

НАРУШЕНИЯ В РАЗВИТИИ И ФУНКЦИОНИРОВАНИИ ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ РЫБ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ НА СРЕДУ ИХ ОБИТАНИЯ И СОСТОЯНИЕ ЗДОРОВЬЯ СРЕДЫ

© 2017 г. Г. И. Рубан

*Институт проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова РАН
119071, г. Москва, Ленинский пр., 33*

E-mail: georgii-ruban@mail.ru

Поступила в редакцию 22.06.2017 г.

Рассматриваются нарушения в развитии и функционировании репродуктивной системы рыб в связи с изменениями условий их существования, в частности, связанными с антропогенным воздействием. Проанализированы собственные и литературные данные о нарушениях гаметогенеза у ряда видов осетровых в связи с антропогенной нагрузкой на водоемы, проведена их систематизация. Показано, что эти отклонения от нормы, являющиеся нарушениями стабильности развития, могут служить показателями здоровья среды.

Ключевые слова: стабильность развития, здоровье среды, гаметогенез, нарушения гаметогенеза, осетровые рыбы

DOI: 10.7868/S0475145017060039

ВВЕДЕНИЕ

Нарастающее в последние десятилетия антропогенное воздействие на окружающую среду, экосистемы, отдельные виды и популяции общеизвестно. Количество данных по этому вопросу не поддается полному обзору в рамках данной работы. Трудность оценки степени воздействия загрязнения на водные экосистемы и виды рыб состоит в том, что в настоящее время не существует достаточно полных экспериментальных данных о воздействии отдельных загрязняющих веществ на многие виды, а также недостаточной изученностью совместного действия токсикантов. Поэтому, несмотря на регистрируемые повышения уровня загрязненности большинства водоемов различными токсикантами, редко удается с достаточной определенностью связать состояние популяций рыб и появление различных отклонений в развитии организмов с их концентрацией в водоемах и, следовательно, имеющиеся данные о концентрациях токсикантов в водоемах имеют второстепенное значение для оценки состояния популяций и организмов. При оценке любого воздействия на качество среды именно состояние, самочувствие различных видов живых существ является ключевым моментом. Это положение лежит в основе одного из современных подходов к системе биологической оценки качества среды известного под названием “Биотест” (Последствия Черно-

быльской..., 1996), суть которого состоит в оценке здоровья экосистемы путем интегрирования ответов на вопрос о состоянии разных видов живых существ, ее составляющих. В данном случае для оценки здоровья экосистем используются не экосистемные и популяционные параметры, а показатели состояния организмов разных видов. Базовой характеристикой при этом является гомеостаз. Нарушение гомеостаза развития выражается в изменении параметров функционирования живых существ (Захаров, Кларк, 1993; Захаров, Крысанов, 1996). Одним из методов, используемых при комплексной оценке состояния популяций и организма рыб, является исследование развития и функционирования их репродуктивной системы (Акимова, Рубан, 1992; Захаров, Кларк, 1993; Акимова, 1996). Достоинством этого метода является его чувствительность (Акимова, 1996), а важность получаемых результатов состоит не только в возможности получить сравнительные оценки уровня антропогенного воздействия на отдельные популяции, но и определить качество производителей, что непосредственно связано с выяснением степени нарушения естественного воспроизводства популяций и, соответственно, с прогнозированием изменения их численности (Никольский, 1974).

В основе метода оценки состояния популяций и организма рыб по результатам исследования развития и функционирования их репродуктив-

ной системы лежит известный факт значительных изменений в их репродуктивном процессе при нарастании воздействия комплекса антропогенных факторов (Кошелев, 1965, 1981, 1988а, б; Лукшене, 1978; Статова, 1985 и др.). Обзорные данные по этой проблеме представлены также в ряде других публикаций (Рубан и др., 2017; Ruban, 2005). Было показано, что общими нарушениями в репродуктивной системе, вызванными антропогенным воздействием, для многих видов рыб (в частности и для некоторых осетровых, обитающих в разных условиях) являются: гермафродитизм, дегенерация и резорбция половых клеток, амитозы ооцитов периода цитоплазматического роста, разрушение ядерной оболочки незрелых ооцитов у самок, а также зарастание семенных канальцев соединительнотканью элементами с образованием многочисленных полостей у самцов (Сакун, 1964; Фалеева, 1965; Буцкая, 1976; Белова и др., 1993). Ряд нарушений, таких как истончение оболочек ооцитов, их расщепление и неравномерное окрашивание, вакуолизация кариоплазмы ооцитов в процессе развития, описаны пока только у осетровых.

Результаты собственных многолетних исследований репродуктивной системы сибирского осетра (*Acipenser baerii* Brandt) различных популяций (рр. Лены, Индигирки, Колымы, Енисея и при тепловодном его выращивании), енисейской стерляди (*Acipenser rythenus*) (Акимова, 1978, 1985а, б; Рубан, Акимова, 1991, 1993; Акимова, Рубан, 1992; 1996; Акимова и др., 1995а, б; Ruban, 1996, 2005) показало, что в наихудшем положении по количеству видов патологий и доле особей, затронутых ими, оказывается сибирский осетр рек Индигирки, Колымы и Оби, где процент самок с различными нарушениями варьирует от 83 до 100%. Именно в этих реках у самок осетра наблюдается максимальный процент ооцитов с теми или иными нарушениями, приводящими в отдельных случаях к полной их стерильности. Доля самок и самцов в популяциях сибирского осетра рек Лены и Енисея с отклонениями в гамето- и гонадогенезе значительно меньше, однако и в этих случаях, учитывая низкий воспроизводительный потенциал осетра (определяемый поздним половым созреванием, длительными интервалами между нерестами самок), даже незначительные патологические изменения в развитии и функционировании репродуктивной системы могут вызвать серьезные изменения в его естественном воспроизводстве и, соответственно, сокращение численности.

СИСТЕМАТИЗАЦИЯ НАРУШЕНИЙ В РАЗВИТИИ И ФУНКЦИОНИРОВАНИИ ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ РЫБ

Результаты исследований развития и функционирования репродуктивной системы сибирско-

го осетра и аналогичные данные других авторов по осетровым Волго-Каспийского бассейна (Фалеева, 1980; Фалеева, 1987; Романов, 1990; Романов, Алтуфьев, 1990; 1992; Романов и др., 1990; Журавлева и др., 1991; Романов, Шевелева, 1992, 1993; Шагаева и др., 1993; Ruban et al., 2015) соответствуют ранее известному положению о том, что любой организм отвечает на любой стрессор ограниченным количеством компенсаторных механизмов, которые эволюционно наиболее успешны. Поэтому эти ответы очень сходны независимо от вида стрессора, в то время как интенсивность ответа может зависеть от степени воздействия фактора (Seleye, 1952). Это дает возможность систематизировать выявленные нарушения в развитии и функционировании репродуктивной системы исследованных видов осетровых.

В основу систематизации нами положены широко известные представления об уровнях организации живой материи: клеток, тканей, органов, организма в целом и популяций (Шмальгаузен, 1961, 1982; Ушаков, 1963; Наумов, 1964; Абрамова, 1967; Веденов, Кремьянский, 1967; Шварц, 1980; Яблоков, Юсуфов, 1981 и др.). В пределах каждого из них были выделены несколько форм нарушений.

I. Нарушения на клеточном уровне.

Самки.

А. В период превителлогенеза:

1) деформация части ооцитов (наблюдалась у особей всех исследованных популяций осетровых, за исключением сибирского осетра Лены и стерляди Енисея);

2) вакуолизация кариоплазмы ооцитов (отмечалась у русского осетра Волги, сибирского осетра и стерляди из Енисея);

3) нарушение структуры цитоплазмы — ее “фрагментация”, неравномерная окраска образующихся фрагментов (только у осетровых (белуга *Huso huso*, русский осетр *Acipenser gueldenstaedtii*, севрюга *Acipenser stellatus*) бассейна Каспийского моря);

4) прямое деление ооцитов периода цитоплазматического роста — амитозы (выявлены у всех исследованных популяций осетровых, за исключением сибирского осетра из Лены в 1960–1970-е годы и из Индигирки);

Б. В период вителлогенеза.

1) деформация части ооцитов (выявлена у особей всех исследованных популяций осетровых за исключением сибирского осетра Лены);

2) нарушение строения оболочек ооцитов:

а. локальные утоньшения студенистой оболочки (отмечены у особей всех исследованных популяций, кроме сибирского осетра Лены и Индигирки);

б. наличие в студенистой оболочке инородных включений (встречалось у самок всех исследованных популяций за исключением сибирского осетра рек Лены и Индигирки);

в. расслоение оболочек ооцитов (студенистой и желточных) и их неравномерное окрашивание, свидетельствующее о биохимических нарушениях в половых клетках (выявлено у сибирского осетра и стерляди р. Енисея, осетровых Волго-Каспийского бассейна);

3) нарушение ядерной оболочки ооцитов, еще не достигших зрелости (отмечено у всех исследованных популяций осетровых, кроме сибирского осетра рек Индигирки и Енисея, а также р. Лены в 1960–1970-е годы);

4) образование полостей с инородными включениями под оболочками и среди гранул желтка ооцитов (обнаружено только у осетровых р. Волги).

Самцы.

1) снижение подвижности сперматозоидов и их оплодотворяющей способности (показано на осетровых бассейна Каспийского моря).

II. Нарушения на уровне тканей.

Самки.

1) асинхронное развитие ооцитов в период трофоплазматического роста (обнаружено у сибирского осетра р. Индигирки, в тепловодном хозяйстве, а также у осетровых р. Волги), в том числе асинхронность конечных фаз созревания ооцитов (встречалась у сибирского осетра из Колымы);

2) частичная или массовая резорбция ооцитов периода цитоплазматического роста (отмечалась у особей всех исследованных популяций осетровых);

3) частичная или массовая резорбция ооцитов периода трофоплазматического роста (выявлена у особей всех исследованных популяций осетровых);

4) наличие в ткани гонад большого количества остаточной икры после нереста самок (у всех исследованных популяций осетровых, кроме сибирского осетра рр. Колымы и Енисея; в отношении сибирского осетра, выращиваемого в тепловодном хозяйстве, данные отсутствуют);

5) скопление форменных элементов крови в тканях гонад в периоды цито- и трофоплазматического роста ооцитов (у всех исследованных популяций осетровых);

6) появление половых клеток (гоний и ооцитов) в тканях печени (обнаружено у исследованных осетровых Каспийского бассейна в речной и морской периоды жизни).

Самцы.

1) локальное разрушение стенок семенных канальцев и образование полостей между ними (у сибирского осетра из Колымы, осетра и стерляди Енисея и русского осетра Волги);

2) значительные локальные скопления форменных элементов крови в генеративной части гонад (у всех исследованных популяций осетровых);

3) концентрация жировой ткани между семенными канальцами (у русского осетра из Волги);

4) асинхронность сперматогенеза (у русского осетра из Волги);

5) замещение отдельных участков семенников тканью печени и наоборот (обнаружено у проходных осетровых Каспийского бассейна в речной и морской периоды жизни).

III. Нарушения на уровне органов.

Самки.

1) различные формы гермафродитизма;

2) несоответствие уровня развития половых желез возрасту, размерам и массе рыб (задержка развития генеративной части гонад);

3) включение поперечнополосатой мышечной ткани в яичниках;

4) опухоли, кисты и другие новообразования на поверхности гонад.

Нарушения 1, 2, 3 выявлены только у самок осетровых бассейна Каспийского моря, 4 – также у сибирского осетра Оби.

Самцы.

1) наличие соединительнотканых разрастаний в генеративной части половых желез (у сибирского осетра из Енисея, у осетровых Каспийского моря в период нагула);

2) возникновение опухолей, кист и других новообразований на поверхности семенников (у осетровых Каспийского моря в период нагула).

IV. Нарушения на уровне организма.

1) снижение индивидуальной абсолютной и относительной плодовитости самок осетровых рыб (за счет: дегенерации части ооцитов, большого количества остаточной икры в гонадах после нереста, замещения генеративной части гонад соединительной тканью);

2) изменение величины гонадосоматического индекса особей (за счет: снижения массы гонад в результате дегенерации части ооцитов у самок и разрушения семенных канальцев у самцов, новообразований в гонадах и замещения генеративной их части соединительной тканью у самок и самцов);

3) изменение темпов гаметогенеза особей за счет сокращения или удлинения периодов цито- и трофоплазматического роста ооцитов.

V. Нарушения на популяционном уровне.

Снижение общего уровня воспроизводства популяций за счет:

а. пропусков нереста особями с массовой резорбцией зрелых половых клеток;

б. увеличения межнерестовых интервалов у особей в связи с массовой резорбцией половых клеток;

в. снижения популяционной плодовитости из-за уменьшения индивидуальной (абсолютной и относительной) плодовитости;

г. увеличения количества уродливого и нежизнеспособного потомства из-за низкого качества половых продуктов.

ОЦЕНКА ДИНАМИКИ ЧАСТОТЫ НАРУШЕНИЙ В СВЯЗИ С АНТРОПОГЕННЫМ ВОЗДЕЙСТВИЕМ

Частота встречаемости и степень проявления нарушений в развитии и функционировании репродуктивной системы, указанных выше, у исследованных видов осетровых подвержены определенной динамике, коррелирующей с уровнем загрязненности водоемов.

Исследования состояния воспроизводительной системы сибирского осетра в естественных условиях (реки Лена, Индигирка, Колыма, Енисей, Обь) показали, что количество, а также спектры отклонений и нарушений в развитии половых желез и половых клеток неодинаковы в различных популяциях и не остаются постоянными во времени (Акимова, Рубан, 1992, 1995, 1996; Акимова и др., 1995а, б; Рубан, Акимова, 1991; 1993; Ruban, 1994; 1996). Если у сибирского осетра р. Лены с 1964 по 1977 г. наблюдались лишь единичные случаи дегенерации части ооцитов периода цитоплазматического роста то за длительный период наблюдений была выявлена отчетливая тенденция к увеличению количества нарушений в гаметогенезе осетра и числа особей, затрагиваемых ими (до 59%), сопряженная с интенсификацией хозяйственной деятельности в этом бассейне (Акимова, Рубан, 1992). За относительно короткий срок с 1984 по 1987 г. доля самок с нарушениями в развитии половых клеток увеличилась с 77 до 100%.

Исследованиями развития репродуктивной системы сибирского осетра из Оби в конце 1950-х–начале 1960-х годов, до начала интенсивного освоения нефтяных месторождений, каких-либо аномалий не было выявлено (Вотинов, 1958, 1963). Однако в 1995 г. в этой популяции было обнаружено большое количество нарушений в гамето- и гонадогенезе вплоть до полной стерильности самок.

Оценивая состояние воспроизводительной системы сибирского осетра в исследованных популяциях можно сказать, что в наихудшем положении по количеству видов патологий и доле особей, затронутых ими, оказывается осетр рек Индигирки, Колымы и Оби, где процент самок с различными нарушениями варьирует от 83 до 100%.

Частота встречаемости и степень проявления нарушений в развитии и функционировании ре-

продуктивной системы анадромных видов осетровых в р. Волге также не оставались постоянными на протяжении последних 50 лет и были скоррелированы с уровнем антропогенного воздействия на этот речной бассейн. Начальные стадии таких нарушений отмечались еще в 1960-е гг. в единичных яйцеклетках осетровых, после 1972 г. эти аномалии были уже более выраженными (Шагаева и др., 1993; Ruban et al., 2015). Вторая половина 1980-х годов характеризовалась максимальным разнообразием видов аномалий гаметогенеза у каспийских осетровых и увеличением частоты их встречаемости у самок (Романов и др., 1990; Романов, Алтуфьев, 1992; Романов, Шевелева, 1992; Романов, Федорова, 1997; Романов, 2000; Шевелева, Арутюнова, 2000). С 1995 г. спектр аномалий строения зрелых яйцеклеток волжских осетровых в основном стабилизировался, в разные годы изменялись лишь частоты встречаемости отдельных нарушений у разных видов осетровых. У одной яйцеклетки, как правило, отмечалось несколько видов аномалий одновременно (Ruban et al., 2015).

В 1980-х–1990-х гг. на естественное воспроизводство волжских осетровых значительное влияние оказывало антропогенное загрязнение бассейна, вследствие которого наблюдались массовые патологии развития яичников и яйцеклеток, существенно снижающие плодовитость (Рубан и др., 2017).

Полученные результаты свидетельствуют, что аномалии в развитии и функционировании воспроизводительной системы, являющиеся нарушениями стабильности развития, рыб могут служить индикатором комплексного антропогенного воздействия на водоемы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наибольшим нарушениям подвержена воспроизводительная система осетровых Волго-Каспийского бассейна, у которых аномалии прослеживаются на всех уровнях. Несмотря на то, что у осетровых Сибири нарушения в основном обнаружены на уровне клеток и тканей, в конечном результате они могут проявиться и на более высоких уровнях — организма и популяций, изменив плодовитость особей и естественное воспроизводство популяций.

Предлагаемая схема систематизации нарушений воспроизводства осетровых, позволяет, по нашему мнению, более иллюстративно показать их механизмы, и способствует выявлению причинно-следственных связей между нарушениями разных уровней.

Исследования состояния репродуктивной системы рыб, во многом определяющего эффективность естественного их размножения, представляются весьма перспективными и актуальными в

трех взаимосвязанных аспектах: а) в традиционном, предполагающем изучение воспроизводительного потенциала и половой цикличности в связи с проблемами динамики численности популяций; б) для определения зависимости состояния воспроизводительной системы от отдельных факторов среды, что непосредственно связано с проблемами биоиндикации; в) для оценки степени благополучия существования данного вида в конкретных условиях, что предполагает систематизацию нарушений гамето- и гонадогенеза (Романов и др., 1990; Акимова, Рубан, 1992; 1996; Шатуновский и др., 1996; Crespo, 1990 и др.). Последнее имеет непосредственное отношение к анализу механизмов реагирования воспроизводительной системы рыб на различные неблагоприятные, в том числе и антропогенные воздействия.

При анализе нарушений в развитии и функционировании воспроизводительной системы рыб под антропогенным воздействием следует учитывать так называемый “адаптивный синдром” Селле (Seleye, 1952), заключающийся в том, что наблюдаемые нарушения и отклонения в развитии являются следствием воздействия на более ранних стадиях развития или на более низких уровнях организации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова Н.Т. К определению понятия “уровень организации” // Структурные уровни биосистем. Мат-лы к конф. М.: АН СССР, 1967. С. 185–201.
- Акимова Н.В. Гаметогенез, функционирование половых желез сибирского осетра (*Acipenser baeri* Brandt) р. Лена и их связь с обменом веществ // Эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования развития рыб. М.: Наука, 1978. С. 43–55.
- Акимова Н.В. Гаметогенез и половая цикличность сибирского осетра в естественных и экспериментальных условиях // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М.: Наука, 1985а. С. 111–122.
- Акимова Н.В. Гаметогенез и размножение сибирского осетра. Дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1985б. 258 с.
- Акимова Н.В. Оценка репродуктивной системы // Экологическая безопасность и устойчивое развитие Самарской области. Вып. 3. Тольятти, 1996. С. 285–290.
- Акимова Н.В., Рубан Г.И. Анализ состояния воспроизводительной системы рыб в связи с проблемами биоиндикации на примере сибирского осетра *Acipenser baeri* // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32. Вып. 6. С. 102–109.
- Акимова Н.В., Рубан Г.И. Систематизация нарушений воспроизводства осетровых (*Acipenseridae*) при антропогенном воздействии // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36. № 1. С. 65–80.
- Акимова Н.В., Панаютиди А.И., Рубан Г.И. Нарушения в развитии и функционировании репродуктивной системы осетровых рыб (*Acipenseridae*) р. Енисей // Вопр. ихтиологии. 1995а. Т. 35. № 2. С. 236–246.
- Акимова Н.В., Рубан Г.И., Михалев Ю.В. Анализ состояния репродуктивной системы сибирского осетра Центральной Сибири // Экосистемы Севера: структура, адаптации, устойчивость. Мат-лы общероссийского совещания (26–28 октября 1993 г., Петрозаводск). М.: Изд. МГУ, 1995б. С. 93–98.
- Белова Н.В., Веригин Б.В., Емельянова Н.Г., Макеева А.П., Рябов И.Н. Радиобиологический анализ белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* в водоемоохладителе Чернобыльской АЭС в послеварийный период. 1. Состояние воспроизводительной системы рыб, перенесших аварию // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33. № 6. С. 814–828.
- Буцкая Н.А. О массовой интерсексуальности у ерша *Acerina cernua* (L.) восточной части Финского залива // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16. Вып. 5. С. 812–821.
- Веденов М.Ф., Кремьянский В.И. Проблемы взаимосвязей структурных уровней биологических систем // Структурные уровни биосистем. Мат-лы к конф. М.: АН СССР, 1967. С. 252–263.
- Журавлева Г.Ф., Романов А.А., Земков Г.В. Влияние экологических факторов на репродуктивную функцию осетровых рыб // Репродуктивная физиология рыб. Тез. докл. Всес. совещ. Минск, 1991. С. 31.
- Захаров В.М., Кларк Д.М. (ред). Биотест: Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. Московское отделение Международного Фонда “Биотест”. М., 1993. 68 с.
- Захаров В.М., Крысанов Е.Ю. Методология оценки здоровья среды. Экологическое состояние бассейна реки Чапаевка в условиях антропогенного воздействия (Биологическая индикация) // Экологическая безопасность и устойчивое развитие Самарской области. Тольятти: изд. Ин-та экологии Волжского бассейна РАН, ИБР РАН, 1996. Вып. 3. С. 226–232.
- Кошелев Б.В. Закономерности изменения половых циклов у рыб // Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука, 1965. С. 33–40.
- Кошелев Б.В. Изучение размножения рыб (гаметогенез, скорость полового созревания, половая цикличность, ритм икротетания и экология нереста) // Исследования размножения и развития рыб. М.: Наука, 1981. С. 5–16.
- Кошелев Б.В. Влияние антропогенных факторов на воспроизводство рыб. Методы биоиндикации окружающей среды в районах АЭС. М.: Наука, 1988а. С. 51–59.
- Кошелев Б.В. Особенности развития и функционирования репродуктивной системы у рыб как показатель среды обитания // Тез. докл. V Всес. конфер. по водной токсикологии. М.: Изд. ВНИРО, 1988б. С. 41–42.
- Лукинен Д.К. Воздействие термического режима водоемоохладителя Литовской ГРЭС на воспроизводство рыб (1. Особенности полового цикла леща) // Тр. АН Лит ССР, сер. В. 1978. Т. 4(84). С. 81–91.
- Науом Н.П. О методологических проблемах биологии. Научные доклады высшей школы // Философские науки. 1964. № 1. С. 26–34.

- Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Пищевая пром-сть, 1974. 447 с.
- Последствия Чернобыльской катастрофы: Здоровье среды / Под ред. Захарова В.М., Крысанова Е.Ю. М., 1996. 169 с.
- Романов А.А. Нарушения морфогенеза половых желез, половых клеток, печени осетровых Каспия в морской период жизни // Экологические и мофофункциональные основы адаптаций гидробионтов. Тез. докл. Симп., посвящ. 90-летию со дня рождения проф. Н.Л. Гербильского (1900–1990). Л.: Изд. ЛГУ, 1990. С. 83–85.
- Романов А.Г. Гонадо-гаметогенез каспийских осетровых (морфофункциональные аспекты) // Осетровые на рубеже XXI века. Тез. докл. междунар. конф. Астрахань, 2000. С. 185–186.
- Романов А.А., Алтуфьев Ю.В. Новообразования в половых железах и печени осетровых рыб (Acipenseridae) Каспийского моря // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30. Вып. 6. С. 1040–1044.
- Романов А.А., Алтуфьев Ю.В. Экстрарегиональный гистогенез половых клеток осетровых рыб Каспийского моря // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32. Вып. 5. С. 145–154.
- Романов А.А., Федорова Н.Н. Морфофункциональное состояние половых желез стерляди в природных условиях (р. Волга) // Первый конгресс ихтиологов России. Тез. докл. М.: ВНИРО, 1997. С. 454–455.
- Романов А.А., Шевелева Н.Н. Нарушения гонадогенеза у каспийских осетровых (Acipenseridae) // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32. Вып. 5. С. 176–180.
- Романов А.А., Шевелева Н.Н. Нарушение морфогенеза у осетровых Каспия // Рыбн. хоз-во. 1993. № 4. С. 27–28.
- Романов А.А., Шевелева Н.Н., Алтуфьев Ю.В. Нарушение гонадо- и гаметогенеза осетровых Каспийского моря // Физиолого-биохимический статус волго-каспийских осетровых в норме и при расслоении мышечной ткани (кумулятивный политоксикоз). Рыбинск: Ин-т биологии внутр. вод АН СССР, 1990. С. 92–100.
- Рубан Г.И., Акимова Н.В. Особенности экологии сибирского осетра *Acipenser baeri* реки Индигирка // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31. Вып. 4. С. 596–605.
- Рубан Г.И., Акимова Н.В. Особенности экологии сибирского осетра *Acipenser baeri* р. Колымы // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33. № 1. С. 84–92.
- Рубан Г.И., Ходоревская Р.П., Шатуновский М.И. Антропогенные и климатические факторы снижения воспроизводства популяций белуги *Huso huso*, русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* и севрюги *A. stellatus* Волго-Каспийского бассейна // Вопросы рыболовства. 2017. Т. 18. № 1. С. 1–14.
- Сакун О.Ф. Амитоз половых клеток у рыб и условия его возникновения // Проблемы современной эмбриологии. М.: Изд-во МГУ, 1964. С. 295–297.
- Статова М.П. Сравнительные эколого-морфофизиологические исследования некоторых карповых рыб водоемов Молдавии // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М.: Наука, 1985. С. 99–111.
- Фадеева Т.А. Состояние половых желез и размерно-возрастной состав самцов севрюги *Acipenser stellatus* Pallas Каспийского моря в морской период жизни // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20. Вып. 6. С. 833–843.
- Ушаков Б.П. Проблемы цитозологии животных. Сборник работ № 6. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 5–20.
- Фалеева Т.И. Анализ атрезии овоцитов у рыб в связи с адаптивным значением этого явления // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5. Вып. 3. С. 455–470.
- Фалеева Т.И. Нарушение созревания овоцитов севрюги при искусственном разведении // Вопросы искусственного разведения рыб. Сб. научн. тр. Гос. НИИ озерн. и речн. рыбн. хоз-ва. Л.: Изд. ГОСНИОРХ, 1987. Вып. 259. С. 121–133.
- Шагаева В.Г., Никольская М.П., Акимова Н.В., Марков К.П., Никольская Н.Г. Исследование раннего онтогенеза волжских осетровых (Acipenseridae) в связи с антропогенным воздействием // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33. № 2. С. 230–240.
- Шатуновский М.И., Акимова Н.В., Рубан Г.И. Реакция воспроизводительной системы рыб на антропогенные воздействия // Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36. № 2. С. 229–238.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 280 с.
- Шевелева Н.Н., Арутюнова Н.В. Характеристика состояния половых желез каспийской белуги, используемой для заводского воспроизводства // Осетровые на рубеже XXI века. Тез. докл. междунар. конф. Астрахань, 2000. С. 205–206.
- Шмальгаузен И.И. Интеграция биологических систем и их саморегуляция // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. 1961. Т. 66. № 2. С. 104–134.
- Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука, 1982. 228 с.
- Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. М.: Высшая школа, 1981. 344 с.
- Crespo S.L. Histopathologie en toxicologie aquatique // Bull. Soc. Zool. Fr. 1990. V. 115. № 2. P. 47–53.
- Ruban G.I. The Siberian sturgeon, *Acipenser baerii baerii*, population status in the Ob River // The Sturgeon Quarterly. 1996. V. 4. № 1/2. P. 8–10.
- Ruban G.I. The Siberian sturgeon *Acipenser baerii* Brandt. Species structure and ecology // World Sturgeon Conservation Society. Special Publication Series. Special Publication № 1. Norderstedt. Germany. 2005. 203 p.
- Ruban G.I., Akimova N.V., Goriounova V.B., Mikodina E.V., Nikolskaya M.P., Novosadova A.V., Rosenthal H.K., Sokolova S.A., Shagayeva V.G., Shatunovsky M.I. Atlas of abnormalities in gametogenesis and early life stages of sturgeons // World Sturgeon Conservation Society: Special Publication Series. Special Publication № 7. 2015. 93 p.
- Seleye H. The Story of the Adaptation Syndrome. Acta. Inc., Montreal, Quebec, Canada, 1952. 225 p.

Developmental and Functional Disorders of the Reproductive System of Fishes as an Indicator of Anthropogenic Impacts on Their Habitat and the State of Environmental Health

G. I. Ruban

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

e-mail: georgii-ruban@mail.ru

Received June 22, 2017

Developmental and functional disorders of the reproductive system of fishes are examined in connection with the changes in conditions of their existence, in particular, the anthropogenic influence. The author's own data and literature sources on disorders of gametogenesis and gonadogenesis in a number of sturgeon species in relation to anthropogenic pressure on the water bodies are analyzed, and their systematization is performed. It is shown that these abnormalities, which are disorders of the stability of development, can serve as indicators of the environmental health.

Keywords: developmental stability, environmental health, gametogenesis, gametogenic disorders, sturgeon fishes