

## ГИСТОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ НАРУШЕНИЯ РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ АМУРСКИХ ОСЕТРОВЫХ

В.Н. Кошелев, Т.В. Евтешина, Ж.С. Литовченко, А.В. Хлопова

[Koshelev V.N., Evteshina T.V., Litovchenko J.S., Хлопова A.V. Histologic and morphological abnormalities in reproductive system of Amur basin sturgeons]

Хабаровский филиал ТИПРО-Центра, Амурский бульвар, 13А, Хабаровск, 680000, Россия. E-mail: scn74@mail.ru

Khabarovsk Branch Pacific Research Fisheries Center 13A, Amursky Blvd., Khabarovsk, 680028, Russia. E-mail: scn74@mail.ru

**Ключевые слова:** амурские осетровые, *Acipenser schrenckii*, *Huso dauricus*, репродуктивная система.

**Key words:** Amur basin sturgeons, *Acipenser schrenckii*, *Huso dauricus*, reproductive system.

**Резюме.** Представлены результаты гистологического исследования состояния гонад амурского осетра *Acipenser schrenckii* и калуги *Huso dauricus*. Выявлены гистоморфологические изменения в виде нарушения развития половых клеток, гонад самцов и самок исследуемых видов. Определена частота встречаемости наиболее характерных нарушений гамето- и гонадогенеза. Проведено сравнение полученных результатов с аналогичными данными по осетровым, обитающим в Каспийском море и рр. Волга, Лена, Индигирка, Колыма, Енисей. Установлено, что нарушения не препятствуют участию в нересте, однако их наличие способно привести к снижению его эффективности. Высказана гипотеза, требующая дальнейшего подтверждения, об антропогенной причине возникновения нарушений.

**Summary.** Results of a histological study of amur sturgeon (*Acipenser schrenckii*) and kaluga (*Huso dauricus*) gonads are presented. Histomorphological divergences such as abnormality in generative cells and gonads development were revealed. Frequency of the most typical deviations in gametogenesis and gonadogenesis was defined. Results of the research were compared with the data on sturgeons inhabiting the Caspian sea and the Volga, the Lena, the Indigirka, the Kolyma, the Yenisei. It was defined that these deviations do not impede the spawning, but could lead to the decline of its efficiency. A hypothesis of anthropogenic causes of these deviations was put forward, but it should be corroborated.

### ВВЕДЕНИЕ

В бассейне Амура обитают два представителя семейства Acipenseridae – калуга *Huso dauricus* (Georgi, 1775) и амурский осетр *Acipenser schrenckii* Brandt, 1869. По историческим данным, оба вида были широко распространены в русле Амура в основных притоках, крупных озерах и в Амурском лимане [Солдатов, 1915; Пробатов 1930, 1935; Никольский, 1956]. Максимальные уловы осетровых были зафиксированы в 1891 г. - они составили 1200 т [Крюков, 1894]. В первой половине XX века из-за браконьерства запасы амурских осетровых были подорваны, это стало причиной введения в 1958 г. запрета на их отлов. В настоящее время численность калуги *H. dauricus* и амурского осетра *A. schrenckii* в бассейне реки Амур по-прежнему находится на низком уровне.

В условиях интенсивной хозяйственной деятельности в бассейне реки Амур, результатом которой является ухудшение условий обитания, для оценки состояния популяций калуги *H. dauricus* и амурского осетра *A. schrenckii* важное значение имеет мониторинг состояния их репродуктивной системы. Помимо этого, в настоящее время предпринимаются серьезные усилия по восстановлению запасов амурских осетровых [Иванов и др., 2004; Хованский, Антипова, 2008]. Таким образом, изучение репродуктивной системы амурских осетровых, от состояния которой зависит эффективность этих работ, является немаловажной причиной для проведения данных исследований.

Аналогичные исследования проводились на территории России, как в Волго-Каспийском районе, так и в Сибири и на Дальнем Востоке. Ухудшение состояния запасов осетровых на рр. Волга, Урал, Енисей, Обь, Лена, Индигирка, Колыма, при котором лишь не-

большое количество рыб способно достичь зрелого возраста и отнереститься, усугубляют обнаруженные нарушения гамето- и гонадогенеза [Шевелева, 1990; Романов, Шевелева, 1992; Рубан, Акимова, 1993; Шагаева и др., 1993; Акимова и др., 1995; Акимова, Рубан, 1996; Рубан, 1999; Лепилина, Романов, 2005]. Неблагополучное состояние репродуктивной системы осетровых в этих реках, ряд исследователей связывают с антропогенным воздействием на среду обитания [Шагаева и др., 1989, 1991, 1993; Романов и др., 1990; Романов, Алтуфьев, 1992; Романов, Шевелева, 1992, 1993; Акимова и др., 1995; Акимова, Рубан, 1996; Рубан, 1999; Рубан, Акимова, 2001]. В бассейне реки Амур, где проживает 70 млн. жителей, отмечено длительное антропогенное воздействие, результатом которого могут стать гистопатологические изменения в репродуктивной системе амурского осетра *A. schrenckii* и калуги *H. dauricus*. Подобные исследования ранее на Амуре не проводились.

Цель работы – оценить состояние гонад из реки Амур на примере калуги *H. dauricus* и амурского осетра *A. schrenckii*, используя гистологические показатели. Важной задачей являлось нахождение, описание спектра и частоты гистоморфологических изменений в развитии и функционировании воспроизводительной системы.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследования послужили особи амурского осетра *A. schrenckii* и калуги *H. dauricus*, отловленные в сентябре 2007 и мае 2008 гг. в устье Амура у г. Николаевск-на-Амуре. Биологический анализ рыб проводили по общепринятым методикам [Правдин, 1966]. Визуальное определение стадии зрелости гонад

осуществляли по шкале зрелости, разработанной В.З. Трусковым [1964] для русского осетра *Acipenser gueldenstaedti* Brandt, 1833. Для гистологического анализа кусочки гонад фиксировали в жидкости Буэна (Ромейс, 1954). Фиксированный материал обезживали в этаноле возрастающих концентраций, проводили через хлороформ и заливали в парафин. Кусочки гонад, находившихся на IV и V стадиях зрелости, перед заливкой в парафин предварительно выдерживали в целлоидин-касторовом масле в течение 3-5 дней. Срезы толщиной 5-7 мкм окрашивали кислым фуксином с докрасиванием по Маллори, гематоксилином по Эрлиху с докрасиванием эозином (Меркулов, 1969). Препараты просматривали на световом микроскопе OLYMPUS, оборудованном цифровой камерой. Гистологическими методами исследованы гонады от 43 экземпляров амурского осетра *A. schrenckii* и 23 экземпляров калуги *H. dauricus*.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований нами обнаружены гистоморфологические изменения в воспроизводительной системе самок и самцов амурского осетра *A. schrenckii* и калуги *H. dauricus*.

**Самки.** У значительной части исследованных рыб выявлены нарушения в морфологии оболочек ооцитов. Установлено, что имеются изменения в состоянии вителлогенных ооцитов на III, III-IV, IV стадиях зрелости. Спектр нарушений гаметогенеза сходен у обоих исследованных видов. Так, у 50% самок амурского осетра *A. schrenckii* и 83.3% калуги *H. dauricus* отмечено изменение толщины яйцевых оболочек, выраженное в утолщении студенистой оболочки из-за ее набухания (рис. 1). У части самок отмечена фрагментация (разрушение) оболочек ооцитов (осетр - 36.4%, калуга - 8.3%) (рис. 2). У некоторых ооцитов дефинитивных размеров размыты границы между студенистой и желточной оболочками, а также увеличена высота клеток фолликулярного эпителия. Отмечено, что у некоторых особей амурского осетра *A. schrenckii*, имеется локальное расслоение желточной оболочки и отслоение от нее студенистой оболочки. Наряду с утолщением студенистой оболочки, у некоторых ооцитов отмечено истончение и даже прерывистость оболочек (осетр - 22.7%, калуга - 50%). Данное нарушение отмечено у всех изученных популяций осетровых, кроме сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt, 1869 pp. Лена и Индигирка [Акимова, Рубан, 1996].

У самок обоих видов отмечена неоднородность окраски желточной и студенистой оболочек (рис. 1), что свидетельствует, по литературным данным, о биохимических нарушениях в организме [Шевелева, Романов, 1989; Акимова, Рубан, 1996]. Впоследствии биохимические сбои могут стать причиной нарушений гаметогенеза. Наблюдаемые отклонения в состоянии оболочек могут являться следствием изменения белковой и липидной структур ооцитов, обусловленного нарушением обмена веществ и гормональным дисбалансом в организме [Гераскин и др., 1991]. Работами, проводимыми ранее лабораторией физиологии и биохимии рыб КаспНИРХ, установлено, что

за изменениями в белковой и липидной структурах ооцитов следуют нарушения в морфологии желтка и яйцевых оболочек [Шевелева, Арутюнова, 1986; Гераскин и др., 1989]. Нарушения в строении оболочек являются первыми признаками дегенерации ооцитов [Фалеева, 1965; Аргюхин и др., 1978; Романов, 1990; Акимова, Рубан, 1996].

На некоторых гистологических препаратах как калуги *H. dauricus* (8.3%), так и амурского осетра *A. schrenckii* (4.5%), отмечены деформированные ооциты. Впервые ооциты неправильной формы, названные "деформированными", были обнаружены у русского осетра *Acipenser gueldenstaedti* Brandt, 1833 и севрюги *Acipenser stellatus* Pallas, 1771 [Шевелева, 1990]. По мнению автора, изменение формы ооцитов было обусловлено нарушением тургора в оболочках и уменьшением их прочности. Такие ооциты имеют неопределенную форму.

У 2 самок калуги *H. dauricus* и 1 амурского осетра *A. schrenckii*, отловленных в июне 2008 г., отмечено асинхронное развитие ооцитов (рис. 3), что, по мнению Серебряковой [1964], не характерно для осетровых. Картина нарушений у калуги *H. dauricus* и осетра *A. schrenckii* была сходной. Как правило, в одном из яичников развитие ооцитов (вителогенных) шло без отклонений, в другом среди единичных вителогенных ооцитов с ядром на анимальном полюсе отмечено большое количество ооцитов протоплазматического роста. В целом, такое строение яичника не является характерным ни для II, ни для IV стадии зрелости. Наблюдается явное нарушение на тканевом уровне, проявляющееся с одной стороны, резкой асинхронностью развития ооцитов в период трофоплазматического роста, с другой стороны – задержкой их развития. Асинхронность развития ооцитов периода трофоплазматического роста выявлена у волжских осетровых и у сибирского осетра *A. baeri* реки Индигирка [Шагаева и др., 1993; Акимова, Рубан, 1996].

У зрелой самки амурского осетра *A. schrenckii* обнаружены икринки с признаками amitotического деления. Amitoz - прямое деление клеточного ядра, при котором ядро не изменяет своей структуры, но разделяется, либо образуя складки на ядре, либо перетягивая его. Клетка делится без предшествующего удвоения молекул ДНК, и вследствие этого дочерние клетки содержат разное ее количество. Большинство исследователей считают amitotическое деление ядер результатом нарушения развития клетки [Фалеева, 1979; Акимова, 1985; Романов и др., 1990]. Amitoz, согласно Романову с соавторами [1990], является одной из первых форм проявления защитных реакций организма для сохранения вида путем увеличения количества половых клеток в ответ на ухудшение условий обитания. По данным Акимовой и Рубан [1992], появление amitozов у сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt, 1869 pp. в реке Лена совпало во времени с возрастанием частоты встречаемости других нарушений гаметогенеза. В настоящее время amitoz отмечен у сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt, 1869 pp. Колыма и Енисей, русского осетра *A. gueldenstaedti*, белуги *Huso huso* (Linnaeus, 1758) и севрюги *A. stellatus* в Каспийском море. Доля особей с

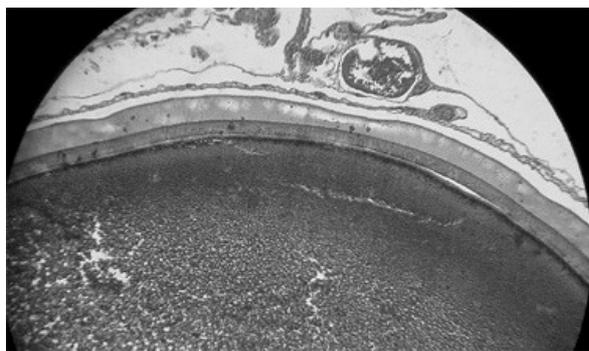


Рис. 1. Микроструктура гонады IV стадии зрелости самки осетра *A. schrenckii*. Набухание студенистого слоя и его частичное разрушение. Неравномерность окраски студенистой оболочки. Увеличение 7 x 8.

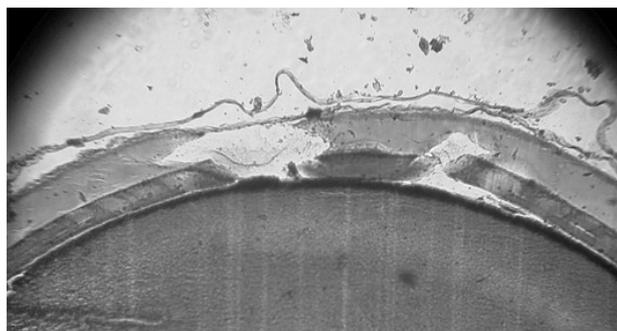


Рис. 2. Микроструктура гонады IV стадии зрелости самки калуги *H. dauricus*. Фрагментарное разрушение студенистой и желточных оболочек ооцита. Увеличение 7 x 8.

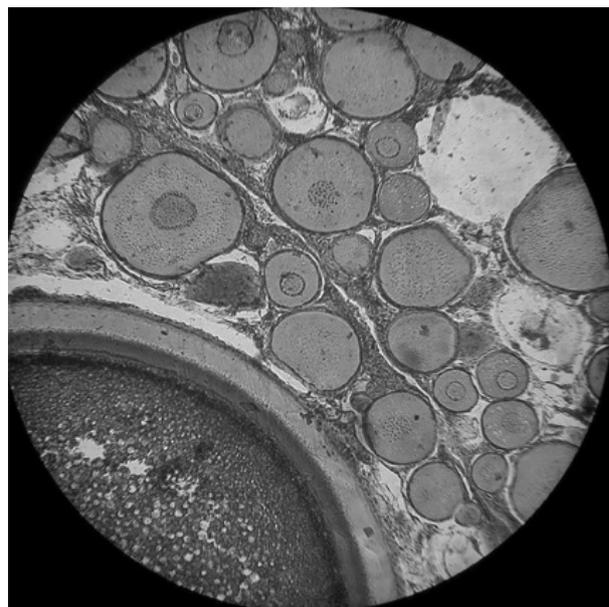


Рис. 3. Фрагмент яичника самки осетра *A. schrenckii* с асинхронным развитием половых клеток. Среди нормально развивающихся ооцитов протоплазматического роста зрелый ооцит без структурных изменений. Увеличение 7x8.



Рис. 4. Гонады самки калуги *H. dauricus* с массовой резорбцией ооцитов в одном из яичников.

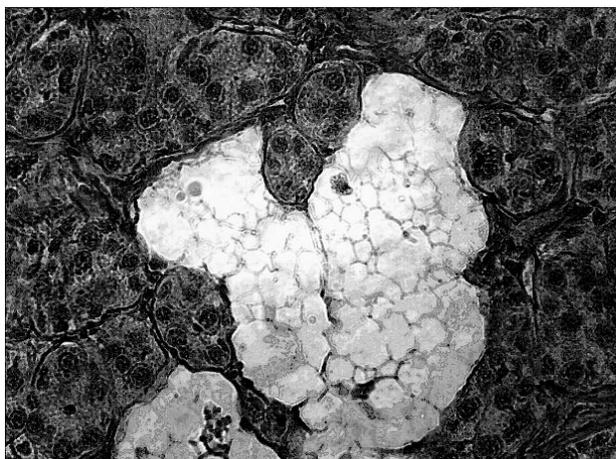


Рис. 5. Семенник осетра *A. schrenckii* II стадии зрелости. Замещение семенных ампул жировой тканью. Увеличение 22 x40.

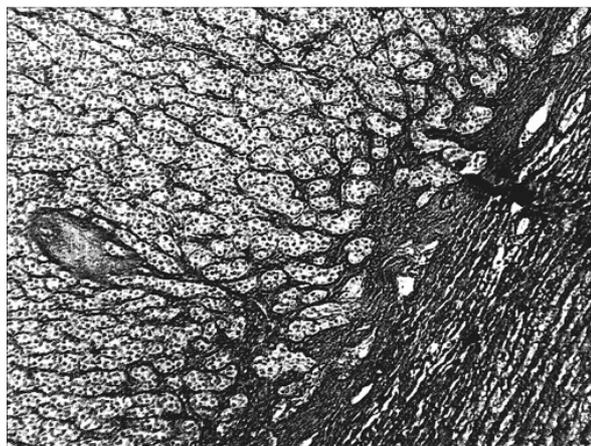


Рис. 6. Семенник калуги *H. dauricus* II стадии зрелости. Утолщение стенки семенника, прорастание соединительной ткани вглубь. Увеличение 22 x10.

амитозом у сибирского и русского осетра, белуги и севрюги варьирует в пределах от 19 до 48%, что на фоне единичного случая амитоза амурских осетровых выглядит угрожающе [Романов и др., 1990; Акимова и др., 1995].

У отловленной весной самки калуги *H. dauricus* с гонадами, находящимися на IV стадии зрелости, отмечена массовая резорбция фолликулов на половине одного из яичников. При этом индивидуальная абсолютная плодовитость этой особи примерно на 25% меньше, чем могла быть при нормальном развитии гонад. У самки амурского осетра *A. schrenckii* в одном из яичников к моменту нереста резорбировали почти все ооциты (рис. 4). Во втором яичнике нарушений не выявлено.

**Самцы.** У обоих исследуемых видов установлены гистоморфологические изменения в воспроизводительной системе. При микроскопическом исследовании семенников у 1 самца осетра *A. schrenckii* (5.8%) и 2 калуг *H. dauricus* (18.2%) в генеративной части гонады была обнаружена жировая ткань (рис. 5), заменяющая семенные ампулы с гибнущими сперматогониями. Наличие жировой ткани в генеративной части гонады, по мнению Рубан [1999], связано с нарушением липидного обмена. Увеличение содержания общих липидов в различных органах и тканях фиксируется у рыб, выловленных в местах интенсивного загрязнения [Лукияненко, 1983; Савваитова и др., 1995]. Сходные изменения в генеративной части семенников, при которых происходит замещение ее другой тканью, отмечено у 1 самца амурского осетра *A. schrenckii* (5.8%) и 2 калуг *H. dauricus* (18.2%). У этих особей наблюдается утолщение оболочки семенника и прорастание соединительной ткани во внутрь с замещением семенных канальцев (рис.6). У отдельных самцов тканевое перерождение семенников происходит одновременно как в жировую, так и в соединительную ткани. У зрелых особей в семенных канальцах на участках, граничащих с местами перерождений, значительно сокращен объем зрелой спермы. В некоторых из них она полностью отсутствует. Там видны только сперматогонии и клетки фолликулярного эпителия. Эти ампулы более светлой окраски часто не имеют просветов и напоминают состояние железы II стадии зрелости. Такое состояние свидетельствует о том, что здесь имеет место гибель сперматозоидов с последующим фагоцитозом их клетками фолликулярного эпителия. На наш взгляд, данное состояние сходно с картиной, описываемой рядом авторов для самцов русского осетра *A. gueldenstaedti* Волго-Каспийского бассейна, используемого для рыбоводных целей [Тренклер и др., 2008]. Их исследования свидетельствуют о том, что такого рода аномалии сперматогенеза не позволяют получить пригодную для рыбоводных целей сперму. В случаях же с начальными стадиями этого процесса инъецируемый самец может давать небольшие эякуляты фертильной спермы или небольшие эякуляты очень жидкой, непригодной для рыбоводства спермы. В естественных условиях обитания данное нарушение также приводит к снижению воспроизводительной способности самцов.

У 2 самцов калуги *H. dauricus* (18.2%) отмечены участки с локальным разрушением семенных канальцев и образованием полостей в ткани семенника. Наличие полостей в семенниках осетровых отмечено у самцов сибирского осетра *A. baeri* в реке Колыма [Рубан, Акимова, 1993].

Кроме перечисленных нарушений у самцов амурских осетровых в семенниках отмечены: воспалительные инфильтраты, являющиеся проявлением воспалительной реакции (калуга 36.4%, осетр 11.8%), уплотнения и рубцы (фиброзы), которые являются результатом хронического воспаления (калуга 9.1%), а также скопления форменных элементов крови, принимающих участие в резорбционных процессах (осетр 11.8%). Доля самцов с изменениями в строении семенников калуги *H. dauricus* и амурского осетра *A. schrenckii* примерно соответствует уровню нарушений, отмеченному в яичниках самок.

По мнению ряда авторов, причиной возникновения нарушений гонадо- и гаметогенеза осетровых является возросшее в последние десятилетия антропогенное воздействие [Шагаева и др., 1989, 1991, 1993; Романов и др., 1990; Романов, Алтуфьев, 1992; Романов, Шевелева, 1992, 1993; Акимова и др., 1995; Акимова, Рубан, 1996; Рубан, 1999; Рубан, Акимова, 2001]. Примером, доказывающим неоспоримое значение антропогенного влияния на состояние организма осетровых, является отсутствие нарушений в репродуктивной системе сибирского осетра *A. baeri* в реке Обь в конце 50-х-начале 60-х годов и их массовое присутствие в 1995 г. [Вотинов, 1958, 1963; Рубан, 1999]. По данным Г.И. Рубан [1999], появление ранее не отмеченных нарушений гаметогенеза и постепенное увеличение частоты их встречаемости у сибирского осетра *A. baeri* в рр. Индигирка и Колыма, обусловлено только загрязнением этих водоемов в процессе интенсификации хозяйственной деятельности человека. Других существенных изменений в экологической обстановке этих водоемов, таких как влияние климатических и гидрологических факторов, а также гидростроительство, в период наблюдений не отмечено.

В бассейне реки Амур, где проживает около 70 млн. жителей, также отмечено существенное антропогенное воздействие на среду обитания осетровых. Так, в 2006-2007 гг. было зафиксировано 35 случаев высокого загрязнения в реке Амур [Гос. доклад, 2008]. ПДК для рыбохозяйственных водоемов было превышено по цинку в 124 раза, меди в 66 раз, марганцу в 16 раз, азоту аммонийному в 4.5 раза, железу общему в 4.5 раза, свинцу в 2.8 раза, азоту нитритному в 2 раза. В период открытого русла среднее содержание фенолов на Нижнем Амуре находится в пределах 4-7 ПДК для рыбохозяйственных водоемов с варьированием этого показателя от 0 до 34 ПДК [Шестеркин, Шестеркина, 2001]. Кроме того, отмечено превышение ПДК по ХПК, фосфатам, сульфатам и фенольным соединениям [Шестеркин, Шестеркина, 2002, 2006; Гаретова и др., 2007; Шестеркин, 2007].

В настоящее время отсутствуют работы, посвященные анализу содержания в органах и тканях амур-

ских осетровых, пестицидов, нефтепродуктов, тяжелых металлов и других токсикантов, а также их влиянию на организм. Анализ работ, посвященных другим видам амурской ихтиофауны, свидетельствует об их многокомпонентном отравлении токсическими веществами - политоксикозе, следствием которого является изменение структуры тканей исследуемых особей [Кондратьева и др., 2003]. Возможно, что обнаруженные нами отклонения в развитии и функционировании репродуктивной системы калуги *H. dauricus* и амурского осетра *A. schrenckii* являются следствием загрязнения среды обитания, как это было описано выше у других осетровых.

Отклонения в развитии и функционировании репродуктивной системы рыб вообще и осетровых в частности, по мнению Г.И. Рубан [1999], могут служить надежным критерием уровня антропогенного воздействия и возникающего вследствие этого падения уровня естественного воспроизводства. Нарушения гамето- и гонадогенеза снижают индивидуальную абсолютную плодовитость самок осетровых рыб. Так, в период увеличения антропогенного воздействия в Волго-Каспийском бассейне индивидуальная абсолютная плодовитость белуги *H. huso* снизилась с 1970 по 1985 гг. на 30.2% [Распопов, 1987]. В последние годы у самок амурского осетра *A. schrenckii* и калуги *H. dauricus* также отмечено снижение показателей плодовитости. Абсолютная плодовитость у одноразмерных особей калуги *H. dauricus* и амурского осетра *A. schrenckii* в начале XXI века снизилась на 15-30%, относительная плодовитость уменьшилась на 17-23%, по сравнению с 70-80 гг. прошлого века [Беспалова, Кошелев, 2007]. Выявленные нами в семенниках новообразования, опухоли, уплотнения, рубцы и полости, замещения генеративной части железы соединительной тканью приведут к уменьшению количества выметываемых самцами сперматозоидов, а также ухудшению их оплодотворяющей способности. По мнению ряда авторов, процессы, протекающие в гонадах с нарушением в развитии, приводят к задержке развития клеток следующей генерации, сокращению плодовитости, пропуску нереста и увеличению межнерестовых интервалов (Сакун, Свирский, 1992; Акимова и др., 1995; Рубан, 1999). В конечном счете патологические изменения в воспроизводительной системе и сокращение численности зрелых производителей амурских осетровых вследствие браконьерства могут вызвать масштабное уменьшение уровня естественного воспроизводства вида, что может привести к угрозе их полного уничтожения.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У особей калуги *H. dauricus* и амурского осетра *A. schrenckii*, как у самцов, так и у самок, выявлены нарушения в воспроизводительной системе. Наиболее массовыми у самок являются нарушения в строении оболочек ооцитов, выражающиеся в их утолщении, частичном разрушении, локальном расслоении и истончении. У самцов выявлены воспалительные инфильтраты, замещение генеративной части гонады

соединительной и жировой тканью, а также образование полостей в тканях семенника.

Нарушения в воспроизводительной системе амурского осетра *A. schrenckii* и калуги *H. dauricus* являются типичными для осетровых, обитающих в Волго-Каспийском бассейне и в реках Сибири.

Выявленные нарушения в воспроизводительной системе амурских осетровых не могут препятствовать участию в нересте особей, однако их наличие способно привести к существенному снижению эффективности нереста, что приведет к уменьшению уровня естественного воспроизводства данных видов.

## ЛИТЕРАТУРА

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. 1985, С. 111-122.

Акимова Н.В., Рубан Г.И. Анализ состояния воспроизводительной системы рыб в связи проблемами биоиндикации на примере сибирского осетра *Acipenser baeri* // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32. Вып. 6. С. 102-109.

Акимова Н.В., Рубан Г.И. Нарушения в развитии и функционировании репродуктивной системы осетровых рыб (Acipenseridae) р. Енисей // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35. Вып. 2. С. 236-246.

Акимова Н.В., Рубан Г.И. Систематизация нарушений воспроизводства осетровых (Acipenseridae) при антропогенном воздействии // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36. N 1. С. 65-80.

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. 1995. С. 93-98.

Артюхин Е.Н., Сухопарова А.Д., Фимухина Л.Г. Характеристика половых желез осетра *Acipenser gueldenstaedti* Brandt в условиях подплотинной зоны Волгоградского гидроузла // Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 28. Вып. 6. С. 1029-1039.

Беспалова Е.В., Кошелев В.Н. Современные данные о плодовитости осетровых рыб реки Амур // Вопр. рыболовства. 2007. Т. 8. №1 (29). С. 47-56.

Вотинов Н.П. Осетровые рыбы Обского бассейна. Тюмень, 1958. 43 с.

Вотинов Н.П. Биологические основы искусственного воспроизводства обского осетра // Искусственное разведение осетровых и сиговых рыб в Обь-Иртышском бассейне. Тюмень. Тр. Обь-Тазовск. отд. ГОСНИОРХ, новая серия. 1963. Т. III. С. 5-102.

Гаретова Л.А., Левшина С.И., Юрьев Д.Н. Влияние р. Сунгари на загрязнение р. Амур органическими веществами: гидрохимическая и микробиологическая оценки // Вестник ДВО. РАН. 2007. Т. 4. С. 27-34.

Гераскин П.П., Алтуфьев Ю.В., Шевелева Н.Н., Металлов Г.Ф., Шелухин Г.К., Баль Н.В., Сухопарова А.Д. Механизмы появления некоторых видов нарушений воспроизводительной системы осетровых под

влиянием загрязнений среды // Вторая Всесоюзная конф-ия по рыбохоз. токсикологии: Тез. докл. Том 1. СПб. 1991. С. 114-116.

Гераскин П.П., Баль Н.В., Мишин Э.А. Фракционный состав белков ооцитов русского осетра и его изменения в современных условиях Волго-Каспия // Осетровое хоз-во водоемов СССР: Кратк. тез. науч. докл. Часть 1. Астрахань, 1989. С. 62-64.

Гос. доклад о состоянии и об охране окружающей среде Хабаровского края в 2007 г. / Под. ред. Г.Е. Почервина. Хабаровск: РИЦ ХГАЭП, 2008. 190 с.

Иванов С.А., Кошелев В.Н., Галаган В.А. Подращивание молоди амурского осетра на Анюйском лососевом рыбноводном заводе // Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития: Мат. докл. III междунар. науч.-практ. конф. Астрахань, 2004. С. 121-122.

Кондратьева Л.М., Чухлебова В.Л., Рапопорт В.Л. Экологические аспекты изменения органолептических показателей ихтиофауны р. Амур в зимний период // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып.2. Владивосток: Дальнаука. 2003. С. 311-318.

Крюков Н.А. Некоторые данные о положении рыболовства в Приамурском крае // Записки Приамурского отдела Императорского русского географического общества. Т. 1. Вып. 1. СПб, 1894. 87 с.

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

Лукьяненко В.И. Общая ихтиотоксикология. М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1983. 320 с.

Меркулов Г.А. Курс патогистологической техники. Л.: Медицина, 1969. 423 с.

Никольский Г.Н. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд. АН СССР, 1956. 553 с.

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

Пробатов А.Н. Исследование осетровых Амура // Рыбное хозяйство Дальнего Востока. 1930. № 5-6. С. 55-62.

Пробатов А.Н. Материалы по изучению осетровых рыб Амура // Ученые записки Пермского университета. 1935. Т. 1. Вып. 1. С. 33-72.

Распопов В.М. Воспроизводительная способность белуги *Huso huso* (L.) Каспийского моря // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27. Вып. 2. С. 254-263.

Романов А.А. Нарушения морфогенеза половых желез, половых клеток, печени осетровых в морской период жизни // Экологические и морфофункциональные основы адаптации гидробионтов. Тез. докл. симп. посвящ. 90-летию со дня рождения проф. Н.Л. Гербильского (1900-1990). Л.: ЛГУ, 1990. С. 83-85.

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., Шевелева Н.Н., Алтуфьев Ю.В. Нарушение гонадо и гаметогенеза осетровых Каспийского моря // Физиолого-биохимический статус волго-каспийских осетровых в норме и при расслоении мы-

шечной ткани (кумулятивный политоксикоз). Рыбинск: ИБВВ АН СССР, 1990. С. 92-100.

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. Нарушения морфогенеза у осетровых Каспия // Рыб. хоз-во. 1993. № 4. С. 27-28.

Ромейс Б. Микроскопическая техника. М.: Иностран. лит-ра, 1954. 648 с.

Рубан Г.И. Сибирский осетр *Acipenser baeri* Brandt (структура вида и экология). М.: ГЕОС, 1999. 236 с.

Рубан Г.И., Акимова Н.В. Особенности экологии сибирского осетра *Acipenser baeri* р. Колымы // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33. N 1. С. 84-92.

Рубан Г.И., Акимова Н.В. Состояние репродуктивной системы и причины снижения численности сибирского осетра *Acipenser baeri* реки Оби // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41. Вып. 2. С. 278-282.

Савваитова К.А., Чеботарева Ю.В., Пичугин М.Ю., Максимов С.В. Аномалии в строении рыб как показатели состояния природной среды // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35. Вып. 2. С. 182-188.

Сакун О.Ф., Свирский В.Г. Дегенерация ооцитов периодов превителлогенеза и вителлогенеза в половом цикле дальневосточной сардины *Sardinops sagax melanosticta* // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32. Вып. 3. С. 52-58.

Серебрякова Е.В. Исследование гонад производителей осетра Волгоградского водохранилища // Тр. Всес. НИИ морск. рыбн. хоз-ва и океаногр. 1964. Т. 56. Сб. 3. С. 117-130.

Солдатов В.К. Исследование осетровых Амура // Материалы к познанию русского рыболовства. Т. 3. Вып. 12. Петроград, 1915. 415 с.

Тренклер И.В., Груслева А.Б., Мочарук О.Г., Анализ состояния репродуктивной системы используемых для рыбноводства самцов волго-каспийского осетра // Материалы Международной научно-практической конф. «Комплексный подход к проблеме сохранения и восстановления биоресурсов Каспийского бассейна». Астрахань: КаспНИРХ, 2008. С. 399-404.

Трусов В.З. Некоторые особенности созревания и шкала зрелости половых желез осетра // Тр. ВНИИ морск. рыб. хоз-ва и океанографии. 1964. Т. 56. С. 69-78.

Фалеева Т.И. Анализ атрезии ооцитов у рыб в связи с адаптивным значением этого явления // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5. Вып. 3. С. 455-470.

Фалеева Т.И. Сравнительный и экспериментальный анализ нарушения оогенеза у рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1979. 26 с.

Хованский И.Е., Антипова О.Н. Искусственное воспроизводство осетровых в Хабаровском крае и Еврейской автономной области: история, современное состояние и перспективы развития // Современное состояние водных биоресурсов: Матер. науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2008. С. 811-817.

Шагаева В.Г., Акимова Н.В., Марков К.П., Никольская Н.Г., Никольская М.П. Патологические из-

менения в раннем онтогенезе осетровых рыб р. Волга под влиянием антропогенного воздействия // V Всес. конфер. по раннему онтогенезу рыб. Тез. докл. Астрахань. М.: ВНИРО, 1991. С. 160-161.

Шагаева В.Г., Никольская Н.Г., Марков К.П., Пегасов В.А., Никольская М.П., Акимова Н.В. Особенности эмбрионального и личиночного развития осетра в условиях ухудшения экологической обстановки в р. Волге // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Кратк. тез. научн. докл. к предстоящему Всес. совещ. Астрахань: КаспНИИрх, 1989. Ч. 1. С. 336-337.

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. N 2. С. 230-240.

Шевелева Н.Н. О нарушении гаметогенеза каспийских осетровых в современных условиях // Экологические и морфофункциональные основы адаптации гидробионтов: Тез. докл. симп., посвящ. 90-летию со дня рождения проф. Н.Л. Гербильского (1900-1990). Л.: ЛГУ, 1990. С. 107-108.

Шевелева Н.Н., Арутюнова Н.В. К вопросу о качественной характеристике производителей севрюги на нерестилищах Нижней Волги // Формирование запасов осетровых в условиях комплексного использования водных ресурсов: Крат. тез. науч. докл. Астрахань, 1986. С. 357-358.

Шевелева Н.Н., Романов А.А. К вопросу о гистоморфологических изменениях ооцитов русского осетра, обнаруживаемых в период нерестового хода // Осетровое хозяйство водоемов СССР: Крат. тез. науч. докл. Часть 1. Астрахань, 1989. С. 339-340.

Шестеркин В.П. Зимний гидрохимический режим Амура // Вестник ДВО. от. РАН. 2007. Т. 4. С. 35-43.

Шестеркин В.П., Шестеркина Н.М. О содержании фенолов в воде реки Амур в период открытого русла // Биогеохимические и геоэкологические особенности экосистем бассейна реки Амур. 2001. В. 11. С. 139-150.

Шестеркин В.П., Шестеркина Н.М. Максимальный ионный сток Среднего Амура // Биогеохимические и геоэкологические исследования наземных и пресноводных экосистем. 2002. В. 12. С. 105-115.

Шестеркин В.П., Шестеркина Н.М. Содержание и сток сульфатов в воде Среднего Амура в зимнюю межень // Биогеохимические и экологические исследования наземных и водных экосистем. 2006. В. 16. С. 195-203.