особенности биохимические или физиологические, сложны и поэтому не могут быть массовыми при исследованиях на природных водоемах [32]. Предложенный Т.И. Моисенко с соавторами методический двухуровневый подход позволяет сочетать в оптимальном соотношении возможность получения массового материала и установления точного диагноза. Выделен первый *макроуровень* обследования индивидуумов, по которому заболевания выявляются на основе массового визуального обследования организмов, и предварительный диагноз устанавливается по клиническим и патологоанатомическим симптомам отравлений [32]. Второй, *микроуровень*, диагностики включает в себя гематологические, гистологические, биохимические, инструментальные физиологические и другие методы оценки воздействий стресса. Последние не могут быть массовыми в силу трудоемкости, но использу-

ются для уточнения диагноза и оценки последствий патологических изменений в организме рыб [32].

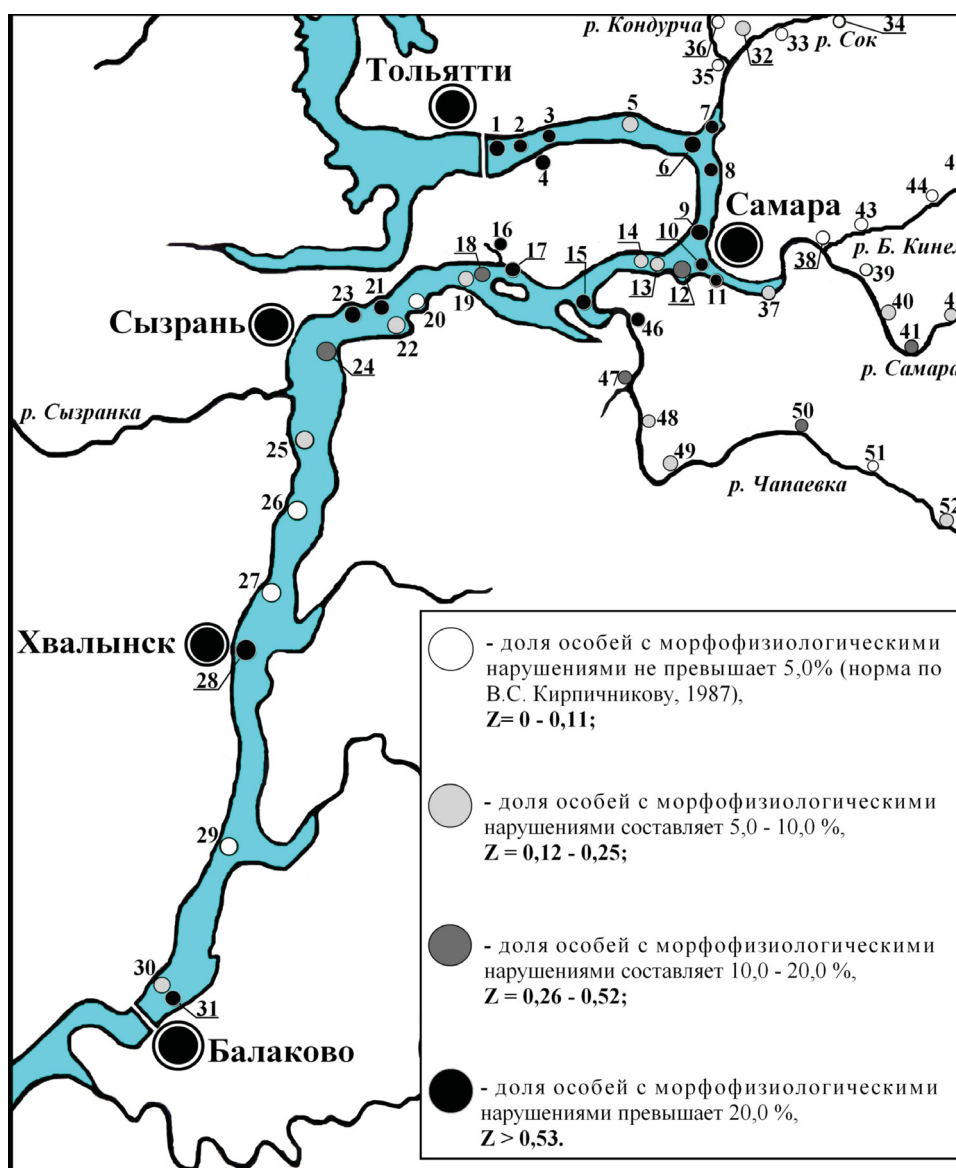
В использовании по отдельности того или иного метода для оценки воздействия стрессирующих факторов на рыб есть как свои особенности, так и определенные недостатки, поэтому и в наших исследованиях методы патолого-морфологического, патологоанатомического, гематологического и гистологического изучения рыб применялись в комплексе, что способствовало формированию наиболее полного представления о проявлении морфофизиологических последствий стресса в популяциях волжских рыб.

Для определения степени поражения организмов рыб в результате воздействия стрессирующих факторов, являющейся важным аспектом диагностики здо-

ровья особей в зоне загрязнения, нами применялся *обобщенный индекс заболеваний рыб – Z* [32], разработанный на основе обобщения различных балльных систем, предложенных ранее [1, 33, 29] для оценки состояния организма рыб на основе клинического и патологоанатомического обследования. При макродиагностике состояния рыб предлагается выделять 3 стадии заболевания [32], где (0 – здоровые особи):

1 – отклонения от нормы незначительные и не представляют угрозы для жизни организма, соответствующие реакции тревоги и стадии резистентности организма (эустресс);

2 – отклонения средней тяжести, характеризующие критическое состояние организма, соответствующие стадии истощения организма (дистресс);



**Рис. 5.** Встречаемость особей с морфофизиологическими нарушениями (среди молоди и взрослых рыб) в участках Саратовского водохранилища и его притоках с разным уровнем антропогенной нагрузки [27, с изменениями]

3 – ярко выраженные симптомы интоксикации, свидетельствующие о неизбежной гибели организма, соответствующие стадии деструкции.

Общий индекс заболеваний рыб в конкретной зоне загрязнения определяется выражением:

$$Z = \frac{\Sigma(N_1 + 2N_2 + 3N_3)}{N_{tot}},$$

где:  $N_1, N_2, N_3$  – соответственно число особей на 1-й, 2-й и 3-й стадиях заболеваний,  $N_{tot}$  – общее число исследованных рыб в локальной зоне загрязнения, включая здоровых особей, а усиливающие коэффициенты (1, 2 и 3) отражают степень тяжести интоксикации и, соответственно, морфофизиологических проявлений стрессовых реакций. Если в водоеме все рыбы не имеют признаков токсикозов, то  $Z = 0$ , чего в наших исследованиях не наблюдалось. Значение будет повышаться как при увеличении числа больных, так и при повышении тяжести заболевания [32].

В итоге, на основе величины  $Z$  установлено, что наибольших значений данный показатель достигает в наиболее загрязненных акваториях: вблизи крупных городов и населенных пунктов, объектов промышленной и транспортной инфраструктуры, где наиболее высок уровень техногенных загрязнений. Данная тенденция продемонстрирована на примере акватории Саратовского водохранилища (рис. 5). В других исследованных водоемах и водотоках: Куйбышевское водохранилище и его притоки, Волгоградское водохранилище, водоемы Волго-Ахтубинской поймы – величина индекса  $Z$  также соответствует уровню загрязнения отдельных акваторий и степени выраженности морфофизиологических показателей стрессовых реакций у рыб разных возрастных групп.

Незначительные отклонения от нормы, не представляющие существенной угрозы для жизни организма у взрослых рыб, и низкое (в пределах условной нормы, либо незначительно превышающее ее) содержание аномальной молодежи в пробах, фиксировалось нами в притоках Куйбышевского водохранилища реках Нылга и Ува, являющихся незагрязненным контролем. Подобная ситуация была характерна и для других притоков: реки Большой Кинель и Большой Черемшан (Саратовское и Куйбышевское водохранилища), а также для участков водохранилищ, удаленных от источников постоянного техногенного загрязнения: станции № 20, 26, 27, 29 (рис. 5). В этих районах  $Z$  не превышал 0,11, что соответствует низкой встречаемости особей с морфофизиологическими нарушениями среди молодежи и половозрелых рыб, а характер обнаруживаемых отклонений в изучаемых гемато- и гистологических параметрах был слабовыраженным и соответствовал стадии резистентности.

В то же время в районах таких крупных промышленных и транспортных центров, как Казань, Улья-

новск (Куйбышевское вод.), Тольятти, Самара, Сызрань, Хвалынский, Балаково (Саратовское вод.) (рис. 5), Ижевск, в устьевых участках рек Сок, Самара, Чапаевка, характеризующихся стабильно высоким уровнем загрязнения, значение *общего индекса заболеваний рыб в конкретной зоне загрязнения – Z*, превышало 0,53, что соответствовало высокой встречаемости аномальной молодежи рыб и половозрелых особей с морфофизиологическими нарушениями, соответствующими отклонениям средней тяжести и ярко выраженным симптомам интоксикации (стадия истощения организма – рис. 4).

### Заключение

У рыб разных видов и возрастных групп из исследованных водоемов и водотоков Средней и Нижней Волги стрессовые реакции развиваются аналогичным образом в разных экологических условиях. Определяющим фактором степени их развития и тяжести стрессовых симптомов является лишь интенсивность внешнего негативного воздействия на отдельных особей и популяции в целом. При длительном воздействии сублетальных концентраций токсикантов или при кратковременном влиянии летальных доз загрязнений адаптивные реакции на уровне различных тканей организма перестают выполнять защитную функцию и приводят к дегенеративным изменениям в тканях и органах.

Любые неспецифические изменения, происходящие в организме рыб при кумулятивном токсикозе или других негативных воздействиях на начальных этапах имеют адаптивный характер, но при хроническом воздействии сублетальных стрессовых факторов или при усиленном их влиянии патологические изменения (дистресс) начинают преобладать над защитными реакциями (эустресс).

Для молодежи волжских рыб разных видов летальная величина воздействия неблагоприятных факторов значительно ниже, чем для взрослых особей. Другими словами, величина негативного воздействия, вызывающая у половозрелых рыб морфофизиологические нарушения, соответствующая стадии резистентности и реакции тревоги организма (рис. 4), у молодежи рыб соответствует стадии деструкции и вызывает элиминацию в 99,9% случаев.

В результате происходит стремительное ухудшение количественных и качественных показателей популяций обследованных видов рыб из водоемов и водотоков с высоким уровнем загрязнения и хроническим характером воздействия загрязнителей на ихтиофауну, какими являются Саратовское и Куйбышевское водохранилища, а также р. Позимь (Удмуртская республика).

В других обследованных притоках Куйбышевского и Саратовского водохранилищ доля здоровых особей

превосходит долю рыб с морфофизиологическими нарушениями. При этом большинство обнаруженных типов гистопатологий внутренних органов и тканей характерны для сублетального воздействия неблагоприятных факторов среды и физиологическому стрессу (эустресс) – реакции организма, возникающей на воздействие, которое по своей силе не превышает адаптационные возможности организма.

Таким образом, можно констатировать, что в таких реках, как Самара, Большой Кинель, Съезжая (притоки Саратовского водохранилища), Большой Черемшан, Ува и Нылга (притоки Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ), популяции рыб находятся по большей части в благополучном состоянии. В районах незначительных и непостоянных загрязне-

ний состояние обследованных особей соответствовало стадии резистентности или устойчивости, и лишь в некоторых случаях приближалось к пограничному состоянию стадии истощения.

Применение в разной степени выраженных морфофизиологических показателей стресса у рыб в качестве критериев биоиндикации показало, что встречаемость особей с морфофизиологическими нарушениями в водохранилищах Средней и Нижней Волги и их притоках с разным уровнем антропогенной нагрузки имеет явный очаговый характер и прямо зависит от степени загрязнения того или иного участка водоема. Это подтверждает надежность используемых показателей развития стресса для выявления участков водоемов с различающимся уровнем антропогенной нагрузки.

## Литература

### Список русскоязычной литературы

1. Аршаница НМ. Материалы ихтиотоксикологических исследований в бассейне Ладожского озера. Влияние загрязнений на экосистему Ладожского озера. Л.: ГосНИОРХ; 1988.
2. Балабанова ЛВ, Микряков ВР. Сравнительная характеристика действия нафталина и фенола на показатели белой крови карася *Carassius carassius* (L.). Биология внутренних вод. 2002;(2):100-2.
3. Баюнова ЛВ, Баранникова ИА, Дюбин ВИ, Семенкова ТБ. Гормональные характеристики осетровых в условиях стресса. В кн.: Тезисы докладов Международной конференции «Осетровые на рубеже 21 века». КаспНИИРХ; 2000. С. 122-3.
4. Бугаев ЛА, Рудницкая ОА, Сергеева СГ, Ниточка ОА, Засядько АС. Физиологическое состояние азовского судака. В кн.: Тезисы докладов международного семинара «Современные проблемы физиологии и экологии морских животных (рыбы, птицы, млекопитающие)». Ростов-на-Дону: Эверест; 2002. С. 18-21.
5. Васильев АС, Запруднова РА, Буйневич АВ. Мониторинг состояния популяций леща верхневолжских водохранилищ. В кн.: Материалы Всероссийской научно-практической конференции «Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов». Ярославль: Ярославский гос. ун-т; 2004. С. 192-7.
6. Ведемейер ГА, Мейер ФП, Смит Л. Стресс и болезни рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность; 1981.
7. Гуляева НВ. Ингибирование свободнорадикального окисления липидов в механизмах срочной и долговременной адаптации к стрессу. Биологические науки. 1989;(4):5-14.
8. Головина НА, Стрелков ЮА, Воронин ВН, Головин ПП, Евдокимова ЕБ, Юхименко ЛН. Ихтиопатология. М.: Мир; 2003.
9. Евгеньева ТП. Особенности гистофизиологии мышечной ткани рыб. В кн.: Материалы 2 Международной конференции по физиологии мышц и мышечной деятельности «Физиология мышц и мышечной деятельности». М.: Изд-во МГУ; 2003. С. 10-1.
10. Евгеньева ТП. Гистофизиологические аспекты адаптаций мышечной ткани рыб к антропогенным воздействиям. В кн.: Материалы Международной конференции «Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов». Петрозаводск: Изд-во КарНЦ; 2004. С. 44.
11. Журавлева ГФ. Морфофункциональные основы адаптивной модификации осетровых при эндоэкологическом токсикозе. Успехи современного естествознания. 2003;(3):68.
12. Захаров ВМ, Кларк ДМ. Биотест: Интегральная оценка здоровья водных экосистем и отдельных видов. М.: Московское отделение Международного фонда «Биотест»; 1993.
13. Зеличенко ЛИ, Порядин ГВ. Стресс и патология. Методическое пособие для самостоятельной работы студентов лечебного и педиатрического факультетов. М.: Российский государственный медицинский университет; 2009.

14. Земков ГВ, Журавлева ГФ. Кинетика патологических изменений при кумулятивном токсикозе в организме как критерий сопротивляемости популяции рыб. Успехи современного естествознания. 2004а;(1):41-7.
15. Земков ГВ, Журавлева ГФ. Теоретические аспекты эпигенного наследования в процессе регенерации в печени каспийских осетровых. Фундаментальные исследования. 2004;(3):32-4.
16. Каниева НА. Метаболические изменения в организме карпов под влиянием нефти. В кн.: Материалы 2 Международной научно-практической конференции «Человек и животные». Астрахань: Астраханский гос. технич. ун-т; 2004. С. 77-9.
17. Каниева НА. Перикисное окисление липидов и гистологическая организация печени карпа под влиянием нефти. В кн.: Материалы 2 Международной научно-практической конференции «Человек и животные». Астрахань: Астраханский гос. технич. ун-т; 2004. С. 74-6.
18. Каниева НА. Биохимические показатели адаптивных реакций в организме карпа под влиянием нефти. В кн.: Материалы 2 Международной заочной научной конференции «Проблема сохранения и рационального использования биоразнообразия Прикаспия и сопредельных регионов». Элиста: КГУ; 2004. С. 138-40.
19. Кирпичников ВС. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука; 1987.
20. Курбанова ИК, Исуев АР, Габибов ММ. Влияние нефтяного загрязнения водной среды на некоторые показатели белкового обмена мальков кутума *Rutilus frisii kutum* (Cyprinidae). Вопросы ихтиологии. 2004;44(5):700-8.
21. Лепилина ИН, Романов АА. Гистоморфологические нарушения у волжской стерляди в современных экологических условиях. Экология. 2005;(2):157-60.
22. Ложичевская ТВ, Ружинская ЛП, Дорошева НГ, Рудницкая ОА. Физиологическое состояние пиленгаса в Азовском море. В кн. Тезисы докладов международного семинара «Современные проблемы физиологии и экологии морских животных (рыбы, птицы, млекопитающие)». Ростов-на-Дону: Эверест; 2002. С. 110-1.
23. Лукин АА, Лукина ЮН. Проблемы здоровья рыб во внутренних водоемах России. Труды ВНИРО. 2015;157:32-44.
24. Лугаськова НВ, Насыйров РА. Адаптивные особенности системы крови окуня и линя в условиях загрязнения и эвтрофикации водоемов. Сибирский экологический журнал. 2001;8(6):735-9.
25. Мартемьянов ВИ. Стресс у рыб: защитные и повреждающие процессы. Биология внутренних вод. 2002;(4):3-13.
26. Минеев АК. Современное морфофизиологическое состояние массовых видов рыб в экологических условиях водоемов и водотоков бассейна Средней и Нижней Волги. Автореф... дисс. Тольятти: ООО «Полиар»; 2017.
27. Минеев АК. Морфологические нарушения у рыб Средней и Нижней Волги. Тольятти: Анна; 2020.
28. Михайлова ЛП. Основные результаты исследования состояния клеток крови *Salmo trutta* L.P. на фоне токсических воздействий. Южно-Российский вестник геологии, географии и глобальной энергии. 2004;(1):90-2.
29. Моисеенко ТИ. Теоретические основы нормирования антропогенных нагрузок на водоемы Субарктики. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН; 1997.
30. Моисеенко ТИ. Стратегия адаптивных ответов организмов и популяций рыб на антропогенный стресс. В кн.: Материалы Международной конференции и выездной научной секции Отделения общей биологии РАН «Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии». Петрозаводск: Апатиты; 1999. С. 143.
31. Моисеенко ТИ. Методология оценки качества вод с позиций экологической парадигмы. Известия Российской академии наук. Серия географическая. 2009;(1):23-35.
32. Моисеенко ТИ, Гашев СН, Селюков АГ, Жигилева ОН, Алёшина ОА. Биологические методы оценки качества вод: Часть 1. Биоиндикация. Вестник Тюменского государственного университета. Экология и природопользование. 2010;(7):20-40.
33. Решетников ЮС. Метод экспертной оценки состояния особи и популяции сиговых рыб. В кн.: Биология и биотехника разведения сиговых рыб. СПб.: ГосНИОРХ; 1994. С. 115-8.
34. Селье Г. Стресс без дистресса. М.: Прогресс; 1979.
35. Терентьев ПМ, Кашулин НА. Адаптация рыб водоемов Кольского полуострова в условиях длительного аэротехногенного воздействия. В кн.: Материалы Международной конференции «Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов». Петрозаводск: КНЦ; 2004. С. 134-5.
36. Шарова ЮН, Лукин АА. Патологии рыб, развивающиеся в условиях техногенного воздействия, и стереотипность ответных реакций. В кн.: Материалы Международной конференции «Экологические проблемы северных регионов и пути их решения», Ч. 1». Апатиты: КНЦ РАН; 2004. С. 87-9.

**Общий список литературы/Reference List**

1. Arshanitsa NM. Materialy Ikhtiotoksikologicheskikh Issledovaniy v Basseyne Ladozhskogo Ozera. Vliyaniye Zagriazneniy na Ekosistemy Ladozhskogo Ozera. [Materials of Ichthyotoxicological Studies in the Lake Ladoga Basin. The Impact of Pollution on the Ecosystem of Lake Ladoga]. Leningrad: GosNIORKh; 1988. (In Russ.)
2. Balabanova LV, Mikryakov VR. [Comparative characteristics of the effects of naphthalene and phenol on the indices of white blood of crucian *Carassius carassius* (L.)]. *Biologiya Vnutrennikh Vod*. 2002;(2):100-2. (In Russ.)
3. Bayunova LV, Barannikova IA, Dyubin VI, Semenkova TB. [Hormonal characteristics of sturgeon under stress]. In: *Tezisy Dokladov Mezhdunarodnoy Konferentsiyi «Osetrovye na Rubezhe 21 veka»*. Astrakhan: KaspNIIRKh; 2000. P. 122-3. (In Russ.)
4. Bugayev LA, Rudnitskaya OA, Sergeyeva SG, Nitochka OA, Zasiadko AS. [Physiological state of the Azov walleye]. In: *Tezisy Dokladov Mezhdunarodnogo Seminara «Sovremennye Problemy Fiziologii i Ekologii Morskikh Zhivotnykh (Ryby, Ptitsy, Mlekopitayushchiye)»*. Rostov-on-Don: Everest; 2002. P. 18-21. (In Russ.)
5. Vasilyev AS, Zaprudnova RA, Buynevich AB. [Monitoring of bream populations in Upper Volga Reservoirs]. In: *Materialy Vserossiyskoy Nauchno-Prakticheskoy Konferentsiyi «Ekologicheskiye Problemy Unikalnykh Prirodnikh i Antropogennykh Landshavtov»*. Yaroslavl: Yaroslavskiy Gosudarstvennyy Universitet; 2004. P. 192-7. (In Russ.)
6. Vedemeyer GA, Meyer FP, Smit L. *Stress i Bolezni Ryb*. Moscow: Liogkaya i Pischevaya Promychlenost; 1981. (In Russ.)
7. Gulyaeva NV. [Inhibition of free radical lipid oxidation in mechanisms of urgent and long-term adaptation to stress]. *Biologicheskkiye Nauki*. 1989;(4):5-14. (In Russ.)
8. Golovina NA, Strelkov YuA, Voronin VN, Golovin PP, Yevdokimova EB, Yukhhimenko LN. *Ikhtopatologiya*. [Ichthyopathology]. Moscow: Mir; 2003. (In Russ.)
9. Yevgenyeva TP. [Features of histophysiology of fish muscle tissue]. In: *Materialy 2 Mezhdunarodnoy Konferentsii po Fiziologii Myshts i Myshechoy Deyatelnosti «Fiziologiya Myshts i Myshechoy Deyatelnosti»*. Moscow: Izdatelstvo MGU; 2003. P. 10-1. (In Russ.)
10. Yevgenyeva TP. [Histophysiological aspects of adaptations of fish muscle tissue to anthropogenic influences]. *Materialy Mezhdunarodnoy Konferentsii «Sovremennye Problemy Fiziologii i Biokhimii Vodnykh Jrganizmov»*. Petrozavodsk: Izdatelstvo KarNTs 2004. P. 176. (In Russ.)
11. Zhuravliova GF. [Morphofunctional basis of adaptive modification of sturgeon in endoecological toxicosis]. *Uspekhi Sovremennogo Yestestvoznaniya*. 2003;(3):68.
12. Zakharov VM, Klark DM. [Biotest: Integrated assessment of the health of aquatic ecosystems and individual species]. Moscow: Moskovskoye Otdeleniye Mezhdunarodnogo Fonda «Biotest»; 1993. (In Russ.)
13. Zelichenko LI, Poriadin GV. *Stress i Patologiya. Metodicheskoye Posobiye dlia Samostoyatelnoy Raboty Studentov Lechebnogo i Pediatricheskogo*. [Stress and pathology. Methodological Manual for Unsupervised Works of Students of Medical and Pediatric Faculties]. Moscow: Rossiyskiy Gosudarstvennyi Meditsynskiy Universitet; 2009. (In Russ.)
14. Zemkov GV, Zhuravleva GF. [Kinetics of pathological changes in the organism under cumulative toxicosis as a criterion of fish population resistance]. *Uspekhi Sovremennogo Yestestvoznaniya*. 2004;(1):41-7. (In Russ.)
15. Zemkov GV, Zhuravleva GF. [Theoretical aspects of epigenetic inheritance during liver regeneration in Caspian sturgeons]. *Fundamentalnye Issledovaniya*. 2004;(3):32-4. (In Russ.)
16. Kanieva NA. [Metabolic changes in the body of carp under the influence of oil]. *Materialy 2 Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsiyi «Chelovek i zhivotnyye»*; 2004 May 13-14; Astrakhan: Astrakhanskiy Gosudarstvennyy Tekhnicheskii Universitet; 2004a. p. 77-9. (In Russ.)
17. Kaniyeva NA. [Lipid peroxidation and histological organization of carp liver under the influence of oil]. In: *Materialy 2 Mezhdunarodnoy Nauchno-Prakticheskoy Konferentsiyi «Chelovek i Zhivotnyye»*. Astrakhan: Astrakhanskiy Gosudarstvennyy Tekhnicheskii Universitet; 2004. P. 74-6. (In Russ.)
18. Kaniyeva NA. [Biochemical parameters of adaptive reactions in the body of carp under the influence of oil]. In: *Materialy 2 Mezhdunarodnoy Zaachnoy Nauchnoy Konferentsiyi «Problema Sokhraneniya i Ratsyonalnogo Ispolzovaniya Bioraznoobraziya Pricaspiya i Sopredelnykh Regionov»*. Elista: KGU 2004. P. 138-40. (In Russ.)
19. Kirpichnikov VS. *Genetika i Selektsiya Ryb*. [Genetics and Breeding of Fishes]. Leningrad: Nauka; 1987. (In Russ.)
20. Kurbanova IK, Isuyev AR, Gabibov MM. [Effects of oil contamination of water environment on some characteristics of protein metabolism in *Kutum Rutilus frisii kutum* fry (Cyprinidae)]. *Voپrosy Ikhtologii*. 2004;44(5):700-8. (In Russ.)
21. Lepilina IN, Romanov AA. [Histomorphological abnormalities in sterlet from Volga river un-



- der present-day ecological conditions]. *Ekologiya*. 2005;(2):157-60. (In Russ.)
22. Lozhichevskaya TV, Ruzhinskaya LP, Dorosheva NG, Rudnitskaya OA. [Physiological state of so- iuy mullet in Azov Sea]. In: Tezisy Dokladov Mezhdunarodnogo Seminara «Sovremennye Problemy Fiziologii i Ekologii Morskikh Zhivotnykh (Ryby, Ptitsy, Mlekopitayushchie)». Rostov-on-Don: Everest; 2002. P. 110-1. (In Russ.)
  23. Lukin AA, Lukina YuN. [Health status of fish in inland waters of Russia]. *Trudy VNIRO*. 2015;157:32-44. (In Russ.)
  24. Lugaskova NV, Nasyrov RA. [Adaptive features of blood in perch and tench under pollution and eutrophication]. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal*. 2001;8(6):735-9. (In Russ.)
  25. Martemyanov VI. [Stress in fish: Processes of adaptation and damage]. *Biologiya Vnutrennikh Vod*. 2002;(4):3-13. (In Russ.)
  26. Mineyev AK. *Sovremennoye Morfofiziologicheskoye Sostoyaniye Massovykh Vidov Ryb v Ekologicheskikh Usloviyakh Vofoyomov i Vodotokov Sredney i Nizhney Volgi*. [The Current Morphophysiological State of Mass Fish Species in the Ecological Conditions of Reservoirs and Watercourses of the Middle and Lower Volga Basin]. PhD Theses. Tolyatti: OOO «Poliar»; 2017. (In Russ.)
  27. Mineyev AK. [Morphological disorders in fish of the Middle and Lower Volga]. Tolyatti: Anna; 2020. (In Russ.)
  28. Mikhaylova LP. [The main results of the study of the state of blood cells in *Salmo trutta* L.P. under toxicity effects]. *Yuzhno-Rossiyskiy Vestnik Geologii, Geografii i Globalnoy Energii*. 2004;(1):90-2. (In Russ.)
  29. Moiseyenko TI. [Theoretical foundations of the normalization of anthropogenic loads on Subarctic reservoirs]. Apatity: Izdatelstvo KNTs RAN; 1997. (In Russ.)
  30. Moiseyenko TI. [Strategy of adaptive responses of organisms and fish populations to anthropogenic stress]. In: *Materialy Mezhdunarodnoy Konferentsyi i Vyezdnoy Nauchnoy Sektsyi Otdeleniya Obshchey Biologii RAN «Biologicheskiye Osnovy Izucheniya, Osvoyeniya i Okhrany Zhivotnogo i Rastitelnogo Mira, Pochnennogo Pokrova Vostochnoy Fennoskandii»*. Apatity; 1999. P. 282. (In Russ.)
  31. Moiseyenko TI. [Methodology of water quality evaluation from ecological paradigm standpoint]. *Izvestiya Rossiyskoy Akademii Nauk Seriya Geograficheskaya*. 2009;(1):23-35. (In Russ.)
  32. Moiseyenko TI, Gashev SN, Seliykov AG, Zhigileva ON, Alioshin OA. [Biological methods of waters quality estimation: Part 1. Bioindication]. *Vestnik Tyumenskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Ekologiya i Prirodopolzovaniye*. 2010;(7):20-40. (In Russ.)
  33. Reshetnikov YuS. [A method of expert assessment of the conditions of whitefish individuals and populations]. In: *Biology and Biotechnics of Whitefish Breeding*. Saint-Petersburg: GosNIORKh; 1994. P. 115-8. (In Russ.)
  34. Selye G. *Stress bez Distressa*. Moscow: Progress; 1979. (In Russ.)
  35. Terentyev PM, Kachulin NA. [Adaptation of fish reservoirs of the Kola Peninsula in conditions of prolonged aerotechnogenic impact]. In: *Materialy Mezhdunarodnoy Konferentsyi «Sovremennye Problemy Fiziologii i Biokhimii Vodnykh Organizmov»*. Petrozavodsk: KNTs; 2004. P. 134-5. (In Russ.)
  36. Sharova YuN, Lukin AA. [Fish pathologies developing under technogenic impact and stereotypical responses]. In: *Materialy Mezhdunarodnoy Konferentsyi «Ekologicheskiye Problemy Severnykh Regionov i Puti ikh Resheniya»*. Apatity: KNTs RAN; 2004. P. 87-9. (In Russ.)
  37. Albrecht M-L. Die Bedeutung von stress-folgen fur den fisehorganismus. *Z. Binnenfischerei DDR*. 1977;(8):247-50.
  38. Avci A, Kaamaz M, Durak I. Peroxidation in muscle and liver tissues from fish in a contaminated river due to a petroleum refinery industry. *Ecotoxicol Environ Saf*. 2005;460:101-5.
  39. Diniz MS, Pereira R, Freitas AC. Evaluation of the sub-lethal toxicity of bleached kraft pulp mill effluent to *Carassius auratus* and *Dicentrarchus labrax*. *Water Air Soil Pollut*. 2011;217:35-45.
  40. Ellis AE. Stress and the modulation of defense mechanisms in fish. In: Pickering AD, ed. *Stress and Fish*. Academic press; 1981. P. 147-69.
  41. Maseaud MM, Maseaud EM, Donaldson F. Stress resulting from handling in fish primary and secondary effect. *Trans Amer Fish Soc*. 1977;106:201-12.
  42. Peters G. Zur interpretation des Begriffes «Stress» beim Fisch. *Du und Tier*. 1978;(8):19-20.
  43. Selye H. Stress and the general adaptation syndrome. *Brit Med J*. 1950;(1):1383-92.
  44. Simonato JD, Guedes CLB, Martinez CDR. Biochemical, physiological, and histological changes in the neotropical fish *Prochilodus lineatus* exposed to diesel oil. *Ecotoxicol Environ Saf*. 2008;69:112-20.
  45. Strange RA, Schreck CB, Golden JT. Corticoid stress response to handling and temperature in salmonides. *Trans Amer Fish Soc*. 1977;106:213-8.
  46. Wazzana M, Cammarata M, Cooper EL, Parrinello N. Confinement stress in sea bass (*Dicentrarchus labrax*) depresses peritoneal leukocyte cytotoxicity. *Aquaculture*. 2002;210(1-4):231-43.