

На правах рукописи



**Некрасов
Иннокентий Сергеевич**

**МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ
СИГА-ПЫЖЬЯНА (*Coregonus lavaretus pidschian*)
И ХАРИУСОВ (*Thymallus*) В РАЗНОШИРОТНЫХ ОЗЕРАХ
СИБИРИ С НИЗКОЙ АНТРОПОГЕННОЙ НАГРУЗКОЙ**

03.02.06 – Ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва, 2020 г.

Работа выполнена в Центре экологических исследований и реконструкции биосистем Института Биологии Тюменского государственного университета

Научный руководитель:

Селюков Александр Германович

доктор биологических наук, доцент

ФГАОУ ВО «Тюменский государственный университет», профессор кафедры зоологии и эволюционной экологии животных

Официальные оппоненты:

Лукин Анатолий Александрович

доктор биологических наук, профессор, начальник Федерального селекционно-генетический центра рыбоводства (ФСГЦР), филиал ФГБУ «Главрыбвод», заместитель начальника ФГБУ «Главрыбвод» - начальник ФСГЦР

Емельянова Наталья Григорьевна

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник МГУ имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра ихтиологии, лаборатория онтогенеза рыб

Ведущая организация:

ФГБНУ «Институт экологии растений и животных» УрО РАН (ФГБНУ «ИЭРиЖ» УрО РАН)

Защита состоится «19» марта 2020 г. в 16⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 307.004.04 при Федеральном государственном бюджетном научном учреждении «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ФГБНУ «ВНИРО») по адресу: 107140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, д.17, тел.: +7 (499) 264-69-83, e-mail: sedova@vniro.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБНУ «ВНИРО» по адресу: http://www.vniro.ru/files/disser/2019/nekrasov_is_disser.pdf

Автореферат разослан «__» ____ 2020 г.

Учёный секретарь диссертационного совета, кандидат биологических наук

Марина

Марина Александровна Седова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. В последние десятилетия все более актуальным становится проблема сохранения видового разнообразия как необходимого условия устойчивого функционирования экосистем, что позволяет обеспечить стабильность биосфера и среды обитания человека при одновременном сохранении и безболезненном освоении живых организмов (Мэгарран, 1992). Прогнозирование возможных изменений водных экосистем под влиянием антропогенных факторов, определение оптимальных условий и степени их эксплуатации остается основной задачей гидроэкологии (Алимов, 2000). Для ее решения необходим поиск новых и/или дальнейшее совершенствование имеющихся критериев оценки степени антропогенного воздействия на рыб применительно к условиям региона.

Высокобореальные и арктические континентальные водоемы Сибири подвержены крайне экстремальным природным воздействиям. Адаптированная к данным условиям биота таких экосистем обладает достаточно высоким потенциалом. Однако вследствие глобального изменения климата (Bintanja, Wal, 2008; Башкин и др., 2013 и др.), возрастающего антропогенного прессинга и в этих водоемах происходят определенные трансформации, вследствие чего приобретает все большую актуальность мониторинг состояния ключевых видов и сообществ. Соответственно становится необходимым устанавливать их исходный статус для адекватной оценки последующих изменений под влиянием как природных, так и возрастающих техногенных нагрузок. Последнее тем более актуально в связи с реализацией правительством РФ для регионов Сибири ряда проектов, среди которых наиболее значимым является «Северный широтный ход» (2018-2023 гг.). Кроме того, подготовлен комплексный инвестиционный проект «Енисейская Сибирь» (2019-2027 гг.). Очевидно, что их выполнение приведет к неизбежной деградации крайне чувствительных водных экосистем тундры и горных районов Сибири, восстановительные процессы в которых протекают на низком уровне. Постоянный источник загрязнений (Норильский ГМК) на севере Восточной Сибири лишь усугубляет экологическую ситуацию.

Выбор лососеобразных рыб (сиговых и хариусовых) в качестве тест-объекта состояния разноширотных водоемов обусловлен как высокой чувствительностью к изменяющимся условиям среды обитания, так и низкой устойчивостью к загрязнениям и другим антропогенным воздействиям

(Решетников, 1980, 1995; Моисеенко, Лукин, 1999; Селюков, 2012; Селюков и др. 2012; Решетников и др., 2016). Они имеют важное народнохозяйственное значение, характеризуются длительным жизненным циклом и обитают в районах, испытывающих определенную антропогенную нагрузку.

Среди наиболее часто встречающихся представителей сиговых рыб на территории Сибири известен сиг-пижъян *Coregonus lavaretus pidschian*, на протяжении своего обширного ареала представленный многочисленными формами и расами (Решетников, 1980, 1995), обладающий высокой генетической вариабельностью (Politov et al., 2002; Бочкарев, Зуйкова, 2009; Балдина, 2010). Достаточно широким распространением и столь же высоким полиморфизмом характеризуется сибирский хариус *Thymallus arcticus* (Зиновьев, 2005, 2007; Романов, 2007; Книжин, 2009, 2011). Оба эти вида и послужили своеобразной типовой моделью для характеристики сиговых и хариусовых рыб с целью оценки состояния ряда их органов, в качестве органов-индикаторов, при описании функционального статуса рыб в водоемах естественного ареала почти незатронутых хозяйственной деятельностью. Для сравнения с видами, обладающими широким ареалом, был проанализирован и узкоареальный монгольский хариус.

Цель и задачи исследования. Цель работы состояла в гистофизиологической оценке морфофункционального состояния сига-пижъяна, сибирского и монгольского хариусов в разноширотных озерах Западной и Восточной Сибири с минимальной антропогенной нагрузкой.

Задачи:

1. Проанализировать размерно-возрастной состав рыб в популяциях сига-пижъяна, сибирского и монгольского хариусов в разноширотных водоемах различных регионов Сибири.
2. Методами гистологического анализа изучить состояние жаберного аппарата сига-пижъяна и хариусов из равнинных и горных озерных систем Западной и Восточной Сибири.
3. Исследовать состояние печени у этих видов в разноширотных озерах Сибири для выявления гистопатологических и функциональных изменений органа.
4. Изучить состояние яичников и семенников у сига-пижъяна, сибирского и монгольского хариусов; охарактеризовать особенности гаметогенеза у разных популяций этих видов в экологически контрастных условиях водоемов Сибири.

Научная новизна. Впервые с использованием гистологических методов проанализировано состояние жаберного аппарата, печени и гонад у сига-пыхьяна и сибирского хариуса в разноширотных озерах Сибири, характеризующихся низкой антропогенной нагрузкой. Приведена качественная оценка и количественная гисто- и цитометрическая характеристика исследуемых органов у широко распространенных в озерно-речных системах Сибири сига-пыхьяна и сибирского хариуса. Впервые в относительно чистых озерных системах Ямала и Гыданского полуострова в Западной Сибири, бассейна Верхнего и Нижнего Енисея в Восточной Сибири выявлены существенные нарушения в состоянии жаберного аппарата, печени и гонад у исследованных рыб и с использованием количественных параметров приведена оценка степени патологических изменений. Впервые с применением гистологических и гистометрических методик изучено состояние внутренних органов – жабры, печень, гонады – у монгольского хариуса на территории России (Тува), показаны значительные гистопатологические изменения жаберного эпителия в условно чистом горном озере.

Практическая значимость. Полученные результаты могут быть использованы в системе биоиндикации разноширотных водоемов при неизбежном процессе техногенного освоения Сибири. Данные по морфофункциональному состоянию рыб могут стать исходным критерием для последующих сравнительных исследований. Полученный материал по репродуктивным показателям может быть использован для прогнозирования численности популяций, оценки репродукционного потенциала рыб, ОДУ.

Результаты исследований используются при чтении лекций и проведении практических занятий по спецкурсам «Общая ихтиология» и «Зооиндикация» Института биологии Тюменского государственного университета.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. В разноширотных озерах Западной и Восточной Сибири с низкой антропогенной нагрузкой у сига-пыхьяна, сибирского и монгольского хариусов патоморфологические изменения жабр варьируют в широком диапазоне; гистопатологии печени и гонад возрастают в восточном (сиг-пыхьян) и северном (сибирский хариус) направлениях.

2. Отклонения в состоянии внутренних органов у сига-пыхьяна и хариусовых рыб в незатронутых антропогенной деятельностью озерах могут

быть следствием исторически сложившегося природного комплекса и ветрового переноса поллютантов из зон с высокими техногенными рисками.

Личный вклад автора. Автор участвовал во всех экспедициях по сбору ихтиологического материала, лично выполнил общий биологический и гистологический анализы, провел гистометрическую и статистическую обработку, участвовал в интерпретации полученных результатов.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались и обсуждались на международных и всероссийских совещаниях: международной научно-практической конференции «Стратегические проекты освоения водных ресурсов Сибири и Арктики в XXI веке» (Тюмень, 2012); VIII и IX международных научно-производственных совещаниях по биологии, биотехнике разведения и состоянию запасов сиговых рыб (Тюмень, 2013, 2016); VI всероссийском с международным участием Конгрессе молодых ученых-биологов «Симбиоз-Россия 2013» (Иркутск, 2013); международной научной конференции, посвященной 100-летию ГосНИОРХ «Рыбохозяйственные водоемы России» (Санкт-Петербург, 2014); XIX Международной научно-практической конференции по проблемам управления речными бассейнами при освоении Сибири и Арктики в контексте глобального изменения климата планеты в XXI веке (Тюмень, 2017); Всероссийской научной конференции «Человек и север. Антропология, Археология, Экология» (Тюмень, 2018); Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели», (Екатеринбург, 2018); Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 125-летию проф. В.А. Водяницкого «Загрязнение морской среды: экологический мониторинг, биоиндикация, нормирование» (Севастополь, 2018); Международной научно-практической конференции «Экосистемные услуги и менеджмент природных ресурсов» (Тюмень, 2019).

Публикации. Результаты исследований отражены в 22 публикациях, в том числе в 8 статьях научных журналов из списка ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 4 глав – обзора литературы, материалов и методов исследования, результатов и обсуждения, – выводов, списка литературы и приложений. Объем диссертации составляет 165 страниц и 10 страниц приложений, 29 таблиц, 46 рисунков, 93 микрофотографии. Список цитированной литературы включает 269 источников, из которых 51 на английском языке.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю д.б.н. Александру Германовичу Селюкову за ценные советы и наставления, понимание и всестороннюю помощь. Также автор выражает благодарность старшему преподавателю кафедры анатомии и физиологии человека и животных к.б.н. Л.А. Шуману и магистранту М.А. Шумилову — за помощь в сборе и обработке материала. За предоставленную возможность сбора материала автор особо благодарен чл.-корр. РАН, д.б.н. Т.И. Моисеенко, д.б.н. В.И. Романову, к.б.н. А.Н. Гадинову, своему отцу С.И. Некрасову и всей семье — за помощь, понимание и терпение.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Представлены литературные данные о физико-географических особенностях районов исследования, характеристике озер; описаны история формирования фауны сиговых и хариусовых рыб, систематика и различные стороны их биологии. Особое внимание уделяется гистоморфологическим особенностям жаберного аппарата, печени и гонад. Приводятся сведения о гаметогенезе изучаемых видов.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сбор ихтиологического материала в разноширотных озерах Западной и Восточной Сибири проводили в 2010-2016 гг. Для анализа были выбраны относящиеся к разным фаунистическим комплексам представители сиговых и хариусовых рыб: сиг-прыжьян, сибирский и монгольский хариусы.

Отлов рыбы проводили набором разноячайных ставных жаберных сетей. Выловленных рыб осматривали, измеряли и взвешивали на весах с точностью до 0,1 г; в протокол заносили общую массу тела, массу тела без внутренностей, гонад, жирность и наполнение кишечника (Прозоровская, 1952; Правдин, 1966). Рассчитывали гонадосоматический индекс (ГСИ), возраст определяли по чешуе, описывали внешние патологические изменения внутренних органов; отмечали наличие экто- и эндопаразитов.

Количество рыб, отобранных для гистофизиологических и патологоанатомических исследований, составило 316 экз. Сиг-прыжьян: оз.Гольцовое – 44 (28♀; 16♂) особи, оз.Лангибейто – 21 (9♀; 12♂), оз.Кутарамакан – 70 (37♀; 33♂), оз.Азас – 31 (15♀; 16♂). Сибирский хариус:

оз.Кутарамакан – 36 (22♀; 14♂) экз., оз.Белковое – 28 (11♀; 17♂). Выборка монгольского хариуса в оз.Хиндиктиг-Холь составила 86 (41♀; 45♂) экз.

Для гистологического анализа у свежевыловленных рыб препарировали средние участки второй и третьей жаберных дуг с левой стороны, медиальных частей печени и гонад; фиксацию проводили в смесях Буэна и Бродского.

Гистологические препараты изготавливали с применением стандартных гистологических методик (Ромейс, 1953; Лилли, 1969; Микодина и др., 2009). Гистологические срезы жабр, печени, яичников и семенников толщиной 5 мкм окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну и азановым методом по Гейденгайну на аппарате *Tissue-Tek DRS* («*Sakura*»), заключали под покровное стекло в среде *BioMount*. С использованием видеокамеры *AxioCam MRc5* на микроскопе «*AxioImager A1*» («*Zeiss*») и программного обеспечения *AxioVision Release 4.7.1* препараты фотографировали при увеличении: ок. 10[×]; об. 4[×], 10[×], 20[×], 40[×] и 100[×]; с применением данной программы осуществляли дальнейшие патогистологические и цитологические измерения.

В яичниках исследовали диаметр ооцитов, их ядер и с использованием методики поправочных коэффициентов (Беляев и др., 2004) подсчитывали количество ооцитов разных генераций.

На каждом препарате семеника у каждой особи выбирали по 3 среза, на которых выделяли 7 областей по 80 мкм². В них подсчитывали число сперматогониев А- и Б-типов, сперматоцитов I и II порядков, сперматид и сперматозоидов. При наличии патологий измеряли их площадь.

В жаберном аппарате у каждой рыбы измеряли ширину (мкм) 50 респираторных ламелл (проксимальный, медиальный, дистальный отделы), в 1 мм² – количество слизистых клеток, число слоев клеток вставочного эпителия. Вычисляли индекс патологии органа, который рассчитывали из суммы долей каждой патологии, помноженной на т.н. коэффициент значимости (Bernet, 1999), который присваивали каждой патологии в зависимости от её опасности для здоровья рыбы и респираторной функции жабр (Шуман, 2015).

На препаратах печени учитывали циркуляторные изменения (гиперемия, васкуляризация), жировую дистрофию, деструкцию печеночной ткани (каверны), цирротические разрастания, губчатый гепатит и др. У каждой особи измеряли по 25 гепатоцитов, рассчитывали площади клетки, ядра, липидных включений и находили ядерно-цитоплазматическое соотношение.

Статистические расчеты проводили с использованием программы *MS Excel 2007*.

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1 Морфофункциональные показатели сига-пыхъяна в озерах Сибири

3.1.1 Биологические особенности и размерно-весовые показатели сига-пыхъяна в разнотипных озерах

Большинство выловленных особей сига-пыхъяна были половозрелы. В оз. Гольцовом самцы по размерным характеристикам превосходили самок, тогда как в других озерах наблюдалась обратная картина. У сига в оз. Лангтибейто отмечали повышенные темп роста и значения ГСИ, что обусловлено его высокими кормовыми возможностями (Aleshina, Uslamin, 2012). В озерах Гольцово и Кутарамакан все особи обоего пола имели низкую жирность, а в Лангтибейто и Азасе – умеренную.

3.1.2 Морфофункциональные изменения в жаберном аппарате сига-пыхъяна в озерах Сибири

В жаберном аппарате большинства изученных рыб отмечали небольшое число слоев клеток афферентной зоны. Наименьшее их число было у сига в оз. Азас, наибольшее – у рыб в оз. Гольцово (табл. 2). Однако количество слизистых клеток в жабрах сига из оз. Кутарамакан (133 клетки на 1 мм^2) значительно превышало данный показатель у рыб из остальных озер (табл. 2).

Таблица 2

Цитоморфологические характеристики жаберного эпителия сига-пыхъяна в субарктических озерах

Показатели	Лангтибейто (n=10)	Гольцово (n=7)	Кутарамакан (n=14)	Азас (n=19)
Число слоев клеток вставочного эпителия	$4,0 \pm 0,3$ 2,9 – 5,2	$5,1 \pm 0,5$ 4,0 – 5,7	$3,8 \pm 0,2$ 2,5 – 6,0	$3,4 \pm 0,2$ 2,4 – 4,8
Количество слизистых клеток в 1 мм^2	$21,4 \pm 4,3$ 7,0 – 42,8	$10,1 \pm 3,4$ 5,8 – 16,9	$133,0 \pm 20,6$ 60,7 – 341,7	$33,4 \pm 4,2$ 15,1 – 63,0
Индекс патологии, %	0,09±0,02	0,52±0,29	0,57±0,1	0,72 ± 0,1

Примечание: над чертой приведены среднее арифметическое и стандартная ошибка, под чертой – пределы варьирования.

В жаберном аппарате сига из оз. Лангтибейто были выявлены следующие аномалии: цитолиз у 40% особей (от 6,5 до 10% площади среза); утолщение респираторных ламелл – 30% (6,8-10,6%); редко – цитолиз и их деструкция (до 6,6% площади среза). У остальных рыб отклонений не выявлено. Индекс патологии был самым низким (табл. 2).

У сига-пыхъяна из оз. Гольцово в жабрах установлены три типа патологий. Наиболее часто встречаемое отклонение у всех рыб проявлялось в виде утолщения респираторных ламелл (40% площади среза). У половины

особей, кроме того, отмечена десквамация (до 8% площади среза). Единично отмечен плазмолиз клеток вставочного и респираторного эпителия (2%), что отразилось в индексе патологии жаберного аппарата – 0,52% (табл. 2).

В жабрах сига-пыхъяна из оз. Кутарамакан отмечали патологии пяти типов. У всех особей диагностирован цитолиз (2% – 28% площади среза), реже – слияние (1–21%) и деструкция (1–44%) респираторных ламелл у 79% и 71% особей, соответственно (рис. 1 а-в).

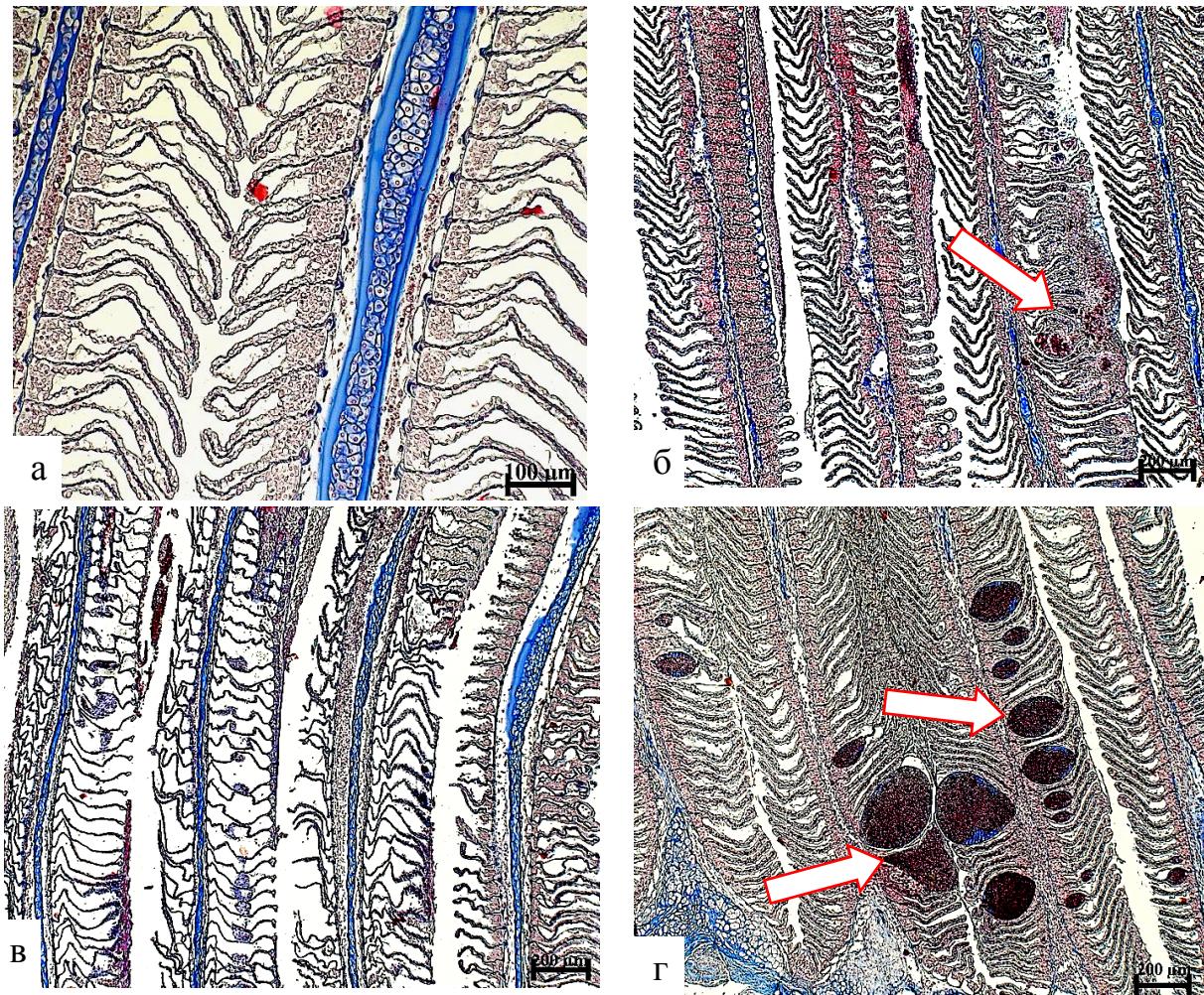


Рис.1. Патологии жаберного аппарата сига из оз.Кутарамакан
а – цитолиз (100×); б – слияние респираторных ламелл (стрелка) (40×); в – деструкция жаберных филаментов и ламелл (40×); г – аневризмы респираторных ламелл (стрелки) (40×). Окраска: азан по Гейденгайну.

У 43% рыб выявляли утолщение респираторных ламелл (1–6%), а у двух особей (6+) отмечены аневризмы (рис. 1 г), достигающие 1% площади среза. В среднем, патологии охватывали 29% площади среза. Нарушения жаберного эпителия у сига привели к повышенному индексу патологий – 0,57% (табл. 2).

В клетках жаберного эпителия у сига-пыхъяна из оз. Азас наиболее часто отмечали цитолиз (61%), в меньшей степени – утолщение ламелл (9%); их деструкция у отдельных особей достигала 99% площади на срезе. Высокие значения индекса патологии (табл. 2) в жабрах вызваны клеточным цитолизом.

Таким образом, частота встречаемости и патологические изменения в такой высокочувствительной системе, как респираторная, у сига-пыхьяна в разноширотных озёрах Сибири увеличиваются в широтном направлении с запада на восток, в долготном – с севера на юг.

3.1.3 Морфофункциональное состояние п е ч е н и сига-пыхьяна

У всех половозрелых рыб в разноширотных водоёмах циркуляторные особенности печени проявлялись в разной степени. В оз. Гольцовом у сига она была слабо гиперемирована, в озёрах Лангибейто и Кутарамакан – умеренно, тогда как в оз. Азас у большей части рыб – высокогиперемирована. В гепатоцитах самок липидные включения были редки или отсутствовали, свидетельствуя о высокой вителлогенной активности органа (август), тогда как у самцов они были обычны.

Наиболее распространенной аномалией у сига в озёрах Гольцово, Азас и Кутарамакан была слабо выраженная кавернозность (рис. 2 а, 3).

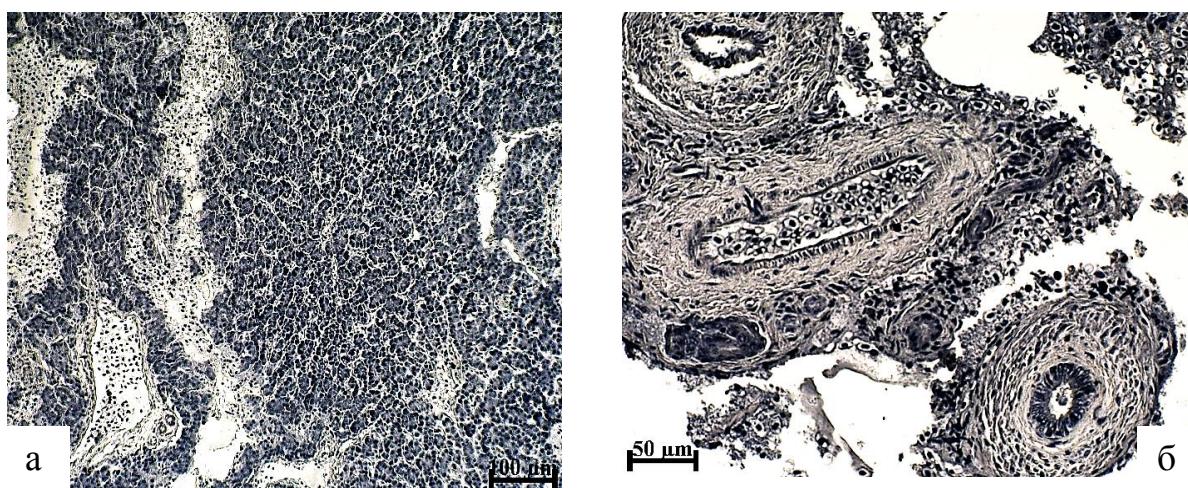


Рис. 2. Патоморфологические изменения печени сига-пыхьяна
а – кавернозация паренхимы (оз. Гольцово) (100×); б – цирротические разрастания стенок сосудов (оз. Кутарамакан) (200×). Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну.

В оз. Лангибейто кавернозация печени не выявлена, но часто отмечали жировую дистрофию гепатоцитов (22% особей), у 23% рыб диагностировали цирротические разрастания стенок кровеносных сосудов и желчных протоков (рис. 3). У большинства особей (55%) в этом водоёме патологических изменений печеночной паренхимы не отмечено.

В данный сезон годового цикла нарушений в печени самцов было меньше, чем у самок, у которых это вызвано мобилизацией органа на синтез вителлогенина и, следовательно, снижением его детоксикационной активности.

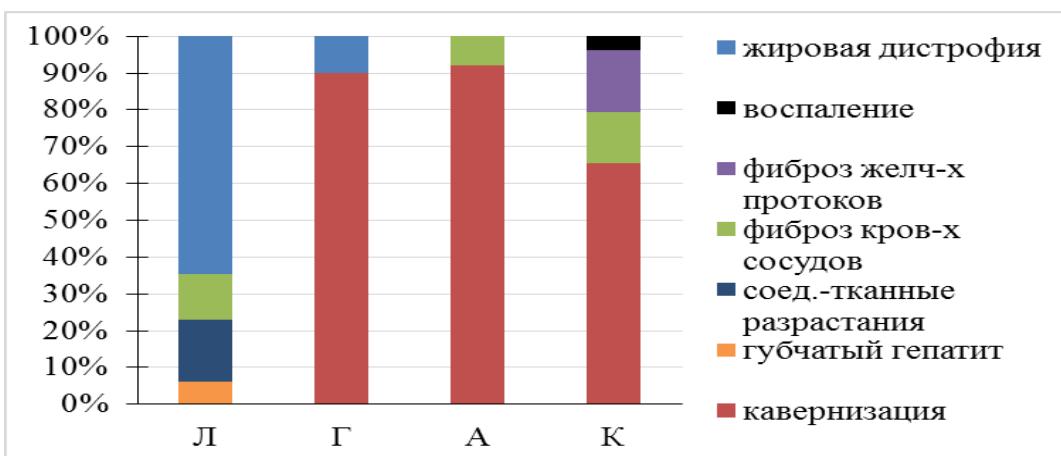


Рис. 3. Основные отклонения (%) в структуре печени сига-пыхъяна из разноширотных озер Западной и Восточной Сибири
Л – оз. Лангтибейто, Г – оз. Гольцово, А – оз. Азас; К – оз. Кутарамакан.

С учетом опасности для особей той или иной патологии в печени сига и занимаемой ею площади среза, им присваивали баллы, на основе которых озера ранжировали по возрастанию патологии (рис. 3). Наименьшие отклонения в печени были у сига из оз. Лангтибейто, наибольшие – из оз. Кутарамакан.

3.1.4 Гистофизиологическое состояние половых желез у сига-пыхъяна в озерах Западной и Восточной Сибири

Я И Ч Н И К И. У сига-пыхъяна из субарктических озер Западной Сибири доля превителлогенных ооцитов превышала остальные генерации.

У всех самок из оз. Гольцово, которые готовились к предстоящему нересту, старшая генерация половых клеток была представлена вителлогенными ооцитами фазы интенсивного накопления желтка. Доля превителлогенных ооцитов превышала остальные генерации (85%). У части самок (до 4%) старших возрастных групп (10+...11+) отмечены резорбирующиеся вителлогенные ооциты, отчего эти рыбы не смогут участвовать в предстоящем нересте.

У сига в оз. Лангтибейто доля вителлогенных ооцитов фазы накопления желтка втрое превышала количество ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы. По соотношению вителлогенных ооцитов разных фаз развития можно заключить, что в этот период года проходит интенсивный вителлогенез, и нерестовый фонд половых клеток еще формируется.

В оз. Кутарамакан сиги достигают половой зрелости в 4+. У части самок (36%) старшая генерация половых клеток представлена вителлогенными ооцитами (рис. 4 а), тогда как у большинства особей вителлогенные ооциты подвергались резорбции (рис. 4 б), отчего эти самки не смогут отнереститься.

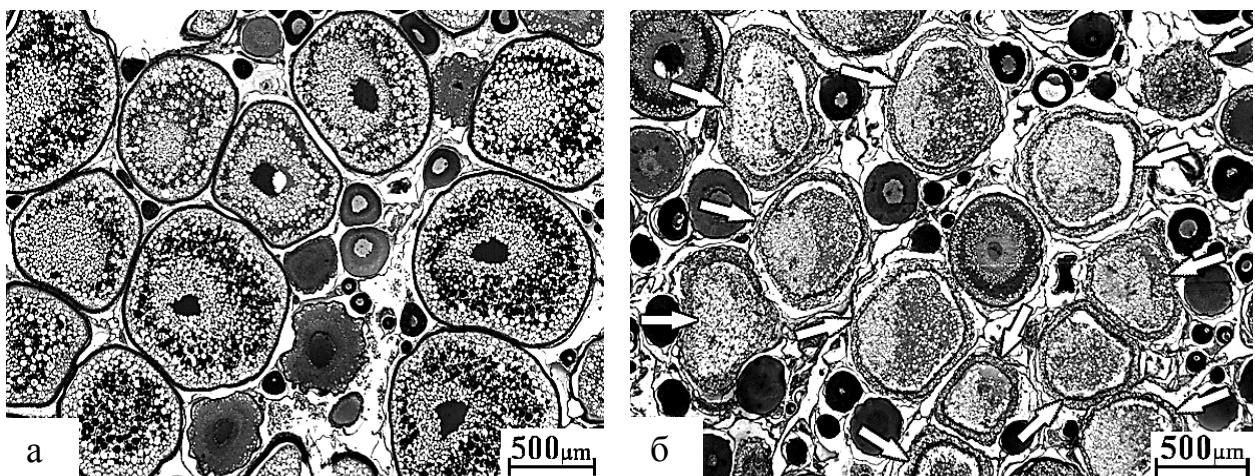


Рис. 4. Яичники сига-пижъяна из оз. Кутарамакан
а – яичник IIIб стадии зрелости; старшая генерация половых клеток представлена ооцитами фазы накопления желтка ($40\times$); б – атрезия вителлогенных ооцитов (стрелки); очередные генерации половых клеток в фазе вакуолизации цитоплазмы ($40\times$). Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну.

Самки сига-пижъяна в оз. Азас созревают в 3+, а к 5+...6+ созревают все особи. В яичниках неполовозрелых рыб старшей генерацией половых клеток были превителлогенные ооциты (рис. 5а), у половозрелых – вителлогенные,

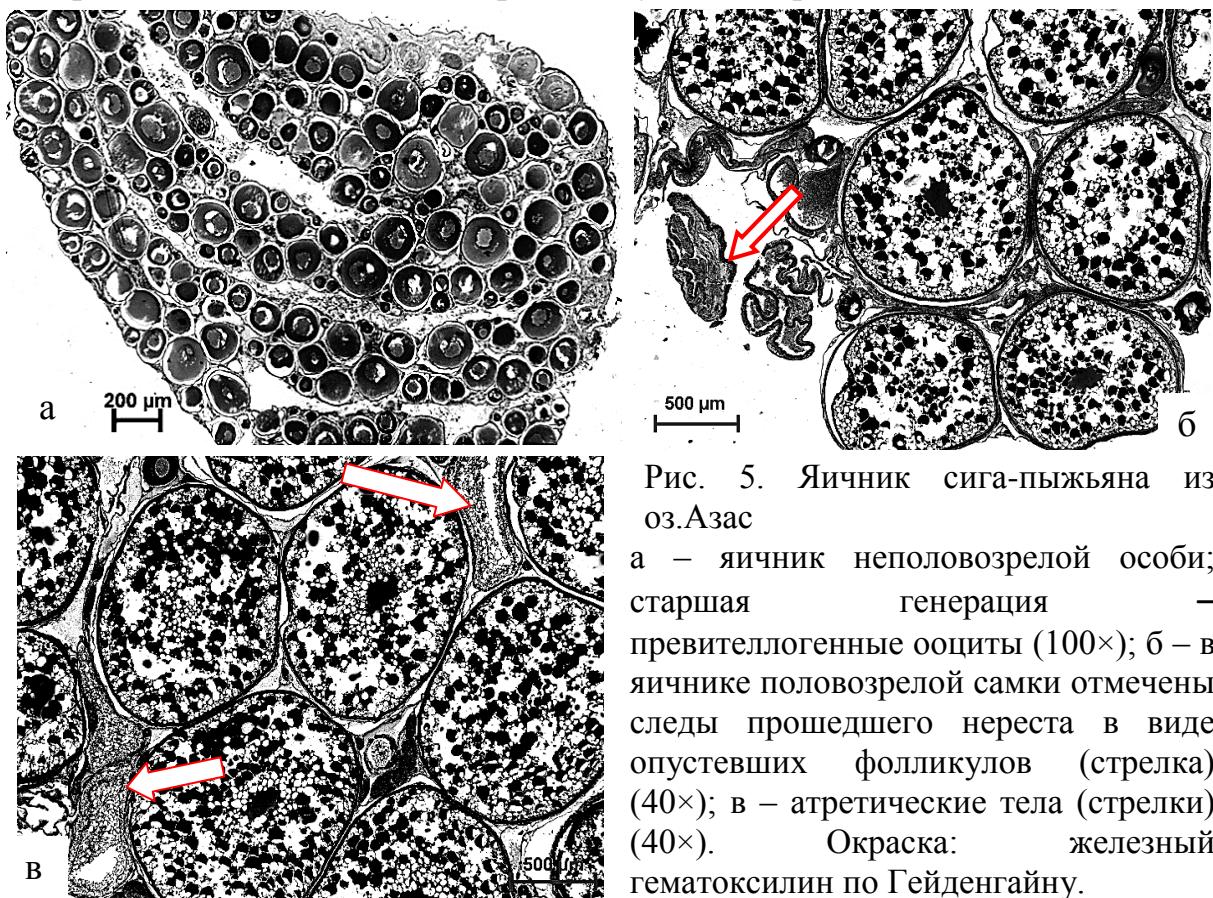


Рис. 5. Яичник сига-пижъяна из оз. Азас
а – яичник неполовозрелой особи; старшая генерация – превителлогенные ооциты ($100\times$); б – в яичнике половозрелой самки отмечены следы прошедшего нереста в виде опустевших фолликулов (стрелка) ($40\times$); в – атретические тела (стрелки) ($40\times$). Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну.

близкие к дефинитивным размерам (рис. 5 б, в). Это свидетельствует о более высоком темпе развития гонад, чем у одновозрастных особей из субарктических

озер. У 86% половозрелых самок неоднократно регистрировались резорбирующиеся ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы (рис. 5 в).

Таким образом, проведенные исследования показали, что оогенез сига-пыхъяна в преднерестовый период в субарктических озерах Западной Сибири и среднегорном водоеме Восточной Сибири проходит почти без отклонений, пропусков нереста большинством рыб не ожидается. Тогда как в субарктическом озере Восточной Сибири (Кутарамакан) выявлена массовая резорбция вителлогенных ооцитов, приводящая к пропуску нереста большинством (64 %) половозрелых самок.

СЕМЕННИКИ. В семенниках в этот период проходит волна сперматогенеза (рис. 6). У сига-пыхъяна в оз. Лангтибейто количественно накапливающихся спермиев превышало число половых клеток данной стадии у сига в оз. Гольцовое. В гонадах самцов III стадии зрелости из оз. Гольцовое доля сперматид былa наибольшей (рис. 6).

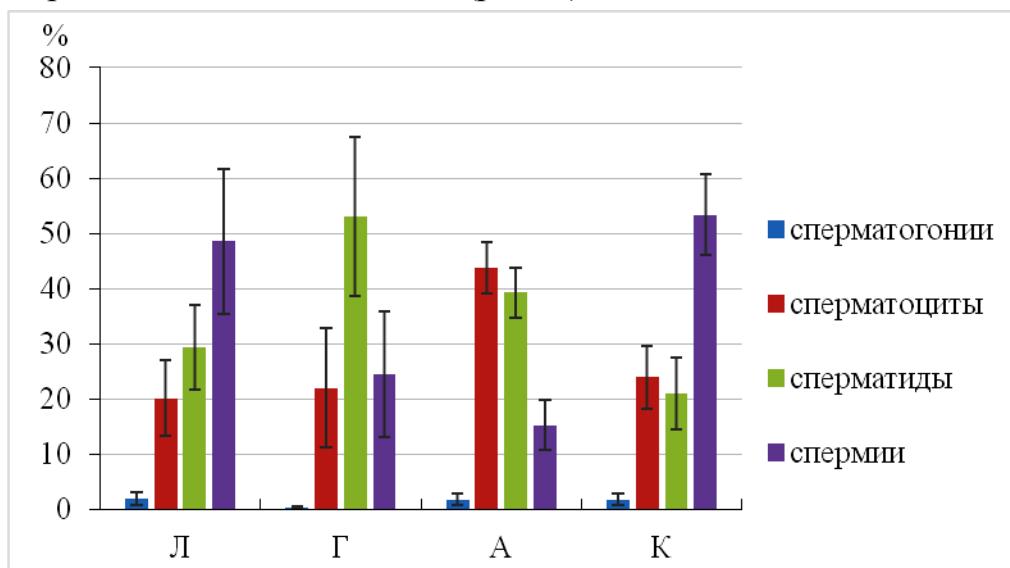


Рис. 6. Соотношение (%) половых клеток разных генераций на срезе участка семенника у сига-пыхъяна из разноширотных озер Сибири
Л – оз. Лангтибейто, Г – оз. Гольцовое, А – оз. Азас, К – оз. Кутарамакан.

Большая часть самцов (70%) сига в оз. Кутарамакан сможет принять участие в нересте (рис. 7 а,б), тогда как остальные особи нерест пропустят. В семенных канальцах сига из оз. Азас накапливались сперматиды и спермии, но наибольшая доля половых клеток представлена сперматоцитами (рис. 6). Подобное соотношение половых клеток в преднерестовый период свидетельствует о более продолжительном времени пополнения фонда половых клеток до перехода к созреванию, что является нормой для сиговых рыб из водоемов с более высоким температурным режимом (Селюков, 1987).

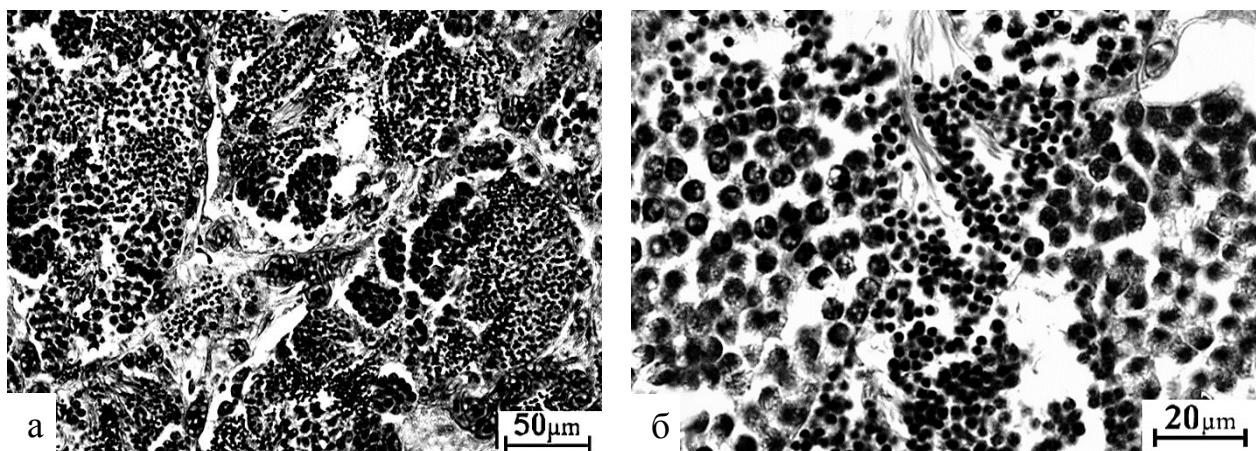


Рис. 7. Семенники сига-пижъяна из оз. Кутарамакан
 а – семенник III стадии зрелости; основная масса половых клеток представлена сперматоцитами I-, II-порядков, сперматидами и спермиями ($400\times$); б – то же при большем увеличении; в семеннике неполовозрелой особи (4+) наибольшее количество половых клеток составляют сперматоциты, в просветах семенных канальцев видны спермии ($1000\times$). Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну.

Отклонения в состоянии гонад у сига-пижъяна в разноширотных озёрах, за исключением оз. Кутарамакан, были единичны и влияли на готовность рыб к нересту. А выявленные особенности половых циклов у сига в этом озере не позволяют считать сложившиеся условия среды благоприятными.

3.2 Морфофункциональные показатели сибирского хариуса в озерах Восточной Сибири и Тувы

3.2.1 Биологические особенности и размерно-весовые показатели сибирского хариуса в субарктическом и горном озерах

Во всех возрастных группах (4+...8+) сибирского хариуса в исследуемых озёрах Восточной Сибири самцы были крупнее самок. В оз. Белковое у самок гонады находились на VI-III стадии, а у большинства самцов — на VI-II, что обусловлено недавно прошедшим нерестом. У большинства рыб кишечник был полный, хотя у большинства жирность не превышала двух баллов.

3.2.2 Морфофункциональные изменения в жаберном аппарате сибирского хариуса в озерах Кутарамакан и Белковое

Число слоев клеток вставочного эпителия и ширина респираторных ламелл с возрастом увеличивались (табл. 3); возрастало и количество слизистых клеток, которое у сибирского хариуса из субарктического оз. Кутарамакан намного превышало число слизистых клеток у рыб из оз. Белковое (табл. 3).

Таблица 3

Цитоморфологические характеристики жаберного эпителия сибирского хариуса в разноширотных озерах Восточной Сибири (2016 г.)

Показатели	Белковое (27 экз.)	Кутарамакан (16 экз.)
Число слоев клеток вставочного эпителия	$5,3 \pm 0,7^{***}$ 3,3 – 7,9	$7,3 \pm 0,38^{***}$ 5,5 – 10,2
Количество слизистых клеток в 1 мм^2	$98,1 \pm 24,42^*$ 18,4 – 242,5	$142,4 \pm 18,83^*$ 72,3 – 277,3
Индекс патологии, %	0,07 ± 0,02	0,14±0,07

Примечание: * – ($p<0,05$); ** – ($p<0,01$), *** – ($p<0,001$) – достоверные различия.

У всех исследованных особей из разноширотных озер Восточной Сибири, наряду с нормальными участками жабр (рис. 8 а), были выявлены патологии, глубина и разнообразие которых с возрастом рыб увеличивались.

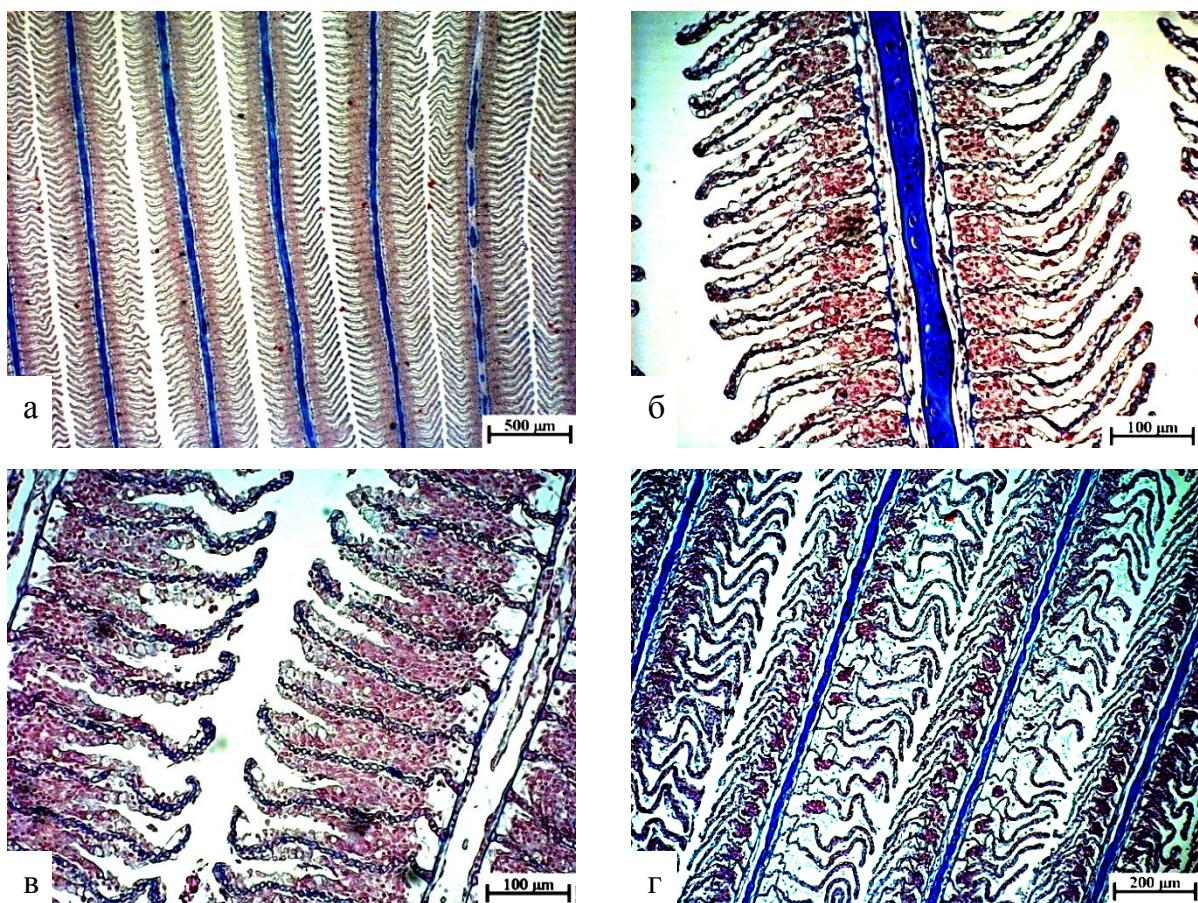


Рис. 8. Жаберный эпителий у хариуса из оз. Кутарамакан.

а – нормальное состояние жаберного аппарата ($40\times$); б – гиперплазия респираторного эпителия ($200\times$); в – утолщение респираторных ламелл ($200\times$); г – десквамация респираторных ламелл и деструкция клеток вставочного эпителия ($100\times$). Окраска: азан по Гейденгайну.

В жабрах хариуса из высокогорного озера Тузы (Белковое) наблюдали гиперплазию респираторного эпителия (в среднем 7% площади среза), у части

рыб достигавшую 15%. У трети (35%) особей в жабрах отмечены утолщения респираторных ламелл, охватывающие 1-3% площади среза. У отдельных экземпляров были зарегистрированы аневризмы. Тем не менее, эти отклонения в жаберном эпителии не могли повлиять на индекс патологий, составлявший в среднем 0,07% (табл. 3), а у 7+-летних особей достигавший 0,12%.

В жабрах хариуса из субарктического водоема (оз. Кутарамакан) отмечали участки плазмолиза, занимающие до 5% площади среза (рис. 8 б). Изредка у рыб (7+) присутствовали утолщения респираторных ламелл (рис. 8 в) и гемостазы (до 2% от площади среза). В жабрах рыб 6+...7+ зарегистрированы отслоения вставочного эпителия (рис. 8 г), занимавшие 5% и 2% площади среза, соответственно. У отдельных особей десквамация достигала 13%, что нашло отражение в индексе патологии (0,14%).

Таким образом, патологии в жабрах у сибирского хариуса в озерах Восточной Сибири возрастили в направлении с юга на север.

3.2.3 Морфофункциональное состояние печени сибирского хариуса

У неполовозрелых рыб из разноширотных озёр Восточной Сибири печень была высокогиперемирована и вакуляризована, у большинства половозрелых – умеренно вакуляризована. У 80% самцов сибирского хариуса из высокогорного озера Тузы (Белковое) выявлены значительные липидные включения в гепатоцитах: средняя площадь клетки и ядра у самцов превосходит их значения у самок, что могло быть следствием исчерпания ресурсов на вителлогенез.

В печени большинства (71%) особей из оз. Белковое наиболее распространенной патологией была кавернизация печеночной паренхимы. Изредка вокруг желчных протоков и на всей площади среза отмечены цирротические разрастания соединительной ткани. У самцов отмечали, как правило, кавернизацию – в среднем 1,2% площади среза. Тем не менее, у хариуса в оз. Белковое количество участков с патологиями было незначительное – до 2%, у некоторых повышаясь до 4%. Таким образом, у хариуса из этого водоема патологичность печени была очень низкой.

В печени хариуса из оз. Кутарамакан наиболее серьезным изменением, выявленным у 65% изученных особей, является его кавернизация, занимавшая в среднем 0,6% площади среза. Реже встречались фиброзы стенок кровеносных сосудов и желчных протоков (0,2% площади среза). Участки органа

с различными патологиями занимали в среднем 2% площади среза, но у некоторых особей этот показатель превышал 13%.

Таким образом, площадь повреждений печени была незначительной, но в целом отклонения в печени сибирского хариуса выше в субарктическом озере.

3.2.4 Гистофизиологическое состояние гонад сибирского хариуса в озерах Кутарамакан и Белковое

У сибирского хариуса из оз. Белковое нарушений в гонадах не было выявлено, лишь у отдельных самцов отмечали асимметрию семенников (7%). Напротив, у хариуса в оз. Кутарамакан отклонения выразились в виде асимметрии гонад (25%), их перетяжках (11%) и студенистости (3%).

Яичники неполовозрелых рыб из оз. Белковое находились в начале III стадии зрелости (рис. 9 а). У половозрелых самок гонадосоматический индекс достигал 1,2-1,6%, и среди половых клеток разных генераций присутствовали опустевшие фолликулы (рис. 9 б), характеризуя постнерестовое состояние.

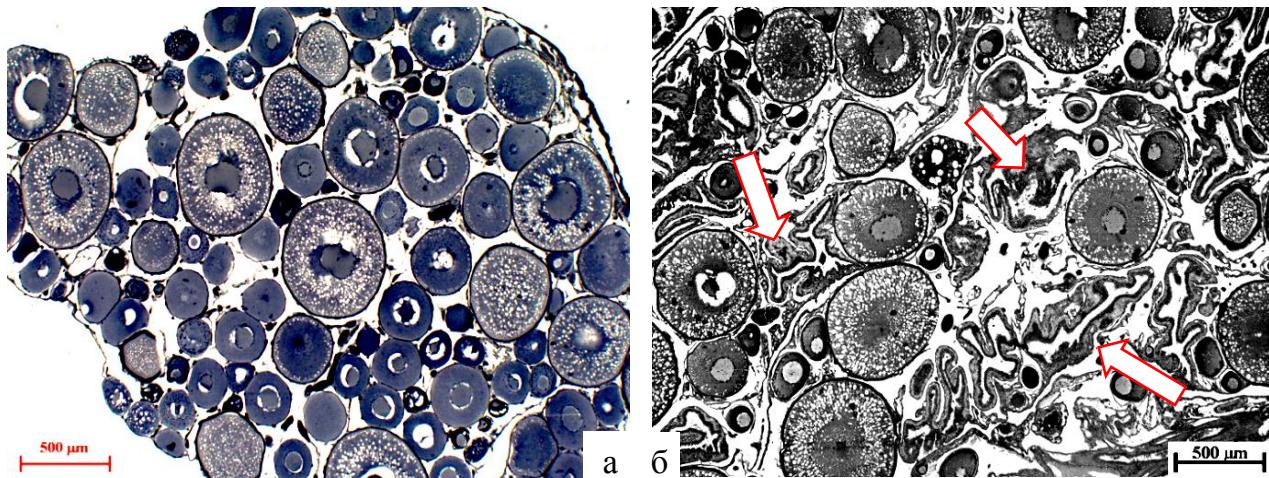


Рис. 9. Яичники хариуса из оз. Белковое в постнерестовый период (июнь, 2016)
 а – участок яичника III стадии зрелости, старшая генерация – ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы (40×); б – среди вителлогенных ооцитов в яичниках VI-III стадии зрелости присутствуют многочисленные опустевшие фолликулы (стрелки) (40×). Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну.

Яичники хариуса из глубоководного оз. Кутарамакан находились в III стадии зрелости, а гонадосоматический индекс достигал 1,6-3,2%. У 10% самок, в отличие от рыб из оз. Белкового, были обнаружены резорбирующиеся ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы (рис. 10 а), свидетельствующие о неблагоприятных условиях в период короткого летнего нагула. Старшей генерацией были вителлогенные ооциты фазы накопления желтка, а следующая генерация была представлена ооцитами фазы вакуолизации (рис. 10 б).

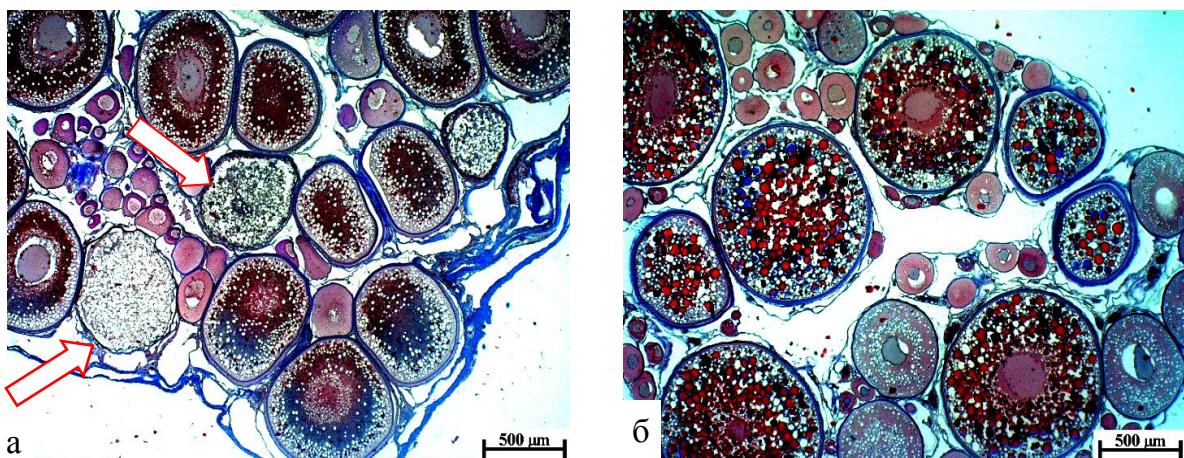


Рис. 10. Состояние яичников сибирского хариуса из оз. Кутарамакан (40×).
а – резорбирующиеся ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы (стрелки); также видны резорбирующиеся опустевшие фолликулы; б – яичник в III стадии зрелости, старшая генерация — вителлогенные ооциты.
Окраска: азан по Гейденгайну.

Семенники у большинства самцов хариуса из оз. Белковое находились в VI-II стадии зрелости. Основной массой половых клеток были невыметанные спермии, тогда как клетки других стадий (рис. 11, 12 а) встречались реже. У неполовозрелых самцов в 4+ отмечали преобладание сперматогониев и сперматоцитов (рис. 12 б).

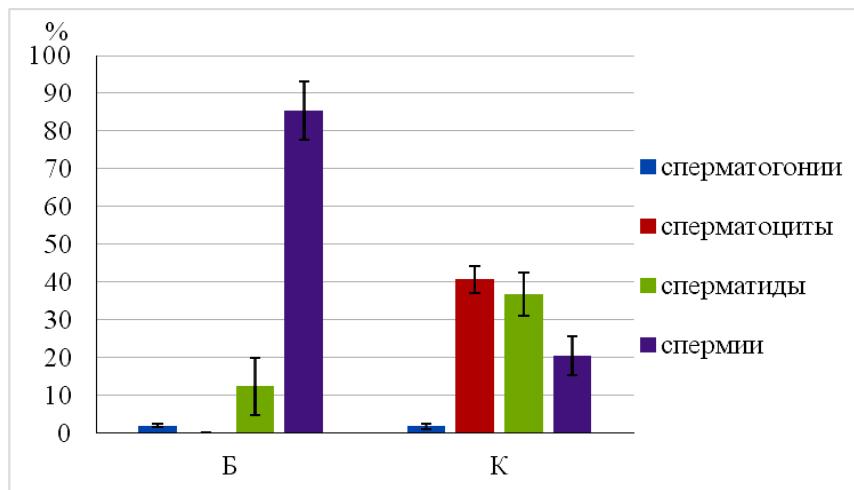


Рис. 11. Соотношение (%) половых клеток разных генераций в семенниках сибирского хариуса из разноширотных озер Восточной Сибири

У всех самцов популяции хариуса в оз. Кутарамакан семенники находились в III стадии зрелости. В семенных канальцах накапливались сперматоциты, сперматиды и спермии (рис. 11). В незначительном количестве присутствовали сперматогонии. Уже через месяц после нереста происходит активное формирование фонда половых клеток для подготовки к очередному нерестовому сезону. В семенниках хариуса патологии отсутствовали.

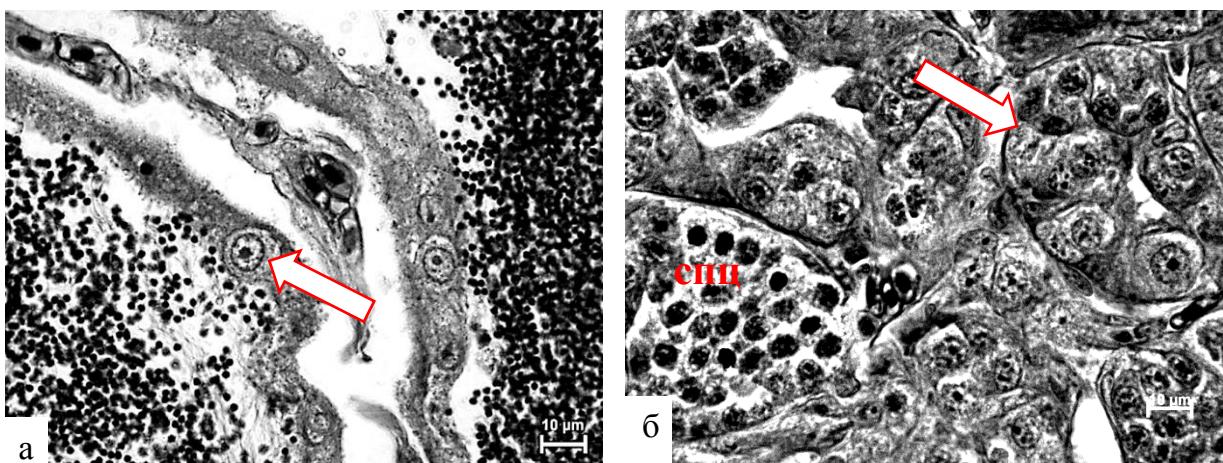


Рис. 12. Семенники сибирского хариуса из оз. Белковое (1000×)
 а – семенники VI-II стадии зрелости; в просветах семенных каналцев присутствуют остаточные спермии, в стенках – сперматогонии А-типа (стрелка);
 б – в гондах неполовозрелого самца преобладают сперматогонии (стрелка) и сперматоциты I порядка (СПЦ). Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну.

Таким образом, у сибирского хариуса в оз. Белковое в постнерестовый период в гонадах протекают восстановительные процессы, накапливаются половые клетки очередных генераций, что обеспечит устойчивое формирование генеративного фонда к очередному нерестовому сезону. То же свойственно и репродуктивной системе всех самцов и большей части самок хариуса из оз. Кутарамакан. Однако среди половозрелых рыб, как и у сига-пижьиана в этом водоеме, выявлены самки с резорбирующими вителлогенными ооцитами.

3.3 Морфофункциональные особенности монгольского хариуса в горном озере Хиндигтиг-Холь

В уловах монгольского хариуса преобладали особи в возрасте 4+…5+, размерно-возрастные показатели которых соответствовали литературным данным (Книжин и др., 2008). Жирность составила 3 балла.

ЖАБРЫ. Высокогорное оз. Хиндигтиг-Холь находится в природной зоне, исключающей химическое загрязнение, однако у большинства рыб нами отмечались различные по характеру и глубине патологии (рис. 13 а, б). Аномалии в строении жаберного аппарата в основном проявлялись в разрушении респираторных ламелл – крайней степени отклонений, достигавшей у половозрелых рыб в среднем 40% площади среза. Это отразилось на индексе патологии, существенно превышавшем данный показатель у сибирского хариуса в исследованных водоемах.

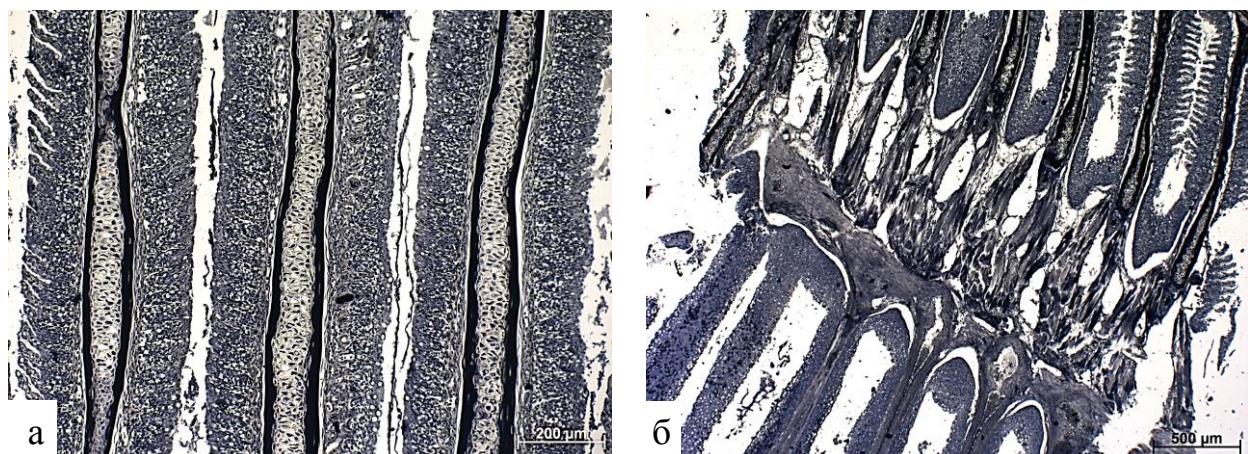


Рис. 13. Жаберный аппарат монгольского хариуса из оз. Хиндиктиг-Холь
а – слияние респираторных ламелл (100×); б – слияние филаментов и разрушение респираторных ламелл (40×). Окраска: железный гематоксилин по Гейденгайну.

ПЕЧЕНЬ. У самок и самцов монгольского хариуса этот орган был гиперемирован, но каких-либо существенных отклонений в его состоянии ни на макро-, ни на микроскопическом уровне не отмечено. Размеры гепатоцитов у рыб разных возраста и пола не различались ($p>0,05$), цитоплазма гепатоцитов умеренно базофильна, включала немногочисленные липидные капли. Наибольшее количество и вариабельность липидных капель были свойственны гепатоцитам неполовозрелых особей обоего пола в возрасте 2+…3+.

ГОНАДЫ. В оз. Хиндиктиг-Холь хариус созревает в возрасте 4+ и старше. Яичники у большинства самок монгольского хариуса находились в III стадии зрелости. Старшая генерация половых клеток была представлена ооцитами фазы вакуолизации цитоплазмы. Очередной генерацией были превителлогенные ооциты (рис. 14). Они же в большом количестве (до 77%) присутствовали у отнерестившихся и пропускавших очередной нерест особей. У самок в 5+…7+ часть вителлогенных ооцитов резорбировалась, остальные приступали к накоплению желтка. Такие самки отнерестились в текущем году и готовились к нересту в следующем.

Семеники у большинства самцов находились во II стадии зрелости, а половые клетки были представлены сперматогониями. У части особей появлялись цисты со сперматоцитами. В семенниках рыб в 2+…4+ преобладали сперматоциты II порядка и сперматогонии Б-типа. У половозрелых рыб в возрасте 5+ и старше наибольшую долю половых клеток составляли сперматоциты II порядка, в семенных канальцах присутствовали группы остаточных спермиев от прошедшего нереста.

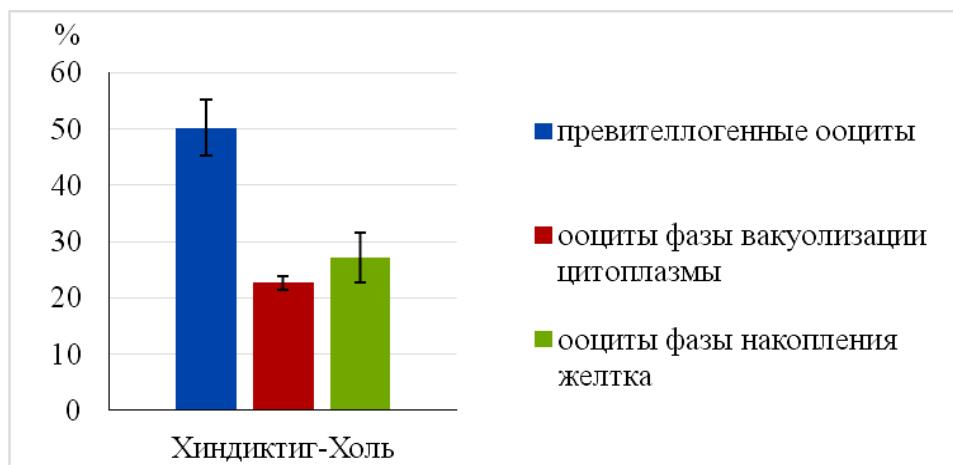


Рис. 14. Соотношение (%) фаз ооцитов у половозрелых самок монгольского хариуса

Таким образом, несмотря на экстремально низкие температуры на протяжении всего года и короткий период открытой воды в оз. Хинддиктиг-Холь, печень и репродуктивная система у монгольского хариуса находятся в нормальном состоянии. При этом жабры большинства рыб серьезно поражены, что, несомненно, ухудшает функциональное состояние организма.

ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Выбранные для изучения сига-пижъяна, сибирского и монгольского хариусов озера малодоступны для промысла и, как правило, изолированы от техногенных воздействий. Именно это их свойство было учтено при планировании исследований функционального состояния рыб в экосистемах, которые могли быть приняты в качестве эталонных; притом, что различия между озерами были бы обусловлены лишь их природными особенностями.

Однако в ходе проведенных исследований выяснилось, что ни один из водоемов не может претендовать на статус природного эталона. В разноширотных озерах у сига-пижъяна и сибирского хариуса все исследуемые органы в большей или меньшей степени были угнетены. В максимальной степени это проявлялось в состоянии жаберного аппарата, патологии в котором были наибольшими у сига-пижъяна из оз.Кутарамакан и у монгольского хариуса.

Патологические изменения в печени также в большей степени выражены у сига и сибирского хариуса в оз.Кутарамакан. При этом наименьшие аномалии отмечены в состоянии гонад, но из-за неблагоприятного водного режима у большей части самок сига резорбируются вителлогенные ооциты, что ведет к пропуску нереста; близкое состояние яичников, хотя менее выраженное, свойственно в этом водоеме и сибирскому хариусу.

Таким образом, разнообразные и значительные отклонения в состоянии внутренних органов в «условно чистых» озерах Сибири, свидетельствуют о воздействии неких факторов природного (рудогенного) происхождения и ветрового переноса поллютантов из зон с высокими техногенными рисками.

ВЫВОДЫ

1. Различия в размерно-весовых показателях одновозрастных сига-пыхьяна и хариуса из разных популяций отражают широтную зональность водоемов; самки сига южной популяций (оз. Азас) созревают в 3+...4+, а к 5+...6+ созревают все особи, в северной (оз. Кутарамакан) – на год позже и при больших размерах. У хариусов различий в сроках созревания (4+) не установлено.

2. У сига-пыхьяна из субарктических озер Западной (Гольцовое и Лангтибейто) и Восточной (Кутарамакан) Сибири и среднегорного водоема (Азас) верховьев Енисея патологические изменения жаберного эпителия (срастание и аневризмы респираторных ламелл, их десквамация и цитолиз) возрастили в восточном направлении.

3. Патоморфологические изменения жаберных филаментов у сибирского хариуса из озер Восточной Сибири в наибольшей степени проявлялись в оз. Кутарамакан; жабры монгольского хариуса из горного оз. Хиндиктиг-Холь отличались высокой патологичностью у всех особей.

4. Разнообразие и глубина патологий в печени – циррозы стенок сосудов, дегенерация гепатоцитов и кавернизация печеночной паренхимы, губчатый гепатит – у сига-пыхьяна в исследованных озерах возрастили в направлении Лангтибейто→Гольцовое→Кутарамакан и Азас→Кутарамакан. Аналогичные образования у сибирского хариуса: Белковое→Кутарамакан, нарушения печени у монгольского хариуса незначительны.

5. В яичниках сига-пыхьяна (64 % особей) из оз. Кутарамакан массовая резорбция ооцитов фазы вакуолизации ведет к пропуску нереста; у сибирского хариуса в этом водоеме резорбция ооцитов проявлялась в меньшей степени. В яичниках исследованных видов из остальных озер резорбирующиеся вителлогенные ооциты встречались редко. В семенниках (30 % особей) сига-пыхьяна из оз. Кутарамакан выявлены нарушения, ведущие к пропуску нереста; в остальных популяциях разных видов рыб отклонений сперматогенеза не наблюдали.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК

1. Селюков А.Г., Шуман Л.А., Некрасов И.С. Состояние гонад у лососевидных рыб в субарктических озерах Ямала и Гыдана //Вестник Тюменского государственного университета, 2012. №6. С. 31-40.
2. Selyukov A.G., Moiseyenko T.I., Schuman L.A., Nekrasov I.S. Morphofunctional features of Coregonidae in the mouth of Ob river as integral estimation of their habitat conditions // Tyumen State University Herald. 2012. №12. С. 123-138.
3. Некрасов И.С., Пашина Л.С., Селюков А.Г. Морфофункциональные изменения печени сиговых рыб в условиях реки Северная Сосьва в период летнего нагула //Вестник Тюменского государственного университета. 2014. № 12. С.114-120.
4. Селюков А.Г., Алешина О.А., Некрасов И.С., Баиева Е.А. Состояние гидробионтов водоемов природного парка «Кондинские озера» (бассейн Иртыша) в летний период. Часть I. Количественные показатели беспозвоночных и массовых видов рыб озера Ранге-Тур //Рыбоводство и рыбное хозяйство, 2018. №10. С.18-25.
5. Селюков А.Г., Алешина О.А., Некрасов И.С., Градова А.В. Состояние гидробионтов водоемов природного парка «Кондинские озера» (бассейн Иртыша) в летний период. Часть II. Ихтиофауна и состав гидробионтов Арантурской озерной системы // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2018. № 12. С. 6-15.
6. Некрасов И.С., Селюков А.Г., Кропачев Д.В., Черданцев И.А. Сиг-прыжьян в озерах Гыданского полуострова и плато Пutorana. Морфофункциональное состояние внутренних органов // Рыбное хозяйство, 2018. № 6. С. 16-21.
7. Некрасов И.С., Селюков А.Г., Кропачев Д.В. Сиг-прыжьян в озерах Гыданского полуострова и плато Пutorana. Состояние кормовой базы и размерно-весовые параметры рыб // Рыбное хозяйство, 2019. № 1. С. 67-70.
8. Shuman L.A., Selyukov A.G., Nekrasov I.S., Kyrov D.N. Histopathology and changes of reproductive parameters in peled, *Coregonus peled*, from the Lower Ob basin // Russian Journal of Ecology, 2019, Vol. 50, No.4, pp. 372–383.

Публикации в других изданиях

9. Селюков А.Г., Шуман Л.А., Некрасов И.С. Репродукционный потенциал лососевидных рыб озерных систем Ямала и Гыдана // Матер. междунар научно-

практич. конф. «Стратегич. проекты освоения водных ресурсов Сибири и Арктики в XXI в.» Тюмень: ТюмГАСУ. 2012. Т.1. С. 179-181.

10. Некрасов И.С., Селюков А.Г., Шуман Л.А. Репродуктивная система сиговых рыб субарктических озер // Сб. тезисов VI Всеросс. с междунар. участием Конгресса молодых ученых-биологов «Симбиоз-Россия 2013». Иркутск. 2013. С. 217-218.

11. Некрасов И.С., Селюков А.Г., Шуман Л.А., Вылежинский А.В. Гистофизиологические характеристики сиговых рыб в субарктических озерах Гыдана и Ямала //Матер. 8 Междунар. науч.-произв. совещ. «Биология, биотех.развед. и сост. запасов сиговых рыб». Тюмень:Госрыбцентр. 2013. С.159-164.

12. Селюков А.Г., Пашина Л.С., Некрасов И.С. Состояние жаберного аппарата и печени у сиговых рыб Северной Сосьвы в период летнего нагула // Матер. 8 Междунар. науч.-произв. совещ. «Биология, биотех. развед. и сост. запасов сиговых рыб». Тюмень: Госрыбцентр. 2013. С. 231-235.

13. Шуман Л.А., Селюков А.Г., Киселёва В.А., Некрасов И.С. Морфофункциональные корреляции внутренних органов обской пеляди в период анадромной и нерестовой миграций // Матер. 8 Междунар. науч.-произв. совещ. «Биология, биотехника развед. и сост. запасов сиговых рыб». Тюмень: Госрыбцентр. 2013. С. 244-247.

14. Некрасов И.С., Селюков А.Г. Гистофизиологические показатели монгольского хариуса *Thymallus brevirostris* в горном озере (Тува) в период летнего нагула // Матер. междунар. научной конф., посвящ. 100-летию ГосНИОРХ. Рыбохозяйственные водоёмы России: фундаментальные и прикладные аспекты. СПб. 2014. С. 576-584.

15. Пашина Л.С., Селюков А.Г., Некрасов И.С. Патоморфологические изменения жаберного аппарата сиговых рыб в условиях Северной Сосьвы // Вестник Тюменского государственного университета. 2015. № 1. С. 90-97.

16. Некрасов И.С., Селюков А.Г. Репродукционный потенциал озерной формы монгольского хариуса *Thymallus brevirostris* (Kessler, 1879) //Вестник Тюменского государственного университета. Экология и природопользование, 2016. №4. С.57-67.

17. Селюков А.Г., Некрасов И.С., Шуман Л.А. Гистологический статус сиговых рыб в малых субарктических водоемах Гыдана в системе экомониторинга //Тезисы 9 Междунар. науч.-произв. совещ. «Биология, биотех. развед. и сост. запасов сиговых рыб». Тюмень, 2016. С. 88-90.

18. Селюков А.Г., Некрасов И.С. Морфофункциональный статус лососевидных рыб как индикатор состояния пресноводных арктических экосистем // Проблемы управления речными бассейнами при освоении Сибири и Арктики в контексте глобального изменения климата планеты в XXI веке: сборник докладов XIX Международной научно-практической конференции. Тюмень, 2017. С.198-204
19. Некрасов И.С. Размерно-возрастные показатели и состояние репродуктивной системы сига-пижъяна в озерах верхнего и нижнего течения Енисея // Материалы конференции молодых ученых, посвященной памяти Н.В. Глотова «Экология: факты, гипотезы, модели». Екатеринбург, 2018. С. 99-107.
20. Некрасов И.С., Шумилов М.А., Селюков А.Г. Размерно-возрастные и гистоморфологические показатели состояния репродуктивной системы сибирского хариуса плато Пutorана // Матер. Всеросс. науч. конф. «Человек и север. Антропология, Археология, экология». Тюмень, 2018. С. 553-556.
21. Селюков А.Г., Шуман Л.А., Некрасов И.С., Исаков П.В. Состояние репродуктивной системы сиговых рыб в Обской губе Карского моря // «Загрязнение морской среды: экологический мониторинг, биоиндикация, нормирование». Сб. статей Всеросс. науч. конф. с междунар. участием, посв. 125-летию проф. В.А. Водяницкого. Севастополь, 2018. С. 233-238.
22. Шуман Л.А., Селюков А.Г., Некрасов И.С. Гистопатологии внутренних органов сиговых рыб в Обской губе Карского моря // «Загрязнение морской среды: Экологический мониторинг, биоиндикация, нормирование». Сб. статей Всеросс. науч. конф. с междунар. участием, посв. 125-летию проф. В.А. Водяницкого. Севастополь, 2018. С. 315-320.