

УДК 597.553.3:591.8:591.5

## **СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ РЫБ В ФОНОВЫХ ОЗЕРАХ ПРИПОЛЯРНОГО УРАЛА**

Лукина Ю.Н. – д.б.н., Ученый секретарь, ФГБНУ «Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства им. Л.С. Берга»,  
Пономарев В.И. – к.б.н., вед. научн. сотр., ФГБНУ Институт биологии Коми УрО НЦ  
РАН, Лукин А.А. – д.б.н., проф., начальник ФГБУ «Федеральный государственный селекционно-генетический центр рыбоводства»

**Ключевые слова:** рыбы, качество среды, патологии, гистологические индикаторы.  
**Keywords:** fish, environmental quality, pathologies, biomarkers



### **РЕФЕРАТ**

В фоновых озерах Приполярного Урала, не подверженных непосредственному техногенному воздействию, у рыб выявлены патологические изменения функционально важных органов. В качестве объекта исследования выбраны наиболее многочисленные представители аборигенной ихтиофауны, чувствительные к качеству среды обитания – пелядь (*Coregonus peled*L.) и европейский хариус (*Thymallus thymallus*L.). Оценка состояния организма рыб проводилась на основе патолого-морфологического метода, в качестве основных гистологических индикаторов использовались жабры, печень, почки. Выявлено, что спектр нарушений гистоструктуры жабр объединяет изменения пролиферативного типа (гиперплазия и гипертрофия), прогрессирование которых приводило к развитию дегенеративных процессов (отслоение респираторного эпителия, ламеллярный некроз). В печени доминировали дегенеративные изменения гепатоцитов (некроз, жировая дистрофия), в почках – признаки нефропатии (некроз канальцев, клубочков, замещение функциональной паренхимы интерстициальной лимфоидной тканью, липоидная дегенерация). Показано, что сердечная мышца и репродуктивные органы являются наиболее инертными к действию различных токсикантов. Установлено, что диагностированные патологии не являются видоспецифичными и могут быть интерпретированы как неспецифические ответные реакции организма на изменение качества окружающей среды. Выявлено, что ряд регистрируемых нарушений (некротические процессы, дегенеративные изменения), относятся к разряду необратимых; часть изменений (гипертрофия, гиперплазия) являются структурно-функциональными основами компенсаторно-приспособительных реакций, позволяющих организму перейти на новый уровень функционирования и выжить в существующих условиях среды обитания. Выполнен анализ возможных причин появления патологий, среди которых техногенное загрязнение в результате трансграничного переноса поллютантов, температурные скачки в течение года, инфекционные болезни и паразитарные инвазии, снижающие устойчивость рыб к забо-

### **ВВЕДЕНИЕ**

Северо-Запад является одним из наиболее развитых индустриальных регионов России, испытывающих на протяжении многих десятилетий антропогенную нагрузку в результате добычи и переработки полезных ископаемых. Некоторые

районы Ленинградской, Мурманской, Архангельской областей, Республик Карелии и Коми находятся в состоянии экологического кризиса, так как в водные объекты поступают сточные воды крупных предприятий медно-никелевого и горно-перерабатывающего комплекса, нефтедобывающих и угледобывающих

производств, содержащие тяжелые металлы, сульфаты, взвешенные вещества, флотореагенты, нефть, нитраты и т.д. Вместе с тем, в настоящее время сохранились пресноводные экосистемы, достаточно удаленные от источников загрязнения и, возможно, сохраняющие свои природные характеристики. Одним из таких районов, не подверженных антропогенной нагрузке, являются западные склоны Приполярного Урала - наименее изученные на нашей планете.

Данная территория богата не только водными ресурсами (более 821 озер общей площадью около 50 км<sup>2</sup>), но и осадками, годовое количество которых достигает 1500 мм, что почти всегда связано с вторжениями циклонов [11]. Именно циклоническая активность способствует трансграничному переносу загрязняющих веществ, содержащихся в выбросах промышленных предприятий, поэтому даже в таких труднодоступных регионах нельзя с уверенностью говорить о ненарушенных экосистемах, что определяет актуальность оценки их качественного состояния.

Очевидно, что воздействие факторов окружающей среды на водные экосистемы следует изучать через призму биологических ответов гидробионтов, в связи с чем проблеме заболеваний живых организмов в природных экосистемах уделяется пристальное внимание во всем мире [13, 16, 21, 25]. В последние десятилетия все большее признание находит индикаторная роль биологических маркеров, в частности гистологических показателей, для которых наблюдается мировая тенденция к использованию в мониторинге окружающей среды в комплексе с химическими и физическими параметрами. В качестве основных индикаторов загрязнения используются жабры, непосредственно контактирующие с загрязняющими веществами; печень, выполняющая ключевую роль в метаболизме и последовательном выведении ксенобиотиков, а также синтезе вителлогенина и почки, незаменимые в процессе поддержания стабильной внутренней среды, водно-

солевого баланса, выведения и частичного метаболизма ксенобиотиков [6].

Цель предлагаемой работы – исследовать состояние организма рыб-аборигенов в фоновых озерах Приполярного Урала и оценить качество среды обитания.

#### **МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ**

Реализация цели основана на исследовании рыб, обитающих в озере Первое Сиговое, относящемся к бассейну р. Большой Паток - один из самых крупных притоков II порядка р. Печоры (рис. 1). Водоем располагается на западных склонах Приполярного Урала, на значительном удалении от населенных пунктов и промышленных предприятий [11].

Оз. Первое Сиговое, как и большинство водоемов западного склона Приполярного Урала, относится к олиготрофному типу: воды низкоминерализованные, гидрокарбонатно-кальциевого состава; рН 6,0-6,7; содержание кислорода 2,08-3,78 мг/л. Невысокие показатели цветности (15,6-33,1°) и перманганатной окисляемости (0,78-1,18 мг/л) свидетельствуют о небольшом содержании органических веществ в воде. Концентрация соединений биогенных элементов, в том числе азота и фосфора, не превышает пределов, характерных для северных водоемов, а в ряде случаев снижается до аналитического нуля [10]. Гидрохимические характеристики озера являются благоприятными для холоднолюбивых видов, высокочувствительных к качеству среды обитания.

В качестве тест-объектов выбраны виды рыб, не принадлежащие к одной систематической группе, но доминирующие в исследованном водном объекте: пелядь (*Coregonus peled* L.) и хариус (*Thymallus thymallus* L.). Оценка состояния организма рыб проводилась на основе патолого-морфологического метода, включающего клинические, патологоанатомические и гистологические исследования [1, 5]. Количество рыб, отобранных для гистологических исследований, составило 20 экземпляров (по 10 экземпляров каждого вида). Для гистологического анализа отбирали жабры, печень, почки,

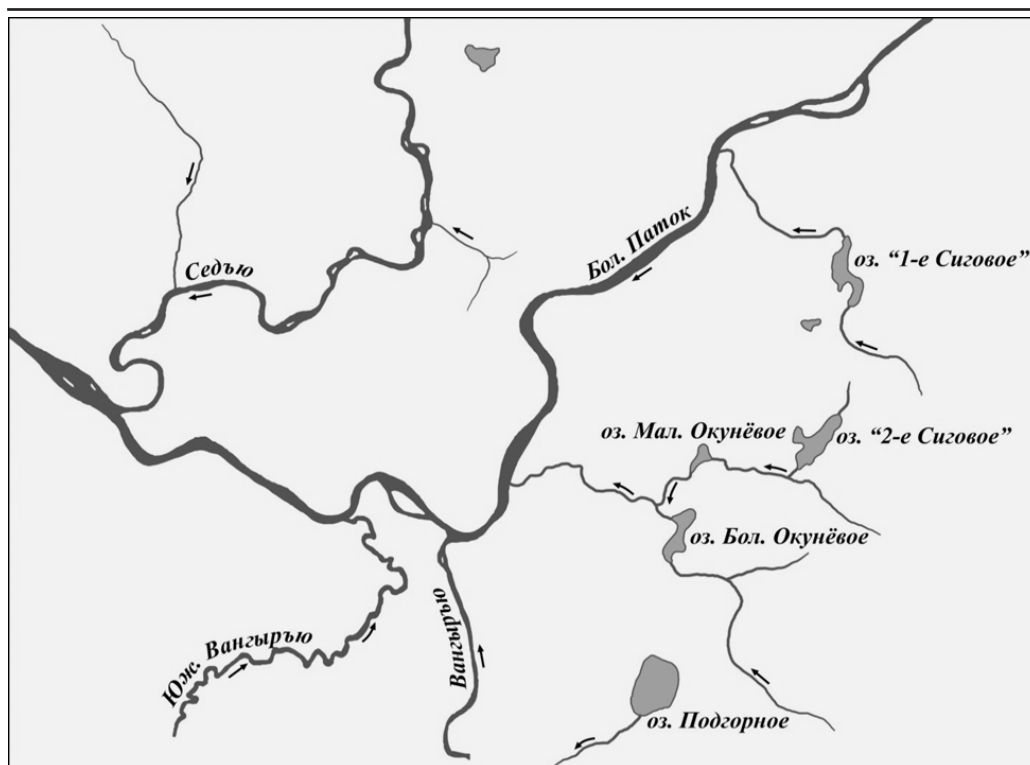


Рис.1 -Схема района исследования

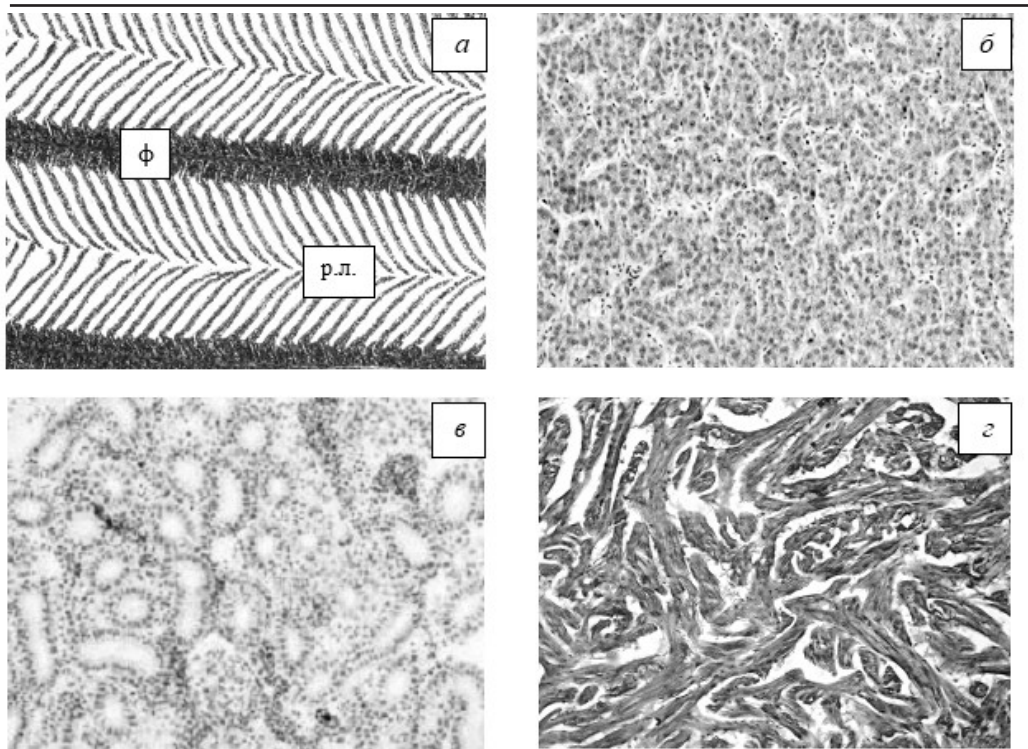
сердце, гонады. Отбор проб осуществлялся у только что выловленных рыб и прекращался через 20 минут после извлечения рыбы из воды. Толщина фиксируемого кусочка не превышала 1-1,5 см. В качестве фиксатора использовалась жидкость Буэна. Обработка проб проводилась по общепринятым гистологическим методикам: гистологические препараты готовились методом заливки органов и тканей в парафин, с последующим изготовлением парафиновых блоков и гистологических срезов с использованием санного микротомы [12]. Микроскопирование осуществлялось при увеличении  $\times 50$ ,  $\times 100$ ,  $\times 200$ ,  $\times 320$ .

Диагностика и классификация патологических изменений осуществлялась в соответствии с критериями, изложенными в публикациях, посвященных гистологическим исследованиям рыб [8, 21, 29].

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Ихтиофауна р. Большой Паток, к бассейну которой относится оз. Первое Сиговое, представлена 14 видами рыб – семга, сиг, пелядь, сибирский и европейский хариусы, щука, язь, обыкновенный голец, налим, ерш, плотва, усатый голец, окунь и обыкновенный подкаменщик. Пелядь и европейский хариус - наиболее распространенные и весьма многочисленные виды в озерах Приполярного Урала, отличаются как по происхождению, так и по особенностям экологии, что определяет их выбор в качестве объектов исследований.

Пелядь – представитель арктического пресноводного фаунистического комплекса. В бассейне р. Большой Паток обитает только в двух глубоководных озерах, образуя жилые формы. Гистоструктура органов рыб, соответствующая норме, представлена на рисунке 2. Спектр



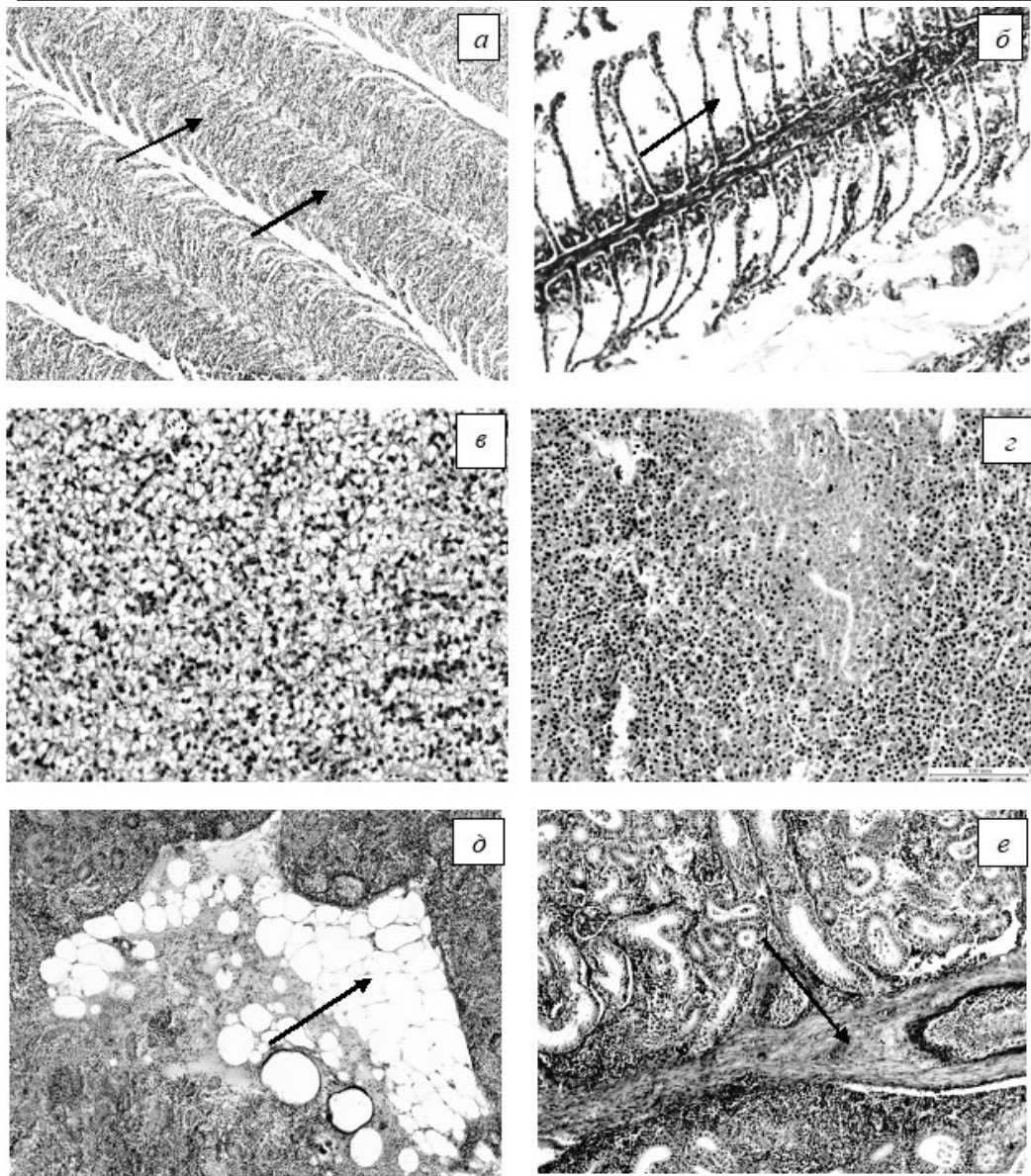
**Рис. 2 – Гистоструктура органов рыб, соответствующая норме: а – жабры (ф – филамент, р.л. – респираторные ламеллы); б – печень в – почки; г – сердце**

морфологических изменений в организме пеляди объединял аномалии жаберного аппарата, печени, почек и сердечной мышцы.

Жаберный лепесток в норме у всех видов рыб разделен на филамент и респираторные ламеллы, что четко разграничивает основные функции жабр (ионный обмен и дыхание), а также определяет разнокачественность эпителиев этих двух структурно и функционально различных отделов жабр. Нарушения организации жаберного аппарата у пеляди включали изменения пролиферативного типа: гипертрофию жаберных филламентов и гиперплазию эпителия респираторных ламелл. При этом происходило увеличение высоты жаберного эпителия, приводящее к частичному или полному заполнению пространства между респираторными ламеллами и исчезновению свободной

поверхности респираторных ламелл, контактирующих с внешней средой (рис. 3а). Вследствие прогрессирования данных процессов развивались отслоение респираторного эпителия и ламеллярный некроз. На отдельных участках жаберных филламентов отмечалась редукция респираторных ламелл.

В почках пеляди доминировали признаки нефропатии, выражающиеся в некрозе канальцев (нефрит) до полного их исчезновения (рис. 3д) и замещении канальцев интерстициальной лимфоидной тканью. Выявлена липоидная дегенерация (рис. 3д), при этом жировая ткань имела четко сформированную структуру, липоциты были организованы в группы, так называемые дольки, которые отделялись друг от друга соединительнотканными перегородками, снабженными кровеносными сосудами.



**Рис. 3 – Патологические изменения в органах рыб (указано стрелками): а – гиперплазия жаберного эпителия пеляди; б – некроз респираторного эпителия в жабрах хариуса; в – жировая дистрофия в печени пеляди; г – кариопикноз в печени хариуса; д - липоидная дегенерация и некроз канальцев в почках пеляди; е – разрастание соединительной ткани в почках хариуса**

Основное заболевание, диагностированное в печени пеляди – жировая дистрофия гепатоцитов, которая носила диффузный характер и сопровождалась ядерной атрофией (рис. 3в). Ее характерной чертой являлось избыточное депонирование липидов в гепатоцитах, представляющих собой буквально липидную каплю. В некоторых случаях наблюдался кариопикноз.

Спектр морфологических изменений сердечной мышцы характеризовался небольшим разнообразием. Нарушение микроциркуляторного кровообращения проявлялось наличием гиперемии, расширением капилляров и замедлением кровотока, которые могут рассматриваться как клинико-морфологические признаки сердечной недостаточности.

Гонады пеляди характеризовались II стадией зрелости, сперматогенез протекал без отклонений от нормы. Лишь у одного самца отмечены признаки застойного венозного полнокровия.

Европейский хариус – представитель бореального предгорного фаунистического комплекса, весенне-нерестующий вид, литофил. Туводный вид, однако совершает местные нерестовые и нагульные миграции в пределах речной системы.

Патологические изменения в жабрах хариуса проявлялись в наличии чрезвычайной гипертрофии эпителии филламентов и респираторных ламелл, способствующей их срастанию. Обращает на себя внимание очень высокий слой эпителии филламентов. При этом количество клеточных слоев, формирующих эпителии филламента, достигало 19-22 вместо 4-6, характерных для активных сиговых рыб. Результатом всех вышеуказанных патологических процессов является отслоение эпителиального слоя от базальной пластинки, что может быть причиной некроза респираторных ламелл (рис. 2б).

В почках хариуса на первый план выступали признаки тубулопатии: помутнение цитоплазмы эпителиальных клеток проксимального отдела почечного канальца (альбуминовая дегенерация), отложения в просвете канальцев, а также

некроз почечных канальцев и гломеруловых капсул. Обширные соединительнотканые разрастания замещали некротизированные участки (рис. 3е). Наблюдалось замещение канальцев интерстициальной лимфоидной тканью. Дегенеративные изменения сопровождалась паразитарной инвазией – спорозоа.

В печени хариуса выявлена стагнация желчи, затруднен ее отток из желчных протоков, пикноз ядер гепатоцитов (рис. 3г) и, как следствие, очаги некроза.

Морфологические изменения в сердечной мышце хариуса были довольно ограничены. Единственным признаком нарушения микроциркуляторного кровообращения являлась гиперемия кровеносных сосудов. У одной особи наблюдались лизис мышечных клеток и обширные кровоизлияния, что может быть связано с разрывом кровеносного сосуда.

Гонады самок и самцов хариуса соответствовали II стадии зрелости, сперматогенез и оогенез протекали без отклонений от нормы. Исключением составила одна самка, в яичниках которой наблюдались посленерестовые резорбционные процессы и начиналась новая волна оогенеза. При этом основную массу половых клеток составляли ооциты цитоплазматического роста и фаз вакуолизации цитоплазмы, отмечались многочисленные запустевшие фолликулы и резорбирующая остаточная икра. У одной самки выявлено жировое перерождение яйценосных пластинок очагового типа, при котором на месте дегенерирующей генеративной ткани развивались липоциты.

#### **ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ**

В результате гистологического обследования пеляди и хариуса, обитающих в оз. Первое Сиговое, диагностированы гистопатологии функционально-важных органов, которые могут быть интерпретированы как неспецифические ответные реакции, развивающиеся у рыб под влиянием большого разнообразия токсикантов: тяжелых металлов, пестицидов, сырой нефти, аммиака, а также паразитарной инвазии [14, 25].

Анализируя состояние жаберного аппа-

рата, мы регистрируем, прежде всего, гиперплазию и гипертрофию эпителиальных клеток, в результате которых происходит увеличение диффузионного барьера между окружающей средой и кровью [19]. Эти процессы направлены на предотвращение/снижение попадания загрязняющих веществ в организм и на компенсацию функций поврежденного органа или системы [8]. Однако, количество клеточных слоев, формирующих эпителий филамента, строго регламентировано и высота эпителия зависит от экологии рыб [6]. Установлено, что у активных рыб, к которым относятся пелядь и хариус, в норме эти показатели минимальны [17]. Следовательно, чем больше высота эпителия филамента, тем меньше свободная поверхность респираторных ламелл, контактирующих с внешней средой, т.е. увеличение высоты эпителия может рассматриваться как фактор, лимитирующий уровень газообмена в жабрах рыб [8]. Пелядь и хариус - ярко выраженные оксифилы, ведущие подвижный образ жизни и высокочувствительные к недостатку кислорода. Поэтому прогрессирование гиперплазии и гипертрофии приводит к сокращению общей диффузной поверхности жабр, что может быть причиной острого респираторного стресса (ингибирование респираторных функций) [21, 28]. Подобные преобразования вызывают тяжелые формы гипоксии и являются характерным признаком повреждения жаберного аппарата тяжелыми металлами [21]. Следует отметить, что репаративные процессы в жабрах развиваются достаточно медленно, но восстановление структуры органа, если расстройства носили функциональный характер, возможно после ликвидации патогенного фактора. Так, для нормализации формы ламелл и улучшения кровоснабжения после прекращения действия кадмия - высоко токсичного металла - требуется около двух месяцев, эпителий же филаментов остается гипертрофированным [8].

Диагностированные в почках рыб снижение клубочковой фильтрации, блокада канальцев клеточным детритом, некроти-

ческие изменения являются признаками нефропатии. Поскольку одна из основных функций почечных канальцев - секреция двухвалентных ионов, то наиболее вероятно, что подобные патологии эпителия канальцев вызывает загрязнение вод тяжелыми металлами, например, медью [27]. Также к нефротическим факторам относятся соли ртути, урана, кадмия, меди, четыреххлористого углерода, органические загрязнители [29], которые действуют непосредственно на экскретирующие клетки канальцев почки, вызывая некробиотические изменения. Кроме того, причиной некроза ткани могут быть паразитические простейшие и инфекционные болезни [24].

В печени рыб на первый план выступали кариопикноз – признак некротических преобразований и жировая дистрофия, развивающаяся вследствие нарушения жирового обмена в клетках, в основе которого единый морфогенетический механизм – свободнорадикальное перекисное окисление липидов [30]. Нарушения перекисного окисления и высокий процент рыб с липоидной дегенерацией, не зависимо от видовой принадлежности, выявлены в водоемах с высоким содержанием ПАУ, ПХБ и тяжелых металлов в донных отложениях [20]. В конечном итоге липоидная дегенерация и некроз функциональной паренхимы в большинстве случаев приводят к фиброзу тканей, циррозу печени и нефросклерозу [15, 18]. В целом, дегенеративные и некротические процессы в тканях печени и почек рыб могут быть результатом гипоксии вследствие патологических процессов в жабрах, развивающихся в условиях токсичной среды [16, 20].

Анализ микроструктуры генеративных органов пеляди и хариуса показал, что у подавляющего большинства особей оогенез и сперматогенез протекали без патологий, за исключением одной самки хариуса, у которой диагностированная липоидная дегенерация яичника, что может привести, в конечном итоге, к физиологической атрофии органа.

Можно ли на основании полученных данных судить о техногенном загрязнении исследуемого водоема?

Непосредственное антропогенное воздействие на оз. Первое Сиговое отсутствует, но результаты гидрохимических исследований, проведенные в аналогичных озерах Приполярного Урала, расположенных в пределах исследованного бассейна, свидетельствуют о высоких концентрациях цинка  $19,6 \text{ мгк/дм}^3$  (ПДКрбхз. -  $10 \text{ мгк/дм}^3$ ) и меди  $1,6 \text{ мгк/дм}^3$  (ПДКрбхз. -  $1 \text{ мгк/дм}^3$ ), превышающих ПДК для рыбохозяйственных водных объектов [10]. Причиной загрязнения фоновых водоемов, значительно удаленных от индустриально развитых районов, как правило, является аэротехногенный перенос от промышленных предприятий [9]. Начиная с середины 1950-х гг. XX столетия и на протяжении последующих 60 лет происходила интенсификация индустриального развития и освоения месторождений средней части уральских гор, следовательно, возрастала техногенная нагрузка в регионе. Исследования глобальной эмиссии тяжелых металлов из основных антропогенных источников в атмосферу показали, что почти все промышленные производства, сжигание топлива, а также транспорт приводят к антропогенному рассеиванию элементов в окружающей среде [23]. В составе аэрозолей металлы поднимаются в высокие слои атмосферы, мигрируя на значительные расстояния и формируя глобальный уровень загрязнения, что объясняет их повышенное содержание в фоновых озерах и позволяет сделать предположение о техногенном характере диагностированных патологий.

Экстремальные условия в горных озерах Приполярного Урала - еще одна возможная причина появления заболеваний у исследованных рыб. Гипотермия оказывает значительное влияние на все жизненные процессы и может привести к гибели живых организмов [2]. У большинства животных, в том числе и у рыб, действие низких температур вызывает ряд приспособительных реакций: сужение периферических сосудов, замедление дыхания, усиление обмена веществ (без поступления питательных веществ в организм). При

дальнейшем воздействии холода компенсация теплопотери нарушается и у рыб развиваются реакции, противоположные адаптивным: снижение температуры тела и интенсивности обмена веществ, расширение периферических сосудов. При этом тормозится функция среднего мозга рыб (холодовый наркоз), затем угнетается гипоталамус и другие центры нервной системы организма. Исследуемые пелядь и хариус являются холодолюбивыми видами, но они крайне чувствительны к колебаниям температур (чрезмерно холодное лето или зима с резкими температурными изменениями), которые могут быть причиной значительного стресса, в результате чего заметно снижается устойчивость рыб к заболеваниям.

Высокая плотность популяций - не менее распространенная причина развития патологий. Анализ ихтиологических данных свидетельствует о высокой численности пеляди и хариуса в оз. Первое Сиговое. С одной стороны, высокая численность обеспечивает сохранение и стабильность существования популяций, с другой - популяции, обитающие в экстремальных условиях в большей степени подвержены стрессу. Так, например, рассмотренный температурный фактор может быть причиной развития инфекционных болезней рыб (вирусная геморрагическая септицемия форелиа, эрмоноз, воспаление плавательного пузыря, бранхиомикоз карпа) и появления большого количества паразитов, которые могут быть причиной патологических изменений органов и тканей рыб [3].

#### **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Полученные данные дают основания предполагать, что наблюдаемые у рыб оз. Первое Сиговое структурно-функциональные изменения, негативно отражаются на сопротивляемости и жизнестойкости организма, вызывая нарушения в функционировании дыхательной, пищеварительной и выделительной систем, и являются результатом неблагоприятного гидрохимического и температурного режима исследуемого водоема. При этом не все органы и ткани пора-



жаются в одинаковой степени. Наиболее серьезные изменения претерпевают жабры, непосредственно контактирующие с загрязняющими веществами. В нашем случае это могут быть аэротехногенно перенесенные тяжелые металлы. Не менее реактивно реагируют изменением структуры почки, основной функцией которых является выведение из организма продуктов метаболизма и вредных веществ, а также печень – основной орган детоксикации. Сердечная мышца и репродуктивные органы являются наиболее инертными к действию различного рода токсикантов. Многие нарушения (некротические процессы, дегенеративные изменения), регистрируемые у рыб, относятся к разряду необратимых. Однако развивающиеся параллельно с ними гипертрофия и гиперплазия – это структурно-функциональные основы компенсаторно-приспособительных реакций, позволяющих организму перейти на новый уровень функционирования и дающих возможность выжить в существующих условиях среды обитания.

#### **БЛАГОДАРНОСТИ**

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения животных таежных и тундровых ландшафтов и экосистем европейского северо-востока России» № Гр. 0414-2018-0005.

#### **MORPHO-STRUCTURAL MODIFICATION IN FISH ORGANISM FROM NATURAL LAKES OF THE SUBPOLAR URAL**

*Lukina J.N. – Doctor of science, scientific secretary of State Research Institute on Lake and River Fishery named after L.S. Berg, Ponomarev V.I. – PhD, researcher of Institute of Biology, Komi scientific center, Ural branch of Russian Academy of Sciences, Lukin A.A. – Doctor of science, professor, head of the Federal selection-genetic center of fish breeding*  
**ABSTRACT**

Histopathological alterations in functionally important organs were revealed in feral

fish from natural lakes of the Subpolar Ural – not affected to anthropogenic impact. Peled (*Coregonus peled* L.) and European grayling (*Thymallus thymallus* L.), that are the most numerous representatives of native ichthyofauna and sensitive to environmental quality, were objects of the study. The assessment of the fish organism was carried out on the basis of the pathologic-morphological method, gills, liver and kidneys were used as the main histological indicators. It was revealed that hypertrophy and hyperplasia of the epithelial cells dominated among the gill histological lesions. Its progression resulted in degenerative alterations (epithelial lifting of the secondary lamellae and necrosis of epithelial cells). Degenerative lesions of hepatocytes as necrosis and lipoid degeneration were prevalence in liver. Dominated alterations in kidney consisted of tubular epithelial necrosis (detachment of the tubular epithelial cells from the underlying tubular basement membrane, deposits of desquamating tubular cells and casts in the lumina of the tubuli), glomerulonephritis, and lipoid degeneration. It was shown that the heart and reproductive organs were the most inert to the influence of various toxicants. It was determined that the histopathological alterations found in the study were not species-specific and could be interpreted as non-specific responses of organism to changes of environmental quality. It was revealed that a number of registered disorders (necrotic processes, degenerative changes) are irreversible; some changes (hypertrophy, hyperplasia) are structural and functional bases of adaptive reactions, allowing the fish to survive in the changed state of the environment. It was made the analysis of possible causes of pathologies, including technogenic pollution as a result of transboundary emission of pollutants, temperature jumps during the year, infectious diseases and parasitic infestations, reducing the resistance of fish to diseases.

#### **ЛИТЕРАТУРА**

1. Аршаница, Н.М. Патоморфологический анализ состояния рыб в полевых и экспериментальных исследованиях / Н.М. Аршаница, Л.А. Лесников // Методы ихтио-

- токсикологических исследований: Тез. докл. Первого Всесоюз. симпозиум. – Л.: изд. ГосНИОРХ НПО Промрыбвод. – 1987. – С.7-9.
2. Голованов В.К. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях. Автореф. дисс. канд. биол. наук. – М. – 2012. – 25 с.
3. Богданова Е.А. Паразиты рыб как биоиндикаторы токсикологической ситуации в водоеме. Методическое пособие. СПб.: ГосНИОРХ. – 1993. – 28 с.
4. Жил, Н.М. Ресурсы поверхностных вод СССР. Том 3. Северный край / Н.М. Жил, И.М. Алюшинская. – Л.: Гидрометеоиздат. – 1972. – 664 с.
5. Лукин, А.А. Патология рыб как индикатор качества вод Кольского Севера / А.А. Лукин // Проблемы химического и биологического мониторинга экологического состояния водных объектов Кольского Севера. – Апатиты: Изд. Кольского Научного Центра РАН. – 1995. – С.105-119.
6. Лукин, А.А. Оценка качества вод на основе гистологических исследований / А.А. Лукин, Ю.Н. Шарова (Ю.Н. Лукина) // Водные ресурсы. – 2004. – Т. 31, № 4 – С. 481-486.
7. Лукьяненко, В.И. Ихтиотоксикология. М.: Агропром. – 1983. – 383 с.
8. Матей, В.Е. Жабры пресноводных костистых рыб: Морфофункциональная организация, адаптация, эволюция. СПб.: Наука. – 1996. – 204 с.
9. Моисеенко, Т.И. Рассеянные элементы в поверхностных водах суши: Технофильность, биоаккумуляция и экотоксикология. М.: Наука. – 2006. – 261 с.
10. Патова, Е.Н. / Е.Н. Патова, И.Н. Стерлягова // Вода: Химия и Экология. – 2012. – № 5 - С. 114-121.
11. Пономарев, В.И. Национальный парк «Югыд ва». Общая характеристика территории / В.И. Пономарев, Н.И. Тимонин. – М.: Дизайн. Информация. Картография. – 2001. – С. 10-24.
12. Роскин, Г.И. Микроскопическая техника / Г.И. Роскин, Л.Б. Левинсон. – М.: Сов. Наука. – 1957. – 486 с.
13. Adams, S.M. Biological indicators of aquatic ecosystem stress / S.M. Adams // American Fisheries Society. – Bethesda, MD. – 2002. – 644 p.
14. Cerqueira, C.C.C. Gill tissue recovery after copper exposure and blood parameter responses in the tropical fish *Prochilodus scrofa* / C.C.C. Cerqueira, M.N. Fernandes // *Ecotox. Envir. Saf.* – 2002. – Vol. 52. – P. 83-91.
15. Couillard, C.M. Histopathological evaluation of Atlantic tomcod (*Microgadus tomcod*) collected at estuarine sites receiving pulp and paper mill effluent / C.M. Couillard, P.J. Williams, S.C. Courtenay, G.P. Rawn // *Aquat. Toxicol.* – 1999. – Vol. 44. – P. 263-278.
16. Diniz, M.S. Evaluation of the sub-lethal toxicity of bleached kraft pulp mill effluent to *Carassius auratus* and *Dicentrarchus labrax* / M.S. Diniz, R. Pereira, A.C. Freitas et al. // *Water, Air, Soil Pollut.* – 2011. – Vol. 217. – P.35-45.
17. Karlsson, L. Gill morphology in the zebrafish, *Brachydanio rerio* (Hamilton-Buchanan) / L. Karlsson // *J. Fish Biol.* – 1983. – Vol. 23 - P. 511-524.
18. Kelly, S.A. Oxidative stress in toxicology: established mammalian and emerging piscine model systems / S.A. Kelly, C.M. Havrilla, T.C. Brady et al. // *Environ. Health Persp.* – 1998. – Vol.106. – P. 375-384.
19. Mallat, J. Fish gill structural changes induced by toxicants and other irritants: a statistical review / J. Mallat // *Can. J. Fisheries Aquat. Sci.* – 1985. – Vol. 42. – P. 630-648.
20. Mohamed, F.A. Impacts of environmental pollution in the southern region of Lake Manzalah, Egypt, on the histological structures of the liver and intestine of *Oreochromis niloticus* and *Tilapia zillii* / F.A. Mohamed, // *Journal of Egyptian Academic Society for Environmental Development.* – 2001. – Vol. 2. – P. 25-42.
21. Mueller, M.E. Nature and time course of accumulation to aluminum in juvenile brook trout II. Gill histology / M.E. Mueller, D.A. Sanchez, H.L. Bergman, D.G. McDonald, R.G. Rhem, C.M. Wood // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1991. – Vol. 48 - P. 2016-2027.

22. Nero V. Gill and liver histopathological changes in yellow perch (*Perca flavescens*) and goldfish (*Carassius auratus*) exposed to oil sands process-affected water / V. Nero, A. Farwell, A. Lister // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* – 2006. – Vol. 63. – P.365-377.
23. Pacyna, E.G. Global emission of mercury from anthropogenic sources / E.G. Pacyna, J.M. Pacyna // *Water, Air, and Soil Pollution.* - 2002. - Vol. 137. - P. 143–165.
24. Roberts, R. *Fish Pathology.* London: Bailliere Tindall. - 1978. - 318 p.
25. Rodrigues, R.V. Deleterious effects of water-soluble fraction of petroleum, diesel and gasoline on marine pejerrey *Odontesthes argentinensis* larvae / R.V. Rodrigues, K.C. Miranda-Filho, E.P. Gusmão et al. // *Sci. Tot. Environ.* – 2010. – Vol. 408. – P.2054-2059.
26. Simonato, J.D. Biochemical, physiological, and histological changes in the neotropical fish *Prochilodus lineatus* exposed to diesel oil / J.D. Simonato, C.L.B. Guedes, C.D.R. Martinez // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* – 2008. – Vol. 69. – P.112-120.
27. Trump, B.F., Jones, R.T., Sahaphong, S. Cellular effects of mercury on fish kidney tubules // B.F. Trump, R.T. Jones, S. Sahaphong *The Pathology of Fishes* / Eds W.E. Ribelin, G. Migaki. W.: Univ. Wisconsin Press, 1975. P. 585-612.
28. Van Heerden, D. Effects of short-term copper exposure on gill structure, metallothionein and hypoxia-inducible factor-1a (HIF-1a) levels in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) / D.Van Heerden, A.Vosloo, M. Nikinmaa // *Aquat. Toxicol.* – 2004. – Vol. 69. – P. 271–280.
29. Veiga, M.L. Histopathologic changes in the kidney tissue of *Prochilodus lineatus*, 1836 (Characiformes, Prochilodontidae) induced by sublethal concentration of Trichlorfon exposure / M.L. Veiga, E.L. Rodrigues, F.J. Pacheco, M.J.T. Ranzani-Paiva // *Brazilian Archives of Biology and Technology.* – 2002. – Vol. 45. – P. 171-175.
30. Wolf, J.C. A brief overview of nonneoplastic hepatic toxicity in fish / J.C. Wolf, M.J. Wolfe // *Toxicol. Pathol.* – 2005. – Vol. 33. – № 1. – P. 75-85.