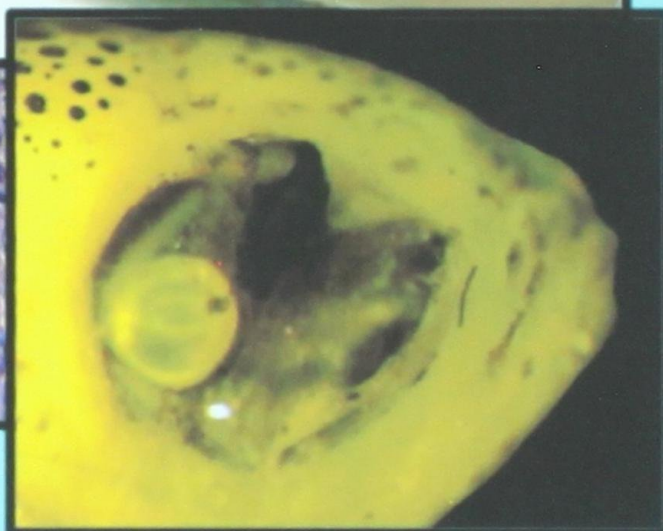
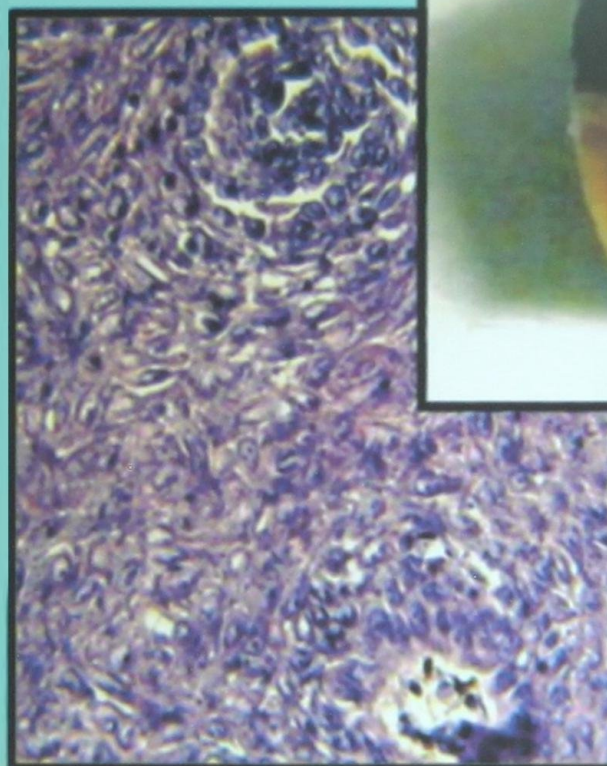


Морфологические нарушения у рыб Средней и Нижней Волги

Минеев А.К.



Тольятти 2020

**Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук –
филиал Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Самарского федерального исследовательского центра
Российской академии наук**

Минеев А.К.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ НАРУШЕНИЯ У РЫБ СРЕДНЕЙ И НИЖНЕЙ ВОЛГИ

**Тольятти
2020**

УДК 597.4/5.591.2

ББК 28.660.22

М 57

Минеев А.К. Морфологические нарушения у рыб Средней и Нижней Волги. – Тольятти: Анна, 2020. – 104 с.

ISBN 978-5-6044520-5-9

Монография представляет собой обзор материалов многолетних исследований морфологического состояния молоди и половозрелых рыб массовых видов из водохранилищ Средней и Нижней Волги и их некоторых притоков. Приведена классификация и иллюстрации всех типов морфологических нарушений, обнаруженных у личинок, мальков и половозрелых особей. Рассмотрены и проанализированы закономерности встречаемости и распространения морфологических нарушений у рыб разных видов, возрастных групп из водных объектов с различающимся гидрологическим режимом и степенью комплексного антропогенного загрязнения.

Предложена оригинальная схема развития морфологических адаптационно-дегенеративных процессов у рыб в условиях комплексного воздействия стрессовых факторов среды. Обоснована возможность эффективного применения морфологических показателей у молоди рыб в системе экологического мониторинга.

Монография предназначена для экологов широкого профиля, ихтиологов, гидробиологов, специалистов в области охраны окружающей среды и рыбного хозяйства, а также преподавателей и студентов вузов.

Рецензенты: **А. Г. Селюков**, доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии и эволюционной экологии животных Института биологии Тюменского государственного университета (г. Тюмень)

Р. С. Галиев, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой биоэкологии ОАНО ВуИТ (г. Тольятти)

А. А. Солдатов, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, руководитель отдела физиологии животных и биохимии ФГБУН ФИЦ Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН (г. Севастополь)

Ответственный редактор
доктор биологических наук, профессор **С. В. САКСОНОВ**
Научный редактор
кандидат биологических наук **А. И. ФАЙЗУЛИН**
Технический редактор
кандидат биологических наук **О. В. МИНЕЕВА**

Печатается по решению Ученого совета Института экологии Волжского бассейна РАН от 20 мая 2019 г. (протокол № 4)

Издание монографии выполнено за счет средств Губернского гранта Самарской области в области науки и техники за первое полугодие 2020 года

© Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал ФГБУН Самарского ФИЦ РАН, 2020
© А. К. Минеев, 2020

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	4
Глава 1. Материал и методы исследований	7
Глава 2. Характеристика районов исследования	15
Глава 3. Морфологические аномалии у молоди рыб из водоемов и водотоков Средней и Нижней Волги	18
Классификация морфологических аномалий молоди рыб	19
Распространение морфологических аномалий у молоди массовых видов рыб (на примере Саратовского водохранилища)	50
Распространение морфологических aberrаций у молоди рыб на разных стадиях эмбрионально-личиночного и малькового развития	53
Основные закономерности встречаемости различных групп морфологических аномалий у молоди рыб	62
Глава 4. Морфологические аномалии у половозрелых рыб Средней и Нижней Волги (на примере Саратовского водохранилища)	71
Глава 5. Применение анализа встречаемости морфологических аномалий у молоди рыб из водоемов и водотоков Средней и Нижней Волги в целях экодиагностики	81
Заключение	94
Литература	96

ВВЕДЕНИЕ

Водные экосистемы всего мира подвержены колоссальному многофакторному антропогенному воздействию (гидростроительство, комплексное загрязнение, нерациональный промысел, браконьерство, инвазии чужеродных видов и др.), неизбежно приводящему к деградации биологических ресурсов. Не обошла эта проблема и Волжский бассейн, водоемы и водотоки которого, расположенные в урбанизированных и промышленно развитых регионах России, подвержены значительной техногенной нагрузке, уровень которой ежегодно возрастает.

Мониторингу за состоянием водных экосистем уделяется много внимания, и поиск методов, позволяющих эффективно оценить уровень загрязнения и выявить его источники, является весьма актуальным. По словам академика А.Ф. Алимова (2000), «...важнейшими задачами гидроэкологии можно считать оценку состояния и прогнозирования возможных изменений водных экосистем под влиянием внешних, особенно антропогенных, факторов, определение оптимальных условий и степени эксплуатации экосистем».

На сегодняшний день совершенно очевидна недостаточность использования одних только гидрохимических методов как инструментов для определения качества вод; комплексная оценка состояния экосистем невозможна без анализа гидробиологических показателей. Многочисленными исследованиями показана роль разнообразных групп живых организмов (от микроорганизмов до млекопитающих) как индикаторов качества водной среды (Баканов, 2000; Зинченко и др., 2000; Селюков, 2012; Любин и др., 2017).

Токсичное действие загрязняющих веществ проявляется на организменном, популяционном, биоценотическом и экосистемном уровнях. На организменном уровне наблюдаются нарушения отдельных физиологических функций, изменение поведения, снижение темпа роста, увеличение смертности вследствие прямого отравления или уменьшения устойчивости к стрессовым состояниям внешней среды. Большое значение имеет повреждение генетического аппарата и трансформация исходного генофонда особей.

На уровне популяций загрязнение может вызвать изменение их численности и биомассы, рождаемости и смертности, половой и размерной структуры. Следует добавить хаотизацию внутривидовых отношений, вызываемую изменением поведения особей и искажением языка химических сигналов. На биоценотическом уровне загрязнение сказывается на структуре и функциях сообщества, поскольку одни и те же поллютанты неодинаково влияют на разные компоненты биоценоза. В конечном итоге происходит деградация экосистем – ухудшение их как элементов среды человека и снижение положительной роли в формировании биосферы (Константинов, 1986).

В системе биомониторинга загрязнения вод рыбы занимают особое место. Представители высшего трофического уровня пресноводных экосистем, рыбы характеризуются продолжительным жизненным циклом (от нескольких лет до десятков), в течение которого аккумулируют многочисленные ксенобиотики (Исаков, Селюков, 2010). В отличие от большинства беспозвоночных гидробионтов, рыбы обладают более совершенными механизмами регулирования гомеостаза, однако их сравнительно высокая степень приспособления к изменению условий жизни далеко не безгранична. Угнетающее воздействие поллютантов на функциональные системы организма сопровождается сокращением численности особей, снижением доли старших возрастов, заменой ценных длиннопериодических стенобионтных видов на малоценные короткоцикловые эврибионтные (Попов, 2002; Исаков, Селюков, 2010).

Биологический мониторинг, в котором для индикации изменений используются патологии, обычно рассматривается как часть экологического мониторинга водной среды (Sindermann, 1979; Feist et al., 2004). Необходимость создания системы ихтиомониторинга загрязнения пресноводных экосистем, основанной на оперативной и надежной оценке

морфофункционального состояния рыб, обоснована давно (Лукьяненко, 1987). В отличие от лабораторных исследований влияния поллютантов на животных, когда чаще всего токсичность веществ оценивается по LC_{50} или LC_{100} за тот или иной отрезок времени (Лукьяненко, 1983), в естественных условиях имеет место продолжительное (нередко в течение десятилетий) сублетальное воздействие этих веществ.

Отсюда некоторая некорректность переноса результатов лабораторных опытов на природные условия (Suter et al., 1983, цит. по Попов, 2002). Дело в том, что эффект влияния токсиканта может проявиться вначале на субклеточном (биохимическом) уровне, затем на уровне физиологических процессов, и лишь затем он становится «видимым» естествоиспытателю: по нарушению поведения рыб, замедлению их роста, повышенной смертности и др. (Кашулин и др., 1999). Следовательно, для прогнозирования последствий воздействия токсических веществ на состояние популяций гидробионтов необходимо изучение сублетальных эффектов поллютантов и на организм, и на процессы, протекающие на более низких уровнях организации – тканевом, клеточном и субклеточном (Попов, 2002).

Многочисленными исследованиями (Поддубный, 1963; Цыплаков, 1972; Яковлева, 1975; Махотин, 1977; Кузнецов, 1978, 2000а; Поддубный, Козловский, 1983; Батоян, Сорокин, 1989; Евланов и др., 1998, 2000а,б; Герасимов и др., 2018; Мосияш, Шашуловский, 2019) показано, что в ответ на многофакторное антропогенное воздействие на водоемы и водотоки Средней и Нижней Волги рыбное сообщество отреагировало серьезными качественными и количественными изменениями, важнейшими из которых являются следующие: изменился видовой состав ихтиофауны (исчезли некоторые проходные и туводные виды рыб, появились вселенцы, в первую очередь, короткоцикловые эврибионтные виды); снизился улов осетровых, крупного частика и хищников, входящих в эту категорию; у отдельных видов рыб расширился диапазон нерестовых температур и увеличился срок икрометания, одновременно снизились темпы роста и сроки полового созревания; у многих видов наблюдаются нарушения хода гаметогенеза, повышаются резорбционные процессы в периоды прото- и трофоплазматического роста ооцитов, что уменьшает показатели индивидуальной плодовитости, выживаемости эмбрионов и личинок, отмечаются пропуски очередного икрометания.

В условиях разнотипного и разноуровневого антропогенного воздействия достоверную характеристику общего экологического состояния водных объектов может дать, в том числе, изучение морфологического статуса отдельных особей разных возрастных групп (начиная от ранних личиночных стадий и заканчивая половозрелыми животными) и популяций массовых видов рыб. Появление разнообразных аномалий в ответ на воздействие негативных факторов внешней среды наблюдается как у рыб из природных (свободноживущих) популяций, так и у животных, выращиваемых в рыбоводных хозяйствах (Донник, Проккоева, 2013; Баканева и др., 2015). В последних нивелировано действие некоторых факторов естественного отбора (конкуренция в питании, пресс хищников), но может проявляться так называемый «садковый токсический эффект» (Аршаница, Лесников, 1987), определяемый, как правило, гидрохимической спецификой водоема и проявляющийся в повышенной степени кумуляции рыбами загрязняющих веществ.

Подобные исследования проводятся в основном на хозяйственно ценных промысловых видах (Лепилина, 1991; Моисеенко, 1994, 2000, 2009; Земков, Журавлева, 1997; Лепилина, Федорова, 2002; Гераскин, 2013), в то время как наиболее доступный, разноплановый и показательный материал в условиях волжских водохранилищ может быть получен от массовых малоценных (карповые, окуневые) и даже «сорных» видов рыб (бычковые, головешковые). Это тем более актуально, поскольку в условиях антропогенных загрязнений физиологические реакции и морфофизиологические преобразования организма не отличаются у рыб разных видов (носят неспецифический

характер).

В монографии представлены результаты многолетних исследований морфологического состояния популяций массовых видов рыб в условиях антропогенно загрязненных водоемов и водотоков Средней и Нижней Волги. Зарегистрированные типы нарушений внешней морфологии у рыб разных возрастов (личинок, мальков, половозрелых особей) проиллюстрированы оригинальными рисунками и фотографиями.

Материалы, отраженные в монографии, могут быть использованы для развития теоретических основ исследования влияния техногенных факторов на гидробионтов и развитие методов биоиндикации. Практическая значимость работы заключается в возможности использования полученных результатов и выводов для прогнозирования дальнейшего негативного преобразования популяций волжских рыб в условиях продолжающейся антропогенной трансформации водохранилищ и их притоков.

Представленная работа связана с планом основных научно-исследовательских работ Института экологии Волжского бассейна РАН по теме АААА-А17-117112040039-7 «Экологические закономерности структурно-функциональной организации, ресурсного потенциала и устойчивого функционирования экосистем Волжского бассейна» (направление 51 «Экология организмов и сообществ»).

Работа выполнена на базе лаборатории популяционной экологии, полевого стационара «Кольцовский» и НИС «Биолог» ИЭВБ РАН. В монографии проанализированы данные, собранные непосредственно автором в 1995 – 2014 гг., а также материалы фондовой коллекции ИЭВБ РАН, собранные его сотрудниками (Сорокин В.Н., Волго-Ахтубинская пойма, 1996–1998 г.; Козловский С.В., Куйбышевское водохранилище, 1983–1986 гг.).

Выражаю искреннюю признательность сотрудникам ИЭВБ РАН Краснощекову Г.П., Гостеву С.Н., Гостеву А.Н., Макарову Н.Н., Гадалину В.И. за неоценимую помощь на различных этапах сбора и анализа ихтиологического материала.

Выражаю большую благодарность директору ИЭВБ РАН д.б.н. Саксонову С.В., д.б.н., чл.-корр. РАН Розенбергу Г.С. и д.б.н. Евланову И.А. за консультации и всестороннюю поддержку в выполнении данной работы.

Глава 1 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Ихтиологический материал для данного исследования собирался в весенний, летний и осенний периоды 1995–2014 гг. в пелагиали и литорали Куйбышевского водохранилища и его притоков (рис. 1, 2), Саратовского водохранилища и его притоков (рис. 3), Волгоградского водохранилища (рис. 4) и водоемов Волго-Ахтубинской поймы (рис. 5).

Для сбора рыб разного возраста нами применялись различные орудия лова. Молодь массовых видов на отдельных стадиях личиночного и малькового развития образует в весенне-летний период скопления в прибрежной зоне водоемов; при ее отлове мы использовали набор сачков из мелкочаеистого мельничного газа.

При отборе этих проб в обязательном порядке производились замеры температуры воды. Предличинки, личинки и ранние мальки отлавливались при температуре воды в диапазоне 10–20°C, так как именно данные рамки являются оптимальными для нереста и последующего эмбрионального развития массовых видов волжских рыб (карповые, судак, щука) (Цыплаков, 1966, Голованов, 2013).

В случае достижения определенных пороговых значений температуры и превышения их в течение нескольких дней наблюдается прекращение нереста (с последующей резорбцией икры у производителей) или гибель личинок, а также появление массовых уродств у развивающихся эмбрионов (Голованов, 2013). Чтобы избежать присутствия в пробах особей с аномалиями, вызванными именно температурными перепадами, молодь не отлавливалась при температурах воды, не укладывающихся в значения оптимума. Но, как правило, при температурах, не соответствующих нерестовым нормам, молоди рыб на нерестилищах не обнаруживалось.

Отлов половозрелых рыб осуществляли при помощи мальковой волокуши (размер ячеей в кутке 5 мм, размах крыльев 15 м), набора ставных сетей (размер ячеей от 15 до 65 мм), а также пелагического трала (ячеей в кутке 45 мм, размах крыльев 45 м) с борта НИС «Биолог».

Рыб изучали по общепринятым ихтиологическим методикам. Видовую принадлежность и стадии развития личинок и мальков рыб устанавливали по определителю А.Ф. Коблицкой (1981). Определение возраста половозрелых особей проводили по отолитам (Правдин, 1966).

В общей сложности для оценки морфологического состояния гидробионтов водоемов и водотоков Средней и Нижней Волги было изучено 52327 экз. молоди рыб (наши сборы дополнены пробами 1983 – 1986 гг. из фондовой коллекции лаборатории популяционной экологии ИЭВБ РАН) (табл. 1) и 6223 взрослых особей 12 аборигенных и чужеродных видов.

Для получения корректного репрезентативного материала были использованы соответствующие методики ихтиопатологических и гистологических исследований.

Для выявления различных типов морфологических аномалий у молоди и половозрелых особей нами применялся патоморфологический метод. Он основан на выявлении функциональных изменений в организме животных, которые выражаются в нарушении экстерьерных признаков – количества позвонков и числа лучей в плавниках, формы и структуры ряда органов, нарушении цвета и местоположения полостного жира, появления различного рода новообразований и т.п. (Савваитова и др., 1995а,б; Чеботарева, 1996; Чеботарева и др., 1996, 1997; Аршаница, Перевозников, 1997; Яблоков, 2018; Ywama et al., 1995). Регистрируемые таким образом морфологические отклонения у рыб свидетельствуют как о нарушении гомеостаза развития, так и о наследственных патологиях, вызванных влиянием поллютантов на генофонд популяции (Кирпичников, 1987; Лугаськов, 1990).

Таблица 1. Количество исследованной молодежи рыб из водоемов и водотоков Средней и Нижней Волги

Водоем	Период исследования, гг.	Число исследованных особей, экз.
Куйбышевское водохранилище	1983–1986	2147
	1996–1998	1421
Притоки Куйбышевского водохранилища		
Р. Большой Черемшан	2012	909
р. Ува	2011–2013	199
р. Нылга	2011–2013	166
р. Позимь	2012	1946
Саратовское водохранилище	1995–2013	23027
Притоки Саратовского водохранилища		
Р. Самара	2012, 2013	1578
Р. Съезжая	2013	1857
Р. Большой Кинель	2012	445
Р. Кутулук	2013	130
Р. Кондурча	2013	212
Р. Сок	1996, 1997, 2007, 2009, 2010	1417
р. Чапаевка	1995, 2009, 2013, 2014	557
Волгоградское водохранилище	2011	1185
Волго-Ахтубинская пойма	1996, 1997, 1998	15131
Общее число обследованных особей, экз.	1984–2013	52327

Данная методика широко используется при оценке состояния взрослых рыб (Житенева, 1993; Яблоков, 2018; Meier et al., 1998), и лишь единично – эмбрионов и личинок (Cameron et al., 1996). Вместе с тем в наших исследованиях патоморфологический метод является основным при оценке морфологического состояния именно молодежи рыб, находящейся на различных стадиях личиночного и малькового развития, тогда как остальные методы (например, гистологические) оказались дополнительными.

Отличительной чертой использования патоморфологического метода для интегральной оценки экологического состояния водоемов является возможность его эффективного использования даже в полевых условиях, так как он не требует специального оборудования и позволяет определить отдельные участки водоема с различным уровнем воздействия антропогенных факторов (в том числе и загрязнений) (Решетников, 1994, 1995). Это, несомненно, является большим преимуществом данной методики.

Однако не лишена она и недостатков. С нашей точки зрения, патоморфологическое изучение половозрелых рыб не позволяет в полной мере оценить состояние их популяций. Во-первых, большинство морфологических аномалий являются летальными для животных на ранних этапах развития и поэтому не регистрируются у взрослых особей.

Во-вторых, определенные ограничения на применение патоморфологического метода накладывает систематическая принадлежность исследуемых рыб. Так, например, данная методика широко применяется при исследовании аномалий у рыб арктического фаунистического комплекса, наиболее чувствительных к воздействию абиотических факторов (Решетников, 1994; Решетников, Попова, 1997; Моисеенко, 2009). В то же время карповые рыбы менее восприимчивы к изменению данных факторов, что не позволяет

адекватно оценивать состояние «здоровья» их популяций только по нарушению экстерьерных признаков.

В связи с вышеизложенным, основными методами изучения морфологического состояния взрослых животных в нашем исследовании стали патологоанатомические и гистологические, что связано с их высокой информативностью, чувствительностью и фотодокументальностью. Наибольшее значение они имеют для диагностики состояния органов, позволяя установить характер и степень выраженности патоморфологических проявлений; предоставляет полноценную информацию для оценки протекающих процессов (Исаков, Селюков, 2010).

Гистологическая часть работы выполнена по методикам, приведенным в соответствующих руководствах (Лилли, 1969; Микодина и др., 2009). Серийные гистологические срезы толщиной не более 8 микрон, выполненные на салазочном микротоме МКБ–10, окрашивались гематоксилином и эозином по стандартной методике с последующим заключением в канадский бальзам. На изготовленных подобным образом серийных препаратах изучались нарушения морфологии глаз, челюстей, миотомов, пигментированных и непигментированных новообразований молоди разных возрастных групп и половозрелых рыб.

Для определения степени поражения гидробионтов в условиях конкретного водного объекта применялся *общий индекс заболеваний рыб – Z* (Моисеенко и др., 2010). Он разработан на основе обобщения различных бальных систем, предложенных ранее для оценки состояния организма рыб на основе их клинического и патологоанатомического обследования (Аршаница, 1988; Решетников, 1994; Моисеенко, 1997).

При макродиагностике состояния животных выделяют 3 стадии заболевания (0 – здоровые особи) (Моисеенко и др., 2010):

- 1 – отклонения от нормы незначительны, не представляют угрозы для жизни особи;
- 2 – отклонения средней тяжести, свидетельство критического состояния организма;
- 3 – ярко выраженные симптомы интоксикации, что неизбежно приведет к гибели животного.

Общий индекс заболеваний рыб в конкретной зоне загрязнения определяется выражением:

$$Z = (1N_1 + 2N_2 + 3N_3) / \Sigma N_{tot}.$$

где N_1 , N_2 , N_3 – соответственно число особей на 1-й, 2-й и 3-й стадиях заболеваний, N_{tot} – общее количество исследованных рыб в локальной зоне загрязнения, включая здоровых особей, а усиливающие коэффициенты (1, 2 и 3) отражают степень тяжести интоксикации. Если в водоеме все рыбы не имеют признаков токсикозов, то $Z = 0$. Значение будет повышаться как при увеличении числа больных особей, так и при повышении тяжести заболевания (Моисеенко и др., 2010).

Снимки молоди рыб и гистологических препаратов выполнены с использованием окулярной цифровой микрофотокамеры «Levenhuk C-Series» C510 NG на бинокулярном микроскопе МБС-10 и микроскопе «Биолар».

Для статистического анализа использовали программный пакет STATISTICA Statsoft, Inc. (v. 6) и MS Excel (2007).

Для графической иллюстрации результатов использовались программы Adobe Photoshop CS6 и Paint.

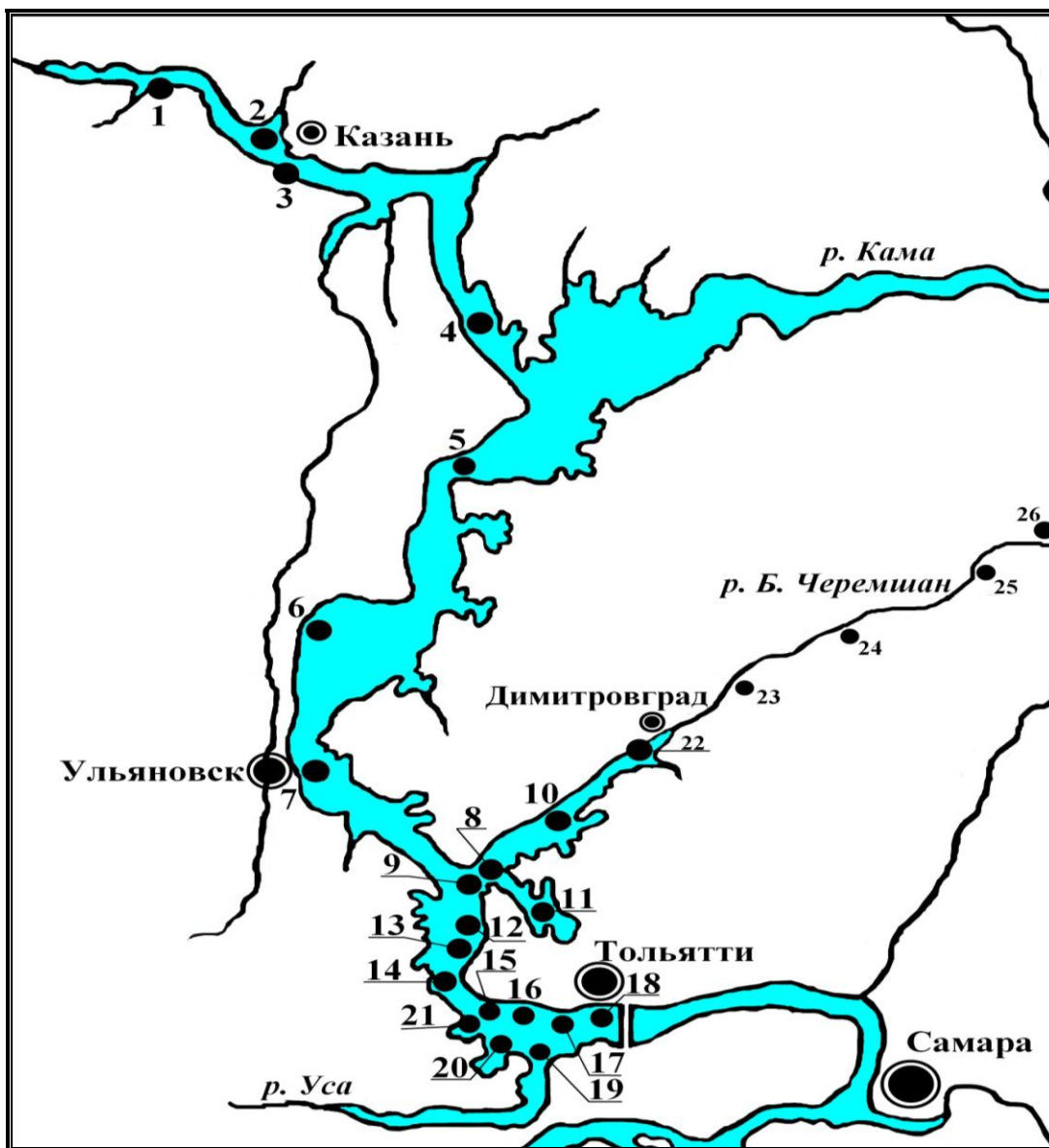


Рис. 1. Схема расположения станций отлова молоди и половозрелых рыб на Куйбышевском водохранилище: 1 – г. Свияжск, 2 – г. Казань (порт), 3 – с. Ключищи, 4 – с. Красновидово, 5 – г. Тетюши, 6 – с. Ундоры, 7 – г. Ульяновск, 8 – вход в Сусканский залив, 9 – о. Екатерининский, 10 – о. Борок, 11 – Сусканский залив (сомяная яма), 12 – полигон, 13 – лесосплав, 14 – с. Новодевичье, 15 – 1 км выше водозабора ВАЗ, 16 – канал условно чистого стока и 100 м ниже канала, 17 – яхт-клуб «Дружба» (г. Тольятти), 18 – порт г. Тольятти, 19 – устье р. Уса, 20 – убежище Ахтуши, 21 – убежище Подвалье, 22–26 – расположение станций на р. Большой Черемшан.

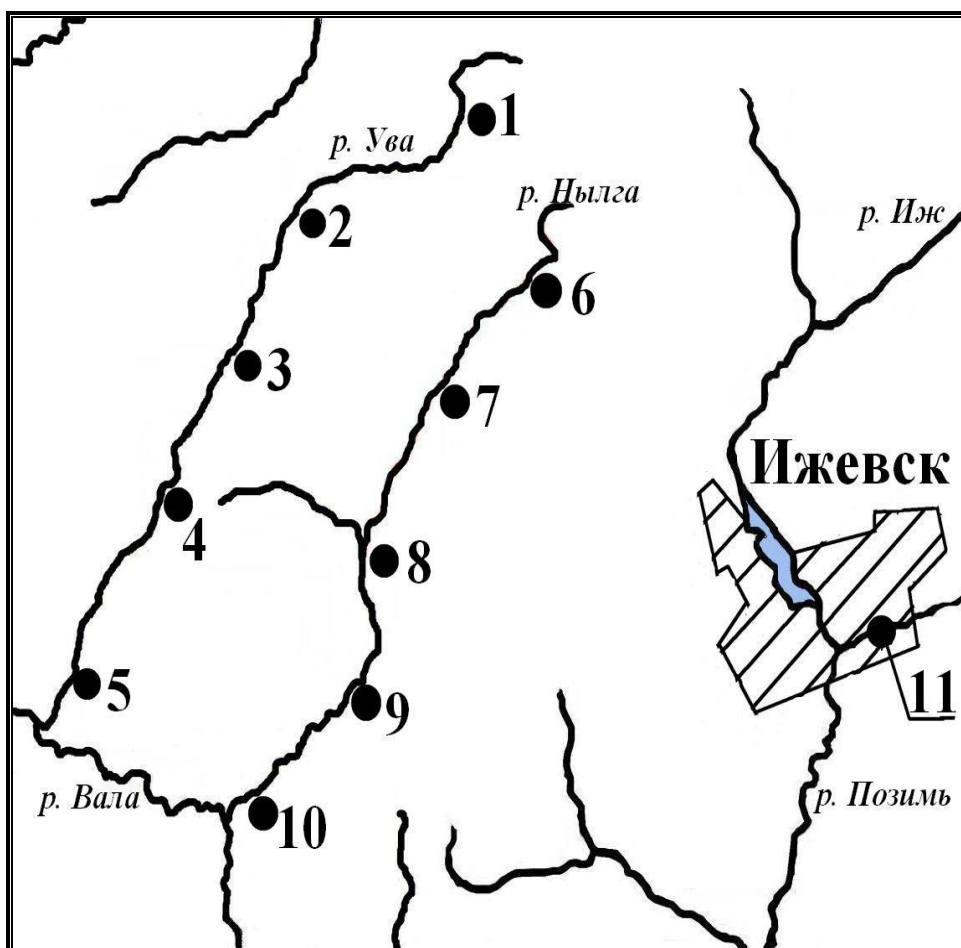


Рис. 2. Схема расположения станций отлова молоди и половозрелых рыб на притоках Куйбышевского водохранилища (Удмуртская республика): р. Ува (приток пятого порядка), 1 – п. Тюлькино-Пушкари, 2 – п. Пачегурт, 3 – п. Ува, 4 – с. Ольховка, 5 – с. Вавож; р. Нылга (приток пятого порядка): 6 – с. Чекан, 7 – п. Областная, 8 – п. Кыйлуд, 9 – п. Нылга, 10 – с. Большой Жужгес; р. Позимь (приток третьего порядка): 11 – г. Ижевск.

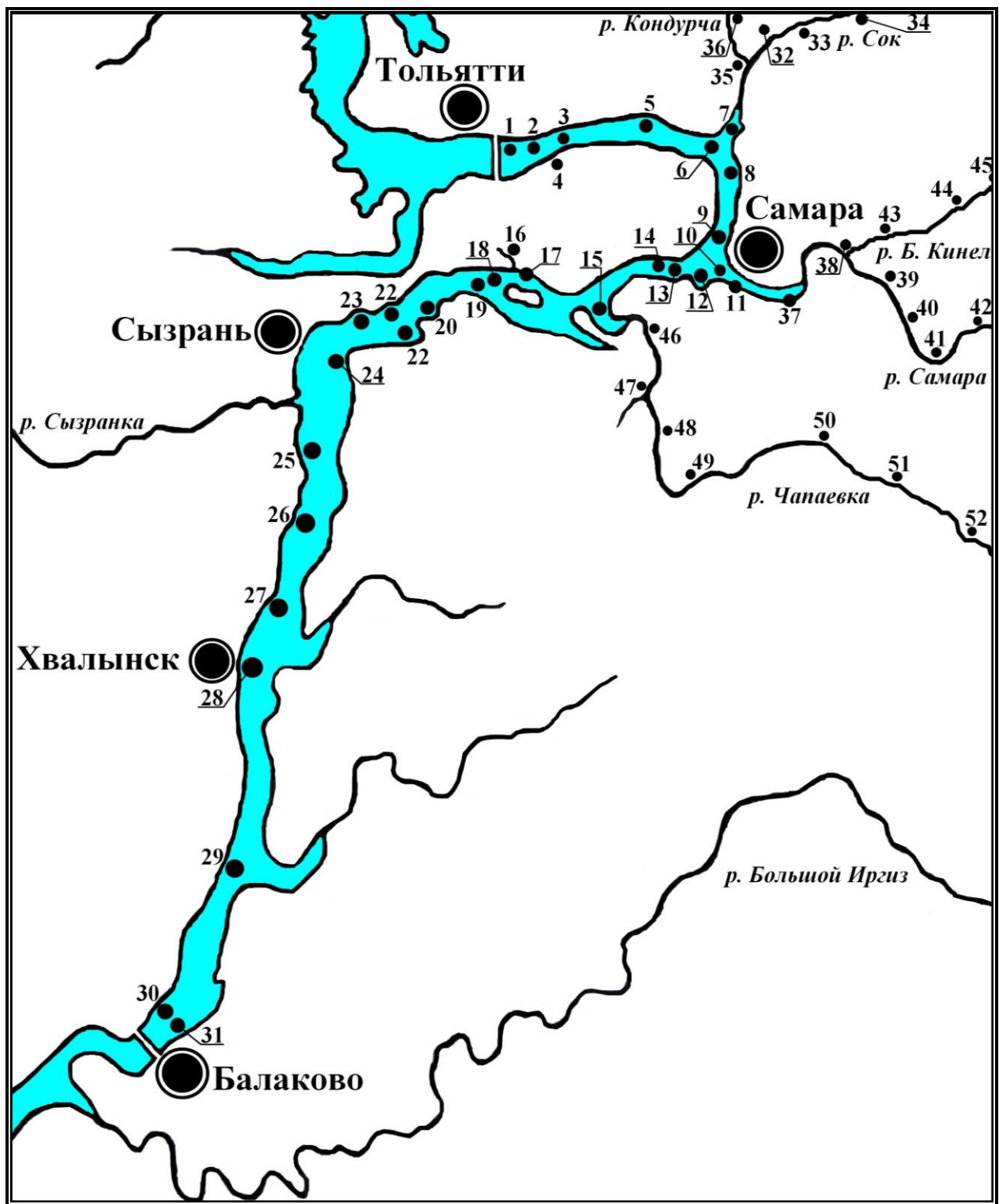


Рис. 3. Схема расположения станций отлова молоди и половозрелых рыб на Саратовском водохранилище и его притоках: 1 – п. Федоровка, 2 – п-ов Копылово, 3 – о. Середыш, 4 – с. Зольное, 5 – протока Старый Мокрец, 6 – устье р. Сок, 7 – устье р. Сок (залив), 8 – п. Красная Глинка, 9 – о. Серный, 10 – устье р. Самара, 11 – устье р. Самара (выше на 1 км), 12 – протока Сухая Самарка, 13 – Тушинская воложка, 14 – Рождествено-Шелехметская пойма, 15 – устье р. Чапаевка, 16 – р. Студенка, 17 – Кольцовская воложка, 18 – о. Екатериновский, 19 – пойма с. Брусяны, 20 – пойма напротив с. Переволоки, 21 – г. Печерск, 22 – пойма напротив г. Октябрьск, 23 – г. Октябрьск, 24 – пойма напротив г. Сызрань, 25 – пойма напротив с. Приволжье, 26 – Аграфеновская гора, 27 – с. Большая Федоровка, 28 – г. Хвалынск, 29 – с. Алексеевка, 30 – с. Меровка, 31 – пойма около Балаковской АЭС, 32–34 – расположение станций на р. Сок, 35–36 – расположение станций на р. Кондурча, 37–42 – расположение станций на р. Самара, 43–45 – расположение станций на р. Б. Кинель, 46–52 – расположение станций на р. Чапаевка.

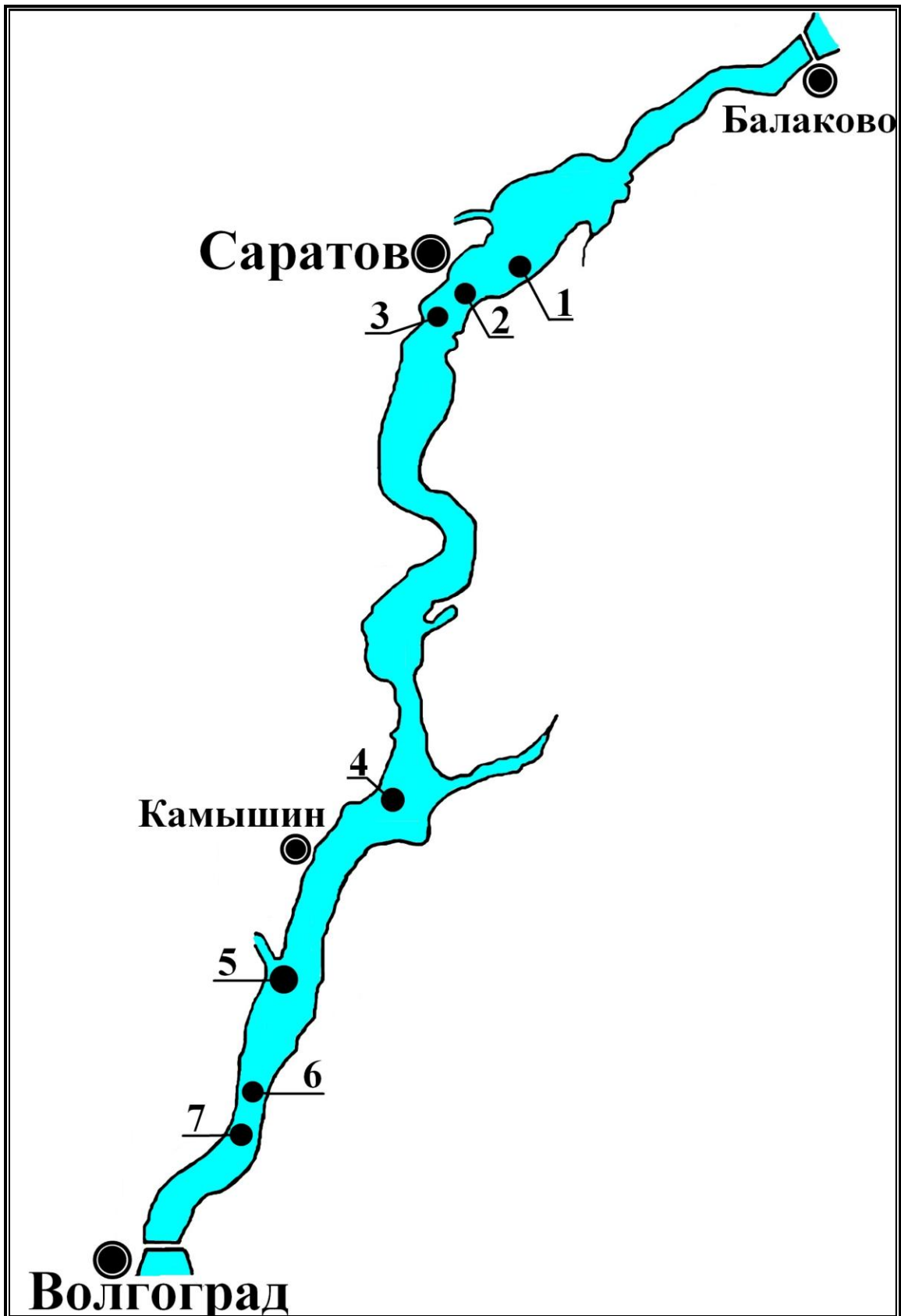


Рис. 4. Схема расположения станций отлова молоди и половозрелых рыб на Волгоградском водохранилище: 1 – 1 км выше г. Саратов (автомобильный мост), 2 – пойма напротив г. Саратов, 3 – 1 км ниже г. Саратов (грузовой порт), 4 – с. Нижняя Добринка, 5 – п. Горный Балыклей, 6 – залив напротив с. Новоникольское, 7 – устье р. Оленья.

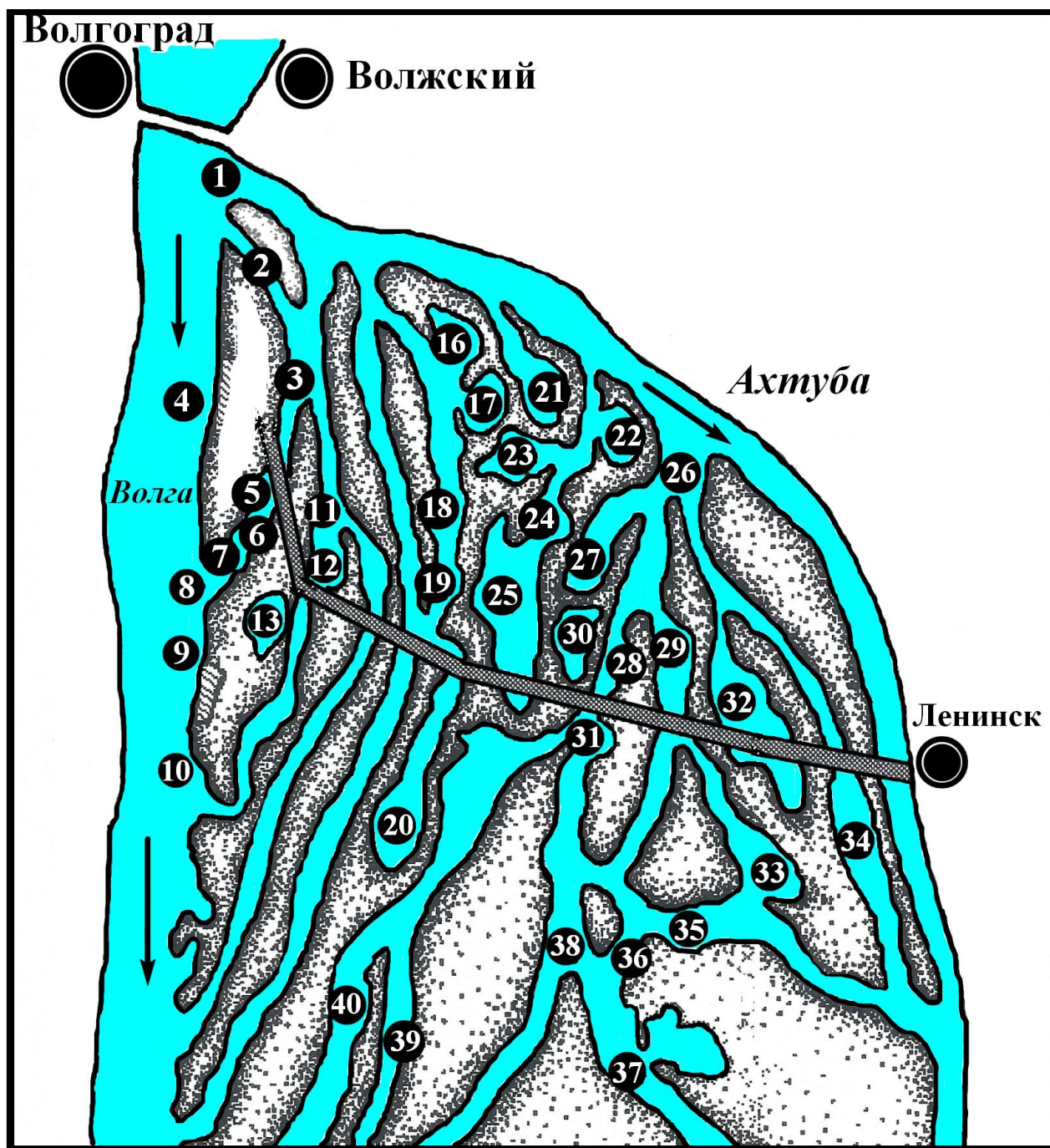


Рис. 5. Схема расположения станций отлова молоди рыб в Волго-Ахтубинской пойме: 1 – р. Волга, 2 – ерик Таловой, 3 – ерик Булгаков, 4 – с. Покровка, 5 – ерик Булгаков (1 км от Волги), 6 – ерик Булгаков (500 м от Волги), 7 – ерик Булгаков (300 м от Волги), 8 – ерик Булгаков (устье), 9 – с. Булгаково, 10 – пристань ок. с. Булгаково, 11 – ерик Калинов (выше моста), 12 – ерик Калинов (мост), 13 – оз. Тутовник, 14 – ерик Огибной, 15 – ерик Верблюжий, 16 – оз. Топкое, 17 – оз. Садок, 18 – ерик Яроватый, 19 – ерик Яроватый (выше моста), 20 – оз. Чикомазы, 21 – оз. Шаулайское, 22 – оз. Светлое, 23 – оз. Раскаты, 24 – ерик Кудаевский, 25 – оз. Кудаевское, 26 – ерик Дубок, 27 – оз. Дубок, 28 – ерик Старая Ахтуба, 29 – ерик Гусиный, 30 – оз. Мотыльевое, 31 – вход в ерик Кобылья Башка, 32 – оз. Бесчастное, 33 – оз. Боярское, 34 – ерик Посольский, 35 – ерик Узкая Ахтуба, 36 – оз. Прорва, 37 – вход в оз. Лопушок, 38 – ерик Золотой, 39 – ерик Шумроватый, 40 – ерик Таловой, – насыпь дамбы.

Глава 2 ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Качество водной среды является первостепенным фактором, определяющим существование и возможность длительной эксплуатации водных биологических ресурсов. В связи с этим, отправной точкой отсчета для перехода к нормированию допустимого уровня загрязнения водоемов является интегральная оценка воздействия водных масс на «здоровье» гидробионтов, т.е. оценка современного состояния водных экосистем (Розенберг и др., 2011).

К настоящему времени имеется достаточный практический и теоретический материал по экологическому состоянию водоемов Волго-Каспийского бассейна (р. Волга, р. Урал, Северный Каспий), а также по влиянию загрязнений различного типа на популяции рыб этих водоемов (прежде всего – на хозяйственно ценные осетровые виды) (Алтуфьев и др., 1992; Земков, Журавлева, 1997, 2004а; Романов и др., 2001; Романов, 2002 и др.). Доказано, что в воде волжских водохранилищ и их притоков постоянно присутствуют разнообразные загрязняющие вещества, зачастую действующие комплексно.

Антропогенное загрязнение водохранилищ Средней и Нижней Волги как в момент их образования, так и в настоящее время формируется под влиянием длительного сброса бытовых и промышленных стоков как в сами водохранилища, так и в их притоки, диффузных стоков удобрений и ядохимикатов с сельхозугодий, попадания в воду нефтепродуктов при транспортировке и эксплуатации водного транспорта (Выхристюк и др., 1996; Гос. доклад ..., 1997, 2000, 2001, 2009).

В данной главе для характеристики сапробности (трофности) водоемов нами использовались общепринятые характеристики степени загрязненности водных объектов органическими веществами (Гос. доклад ..., 2012), соответствующие критериям трофической классификации водоемов (Tayler et al., 1980). Класс качества исследованных участков водоемов по гидробиологическим показателям устанавливался на основе индексов сапробности по фитопланктону, зоопланктону и перифитону (Гос. доклад ..., 1997, 2000, 2001, 2009, 2012).

Данные таблицы 2 демонстрируют, что воды Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ, являющихся основными водоемами водосбора, относятся к одному классу качества (3А, 3Б). По данным официальных Государственных докладов о состоянии и охране окружающей среды Самарской, Саратовской и Ульяновской областей, уровень загрязнения водохранилищ в силу, в первую очередь, определенных гидрологических особенностей, значительно выше, чем уровень загрязнения их основных притоков.

Достоверно различается также характер загрязнения данных водоемов; состав основных поллютантов в воде водохранилищ значительно разнообразнее, чем в их притоках (табл. 2).

Достаточно высоки среднегодовые превышения ПДК таких загрязнителей как марганец, медь и соединения азота (азот нитритный и аммонийный), а максимальные зарегистрированные превышения достигают 4–8 раз. Это справедливо и для водохранилищ, и для некоторых водотоков (рек Съезжая, Б. Кинель, Чапаевка, Кондурча, Самара, впадающих в Саратовское водохранилище) (табл. 2).

Притоки Куйбышевского водохранилища первого (р. Большой Черемшан) и третьего (р. Позимь) порядков, испытывающие серьезную техногенную нагрузку, значительно загрязнены соединениями азота, марганца и меди. В то время в эти водотоках не обнаружено сульфатов, а среднегодовые и максимальные превышения ПДК по ХПК, БПК₅, нефтепродуктам и фенолам существенно ниже, чем в Куйбышевском водохранилище (табл. 2).

Таблица 2. Уровень содержания основных загрязняющих веществ в воде из контрольных створов исследованных водоемов и водотоков

Водоем	Превышения рыбохозяйственных ПДК по основным загрязнителям водоемов (таб превышения ПДК / среднегодовые превышения ПДК)								
	ХПК	БПК ₅	Нефтепродукты	Фенолы	Сульфаты	Нитраты, нитриты	Mn	Cu	Класс качества воды
Куйбышевское водохранилище	5 / 2	4 / 2	5 / 2	6 / 2	5 / 2	5 / 2,2	5 / 2	5 / 2,3	3 А, Б
Саратовское водохранилище	7 / 1,6	7 / 1,6	2 / 1,2	7 / 2	4 / 2	7 / 1,3	7 / 1,4	27 / 7	3 А, Б
Волгоградское водохранилище	6 / 1,5	5 / 2,2	2 / 1,2	2 / 1,2	3 / 1,2	13,5 / 4,4	20 / 2,5	8 / 2,2	3 А, Б
Волго-Ахтубинская пойма	2 / 1,2	3 / 1,7	-	-	-	4,5 / 1,4	4 / 1,5	3 / 1,2	2 – 3 Б
Притоки Саратовского водохранилища									
р. Сок (устьевой участок)	3 / 2	3 / 2	-	-	6 / 5	2 / 1,2	7 / 1,4	2 / 1	3 Б – 4 А
р. Кондурча	-	-	-	-	-	2,4 / 1,2	4,6 / 2,4	13 / 4,4	3 Б – 4 А
р. Съезжая	4 / 2	3 / 2	-	-	4 / 2	-	42 / 11	7 / 5	3 Б
р. Большой Кинель	7 / 2	7 / 2	-	-	4 / 2	2 / 1,2	15,8 / 7,5	7 / 5	3 Б
р. Самара	7 / 3	-	-	-	-	7 / 2,1	9 / 3,2	11 / 2,2	3 Б – 4 А
р. Чапаевка	3 / 2,1	4,8 / 2,2	до 1	15 / 5	-	25 / 15	16 / 4	30 / 2	4 Б
Притоки Куйбышевского водохранилища									
р. Большой Черемшан	3,2 / 1,4	3,9 / 1,4	2,6 / 1,6	4 / 1,4	-	8,4 / 1,7	22,9 / 4,4	6,3 / 1,6	2 – 3 А
р. Ува	-	5,7 / 2	-	-	до 1,02	-	-	-	2
р. Нылга	-	1,1 / 1,1	-	-	до 1,02	-	-	-	2
р. Позимь	4 / 1,7	1,6 / 1,2	-	2 / 1,2	-	5 / 1,7	-	12 / 6	3 А, Б

Примечание: ХПК – трудноокисляемые вещества (по химическому потреблению кислорода), БПК₅ – легкоокисляемые вещества (по биологическому потреблению кислорода), « - » – отсутствие в воде данного загрязнителя, или его содержание не превышает ПДК. Таблица составлена на основе литературных данных о состоянии природной среды в регионах Среднего и Нижнего Поволжья (Волга: независимые исследования, 1994; Червякова, Федорова, 1994; Выхристюк и др., 1996; Гос. доклад ..., 1997, 2000, 2001, 2009, 2012, Селезнев и др., 1998; Зинченко, 2004; Гос. доклад о ... 2011, 2013; Доклад о ..., 2013; О состоянии ..., 2010, 2012, 2013; Экологический паспорт Самарской области, 2015).

В реках Ува и Нылга, являющихся притоками пятого порядка, обнаружены незначительные среднегодовые превышения ПДК по БПК₅ и сульфатам, другие загрязнители не зарегистрированы (табл. 2).

Характер антропогенной нагрузки на воды водохранилищ и их основных притоков заметно отличается. В связи с этим качество их вод, согласно критерию удельного комбинаторного индекса загрязненности воды (УКИЗВ), заметно различается.

Негативное влияние на состояние водных масс волжских водохранилищ постоянно оказывают предприятия жилищно-коммунального хозяйства, энергетической и нефтехимической промышленности, ливневые стоки городских территорий, а также поверхностный сток с сельхозугодий (Гос. доклад ..., 2012). Притоки водохранилищ загрязняются, в основном, диффузными стоками с сельскохозяйственных полей, бытовыми и промышленными стоками прибрежных населенных пунктов.

Следует отметить, что в водах исследуемых водохранилищ и рек периодически отмечается превышение ПДК и других загрязняющих веществ. Так, содержание общего железа в водных массах Саратовского водохранилища в 1997 и 2000 гг. превышало ПДК в 1,2–3,6 раза. В 1999 и 2000 гг. в воде р. Чапаевка около г. Чапаевск были обнаружены хлорорганические пестициды, содержание которых в воде недопустимо, их концентрация в весенний период достигала 37 ПДК. В целом подобные загрязнения имели, как правило, очаговый и непостоянный характер, но аналогичная картина отмечается и в соседних водохранилищах.

Сложившаяся экологическая ситуация носит хронический характер, вследствие чего живые организмы испытывают постоянный пресс негативных абиотических факторов, что не может не отразиться на качественном и количественном состоянии их популяций.

В связи с сильно изменившимся гидрологическим режимом р. Волги при образовании каскада водохранилищ, произошли заметные изменения в популяциях гидробионтов, в том числе рыб. При этом значительные преобразования популяций волжских рыб, связанные с активной антропогенной трансформацией исходного водоема, происходят на протяжении нескольких десятилетий с середины XX века и до настоящего времени. Особую роль в происходящем стали играть изменения не только изначальных абиотических и биотических факторов (гидрологический режим, особенности изменения климата, исчезновение и вселение некоторых видов гидробионтов и т.д.), но и антропогенные факторы, связанные с активным ростом промышленной, транспортной и бытовой сферы Поволжья (в первую очередь, рост уровня загрязнений).

Ключевым моментом, оказывающим наибольшее влияние на экологическое состояние водоемов, стало воздействие поллютантов. По данным В.И. Лукьяненко (1996), среднегодовая токсическая нагрузка на экосистемы р. Волги и ее притоков в пять раз превосходит среднегодовую токсическую нагрузку на другие водные экосистемы России. Другие авторы отмечают, что мутагенная активность водных масс Нижней Волги за период с 1979 по 1986 годы увеличилась почти в два раза (Павлов и др., 1994).

В последние десятилетия отмечается тенденция резкого уменьшения вылова рыбы из водоемов волжского бассейна. Так, уловы рыбы на Саратовском водохранилище с 1990 по 1999 гг. уменьшились с 1812 т до 613 т при резком увеличении промысловой нагрузки на водоем (Евланов и др., 2000в), а в Куйбышевском водохранилище за этот же период – с 5440 т до 2920 т (Кузнецов, 2000б). С одной стороны, в водоемах Средней и Нижней Волги сложились неблагоприятные условия для естественного воспроизводства рыб. С другой стороны, постоянное присутствие в воде различных загрязнителей приводит к тому, что поллютанты стали не только накапливаться в организме рыб (Батоян, Сорокин, 1989), но и обуславливают многочисленные аномалии внешнего и внутреннего строения животных разного возраста (от личинок и мальков до половозрелых особей), зачастую приводящие к их гибели (Минеев, 2007а,б, 2012а,б,в, 2013а-е).

Глава 3

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АНОМАЛИИ У МОЛОДИ РЫБ ИЗ ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ СРЕДНЕЙ И НИЖНЕЙ ВОЛГИ

Каждый живой организм, в том числе и организм рыбы, обладает в отношении любого действующего на него фактора генетически детерминированным, филогенетически приобретенным уникальным диапазоном толерантности, в пределах которого этот фактор является для него переносимым (Schubert, 1984). Антропогенные воздействия, с одной стороны, представляют собой новые параметры среды обитания, с другой – обуславливают антропогенную модификацию уже имеющихся природных факторов и тем самым оказывают значительное влияние на устойчивость организмов к этим факторам (Stöcker, 1980).

У изученных нами волжских рыб различных экологических групп (отличающихся по спектру питания, срокам нереста, предпочтению нерестовых субстратов и т.д.) проявляются практически одинаковые морфологические реакции на воздействие неблагоприятных факторов среды. Это свидетельствует о неспецифичности данных реакций, подтверждением чему служит факт фиксации одинаковых типов морфологических аномалий в водных объектах с различающимся гидрологическим режимом (водохранилища и их притоки), но с присутствующим в воде комплексом загрязнителей.

На основе анализа достаточно разрозненных литературных данных и проведенных нами исследований можно дать следующее определение неспецифическим реакциям, обнаруженным у волжских рыб. *Неспецифические реакции* – последовательность сходных морфофизиологических нарушений, возникающих у особей разных видов и экологических групп на разных уровнях организации (биохимическом, тканевом, органном и организменном) при воздействии комплекса неблагоприятных факторов среды (в первую очередь, загрязнений).

При этом большинство обнаруженных нами морфологических нарушений имеют необратимый характер, то есть в большинстве случаев приводят к элиминации особей. К таким нарушениям относятся практически все морфологические аномалии, обнаруженные у молоди рыб волжских водоемов, рассмотренные в данной главе.

Возникновение у животных различных неспецифических морфофизиологических нарушений под воздействием поллютантов делает их корректным ценным показателем в исследованиях экологического состояния популяций рыб. Так как в большинстве волжских водоемов и водотоков в той или иной степени постоянно присутствуют загрязняющие вещества, неизбежно оказывающие отрицательное воздействие на рыб, прежде всего на молодь, то изучение неспецифических реакций, возникающих у рыб под воздействием загрязнений, приобретает особую актуальность.

Период эмбрионально-личиночного развития является наиболее чувствительным этапом в онтогенезе рыб не только к действию абиотических факторов естественного характера (температура воды, содержание кислорода, величина рН, скорость течения, освещенность и т.п.), но и влиянию различных токсических веществ. В целом ряде экспериментальных работ (Привольнев, 1947; Жукинский, 1986; Лебедева и др., 1990; Макеева, 1992; Голованов, 2013; Nylland et al., 2003; и др.) выявлены различные нарушения у личинок рыб, возникающие как под влиянием отдельных абиотических факторов среды, так и в результате действия поллютантов.

У рыб в процессе эмбриогенеза и на стадиях личиночного развития в условиях кратковременного либо хронического токсического воздействия происходят такие же биохимические изменения, как и у половозрелых особей. В силу того, что эмбриональные и личиночные стадии развития рыб очень чувствительны к воздействию даже незначительных сублетальных концентраций токсикантов, адаптационные процессы с течением времени стремительно преобразуются в патологические, что вызывает

различные нарушения морфологии и гибель особей (Stouthart et al., 1996; Kihara et al., 2002; Hassanain et al., 2012; Lajis, 2018). Быстрота данных реакций объясняется еще и повышенной скоростью естественных биохимических обменных процессов в организмах на ранних стадиях эмбрионального и личиночного развития.

На примере личинок и мальков рыб из дельты Волги показано, что токсический фон нерестилиц оказывает на морфогенез молоди неспецифическое деформирующее действие, сила влияния которого в общем комплексе неблагоприятных факторов соответствует 29–84% (Попов и др., 2001). На нерестилицах дельты Волги ежегодно наблюдается 28,11–63,29% предличинок фитофильных рыб (этапы развития А и В) с разнообразными нарушениями морфогенеза. Независимо от их характера к моменту перехода личинок на этапы С₂–D₁ до 97,5% дефектных особей элиминируют (Попов и др., 2001). Гибель личинок массовых видов (вобла, лещ, карась и др.), обусловленная воздействием фоновой токсичности нерестилиц (сумма превышений ПДК приоритетных загрязнителей равна 8–12), в среднем составляла 5,0–7,8%. А усиление токсической нагрузки (сумма ПДК = 25–30) увеличивало данный показатель до 21,4–38,0% (Попов и др., 2001).

В научной литературе описываются разные причины возникновения некоторых морфологических нарушений у рыб разных видов и возрастов. Например, многие искривления осевого скелета могут вызываться метацеркариями трематод (Cunninghama et al., 2005), или, в редких случаях, морфологические нарушения являются последствием механической травмы (El-Mansy, Shalloof, 2015). Но при этом авторами указывается, что фактор химических загрязнений в этих случаях также нельзя исключать.

Анализируя многочисленные экспериментальные работы (Urho, Hudd, 1989; Crawford, Guarine, 1985; Richmonds, Dutta, 1989; Pragatheeswaran et al., 1987, 1989; и др.) можно говорить о том, что под влиянием различных по происхождению загрязнителей (сырая нефть, пестициды, тяжелые металлы и др.) у рыб обнаруживаются одни и те же виды аномалий развития, что так же свидетельствует о неспецифическом характере данных нарушений.

В настоящее время морфологические аномалии¹ широко распространены как у молоди, так и взрослых рыб из водоемов с разным уровнем антропогенной нагрузки. Их наличие свидетельствует о неблагоприятном состоянии популяции, вызванным ухудшением качества водной среды (Решетников, 1988; Савваитова и др., 1995а,б; Евланов и др., 1999, 2000а,б; Павлов и др., 1999; Акимова и др., 2004; Минеев, 2012б,в, 2013а,г,д; Reshetnikov et al., 2002; и др.).

Классификация морфологических аномалий молоди рыб

За период исследований с 1995 по 2014 годы у молоди рыб из различных водоемов и водотоков Средней и Нижней Волги нами обнаружено 73 типа нарушений морфологии, которые поражают практически все жизненно важные органы. Все аномалии нами разделены на 8 групп и систематизированы следующим образом:

- 1) нарушения морфологии глаз;
- 2) нарушения морфологии головы;
- 3) нарушения морфологии плавников;
- 4) нарушения морфологии туловища;
- 5) нарушения в топографии внутренних органов;
- 6) нарушения в характере пигментации тела;

¹ В биологии и медицине термин аномалия (от греч. *anomalía* - отклонение) применяется для обозначения результатов отклонения от нормального развития, т.е. возникновения нетипичного строения и деятельности органов или всего организма. К аномалиям развития относят уродства (стойкие отклонения организма или его частей от нормального анатомического строения, развивающиеся в эмбриональный период). В связи с этим, мы считаем возможность использования в данной работе как этих терминов, так и термина дефект – изъян, недостаток.

- 7) непигментированные опухоли наружной локализации;
- 8) нарушения в строении мышечной ткани.

Ввиду того, что ранее нами было дано неполное их описание (Евланов и др., 1999, 2000а-в; Минеев, Евланов, 2000), считаем необходимым привести подробную характеристику обнаруженных аномалий.

Иллюстративный материал сгруппирован в соответствии с этим делением. В связи с тем, что у большинства особей одновременно обнаруживаются аномалий развития нескольких типов, на иллюстрациях и подписях к ним указаны и другие нарушения, не относящиеся к конкретным обсуждаемым в данном разделе типам.

1 группа. Аномалии морфологии глаз

Эти уродства затрагивают внешнее или внутреннее строение глазных яблок молодежи рыб (рис. 6–10).

1.1. Недоразвитие одного глазного яблока (рис. 6.1а). Размеры такого глаза несколько меньше нормы, он может иметь неправильную форму. Выраженность данного дефекта варьирует от едва заметного недоразвития до почти полного отсутствия глазного яблока (рис. 6.3а). На рисунках 7.1а и 7.2а представлена гистологическая картина подобных нарушений.

1.2. Недоразвитие обоих глазных яблок выражается в том, что оба глаза по размерам меньше нормы. Форма глазных яблок также может быть нарушена (рис. 12.3в).

1.3. Отсутствие одного глазного яблока (рис. 6.2а). Следует отличать от механической потери глаза. При врожденном отсутствии глаза глазница недоразвита и часто зарастает покровной тканью. Второй глаз при этом может быть абсолютно здоровым. Гистологическая картина подобного нарушения представлена на рисунке 7.3б.

1.4. Отсутствие обоих глазных яблок (рис. 6.3а, 11.3б). У личинки нет обоих глаз.

1.5. Опухоль в одном глазном яблоке (рис. 6.4а). Одно из глазных яблок увеличено в размере и имеет неправильную форму из-за того, что в нем присутствует опухолевидное образование. Ранее отмечалось (Mandrioli et al., 2014), что в единичных случаях глазная глиомеврома может образовываться и у взрослых особей, но влияние факторов окружающей среды (например, водных загрязняющих веществ) не может быть оценено из-за единичности подобных фактов. Предполагается, что такие опухоли могут быть следствием микобактериоза или других инфекций, но не исключено, что и загрязнение окружающей среды может играть определенную потенциальную роль (Mandrioli et al., 2014).

1.6. Опухоли в обоих глазных яблоках (рис. 6.5а). Гистологическая картина подобного нарушения представлена на рисунке 7.4а.

1.7. Смещение хрусталика от нормального положения в одном глазном яблоке (рис. 6.6а). Хрусталик, имеющий нормальную форму и размеры, находится не в центре глазного яблока, а смещен к его периферии.

1.8. Смещение хрусталика в обоих глазных яблоках (рис. 8.1а, 8.2а). Подобные морфологические нарушения зачастую сопровождаются недоразвитием глазного яблока и наличием новообразований (рис. 8.1б, 8.2б).

1.9. Деформация хрусталика в одном глазном яблоке (рис. 8.3б). Хрусталик, в отличие от нормальной шарообразной формы и размера, имеет неправильную, деформированную форму, сморщенную замутненную структуру.

1.10. Деформация хрусталиков в обоих глазных яблоках.

1.11. Раздвоение хрусталика в одном глазном яблоке. В глазном яблоке, по размерам и форме соответствующем норме, либо в недоразвитом глазном яблоке (рис. 8.4в), имеется два хрусталика. Такие хрусталики могут быть вполне развитыми и иметь правильную шарообразную форму (рис. 8.4а,б).

1.12. Раздвоение одного глазного яблока (рис. 8.5а,б). С одной стороны головы находится одно глазное яблоко, имеющее перетяжку, в каждой полуобособленной части

которого содержится по одному хрусталику. С другой стороны головы находится нормальное глазное яблоко.

1.13. Раздвоение обоих глазных яблок (рис. 8.6а,б).

1.14. Разделение одного глазного яблока на три части (рис. 9.1а,б,в). Аномалия аналогичная предыдущей с тем лишь отличием, что глазное яблоко имеет не одну перетяжку, а две, делящих глаз на три части с обособленным хрусталиком в каждой. Подобная аномалия сразу для обоих глазных яблок у одной особи нами не встречалась.

1.15. Два обособленных глазных яблока разной степени развития с одной стороны головы, в каждом присутствует по одному обособленному хрусталику (рис. 9.2а,б). С другой стороны головы находится нормальное глазное яблоко.

1.16. По два оформленных глазных яблока с каждой стороны головы. Глазные яблоки, как и в предыдущем случае, по размерам меньше нормы, и имеют неправильную форму. Данная аномалия встречена единично.

1.17. Нестандартная локализация дополнительного недоразвитого глазного яблока. Кроме двух нормальных глаз особь имеет дополнительное глазное яблоко с оформленным хрусталиком и склерой. Однако дополнительный глаз недоразвит и имеет размер менее обычного. Зафиксировано всего несколько случаев обнаружения личинок рыб с подобной аномалией. В первом случае дополнительный глаз был локализован на нижней челюсти между жаберных крышек в левой задней части головы, во втором – в районе левого грудного плавника (рыбы отловлены в Саратовском водохранилище в районе Балаковской АЭС). Третий случай был зафиксирован в Кольцово-Мордовинской пойме Саратовского водохранилища, дополнительный недоразвитый глаз располагался в теменной области головы (рис. 9.3а).

1.18. Отслоение эпителия, покрывающего одно глазное яблоко. Между стекловидным телом глазного яблока и его эпителием имеется полость, заполненная жидкостью.

1.19. Отслоение эпителия, покрывающего оба глазных яблока (рис. 9.4а,б,в).

1.20. Смещение зрительной оси одного глазного яблока. Оба глазных яблока имеют нормальную форму, размеры и место локализации. Однако один глаз как бы вывернут в глазнице таким образом, что его зрительная ось сильно смещена (рис. 9.5а).

1.21. Нарушение пигментации одного глазного яблока (рис. 9.6а). На глазном яблоке присутствуют участки, лишенные пигмента, что не соответствует норме.

1.22. В редких случаях пигментация отсутствует полностью (рис. 10.1а).

1.23. Циклопия (рис. 10.2а). Данная аномалия выражается в том, что у личинки присутствует только один глаз, часто недоразвитый. Располагается он по центру головы (в норме это межглазничное пространство).

2 группа. Аномалии морфологии головы

Эти уродства затрагивают нарушения в морфологии головы и различные дефекты в строении жаберных крышек и челюстей (рис. 11–12).

2.1. Недоразвитие одной жаберной крышки (рис. 11.1а,б). Жаберная крышка по размерам меньше нормальной, в результате чего некоторые жаберные дуги постоянно остаются открытыми.

2.2. Недоразвитие обеих жаберных крышек.

2.3. Искривление одной жаберной крышки (рис. 11.2а). Жаберная крышка с одной стороны головы имеет неправильную форму при сохранении нормальных размеров (жаберные дуги открыты в той или иной степени).

2.4. Искривление обеих жаберных крышек.

2.5. Отсутствие одной жаберной крышки (рис. 11.3а). Жаберной крышки нет совсем, жаберные дуги обнажены полностью.

2.6. Полное отсутствие обеих жаберных крышек (рис. 12.3а, 12.4).

2.7. Искривление верхней челюсти (рис. 11.4а). Верхняя челюсть имеет заметную

постоянную деформацию, в результате чего ротовое отверстие постоянно приоткрыто.

2.8. Искривление нижней челюсти (рис. 11.4б, 11.5а). Ротовое отверстие постоянно приоткрыто в результате заметной деформации нижней челюсти.

2.9. Недоразвитие верхней челюсти (рис. 11.6а, 12.3г). Верхняя челюсть по размеру значительно меньше нормы, в результате чего ротовое отверстие постоянно широко открыто.

2.10. Недоразвитие нижней челюсти (рис. 11.6б, 12.3г). Ротовое отверстие постоянно широко открыто из-за того, что нижняя челюсть по размерам и форме не соответствует норме.

2.11. “Мопсовидная” деформация головы (рис. 12.1а). При данной аномалии рыло заметно короче нормы, при этом челюсти не имеют заметных отклонений от нормы.

2.12. Дорзо-вентральное уплощение головы (рис. 12.2а). Голова личинки при этом напоминает утиный клюв, то есть является деформированной в спинно-брюшной плоскости.

2.13. Асимметрия головы (рис. 12.3, 12.4). Данная аномалия выражается в неравномерном развитии правой и левой частей головы. В результате один глаз оказывается ниже или дальше другого.

2.14. Общее недоразвитие головы (рис. 12.4а). Наиболее тяжелая патология, выражается в полном отсутствии обоих глаз, обеих жаберных крышек, иногда и самих жабр.

3 группа. Аномалии морфологии плавников

Эта группа морфологических отклонений включает в себя различные аномалии плавников, их деформации, недоразвитие и отсутствие (рис. 13–15).

3.1. Недоразвитие одного грудного плавника (рис. 13.1а). Может выражаться в недоразвитии либо полном отсутствии лучей на одном грудном плавнике, а также в их сильном искривлении.

3.2. Недоразвитие обоих грудных плавников.

3.3. Отсутствие одного грудного плавника (рис. 13.2а, 16.1б). Выражается в полном отсутствии одного грудного плавника и является врожденной. Следует отличать от механической потери здорового плавника, в результате которой остается характерный след.

3.4. Отсутствие обоих грудных плавников. Данная аномалия встречается достаточно редко.

3.5. Недоразвитие одного брюшного плавника (рис. 13.4б). Данная аномалия была описана нами также и для взрослых рыб. Один из брюшных плавников имеет размеры меньше стандартных за счет недоразвития или искривления лучей.

3.6. Недоразвитие обоих брюшных плавников (рис. 13.3а).

3.7. Отсутствие одного брюшного плавника (рис. 13.4а). Особь имеет только один нормально развитый брюшной плавник, в то время как второй отсутствует полностью. Следует отличать от механической потери в результате травмы. В данном случае на месте отсутствующего плавника видны нарушения эпителия и брюшной стенки.

3.8. Отсутствие обоих брюшных плавников.

3.9. Недоразвитие анального плавника (рис. 13.5а). Частично отсутствуют, искривлены или недоразвиты лучи анального плавника.

3.10. Недоразвитие спинного плавника (рис. 13.5б, 13.6а). Частично отсутствуют, искривлены или недоразвиты лучи спинного плавника.

3.11. Недоразвитие одной из лопастей хвостового плавника (рис. 14.1а, 14.2а). Лучи верхней и нижней лопастей хвостового плавника развиты неравномерно, либо совсем отсутствуют (рис. 14.2а). Число лучей в одной из лопастей может быть ниже нормы.

3.12. Недоразвитие хвостового плавника (рис. 14.3а). Это уродство выражается в недоразвитии либо закладки хвостового плавника, либо одной из его лопастей, либо в

частичном отсутствии или искривлении его лучей.

3.13. Дополнительная лопасть в хвостовом плавнике (рис. 14.4а). Наблюдается дополнительная верхняя лопасть в хвостовом плавнике, сформированная некоторым количеством развитых костных лучей. Основание дополнительной лопасти расположено в месте расположения слабопигментированного новообразования. Данная аномалия обнаружена единично.

3.14. Наличие дополнительных брюшных плавников (рис. 14.5а). Обнаруживаются два недоразвитых брюшных плавника, ветвистые лучи которых вполне сформированы. Располагаются дополнительные плавники между нормальными брюшными и парой грудных плавников.

3.15. Наличие дополнительной закладки спинного плавника (рис. 14.6б) с начинающимися формироваться мезенхимными лучами. У карповых рыб в норме должен быть только один спинной плавник, в этом случае наличие дополнительной закладки является аномалией.

3.16. Раздвоение одного грудного плавника (рис. 15.1а). В данном случае лучи на одном грудном плавнике располагаются в два ряда. В каждом ряду лучи соединены межлучевой мембраной, как в нормальном плавнике. Данная аномалия в крайнем проявлении представляет собой наличие двух грудных плавников с одной стороны тела и одного – с другой.

3.17. Расчленение одного грудного плавника на три части. Данная аномалия отличается от нарушения № 3.16 только по количественному признаку.

3.18. Расчленение одного из брюшных плавников на три части (рис. 15.2б,в).

3.19. Дополнительные выросты плавниковой каймы (рис. 15.3а, 15.4а). Плавниковая кайма имеет дополнительные выросты не характерные для состояния нормы. Возможно, подобные образования возникают в местах последующих закладок дополнительных аномальных плавников.

3.20. Отсутствие хвостового плавника (рис. 15.5а). Это очень редкая аномалия, встречается только у предличинок на стадиях А и В. Выражается в полном врожденном отсутствии закладки хвостового плавника.

4 группа. Аномалии морфологии туловища

Известно, что наличие скелетных аномалий у костистых рыб, выращенных на фермах, в настоящее время является одной из основных проблем в аквакультуре (Boglione et al., 2013). Большинство аномалий осевого скелета, обнаруживаемых на самых ранних онтогенетических стадиях (только что вылупившаяся личинка или стадии, на которых скелетные ткани еще слабо дифференцированы), могут перерасти в суб-летальные скелетные аномалии на последующих этапах жизни (Witten et al., 2005), что не может положительно отразиться на дальнейшем развитии отдельных особей и популяций в целом.

В аквакультуре наиболее часто наблюдаемыми аномалиями осевого скелета являлись нотохордальные укорочения и искривления (лордоз, сколиоз, С-образное тело). Подробные последствия характерны при воздействии тяжелых металлов, фосфорорганических пестицидов, дитиокарбаматов (ДКС, пестициды), фипронила (фенилпиразольный инсектицид, используемый в водной среде или вблизи нее, т. е. рисовые поля), дисульфидов и радиации на эмбрионы рыб (Van Leeuwen et al., 1986; Middaugh et al., 1990; Stehr et al., 2006; Jezierska et al., 2009). Мы предполагаем, что в нашем случае аномалии позвоночника у молоди рыб также вызваны поллютантами различного происхождения, присутствующими в воде исследованных водоемов и водотоков.

В данную группу аномалий включены искривления хорды различной степени тяжести и недоразвитие хвостового отдела тела (рис. 16).

4.1. Слабая степень искривления хорды (рис. 16.1а). Данное уродство выражается в

незначительной вертикальной или горизонтальной деформации хорды.

4.2. Средняя степень искривление хорды (рис. 16.2, 16.3а). Искривления хорды, так называемые горбы, более выражены, чем в предыдущем случае. Подобные нарушения могут наблюдаться одновременно в туловищном и хвостовом отделах тела (рис. 16.3а,б).

4.3. Сильное искривление хорды (рис. 16.4а, 16.5а). Деформации носят ярко выраженный характер, их может быть несколько. Зачастую подобные нарушения возникают в местах локализации различных новообразований (рис. 16.4б). Искривления могут проявляться как в горизонтальной, так и в вертикальной плоскости (рис. 16.5а,б).

4.4. Недоразвитие хвостового отдела тела (рис. 3.1.11.6а). При нормально развитом туловищном отделе тела, хвостовой отдел смотрится укороченным из-за слабого развития хорды и миотомов. В результате личинка выглядит непропорциональной.

5 группа. Аномалии внутреннего строения тела

К этой группе относятся аномалии, затрагивающие внутреннее строение органов и тканей и обнаруживающиеся у личинок рыб визуально ввиду прозрачности их тела.

5.1. Нарушение внутреннего строения головы (рис. 17.1б). Внутри головы явно просматривается некоторая полость, которая у нормально развитых особей отсутствует. Визуально наблюдаются нарушения в строении костей черепа, их расположение не соответствует норме.

5.2. Тройной плавательный пузырь (рис. 17.2а), имеющий три отделения вместо нормальных двух. Данная аномалия встречена единично.

6 группа. Аномалии в характере пигментации тела

На теле личинок рыб и мальков в норме всегда присутствует видоспецифичный пигментный рисунок. К данной группе аномалий относятся различные нарушения расположения пигмента на теле особей (рис. 18).

6.1. Пигментированное образование около одного глазного яблока (рис. 18.1а). В непосредственной близости от глазного яблока или в прямом контакте с ним присутствует черное пигментное образование, размер которого может варьировать.

6.2. Пигментированные образования около обоих глазных яблок (рис. 18.2а). Пигментомы располагаются около обоих глазных яблок, подобные образования могут быть множественными.

6.3. Нарушение видоспецифичного пигментного рисунка на покровах тела (рис. 16.6б,в; 18.3а). При этой аномалии нарушается размер, форма и порядок расположения пигментных клеток. Это приводит к нарушению видоспецифичного пигментного рисунка, являющегося классификационным признаком. Подобные нарушения могут локализоваться в любой части тела (рис. 18.3а,б; 18.4а,б).

7 группа. Аномалии, связанные с наличием непигментированных опухолей наружной локализации

Как и в случае с внутриглазными новообразованиями, такие опухоли могут быть следствием микобактериоза в редких случаях (Mandrioli et al., 2014), но мы считаем, что основным фактором определяющим их появление у молоди рыб является загрязнение окружающей среды.

7.1. Непигментированная опухоль около одного глазного яблока (рис. 6.2б, 19.1а, 19.2а). Наиболее частым местом локализации новообразований такого вида является область вокруг глаз.

7.2. Две и более непигментированных опухоли в области глазных яблок. Часто непигментированные новообразования сопровождаются пигментированными и слабопигментированными опухолями (рис. 19.1б, 19.2б).

7.3. Непигментированные новообразования в туловищном отделе тела (рис. 19.3г). В туловищном отделе тела белые опухоли локализуются гораздо реже, чем в области глаз.

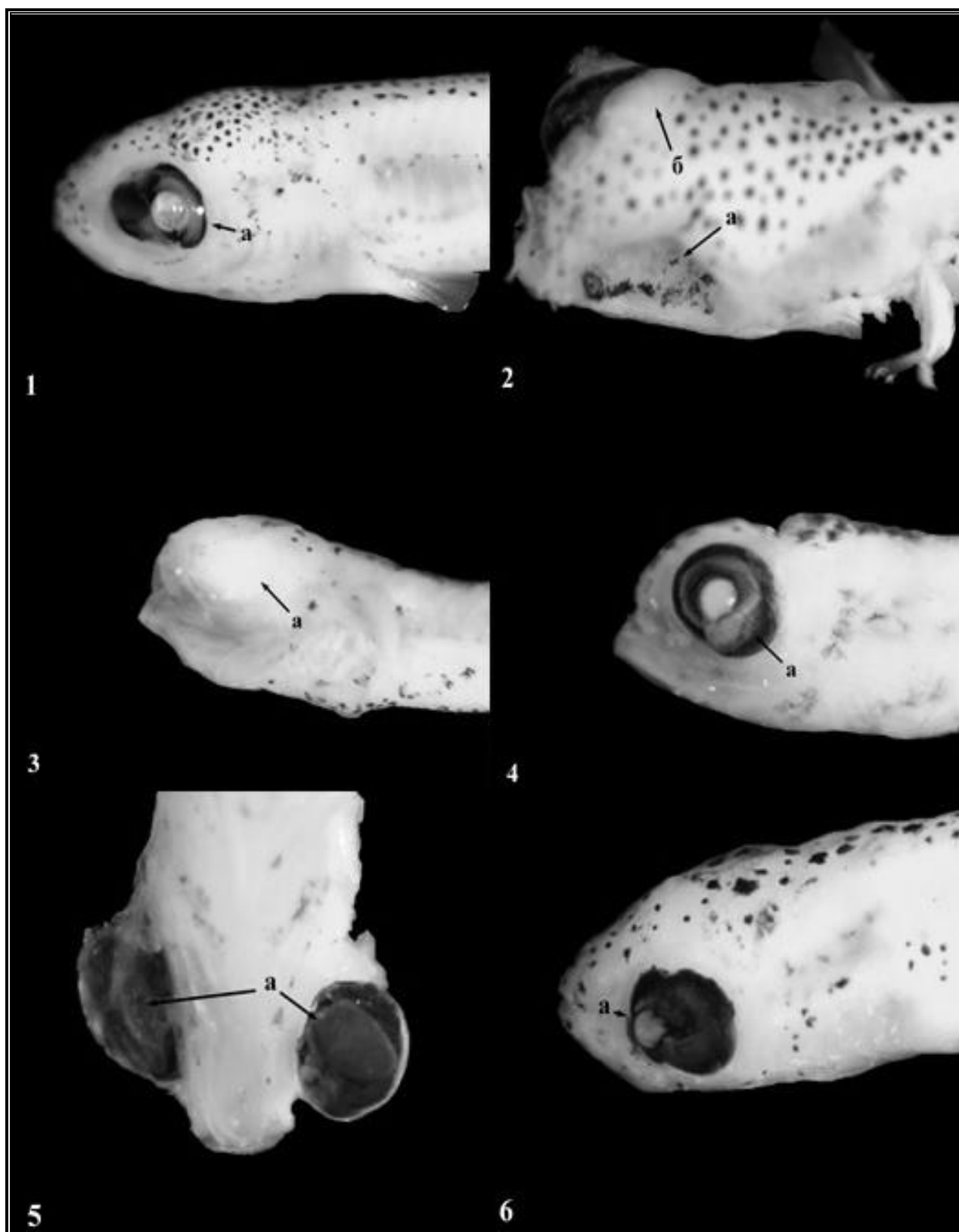


Рис. 6. Нарушения морфологии глаз. 1 – уклейка (E), вид слева ($\times 32$), а – недоразвитие левого глазного яблока; 2 – язь (C₂), вид слева ($\times 32$), а – отсутствие левого глазного яблока, б – непигментированная опухоль около правого глазного яблока; 3 – плотва (C₁), вид слева ($\times 32$), а – отсутствие обоих глазных яблок; 4 – плотва (C₂), вид слева ($\times 32$), а – опухоль внутри левого глазного яблока; 5 – язь (C₂), вид снизу ($\times 32$), а – опухоли внутри обоих глазных яблоках; 6 – уклейка (C₂), вид слева ($\times 32$), а – смещение хрусталика от нормального положения в левом глазном яблоке.

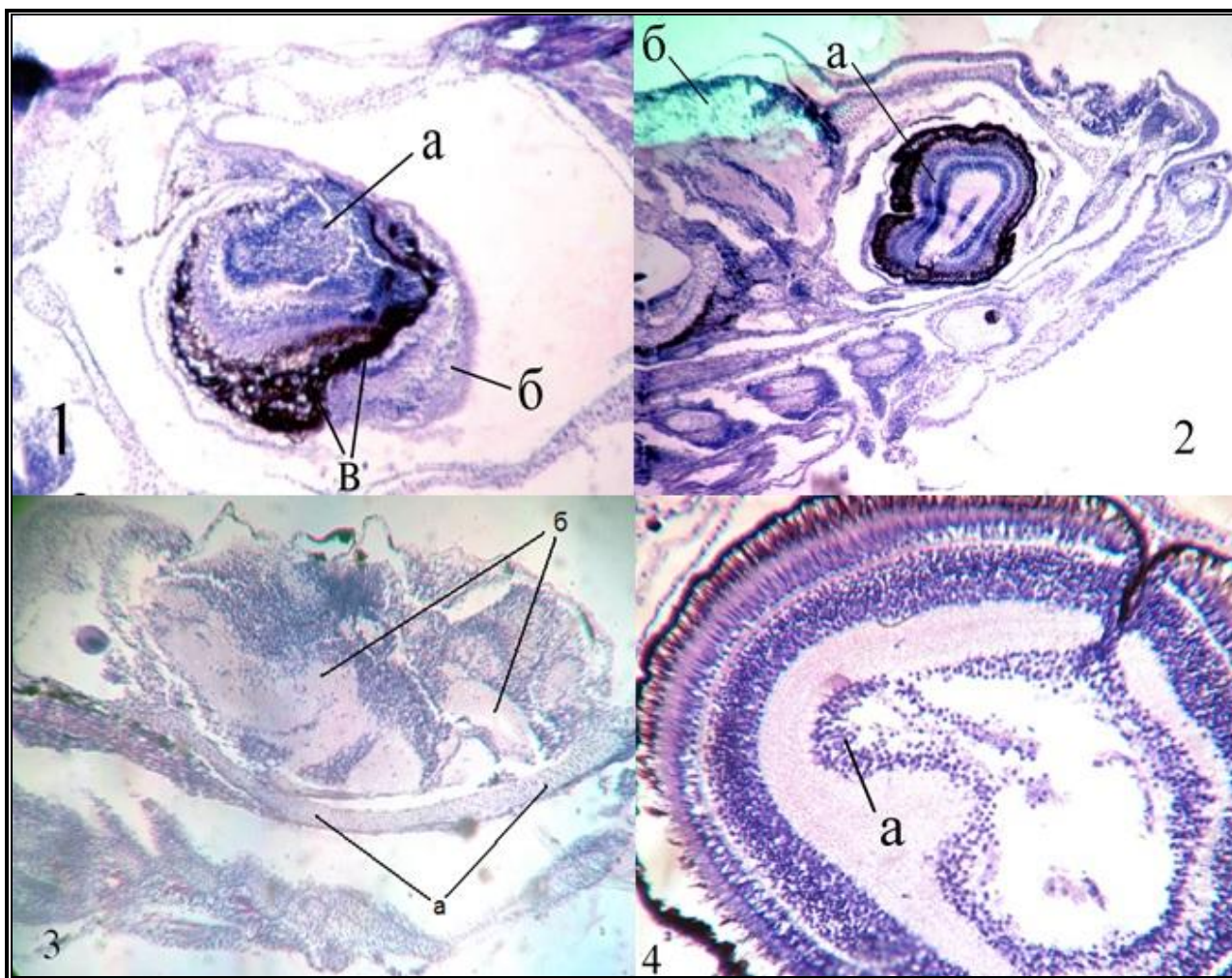


Рис. 7. Гистологическая картина нарушений морфологии глаз. 1 – плотва (C_2), вид сбоку ($\times 50$), общее недоразвитие глазного яблока; а – недоразвитое глазное яблоко, б – непигментированная опухоль позади глазного яблока, в – пигментированная опухоль снизу недоразвитого глазного яблока. Хорошо видно, что глазное яблоко по размеру вдвое меньше нормального, поэтому больший объем глазничной полости не заполнен. 2 – язь, (C_1), вид сбоку ($\times 50$), а – незначительное, но заметное недоразвитие глазного яблока, клеточные структуры глаза относительно сформированы, но глазное яблоко существенно деформировано и уступает в размерах нормальному, б – непигментированное новообразование около недоразвитого правого глазного яблока; 3 – густера (C_2), вид сверху ($\times 100$), отсутствие глазного яблока, глазница заполнена рыхлой пигментированной массой: а – хрящ, образующий полость глазницы, б – рыхлая слабопигментированная ткань; 4 – язь (C_2), вид сбоку ($\times 200$), а - опухоль внутри глазного яблока.

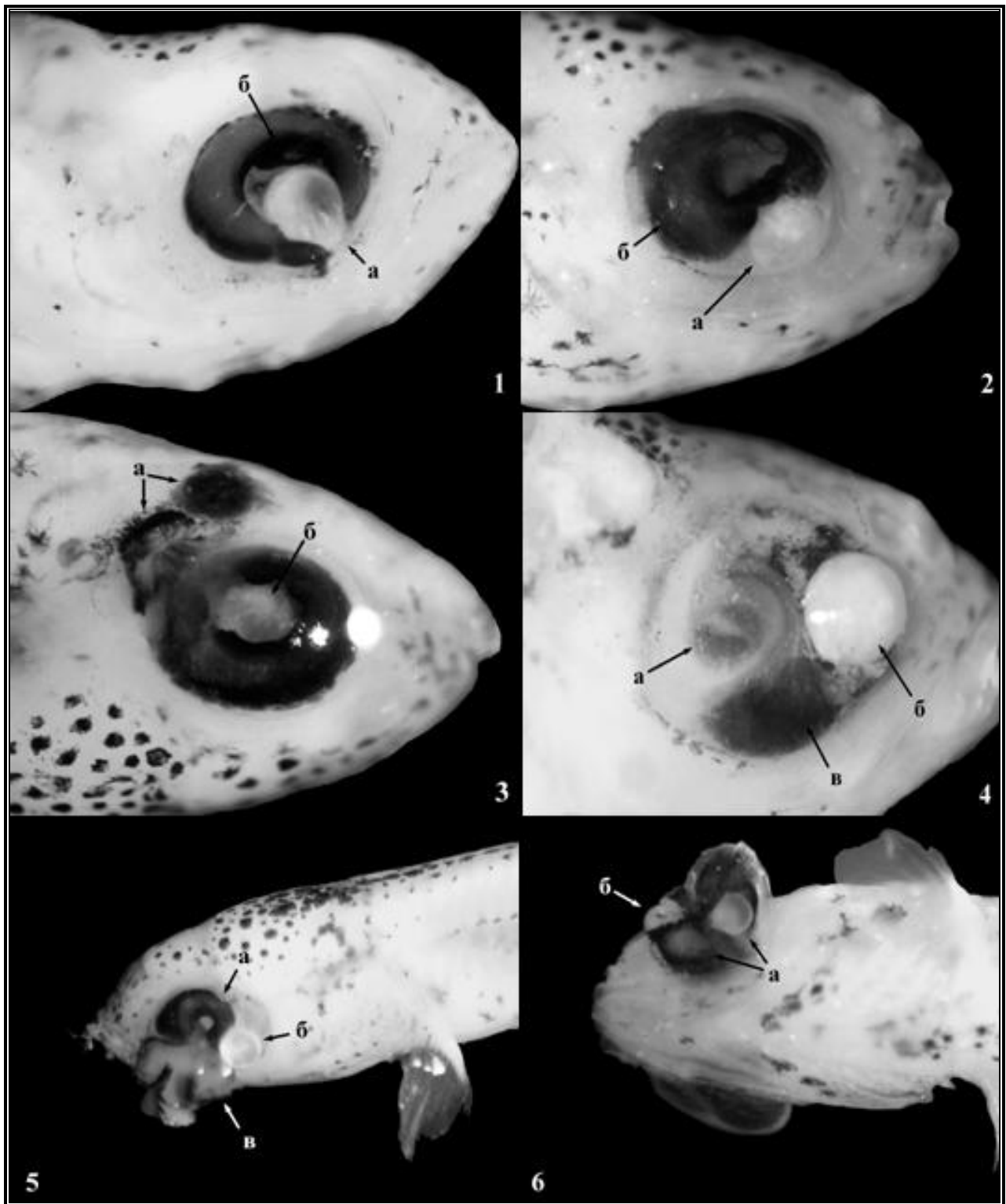


Рис. 8. Нарушения морфологии глаз. 1 – уклейка (D_2), вид справа ($\times 56$), а – смещение хрусталика от нормального положения в правом глазном яблоке, б – пигментированное новообразование около недоразвитого глазного яблока; 2 – уклейка (D_2), вид справа ($\times 56$), а – хрусталик находится вне правого глазного яблока, б – недоразвитое глазное яблоко без хрусталика; 3 – плотва (D_2), вид слева ($\times 56$), а – пигментированные опухоли около левого глаза и на нижней челюсти, б – деформация хрусталика в левом глазном яблоке; 4 – плотва (F), вид справа ($\times 56$), а, б – два хрусталика в правом недоразвитом глазном яблоке (в); 5 – уклейка (E), вид слева ($\times 32$), а, б – два соединенных недоразвитых глазных яблока с развитыми хрусталиками, в – пигментированная опухоль; 6 – уклейка (C_2), вид справа ($\times 32$), а, б – два соединенных недоразвитых глазных яблока с развитыми хрусталиками.

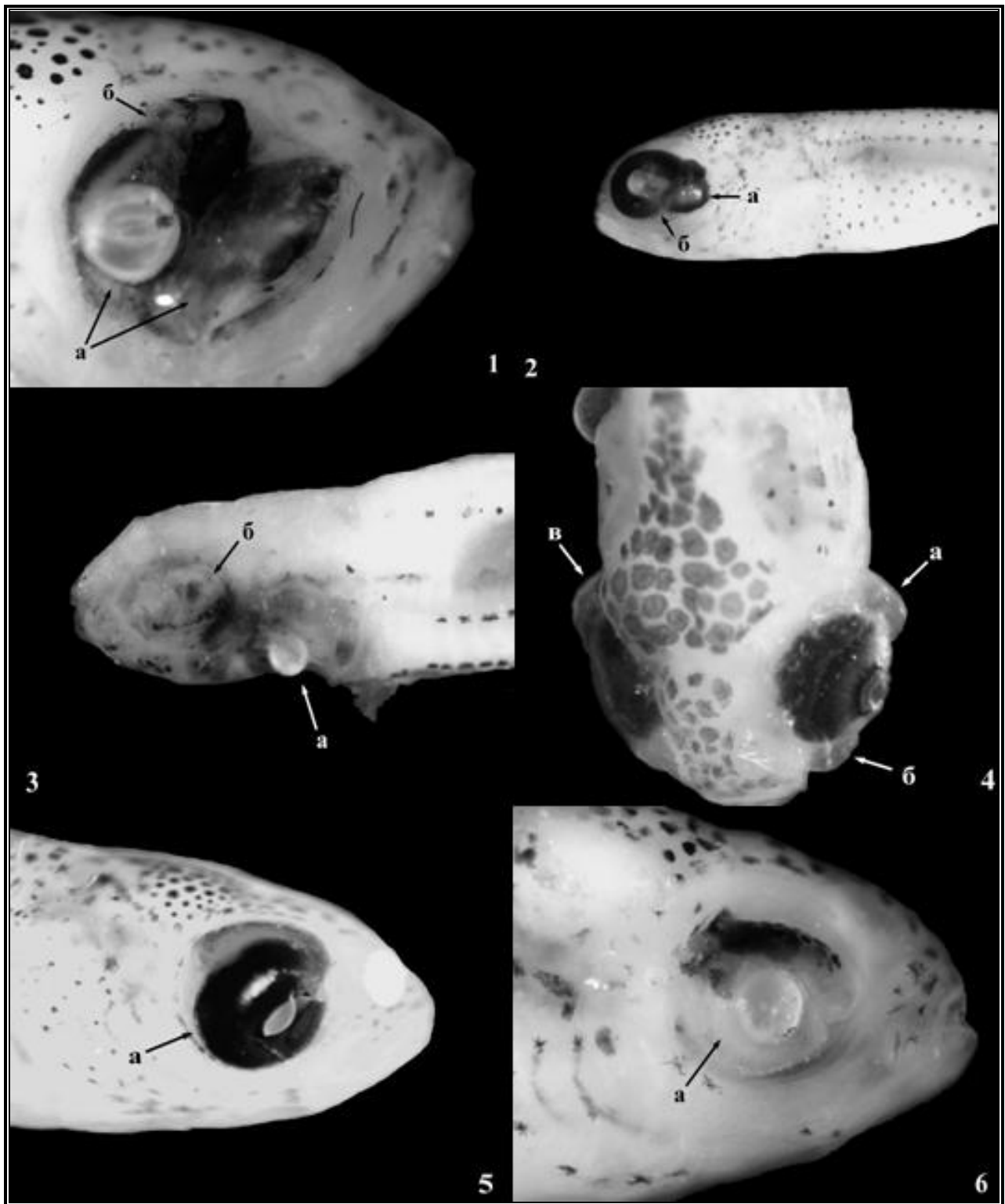


Рис. 9. Нарушения морфологии глаз. 1 – уклейка (E), вид справа ($\times 56$), растройство правого глазного яблока, а, б, в – три недоразвитых соединенных между собой глазных яблока с тремя хрусталиками разного размера; 2 – горчак (D1), вид слева ($\times 32$), а – недоразвитое обособленное глазное яблоко с развитым хрусталиком, б – второе развитое глазное яблоко; 3 – красноперка (C₂), вид справа-снизу ($\times 32$), а – недоразвитое глазное яблоко с развитым хрусталиком в теменной области головы, б – недоразвитое правое глазное яблоко; 4 – плотва (C₂), вид сверху ($\times 56$), а, б, в – отслоение эпителия обоих глазных яблок; 5 – плотва (E), вид справа ($\times 32$), а – смещение зрительной оси правого глазного яблока; 6 – плотва (D₂), вид справа ($\times 32$), а – отсутствие пигментации основной части правого глазного яблока.

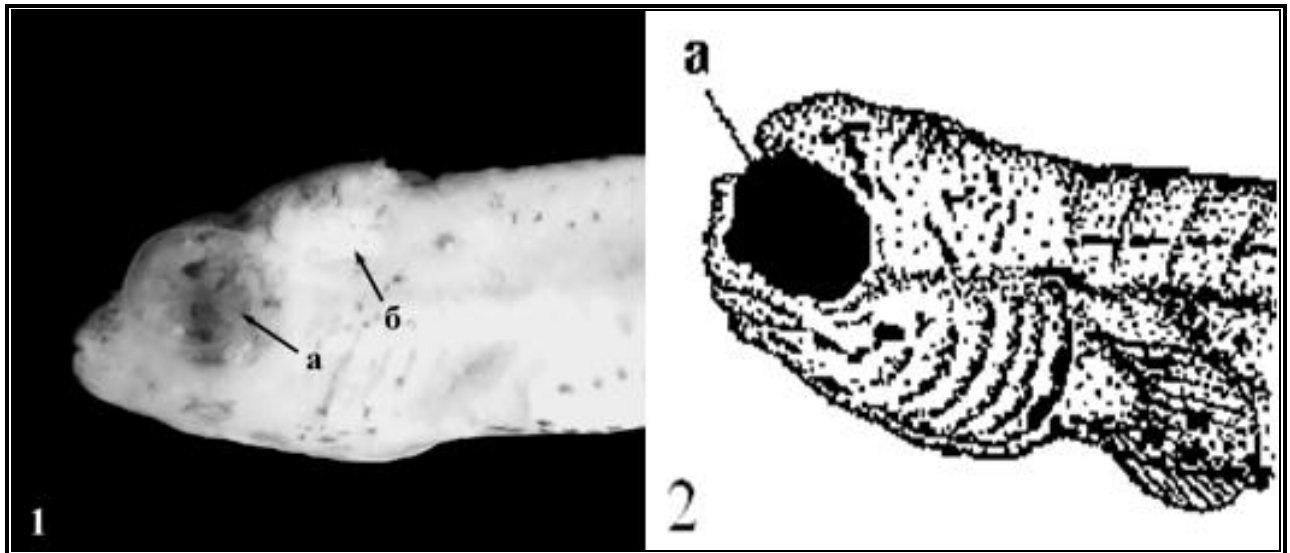


Рис. 10. Нарушения морфологии глаз. 1 – плотва (D_2), вид слева ($\times 32$), а – полное отсутствие пигментации левого глазного яблока; б – нормальный глаз; 2 – уклейка (D_1), вид слева, а – один глаз в середине лобной области головы (циклопия).

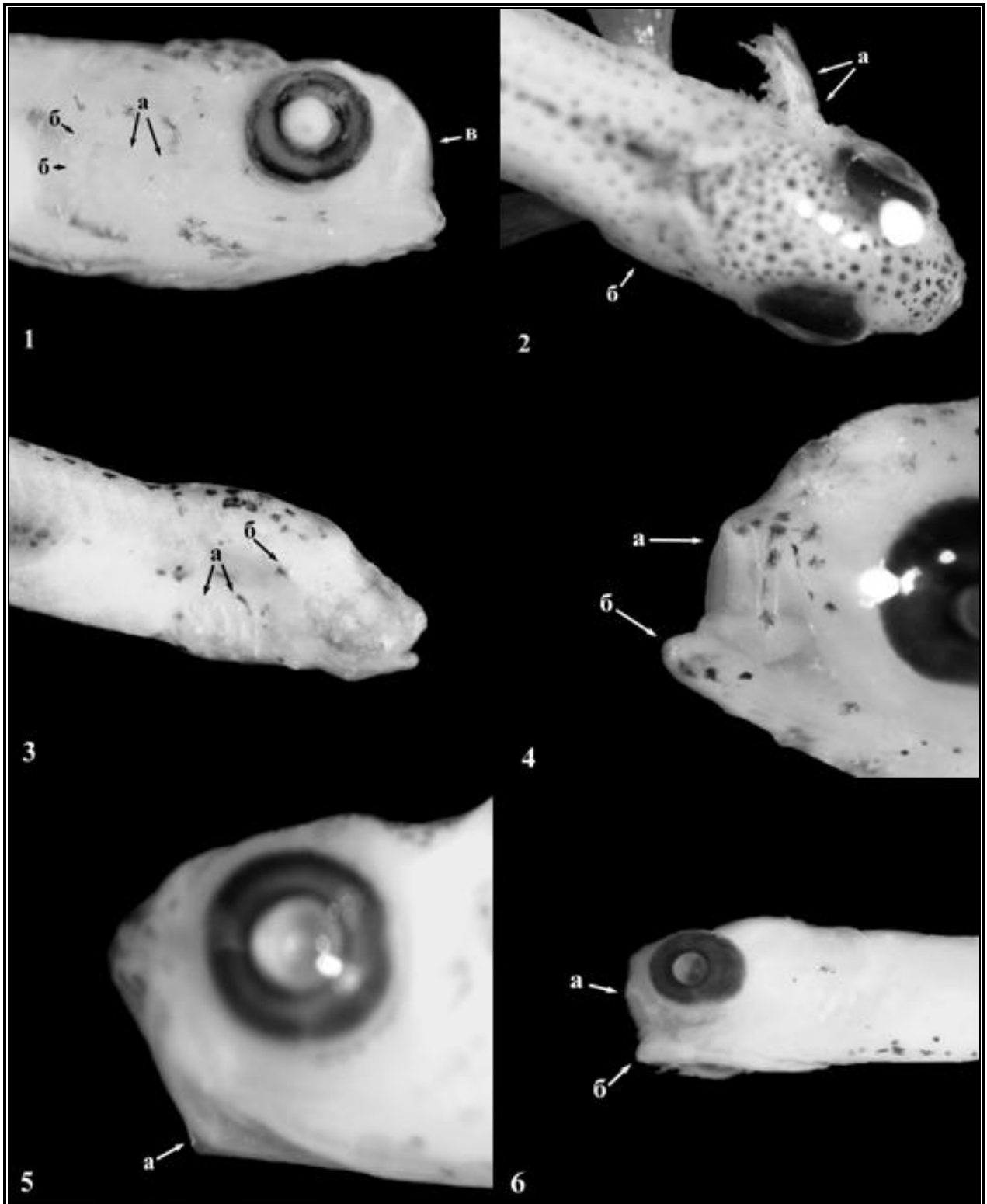


Рис. 11. Нарушения морфологии головы. 1 – плотва (C_2), вид справа ($\times 32$), недоразвитие правой жаберной крышки, а – короткая, недоразвитая жаберная крышка, б – незащищенные жаберные дуги, в – недоразвитие верхней челюсти; 2 – уклейка (E), вид сверху ($\times 32$), а – искривление левой жаберной крышки, б – нормальная правая жаберная крышка; 3 – уклейка (C_1), вид справа ($\times 32$), а – полное отсутствие правой жаберной крышки, б – отсутствие правого глазного яблока; 4 – уклейка (E), вид слева ($\times 56$), а – искривление верхней челюсти, б – искривление нижней челюсти; 5 – уклейка (E), вид слева ($\times 56$), а – искривление нижней челюсти; 6 – язь (C_1), вид слева ($\times 32$), а – недоразвитие верхней челюсти, б – недоразвитие нижней челюсти.

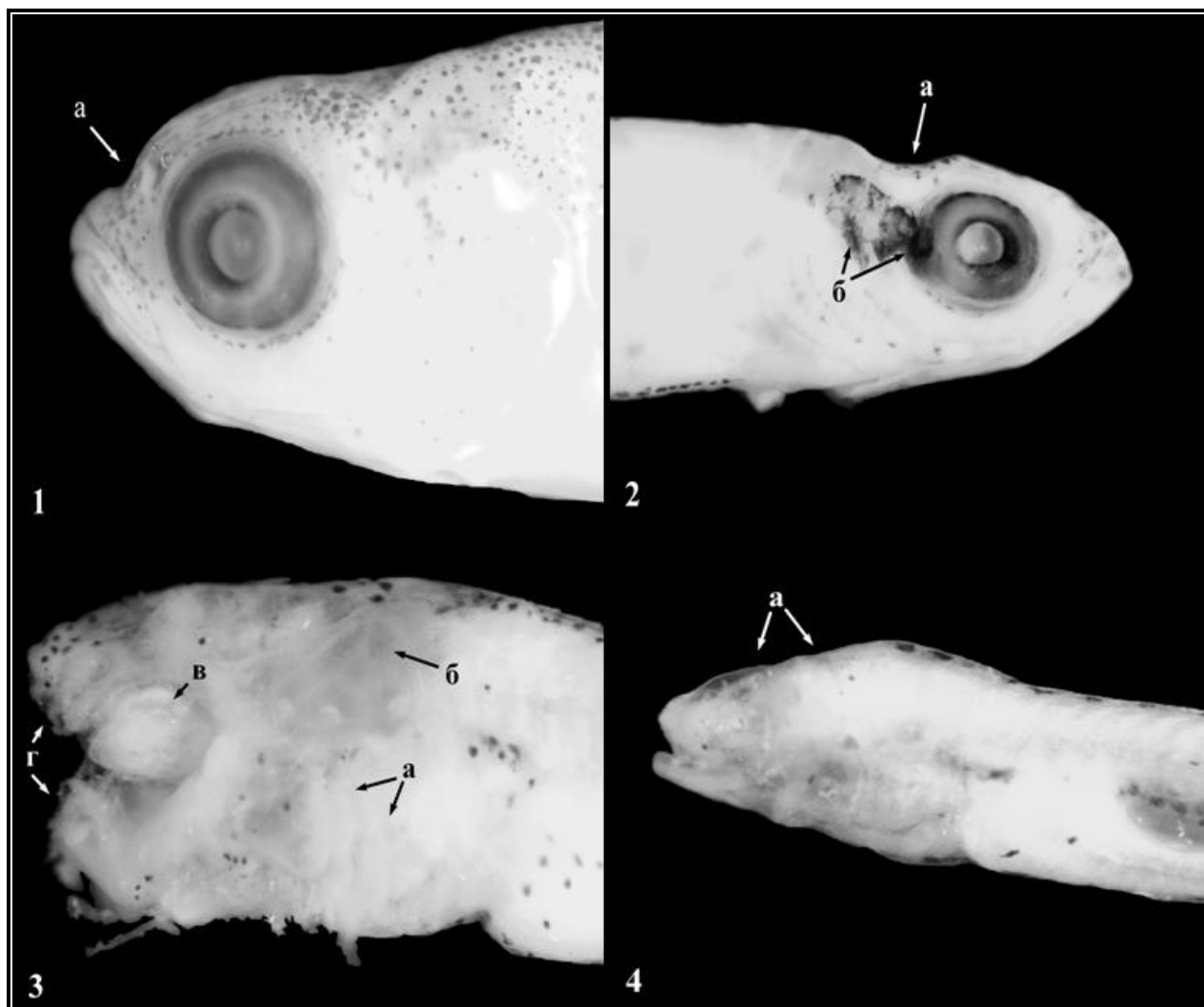


Рис. 12. Нарушения морфологии головы. 1 – плотва (F), вид слева ($\times 56$), а – «мопсовидная» деформация головы; 2 – уклейка (E), вид справа ($\times 32$), а – дорзо-вентральная деформация головы (уплощение); 3 – плотва (C_1), вид слева ($\times 56$), общая асимметрия и недоразвитие головы: а – отсутствие левой жаберной крышки, б – нарушение внутреннего строения черепной коробки, в – сильное недоразвитие глазного яблока, г – сильное недоразвитие верхней и нижней челюсти; 4 – уклейка (C_1), вид слева ($\times 32$), а – общее недоразвитие головы (отсутствие жаберных крышек, глаз, асимметрия головы, нарушение внутреннего строения).

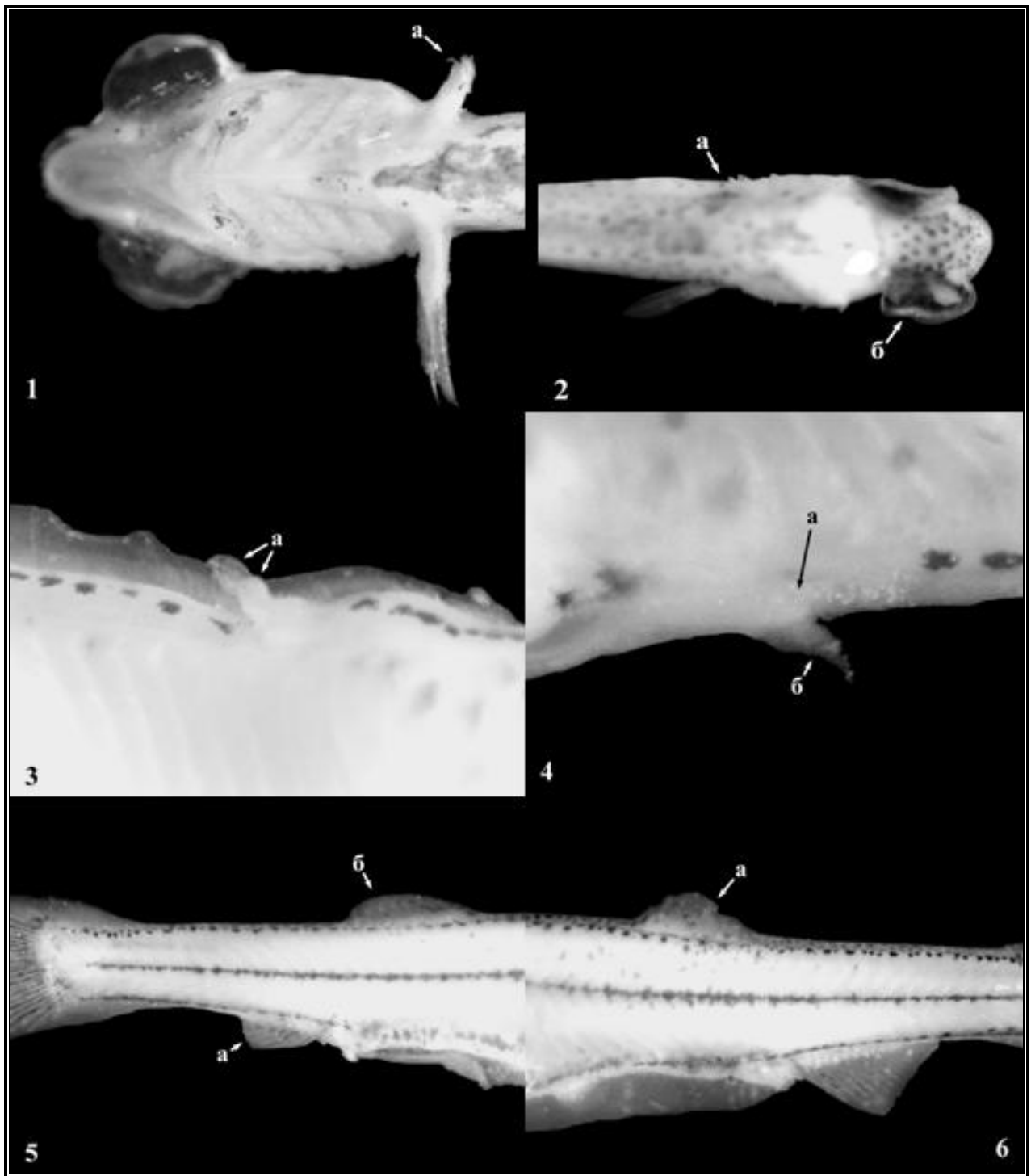


Рис. 13. Нарушения морфологии плавников. 1 – красноперка (C_2), вид снизу ($\times 56$), а – недоразвитие левого грудного плавника (P) (отсутствие лучей); 2 – горчак (D_2), вид сверху ($\times 32$), а – отсутствие левого P, б – опухоль в правом глазном яблоке; 3 – уклейка (E), вид слева-снизу ($\times 56$), а – недоразвитие обоих брюшных плавников (V); 4 – уклейка (E), вид слева ($\times 56$), а – отсутствие левого V, б – недоразвитие правого V; 5 – плотва (D_2), вид справа ($\times 32$), а – недоразвитие анального плавника (A), б – недоразвитие спинного плавника; 6 – плотва (D_2), вид слева ($\times 32$), а – недоразвитие спинного плавника (D).

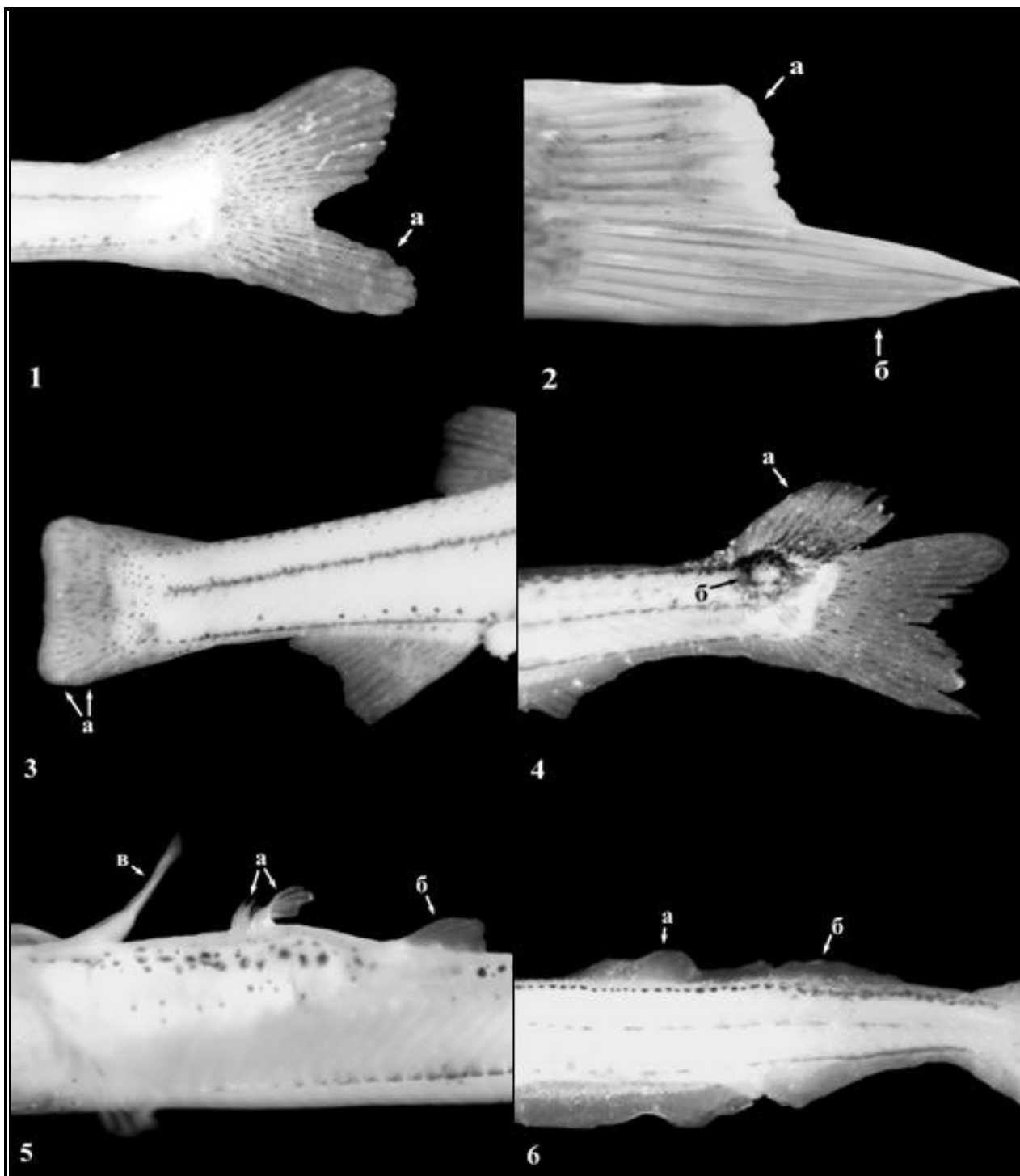


Рис. 14. Нарушения морфологии плавников. 1 – плотва (D_2), вид слева ($\times 32$), а – недоразвитие нижней лопасти хвостового плавника (С); 2 – бычок-кругляк (Н), вид слева ($\times 16$), а – недоразвитие и искривление лучей верхней лопасти С, б – нормально развитая нижняя лопасть С; 3 – плотва (Е), вид справа ($\times 32$), а – недоразвитие С, лучи обеих лопастей недоразвиты и укорочены; 4 – язь (D_1), вид слева ($\times 32$), а – дополнительная лопасть С, б – слабопигментированное новообразование в основании С; 5 – уклейка (Е), вид снизу ($\times 32$), а – дополнительные два V, б – нормальная пара V, в – грудные плавники; 6 – язь (C_2), вид слева ($\times 32$), а – закладка нормального спинного плавника, б – закладка дополнительного спинного плавника (D).

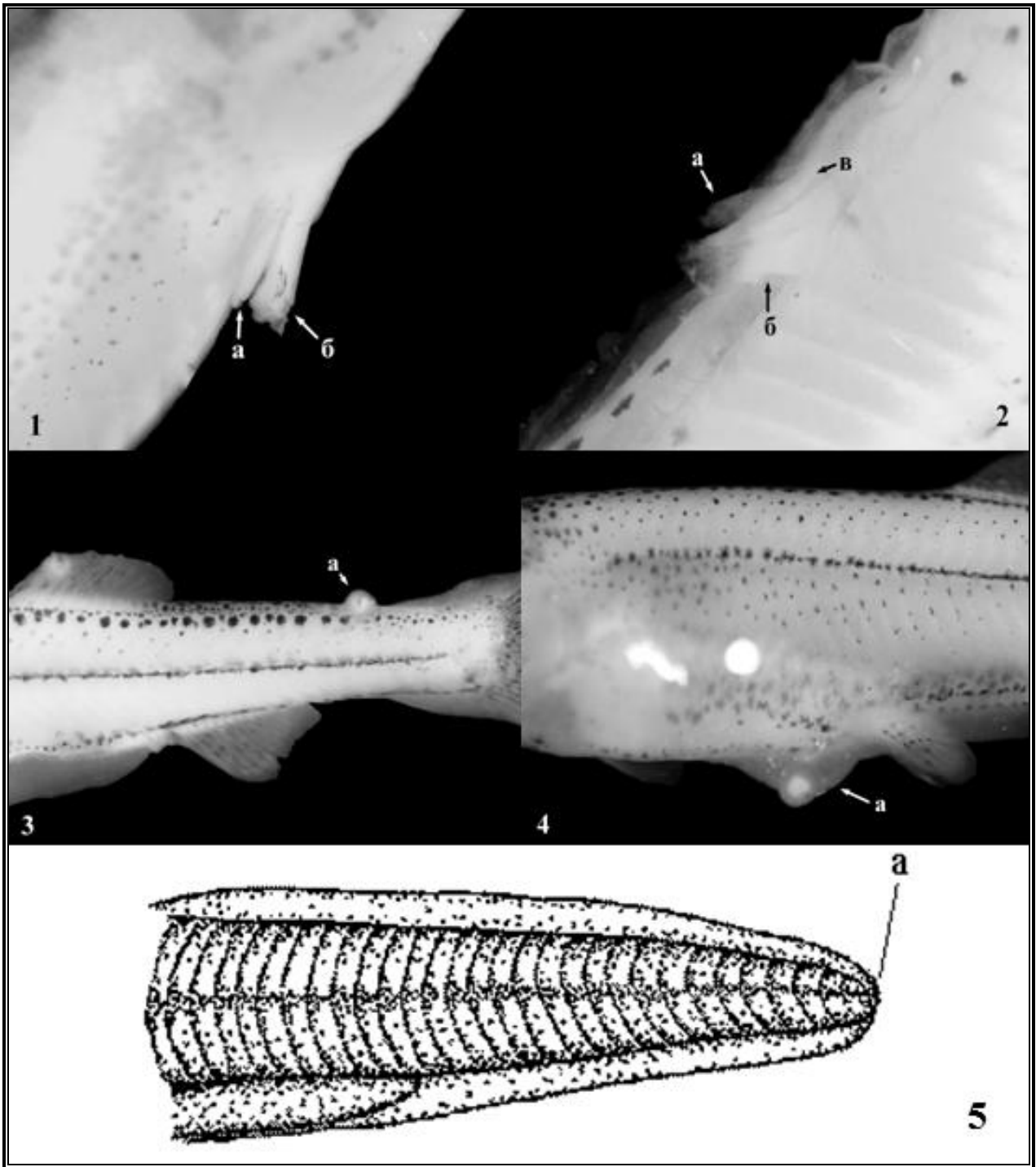


Рис. 15. Нарушения морфологии плавников. 1 – язь (D_2), вид снизу ($\times 56$), а – дополнительный грудной плавник с одной стороны тела, расположенный под нормальным грудным плавником, оба плавника с недоразвитыми лучами; 2 – уклейка (E), вид снизу ($\times 56$), а – недоразвитый правый V, б, в – расчленение основания левого V на три части, лучи недоразвиты; 3 – плотва (D_2), вид слева ($\times 32$), а – аномальный вырост в верхнехвостовой части плавниковой каймы; 4 – плотва (E), вид слева ($\times 32$), а – аномальный вырост брюшной части плавниковой каймы; 5 – густера (B), вид слева, а – отсутствие закладки хвостового плавника.

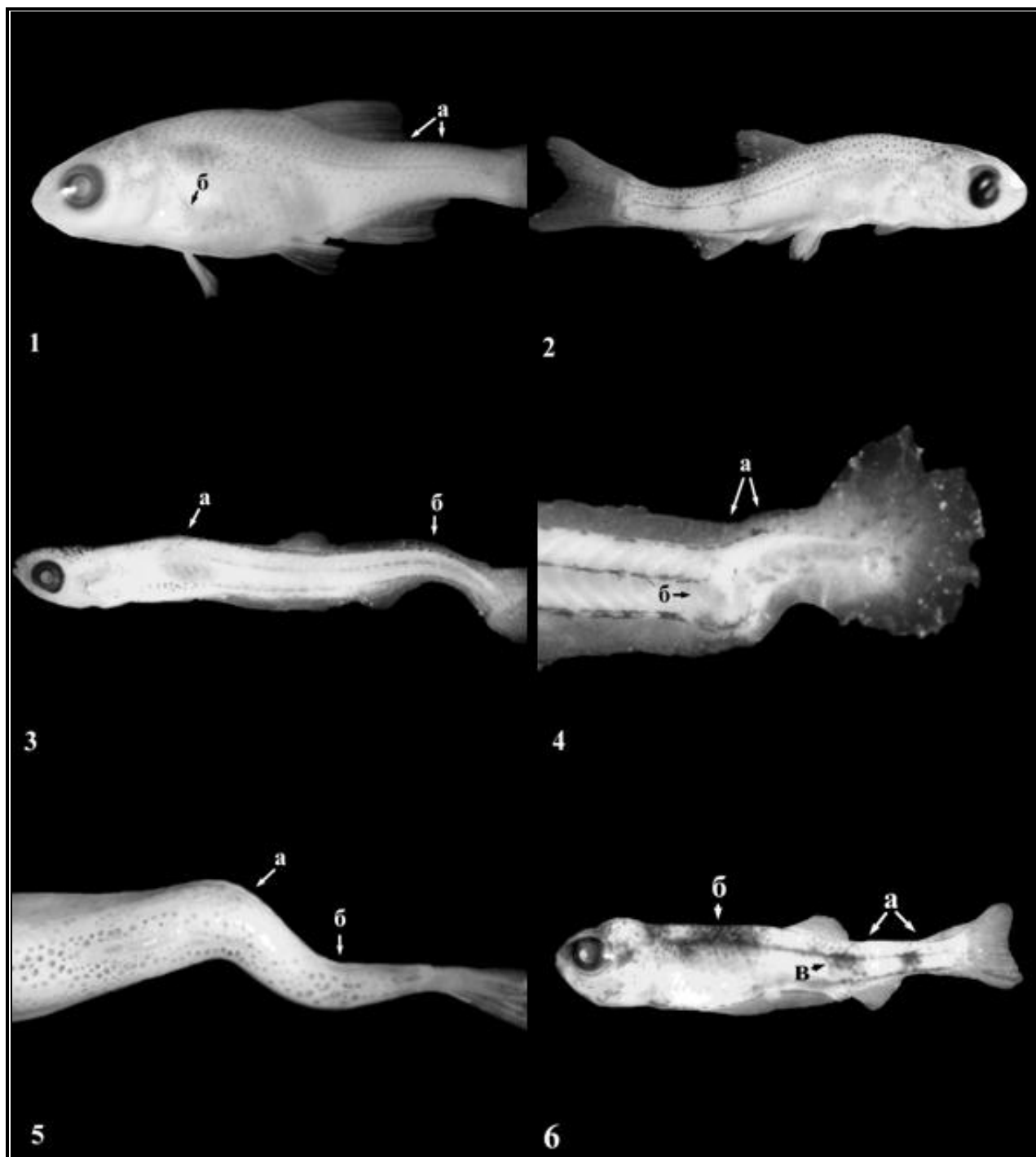


Рис. 16. Нарушения морфологии туловища. 1 – горчак (F), вид слева ($\times 16$), а – слабое искривление позвоночника в хвостовом отделе тела, б – отсутствие левого P; 2 – плотва (E), вид справа ($\times 16$), среднее искривление позвоночника; 3 – язь (C_2), вид слева ($\times 16$), а – среднее искривление хорды в туловищном отделе тела, б – среднее искривление хорды в хвостовом отделе тела; 4 – плотва (C_1), вид слева ($\times 32$), а – сильное искривление хорды в хвостовом отделе тела, б – непигментированная опухоль в месте искривления; 5 – плотва (F), вид сверху ($\times 32$), а, б – сильные горизонтальные искривления позвоночника в хвостовом отделе тела; 6 – плотва (D_2), вид слева ($\times 16$), а – недоразвитие хвостового отдела тела, б, в – нарушение пигментного рисунка в туловищном и хвостовом отделах тела.

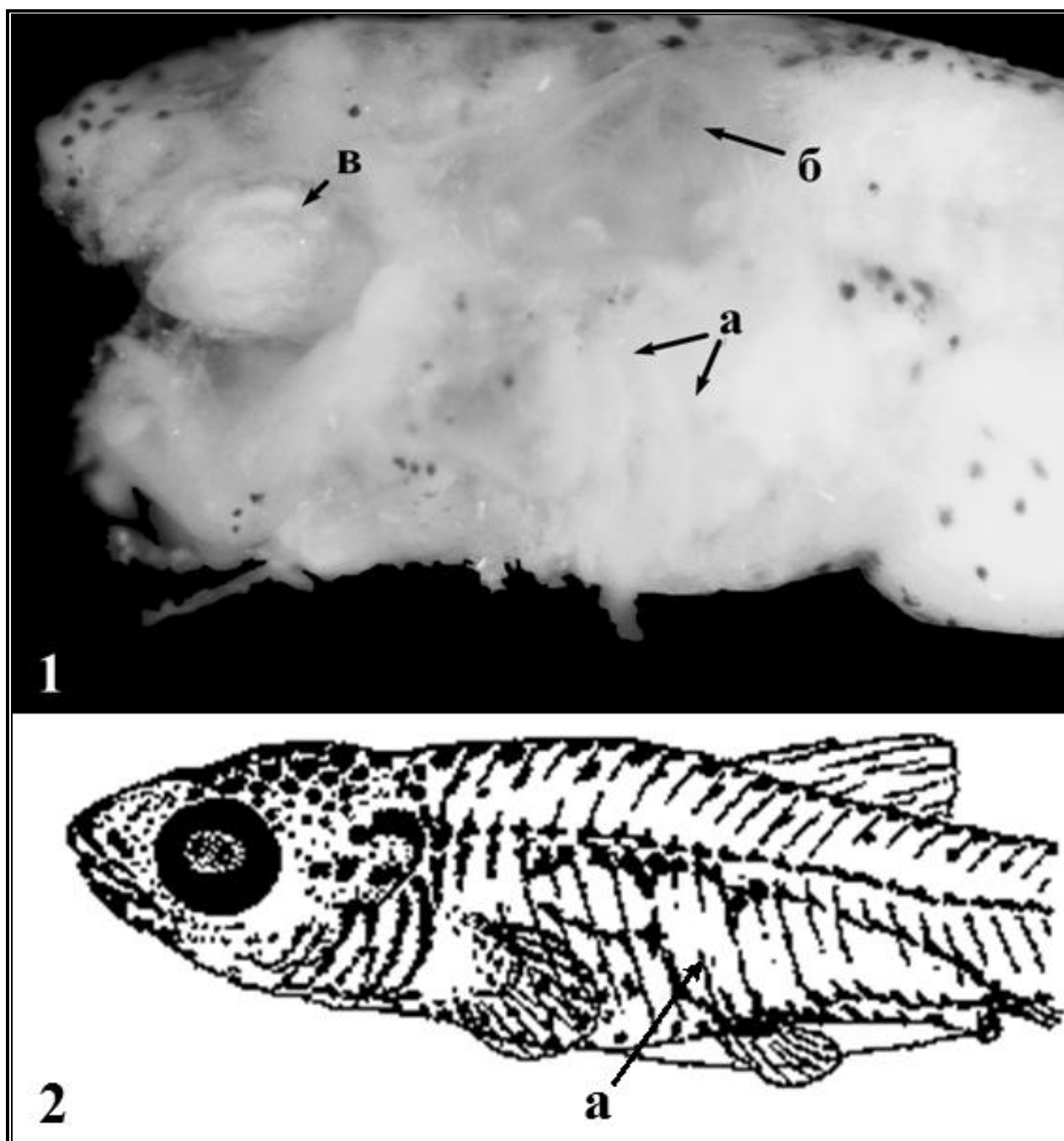


Рис. 17. Нарушения внутреннего строения некоторых органов. 1 – плотва (C_1), вид слева ($\times 56$), а – отсутствие левой жаберной крышки, б – нарушение внутреннего строения черепной коробки, в – сильное недоразвитие глазного яблока; 2 – лещ (E), вид сбоку: а – тройной плавательный пузырь.

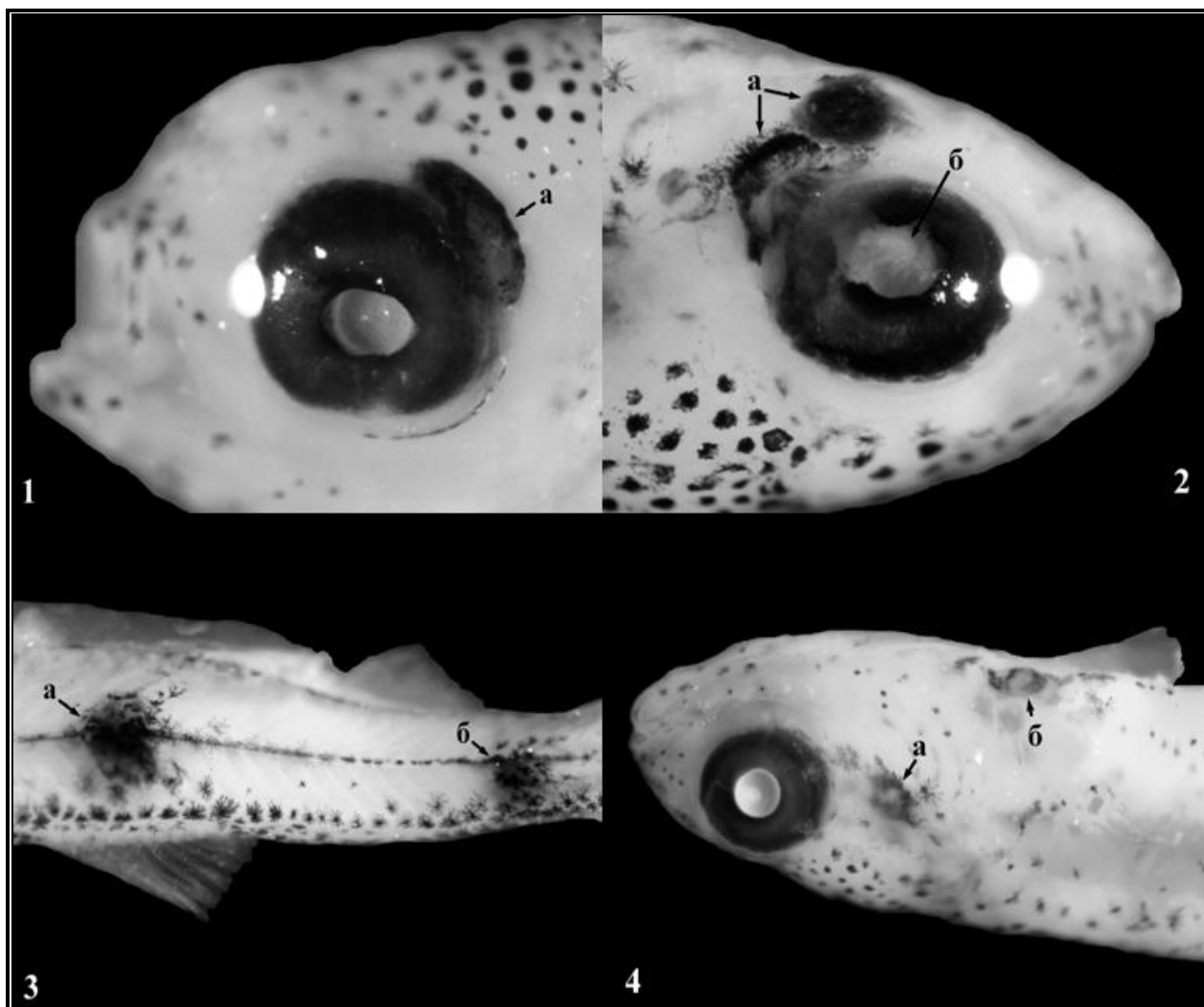


Рис. 18. Нарушения пигментации тела. 1 – уклейка (E), вид слева ($\times 56$), а – пигментированное образование около левого глазного яблока; 2 – плотва (D_2), вид слева ($\times 56$), а – пигментированные образования около левого глаза и на нижней челюсти, б – деформация хрусталика; 3 – плотва (D_2), вид справа ($\times 32$), а – нарушение видоспецифичного пигментного рисунка в туловищном отделе тела, б – нарушение видоспецифичного пигментного рисунка в хвостовом отделе тела; 4 – лещ (D_2), вид справа ($\times 32$), а – нарушение пигментного рисунка на жаберной крышке, б – нарушение пигментации в основании грудных плавников (P).

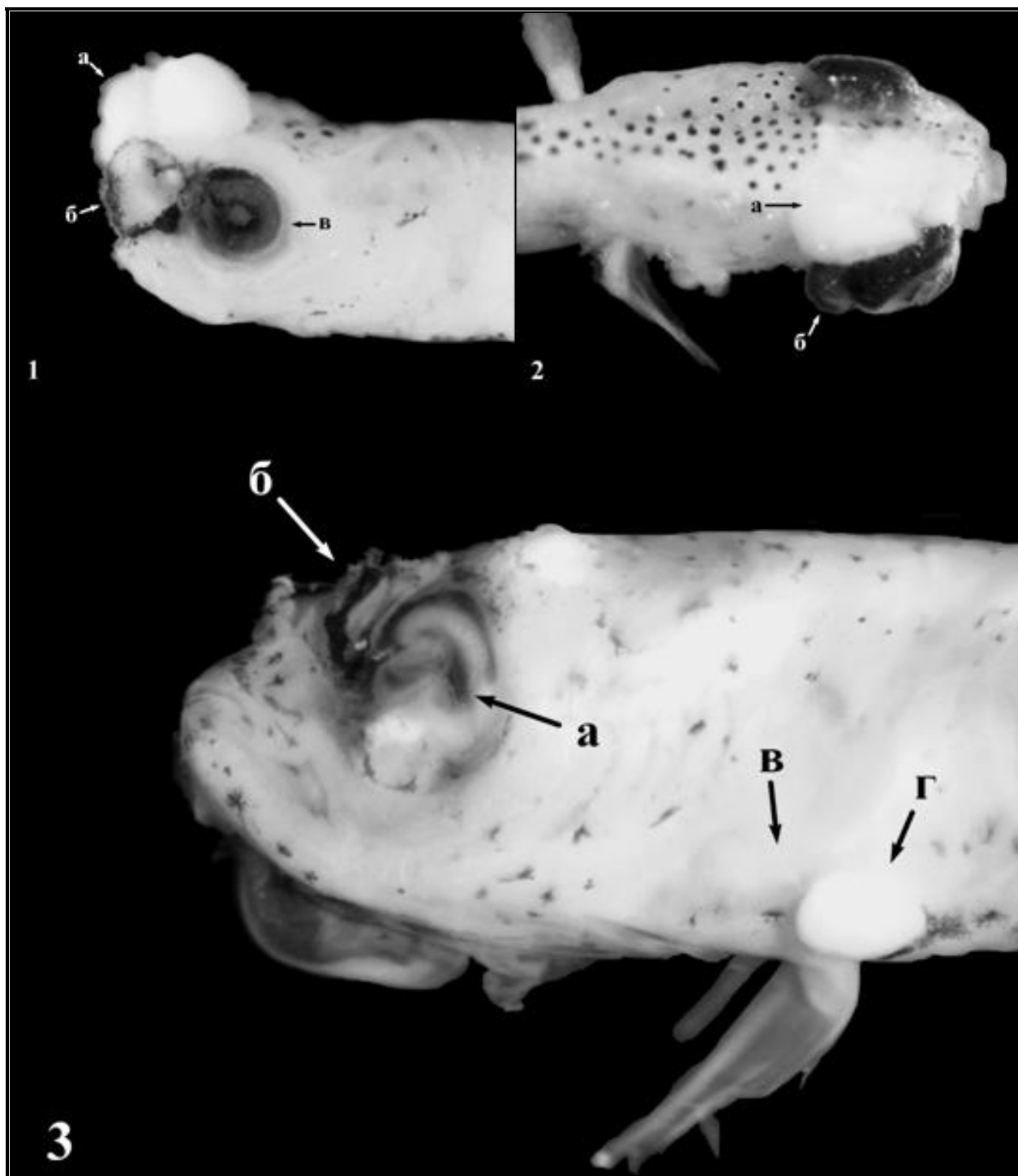


Рис. 19. Наружные непигментированные опухоли. 1 – уклейка (C₂), вид слева (×32), а – крупная непигментированная опухоль над левым глазным яблоком (в), б – слабопигментированная опухоль перед глазным яблоком; 2 – плотва (C₁), вид сверху (×32), а – непигментированная опухоль над правым глазным яблоком, б – пигментированное новообразование около правого глазного яблока; 3 – уклейка (E), вид слева (×32), а – недоразвитие левого глазного яблока, б – пигментированная опухоль около глазного яблока, в – отсутствие левого грудного плавника, г – непигментированная опухоль на месте отсутствующего грудного плавника.

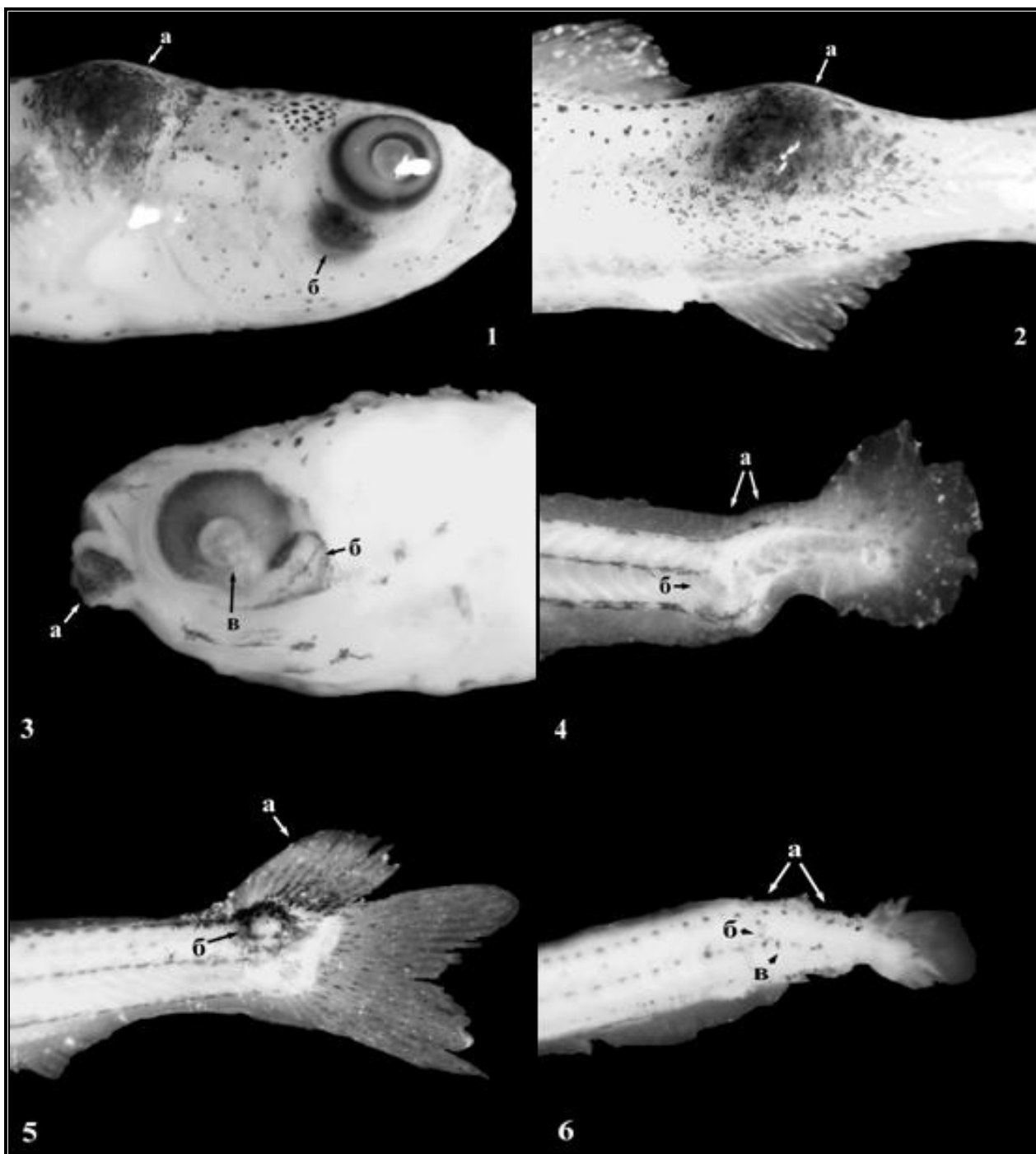


Рис. 20. Нарушения морфологии миотомов. 1 – плотва (F), вид справа ($\times 32$), а – крупная пигментированная опухоль внутри миотомов туловищного отдела тела, б – пигментированная опухоль внутри головы под правым глазным яблоком; 2 – плотва (F), вид слева ($\times 32$), а – крупная пигментированная опухоль внутри миотомов хвостового отдела тела; 3 – уклейка (C_2), вид слева ($\times 32$), а – пигментированная опухоль в тканях нижней челюсти, в – непигментированная опухоль внутри головы под левым глазом, в – непигментированная опухоль внутри глазного яблока; 4 – плотва (C_1), вид слева ($\times 32$), а – искривление хорды, б – непигментированная опухоль в месте искривления; 5 – язь (D_1), вид слева ($\times 32$), а – дополнительная лопасть С, б – непигментированная опухоль в миотомах основания С; 6 – плотва (C_2), вид слева ($\times 16$), а – дисплазия (некроз) миотомов хвостового отдела тела, б, в – дефекты миотомов хвостового отдела тела.

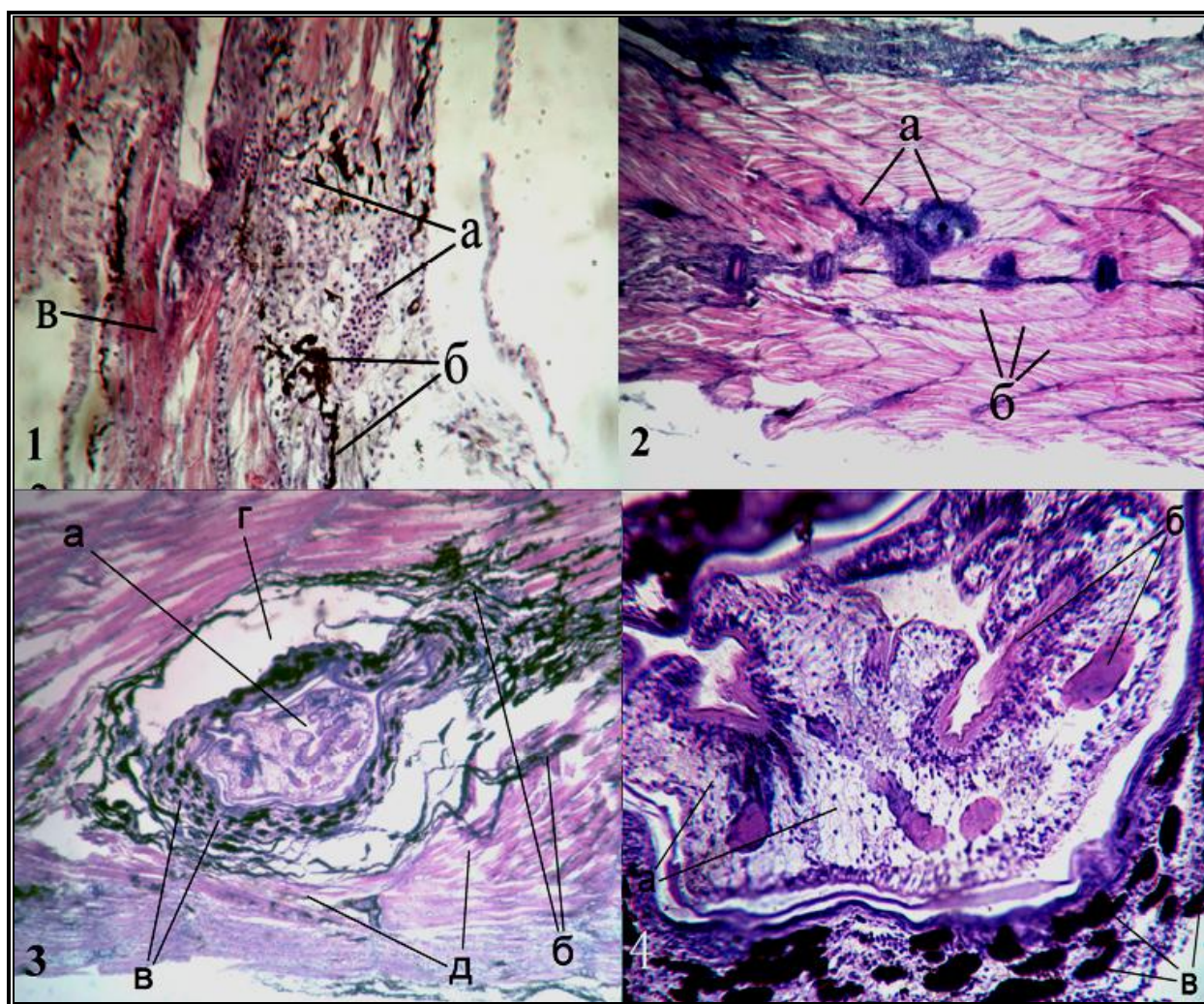


Рис. 21. Гистологическая картина новообразований в миотомах тела. 1 – плотва (C₂), вид сверху (×100): пигментированное новообразование в основании хвостового плавника; а – ткань опухоли, состоящая из слабоокрашенных клеток с оформленными ядрами, б – ярко выраженные обособленные включения меланина, в – миотомы, в месте локализации новообразования они недоразвиты либо отсутствуют; 2 – уклейка (E), вид сверху (×50), а – пигментированное новообразование внутри миотомов, б – дефект (нарушение формы и размеров) нескольких миотомов; 3 – плотва, (G), вид сбоку (×100): пигментированная опухоль на теле; а – общий вид новообразования, г – ярко выражена полость вокруг опухоли, выстланная пигментированными волокнами – б, в – опухоль окружена плотным слоем железистых пигментированных клеток, д – ярко выражены нарушения структуры миотомов в месте локализации опухоли; 4 – плотва, (G), вид сбоку (×200), на увеличенном снимке хорошо видна структура новообразования: а – бесцветные железистые клетки с ядрами составляют основную ткань опухоли, б – имеются включения соединительной ткани красного цвета, в – скопления гранул пигмента.

8 группа. Аномалии в строении мышечной ткани

Данная группа морфологических нарушений включает в себя все отклонения от нормы, обнаруженные в миотомах молоди рыб. Данные нарушения можно считать проявлениями какого-либо патологического процесса в организме отдельной особи.

8.1. Пигментированные новообразования в миотомах тела (рис. 20.1а, 20.2а). Данные нарушения, локализующиеся внутри миотомов любой части тела, могут быть множественными и разной степени выраженными (рис. 20.3б,в). В отличие от наружных нарушений пигментации, эта аномалия затрагивает внутреннее строение мышечной ткани (рис. 21.1–21.4).

8.2. Непигментированные новообразования внутри миотомов (рис. 20.4б, 20.5б). Мы рассматриваем данную аномалию как начальную стадию дисплазии миотомов.

8.3. Некроз миотомов (рис. 20.6а). Выражается в наличии очагов разрушения мышечной ткани разного размера и локализации.

8.4. Дефект миотома (рис. 20.6б). Миотом является недоразвитым и как бы вклинивается между двумя здоровыми соседними миотомами (рис. 21.2б).

Таким образом, у молоди массовых видов рыб из водоемов и водотоков Средней и Нижней Волги обнаруживаются многочисленные аномалии в развитии. Появление этих уродств у личинок и мальков следует рассматривать как ответную реакцию организма на загрязнение водной среды, негативно сказывающееся на процессе эмбриогенеза, во время которого реализуются программы формирования будущих морфологических признаков. Однако непосредственные этапы морфогенеза в ходе последующего личиночного развития также могут быть подвержены значительному воздействию негативных факторов среды, в результате чего возникают необратимые морфологические нарушения, не заложенные в ходе эмбриогенеза (например, новообразования различной локализации и пигментации и некрозы тканей). Следовательно, морфологические аномалии у молоди рыб могут возникать и на поздних стадиях личиночного и малькового развития, но число таких особей невелико.

Для большинства дефектов, за исключением редко встречающихся (общее недоразвитие головы, раздвоение и разтроение глазного яблока, дополнительные аномальные плавники и т.д.), выявляется ряд закономерностей:

1. Морфологические аномалии разных типов встречаются у личинок и мальков рыб независимо от их видовой принадлежности (т.е. они не видоспецифичны);

2. Частота обнаружения различных морфологических аномалий у молоди находится в прямой зависимости от возраста животных (стадий личиночного и малькового развития);

3. Наибольшее разнообразие типов морфологических аномалий характерно для рыб ранних стадиях личиночного развития (В, С₁, С₂, D₁); к более поздним стадиям малькового развития (Е–F) оно существенно снижается, как и общее число особей с патологиями;

4. Обнаруженные морфологические аномалии у личинок и мальков рыб являются неспецифической реакцией организма гидробионтов на воздействие внешних неблагоприятных факторов среды, в первую очередь – загрязняющих веществ, и имеют необратимый характер, что в конечном итоге приводит к элиминации основной части таких особей.

В нашем исследовании молодь рыб отлавливалась в водохранилищах Средней и Нижней Волги и их притоках. Эти водные объекты значительно различаются гидрологическими условиями (глубина, скорость течения, кислородный режим и др.). Куйбышевское водохранилище, относящееся к бассейну Средней Волги, по многим показателям отличается от нижележащих Саратовского и Волгоградского, которые демонстрируют определенное сходство гидрологического режима. В свою очередь, малые реки, являющиеся притоками водохранилищ разного порядка, значительно отличаются по водности, скорости течения и кислородному режиму от конечных водоемов водосбора.

Тем не менее, несмотря на все отличия исследованных водоемов, нерест массовых видов волжских рыб осуществляется в сходных гидрологических условиях. Иными словами, в водохранилищах и их притоках производителями выбираются участки, соответствующие их видовым нерестовым потребностям (по температуре воды, скорости течения, освещенности, величине рН, кислородному режиму, нерестовому субстрату и т.д.), которые не зависят от географического расположения водоема и особенностей его гидрологического режима. В подобных условиях основным фактором, определяющим появление морфологических отклонений у молоди, является степень воздействия на нерестилища антропогенных факторов, наиболее мощным из которых является комплексное техногенное загрязнение.

Наши исследования показали, что доля аномальных личинок и мальков в скоплениях молоди находится в прямой зависимости от степени загрязненности водоема и отдельных нерестилищ в частности. Данная тенденция одинакова для всех исследованных водных

объектов.

Наличие морфологических аномалий у молоди рыб является прямым последствием негативного воздействия факторов внешней среды (в первую очередь – загрязнений) на отдельных особей в период эмбриогенеза и личиночного развития. Чем интенсивнее и длительнее подобное воздействие, тем выше встречаемость особей с морфологическими аномалиями и тем разнообразнее обнаруживаемые нарушения морфологии.

Исследованиями В.С. Кирпичникова (1937 г.) на примере водоемов Волго-Ахтубинской поймы показано, что в естественных природных водоемах, не подверженных высокому техногенному прессу, доля молоди рыб с морфологическими аномалиями в изученных популяциях не превышает 5% (Кирпичников, 1979, 1987). Эту величину принято считать условной нормой в ихтиопатологических исследованиях.

Согласно нашим данным, в большинстве изученных водоемов и водотоков Средней и Нижней Волги величина встречаемости аномальных личинок и мальков значительно превышала значение условной нормы (табл. 3).

Таблица 3. Встречаемость молоди рыб с нарушениями морфологии

Водный объект	Период исследования, гг.	Доля аномальных особей, %
Куйбышевское водохранилище	1983–1986	17,70±0,82
	1996–1998	31,46±1,23
Притоки Куйбышевского водохранилища		
р. Ува	2011	3,02±1,22
р. Нылга	2011	4,22±1,57
р. Позимь	2011	22,46±0,95
р. Большой Черемшан	2012	8,69±0,93
Саратовское водохранилище	1995–2013	31,29±0,31
Притоки Саратовского водохранилища		
р. Самара	2012, 2013	7,48±0,66
р. Съезжая	2013	6,62±0,56
р. Большой Кинель	2012	1,80±0,63
р. Кутулук	2013	20,00±3,52
р. Кондурча	2013	3,77±1,31
р. Сок	1996, 1997, 2007, 2009, 2010	26,32±1,17
р. Чапаевка	1995, 2009, 2013, 2014	18,49±1,65
Волгоградское водохранилище	2011	16,12±1,07
Волго-Ахтубинская пойма	1996, 1997, 1998	38,69±0,39
Общее число обследованных особей, экз.	1984–2014	52327

Согласно данным таблицы 3, встречаемость аномальных личинок и мальков в водоемах Волго-Ахтубинской поймы, Саратовском и Куйбышевском (1996–1998 гг.) водохранилищах превышала условную норму (5%) более чем в 6–7 раз.

В притоках Саратовского водохранилища первого порядка (рр. Самара, Чапаевка, Сок) количество аномальных особей в пробах значительно ниже, чем в водохранилище. В притоках второго порядка (рр. Съезжая, Большой Кинель, Кондурча) молодь рыб с нарушениями внешней морфологии регистрируется еще реже, причем в двух последних частота встречаемости животных с патологиями не превышает значения условной нормы (табл. 3).

Из четырех исследованных притоков Куйбышевского водохранилища наиболее

загрязненным является р. Позимь (приток третьего порядка) (табл. 2). Отлов молодежи осуществлялся на участке реки, протекающей в городской черте Ижевска, являющегося крупным промышленным центром. Соответственно, акватория водоема подвержена значительному техногенному загрязнению, что не может не отразиться на состоянии его ихтиофауны. В пробах из р. Позимь встречаемость аномальных личинок и мальков рыб (22,46%) (табл. 3) более чем в четыре раза превышает значение условной нормы для природных популяций.

Остальные исследованные притоки являются более благополучными в этом отношении. В р. Большой Черемшан, притоке Куйбышевского водохранилища первого порядка, доля особей с патологиями в исследованных популяциях сопоставима с таковой в притоках Саратовского водохранилища (8,69%). В рр. Ува и Нылга (притоки пятого порядка), характеризующихся вторым классом качества воды (табл. 2), более 95% исследованных личинок и мальков не имели морфологических аномалий (табл. 3).

Таким образом, ясно прослеживается тенденция увеличения встречаемости аномальных особей в пробах от притоков низшего порядка к притокам первого порядка и основным водоемам водосбора – Саратовскому и Куйбышевскому водохранилищам, что может быть объяснено рядом причин.

Во-первых, отличающимися гидрологическими условиями в реках и водохранилищах: в притоках второго и первого порядка более благоприятный кислородный режим и высокая скорость течения, чем в водохранилищах, что даже при сравнимом уровне загрязнения создает в реках лучшие условия для нереста рыб и эмбрионально-личиночного развития молодежи.

Во-вторых, уровень загрязнения водохранилищ выше, чем притоков, а диапазон присутствующих в воде загрязнителей намного шире.

Однако распределение загрязняющих веществ по акватории водоемов и их концентрации на разных станциях характеризуются определенной неоднородностью и имеют, как правило, выраженный очаговый характер. В связи с этим общая встречаемость аномальных личинок в изучаемом водоеме не может вполне адекватно характеризовать состояние скоплений молодежи рыб на его отдельных участках. Уровень загрязнения воды и, соответственно, встречаемость особей с нарушениями внешней морфологии в условиях волжских водохранилищ находится, как правило, в прямой зависимости от удаленности основных источников загрязнения, каковыми являются крупные населенные пункты, промышленные и сельскохозяйственные предприятия, транспортные объекты (авто-железнодорожные магистрали, мосты через реки, судоходные шлюзы, речные порты, пристани и т.п.), объекты гидроэнергетики (ГЭС, ГРЭС).

Наиболее наглядно данная тенденция прослеживается на примере Саратовского водохранилища, где исследования молодежи рыб осуществлялись нами ежегодно в течение девятнадцати лет (табл. 4).

В отдельные годы на многих станциях Саратовского водохранилища, являющихся нерестилищами массовых видов рыб, молодежи обнаружено не было, что может свидетельствовать о несостоявшемся нересте либо массовой гибели личинок на ранних стадиях развития. Так, в 1996 и 1997 гг. в низовьях Саратовского водохранилища (начиная от станции 18) молодежь рыб не обнаруживалась вовсе, тогда как в верховьях водоема личинки и мальки были многочисленны, хоть регистрировались и не на всех станциях (табл. 4). В пробах, отобранных в этот период, встречаемость аномальной молодежи превышала условную норму (5%) более чем в два раза, а в местах активного поступления в воду загрязняющих веществ она была превышена многократно. Так, в районе сброса бытовых стоков г.о. Тольятти (станции 1 и 2) доля личинок и мальков с морфологическими аномалиями в пробах достигала 91,70% и 45,83% соответственно (табл. 4).

В последующие годы (2006–2011 гг.) молодежи рыб на данных станциях Саратовского водохранилища в период нереста не обнаруживалось, причиной чего может служить

неудовлетворительное качество водных масс в данном районе, сопровождающееся массовой гибелью личинок рыб.

Вместе с тем в этот период молодь рыб была многочисленна на многих других станциях в разных частях водоема. На некоторых из них встречаемость аномальных особей в пробах соответствовала условной норме либо особи с патологиями не отмечались вовсе. Но на большинстве станций в разных участках Саратовского водохранилища в 2006–2011 гг. доля особей с морфологическими аберрациями в пробах существенно превышала 5% (в некоторых случаях более чем в 17 раз (станция 16, р. Студенка, 2010 г.)) (табл. 4). На многих нерестилищах молоди рыб не обнаруживалось совсем, возможно из-за несостоявшегося нереста.

Несмотря на довольно мозаичную картину распределения аномальной молоди рыб по акватории Саратовского водохранилища, ясно прослеживается тенденция преобладания личинок и мальков с патологиями развития на станциях, подверженных выраженному техногенному загрязнению (как правило, располагающихся вблизи крупных населенных пунктов) (табл. 4).

Общая встречаемость аномальной молоди на всех станциях Саратовского водохранилища в отдельные годы значительно превышала величину условной нормы для естественных благополучных популяций (табл. 4). Наиболее критическая ситуация отмечалась в весенне-летний период 1997 г.: на большинстве исследованных нерестилищ личинки рыб не обнаруживались, а на тех восьми станциях, где их удалось отловить, встречаемость особей с патологиями развития варьировала от 12,85% (устье р. Сок, мост) до 88,66% (Кольцовская воложка). Средняя встречаемость по водоему аномальной молоди в этот период составила 57,79%, что более чем в 11 раз превышает значение условной нормы (табл. 4).

Ежегодно с 1995 по 2013 г. нами проводилось патоморфологическое исследование личинок и мальков рыб массовых видов из водоемов Кольцово-Мордовинской поймы Саратовского водохранилища. Среднегодовая встречаемость аномальных особей, укладывающаяся в границы условной нормы для естественных природных популяций, наблюдалась только однажды – в 2007 г., и составляла 2,45% (табл. 5).

На отдельных станциях отлова встречаемость аномальных личинок и мальков в пределах условной нормы за весь период исследования регистрировалась лишь дважды: в 1998 г. в р. Студенка и в 2007 г. в Кольцовской воложке (табл. 5).

Следует констатировать, что в водоемах Кольцово-Мордовинской поймы сложилась критическая для здоровья гидробионтов ситуация. Анализ данных за восемнадцатилетний период свидетельствует, что регистрация значительного числа особей с разнообразными патологиями развития повторяется из года в год. В отдельные периоды на разных станциях исследования большая часть отловленных личинок и мальков характеризовались теми или иными морфологическими нарушениями. Доля таких животных в исследованных популяциях достигала катастрофических значений – до 91,03% (2006 г., Кольцовская воложка) (табл. 5).

Водоемы Кольцово-Мордовинской поймы входят в число основных нерестилищ рыб Саратовского водохранилища, и ситуация, сложившаяся и стабильно сохраняющаяся в них на протяжении двух десятилетий, является критической. Мы считаем, что основной причиной массового возникновения аномалий развития у личинок и мальков массовых видов рыб является деградация водной среды из-за активного ее загрязнения.

Одним из основных источников загрязнения водоемов Кольцово-Мордовинской поймы являются диффузный водосбор с сельскохозяйственных угодий правобережья Волги и последующее накопление пестицидов, гербицидов, инсектицидов, содержащих медь, цинк, кадмий, свинец в воде и донных отложениях. Значительную роль в загрязнении поймы играет р. Чапаевка, устье которой расположено в 10 км выше по течению.

Таблица 4. Встречаемость аномальных личинок рыб на разных станциях Саратовского водохранилища в отдельные годы

№ и название станции	Встречаемость аномальных личинок рыб, %						
	1996	1997	2006	2007	2009	2010	2011
1	2	3	4	5	6	7	8
1. п. Федоровка	91,70	16,67	-	-	-	-	-
2. п-ов Копылово	-	45,83	-	-	-	-	-
3. о. Середыш	-	-	-	0,00	-	-	-
4. с. Зольное	-	70,37	-	50,78	0,00	0,00	-
5. протока Старый Мокрец	-	33,93	-	1,90	3,28	8,11	-
6. устье р. Сок (мост)	24,43	12,85	-	41,33	40,19	1,52	-
7. устье р. Сок (залив)	-	-	0,00	27,03	-	-	57,14
8. п. Красная Глинка	54,83	48,64	18,42	0,00	10,00	-	-
9. о. Серный	34,27	-	-	0,00	-	-	-
10. устье р. Самара	23,53	-	19,09	0,00	24,80	0,00	45,46
11. устье р. Самара (выше на 1 км)	6,29	-	14,32	-	-	-	-
12. протока Сухая Самарка	-	-	-	-	-	-	-
13. Тушинская воложка	-	-	2,05	4,29	-	-	-
14. Рождественно-Шелехметская пойма	-	-	4,40	0,00	5,33	2,38	8,15
15. устье р. Чапаевка	59,90	-	-	-	18,33	-	-
16. р. Студенка (Мордовинская пойма)	12,50	55,61	53,02	26,92	37,69	85,51	37,82
17. Кольцовская воложка	-	88,66	91,03	0,34	-	11,67	-
18. о. Екатериновский (с. Брусяны)	-	-	43,93	5,22	4,30	-	-
19. пойма с. Брусяны	-	-	-	7,43	4,00	61,54	32,33
20. пойма напротив п. Переволоки	-	-	65,52	34,33	3,45	-	-
21. г. Печерск	-	-	0,00	20,88	16,22	32,26	24,00
22. пойма напротив г. Октябрьск	-	-	-	5,32	8,99	21,52	-
23. г. Октябрьск	-	-	2,68	22,22	-	-	33,92
24. пойма напротив г. Сызрань	-	-	23,67	7,97	10,54	14,13	25,67
25. пойма напротив с. Приволжье	-	-	2 из 7	36,11	10,00	7,94	16,67
26. Аграфеновская гора	-	-	10,67	0,00	6,98	-	-
27. с. Большая Федоровка	-	-	58,33	42,86	21,74	5,56	-
28. г. Хвалынский	-	-	30,00	-	-	30,21	30,21
29. с. Алексеевка	-	-	36,36	0,00	37,97	-	-
30. с. Меровка	-	-	-	7,69	-	-	0,00
31. пойма около Балаковской АЭС	-	-	19,78	54,05	4,35	0,00	47,06
Общая встречаемость аномальных личинок по водохранилищу, %	20,11 ±0,71	57,79 ±0,90	22,68 ±0,75	18,54 ±0,75	15,25 ±0,78	18,77 ±1,11	18,77 ±1,11

Примечание. Здесь и далее: “ - ” – молоди рыб не обнаружено; 0,00, 4,35 – аномальных особей не обнаружено, или их встречаемость не превышает условной нормы; 5,56 – встречаемость аномальных особей превышает условную норму для благополучных природных популяций; 25,67 – встречаемость аномальных особей более чем в два раза превышает условную норму.

Таблица 5. Встречаемость аномальной молодежи рыб водоемов Кольцовско-Мордовинской поймы Саратовского водохранилища

Год	Встречаемость аномальных особей на разных станциях исследования, %			Общая встречаемость аномальных особей за период исследования, %
	р. Студенка	Кольцовская воложка	пойменные озера	
1995	25,20	45,60	-	27,73
1996	12,50	-	8,81	9,37
1997	55,61	88,66	88,57	81,53
1998	0,00	14,50	-	9,22
1999	81,30	-	58,85	66,31
2000	55,67	90,67	77,03	75,20
2002	5,20	14,77	-	10,92
2003	10,65	6,22	-	8,71
2004	17,76	14,17	-	17,02
2005	71,29	10,18	-	56,51
2006	53,02	91,03	43,75	62,56
2007	26,92	0,34	-	2,45
2008	5,07	52,00	2,95	20,28
2009	37,69	-	-	37,69
2010	85,51	11,67	-	48,59
2011	37,82	-	-	37,82
2012	10,07	-	-	10,07
2013	23,37	-	-	23,37

Воды реки постоянно содержат большое количество поллютантов. В отдельные годы концентрация изомеров гексахлорциклогена (альфа-, бета-, гамма-ГХЦ) выше нормативов в десятки раз. Зафиксированы также значительные превышения содержания меди (2–30 ПДК), марганца (4–18 ПДК), кадмия (8 ПДК) (Выхристюк и др., 1996). Район населенного пункта Новый путь, расположенного в верховьях Кольцово-Мордовинской поймы, испытывает непосредственное влияние сильно загрязненных вод р. Чапаевка. На протяжении ряда лет этот район являлся наиболее загрязненным легко окисляемыми органическими веществами (2–3 ПДК), фенолами (3–5 ПДК), фосфором (3–9 ПДК) (Выхристюк и др., 1996), а концентрация марганца в воде в 1997 г. достигала 11 ПДК (Селезнев и др., 1998). Вода с такими химическими характеристиками поступает непосредственно в Кольцовскую воложку и пойменные озера о-ва Кольцовский.

В результате в водоемах Кольцово-Мордовинской поймы наблюдаются превышения рыбохозяйственных ПДК по соединениям меди (от 1,0 до 3,5 ПДК), цинка (до 4,1 ПДК), свинца (до 0,333 мг/дм³) и другим веществам (данные Центральной лаборатории СФ ОАО «УГОК» (г. Сибай, Башкортостан, аттестат аккредитации № РОСС. RU.0001 5153)).

Мы считаем, что многолетние патоморфологические исследования личинок и мальков массовых видов рыб в водоемах Кольцово-Мордовинской поймы (средний участок Саратовского водохранилища) вполне адекватно характеризует общее состояние молодежи рыб всего водохранилища.

Обозначенная тенденция взаимосвязи регистрации наибольшего количества аномальных личинок и мальков рыб в акваториях, испытывающих значительное техногенное загрязнение (вблизи крупных населенных пунктов, транспортных узлов и промышленных предприятий) сохраняется и в Волгоградском водохранилище. Так, в акватории водоема в районе г. Саратов, где в зоне влияния сточных вод отмечены высокие концентрации фосфатов и существенное превышение ПДК по нитритному азоту (в 4,4–13,5 раз весной и в 1,5–4,4 раз в осенние месяцы) (Доклад о ..., 2013), встречаемость молодежи рыб с морфологическими нарушениями варьировала от 41,53 до 48,00% (табл. 6).

Таблица 6. Встречаемость аномальных личинок рыб на разных станциях Волгоградского водохранилища

№ и название станции	Встречаемость аномальных особей, %
1. 1 км выше г. Саратов (мост)	48,00
2. пойма напротив г. Саратов	-
3. 1 км ниже г. Саратов (грузовой порт)	41,53
4. п. Нижняя Добринка	4,76
5. п. Горный Балыклей	4,76
6. залив напротив с. Новоникольское	39,53
7. устье р. Оленья	0,00
Общая встречаемость аномальных личинок по водохранилищу, %	16,12 ±1,07

На обширных нерестилищах, расположенных в пойме Волгоградского водохранилища напротив г. Саратов (станция 2), молоди рыб совсем не встречено, что свидетельствует о несостоявшемся нересте. Однако на станциях, расположенных на определенном расстоянии от источников загрязнения (станции 4, 5, 7) встречаемость аномальных личинок и мальков рыб соответствовала условной норме для благополучных природных популяций (табл. 6).

Общий уровень встречаемости особей с патологиями в Волгоградском водохранилище (16,12%) сопоставим с таковым по Саратовскому водохранилищу в отдельные годы (2007, 2009–2011) (табл. 4), что свидетельствует о схожем уровне антропогенной нагрузки на данные водоемы.

Определенно, встречаемость аномальных личинок и мальков рыб в различных участках исследованных водоемов является следствием комплексного воздействия поллютантов, которые, в свою очередь, могут иметь разную химическую природу (органические и неорганические загрязнители) и степень негативного воздействия. Ранее отмечалось, что рыбы более подходят для анализа последствий токсических воздействий неорганических веществ, в то время как бентосные и планктонные беспозвоночные более показательно реагируют на изменения трофности водоема (Моисеенко и др., 2010).

Для подтверждения определяющего воздействия именно неорганических загрязнителей (наиболее распространенным поллютантом в водоемах Средней и Нижней Волги является медь) на возникновение аномалий у молоди рыб нами было проведено исследование в контрольных створах Куйбышевского (Приплотинный плес, 4 станции) и Саратовского водохранилищ (9 станций) (табл. 7).

Корреляционный анализ с применением коэффициента Пирсона подтвердил достоверную зависимость встречаемости аномальных личинок и мальков в пробах с контрольных станций от содержания в воде меди (с порогом значимости $R=0,55$ по Пирсону) (рис.22).

В то же время корреляция встречаемости рыб с абберациями и трех индексов сапробности (как по верхней, так и по нижней границам значений) оказалась недостоверной. То есть загрязненность водоема биогенными веществами в исследованных станциях не влияет на процент аномальных особей в пробах, либо влияет незначительно.

Таким образом, определяющим фактором возникновения аномалий у личинок и мальков рыб являются, прежде всего, неорганические загрязнители, наиболее токсичные для молоди. Однако нельзя исключать и потенциально негативного воздействия органических загрязнений, так как они являются частью комплексного загрязнения отдельных участков исследованных водоемов.

В то же время, распределение поллютантов по акватории водохранилищ и их концентрации на разных станциях характеризуются определенной неоднородностью, и имеют, как правило, выраженный очаговый характер.

Таблица 7. Показатели загрязненности воды органикой и медью в контрольных створах Куйбышевского и Саратовского водохранилищ

Станции	Параметры					
	Доля аномальных особей в пробах, %	Класс качества воды (по индексу сапробности)	Индекс сапробности по зоопланктону	Индекс сапробности по перифитону	Индекс сапробности по фитопланктону	Cu (ПДК)
Куйбышевское водохранилище						
1. Водозабор г.о. Тольятти (левый берег)	6,24	II	1,45–1,91	1,88–2,14	1,5–2,36	1
2. Ниже стока ООО «АВК» (левый берег)	45,37	II←III	1,45–1,91	1,77–2,09	1,5–2,32	1
3. 1,5 км выше плотины ГЭС (левый берег)	46,88	II←III	1,45–1,91	1,99–2,18	1,87–2,32	2
4. 1,5 км выше плотины ГЭС (правый берег)	26,73	II	1,45–1,91	1,98–2,28	1,5–2,36	0
Саратовское водохранилище						
5. г.о. Тольятти 0,5 км ниже ст. ГОС	91,70	II–III	1,47–2,2	2,10–2,53	1,54–2,20	3
6. г.о. Тольятти н.п. Зольное	50,78	II–III	1,47–2,2	2,10–2,53	1,54–2,20	2
7. г.о. Самара 0,5 км выше города (левый берег)	34,27	II←III	1,48–2,22	1,55–2,00	1,55–2,00	1
8. г.о. Самара 1 км ниже ст. ГОС (левый берег)	45,46	II–III	1,94–2,22	1,94–2,22	1,94–2,22	1
9. г.о. Самара 1 км ниже ст. ГОС (середина)	24,08	II←III	1,48–2,00	1,55–2,00	1,55–2,00	0
10. Устье р. Чапаевка	59,90	II–III	1,58–2,26	2,00–2,20	2,03–2,55	2
11. г.о. Сызрань г.о. Октябрьск (правый берег)	22,22	II←III	1,49–2,13	1,49–2,13	1,84–2,19	1
12. г.о. Сызрань ст. Кашпир (середина)	10,54	II←III	1,84–2,19	2,03–2,24	2,03–2,24	1
13. г.о. Сызрань (правый берег)	7,94	II←III	1,88–2,47	1,88–2,47	1,88–2,47	1

Примечание. Для анализа зависимости встречаемости аномальных личинок и мальков рыб от сапробности (трофности) водоемов нами использовались общепринятые характеристики степени загрязненности водоема органическими веществами (Гос. доклад ..., 2012), соответствующие критериям трофической классификации водоемов (Tayler et al., 1980). Класс качества исследованных участков водоемов по гидробиологическим показателям устанавливался на основе индексов сапробности по фитопланктону, зоопланктону и перифитону (Гос. доклад ..., 1997, 2000, 2001, 2009, 2012).

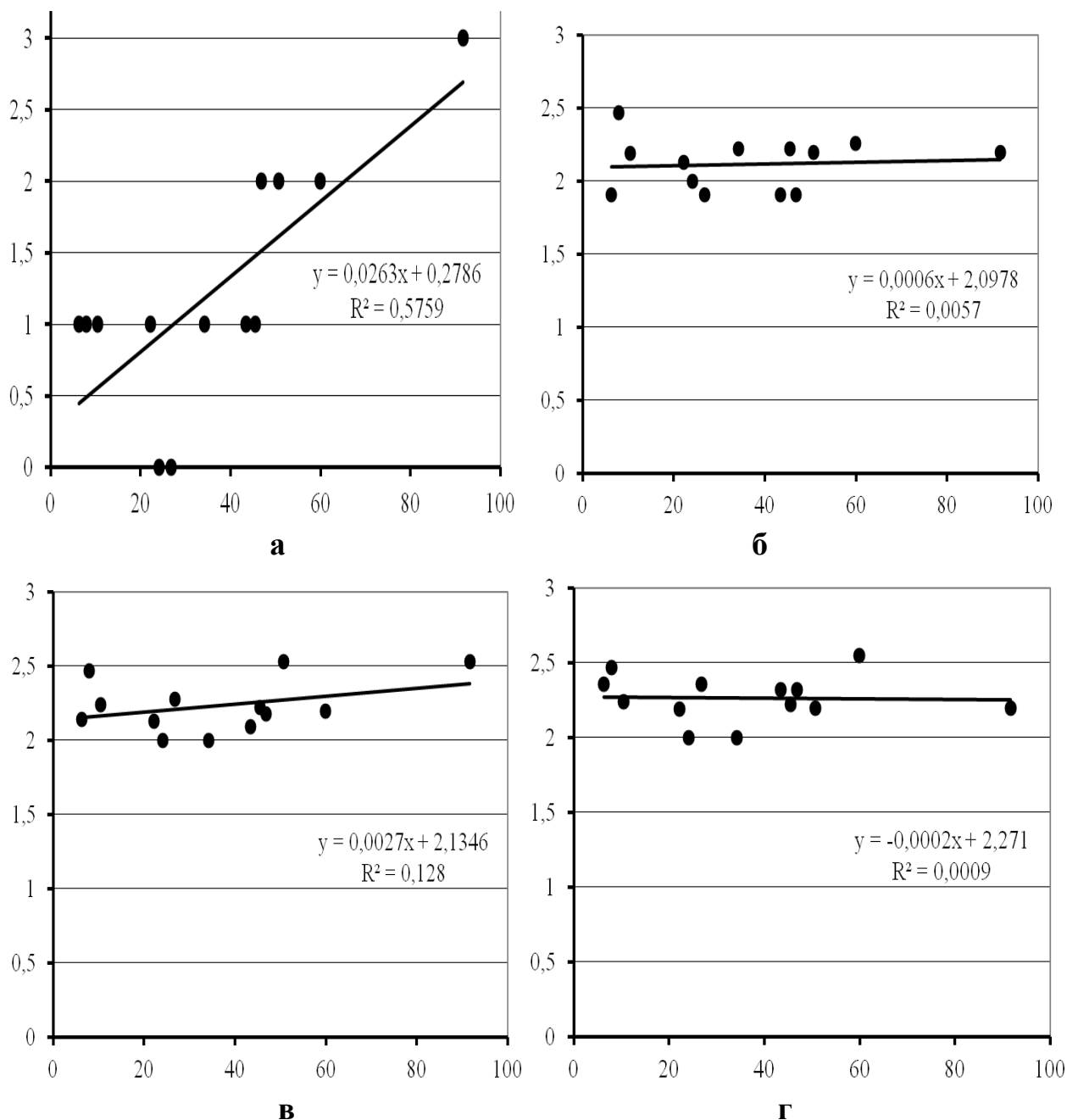


Рис. 22. Корреляция Пирсона между: а – процентом аномальных особей в пробах и ПДК Си; б – процентом аномальных особей и индексом сапробности (и.с.) по зоопланктону; в – процентом аномальных особей и и.с. по перифитону; г – процентом аномальных особей и и.с. по фитопланктону. R – порог значимости ($= 0,55$) по Пирсону.

В связи с этим уровень загрязнения воды и, как следствие, встречаемость личинок и мальков рыб с морфологическими аномалиями в условиях волжских водохранилищ находится, в прямой зависимости от удаленности основных источников загрязнения (крупных населенных пунктов, промышленных и сельскохозяйственных предприятий, транспортных объектов и т.д.). При этом в притоках водохранилищ первого, второго и третьего порядка даже в условиях определенного уровня загрязнения, встречаемость аномальных особей, как правило, существенно ниже, чем в основном водоеме водосбора, что определяется особенностями гидрологического режима малых рек. Однако даже благоприятный гидрологический режим не может быть гарантом здоровья популяции гидробионтов в условиях высокого уровня техногенного загрязнения водотоков, что продемонстрировано на примере р. Позимь (Ижевск, Удмуртия).

**Распространение морфологических аномалий у молоди массовых видов рыб
(на примере Саратовского водохранилища)**

В основу настоящей работы положено исследование патоморфологическими и гистологическими методами молоди 26 видов рыб бассейна Средней и Нижней Волги. Наибольший объем работ (как по численности, так и по видовому составу рыб) выполнен на Саратовском водохранилище (1995–2013 гг.), в акватории которого отловлено более 23000 личинок и мальков рыб разных экологических групп, характеризующихся разными сроками нереста, пищевым рационом, предпочтениями нерестовых субстратов и другими особенностями. Наиболее многочисленна в водоеме молодь карповых (плотва, язь, красноперка, густера, уклея, лещ) (табл. 8). Данные рыбы принадлежат к разным экологическим группам: уклея – планктофаг, лещ и густера – бентофаги, плотва, красноперка и язь – эврифаги.

Таблица 8. Встречаемость аномальных особей среди разных видов рыб Саратовского водохранилища за весь период исследования (1995–2013 гг.)

Вид рыб	Общее число особей, экз.	№ экз.	Доля аномальных особей, %
Плотва (<i>Rutilus rutilus</i> Linnaeus, 1758)	10519	3472	33,01±0,46
Язь (<i>Leuciscus idus</i> Linnaeus, 1758)	3854	1305	33,86±0,76
Красноперка (<i>Scardinius erythrophthalmus</i> Linnaeus, 1758)	2417	668	27,64±0,91
Густера (<i>Blicca bjoerkna</i> Linnaeus, 1758)	2390	918	38,41±0,99
Уклея (<i>Alburnus alburnus</i> Linnaeus, 1758)	1900	445	23,42±0,97
Лещ (<i>Abramis brama</i> Linnaeus, 1758)	1019	271	26,59±1,38
Жерех (<i>Aspius aspius</i> Linnaeus, 1758)	169	21	12,43±2,55
Верховка (<i>Leucaspius delineates</i> Hessel, 1843)	128	9	7,03±2,27
Елец (<i>Leuciscus leuciscus</i> Linnaeus, 1758)	104	21	20,19±3,96
Линь (<i>Tinca tinca</i> Linnaeus, 1758)	100	3	3,00±1,71
Карась золотой (<i>Carassius carassius</i> Linnaeus, 1758)	91	4	4,40±2,16
Окунь (<i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758)	173	48	27,74±3,41
Синец (<i>Abramis ballerus</i> Linnaeus, 1758)	50	10	20,00±5,71
Бычок-цуцик (<i>Proterorhinus marmoratus</i> Pallas, 1814)	46	0	0,00
Горчак (<i>Rhodeus sericeus</i> Bloch, 1782)	43	9	20,93±6,28
Карась серебряный (<i>Carassius auratus</i> Bloch, 1782)	24	1	4,17±4,17
Общие показатели	23027	7205	31,29±0,31

Примечание: № – число аномальных особей по виду; **плотва** – наиболее массовые аборигенные виды рыб.

Данные таблицы 8 свидетельствуют, что в группе молоди наиболее массовых видов рыб (6 видов карповых) встречаемость личинок и мальков с патологиями развития описывается примерно сходными величинами. Существующая разница в доле аномальных особей у уклеи (23,42%) и густеры (38,41%) может быть объяснена разницей в спектре питания животных и их биотопической приуроченности.

У окуня, который является наиболее массовым хищником Саратовского водохранилища, встречаемость личинок и мальков с различными аберрациями сопоставима с аналогичным показателем у вышеперечисленных карповых (табл. 8).

Выборки по другим видам рыб, представленных в таблице 8, являются мало репрезентативными в силу своей малочисленности, в отдельные годы отсутствовали вовсе.

В дальнейшем для описания и объяснения закономерностей встречаемости аномальной молоди рыб на разных стадиях личиночного и малькового развития в

исследованных водоемах в качестве модельных объектов будут использоваться именно плотва, язь, красноперка, уклейка, густера, лещ и окунь, поскольку данные виды многочисленны в водных объектах разных категорий. Их нерестилища, имеющие большие площади, расположены повсеместно во всех исследованных водоемах и водотоках. К тому же, указанные виды гидробионтов являются яркими представителями разных экологических групп по предпочтению нерестового субстрата.

Изучение здоровья молоди рыб Саратовского водохранилища, проведенное в 1995–2013 гг. показывает, что в отдельные периоды исследования встречаемость особей с патологиями значительно выше, что, очевидно, может быть связано с определенным уровнем загрязнения акватории водоема в каждый конкретный год.

Так, в 1997 и 2005 гг. доля аномальных личинок и мальков в исследованных выборках была максимальна (табл. 9), что может свидетельствовать о высоком уровне техногенного загрязнения водохранилища в этот период.

1998, 2003 и 2012 гг. явились, по нашим наблюдениям, благоприятным периодом для появления и развития молоди, поскольку встречаемость особей с патологиями характеризовалась наименьшими значениями за все время исследований.

В основных притоках Саратовского и Куйбышевского водохранилища частота встречаемости аномальных личинок и мальков разных видов также практически не зависит от видовой принадлежности особей, а определяется уровнем техногенного загрязнения водотоков (табл. 10).

Так, в реках Нылга и Ува, практически не испытывающих антропогенной нагрузки, доля молоди густеры с нарушениями морфологии развития составляет 4,88 и 5,93% соответственно, что не превышает или незначительно превышает условную норму. В популяциях плотвы, красноперки и уклейки аномальных особей не обнаружено вовсе (табл. 10). В другом притоке Куйбышевского водохранилища, р. Большой Черемшан, наблюдается в целом схожая картина, за исключением уклейки.

В то же время у молоди рыб из р. Позимь, протекающей по г. Ижевску, где уровень загрязнения воды высок, процент аномальных особей варьирует от 8,96% у язя до 57,33% у густеры (табл. 10).

В притоках Саратовского водохранилища наблюдается аналогичная картина. Реки Кондурча, Самара и Большой Кинель являются водотоками, благоприятными для размножения и эмбрионального развития рыб.

Реки Сок и Чапаевка, характеризующиеся высоким разнообразием загрязняющих веществ, не предоставляют гидробионтам такой возможности. Например, в р. Сок доля аномальных личинок и мальков шести исследованных видов рыб превышает условную норму в 4–7 раз (табл. 10).

В других исследованных водоемах встречаемость аномальной молоди массовых видов рыб также значительно превышает норму (табл. 11). Интересная картина сложилась в Куйбышевском водохранилище. Наименьшая частота встречаемости личинок и мальков с патологиями развития регистрировалась у бентофагов – леща и густеры (14,44 и 13,24% соответственно), в то время как более трети особей тюльки, являющейся планктофагом, были носителями тех или иных морфологических aberrаций (табл. 11).

В Волгоградском водохранилище аномальная молодь плотвы, красноперки, язя и уклейки встречается чаще, чем в Куйбышевском; данных по лещу и густере недостаточно для полноценной статистической обработки.

В Водоемах Волго-Ахтубинской поймы частота регистрации личинок и мальков с морфологическими аномалиями более чем в 4–12 раз превышает условную норму для благополучных природных популяций (табл. 11). Таким образом, молодь разных видов рыб если не в одинаковой, то в весьма сходной, степени подвержена воздействию комплекса неблагоприятных факторов. В первую очередь это относится к различным поллютантам, распределение которых по акватории водоемов часто носит очаговый характер.

Таблица 9. Встречаемость аномальных личинок и мальков массовых видов рыб Саратовского водохранилища в отдельные годы

Год	Доля особей с патологиями у молоди массовых видов рыб, %						
	плотва	красноперка	язь	уклейка	лещ	густера	окунь
1995	18,59	27,31	22,89	21,27	18,14	14,81	38,71
1996	17,86	17,41	25,23	30,10	18,33	16,19	-
1997	57,78	68,99	59,78	75,00	42,31	78,74	46,36
1998	6,48	11,22	11,11	8,69	5,26	17,39	-
1999	40,57	49,09	46,70	-	36,36	43,66	50,00
2000	44,85	47,92	46,51	50,00	41,22	46,46	-
2002	13,60	17,86	3,92	8,82	-	12,50	-
2003	4,44	18,35	7,29	14,58	5,41	-	-
2004	16,67	19,26	29,39	16,38	24,01	13,33	-
2005	66,53	71,59	67,12	-	30,00	88,52	-
2006	18,94	22,67	18,25	17,25	22,14	24,47	22,67
2007	16,85	28,08	17,25	8,29	22,67	25,61	16,67
2008	13,42	23,37	16,97	-	20,22	25,93	-
2009	19,43	15,29	11,61	13,49	13,60	21,89	-
2010	17,81	19,24	17,69	15,76	20,21	17,39	-
2011	24,84	31,30	18,97	31,09	19,47	24,07	1 из 1
2012	7,52	6,67	6,34	10,73	11,88	4,72	-
2013	30,47	10,39	20,00	28,39	27,73	18,18	-

52

Таблица 10. Встречаемость аномальных особей у молоди массовых видов рыб из притоков волжских водохранилищ

Вид	Доля личинок и мальков с патологиями развития, %									
	Притоки Саратовского водохранилища						Притоки Куйбышевского водохранилища			
	Сок	Кондурча	Самара	Съезжая	Большой Кинель	Чапаевка	Большой Черемшан	Нылга	Ува	Позимь
Плотва	25,83	1,33	1,96	10,00	0,00	0,00	1,89	0,00	0,00	24,76
Красноперка	29,79	0,00	0,00	-	-	9,72	0 из 6	-	0,00	57,33
Язь	19,77	0,00	0,00	0 из 3	0,00	1 из 3	0,00	-	-	8,96
Уклейка	24,72	5,26	9,68	7,72	1,71	-	13,94	0,00	0,00	-
Лещ	25,00	0,00	3,77	15,38	-	0 из 3	0,00	-	-	10,53
Густера	35,19	-	0,00	-	0,00	18,18	-	5,93	4,88	-

Таблица 11. Встречаемость аномальных личинок и мальков массовых видов рыб из водоемов Средней и Нижней Волги

Вид	Доля молоди с патологиями, %		
	Куйбышевское водохранилище	Волгоградское водохранилище	Волго-Ахтубинская пойма
Плотва	20,41	42,64	28,42
Красноперка	21,24	25,38	44,47
Язь	17,24	41,67	31,11
Уклейка	15,83	30,00	51,28
Лещ	14,44	0 из 9	46,25
Густера	13,24	0 из 1	61,17
Окунь	25,95	-	23,31
Тюлька	38,92	-	-

В условиях определенного уровня загрязнения водоемов и водотоков встречаемость аномальных личинок и мальков рыб разных видов пропорционально повышается при усилении токсической нагрузки, и, напротив, снижается при нормализации экологических условий.

Существующие определенные различия во встречаемости аномальных особей у рыб разных экологических групп в пределах одного водоема можно объяснить неоднородностью выборки по возрастному составу. В одной пробе по каждому исследованному виду рыб анализировались особи, находящиеся на разных стадиях личиночного и малькового развития. Это происходит в силу того, что исследованные рыбы характеризуются видоспецифичными особенностями нерестового процесса (предпочтения определенной температуры воды, скорости течения, освещенности и т.д.), что проявляется, в первую очередь, в разных сроках и порционности нереста. Размножение каждого вида в условиях одного нерестилища происходит в разные сроки, соответственно, и дальнейшее эмбрионально-личиночное развитие особей протекает не одновременно.

Как будет показано далее, частота встречаемости и разнообразие морфологических аномалий у молоди рыб определяется их возрастом (стадии личиночного и малькового развития каждой особи) и не зависит от видовой принадлежности животных.

Распространение морфологических aberrаций у молоди рыб на разных стадиях эмбрионально-личиночного и малькового развития

Большинство рыб с момента выхода из икринки и до превращения в малька проходят так называемый личиночный период жизни, когда строение и внешние признаки особей все время меняются. До окончания личиночного периода – превращения личинки в малька – в среднем проходит около 1 месяца или немногим более, а продолжительность малькового периода жизни (мальки, сеголетки) может длиться от нескольких месяцев до одного года (Коблицкая, 1981). Личиночный период развития дифференцируется на более мелкие этапы. Каждый этап (или стадия развития) – это такой отрезок развития особи, на котором происходят лишь медленные, постепенные изменения и рост животного, но не совершается существенных качественных изменений ни в строении, ни в функциях, ни в поведении рыбы (Васнецов, 1953). Описание этапов развития рыб в литературе дано далеко не для всех видов, однако, для большинства карповых, обитающих в волжских водоемах, стадии личиночного и малькового развития хорошо изучены и практически не различаются по своим характеристикам у разных видов (табл. 12).

Каждая стадия личиночного и малькового развития отличается характерными особенностями формирования тех или иных морфологических признаков. Как правило, формирование основных или наиболее важных органов и их систем у карповых рыб

(органы чувств, плавники и т.д.) начинается уже на самых ранних стадиях онтогенеза предличинок и ранних личинок (А–С₁), а на последующих стадиях происходит лишь их развитие и дифференцировка.

Таблица 12. Характеристика периодов и этапов личиночного и малькового развития карповых рыб (по: А.Ф. Коблицкая, 1981)

Стадия развития	Особенности строения организма на отдельных стадиях развития
I ПЕРИОД – ПРЕДЛИЧИНКИ	
А	Большой желточный мешок. Плавниковая складка почти не дифференцирована. Плавательный пузырь без воздуха.
В	Желточный мешок еще сохраняется. Плавниковая складка начинает дифференцироваться на спинную, хвостовую и брюшную части. Плавательный пузырь наполнен воздухом.
II ПЕРИОД – РАННИЕ ЛИЧИНКИ	
С ₁	Желточного мешка нет. Появляются небольшие сгущения мезенхимы в спинном и подхвостовом отделах каймы, а также в нижней подхвостовой лопасти.
С ₂	В нижней хвостовой лопасти развиваются первые мезенхимные лучи, направленные косо вниз. Конец хорды слегка загибается вверх. В спинном и анальном плавниках хорошо заметны сгущения мезенхимы.
Д ₁	Задний конец хорды направлен вверх. В хвостовом плавнике костные лучи. Хвостовой плавник слабовыемчатый, над ним образуется перепончатая лопасть. В спинном и анальном плавниках появляются мезенхимные лучи.
III ПЕРИОД – ПОЗДНИЕ ЛИЧИНКИ И РАННИЕ МАЛЬКИ	
Д ₂	Хвостовой плавник выемчатый. В спинном и анальном плавниках развиваются костные лучи. Есть зачатки брюшных плавников, не выходящие за пределы плавниковой складки. Плавательный пузырь двухкамерный.
Е	Лучи развиты во всех плавниках. Брюшные плавники выходят за края плавниковой складки.
Ф	На хвосте и вдоль боковой линии появляется чешуя. Обонятельные ямки еще не разделены перегородкой. Преанальная плавниковая складка к концу стадии полностью исчезает.
Г	Все тело покрыто чешуей. Обонятельная ямка разделена перегородкой.
IV ПЕРИОД – МАЛЬКИ, СЕГОЛЕТКИ	
Н	Все тело сформировано. Особи напоминают взрослых рыб, отличаются от них пропорциями отдельных частей тела, размерами головы, глаз и т.п.

При этом любые негативные воздействия, в том числе загрязнения, оказывают влияние прежде всего на стадии бластуляции и гастрюляции икры, когда осуществляется закладка всех морфологических признаков будущей личинки. Реализация же тех или иных aberrаций происходит по мере формирования различных морфологических признаков в процессе онтогенеза в соответствии с таблицей 12. Так как проявление большинства основных признаков происходит на стадиях С₁, С₂ и Д₁, то и встречаемость аномальных особей наиболее велика именно на этих стадиях развития, что водтверждается данными рисунка 23.

В пробах молоди массовых видов рыб Саратовского водохранилища за весь период исследования (1995–2013 гг.) наблюдается постепенное понижение доли аномальных особей от самых ранних стадий личиночного развития (В и С₁) до поздних стадий малькового (Ф и Г). Среди мальков-сеголеток (стадия Н) особей с нарушениями морфологии вовсе не обнаружено. У язя и густеры уже на стадиях Ф и Г (поздние личинки и ранние мальки) не встречается аномальных особей.

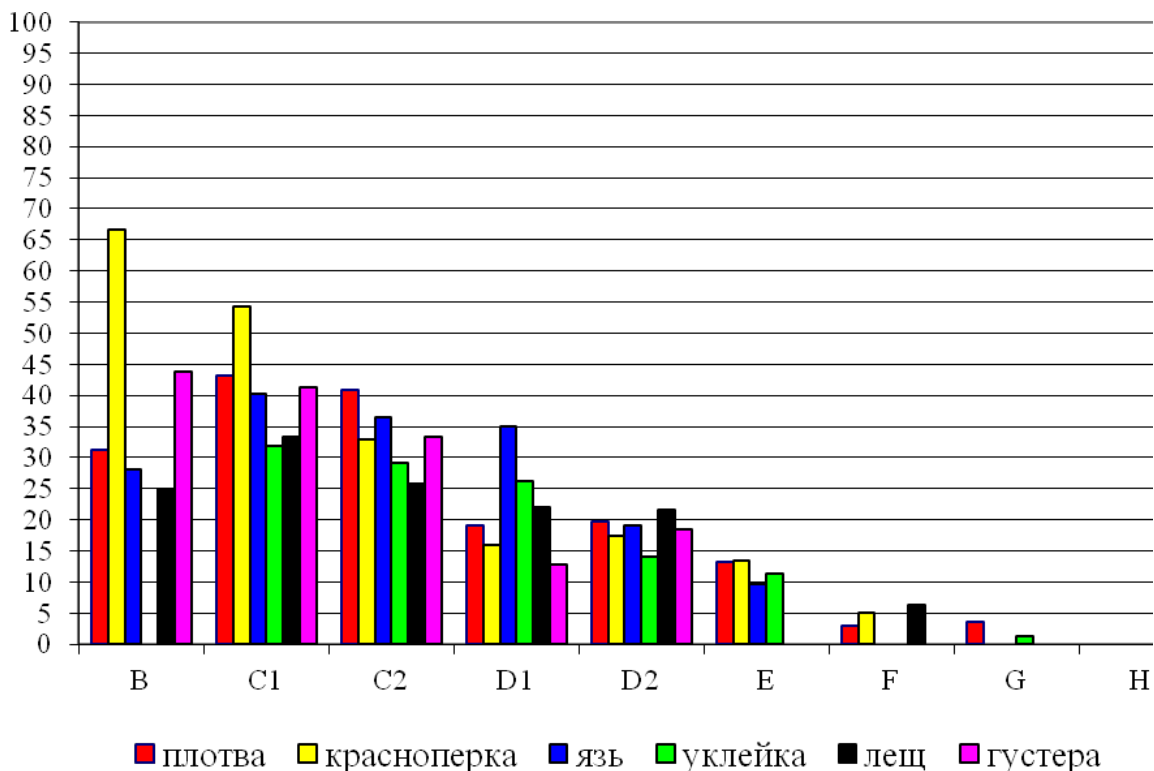


Рис. 23. Встречаемость аномальных особей на разных стадиях личиночного и малькового развития у карповых рыб Саратовского водохранилища, % (1995–2013 гг.).

Максимальные показатели встречаемости особей с нарушениями морфологии у всех исследованных видов карповых регистрируются на самых ранних стадиях личиночного развития (B и C₁): у красноперки – 66,67% (B) и 54,32% (C₁), у плотвы – 31,27% (B) и 43,09% (C₁), у язя – 28,18% (B) и 40,15% (C₁), у леща – 25,00% (B) и 33,42% (C₁), у густеры – 43,83% (B) и 41,37% (C₁), у уклейки – 31,89% (C₁) (рис. 23).

Повышение встречаемости аномальных личинок от стадии развития B к стадии C₁, зарегистрированное у плотвы, язя и леща, мы связываем, прежде всего, с тем, что на стадии B (предличинки) многие морфологические признаки еще не сформированы, соответственно, заложенные в них морфологические нарушения еще не реализованы. По мере развития признаков на стадиях C₁ и C₂ (формирование плавников и развитие глазных яблок) проявляются и аномалии, заложенные в них.

Дальнейшее понижение встречаемости аномальных личинок и мальков рыб (к более поздним стадиям развития) происходит по двум основным причинам. Во-первых, в результате элиминации особей с серьезными морфологическими аномалиями (естественная смертность нежизнеспособных животных, выедание хищниками и т.д.) в результате их пониженной жизнеспособности. Во-вторых, в результате уменьшения вероятности возникновения различных aberrаций у рыб на стадиях развития D₂–G.

На заключительных этапах малькового развития (F и G) встречаемость особей с патологиями у рыб разных видов находится в пределах условной нормы для благополучных природных популяций: плотва – 3,03% (F) и 3,57% (G), красноперка – 5,00% (F) и 0,00% (G), уклейка – 0,00% (F) и 1,32% (G), либо незначительно превышает ее (лещ – 6,25%(F)) (рис. 23).

Как правило, у поздних мальков (стадии F и G) обнаруживаются нарушения морфологии, существенно не влияющие на жизнеспособность особей, и сохраняется вероятность доживания таких рыб до взрослого, половозрелого состояния. Однако среди мальков-сеголеток (стадия H) всех шести видов за 18-летний период исследования аномальных особей не обнаружено (рис. 23).

В исследованных популяциях каждая anomальная особь может иметь разное количество патологий (от одной до пяти и более). По мере роста личинки регистрируется не только снижение частоты встречаемости животных с морфологическими аномалиями (рис. 23), но и уменьшение разнообразия aberrаций, приходящихся на одну особь (табл. 13).

Таблица 13. Частота встречаемости личинок и мальков карповых рыб с разным числом видов морфологических аномалий, приходящихся на одну особь, %

Кол-во аномалий на одну особь	Стадия развития молоди									
	A	B	C ₁	C ₂	D ₁	D ₂	E	F	G	H
Одна	2,40	32,1	58,59	54,21	51,48	25,41	9,71	5,42	3,41	-
Две	-	-	5,73	4,46	6,32	3,99	0,84	-	-	-
Три	-	-	2,56	2,00	2,27	1,47	0,42	-	-	-
Четыре	-	-	0,85	1,00	1,99	0,89	-	-	-	-
Пять и >	-	-	0,59	0,58	0,99	0,44	-	-	-	-
Нет аномалий	97,60	67,90	31,38	37,75	37,58	67,80	89,03	94,58	96,59	100

Примечание: «-» – молоди с данным количеством аномалий на данной стадии развития не обнаружено.

Картина распределения среднего показателя встречаемости аномалий у молоди рыб, полученная на основе анализа встречаемости нарушений морфологии у молоди рыб из водохранилищ Средней и Нижней Волги, соответствует закономерностям формирования тех или иных морфологических признаков в процессе личиночного развития (табл. 13).

Четко выраженная тенденция уменьшения разнообразия типов аномалий по мере развития личинок рыб может быть обусловлена только тем, что определенная часть особей, являющихся носителями тех или иных морфологических нарушений, элиминируют, так как эти дефекты эмбрионального развития значительно снижают их жизнеспособность. На стадиях предличинки (A и B) у каждой особи из числа больных отмечалось лишь по одному типу дефектов развития, подавляющее число исследованных животных было здорово (табл. 13).

Это объясняется тем, что на данных стадиях развития у личинок еще не происходит формирования и дифференцировки большинства важных морфологических признаков (непарных плавников, некоторых внутренних органов, органов чувств и т.д.) (табл. 12). Особи питаются эндогенно (за счет запасов желточного мешка) и малоподвижны, в результате чего воздействие внешних неблагоприятных факторов на рыб менее выражено. В то же время потенциальные нарушения морфологии, заложенные в эмбриогенезе при воздействии мутагенов, еще не проявились, так как не сформированы сами потенциально пораженные органы. Более ранними исследованиями эмбриогенеза рыб установлено, что каждый эмбриональный зачаток и развивающийся из него орган имеют период повышенной чувствительности к повреждающим факторам (свой критический период), и действие этих факторов нарушает нормальный ход эмбриогенеза и постэмбрионального развития² (Журавлева, 2009).

Начиная со стадии C₁ и до этапа D₂, когда молодь большинства видов рыб

² По нашему мнению, в данном случае необходимо учитывать то обстоятельство, что воздействие повреждающего фактора на эмбриональное развитие организма может проявляться по-разному. В одном случае, влияние неблагоприятных факторов может вызывать гибель молоди рыб (в практике рыбоводства известны случаи 100% гибели икры, эмбрионов из-за нарушений технологического процесса), в другом – появление аномалий, при которых организм может определенное время существовать.

переходит на внешнее питание и начинают формироваться многие морфологические признаки (непарные и парные плавники, плавательный пузырь, окончательно формируются глазные яблоки), у личинок может встречаться до пяти аномалий на одну особь (табл. 13), так как по мере формирования внешних морфологических признаков проявляются и нарушения, заложенные ранее в эмбриогенезе. Данные периоды личиночного развития, прежде всего стадии C_1 и C_2 , считаются критическими, именно в этот период проявляются не только морфофункциональные нарушения, заложенные в эмбриогенезе при воздействии неблагоприятных факторов, но и сами особи становятся наиболее чувствительными к присутствующим в воде поллютантам. Наибольшую долю в исследованных пробах составляют ранние и поздние личинки с единственной аберрацией, а число рыб с двумя, тремя и четырьмя типами аномалий на одну особь значительно снижается до минимального количества личинок с пятью аномалиями на одну особь (табл. 13).

Уже на стадии развития E особи с четырьмя и пятью аномалиями не встречаются, а доля рыб с двумя и тремя морфологическими нарушениями составляет меньше процента. На последующих мальковых стадиях (F, G) регистрируются особи только с одним типом патологий. Количество ранних мальков с единственной аномалией также понижается от стадии E к стадии G (от 9,71% до 3,41%), что соответствует общей тенденции снижения количества аномальных особей от ранних стадий личиночного развития к поздним мальковым. Среди мальков-сеголеток (H) нами не обнаружено особей с аберрациями на протяжении всего периода исследований (табл. 13), что также является свидетельством практически полной элиминации особей с морфологическими нарушениями.

Аналогичная тенденция наблюдается у молоди разных видов рыб в отдельные годы (рис. 24). В Саратовском водохранилище аномальные особи перестают обнаруживаться на стадиях развития F, G (поздние мальки), и H (мальки-сеголетки).

Исключение составили мальки плотвы с морфологическими отклонениями, встречаемость которых в 2013 г. на стадии F составила 11,11%, однако, на последующих этапах развития аномальных особей также не встречено (рис. 24). На стадии развития E (ранние мальки), аномальные особи обнаруживались не у всех исследованных карповых; их встречаемость в ряде случаев не превышала условной нормы: плотва, 1996 г. – 3,44%, красноперка, 2013 г. – 3,41%. В других двух случаях процент аномальных особей на стадии развития E был достаточно высоким: 13,10% (уклейка, 2012 г.) и 24,41% (плотва, 2013 г.) (рис. 24).

При сохранении тенденции уменьшения встречаемости аномальной молоди карповых рыб по мере ее роста (с последующим исчезновением на стадиях F – H), подтверждается также тенденция роста числа животных с патологиями в периоды более высокого уровня загрязнения водоема.

Так, в 1997 г., когда среднегодовая встречаемость молоди с аберрациями по всему Саратовскому водохранилищу составляла 57,79% (табл. 6), доля аномальных личинок и мальков разных стадий развития достигала высоких значений (густера C_1 – 91,72%, C_2 – 73,79%, красноперка C_1 – 89,47%, C_2 –65,09%) (рис. 24). У других видов карповых доля аномальных особей на разных стадиях развития также очень высока.

В 2012 г. регистрировалась противоположная картина. Средняя встречаемость аномальной молоди разных видов в Саратовском водохранилище была невысока и варьировала от 4,72% у густеры до 11,88% у леща (табл. 9), что значительно ниже данных 1997 г. Встречаемость рыб аберрациями на отдельных стадиях личиночного и малькового развития также существенно отличается. Так, у молоди язя аномальные особи на стадии B составляли 7,40%, на стадии C_1 –6,98%, на более поздних этапах развития животных с аберрациями не обнаруживалось (рис. 24).

Несколько выше эти показатели у красноперки и плотвы, а наиболее высокая встречаемость особей с патологиями наблюдалась у уклейки (на стадии C_1 –42,86%, C_2 – 30,30%, D_1 –18,75%, D_2 –15,52%, E–13,10%) (рис. 24).

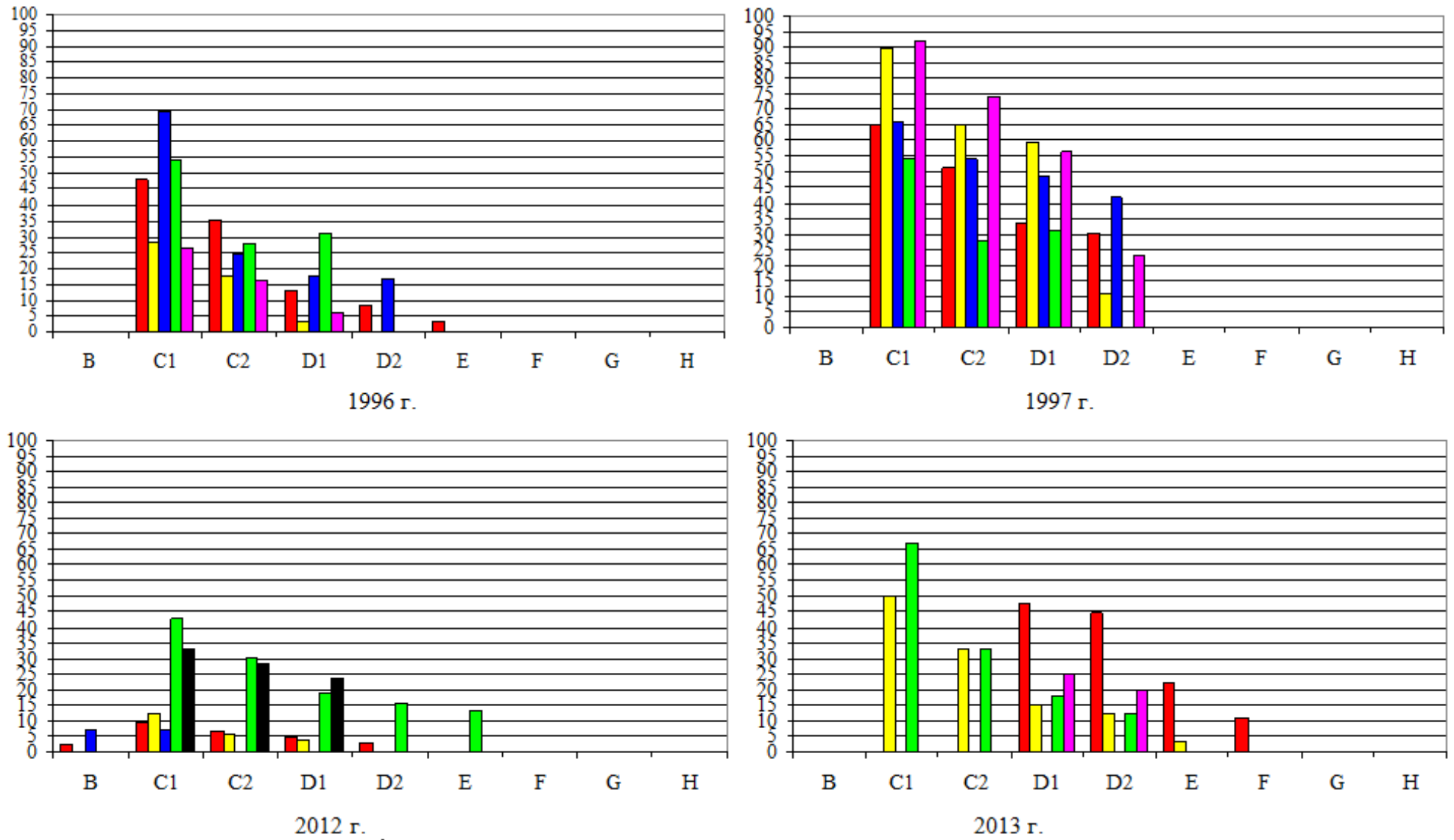


Рис. 24. Встречаемость аномальной молоди на разных стадиях личиночного и малькового развития у карповых рыб Саратовского водохранилища в отдельные годы, % (обозначения как на рис. 23).

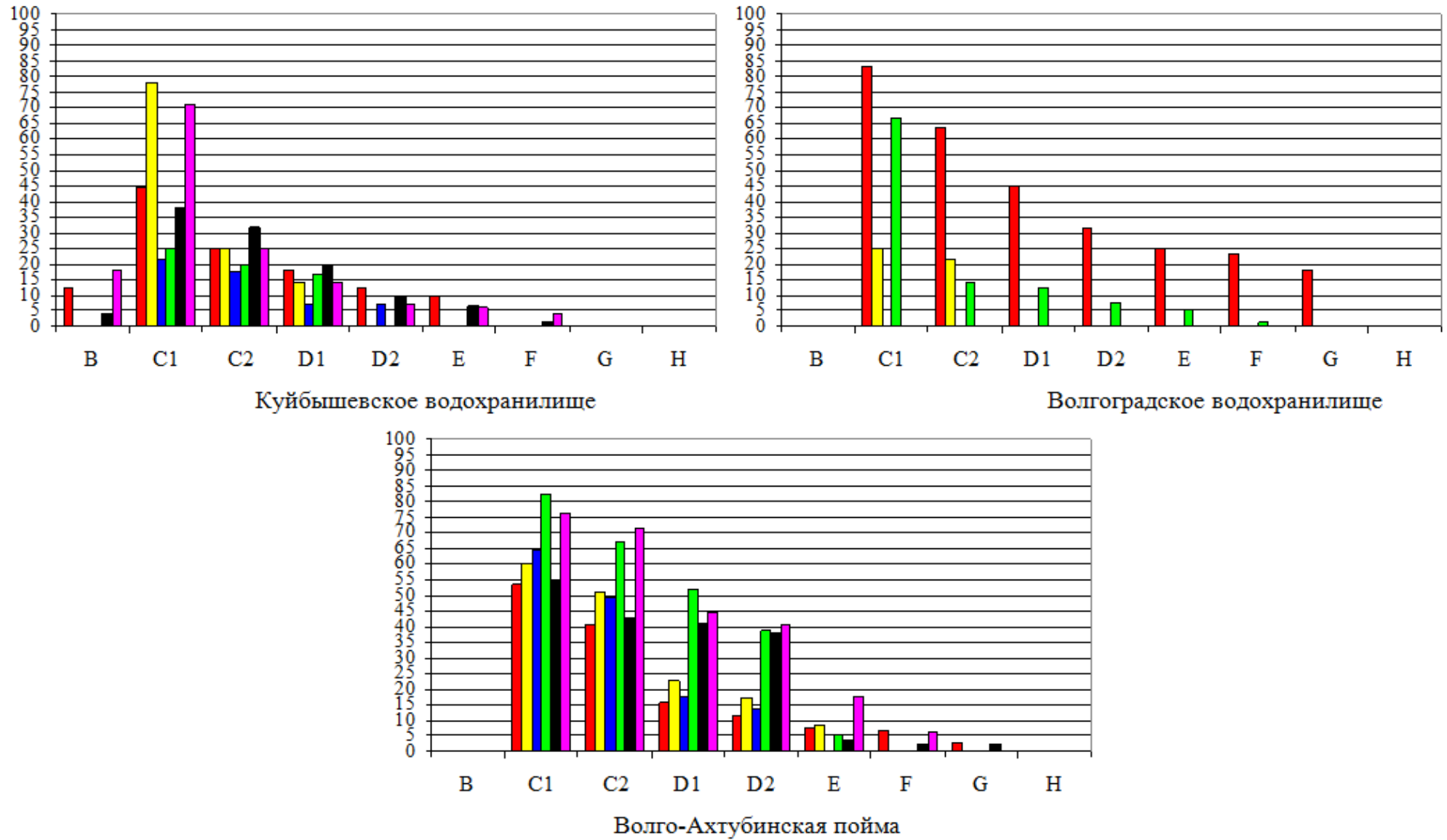


Рис. 25. Встречаемость аномальной молоди на разных стадиях личиночного и малькового развития у карповых рыб разных водоемов, % (обозначения как на рис. 23).

В водоемах с различающимся гидрологическим режимом и уровнем антропогенной нагрузки (волжские водохранилища, их притоки разного порядка, водоемы Волго-Ахтубинской поймы) тенденция, описанная выше, сохраняется (рис. 25).

У мальков-сеголеток (стадия Н) разных видов рыб из Куйбышевского, Волгоградского водохранилищ и водоемов Волго-Ахтубинской поймы особей с аномалиями не обнаружено. Минимальна доля поздних мальков (G) у плотвы (2,82%) и леща (2,27%) Волго-Ахтубинской поймы. В Куйбышевском водохранилище у мальков на стадии G аномальных особей не обнаружено.

В то же время у молоди на ранних стадиях развития (C_1 – C_2) число аномальных особей велико (рис. 25). Так, у красноперки и густеры Куйбышевского водохранилища на стадии развития C_1 зафиксировано 78,26% и 71,05% аномальных особей соответственно, у плотвы и уклейки Волгоградского водохранилища – 83,33% и 66,67%, у уклейки и густеры Волго-Ахтубинской поймы – 82,35% и 76,47% (рис. 25).

Однако к стадиям развития G и H (ранние мальки → сеголетки) происходит постепенное снижение встречаемости аномальных особей вследствие их элиминации.

В исследованных притоках Саратовского и Куйбышевского водохранилища у молоди рыб разных возрастов выявлена аналогичная тенденция постепенного понижения числа особей с морфологическими отклонениями от ранних стадий личиночного развития (C_1 – C_2) к более поздним этапам малькового развития (F–G), при полном отсутствии аномальных мальков-сеголеток. Различия наблюдаются лишь в доминировании молоди отдельных видов карповых в разных реках.

Так, в р. Позимь наиболее массовыми были плотва, красноперка, язь и лещ, а в р. Большой Черемшан только плотва и уклейка (притоки Куйбышевского водохранилища). В р. Самара с высокой численностью встречались только два вида – уклейка и лещ, а в р. Сок в массе обнаружена молодь всех карповых, кроме леща (притоки Саратовского водохранилища) (рис. 26).

У молоди рыб из р. Позимь аномальные особи перестают обнаруживаться уже на стадии развития E (ранние мальки), однако у личинок некоторых видов рыб на стадии C_1 доля аномальных особей достигает 66,67% (красноперка) и 42,11% (плотва) (рис. 26).

Аналогичная встречаемость животных с аберрациями наблюдалась и у ранних личинок (C_1) в р. Сок: у плотвы – 40,54%, у красноперки – 64,29%, у язя – 50,02%, у уклейки – 40,00%, у густеры – 49,98%. Но на стадиях развития E–H, аномальных особей у красноперки, язя, уклейки и густеры уже не обнаруживается (рис. 26).

Наиболее низкая встречаемость аномальных личинок рыб на стадии развития C_1 зафиксирована у уклейки (25,03%) и леща (26,13%) из р. Самара с последующим плавным снижением доли особей с нарушениями морфологии к стадиям малькового развития (E–F). На стадиях G и H патологичных мальков не встречено (рис. 26).

Для всех исследованных водных объектов (Куйбышевского, Саратовского, Волгоградского водохранилищ, их основных притоков, водоемов Волго-Ахтубинской поймы), динамика плавного снижения частоты встречаемости молоди рыб с нарушениями морфологии от этапов личиночного развития к мальковым стадиям является аналогичной, что позволяет считать данную тенденцию схожей для водоемов с различающимся гидрологическим режимом и уровнем антропогенной нагрузки.

Если доля аномальных особей на ранних личиночных стадиях велика, то это характерно для всех исследованных видов рыб, и наоборот. У мальков стадий E–G и мальков-сеголеток стадии H процент аномальных животных минимален также у всех видов карповых (либо рыб с нарушениями морфологии не обнаруживается).

Таким образом, в силу своей пониженной жизнеспособности, особи разных видов рыб, носители различных типов морфологических нарушений, подвержены элиминации в одинаковой степени. Подобная закономерность характерна для молоди из всех исследованных нами водоемов. Однако, морфологические аномалии, обнаруженные у личинок, характеризуются определенным разнообразием и степенью тяжести.

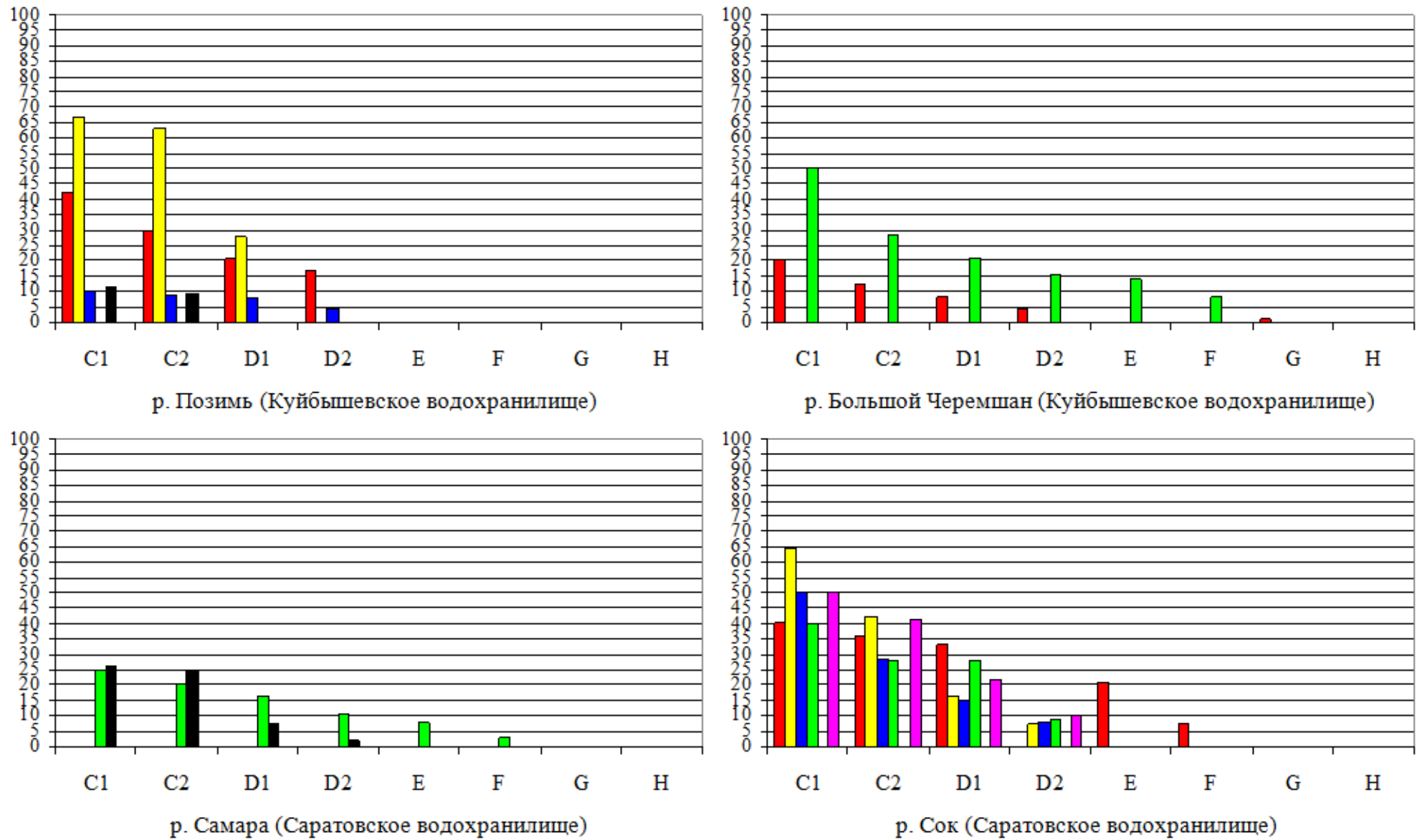


Рис. 26. Встречаемость аномальной молоди карповых рыб на разных стадиях личиночного и малькового развития в притоках Саратовского и Куйбышевского водохранилищ, % (обозначения как на рис. 23).

Так как среди мальков и мальков-сеголеток аномальных особей не встречено, можно предположить, что все обнаруженные типы аномалий необратимы и летальны в той или иной степени.

Основные закономерности встречаемости различных групп морфологических аномалий у молоди рыб

Обнаруженные у молоди рыб морфологические аномалии разделены нами на восемь групп в соответствии с характером локализации, степенью выраженности, спецификой нарушения органов и тканей. Вследствие большого разнообразия зарегистрированных aberrаций (73 типа), представляется довольно затруднительным проследить и описать динамику встречаемости каждого типа патологии как у молоди рыб разных видов, так и у представителей разных возрастных групп, однако, выявление динамики распределения отдельных групп морфологических аномалий не вызывает затруднений.

Подобный подход позволяет достоверно отследить доминирование отдельных групп аномалий у личинок и мальков разных видов рыб и выявить некоторые закономерности данного процесса.

У молоди массовых видов карповых рыб Саратовского водохранилища соотношение восьми групп морфологических аномалий не имеет существенных различий (рис. 27). Наиболее часто регистрируемыми патологиями у всех исследованных видов являются нарушения пигментации тела (встречаемость от 49,18% (уклейка) до 69,12% (лещ)).

Аномалии, отнесенные нами к группе нарушений морфологии глаз, также обнаруживаются достаточно часто (от 15,37% у леща до 21,42% у плотвы) (рис. 27). Встречаемость нарушений морфологии головы, плавников, туловища и регистрация наружных непигментированных опухолей описываются сходными величинами у молоди разных видов рыб. Нарушения морфологии головы, включающие 14 типов морфологических аномалий, обнаруживаются достаточно редко (от 5,84% у плотвы до 10,13% у леща) (рис. 27).

Доля нарушений морфологии плавников (20 типов) среди аномалий других групп составила от 1,17% (лещ) до 9,16% (уклейка). Нарушения морфологии туловища, включающие в себя различные искривления и недоразвития позвоночника, встречаются у разных видов с той же частотой: от 1,96% (лещ) до 9,95% (уклейка) (рис. 27).

Наиболее редко регистрируемыми морфологическими аномалиями являются нарушения внутреннего строения органов и тканей; они обнаружены единично у двух видов рыб – плотвы (0,03% среди всех аномалий) и уклеи (0,04%) (рис. 27).

Нарушения морфологии миотомов (пигментированные и непигментированные опухоли внутри миотомов, дефекты и некрозы) зафиксированы у молоди всех исследованных видов карповых, однако, в силу высокой летальности этих нарушений, их доля среди других видов нарушений минимальна – от 0,41% у леща до 1,51% у уклеи.

Таким образом, встречаемость основных групп морфологических аномалий и отдельных типов нарушений морфологии не зависит от видовой принадлежности особей. У молоди всех исследованных видов карповых рыб в условиях Саратовского водохранилища соотношение разных групп морфологических аномалий описывается сходными величинами. В водоемах с различающимися гидрологическим режимом и уровнем антропогенной нагрузки соотношение разных групп морфологических аномалий может отличаться, но среди представителей разных видов из одного водоема встречаемость отдельных групп aberrаций не имеет существенных различий.

У молоди карповых рыб шести видов на разных станциях Саратовского водохранилища, характеризующихся значительными скоплениями личинок и мальков, за весь период исследования (1995–2013 гг.) обнаружены морфологические аномалии, относящиеся к восьми основным группам (рис. 28).



плотва

красноперка



язь



уклейка



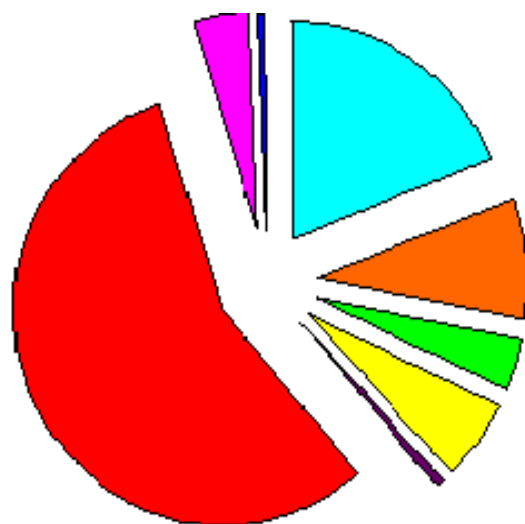
лещ



густера

- нарушения морфологии глаз
- нарушения морфологии головы
- нарушения морфологии плавников
- нарушения морфологии туловища
- нарушения внутреннего строения тела
- нарушения пигментации тела
- непигментированные опухоли
- нарушения морфологии миотомов

Рис. 27. Встречаемость различных групп морфологических аномалий у молоди карповых рыб Саратовского водохранилища в 1995-2013 гг.



Саратовское водохранилище 1995–2013 гг.

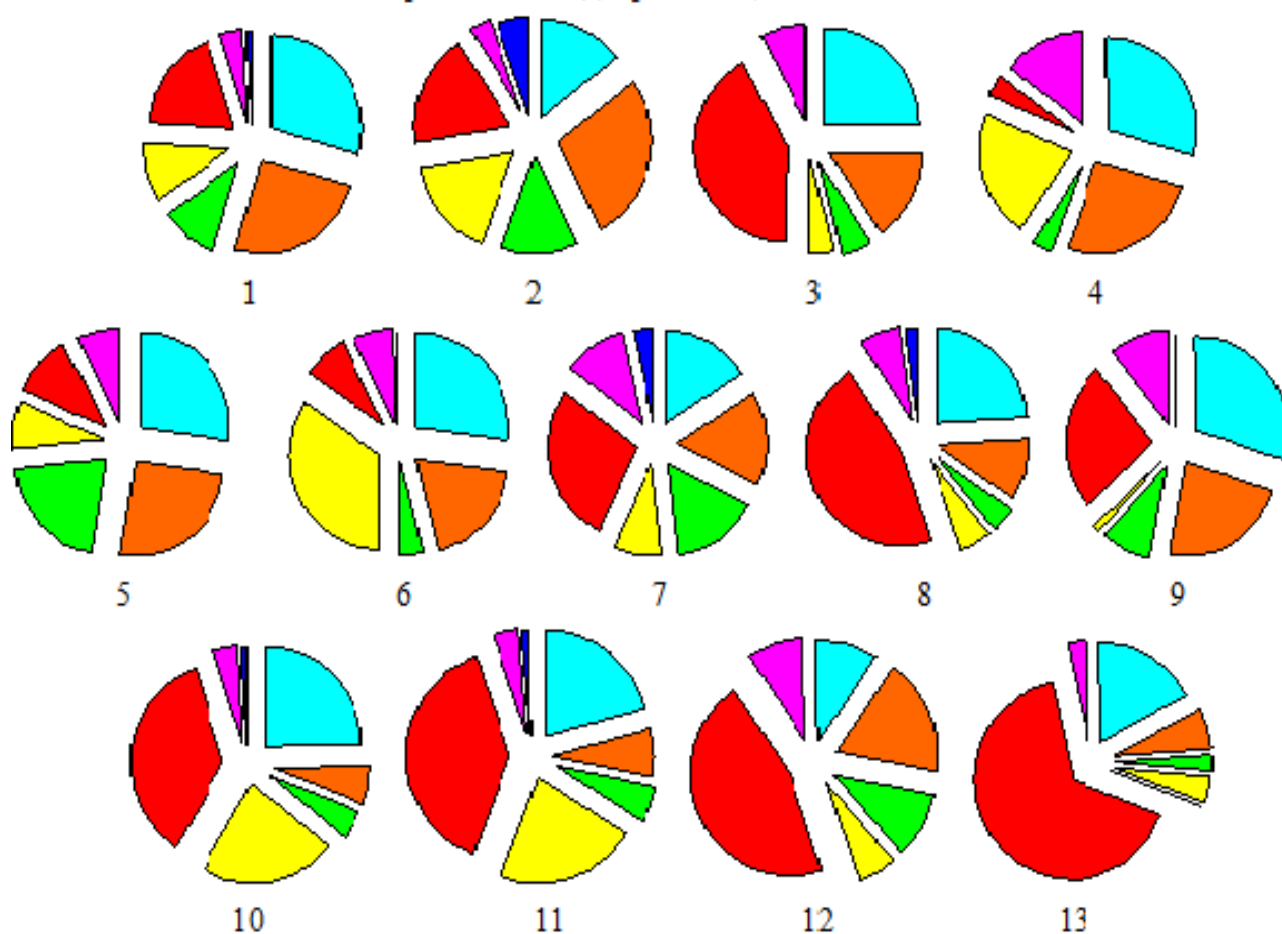


Рис. 28. Встречаемость основных групп морфологических аномалий у молоди рыб на разных станциях Саратовского водохранилища (%): 1 – п. Федоровка; 2 – п-ов Копылово; 3 – п. Зольное; 4 – Дом отдыха; 5 – п. Прибрежный; 6 – протока Старый Мокрец; 7 – п. Красная Глинка; 8 – устье р. Сок; 9 – г. Самара; 10 – устье р. Самара; 11 – Рождествено-Шелехметская пойма (один из входов в Змеиный затон); 12 – устье р. Чапаевка; 13 – с. Мордово (станционар «Кольцовский», Мордовинско-Брусаянская пойма, о. Кольцовский, Васильевские о-ва) (обозначения секторов как на рис. 27).

Более половины всех зарегистрированных аномалий (56,92%) составляли нарушения пигментации тела, довольно часто отмечались нарушения морфологии глаз (19,38%). Встречаемость нарушений морфологии головы и туловища не превышала 8,76% и 6,21% соответственно. Редко обнаруживались такие аномалии, как непигментированные опухоли различной локализации (4,40%) и нарушения морфологии плавников (3,97%). Нарушения морфологии миотомов и патологии внутренних органов в течение всего периода исследований (1995–2013 гг.) зарегистрированы единично; их доля в общей сумме аберраций составила 0,34% и 0,02% соответственно (рис. 28).

На разных станциях Саратовского водохранилища наблюдалась неодинаковая картина встречаемости отдельных групп морфологических аномалий у молоди рыб. На четырех станциях (№№ 1, 4, 5, 9) преобладающими являлись нарушения морфологии головы. На станции № 6 в течение всего периода исследований доминировали нарушения морфологии туловища. На станции № 2 большое число исследованных личинок и мальков имели аномалии морфологии головы. В большинстве изученных станций (№№ 3, 7, 8, 10, 11, 12, 13) у молоди карповых рыб преобладали нарушения пигментации тела (рис. 28).

У личинок и мальков карповых рыб Приплотинного плеса Куйбышевского водохранилища за весь период исследования обнаружены морфологические аномалии, относящиеся к 7 основным группам.

Преобладали нарушения морфологии глаз (41,54%), и головы (23,59%). Нарушения пигментации тела молоди встречались значительно реже, чем у рыб Саратовского водохранилища (15,10%). В число редко регистрируемых патологий входили нарушения морфологии плавников (7,31%), туловища (7,31%), аномалии миотомов (2,99%) и непигментированные опухоли (2,16%) (рис. 29).

На отдельных станциях Куйбышевского водохранилища у молоди рыб наблюдалась неодинаковая картина встречаемости различных групп морфологических аномалий. На трех станциях (№№ 1, 2 и 5) преобладающими являлись нарушения морфологии головы. На станциях № 6 и 7 в течение всего периода исследований доминировали нарушения пигментации тела. Во многих изученных районах (станции 4, 8, 9, 10) у молоди рыб чаще других регистрировались нарушения морфологии глаз. На станции № 11 доминирующими явились две группы аномалий – нарушения морфологии глаз и пигментации тела, несколько реже фиксировались аномалии морфологии головы и плавников. В районе станции № 3 (о. Екатериновский) в пробе обнаружено всего две аномальных особи, которые являлись носителями трех видов морфологических аномалий из разных групп (рис. 29).

В целом низовьях Куйбышевского водохранилища (Приплотинный плес) преобладающими являются морфологические аномалии трех групп: нарушения морфологии глаз, головы и пигментации тела.

В водных объектах, сходных по гидрологическому режиму и уровню загрязнения (Саратовское и Волгоградское водохранилища) и картина встречаемости отдельных групп аномалий очень похожа (рис. 30). Так, у личинок и мальков двух водохранилищ чаще других патологий регистрировались нарушения пигментации тела (57,57% и 67,46% соответственно) (рис. 30), среди которых отдельно выделяются наличие пигментированных новообразований около одного или обоих глазных яблок, нарушения видоспецифичного пигментного рисунка тела, отсутствие пигментации глазного яблока и т.д.

В Куйбышевском водохранилище, значительно отличающимся от нижеволжских водохранилищ по целому ряду гидрологических показателей, доминирующей группой аберраций у личинок и мальков карповых рыб явились нарушения морфологии глаз. В водоемах Волго-Ахтубинской поймы у молоди значительно преобладали нарушения морфологии миотомов (рис. 30).

В притоках Саратовского водохранилища (рр. Кондурча, Большой Кинель), характеризующихся благоприятным кислородным режимом, относительно высокой

скоростью течения и достаточно низким уровнем загрязнения, разнообразие обнаруживаемых у рыб групп морфологических аномалий заметно ниже, чем в самом водохранилище (рис. 31).

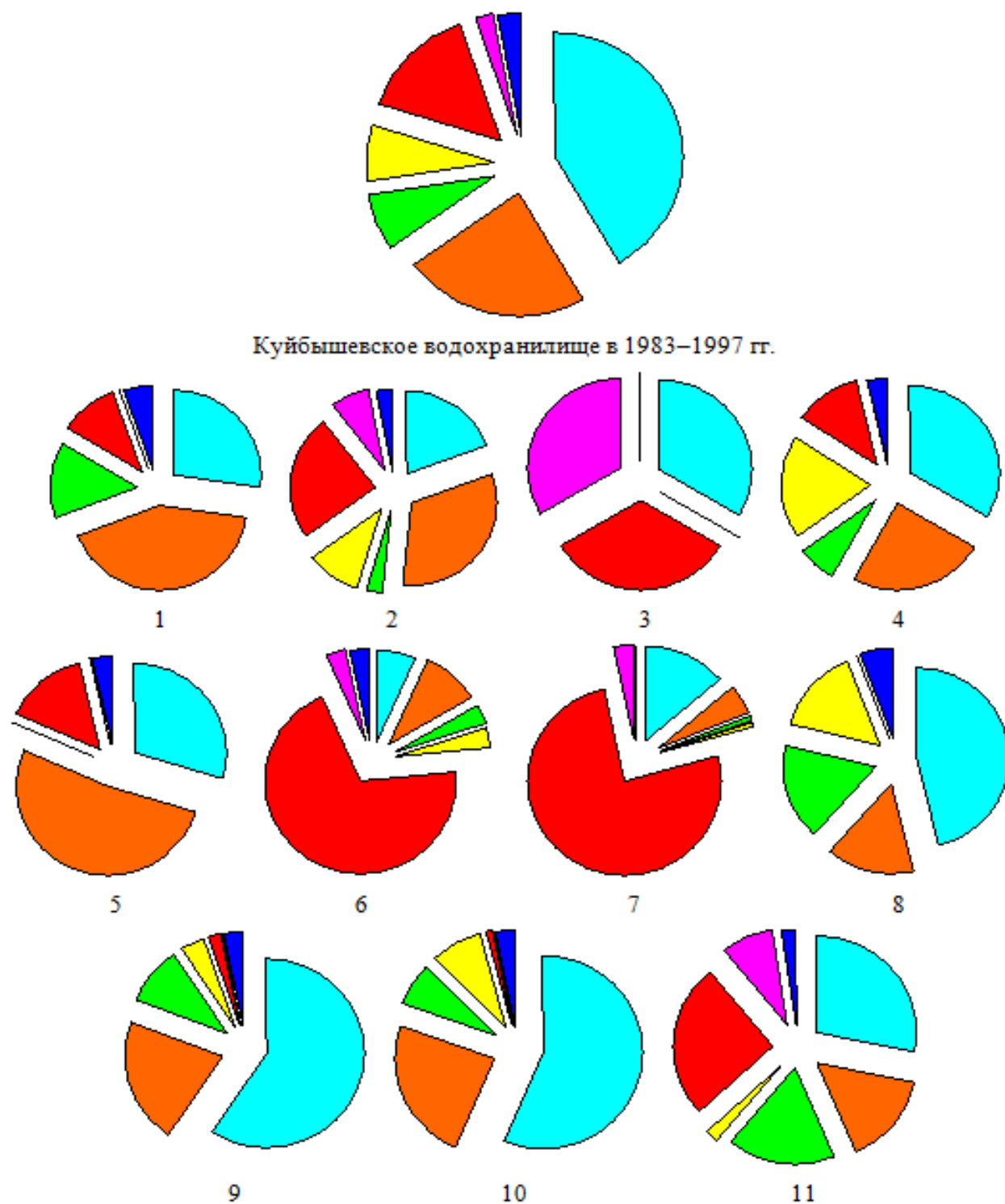


Рис. 29. Встречаемость различных групп морфологических аномалий у молоди рыб на разных станциях Приплотинного плеса Куйбышевского водохранилища, %: 1 – вход в Сусканский залив; 2 – выше водозабора АВТОВАЗа (от 100 до 1000 м); 3 – о. Екатериновский; 4 – залив (выход, Сомина яма); 5 – канал условно чистого стока; 6 – лесосплав; 7 – ниже условно чистого стока; 8 – о. Борок; 9 – полигон у с. Новодевичье; 10 – полигон (лагерь); 11 – яхт-клуб “Дружба” (обозначения секторов как на рис. 27).

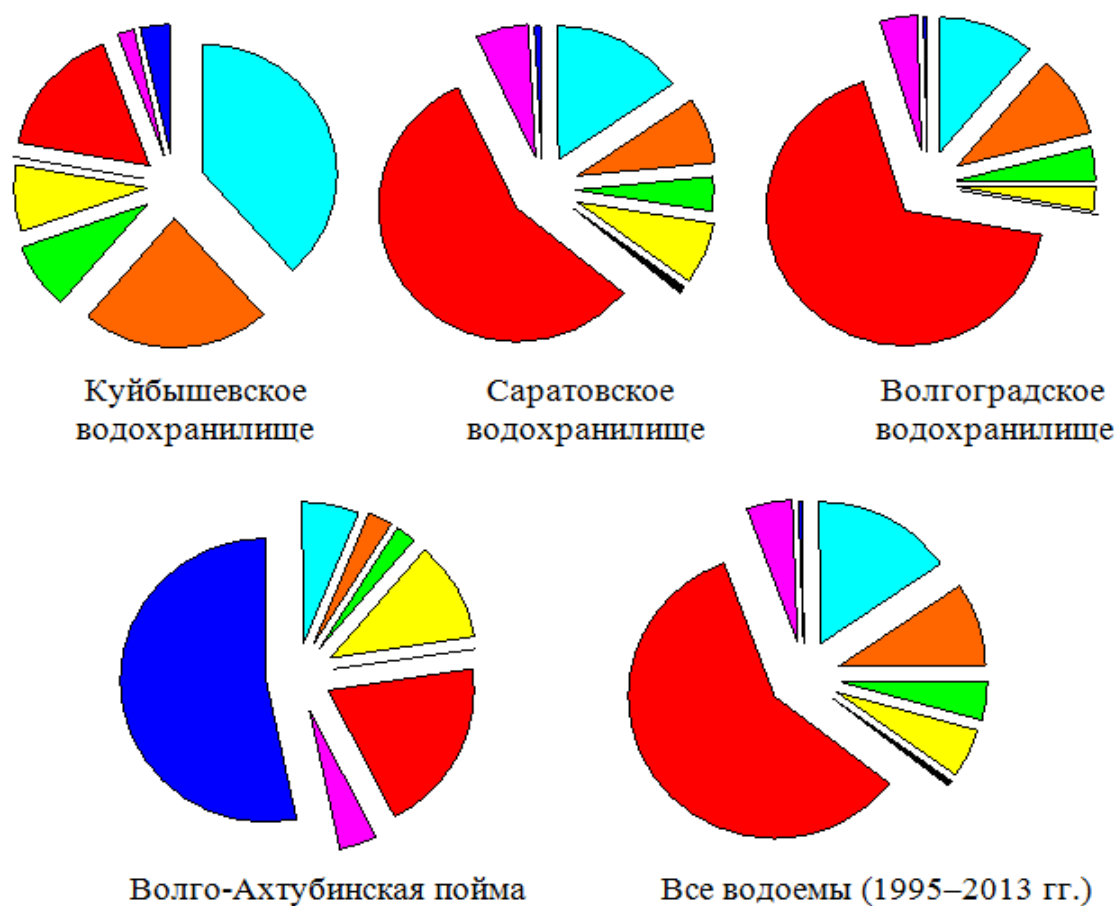


Рис. 30. Встречаемость различных групп морфологических аномалий у молоди карповых рыб из водоемов Средней и Нижней Волги в 1995–2013 гг., % (обозначения секторов как на рис. 27).

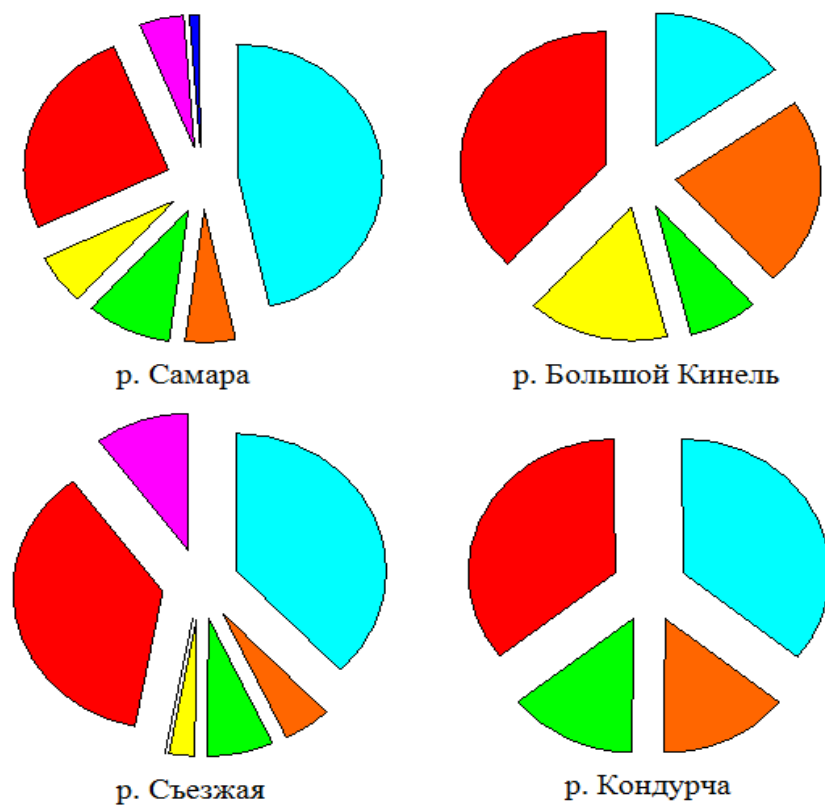


Рис. 31. Встречаемость различных групп морфологических аномалий у молоди рыб из основных притоков Саратовского водохранилища, % (обозначения секторов как на рис. 27).

Но при этом доминирующими группами морфологических нарушений в данных водотоках остаются те же группы, что и в Саратовском водохранилище (аномалии пигментации тела и морфологии глаз). И почти в четверти случаев в рр. Большой Кинель и Кондурча у молоди рыб обнаруживаются нарушения морфологии головы (рис. 31).

В наиболее загрязненной реке водосбора (р. Самара) у молоди карповых зарегистрировано 7 групп aberrаций; нарушения морфологии глаз встречаются у рыб почти в два раза чаще, чем нарушения пигментации тела (рис. 31).

Таким образом, ясно прослеживается тенденция увеличения встречаемости аномальных особей в пробах от притоков второго порядка к притокам первого порядка и основному водоему водосбора (Саратовскому водохранилищу), что может быть объяснено рядом причин. Во-первых, отличающимися гидрологическими условиями в реках и водохранилище. В притоках второго и первого порядка наблюдается более благоприятные кислородный режим и скорость течения, чем в Саратовском водохранилище, что даже при сравнимом уровне загрязнения водных объектов создает в реках лучшие условия для нереста и эмбрионально-личиночного развития молоди. Во-вторых, уровень загрязнения основного водоема водосбора (Саратовского водохранилища), несколько выше, чем уровень загрязнения рек, впадающих в него, а список присутствующих в воде загрязнителей намного шире.

В притоках Куйбышевского водохранилища пятого порядка (рр. Нылга и Ува), не испытывающих существенной антропогенной нагрузки, разнообразие обнаруженных у молоди рыб морфологических аномалий невелико или сведено к минимуму (рис. 32).

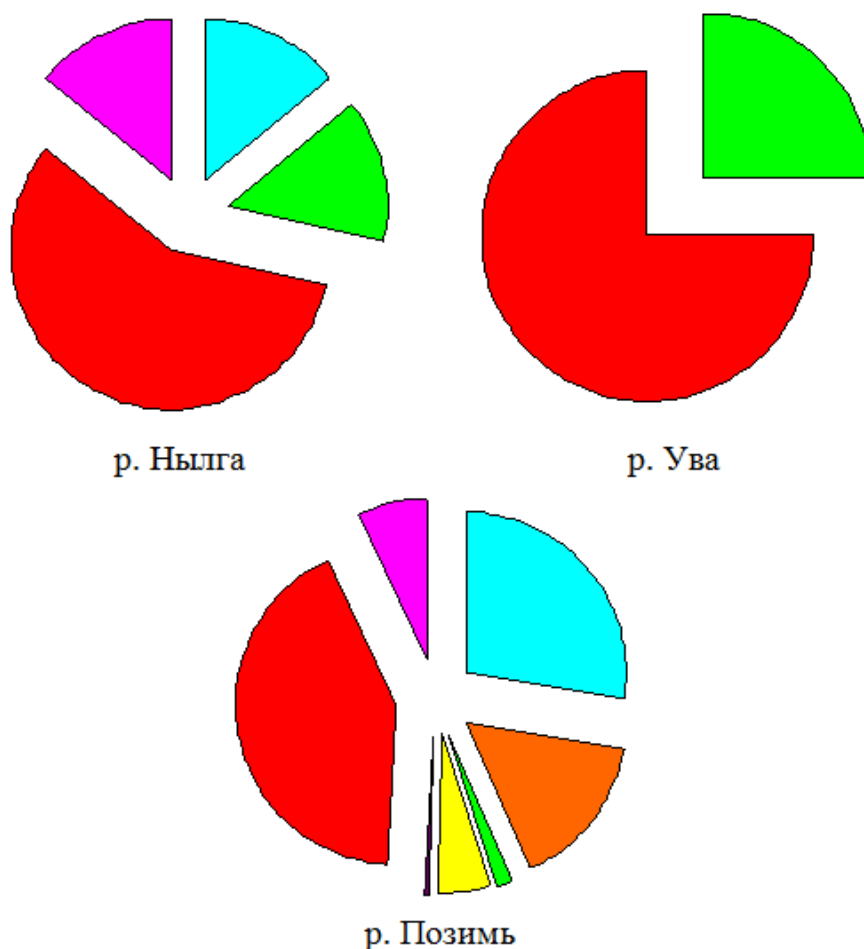


Рис. 32. Встречаемость различных групп морфологических аномалий у молоди карповых рыб из притоков Куйбышевского водохранилища, % (обозначения секторов как на рис. 27).

Как было отмечено выше, доля аномальных личинок и мальков в пробах из этих рек крайне незначительна (4,22% в р. Нылга и 3,02% в р. Ува). В первом водотоке у молоди карповых зарегистрировано всего четыре группы морфологических аномалий, во втором – 2. В обоих биотопах доминирующими оказались нарушения пигментации тела (рис. 32).

Иная картина наблюдалась в р. Позимь, протекающей в черте г. Ижевска и испытывающей высокую техногенную нагрузку. Пробы личинок и мальков карповых рыб из этого водотока содержали 22,46% аномальных особей, у которых зафиксировано 7 групп морфологических аномалий.

Наиболее частыми являлись нарушения пигментации тела (42,52%), реже регистрировались аномалии морфологии глаз (27,88%) и головы (15,73%) (рис. 32). Подобное соотношение основных групп патологий развития наблюдалось и в нижневолжских водохранилищах (Саратовском и Волгоградском) (рис. 30).

Следовательно, в водоемах с одинаковым, или сравнимым, уровнем антропогенной нагрузки даже при существенных различиях гидрологического режима разнообразие и соотношение отдельных групп морфологических аномалий описывается схожими величинами.

Исследования молоди рыб доказали, что в экологических условиях волжских водохранилищ и их притоков личинки и мальки большинства видов (как массовых, так и редко встречающихся) находятся на границе своих адаптационных возможностей. Об этом свидетельствует высокая частота наблюдения аномальных особей (иногда в десятки раз превышающая значение условной нормы для благополучных природных популяций) как на отдельных станциях водоемов, так и в среднем по акватории.

Несмотря на очаговый характер большинства видов загрязнений, количество таких очагов велико во всех волжских водохранилищах, в результате чего высока и доля аномальных личинок и мальков, прежде всего, в районах крупных населенных пунктов, промышленных центров, объектов транспортной и энергетической инфраструктуры, активной сельскохозяйственной деятельности.

Значительно и разнообразие обнаруживаемых у молоди рыб типов морфологических аномалий, которые могут затрагивать важнейшие системы органов и ткани организма. За весь период исследования (1995–2013 гг.) нами обнаружено 73 типа нарушений морфологии, которые по степени локализации, характеру воздействия на структуры организма и интенсивности патологического процесса разделены на 8 основных групп. Несмотря на большое разнообразие нарушений морфологии личинок и мальков, их встречаемость имеет определенные закономерности, что позволяет эффективно использовать молодь рыб в экологических исследованиях.

Во-первых, все описанные морфологические аномалии и их группы (за исключением, может быть, самых редко встречающихся) фиксируются у молоди рыб независимо от их видовой принадлежности, так как распределение патологий развития практически не отличается у особей разных видов и экологических групп. Так, например, у бентофагов леща и густеры, эврифагов плотвы и язя, планктофага уклейки в одинаковых экологических условиях (уровень загрязнения, кислородный режим, рН воды, освещенность, тип грунта и т.д.) преобладают аномалии одних и тех же групп с незначительными различиями по встречаемости у отдельных видов. Точно так же повторяется у разных видов рыб распределение реже встречающихся групп морфологических нарушений.

При этом в водоемах и водотоках с различными гидрологическими характеристиками и степенью антропогенной нагрузки преобладание тех или иных морфологических нарушений может быть отличным.

Однако для всех видов рыб на конкретной станции исследования сохраняется схожее распределение основных групп патологий развития, что доказывает неспецифический характер аномалий, зарегистрированных у молоди рыб Средней и Нижней Волги.

Во-вторых, морфологические нарушения обнаруживаются у молоди рыб на разных стадиях личиночного и малькового развития, начиная от самых ранних этапов (В и С₁) и заканчивая поздними мальковыми стадиями (F и G). Однако частота регистрации аномалий всегда снижается от максимальных значений на ранних этапах до минимальных на поздних мальковых стадиях. Среди мальков-сеголеток (стадия Н) аномальных особей не обнаружено во всех исследованных водоемах.

Причиной этому является элиминацией особей с морфологическими аномалиями вследствие их низкой жизнеспособности. Как правило, все личинки и мальки рыб с нарушениями развития погибают, поэтому нами и не обнаружено аномальных мальков-сеголеток. В итоге, можно утверждать, что все зарегистрированные нарушения морфологии в той или иной степени являются летальными для молоди. В случае обнаружения на отдельных станциях значительного числа личинок с абберациями (1997 г., с. Зольное, 70,37%; 1996 г., п. Федоровка, 91,70%) логично предположить, что именно такое их количество погибнет в ходе дальнейшего развития.

Таким образом, на основе анализа встречаемости морфологических аномалий у личинок и мальков рыб разных возрастных групп можно адекватно судить об экологическом состоянии исследуемого водоема и характере и качестве пополнения популяций волжских рыб в сложившихся экологических условиях. Данный метод является довольно точным, продуктивным, не требует больших затрат времени, оборудования и реактивов.

Однако он имеет и один существенный недостаток. На основе анализа морфологического состояния молоди рыб можно адекватно и достаточно точно характеризовать экологическое состояние водоема только в период нереста и последующего эмбрионально-личиночного развития гидробионтов, то есть на протяжении двух–трех весенних и летних месяцев. Когда в водоеме перестает встречаться молодь рыб на стадии личинок и мальков, перестают обнаруживаться и морфологические аномалии, так как у мальков-сеголеток они практически не регистрируются.

Глава 4

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АНОМАЛИИ У ПОЛОВОЗРЕЛЫХ РЫБ СРЕДНЕЙ И НИЖНЕЙ ВОЛГИ (НА ПРИМЕРЕ САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА)

Исследование молоди рыб волжских водоемов, результаты которых приведены в предыдущей главе, показали, что в загрязненных водных объектах доля аномальных особей у личинок и мальков может достигать критических значений, особенно на самых ранних стадиях развития. Снижение частоты встречаемости рыб с аберрациями по мере их роста и развития приводит к тому, что на стадии мальков-сеголеток морфологических патологий не регистрируется. Это свидетельствует о летальном характере подобных нарушений.

За период исследования с 1995 по 2013 гг. в акватории Саратовского водохранилища было отловлено некоторое количество половозрелых рыб, являющихся носителями визуально определяемых аномалий. Но единичность и нерегулярность подобных находок не позволяют утверждать о наличии каких-либо закономерностей в возникновении аберраций.

Внешние проявления морфологических нарушений у взрослых рыб, как правило, не отличаются от таковых у молоди, однако встречаются значительно реже. Так, если у личинок и мальков доля аномальных особей на отдельной станции исследования может достигать 91,70% (1996 г., п. Федоровка) (глава 3, табл. 4), а встречаемость наиболее распространенного типа нарушений достигает 87,42% (пигментомы в области глаз) (Евланов и др., 1999, Минеев, 2010, 2011), то у половозрелых особей подавляющее число аномалий зарегистрированы единично.

Такие аберрации, как общее недоразвитие головы, отсутствие обоих грудных плавников, глаз и многие другие у взрослых особей не встречаются вовсе, поскольку подобные патологии являются крайне тяжелыми и их носители неизбежно погибают в личиночном возрасте.

За весь период исследования (1995–2013 гг.) у половозрелых рыб Саратовского водохранилища обнаружено 26 типов морфологических аномалий, которые можно разделить на 5 групп.

1 группа – нарушения морфологии боковой линии. Всего зарегистрировано 14 типов подобных аномалий, фиксируемых с одной или обеих сторон исследуемых особей. Наиболее распространенными типами нарушений являлись искривления (рис. 33.1) и раздвоения боковой линии (рис. 33.2) (чаще обнаруживались у синца, редко у плотвы и красноперки). Единично зарегистрированы нахлесты (рис. 33.3, 33.7) и разрывы боковой линии (рис. 33.4), а также частичное (рис. 33.5) или ее полное отсутствие.

2 группа – нарушения морфологии глаз. Если у личинок и мальков карповых рыб в условиях Саратовского водохранилища доля особей с нарушениями морфологии глазных яблок достигала в среднем 19,38% за весь период исследования (глава 3, рис. 28), то у взрослых животных подобные аномалии встречены единично. С 1995 по 2013 гг. нами обнаружено только два экземпляра леща с нарушениями морфологии глаз, что составляет 0,03% от числа всех исследованных рыб. У одной особи было зафиксировано общее недоразвитие одного глазного яблока и отсутствие хрусталика в нем (рис. 34.1), у другой регистрировалось врожденное отсутствие одного глаза (рис. 34.2).

3 группа – нарушения морфологии плавников. Эту группу формируют такие аномалии, как искривление лучей плавника (рис. 35.1), несоответствие числа лучей в плавнике нормальному количеству и общее недоразвитие плавника (рис. 35.2). У личинок рыб часто наблюдается полное отсутствие одного или нескольких плавников (большей частью, грудных), у взрослых рыб такая патология обнаружена лишь однажды (рис. 35.3).

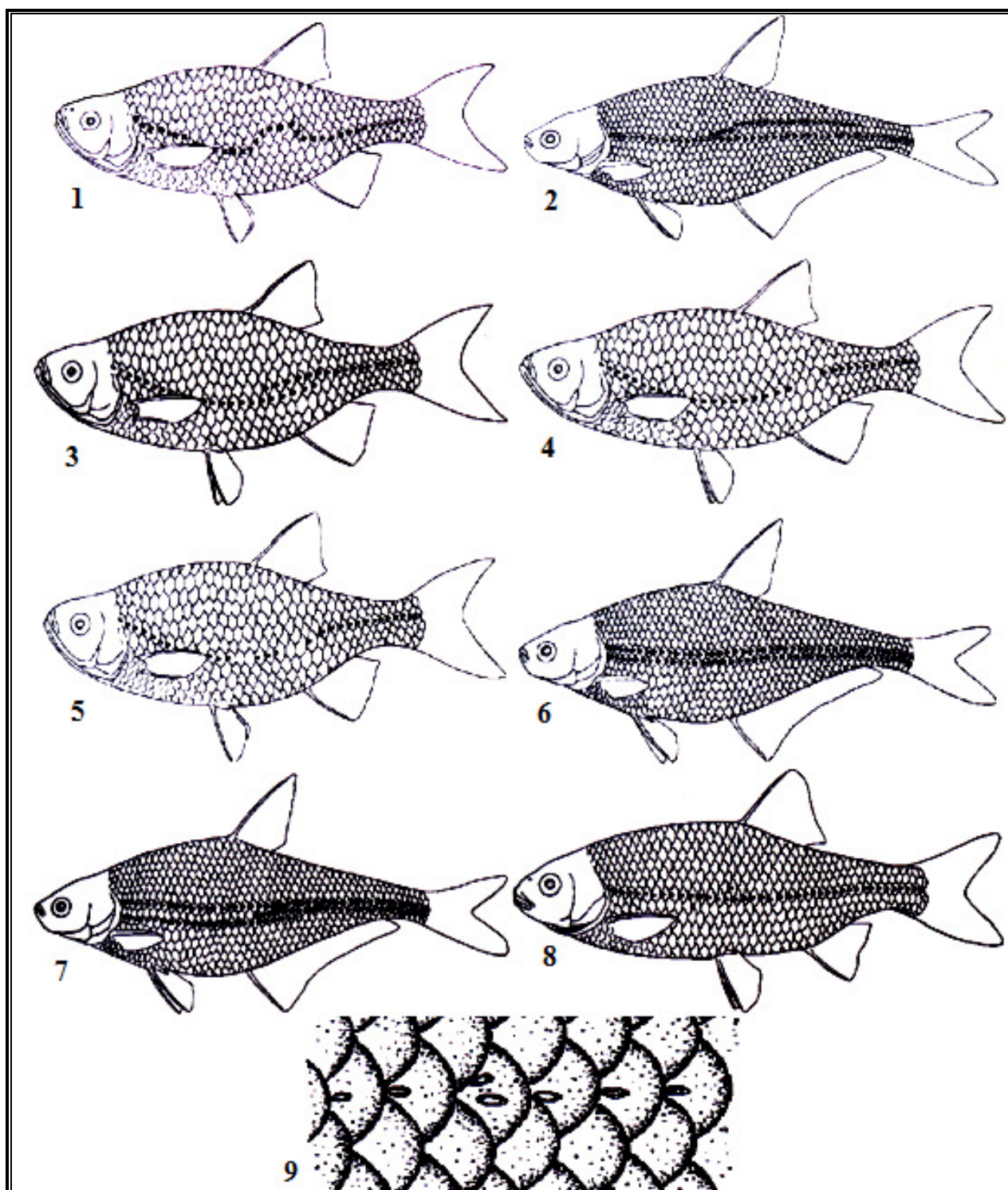


Рис. 33. Морфологические аномалии боковой линии у рыб Саратовского водохранилища (вид слева – схематическое изображение): 1 – красноперка, искривление боковой линии; 2 – синец, раздвоение боковой линии; 3 – красноперка, разрыв боковой линии с нахлестом; 4 – красноперка, одиночный разрыв боковой линии; 5 – красноперка, двойной разрыв боковой линии; 6 – синец, двойная боковая линия; 7 – синец, две боковых линии, нижняя имеет разрыв с нахлестом; 8 – плотва, чешуя, снабженная порой, вне боковой линии; 9 – плотва, чешуя боковой линии с двумя порами.

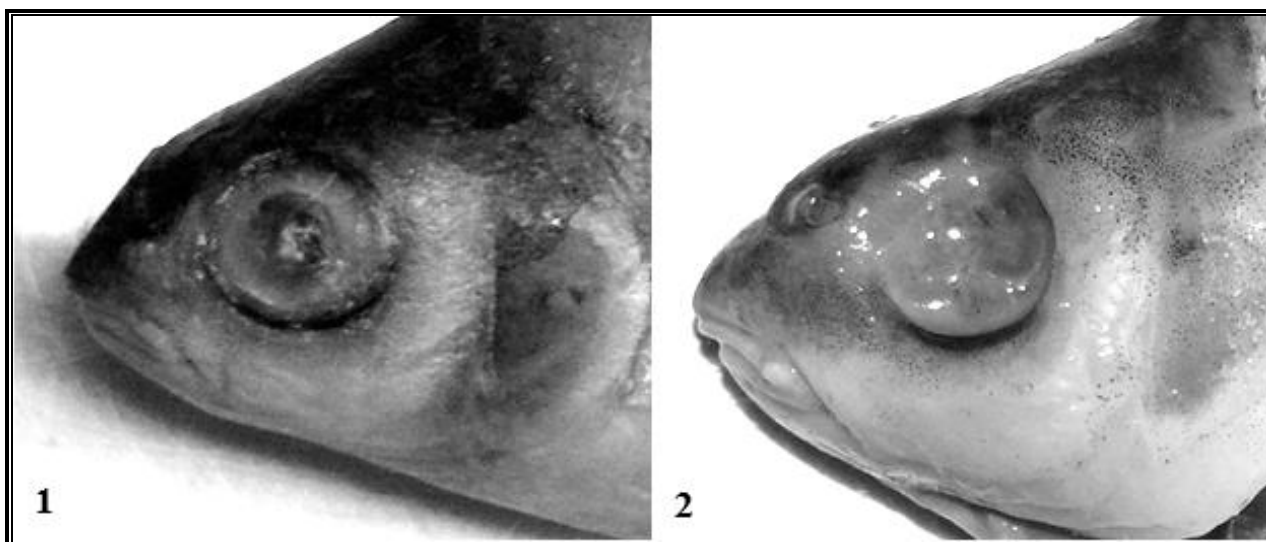


Рис. 34. Нарушения морфологии глаз: 1 – лещ, отсутствие хрусталика в левом глазном яблоке; на месте хрусталика видна рыхлая непигментированная ткань; 2 – лещ, врожденное полное отсутствие левого глазного яблока.

4 группа – нарушения морфологии челюстей. В наших исследованиях зафиксированы особи с искривлением и недоразвитием верхней челюсти (рис. 36.1), искривлением (рис. 36.2) и недоразвитием нижней челюсти (рис. 36.3), что приводит к несмыканию ротового отверстия. Подобные аномалии фиксируются, как правило, у рыб из водоемов, загрязненных тяжелыми металлами. Так, в оз. Балкылдак (Северный Казахстан), которое длительное время использовалось в качестве водоема-накопителя отходов, содержащих металлическую ртуть и ртутные соединения, до 36% особей серебряного карася имели укорочения верхних и нижних челюстей, а также «мопсовидный рот» (Калиева, Ермиенко, 2014).

5 группа – нарушения морфологии туловища. Половозрелые рыбы, носители патологий данной группы, характеризуются наличием в позвоночном столбе искривлений различной степени тяжести и локализации (рис. 37.1–37.4). У взрослых животных, как и у молоди, искривления позвоночника могут быть локализованы как в туловищном, так и в хвостовом отделе тела.

На примере молоди сибирского пескаря и речного гольяна р. Кача (приток Енисея) показано, что в условиях высокого техногенного загрязнения реки железом, медью, цинком, марганцем, алюминием и фенолами до 750% молоди данных видов рыб имеют различные аномалии осевого скелета, разнообразие которых может достигать 95 видов. При снижении градиента загрязнения в верхних участках реки уменьшается как количество особей с аномалиями осевого скелета, так и разнообразие регистрируемых типов патологий (Яблоков, 2018).

В нашем случае подобные нарушения обычно являются следствием недоразвития и срастания отдельных позвонков (рис. 37.4), также возникающих на ранних стадиях личиночного и малькового развития. Данные типы патологий в крайней степени проявления являются летальными, поэтому до половозрелого состояния доживают единичные особи в основном с незначительными или слабовыраженными проявлениями аберраций. Искривления позвоночника зафиксированы всего у трех особей экземпляров рыб Саратовского водохранилища (бычка-цуцика, синца и густеры).

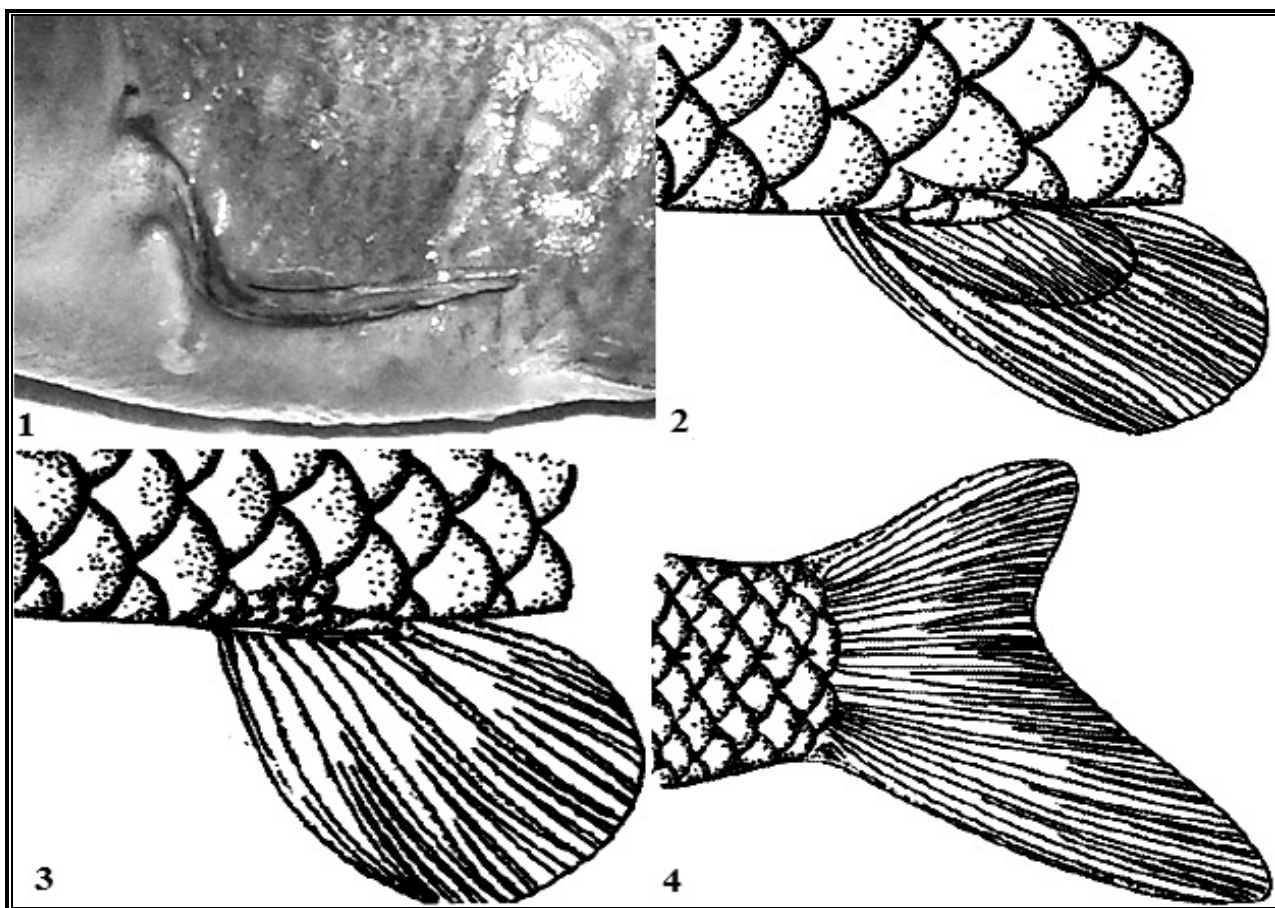


Рис. 35. Нарушения морфологии плавников: 1 – лещ, искривление и недоразвитие левого грудного плавника; 2 – лещ, недоразвитие левого брюшного плавника; 3 – лещ, полное отсутствие левого брюшного плавника; 4 – густера, недоразвитие верхней лопасти хвостового плавника.

6 группа – наружные новообразования. По нашему мнению, морфологические аномалии, относящиеся к данной группе, способны возникать у рыб не только на личиночных и мальковых стадиях развития, но и у собственно половозрелых особей, не имеющих подобных нарушений в ювенальном возрасте. Подобные отклонения, выражающиеся в присутствии на поверхности тела опухолевидных новообразований и возникающие при различных нарушениях физиологических процессов, имеют, как правило, канцерогенную природу и вызываются воздействиями на организм различных поллютантов.

У молоди рыб Саратовского водохранилища доля особей с пигментированными и непигментированными наружными новообразованиями достигает на ранних стадиях развития (С₁ и С₂) 56,92% и 4,4%, соответственно, с последующим понижением до 0,00% на более поздних мальковых стадиях (Е, G) за счет низкой жизнеспособности и элиминации таких особей (глава 3, рис. 23).

Вероятно, у половозрелых особей при наличии подобных патологий также значительно снижается их жизнеспособность, и они погибают, в результате чего за весь период исследования обнаружено всего две взрослые особи плотвы с наружными новообразованиями.

Эти одиночные опухоли имели слабую и среднюю пигментацию, были локализованы на голове одной особи и под спинным плавником у другой. Размеры опухолей достигали 7,2×8,4 мм и 5,6×11,3 мм. Оба новообразования имели светло-серый цвет, гладкую поверхность и слизевый покров. Опухоли, имеющие незначительные отличия во внешнем строении, характеризовались различной гистологической структурой (рис. 38).

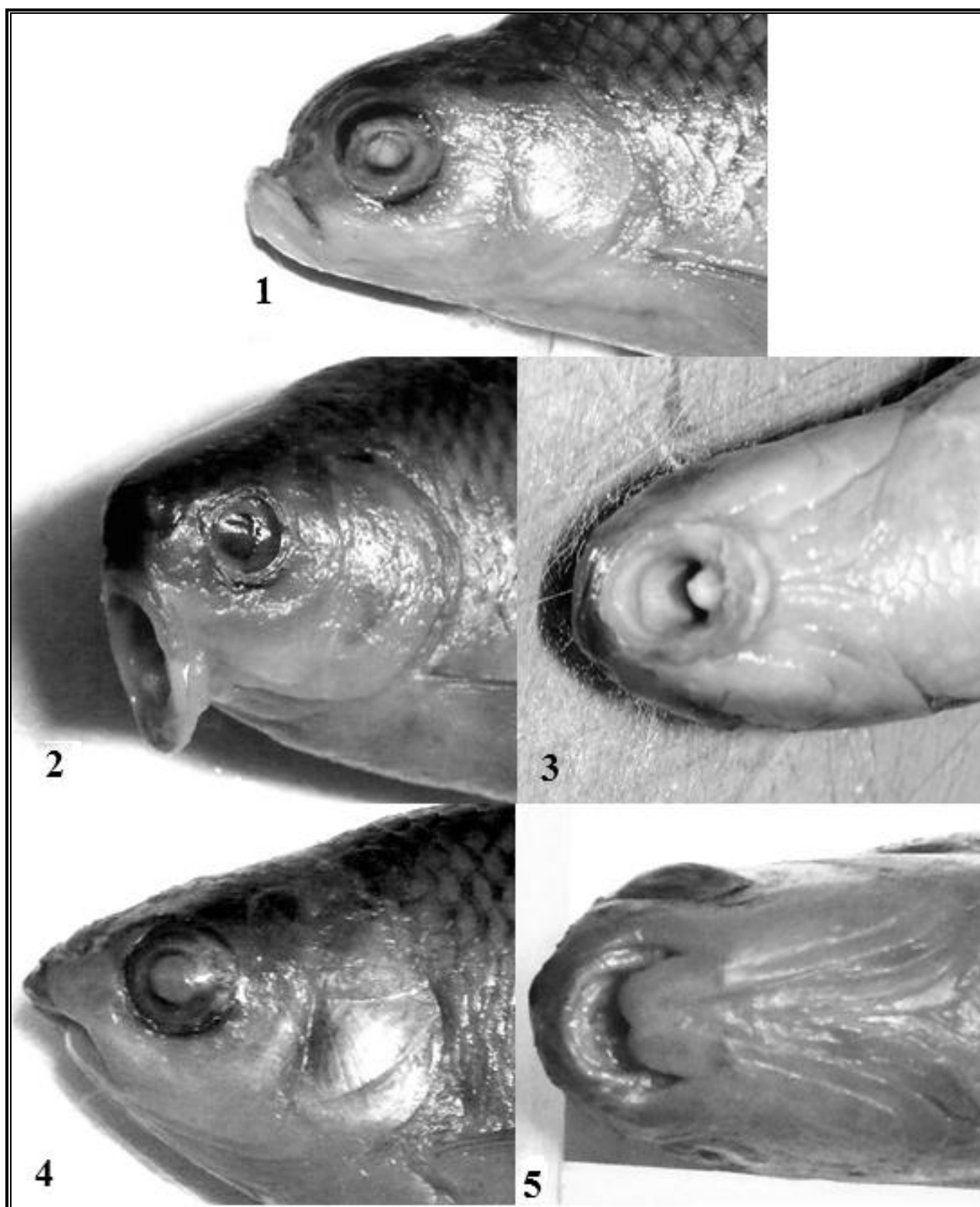


Рис. 36. Нарушения морфологии челюстей: 1 – плотва, вид слева: искривление и недоразвитие верхней челюсти, голова имеет «мопсовидную» деформацию; 2 и 3 – плотва, вид слева и вид снизу: искривление нижней челюсти, в результате которого не смыкается ротовое отверстие; 4 и 5 – плотва, вид слева и вид снизу: недоразвитие нижней челюсти, ротовое отверстие не смыкается.

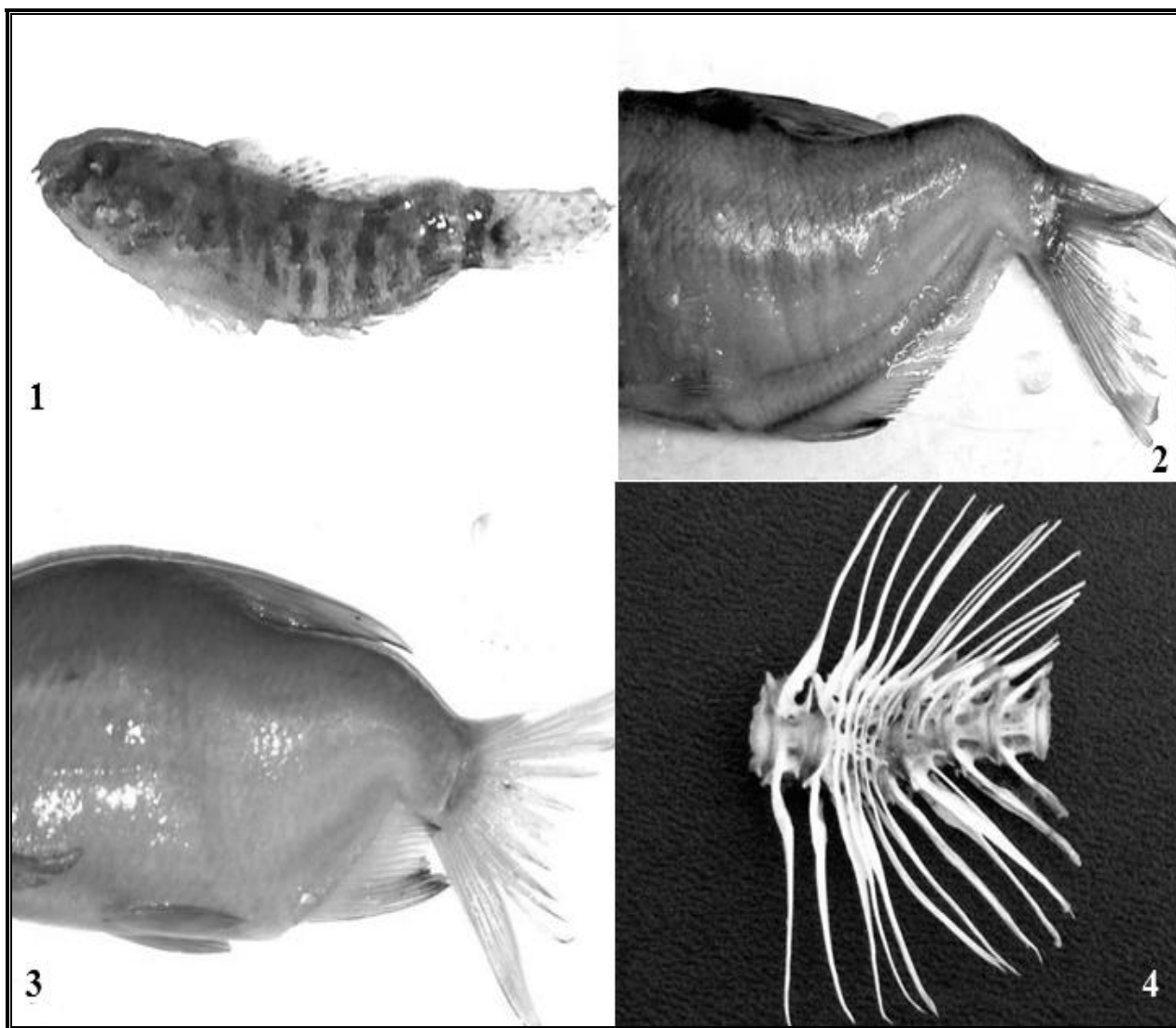


Рис. 37. Искривления позвоночника: 1 – бычок-цуцик, вид слева: искривление позвоночника в хвостовом отделе; 2 – синец, вид слева: сильное искривление позвоночника в хвостовом отделе; 3 – густера, вид слева: сильное искривление позвоночника в хвостовом отделе; 4 – срастание 7 позвонков, 5 из которых недоразвиты и деформированы.

Новообразования имели явное эпидермальное происхождение и классифицированы нами, предварительно, как плоскоклеточный ороговевающий рак (или базалиома), характеризующаяся полиморфными атипическими эпителиальными клетками (рис. 38.1), и фиброма (или дерматофиброма) (рис. 38.2) (Агамова, Никитина, 1976).

Наличие подобных новообразований у рыб и других гидробионтов позволяет характеризовать исследуемый водоем как значительно загрязненный различными поллютантами, в том числе, оказывающими канцерогенное действие.

Всего с 1995 по 2013 гг. в акватории Саратовского водохранилища отловлено 6223 экз. половозрелых рыб 12 видов 4 семейств (карповые, окуневые, бычковые, головешковые), которые были изучены на предмет наличия внешних патологий. Согласно данным таблицы 14, лишь незначительное количество особей в исследованных выборках являлись носителями тех или иных аберраций. Некоторые виды рыб (аборигенный язь и чужеродные бычок-головач и ротан-головешка) вовсе не имели нарушений внешней морфологии. Частота встречаемости аномальных животных в большинстве выборок не превышала 1%. Исключением явился синец, в популяции которого зарегистрировано 2,89% особей с теми или иными отклонениями. В целом 0,56% исследованных рыб 12 видов характеризовались наличием морфологических нарушений (табл. 14).

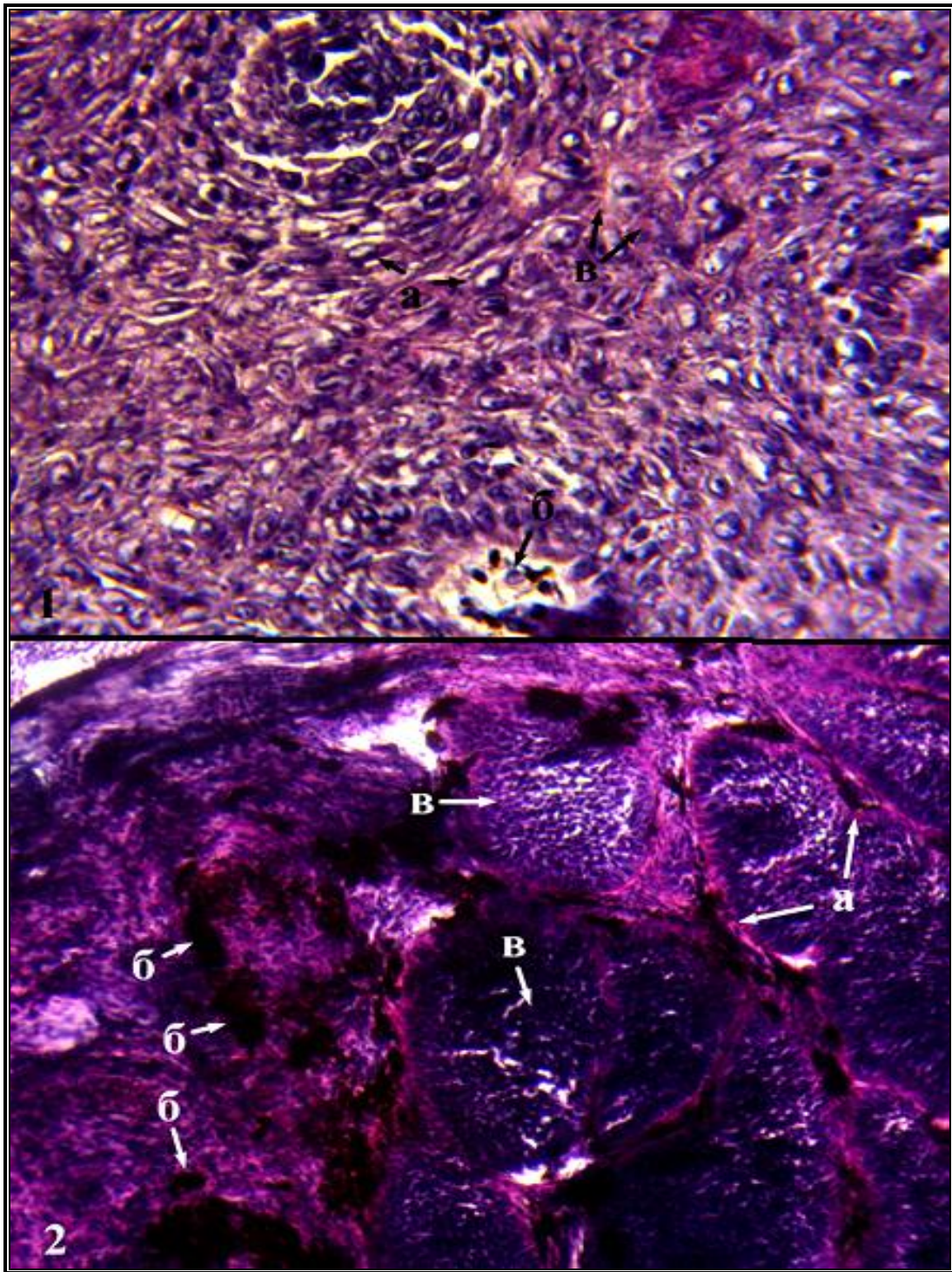


Рис. 38. Гистологическая картина наружных опухолей у половозрелых рыб Саратовского водохранилища (окрашивание гематоксилином Вейнгарта и эозином): 1 – плотва, слабопигментированная наружная опухоль ($\times 200$), а – одноядерные округлые клетки, образующие concentрические пласты вокруг полостей, б, в – соединительнотканые волокна и паренхима в пространстве между клеток опухоли; 2 – плотва, пигментированная наружная опухоль ($\times 200$), а – пигментированные меланином волокна соединительной ткани, образующие стенки полостей, б – отдельные скопления гранул меланина, в – мелкие железистые гранулы, заполняющие лакуны, образованные соединительной тканью.

Таблица 14. Частота встречаемости аномальных особей в популяциях половозрелых рыб Саратовского водохранилища в 1995–2013 гг.

Вид рыб	Число исследованных особей, экз.	Число аномальных особей, экз.	Доля аномальных особей в исследованной выборке, %
Плотва	1079	4	0,37±0,18
Язь	244	0	0,00
Уклейка	427	2	0,47±0,33
Красноперка	319	2	0,63±0,44
Лещ	718	4	0,56±0,34
Густера	483	2	0,41±0,29
Окунь	634	6	0,95±0,39
Синец	415	12	2,89±0,82
Бычок-кругляк	854	2	0,23±0,16
Бычок-головач	469	0	0,00
Бычок-цуцик	317	1	0,32±0,32
Ротан-головешка	264	0	0,00
Общее количество	6223	35	0,56±0,09

Основная масса зарегистрированных у взрослых рыб нарушений внешней морфологии приходилась на нарушения в строении боковой линии (54,29%), которые, по всей видимости, не оказывают заметного влияния на жизнеспособность животных. Аномалии данной группы были зарегистрированы всего у 19 экз. рыб, что составляет 0,31% от исследованной выборки (6223 экз.).

Другие группы патологий (связанные с нарушениями в глазных яблоках, плавниках, челюстях, осевом скелете, возникновением новообразований), существенно ограничивающие функциональные возможности организма, встречались у рыб еще реже (табл. 15).

Наличие аномалий у взрослых рыб является следствием воздействия комплекса неблагоприятных факторов, оказанных на отдельную особь в период эмбриогенеза, за исключением, возможно, аномалий 6 группы (наружные пигментированные новообразования).

Как было показано в главе 3, личинки и мальки массовых вдов рыб Саратовского водохранилища на протяжении всего периода исследований характеризовались высоким разнообразием нарушений внешней морфологии, которым была подвержена значительная часть особей в выборках.

До половозрелого состояния доживают единичные экземпляры, у которых уродства не оказывают заметного влияния на жизнеспособность, поэтому не представляется возможным проследить какую-либо временную или видовую динамику встречаемости разных типов морфологических аномалий у взрослых рыб. Тот факт, что у мальков-сеголеток за весь период исследования не было зафиксировано каких-либо нарушений морфологии, обнаруженных впоследствии у половозрелых особей, также свидетельствует о крайней редкости подобных находок у взрослых животных и о высокой степени летальности большинства аномалий, отмечаемых у молоди.

Сам факт встречаемости морфологических аномалий у взрослых животных является одним из доказательств достаточно высокой степени антропогенной нагрузки на экосистему Саратовского водохранилища и Нижней Волги в целом. Однако данные нарушения являются последствиями воздействий, оказанных на каждую конкретную особь в период эмбриогенеза и личиночного развития. Таким образом, встречаемость взрослых рыб с морфологическими отклонениями не может служить надежным показателем экологического состояния водоема в момент вылова таких особей.

Таблица 15. Распространение разных типов морфологических нарушений у половозрелых рыб Саратовского водохранилища (1995–2013 гг.)

Типы аномалий	Встречаемость особей, %
1 группа	0,31±0,07
1. Искривление боковой линии (б. л.) с одной стороны тела	0,06±0,03
2. Искривление б.л. с двух сторон тела	0,03±0,02
3. Раздвоение б. л. с одной стороны тела	0,03±0,02
4. Разрыв б. л. с нахлестом с одной стороны тела	0,02±0,016
5. Разрыв б. л. с нахлестом с двух сторон тела	0,02±0,016
6. Одиночный разрыв б. л. с одной стороны тела	0,02±0,016
7. Одиночный разрыв б. л. с двух сторон тела	0,02±0,016
8. Двойной разрыв б. л. с одной стороны тела	0,02±0,016
9. Двойной разрыв б. л. с двух сторон тела	0,02±0,016
10. Двойная б. л. с одной стороны тела	0,02±0,016
11. Двойная б. л. с двух сторон тела	0,02±0,016
12. Двойная б. л. с одной стороны, одна разорвана внахлест	0,02±0,016
13. Чешуя, снабженная порой, локализованная вне б. л.	0,02±0,016
14. Чешуя, снабженная двумя порами	0,02±0,016
2 группа	0,03±0,02
1. Недоразвитие одного глазного яблока	0,02±0,016
2. Отсутствие одного глазного яблока	0,02±0,016
3 группа	0,08±0,04
1. Недоразвитие одного брюшного плавника	0,02±0,016
2. Недоразвитие двух брюшных плавников	0,02±0,016
3. Отсутствие одного брюшного плавника	0,02±0,016
4. Искривление и недоразвитие одного грудного плавника	0,02±0,016
5. Недоразвитие верхней лопасти хвостового плавника	0,02±0,016
4 группа	0,05±0,03
1. Искривление верхней челюсти – “мопсовидная голова”	0,02±0,016
2. Искривление нижней челюсти	0,02±0,016
3. Недоразвитие нижней челюсти	0,02±0,016
5 группа	0,06±0,03
1. Искривление позвоночника	0,06±0,03
6 группа	0,03±0,02
2. Наружные новообразования	0,03±0,02

Так в условиях Саратовского водохранилища на гидробионтов воздействует целый комплекс поллютантов, которые способны как усиливать, так и нейтрализовать действие друг друга, то сложно отследить зависимость возникновения тех или иных нарушений развития от влияния конкретного загрязняющего вещества.

У личинок и мальков встречаемость различных типов морфологических аномалий не зависит от их видовой принадлежности, следовательно, и у взрослых особей не существует такой зависимости.

Вследствие невозможности оценить экологическое состояние водоема и, соответственно, качество популяций рыб на основе морфологического состояния половозрелых особей, а полученные на основе анализа состояния молоди рыб исчерпывающие достоверные данные ограничены временным отрезком, то особую актуальность приобретают методы физиологического изучения половозрелых особей (гематологические и гистологические). На основе этих данных общая картина экологического состояния популяций рыб Средней и Нижней Волги будет существенно

расширяться и дополняться. Именно комплексный характер изучения как морфологических, так и физиологических показателей рыб разных видов, возрастных и экологических групп позволяет оценить адаптационные возможности представителей ихтиофауны волжских водоемов, а также прогнозировать дальнейшее развитие всей экосистемы.

Глава 5

ПРИМЕНЕНИЕ АНАЛИЗА ВСТРЕЧАЕМОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ АНОМАЛИЙ У МОЛОДИ РЫБ ИЗ ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ СРЕДНЕЙ И НИЖНЕЙ ВОЛГИ В ЦЕЛЯХ ЭКОДИАГНОСТИКИ

Ранее установлено, что стрессирующие факторы воздействуют на организм позвоночных по стандартному принципу. Стрессоры, с одной стороны, запускают ряд негативных процессов (повреждения и нарушения различных систем и органов), с другой – усиливают защитные функции организма, которые противодействуют возникающей нестабильности (Мартемьянов, 2002). В начальный период стресса эффекты повреждений и нарушений преобладают над адаптивными реакциями, вызывая тем самым снижение уровня резистентности (реакция тревоги по Г. Селье), причем, если величина отрицательных эффектов выходит за границы, совместимые с жизнью, то животное погибает в начальной фазе острого стресса (Мартемьянов, 2002). Прежде всего, данная ситуация характерна для молоди рыб на личиночных и мальковых стадиях развития в силу их наибольшей чувствительности к повреждающим внешним воздействиям.

Если же степень негативных процессов не превышает допустимых пределов, то усилившиеся защитные реакции со временем ликвидируют нарушения, предавая организму повышенную устойчивость (стадия резистентности по Г. Селье). Воздействие одновременно продолжительного и сильного стрессора вызывает истощение адаптивных ресурсов организма, приводя к преобладанию негативных симптомов над защитными реакциями (стадия истощения по Г. Селье) (Мартемьянов, 2002).

Патологические процессы, протекающие на организменном уровне, неизбежно вызывают нарушения на уровне популяции. На примере сиговых рыб из водоемов Субарктики, испытывающих влияние многолетнего комплексного загрязнения, выявлены общие закономерности развития токсикозов на основе клинических, патологоанатомических и гематологических показателей особей (Моисеенко, 1999). Установлено, что общая закономерность развития токсикозов рыб определяется взаимодействием патогенеза и эволюционно заложенных механизмов защиты организма и характеризуется четырьмя стадиями: I – контакт с фактором стресса, II – мобилизация организма, III – дестабилизация функций организма, VI – деградация. При этом переход к необратимым изменениям и гибели организма характеризуется «критической точкой», разделяющей норму и патологию и методически устанавливающейся на основе гематологических показателей. При этом выделяются два основных фактора, определяющих адаптивные перестройки популяций в условиях токсичного загрязнения. Во-первых, это повышенная элиминация особей от токсикозов, во-вторых – дополнительная «энергетическая плата» на детоксикацию. Основным механизмом адаптации становится концентрация энергетических ресурсов на главную функцию организма – воспроизводство. 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 (Моисеенко, 1999).

Приведенные тенденции подтверждаются исследованиями и других авторов (Терентьев, Кашулин, 2004). По их мнению, интенсификация энергетического обмена, обусловленная негативным изменением среды обитания, также ведет к увеличению скорости роста и более раннему созреванию сиговых, но снижению их 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 ускоренное созревание сокращает

энергетические затраты на образование половых продуктов и процессы детоксикации в условиях сублетального загрязнения (Герентьев, Кашулин, 2004).

Таким образом, при токсических загрязнениях среды адаптивную ценность приобретают перестройки популяций рыб, связанные, прежде всего, с сокращением наиболее энергоемких функций (долгожительство, соматический рост, позднее созревание, многократность нереста), которые проявляются в сжимании структурных рядов – возрастного, размерного, нерестового (Моисеенко, 1999). При этом присутствие в популяции значительного количества личинок и мальков рыб с разнообразными морфологическими нарушениями, которые в подавляющем большинстве случаев являются летальными, на наш взгляд, существенно усиливает процесс деградации ихтиофауны в загрязненном водоеме.

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.

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 (тестостерона и прогестерона) и оказывает тормозящее действие на функцию половых желез (Баюнова и др., 2000). При кумулятивном токсикозе происходят изменения в активности ферментов, что следует рассматривать в качестве первичной реакции биологически активных веществ, направленной на детоксикацию чужеродных соединений (Земков, Журавлева, 2004а). 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 уровне. Данная закономерность аналогична у половозрелых особей и у молоди рыб, различия присутствуют лишь в интенсивности процесса у разных возрастных групп в силу различающейся чувствительности к стрессовым факторам. 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 их компонентов у подопытных карпов под влиянием сублетальных концентраций нефти, что считают конкретным проявлением биохимической адаптации к неблагоприятным условиям окружающей среды (Каниева, 2004а,б). Подобные изменения зафиксированы как у половозрелых особей, так и у молоди рыб. Так, у мальков кутума при воздействии различных концентраций нефти (от 0,05 до 1,0 мг/л) отмечены неспецифические изменения активности пептид-гидролаз, содержания общего белка и фракционного состава тканевых белков (Курбанова и др., 2004). При хроническом воздействии нефти наблюдалось снижение интенсивности накопления общего белка и содержания альбуминов, повышение доли гамма-глобулинов и активности пептид-гидролаз, данные процессы рассматриваются как адаптивные реакции организма на изменившиеся условия среды, направленные на обеспечение выживаемости, роста и развития в ювенальном этапе онтогенеза (Курбанова и др., 2004).

При длительном воздействии сублетальных концентраций токсикантов, либо при кратковременном влиянии летальных доз загрязнений, адаптивные реакции на уровне

тканей организма, в том числе и мышечной, перестают выполнять защитную функцию и приводят к дегенеративным изменениям в тканях и органах.

Таким образом, любые неспецифические изменения, происходящие в организме рыб при кумулятивном токсикозе, на начальных этапах, видимо, носят адаптивный характер, но при затянувшемся, хроническом воздействии сублетальных стрессовых факторов, либо при усиленном их влиянии, негативные симптомы и патологические изменения начинают преобладать над защитными реакциями. У молоди рыб этот процесс наиболее динамичен, что и приводит к быстрой элиминации аномальных особей на поздних стадиях малькового развития.

Не вызывает сомнения тот факт, что негативное воздействие антропогенных факторов на рыб в условиях волжских водоемов, в особенности водохранилищ, которые являются главными накопителями водных масс, вызывает определенные реакции и адаптивные перестройки организма (в частности, нарушения морфологических и патологоанатомических показателей). Однако возникновение, развитие и последствия появляющихся в популяциях гидробионтов морфофизиологических нарушений подчинены ряду общих закономерностей, не зависящих от географических и эколого-гидрологических характеристик исследуемого водоема, а также 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) (Лепилина, Романов, 2005). 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). 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 (Лепилина, Романов, 2005). Аналогичные морфофункциональные нарушения, связанные, прежде всего, с характером распространения загрязняющих веществ по акватории, зафиксированы и у леща из водохранилищ Верхней Волги – Рыбинского и Горьковского (Васильев и др., 2004).

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 животных. Обнаруженные нарушения объяснялись как общей реакцией систем организма на неблагоприятный фактор, так и с некоторым снижением резистентности вследствие увеличения заболеваний с патологическими изменениями в органах и тканях (Васильев и др., 2004).

Отмечается, что на фоне сочетания большого количества загрязняющих веществ в Волге (в основном ксенобиотиков) морфофункциональные изменения в отдельно взятых органах стерляди и леща носят неспецифический характер, сопровождаясь в некоторых случаях (на уровне половых клеток) тератогенным и канцерогенным эффектами (Васильев и др., 2004; Лепилина, Романов, 2005). 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. 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 (Лепилина, Романов, 2005).

Аналогичные результаты получены и в ходе наших исследований морфологического состояния молоди и половозрелых особей массовых видов рыб из водоемов Средней и Нижней Волги. В Куйбышевском и Саратовском водохранилищах основу популяций личинок и мальков составляют особи с различными нарушениями внешней и внутренней морфологии, что подтверждается гистологическими исследованиями. При этом доля рыб с нарушениями, которые можно характеризовать как нелетальные (слабое искривление позвоночника, нарушение пигментного рисунка и боковой линии, недоразвитие одного глаза), позволяющие особи дожить до половозрелого состояния, в изменяющихся условиях среды обитания относительно мала. В то же время наиболее частой встречаемостью отличались морфо- и гистопатологии, относящиеся к разряду необратимых, когда восстановление структуры и функции органа или ткани невозможно. Количество же молоди рыб разных видов, не имеющих каких-либо морфологических нарушений, в условиях Саратовского и Куйбышевского водохранилищ настолько мало, что не позволяет поддерживать достаточный уровень пополнения популяций качественным потомством. Об этом свидетельствует высокий процент личинок и мальков рыб с серьезными морфологическими аномалиями, большинство из которых приводят к гибели особей на ранних этапах развития.

В более благополучных в экологическом плане водных объектах, какими являются некоторые притоки Куйбышевского и Саратовского водохранилищ, ситуация отличается кардинально – основу скоплений молоди рыб составляют особи, здоровые по морфологическим показателям. Нарушения, отмеченные у части рыб из данных водоемов, носят в основном адаптационный характер, а встречаемость личинок и мальков с необратимыми патологическими изменениями минимальна.

В волжских водохранилищах морфологические изменения представителей ихтиофауны, по-видимому, уже вышли за границы интенсификации энергетического обмена (снижения предельных размеров и более раннего созревания особей), так как основу скоплений молоди массовых видов рыб составляют животные с широким спектром патологий развития, которые уже нельзя назвать адаптационными клеточными и тканевыми реакциями. Такие нарушения, являющиеся зачастую необратимыми морфологическими аномалиями и абберациями, зарегистрированы у молоди рыб не только разных систематических, но и разных возрастных групп, что указывает на их неспецифический характер.

Однако встречаемость аномальной молоди рыб в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах и их притоках имеет неоднородный характер, и зависит, прежде всего, от уровня загрязнения отдельных участков водоемов. Расчет общего индекса заболеваний рыб в конкретной зоне загрязнения Z (по: Моисеенко и др., 2010) демонстрирует, что наибольших значений данный показатель достигает в самых загрязненных акваториях (вблизи крупных городов и населенных пунктов, объектов промышленной и транспортной инфраструктуры) (рис. 39). При расчете Z учитывалось как морфологическое состояние молоди рыб, так и аналогичные показатели половозрелых особей.

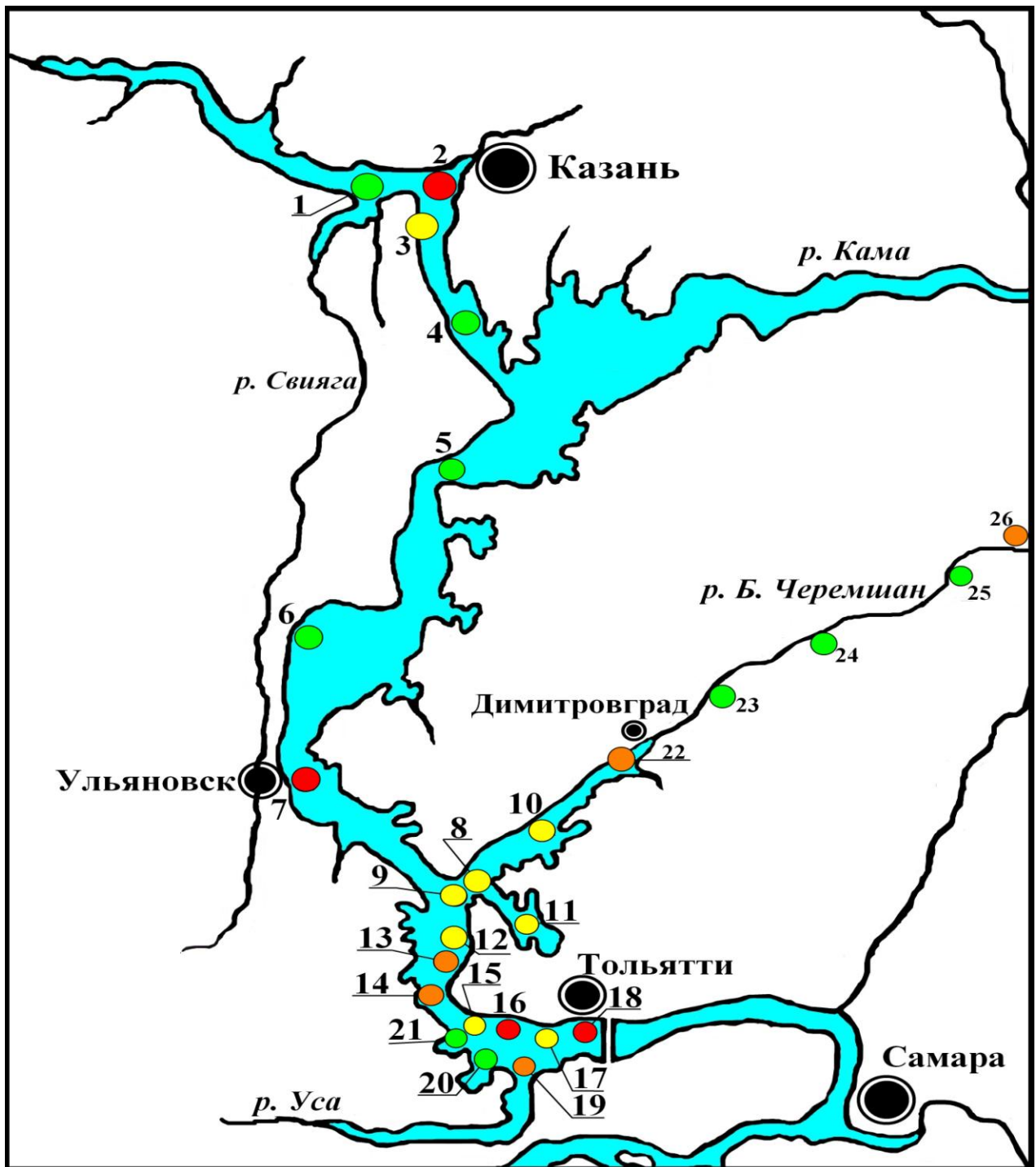


Рис. 39 Встречаемость личинок и мальков с морфологическими нарушениями на станциях Куйбышевского водохранилища и его притоках с разным уровнем антропогенной нагрузки (номера станций как на рисунке 1, Глава 2):

- — доля особей с морфологическими нарушениями не превышает 5,00% (норма по В.С. Кирпичникову, 1987), $Z = 0-0,11$;
- — доля особей с морфологическими нарушениями составляет 5,00–10,00%, $Z = 0,12-0,25$;
- — доля особей с морфологическими нарушениями составляет 10,00–20,00%, $Z = 0,26-0,52$;
- — доля особей с морфологическими нарушениями превышает 20,00% (превышение условной нормы более чем в 4 раза), $Z > 0,53$.

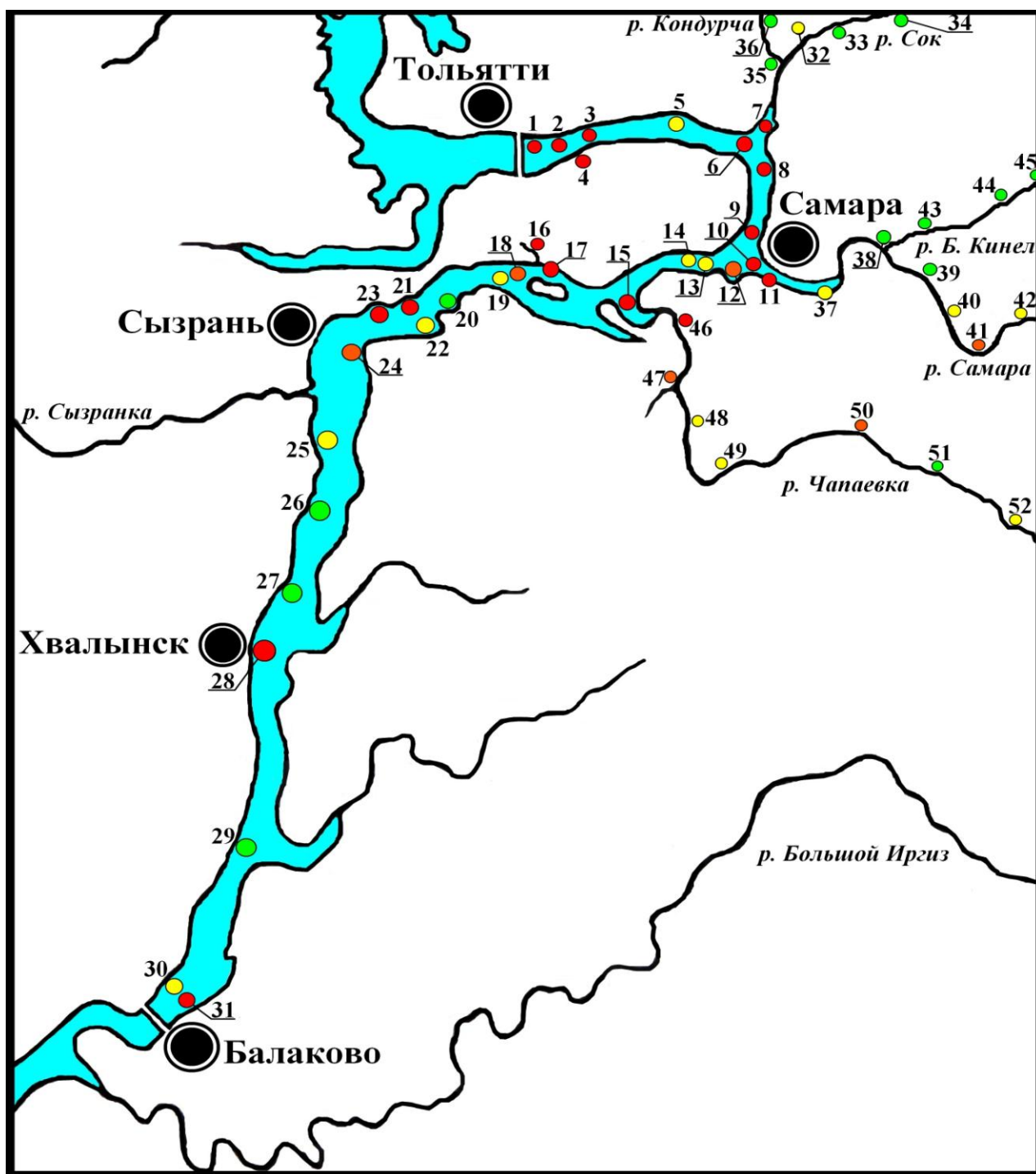


Рис. 40. Встречаемость личинок и мальков с морфологическими нарушениями на станциях Саратовского водохранилища и его притоках с разным уровнем антропогенной нагрузки (номера станций как на рисунке 3, глава 2):

- — доля особей с морфологическими нарушениями не превышает 5,00% , $Z = 0-0,11$;
- — доля особей с морфологическими нарушениями составляет 5,00–10,00% , $Z = 0,12-0,25$;
- — доля особей с морфологическими нарушениями составляет 10,00–20,00% , $Z = 0,26-0,52$;
- — доля особей с морфологическими нарушениями превышает 20,00% (превышение условной нормы более чем в 4 раза), $Z > 0,53$.

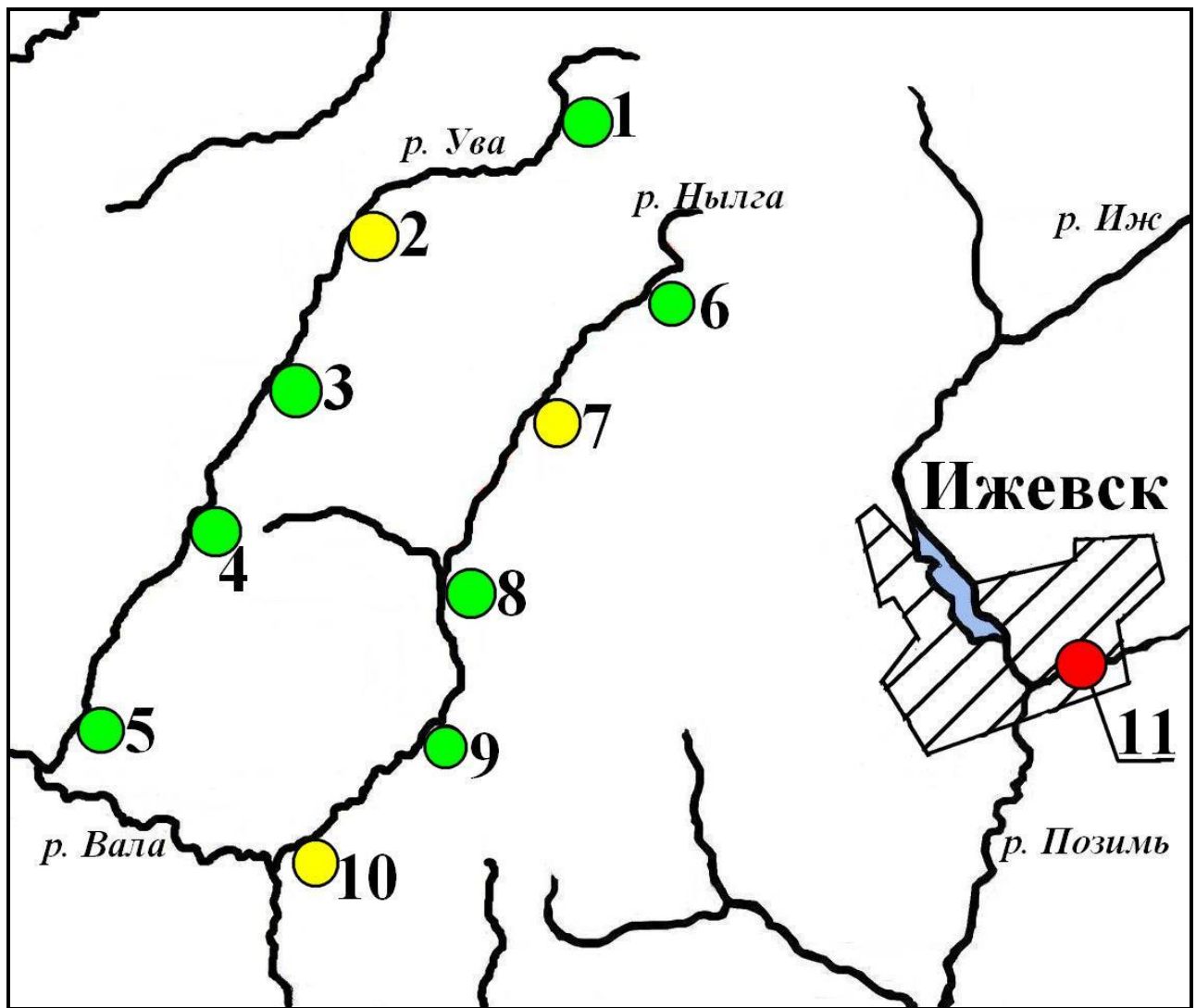


Рис. 41 Встречаемость личинок и мальков с морфологическими нарушениями в притоках Куйбышевского водохранилища с разным уровнем антропогенной нагрузки (Удмуртская республика) (номера станций как на рисунке 2, глава 2):

- доля особей с морфологическими нарушениями не превышает 5,00%, $Z = 0-0,11$;
- доля особей с морфологическими нарушениями составляет 5,00–10,00%, $Z = 0,12-0,25$;
- доля особей с морфологическими нарушениями составляет 10,00–20,00%, $Z = 0,26-0,52$;
- доля особей с морфологическими нарушениями превышает 20,00% (превышение условной нормы более чем в 4 раза), $Z > 0,53$.

Если в водоеме вся исследованная молодь не имеет признаков токсикозов, то $Z=0$, чего в нашей работе не наблюдалось. Значение индекса растет как при увеличении числа больных особей, так и при повышении тяжести заболевания (Моисеенко и др., 2010).

Низкое (в пределах условной нормы, либо незначительно превышающее ее) содержание аномальной молоди в пробах фиксировалось нами в притоках Куйбышевского водохранилища – р. Нылга и Ува, служащих незагрязненным контролем (рис. 41). Подобная ситуация была характерна и для других притоков: рр. Большой Кинель (Саратовское водохранилище) и Большой Черемшан (Куйбышевское водохранилище), а также для участков водохранилищ, удаленных от источников постоянного техногенного загрязнения (станции 1, 4–6, 20, 21 в Куйбышевском водохранилище и 20, 26, 27, 29 в Саратовском). В этих районах индекс Z не превышал 0,11, что соответствует низкой встречаемости особей с морфологическими нарушениями, которые характеризовались легкой степенью тяжести

В то же время в районах таких крупных промышленных и транспортных центров, как Казань, Ульяновск, Тольятти, Самара, Сызрань, Хвалынский, Балаково (рис. 39, 40), Ижевск (рис. 41), в устьевых участках рр. Сок, Самара, Чапаевка, характеризующихся стабильно высоким уровнем загрязнения, значение индекса Z превышало 0,53, что соответствовало высокой встречаемости аномальной молоди рыб, носителей морфологических нарушений средней и высокой степеней тяжести и ярко выраженных симптомов интоксикации.

Таким образом, встречаемость молоди рыб с морфологическими нарушениями в водохранилищах Средней и Нижней Волги и их притоках с разным уровнем антропогенной нагрузки имеет выраженный очаговый характер и напрямую зависит от степени загрязнения того или иного участка водоема.

Динамику возникновения у рыб адаптационных реакций и преобразования возникающих изменений в необратимые физиолого-патологические процессы можно наглядно представить в виде схемы (рис. 42), 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 благополучных природных водоемах с минимизированным уровнем антропогенного воздействия подавляющее большинство личинок и мальков не являются носителями каких-либо морфологических нарушений, т. е. выполняют роль здорового качественного пополнения популяций своих видов. Исследованиями В.С. Кирпичникова (1987) установлено, что доля аномальных особей, появляющихся в результате естественного мутагенеза, в подобных водоемах не превышает 5,0% от всего количества молоди. Данная цифра принята за условную норму.

В исследованных волжских водоемах и водотоках практически не обнаружено популяций рыб, в которых доминирующее количество особей укладывалось бы в понятие нормы, так как не сохранилось водоемов, не испытывающих антропогенное воздействие. Реками, наиболее близкими по своим гидрологическим показателям и уровню загрязнения к благополучным природным водоемам, согласно полученным результатам, являются Ува и Нылга – притоки Куйбышевского водохранилища 5-го порядка. Уровень антропогенного воздействия на экосистемы водотоков минимален в силу удаления их от крупных населенных пунктов и промышленных объектов, однако, и в данных малых реках условия обитания рыб не вполне соответствуют норме.



Рис. 42. Динамика изменения морфофизиологического состояния рыб в условиях негативного воздействия присутствующих в воде загрязнений.

Согласно предложенной схеме (рис. 42), нормальное состояние водной среды может быть нарушено либо кратковременным сублетальным воздействием загрязнителя (или их комплекса), либо резким стрессовым воздействием поллютантов, 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 животного к норме. Однако у молодых рыб даже при кратковременном сублетальном воздействии негативных факторов возникают многочисленные морфологические аномалии, которые приводят, как правило, к их элиминации. То есть негативное воздействие любого характера, оказываемое на личиночные и мальковые стадии развития гидробионтов в силу повышенной чувствительности последних, является в конечном итоге летальным и приводит, в отличие от половозрелых рыб, к стадии деструкции.

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 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 большинство адаптационных процессов начинаются с биохимических реакций. Биохимическая адаптация рыб на начальных этапах загрязнения водной среды подтверждена отечественными и зарубежными исследованиями. Так, экспериментально установлено, что в начале токсического стресса у рыб (в частности, у лаврака *Dicentrarchus labrax*) увеличивается содержание плазменного 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 перитониальной полосы (Wazzana et al., 2002). Подобная 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 (повышается уровень кортизола и глюкозы в крови и подавляются функции иммунитета и половых желез) (Баюнова и др., 2000). В процессах сопротивляемости организма при кумулятивном токсикозе также происходит изменение активности ферментов, которое следует рассматривать в качестве первичной реакции биологически активных веществ, направленной на детоксикацию чужеродных соединений (Земков, Журавлева, 2004а). Отмечались общие для окуня и линя особенности динамики белкового компонента сыворотки крови и процессов лейкопоза в условиях естественного процесса эвтрофикации водоема и его химического загрязнения (Лугаськова, Насыйров, 2001), 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 (Ложичевская и др., 2002; Михайлова, 2004). Показано, что токсическая среда вызывает иммунный дефицит, вследствие чего возникают воспалительные процессы (Михайлова, 2004). Однако увеличение содержания молодых форм нейтрофилов и эозинофилов в кровяном русле, образующих

циркулирующие иммунные комплексы антиген – антитело, запускает при определенном уровне загрязнения детоксикационные процессы в организме рыб (Ложичевская и др., 2002) что является адаптационной реакцией. Подобные изменения в лейкоцитарной формуле при токсических стрессах, в частности уменьшение относительного количества лимфоцитов на фоне увеличения доли нейтрофилов, определены как изменения неспецифического характера (Балабанова, Микряков, 2002).

Подобные процессы в организме молоди рыб так же присутствуют, но характеризуются наибольшей динамичностью и выраженностью, что и приводит к полной элиминации аномальных особей уже на стадии тревоги.

В случае сохранения и пролонгации сублетального воздействия на рыб загрязняющих веществ или других неблагоприятных факторов среды физиологические изменения, характерные для реакций тревоги организма, 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. Данное утверждение справедливо как для половозрелых особей, так и для молоди рыб без внешних проявлений патологического процесса – морфологических аномалий и аберраций.

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 сохраняется под контролем естественного отбора, а вторая проявляется деструктивными нарушениями в печени – «болезнями адаптации», которые по ряду признаков могут быть обратимыми (Земков, Журавлева, 2004б). При этом патоморфологические изменения отмечены не только в печени, но и в скелетных мышцах и гонадах осетровых. Установлено, что все структурно-функциональные нарушения в организме рыб (снижение уровня аэробного и анаэробного видов обмена, накопление липидов и фосфолипидов в тканях) являлись следствием кумулятивного токсикоза (Журавлева, 2003). Зарегистрирована также тенденция увеличения частоты встречаемости рыб с небольшими изменениями в органах или вовсе без них 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 (Журавлева, 2003).

Таким образом, большинство гистологических преобразований, обнаруживаемых у рыб на стадии формирования резистентности организма (гипертрофия, гиперплазия, инкапсуляция) являются структурно-функциональными основами компенсаторно-приспособительных реакций, позволяющих организму перейти на новый уровень функционирования и выжить в изменяющихся условиях среды обитания (Шарова, Лукин, 2004). Однако в при этом 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 множественные адаптационные изменения, направленные на ее выживание.

Тем не менее, 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 патологические симптомы преобладают 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 быть отнесены к ситуативным изменениям адаптационного характера в случае умеренного воздействия неблагоприятных абиотических факторов среды, либо стать необратимыми при усилении хронического негативного воздействия (Бугаев и др., 2002).

У молоди рыб все эти процессы происходят, видимо, еще до формирования нарушений внешней морфологии, которые являются необратимыми и летальными. Так как все энергетические затраты в организме личинок или мальков рыб направлены прежде всего на процессы онтогенеза, то при нарушении процессов формирования и развития нормальных морфологических признаков происходит интенсивное истощение организма и его гибель. При этом какие-либо адаптационные процессы слабо выражены и скоротечны.

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 последней. При этом дегенеративные и некротические нарушения затрагивают даже самые защищенные системы организма – половую, сердечнососудистую и мышечную. На примере мышечной ткани осетровых рыб показано, что при нарушении процессов регенерации (обусловленных токсикологическими факторами) дегенеративные процессы в мышечной ткани необратимо нарастают, что снижает плавательную способность рыб и может приводить к их гибели (Евгеньева, 2003). 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 (Евгеньева, 2004). 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 (Евгеньева, 2003). 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 исследований, молодь массовых видов рыб из Куйбышевского и Саратовского водохранилищ находится на стадии истощения организма (рис. 42). Об этом свидетельствуют многочисленные и разнообразные морфологические аномалии, поражающие практически все внутренние органы и ткани, систематически обнаруживаемые у личинок и мальков разных видов и экологических групп, приводящие к массовой элиминации молоди рыб (особенно на ранних стадиях развития).

В аналогичной экологической ситуации, соответствующей стадии истощения организма, оказалась и молодь плотвы и уклейки из р. Позимь, притока Куйбышевского водохранилища третьего порядка, так как этот водоем находится под воздействием постоянных загрязнений бытовыми и промышленными стоками г. Ижевска. И в водохранилищах, и в р. Позимь доля здоровых особей в выборках минимальна, а основу скоплений молоди составили экземпляры с максимальным количеством типов морфологических аномалий, имеющих летальный характер. Основное последствие данного процесса – стремительное ухудшение количественных и качественных показателей популяций исследованных видов рыб.

В других исследованных притоках Куйбышевского и Саратовского водохранилищ число здоровых особей превосходит количество личинок и мальков с морфологическими нарушениями, а большинство обнаруженных типов аномалий характерны для сублетального воздействия неблагоприятных факторов среды. Можно констатировать, что в рр. Самара, Большой Кинель, Съезжая (притоки Саратовского водохранилища), Большой Черемшан, Ува и Нылга (притоки Куйбышевского водохранилища) молодь рыб находится по большей части в благополучном состоянии, в районах незначительных и непостоянных загрязнений на стадии резистентности или устойчивости (см. рис. 42), и лишь в некоторых случаях приближается к пограничному состоянию стадии истощения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты многолетнего исследования морфологического состояния молоди и половозрелых особей массовых видов рыб Средней и Нижней Волги позволяют выявить и подтвердить ряд определенных закономерностей и принципов динамики распределения аномалий у особей разных видов и возрастных групп в условиях современного экологического состояния водоемов.

За время исследований у молоди массовых видов волжских рыб зарегистрировано 73 типа разнообразных морфологических нарушений. Нами выявлена четкая закономерность в распределении данных патологий в зависимости от стадии развития особей и уровня антропогенного загрязнения водного объекта.

Обнаруженные морфологические аномалии являются следствием воздействия негативных факторов среды (в первую очередь – комплекса загрязняющих веществ, постоянно присутствующих в воде водохранилищ и рек) на эмбриональное развитие особей и нарушения нормального формирования морфологических признаков на последующих стадиях личиночного развития.

Популяции рыб из Куйбышевского и Саратовского водохранилищ находятся на условной стадии истощения организма. Об этом свидетельствуют многочисленные и разнообразные морфологические аномалии, широко распространенные у молоди рыб данных водоемов, приводящие к массовой элиминации личинок и мальков (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), находящейся под воздействием постоянных загрязнений бытовыми и промышленными стоками г. Ижевска. В р. Позимь, как и в водохранилищах, доля здоровых рыб в популяциях минимальна, а основу ихтиоценоза составляют особи с максимальным разнообразием морфологических аномалий.

Подобные нарушения у рыб в конечном итоге приводят не только к элиминации больных особей, но и к неполноценности и малочисленности полученного потомства, о чем свидетельствуют многочисленные типы морфологических аномалий у личинок и мальков, являющихся летальными (отсутствие глаз, плавников, пигментированные и непигментированные новообразования, сильные искривления хорды и челюстей, недоразвитость миотомов и других органов и тканей, некрозы). В результате происходит стремительное ухудшение количественных и качественных показателей популяций исследованных видов рыб из водоемов с высоким уровнем загрязнения и хроническим характером воздействия загрязнителей на ихтиофауну.

Зарегистрированные типы морфологических аномалий являются необратимыми и летальными, о чем свидетельствует тенденция снижения доли молоди с патологиями от ранних стадий личиночного развития (C_1 , C_2 , D_1), где процент аномальных особей может достигать 54,32–66,67% к более поздним мальковым стадиям (F и G), где величина данного показателя не превышает 3,03–6,25%. Уже среди мальков-сеголеток (стадия H) нами не обнаружено аномальных особей за весь период исследования, что также свидетельствует о элиминации практически всех личинок и мальков рыб с морфологическими нарушениями.

О необратимости и летальности обнаруживаемых аномалий для молоди рыб свидетельствует и крайне низкая встречаемость, имеющая случайный характер, особей с морфологическими отклонениями среди половозрелых рыб из волжских водоемов. На примере Саратовского водохранилища было показано, что встречаемость взрослых рыб с нарушениями морфологии, даже не оказывающими существенного влияния на жизнеспособность животных, не превышает 0,06% в общем объеме исследованных, что является следствием практически полной элиминации аномальной молоди рыб.

Морфологические аномалии у личинок и мальков являются неспецифической реакцией на воздействие негативных антропогенных факторов среды, так как одинаковые группы и типы нарушений обнаружены у разных видов рыб в водоемах с различающимся уровнем антропогенной нагрузки (техногенного загрязнения).

В прямой зависимости от степени загрязнения водоема находится доля аномальной молодежи рыб в популяциях. Так, в Саратовском и Куйбышевском водохранилищах, характеризующихся высоким уровнем техногенного загрязнения, встречаемость молодежи с морфологическими нарушениями в отдельные годы достигает на некоторых станциях 85,51–91,70%, в то время как в притоках Куйбышевского водохранилища 5-го порядка, не испытывающих выраженной антропогенной нагрузки (пр. Ува и Нылга), этот показатель не превышал 3,02% и 4,22%, соответственно.

У половозрелых особей неспецифические реакции организма на воздействие неблагоприятных факторов среды (в первую очередь, антропогенных загрязнений) при отсутствии внешних проявлений патологического процесса (наружные новообразования или очаги некроза) обнаруживаются на других уровнях организации – клеточном, тканевом и органном.

Полученные результаты позволяют утверждать, что популяции рыб Саратовского и Куйбышевского водохранилищ подвержены сильному хроническому воздействию неблагоприятных факторов окружающей среды. Об этом свидетельствуют различные морфологические аномалии у личинок и мальков, имеющие неспецифический характер и обнаруживаемые у значительного количества особей, а в некоторых случаях и у половозрелых особей из этих водоемов. В то же время, популяции рыб из притоков водохранилищ находятся в более благоприятных экологических условиях, о чем свидетельствует невысокий или низкий процент аномальной молодежи. Все обнаруженные морфофизиологические нарушения имеют, в основном, необратимый характер, то есть являются летальными.

Именно присутствующие в изучаемых водоемах комплексы загрязняющих веществ являются основной причиной возникновения большого количества различных типов неспецифических реакций у обследованной молодежи рыб, так как в водоемах с различающимся уровнем загрязнения различно и количество особей в популяциях с теми или иными морфологическими нарушениями. Зависимость эта имеет прямо пропорциональный характер, что иллюстрируют наши исследования.

Таким образом, комплекс неспецифических реакций, возникающий у молодежи рыб в условиях негативного внешнего воздействия, является корректным и адекватным показателем морфофизиологического состояния не только отдельных особей и популяций, но и критерием экологического состояния исследуемого водоема, а именно – общего уровня антропогенной нагрузки, степени и характера воздействия техногенных загрязнений. Вследствие этого, исследование комплекса неспецифических морфологических аномалий у рыб разных видов и возрастов на разных уровнях организации (клеточный, тканевой, органной и организменный) может эффективно применяться для оценки экологического состояния водоемов с различным уровнем загрязнения.

ЛИТЕРАТУРА

Агамова К.А., Никитина М.И. Руководство по цитологической диагностике опухолей человека / Под ред. А.С. Петровой, М.П. Птоховой. М.: Медицина, 1976. 304 с.

Акимова Н.В., Горюнова В.Б., Микодина Е.В., Никольский М.П., Рубан Г.И., Соколова С.А., Шагаева В.Г., Шатуновский М.И. Атлас нарушений в гаметогенезе и развитии молоди осетровых. М.: Изд-во ВНИРО, 2004. 121 с.

Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.

Алтуфьев Ю.В., Романов А.А., Шевелева Н.М. Гистопатология поперечно-полосатой мышечной ткани и печени Каспийских осетровых // Вопросы ихтиологии. 1992. Т. 32. № 2. С. 157–171.

Аршаница Н.М. Материалы ихтиотоксикологических исследований в бассейне Ладожского озера // Влияние загрязнений на экосистему Ладожского озера. Л.: ГосНИОРХ, 1988. С. 12–23.

Аршаница Н.М., Лесников Л.А. Патологоанатомический анализ состояния рыб в полевых и экспериментальных условиях // Методы ихтиологических исследований. Л., 1987. С. 79.

Аршаница Н.М., Первозников М.А. Ихтиологический мониторинг водоемов // Первый конгресс ихтиологов России. М.: ВНИРО, 1997. С. 140.

Баканева Ю. М., Блинков Б. В., Федоровых Ю. В., Лендьел С. А., Сергеева Ю. В. Морфологические аномалии, наиболее часто встречающиеся у осетровых рыб в ремонтно-маточных стадах // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. 2015. № 3. 102–109.

Баканов А.И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов (обзор) // Биология внутренних вод. 2000. № 1. С. 68–82.

Балабанова Л.В., Микряков В.Р. Сравнительная характеристика действия нафталина и фенола на показатели белой крови карася *Carassius carassius* (L.) // Биология внутренних вод. 2002. № 2. С. 100–102.

Батоян В.В., Сорокин В.Н. Микроэлементы в рыбах Куйбышевского водохранилища // Экология. 1989. № 6. С. 81–84.

Баюнова Л.В., Баранникова И.А., Дюбин В.И., Семенкова Т.Б. Гормональные характеристики осетровых в условиях стресса // Осетровые на рубеже 21 века: Тез. докл. Междунар. конф. Астрахань: КаспНИРХ, 2000. С. 122–123.

Бугаев Л.А., Рудницкая О.А., Сергеева С.Г., Ниточка О.А., Засядько А.С. Физиологическое состояние азовского судака // Современные проблемы физиологии и экологии морских животных (рыбы, птицы, млекопитающие): Тез. докл. междунар. семинара. Ростов н/Д.: Эверест, 2002. С. 18–21.

Васильев А.С., Запруднова Р.А., Буйневич А.В. Мониторинг состояния популяций леща верхневолжских водохранилищ // Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов: Матер. Всеросс. науч.-практ. конф. Ярославль: Ярославский гос. ун-т, 2004. С. 192–197.

Васнецов В.В. Этапы развития костистых рыб / В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. Под ред. Е.Н. Павловского. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 207–217.

Волга: Независимые исследования. Н. Новгород: ДронТ, 1994. 77 с.

Выхристюк Л.А., Варламова О.Е., Марченко Н.А. Химический состав воды и донных отложений // В кн.: Экологическое состояние бассейна реки Чапаевка в условиях антропогенного воздействия (Биологическая индикация) / Под ред. Т.Д. Зинченко, Г.С. Розенберга. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1996. С. 65–80.

Герасимов Ю.В., Малин М.И., Соломатин Ю.И., Базаров М.И., Бражник С.Ю. Распределение и структура рыбного населения в водохранилищах Волжского каскада в 1980-е и 2010-е гг. // Труды ИБВВ РАН. 2018. Вып. 82(85). С. 82–106.

Гераскин П.П. Реакции организма каспийских осетровых (Acipenseridae) на загрязнение среды обитания // Дисс. ... докт. биол. наук. Астрахань: ФГБОУ ИПО Астраханский Гос. тех. Ун-т Федерал. Агенства по рыболовству РФ. 2013. 418 с.

Голованов В.К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. М.: Изд-во ПОЛИГРАФ-ПЛЮС, 2013. 300 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Самарской области в 1996 году. Вып. 4. Экологическая безопасность и устойчивое развитие Самарской области / Под ред. В.А. Павловского, Г.С. Розенберга. Самара: Ком. по охране окруж. среды Самарск. обл., 1997. С. 7–12.

Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Самарской области в 1999 году. Вып. 9. Экологическая безопасность и устойчивое развитие Самарской области / Под ред. О.Л. Носковой. Самара: Ком. по охране окруж. среды Самарск. обл., 2000. 103 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Самарской области в 2000 году. Вып. 11. Экологическая безопасность и устойчивое развитие Самарской области / Под ред. О.Л. Носковой. Самара: Ком. по охране окруж. среды Самарск. обл., 2001. 193 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды и природных ресурсов Самарской области в 2008 г. Вып. 19. / Под ред. Ю.С. Астахова, А.Е. Губернаторова, В.Н. Довбыш и др. Самара: Министерство природопользования, лесного хозяйства и окружающей среды Самарской обл., 2009. 344 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды и природных ресурсов Самарской области за 2011 год. Вып. 22. // Под ред. Т.Н. Сафроновой, А.П. Ардакова, И.В. Бардиновой и др. Самара: Изд-во «ДСМ». 2012. С. 71–72.

Государственный доклад о состоянии и охране окружающей среды Ульяновской области в 2010 году // Министерство лесного хозяйства, природопользования и экологии Ульяновской области. Ульяновск: «Корпорация технологий продвижения», 2011. 154 с.

Государственный доклад о состоянии и охране окружающей среды Ульяновской области в 2012 году // Министерство лесного хозяйства, природопользования и экологии Ульяновской области. Ульяновск: «Корпорация технологий продвижения», 2013. 131 с.

Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Саратовской области в 2012 году // Саратов: Правительство Саратовской области. Комитет охраны окружающей среды и природопользования Саратовской области, 2013. 224 с.

Донник И.М., Проккоева Ж.А. Патоморфологическое состояние рыб, выращиваемых на сбросных водах электростанции // Аграрный вестник Урала. 2013. № 9(115). С. 29–32.

Евгеньева Т.П. Особенности гистофизиологии мышечной ткани рыб // Физиология мышц и мышечной деятельности: Матер. 2 Междунар. конф. по физиологии мышц и мышечной деятельности. М.: Изд-во МГУ, 2003. С. 10–11.

Евгеньева Т.П. Гистофизиологические аспекты адаптаций мышечной ткани рыб к антропогенным воздействиям // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: Матер. Междунар. конф. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ, 2004. С. 44.

Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: Бузони, 1998. 222 с.

Евланов И.А., Козловский С.В., Минеев А.К. Рыбные запасы // Экологические проблемы Среднего и Нижнего Поволжья на рубеже тысячелетий. Ситуация контроля и управления // Аналитический доклад Ассоциации «Большая Волга. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000а. С. 16–26.

Евланов И.А., Козловский С.В., Розенберг Г.С. Современное состояние рыбного хозяйства Средней волги // Ассоциация «Большая Волга»: Матер. докладов заседания. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000б. 24 с.

Евланов И.А., Минеев А.К., Розенберг Г.С. Оценка состояния пресноводных экосистем по морфологическим аномалиям у личинок рыб (Методическое пособие). Тольятти: ИЭВБ РАН, 1999. 38 с.

Евланов И.А., Минеев А.К., Розенберг Г.С. Метод интегральной оценки пресноводных экосистем // Экологический мониторинг. Часть IV. Учебное пособие. Н.Новгород: Изд-во ННГУ, 2000в. С. 145–174.

Житенева Т.С. Идентификация этапов развития в позднем онтогенезе леща разных популяций по морфологическим признакам. Борок: ИБВВ РАН. 1993. 16 с.

Жукинский В.Н. Влияние абиотических факторов на разнокачественность и жизнеспособность рыб в раннем онтогенезе. М.: Агропромиздат. 1986. 248 с.

Журавлева Г.Ф. Морфофункциональные основы адаптивной модификации осетровых при эндоэкологическом токсикозе // Успехи соврем. естествознания. 2003. № 3. С. 68.

Журавлева Н.Г. Влияние абиотических и биотических факторов среды на выживаемость эмбрионов и молоди рыб // Вестник МГТУ. 2009. Т. 12. № 2. С. 338–343.

Зинченко Т.Д. Биоиндикация природных и техногенных гидросистем Волжского бассейна на примере хирономид (Diptera: Chironomidae). Дисс. ... докт. биол. наук. 2004. Тольятти: ИЭВБ РАН. 527 с.

Зинченко Т.Д., Выхристюк Л.А., Шитиков В.К. Методологический подход к оценке экологического состояния речных систем по гидрохимическим и гидробиологическим показателям // Известия Самарского научного центра РАН. 2000. Т. 2. № 2. С. 233–243.

Земков Г.В., Журавлева Г.Ф. Патоморфологические изменения в организме осетровых как отражение современных экологических условий обитания // Первый конгресс ихтиологов России. М.: ВНИРО, 1997. 516 с.

Земков Г.В., Журавлева Г.Ф. Кинетика патологических изменений при кумулятивном токсикозе в организме как критерий сопротивляемости популяции рыб // Успехи современного естествознания. 2004а. № 1. С. 41–47.

Земков Г.В., Журавлева Г.Ф. Теоретические аспекты эпигенного наследования в процессе регенерации в печени каспийских осетровых // Фундаментальные исследования. 2004б. № 3. С. 32–34.

Исаков П.В., Селюков А.Г. Сиговые рыбы в экосистеме Обской губы. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та. 2010. 184 с.

Калиева А.Х., Ермиенко А.В. К вопросу о биоиндикации загрязнений водных объектов на примере карася серебряного (*Carassius auratus gibelio*) // Интерэкспо Гео-Сибирь. 2014. Т. 4. № 2. С. 93–99.

Каниева Н.А. Метаболические изменения в организме карпов под влиянием нефти // Человек и животные: Матер. 2 Междунар. науч.-практ. конф. Астрахань: Астраханский гос. технич. ун-т, 2004а. С. 77–79.

Каниева Н.А. Перикисное окисление липидов и гистологическая организация печени карпа под влиянием нефти // Там же. 2004б. С. 74–76.

Кашулин Н. А., Лукин А. А., Амундсен П. А. Рыбы пресных вод Субарктики как биоиндикаторы техногенного загрязнения. Апатиты, 1999. 142 с.

Кирпичников В.С. Генетические основы селекции рыб. Л.: Наука. 1979. 392 с.

Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. Второе издание. Л.: Наука, 1987. 520 с.

Коблицкая А.Ф. Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1981. 208 с.

Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: Высш. шк., 1986. 472 с.

Кузнецов В.А. Особенности воспроизводства рыб в условиях зарегулированного стока. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1978. 166 с.

Кузнецов В.А. Анализ промыслового вылова рыбы в Куйбышевском водохранилище в 90-е годы XX столетия // В кн.: Актуальные экологические проблемы республики Татарстан. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 2000а. С. 60–61.

Кузнецов В.А. Признаки дестабилизации в рыбном сообществе Куйбышевского водохранилища // В кн.: Актуальные экологические проблемы республики Татарстан. 2-е издание. Казань: Новое знание, 2000б. С. 60.

Курбанова И.К., Исуев А.Р., Габиров М.М. Влияние нефтяного загрязнения водной среды на некоторые показатели белкового обмена мальков кутума *Rutilus frisii kutum* (Cyprinidae) // Вопросы ихтиологии. 2004. Т. 44. № 5. С. 700–708.

Лебедева О.А., Тихомирова Л.И., Филлипова Г.П., Завьялова М.Н. Изменения в характере эмбриогенеза карася: долгосрочные наблюдения и экспериментальные исследования // Доклады АН СССР. 1990. Т. 313. № 1. С. 196–199.

Лепилина И.Н. Нарушения в раннем онтогенезе осетровых // Тез. докл. V Всес. конф. по раннему онтогенезу рыб. М.: ВНИРО, 1991. С. 161–162.

Лепилина И.Н., Романов А.А. Гистоморфологические нарушения у волжской стерляди в современных экологических условиях // Экология. 2005. № 2. С. 157–160.

Лепилина И.Н., Федорова Н.Н. Изменения развития опорно-двигательной системы предличинки севрюги под влиянием антропогенных факторов // Вестник Астраханского государственного технического университета. Сер.: Рыбное хоз-во. 2002. С. 143–149.

Лилли Р. Патогистологическая техника и практическая гистохимия. М.: Мир, 1969. 645 с.

Ложичевская Т.В., Ружинская Л.П., Дорошева Н.Г., Рудницкая О.А. Физиологическое состояние пиленгаса в Азовском море // Тез. докл. междунар. семин. «Современные проблемы физиологии и экологии морских животных (рыбы, птицы, млекопитающие)» Ростов н/Д.: Эверест, 2002. С. 110–111.

Лугаськов А.В. Феномен массовых морфологических aberrаций в техногенном водоеме // В кн.: Фенетика природных популяций. М.: Легкая и пищевая промышленность. 1990. С. 166–167.

Лугаськова Н.В., Насыйров Р.А. Адаптивные особенности системы крови окуня и линя в условиях загрязнения и эвтрофикации водоемов // Сибирский экологический журнал. 2001. Т. 8. № 6. С. 735–739.

Лукьяненко В.И. Общая ихтиотоксикология. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983. 320 с.

Лукьяненко В.И. Экологические аспекты ихтиотоксикологии. М.: Агропромиздат, 1987. 239 с.

Лукьяненко В.И. Рыбные запасы бассейна р. Волги // В кн.: Волжский бассейн: экологическая ситуация и пути рационального природопользования. Тольятти: Изд-во СНИЦ РАН. 1996. С. 47–54.

Любин П.А., Бердник С.В., Токинова Р.П. Зоопланктон Волжского плеса Куйбышевского водохранилища в условиях антропогенной трансформации акваландшафтов // Принципы экологии. 2017. № 4. С. 46–57.

Макеева А.П. Эмбриология рыб. М.: Изд-во Московского ун-та. 1992. 216 с.

Мартемьянов В.И. Стресс у рыб: защитные и повреждающие процессы // Биология внутренних вод. 2002. № 4. С. 3–13.

Махотин Ю.М. Эффективность нереста рыб в Куйбышевском водохранилище и определяющие ее факторы // Вопросы ихтиологии. 1977. Т. 17. Вып. 1 (102). С. 27–38.

Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А., Микулин А.Е., Пьянова С.В., Полуэктова О.Г. Гистология для ихтиологов: Опыт и советы. М.: ВНИРО, 2009. 112 с.

Минеев А.К. Морфологический анализ и патологические изменения структуры клеток крови у рыб Саратовского водохранилища // Вопросы ихтиологии. 2007а. № 1. С. 93–100.

Минеев А.К. Встречаемость аномальных личинок рыб среди молоди Саратовского водохранилища в различных районах водоема // Ихтиологические исследования на внутренних водоемах: Матер. Междунар. науч. конф. Саранск: Изд-во МордовГУ, 2007б. С. 114–116.

Минеев А.К. Морфологические аномалии у молоди рыб Саратовского водохранилища в районе Балакавской АЭС // Проблемы экологии в современном мире в свете учения В.И. Вернадского: Матер. Междунар. конф. Тамбов: Изд-во ТГУ, 2010. Т.2. С. 79–83.

Минеев А.К. Гистологическая картина новообразований у молоди рыб Средней и Нижней Волги // Известия СНЦ РАН. 2011. Т. 13. Ч. 1. № 5. С. 242–248.

Минеев А.К. Некоторые гематологические параметры у ротана-головешки (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) из озер Круглое и Пляжное Самарской области // Российский журнал биологических инвазий. 2012а. № 1. С. 58–72.

Минеев А.К. Морфологические аномалии у рыб Саратовского водохранилища // Вода: химия и экология. 2012б. № 6. С. 54–60.

Минеев А.К. Новообразования у молоди рыб Саратовского водохранилища // Вестник ННГУ. 2012в. № 2. Ч. 3. С. 149–155.

Минеев А.К. Видовой состав и морфофункциональные отклонения молоди рыб р. Большой Черемшан // Окружающая среда: эффективное природопользование и здоровье человека: Матер. Всеросс. науч.-практ. конф. Сибай: ГУП РБ «Сибайская городская типография», 2013а. С. 67–70.

Минеев А.К. Патологии внутренних органов окуня (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) Саратовского водохранилища // Вестник Тамбовского Университета. 2013б. Т. 18. Вып. 3. С. 883–885.

Минеев А.К. Патологии некоторых органов у бычка-кругляка (*Neogobius melanostomus* Pallas, 1814) Саратовского водохранилища // Вестник ННГУ. 2013в. № 2. Ч. 3. С. 138–142.

Минеев А.К. Морфологические аномалии молоди у рыб Саратовского водохранилища // Вода: химия и экология. 2013г. № 6. С. 67–73.

Минеев А.К. Неспецифические реакции у рыб из водоемов Средней и Нижней Волги // Известия СНЦ РАН. 2013д. Т. 15. № 3 (7). С. 2301–2318.

Минеев А.К. Некоторые гематологические параметры бычка-кругляка (*Neogobius melanostomus* Pallas, 1814) Саратовского водохранилища // Известия СНЦ РАН. 2013е. № 4. С. 124–129.

Минеев А.К., Евланов И.А. Состояние водоемов Волго-Ахтубинской поймы за 1996–1998 годы // Известия СНЦ РАН. 2000. С. 252–256.

Михайлова Л.П. Основные результаты исследования состояния клеток крови *Salmo trutta* L.P. на фоне токсических воздействий // Юж.-рос. вестн. геол., геогр. и глобал. энергии. 2004. № 1. С. 90–92.

Моисеенко Т.И. Адаптивный ответ популяций сига на антропогенный стресс // Биология и биотехнология разведения сиговых рыб. С.-Петербург: Наука, 1994. С. 100–101.

Моисеенко Т.И. Теоретические основы нормирования антропогенных нагрузок на водоемы Субарктики. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 1997. 261 с.

Моисеенко Т.И. Стратегия адаптивных ответов организмов и популяций рыб на антропогенный стресс // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии: Матер. Междунар. конф. и выезд. науч. секции Отделения общ. биол. РАН. Петрозаводск: Апатиты, 1999. С. 143, 282.

Моисеенко Т.И. Морфологические перестройки организма рыб под влиянием загрязнения (в свете теории С.С. Шварца) // Экология. 2000. № 6. С. 463–472.

Моисеенко Т.И. Водная экотоксикология: теоретические и прикладные аспекты. М.: Наука, 2009. 400 с.

Моисеенко Т.И., Гашев С.Н., Селюков А.Г., Жигилева О.Н., Алешина О.А. Биологические методы оценки качества вод: Часть 1. Биоиндикация // Вестник Тюменского гос. ун-та. 2010. № 7. С. 20–40.

Мосияш С.С., Шашуловский В.А. Закономерности динамики запасов промысловых рыб в макроэкосистеме Волжско-Камского каскада. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2019. 77 с.

О состоянии окружающей природной среды Удмуртской Республики в 2009 г.: Государственный доклад / Под ред. А.Н. Кокорина. Ижевск, Сарапул: «Сарапульская типография», 2010. 228 с.

О состоянии и об охране окружающей среды в Удмуртской Республике в 2011 г.: Государственный доклад / Под ред. А.Н. Кокорина. Ижевск, Сарапул: «Сарапульская типография», 2012. 246 с.

О состоянии и об охране окружающей среды в Удмуртской Республике в 2012 г.: Государственный доклад / Под ред. А.Н. Кокорина. Ижевск, Сарапул: «Сарапульская типография», 2013. 246 с.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Груздева М.А., Максимов С.В., Медников Б.М., Пичугин М.Ю., Савоскул С.П., Чеботарева Ю.В. Разнообразие рыб Таймыра: Систематика, экология, структура видов как основа биоразнообразия в высоких широтах, современное состояние и условия антропогенного воздействия. М.: Наука. 1999. 207 с.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Соколов Л.И., Алексеев С.С. Редкие и исчезающие животные. Рыбы. М.: Высшая школа. 1994. 334 с.

Поддубный А.Г. О продолжительности периода формирования стад рыб в волжских водохранилищах // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.–Л.: Наука. 1963. С. 178–183.

Поддубный А.Г., Козловский С.В. Ихтиофауна // Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука. 1983. С. 148–170.

Попов О.И., Саломатина Т.В., Чавычалова Н.И. Морфологические aberrации молоди полупроходных рыб как индикатор загрязнения дельты Волги // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы: Матер. Междунар. науч. конф. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2001. С. 168.

Попов П.А. Оценка экологического состояния водоемов методом ихтиоиндикации. Новосибирск: Новосибирский гос. ун-т, 2002. 270 с.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.

Привольнев Т.И. Критические периоды при постэмбриональном развитии рыб // Изв. ВНИОРХ. 1947. Т. 29. С. 118–142.

Решетников Ю.С. Современное состояние и перспективы изменения запасов сиговых рыб // Биология сиговых рыб. М.: Наука. 1988. С. 5–17.

Решетников Ю.С. Метод экспертной оценки состояния особей в популяциях сиговых рыб // Биология и биотехнология разведения сиговых рыб. С.-П.: Наука. 1994. С. 115–118.

Решетников Ю.С. Современные проблемы изучения сиговых рыб // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35. № 2. С. 156–174.

Решетников Ю.С., Попова О.А. Оценка состояния пресноводных экосистем по состоянию рыбной части сообщества. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 1997. 25 с.

Розенберг Г.С., Евланов И.А., Селезнев В.А., Минеев А.К., Селезнева А.В., Шитиков В.К. Опыт экологического нормирования антропогенного воздействия на качество воды (на примере водохранилищ Средней и Нижней Волги) // Материалы Объединенного Пленума Научного совета ОБН РАН по гидробиологии и ихтиологии Гидробиологического общества РАН и Межведомственной ихтиологической комиссии. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 5–29.

Романов А.А. К вопросу о нарушениях воспроизводительной системы каспийских осетровых и нижеволжской стерляди (*Acipenser ruthenus* L.) // Вестник Астраханского технического университета. Экология. 2002. С. 140–142.

Романов А.А., Романов А.А., Беляева Е.С. Мониторинг гистоморфологических нарушений гонадо-гаметогенеза осетровых рыб Волго-Каспийского региона // Экология молодежи и проблемы воспроизводства каспийских рыб: Сборник научных трудов КаспНИРХ. М.: Наука, 2001. С. 246–268.

Савваитова К.Л., Чеботарева Ю.В., Пичугин Т.М., Максимов С.В. Аномалии в строении рыб как показатели состояния природной среды // Вопросы ихтиологии. 1995а. Т. 35. № 2. С. 182–188.

Савваитова К.Л., Чеботарева Ю.В., Пичугин Т.М., Максимов С.В. Аномалии в строении рыб в водоемах с различным уровнем загрязнения // Вопросы ихтиологии. 1995б. Т. 35. № 3. С. 164–170.

Селезнев В.А., Цыкало В.А., Сергиенко Т.С. Содержание марганца в поверхностных водах Самарской области // В кн.: 10 лет Государственному комитету по охране окружающей среды Самарской обл. Экологическая безопасность и устойчивое развитие Самарской обл. Вып. 6. / Под ред. В.А. Павловского, Г.С. Розенберга. Самара: Ком. по охране окруж. среды Самарск. обл., 1998. С. 108–116.

Селюков А.Г. Морфофункциональные изменения рыб бассейна средней и нижней Оби в условиях возрастающего антропогенного влияния // Вопросы ихтиологии. 2012. Т. 52. № 5. С. 581–600.

Терентьев П.М., Кашулин Н.А. Адаптация рыб водоемов Кольского полуострова в условиях длительного аэротехногенного воздействия // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: Матер. Междунар. конф. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ, 2004. С. 134–135.

Цыплаков В.П. Биология, сезонное распределение и рыбохозяйственное значение леща Куйбышевского водохранилища. Автореф. дисс. ...канд. биол. наук. Казань, 1966. 24 с.

Цыплаков В.П. Лещ // Труды Татарского отд. ГосНИОРХ. 1972. Вып. 1. С. 68–113.

Чеботарева Ю.В. Аномалии в строении рыб Норило-Пясинской водной системы (Таймыр) как показатель состояния окружающей среды. Автореф. дисс. ...канд. биол. наук. Москва, 1996. 24 с.

Чеботарева Ю.В., Савоскул С.П., Савваитова К.А. Аномалии в строении воспроизводительной системы самцов рыб Норило-Пясинских водоемов Таймыра // Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36. № 5. С. 653–659.

Чеботарева Ю.В., Савоскул С.П., Савваитова К.А. Аномалии в строении воспроизводительной системы самок рыб Норило-Пясинских водоемов Таймыра // Вопросы ихтиологии. 1997. Т. 37. № 2. С. 217–223.

Червякова Н.Г., Федорова З.А. Использование водных ресурсов // Экологическая ситуация в Самарской области: состояние и прогноз: Тез. совещ. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1994. С. 198.

Шарова Ю.Н., Лукин А.А. Патологии рыб, развивающиеся в условиях техногенного воздействия и стереотипность ответных реакций // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Матер. Междунар. конф. Апатиты: КНЦ РАН, 2004. Ч. 1. С. 14–16.

Экологический паспорт Самарской области. 2015.
<http://www.ecopassport.samregion.ru/>

Яблоков Н.О. Морфологические аномалии скелета у молоди рыб р. Кача (бассейн Среднего Енисея) в градиенте техногенной нагрузки // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2018. № 41. С. 156–173.

Яковлева А.Н. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука. 1975. Т. 102. С. 118–130.

Boglione C., Gisbert E., Gavaia P., Witten P.E., Moren M., Fontagne S., Koumoundouros G. Skeletal anomalies in reared European fish larvae and juveniles. Part 2: main

typologies, occurrences and causative factors // Reviews in Aquaculture. 2013. № 5. Suppl. 1. P. 121–167.

Cameron P., Berg I., Von Westernhagen H. Biological effects monitoring of North Sea employing fish embryological data // Environ. Monit. and Assess. 1996. Vol. 40. Iss. 2. P. 107–124.

Crawford R.B., Guarina A.M. Effects of environmental toxicants on development of a teleost embryo // J. Environ. Pathol. Toxicol. and Oncol. 1985. Vol. 6. Iss. 2. P. 123–130.

Cunninghama M.E., Marklea D.F., Watralb V.G., Kentb M.L., Curtisc L.R. Patterns of fish deformities and their association with trematode cysts in the Willamette River, Oregon // Environmental Biology of Fishes. 2005. V. 73. P. 9–19.

El-Mansy A. I. E., Shalloof K. A. Sh. A case of deformation in a fish from Lake Manzala, Egypt // Global Veterinaria. 2015. № 14(5). P. 679–685.

Feist S.W., Lang T., Stentiford G.D., Köhler A. Biological effects of contaminants: Use of liver pathology of the European flatfish dab (*Limanda limanda* L.) and flounder (*Platichthys flesus* L.) for monitoring // ICES Techniques in Marine Environmental Sciences. 2004. V. 38. 42 pp.

Hassanain M.A., Abbas W.T., Ibrahim T.B. Skeletal ossification impairment in Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*) after exposure to lead acetate // Pakistan journal of biological sciences. 2012. № 15. P. 729–735.

Hylland K., Feist S., Tain J., Forlin L. Molecular cellular processes and health of individual // Effects of Pollution on Fish / Ed. A.J. Lawrence, K.L. Hemingway. N.Y.: Blackwell Sci., 2003. P. 134–166.

Jeziarska B., Ługowska K., Witeska M. The effects of heavy metals on embryonic development of fish (a review) // Fish Physiology and Biochemistry. 2009. Vol. 35. P. 625–640.

Kihara M., Ogata S., Kawano N., Kubota, I., Yamaguchi R. Lordosis induction in juvenile red sea bream *Pagrus major*, by high swimming activity // Aquaculture. 2002. Vol. 212. P. 149–158.

Lajis A.F.B. Effect of chemical pollutants on craniofacial development of a Zebrafish embryo // Journal of Bioinformatics and Systems Biology. 2018. № 1(1). P. 1–10.

Mandrioli L., Sirri R., Gustinelli A., Quaglio F., Sarli G., Chiocchetti R. Ocular gliomeuroma with medulloepitheliomatous differentiation in a goldfish (*Carassius auratus*) // Journal of Veterinary Diagnostic Investigation. 2014. Vol. 26(1). P. 167–172.

Meier W., Wahli., Wahli Th. Bio-indicator // UNI Press. 1988. № 58. P. 3–4.

Middaugh D.P., Fournie J.W., Hemmer M.J. Vertebral abnormalities in juvenile inland silversides *Menidia beryllina* exposed to terbufos during embryogenesis // Diseases of Aquatic Organisms. 1990. V. 9. P. 109–116.

Pragatheeswaran V., Loganathan B., Natarajan R. et al. Ambassis *cjmmersoni*. Cadmium induced vertebral deformities in an estuarine fish, *Ambassis cjmmersoni* Cuvier // Proc. Indian Acad. Sci. Anim. Sci. 1987. Vol. 96. Iss. 4. P. 389–393.

Pragatheeswaran V., Loganathan B., Natarajan R., Venugapalon V.K. Cadmium induced Malformation in Eyes of *Ambassis cjmmersoni* Cuvier // Bull. Environ. and Toxicol. 1989. Vol. 43. Iss. 5. P. 755–760.

Reshetnikov Yu.S., Popova O.A., Kashulin N.A., Lukin A.A., Amundsen P.-A. Development of an index to assess of heavy metal pollution on fish populations // International Symposium on the Biology and Management of Coregonid Fishes. Ann Arbor, Michigan. Adb. Limnol. 2002. № 57. P. 221–231.

Richmonds C., Dutta H.M. *Lepomis mecrochimus*. Histopathological changes by malation in the gills of bluegill *L.m.* // Bull. Environ. Contam. and Toxicol. 1989. Vol. 43. Iss. 1. P. 123–130.

Shubert A. Allgemeine gruudlagen der Ökosystemlehre. In: Shubert R. (Hrsg.) lehrbuch der Ökologie, VEB Gustav Fisher Verlag. Jana, 1984. 162 p.

Sindermann C.J. Pollution-associated diseases and abnormalities of fish and shellfish: A review // *Fish Bull. U. S.*, 1979. P.717–748.

Stöcker G. Zu einigen theoretischen und methodischen aspekten der bioindikation. In.: *Bioindikation. Tel 1. Wiss. Beitr. Martin Luther Univ.* 1980. Vol. 8. P. 10–21.

Stouthart X.J., Haans J.L., Lock R.A., Bonga S.E.W. Effects of water pH on copper toxicity to early life stages of the common carp (*Cyprinus carpio*) // *Environmental toxicology and Chemistry*. 1996. № 15(3). P. 376–383.

Suter G., Bamthouse L., Breck J. et al. Extrapolating from the laboratory to the field: how uncertain are you? // *Aquat. Toxicol. and Hazard Assessment. 7th Symp. Philadelphia, Pa*, 1985. P. 400–413.

Stehr C.M., Linbo T.L., Incardona J.P., Scholz N.L. The developmental neurotoxicity of fipronil: notochord degeneration and locomotor defects in zebrafish embryos and larvae // *Toxicological Sciences*. 2006. № 92(1). P. 270–278.

Taylor B.M., Lambou V.W., Williams L.R., Hern S.C. Trophic state of lakes and reservoirs // *Technical Report E – 80 – 3.U.S. Army Engineer Waterways Experiment Station*. 1980. 25 p.

Urho L., Hudd R. Sublethal effects of ocn oil spill on fish larvae in the Northern Quark, in the Balnic: [Pap.] 3 rd. ICES symp. early. life hist. fish // *Cons. int. explor. mer.* 1989. № 191. P. 494.

Van Leeuwen C.J., Helder T., Seinen W. Aquatic toxicological aspects of dithiocarbamates and related compounds. IV. Teratogenicity and histopathology in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // *Aquatic Toxicology*. 1986. № 9. P. 147–159.

Wazzana M., Cammarata M. Cooper E.L., Parrinello N. Confinement stress in sea bass (*Dicentrarchus labrax*) depresses peritoneal leukocyte cytotoxicity // *Aquaculture*. 2002. Vol. 210. № 1–4. P. 231–243.

Witten P.E., Martens G.L., Hall B.K., Huysseune A, Obach A. Compressed vertebrae in Atlantic salmon (*Salmo salar*): evidence for metaplastic chondrogenesis as a skeletogenic response late in ontogeny // *Diseases of Aquatic Organisms*. 2005. № 64. P. 237–246.

Ywama G.Y., Morgan S.D., Barton B.A. Simpee fiels methabs for monitoring stress ons general constitution of fish // *Agrowlt. Pes.* 1995. Vol. 26. № 4. P. 273–282.