ISSN 0367-0597

Номер 6 Ноябрь - Декабрь 2000

ЭКОЛОГИЯ

Главный редактор
В.Н. Большаков

http://www.maik.rssi.ru

"НАУКА"
МАИК "НАУКА/ИНТЕРПЕРИОДИКА"

ЭКОЛОГИЯ, 2000, № 6, с. 463–472

УДК 591.525:597.553.2

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПЕРЕСТРОЙКИ ОРГАНИЗМА РЫБ ПОД ВЛИЯНИЕМ ЗАГРЯЗНЕНИЯ (В СВЕТЕ ТЕОРИИ С.С. ШВАРЦА)

© 2000 г. Т. И. Моисеенко

Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН
184200 Апатиты, ул. Ферсмана, 14

Поступила в редакцию 21.04.99 г.

Приводятся результаты исследования морфофизиологической изменчивости рыб (на примере сига *Coregonus lavaretus*), обитающих в условиях длительного промышленного загрязнения субарктического озера. Показано статистически достоверное увеличение индексов сердца, печени, почек, жабр и упитанности рыб, которые сохраняют повышенные значения в течение последних 20 лет. Дается анализ происходящих изменений с использованием биохимических данных. На основе изучения динамики гематологических показателей приводится характеристика развития токсикологического процесса рыб. В соответствии с концепцией С.С. Шварца дается объяснение адаптивным перестройкам, связанным с увеличением уровня метаболизма и мобилизацией защитных функций организма. Сформировано представление о "дополнительной энергетической плате" на детоксикацию, которая может определять морфофизиологическую изменчивость рыб в современных условиях загрязнения вод.

Ключевые слова: морфофизиологические индикаторы, токсичная нагрузка, защитные функции, "энергетическая плата".

В соответствии с концепцией С.С. Шварца (1958, 1980) любое изменение условий жизни животных прямо или косвенно связано с изменением энергетического баланса, что неизбежно приводит к соответствующим морфофункциональным сдвигам (увеличение относительных размеров сердца, почек, повышение концентрации гемоглобина в крови и др.). При изменениях в образе жизни, которые связаны с обитанием в более суровом климате, или в условиях пониженного атмосферного давления, или же требующим вести более активный образ жизни, т.е. в любых экстремальных условиях, животные несут большие энергетические затраты. Закономерности подобного характера выражены столь отчетливо, что они возводятся в ранг "законов". Способность повышать энергетический обмен для выживания в стрессовой ситуации выработана у животных в процессе эволюционного развития и является важнейшей их преадаптацией к изменению условий среды (Шварц, 1980; Яблоков, Юсуфов, 1981; Бигон и др.,1989; Грант, 1991).

Метод морфофизиологических индикаторов как один из методов оценки адаптивной реакции организмов большую популярность в исследованиях приобрел в 60-е годы в связи с развитием идей С.С. Шварца (Шварц, 1958; 1980; Шварц и др.,1964) об экологических закономерностях микроэволюции. В экологии рыб появились работы, связанные с изучением изменчивости индексов органов в различных условиях (Смирнов и др., 1972; Добринская, 1964 а, б; Божко, 1969; Брусынина, 1971). Наше научное направление, связанное с изучением влияния загрязнения на рыб, шло в период высокой популярности идей С.С. Шварца в 70-х годах. Мы исходили из следующих предположений: 1) антропогенное загрязнение вод создает "экстремальность" условий обитания для живых организмов; 2) токсичные вещества являются дополнительной нагрузкой на организм и способны изменять уровень метаболизма; 3) для выживания в новых условиях токсичного загрязнения вод особи несут энергетические затраты по детоксикации, что должно отразиться на их морфофизиологических показателях.

Следует отметить, что жизнь в водоемах в отличие от наземных условий характеризуется большей зависимостью гидробионтов от факторов среды в силу высокой роли в водных экосистемах процессов экологического метаболизма и большей интенсивности распространения загрязняющих веществ (Патин, 1979). В предисловии к книге В.С. Смирнова и др. (1972) С.С. Шварц отметил, что рыбы являются идеальным объектом изучения законов, управляющих изменчивостью организма.

В 1978–1979 гг. на примере субарктического оз. Имандра, которое с 40-х годов загрязнялось стоками медно-никелевого и апатито-нефелинового производств, позднее подогретыми водами АЭС, а также хозбытовыми стоками, мы провели исследование изменчивости индексов внутренних органов (отношение веса органа к весу тушки) и гематологических показателей сига (*Coregonus*

lavaretus), обитающего в условиях, различающихся по характеру и интенсивности загрязнения. Было доказано, что при хроническом воздействии на рыб токсичных компонентов в природных водоемах происходит увеличение относительной массы органов (Моисеенко, 1984, 1992). На основе этих результатов было сформировано представление о закономерностях токсикологического процесса и высказано предположение об "энергетической плате" на детоксикацию и выживание в условиях хронического загрязнения водоемов (Моисеенко, 1992, 1997).

Исходя из сформированной гипотезы и необходимости ее проверки с учетом всех факторов, которые могли повлиять на достоверность результатов и обоснованность выводов, спустя почти 20 лет (1996–1997 гг.) были проведены повторные детальнейшие исследования морфофизиологических показателей популяции сига в тех же районах. Загрязнение вод в этот период было значительно ниже вследствие общего экономического кризиса и сокращения производства на горно-металлургических предприятиях.

Была поставлена цель – выявить характер и устойчивость адаптивных морфофизиологических изменений; проанализировать ответные реакции организма рыб на токсичную нагрузку и ее снижение; дать понимание механизмам выживания в антропогенно измененных условиях в свете концепции С.С. Шварца

К настоящему времени завершены и другие исследования по сигам оз. Имандра, результаты которых необходимы для обсуждения и понимания причин и механизмов морфофизиологической изменчивости рыб: выявлены закономерности развития токсикологического процесса организма на основе гематологических показателей (Моисеенко, 1998), дана характеристика патологий рыб с использованием гистологических данных (Моисеенко, Лукин, 1999) и изучены изменения на биохимическом уровне (Кирилюк, Смирнов, 1993; Смирнов, Кирилюк, 1994).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основу работы составили материалы по морфофизиологическим показателям малотычинкового сига – *Coregonus lavaretus*. Род сиговых рыб занимает доминирующее положение в рыбной фауне многих водоемов северных регионов мира. Слагающие его виды являются полиморфными, в различных водоемах способны образовывать многочисленные формы и расы. Это указывает на эволюционную молодость и высокую пластичность сиговых рыб (Решетников, 1980). Вместе с тем они узко адаптированы к существованию в условиях холодного климата – оксифильны и холодолюбивы, стенобионтный характер обусловливает высокую требовательность к качеству вод и быструю их реактивность на изменение экологической обстановки в водоеме. С одной стороны, данные виды уязвимы к антропогенной нагрузке, с другой – способны быстро видоизменяться и адаптироваться к изменяющимся условиям среды.

Требованиям для исследований по оценке воздействий загрязнения на рыб отвечают в большей степени бентофаги, которые не совершают больших миграций, что позволяет получать массовый материал по изменению физиологических показателей с привязкой к уровням загрязнения в пределах ареала обитания популяции. На озере Имандра были выделены следующие зоны по степени загрязнения вод токсичными веществами ($\Sigma C_i/ПДК_i$): I) высокие дозы (20–500), II) хронические (3–20), III) низкие (1–10), а также зоны IV) воздействие подогретых вод АЭС (Δt 3–8°С) и V) условный контрольный участок, где уровень загрязнения приближался к значениям ПДК.

Рыб в выделенных зонах отлавливали стандартным набором донных сетей длиной 25 м и высотой 1.5 м. В 1978–1979 гг. были использованы сети с размером ячеи 36 –40 мм; в 1996–1997 гг. – набор сетей (производство Lundgren Fiskeredskapsfabrik AB, Швеция) с ячеей 10, 12.5, 16.5, 22, 25, 30, 38 и 46 мм из нейлонового монофеламента. Это позволило охватить большее число размерных групп. Гематологический анализ проводили на живой рыбе по методике О.Н.Крылова (1974). По клиническим и патологоанатомическим симптомам отмечались признаки интоксикации рыб и патологических изменений в организме. После обработки рыб по общебиологической схеме (Правдин, 1966) проводилось взвешивание органов (жабры, печень, почки и сердце) на электронных весах с точностью до 0.05 г.

Индексы органов определяли как отношение их веса к тушке рыбы, что исключало влияние таких вариабельных факторов, как степень наполнения желудка и др. Упитанность определяли по Кларк (вес тушки к длине рыбы). Данный показатель рыб в последние годы получил новое широкое применение в экотоксикологических исследованиях под названием "индекс состояния организма" (Adams, Ryon, 1994). Статистическая обработка данных велась на персональном компьютере "Digital" по пакету STATISTICA прикладных программ фирмы "StatSoft Inc."

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Естественная вариабельность морфофизиологических показателей

При изучении влияния загрязнения на морфофизиологические показатели рыб необходимо достаточно строго подходить к идентичности сравниваемых групп и исключить естественную вариабельность показателей, которая может зависеть от эндогенных (возраст, пол, зрелость гонад) и экзогенных (сезонная динамика условий

Таблица 1. Возрастная изменчивость индексов органов сига (‰) оз. Имандра

Возраст	Сердце	Печень	Почки	Жабры
2+	2.27 ± 0.5 / 9	8.03 ± 0.6 / 6	7.02 ± 0.8 / 8	–
3+	2.04 ± 0.2 / 45	9.6 ± 0.43 / 39	7.3 ± 0.2 / 58	16.9 ± 0.5 / 20
4+	1.85 ± 0.1 / 104	9.83 ± 0.3 / 109	7.3 ± 0.2 / 120	17.4 ± 0.3 / 46
5+	1.66 ± 0.1 / 107	10.4 ± 0.4 / 104	8.0 ± 0.2 / 95	16.5 ± 0.3 / 29
6+	1.61 ± 0.1 / 30	10.6 ± 1.1 / 21	7.8 ± 0.5 / 18	16.8 ± 0.7 / 7
7+	1.65 ± 0.1 / 14	11.3 ± 0.5 / 4	6.5 ± 0.9 / 3	–

Примечание. Здесь и далее над чертой – средние значения, под чертой – число исследованных рыб.

среды, обеспеченность кормом и др.) факторов. Поэтому в первую очередь проведен детальный анализ влияния этих факторов на индексы органов у рыб контрольной группы из относительно чистых районов. Достоверные различия между индексами органов у рыб близких возрастных групп не выявлены (табл. 1). Можно лишь говорить о тенденции снижения индекса сердца и увеличения индексов печени и почек по мере взросления рыб. Половые различия установлены у половозрелых самок (4–5-я стадии зрелости гонад) по индексу печени, для неполовозрелых особей половой диморфизм не выявлен (табл. 2). Эти результаты хорошо согласуются с литературными данными (Добринская, 1964а; Божко, 1969; Смирнов и др., 1972).

Сезонная динамика условий среды отражается на морфофизиологических показателях – зимой индексы внутренних органов наиболее высокие (см. табл. 2), что объясняется как наиболее напряженными и сложными условиями существования в период длительной полярной зимы – синдром зимнего стресса (Lemly, 1996), так и снижением запасов жира. Самые низкие индексы – в летне-осенний период наиболее благоприятного нагула.

Особенности токсикологического процесса у рыб из зон загрязнения

Для понимания изменчивости морфофизиологических показателей кратко остановимся на характеристике токсикологического процесса в организме рыб, информативную картину которого дают гематологические показатели (Моисеенко, 1998).

В зоне высоких доз загрязнения (I) течение токсикологического процесса стремительное, происходят массовая деструкция и разрушение эритроцитов, свидетельствующие о скоротечной гибели организмов: при концентрации гемоглобина, близкой к норме (80–110 г/л), резко возрастает СОЭ – с 2 (в норме) до 11 мм/ч. В зонах хронических доз (II и III) изменения гематологичес-

Таблица 2. Сезонная и половая изменчивость индексов органов сига (‰) оз. Имандра

Сезон	Пол и стадия зрелости гонад	Сердце	Печень	Почки	Жабры
Зима	Самки, I–II	1.9 ± 0.1 / 20	14.3 ± 0.6 / 11	11.0 ± 0.6 / 14	18.5 ± 0.6 / 16
	Самцы, I–II	1.9 ± 0.1 / 18	12.5 ± 0.5 / 13	11.1 ± 0.6 / 15	17.8 ± 0.5 / 17
Весна	Самки, I–II	1.96 ± 0.1 / 127	12.4 ± 0.3 / 166	7.9 ± 0.2 / 204	18.7 ± 0.4 / 44
	Самцы, I–II	2.3 ± 0.2 / 81	11.9 ± 0.3 / 127	7, 7 ± 0.2 / 171	19.8 ± 0.6 / 23
Осень	Самки, II–III	1.72 ± 0.1 / 126	10.3 ± 0.2 / 248	7.2 ± 0.1 / 254	16.9 ± 0.3 / 60
	Самцы, II–III	1.78 ± 0.1 / 84	9.6 ± 0.3 / 167	7.3 ± 0.2 / 173	17.7 ± 0.6 / 28
	Самки, IV–V	1.56 ± 0.1 / 100	16.7 ± 0.5 / 42	6.9 ± 0.3 / 71	17.8 ± 0.7 / 16
	Самцы, IV–V	1.82 ± 0.1 / 42	9.0 ± 0.3 / 44	7.0 ± 0.4 / 51	17.1 ± 0.8 / 12

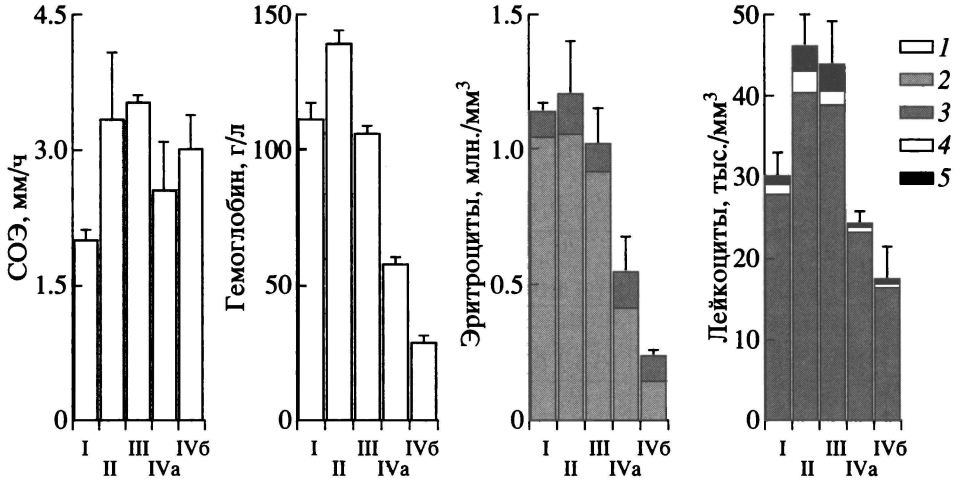

Рис. 1. Изменение гематологических показателей рыб на различных стадиях токсикоза: I – контакта; II – мобилизации; III – дестабилизации; IVа,б – деградации.

1 – зрелые эритроциты; *2* – незрелые эритроциты (полихроматофильные, базофильные и нормобласты); *3* – лимфоциты; *4* – моноциты; *5* – нейтрофилы.

ких показателей свидетельствуют о более медленном развитии токсикоза или стабилизации хронических процессов. Стадо рыб по концентрации гемоглобина в крови в этих зонах крайне дискретно, встречаются особи с высокими показателями – до 160 г/л (сгущение крови) и крайне низкими – до 20 г/л (анемия). Эта вариабельность определяется как продолжительностью действия токсикантов, так и индивидуальной толерантностью рыб к их действию. В зоне влияния подогретых вод (IV) степень варьирования гематологических показателей высокая (гемоглобин 60–180 г/л), что связано с действием повышенных температур и адаптацией к ним.

На основе гематологических исследований выделены четыре стадии токсикоза: контакта, мобилизации, дестабилизации и деградации (Моисеенко, 1998). На рис. 1 показаны изменения значения гемоглобина, СОЭ, содержания эритроцитов и незрелых форм, а также клеток белой крови на выделенных стадиях. На первых двух стадиях токсикологического процесса в русло крови поступают молодые и резервные клетки, что приводит к сгущению крови, на мазках крови наблюдается картина полихромазии и анизацитоза, появляются аномальные деления клеток, повышается содержание лейкоцитов и изменяется лейкоцитарная формула в направлении увеличения доли молодых лимфоцитов, нейтрофилов и моноцитов. В ряде токсикологических экспериментальных работ (Крылов, 1974; Иванова, 1976; Житенева и др., 1989) отмечено также повышение уровня гемоглобина как первой реакции на воздействие ядов.

На стадии дестабилизации процессы разрушения клеток компенсируются резервными клетками. Эту стадию, с определенной долей условности, можно принять за критический порог необратимых изменений. Методически его можно установить для сигов по концентрации гемоглобина 80 г/л и наличию на мазках молодых, разрушающихся и патологических клеток. В случае истощения защитных функций организма на стадии деградации происходит постепенное разрушение клеток и развивается анемия, которая приводит к преждевременной элиминации особей.

С.С. Шварц (1980) сгущение крови рассматривал как один из механизмов адаптации организмов к экстремальным условиям. Наши данные показывают, что для рыб на первых стадиях действия токсичных веществ система кроветворения реагирует как защитная функция путем мобилизации молодых и резервных клеток.

Влияние загрязнения на индексы внутренних органов

Для оценки влияния загрязнения на морфофизиологические показатели в каждой зоне рассматривалась группа рыб, отловленных в летне-осенний период благоприятного нагула, близкого возрастного состава (4+, 5+ и 6+), состоящая только из неполовозрелых особей, что позволило нам исключить естественные вариации показателей. Для всех обследованных групп рыб обеспеченность пищей была достаточной. В зонах токсичного загрязнения вод сопутствующее эвтрофирование приводит к формированию достаточно кормных пастбищ, представленных несколькими устойчивыми к загрязнению видами хирономид и олигохет (Моисеенко, Яковлев, 1990; Моисеенко, Лукин, 1999).

Сердце. В условиях экологического оптимума индекс сердца сигов наименьший. При токсичной

нагрузке у рыб происходит наращивание массы органа – величина индекса может увеличиваться на 60% (табл. 3). Очевидно, действие токсических веществ на организм приводит к мобилизации его защитных функций и ускорению обмена веществ, что в свою очередь обусловливает нагрузку на сердце и вызывает его адаптивные перестройки. Имеются многочисленные экспериментальные данные (Hughes, Abeney, 1977; Smart, 1978; Маляревская, 1979; Лукьяненко, 1983; Карпович, Лукьяненко, 1988; "Aquatic toxicology...", 1988; Флеров, 1989) о том, что в условиях токсичных нагрузок учащается ритм дыхания, появляется тахикардия и увеличивается потребление кислорода, что создает нагрузку на сердце и может объяснить причину наращивания его массы. Таким образом, индекс сердца связан с уровнем метаболизма рыб. С.С. Шварц (1980, с. 41) подчеркивал, что интенсификация обмена веществ ведет к увеличению размеров сердца, и эта закономерность характерна для рыб, подвергающихся действию токсичных веществ.

Печень. В организме играет большую роль по детоксикации вредных веществ. В токсичных условиях относительная масса этого органа увеличивается. Самые высокие индексы печени характерны для зон хронического загрязнения – по отношению к норме относительная масса печени может увеличиваться в 5–7 раз (см. табл. 3). Для этой зоны характерны и наиболее низкие показатели гемоглобина, что свидетельствует о взаимосвязанности изменений индекса печени и гемоглобина. Например, максимальное значение индекса печени сига 62‰ (при норме 9–10‰) соответствовало концентрации гемоглобина 23 г/л. Таким образом, нарастание массы органа, связанное с процессами детоксикации в организме, продолжается и в IV стадии деградации. Можно предположить, что сохранение жизнедеятельности данной особи при столь низком содержании гемоглобина могло быть обусловлено высокой степенью защиты, которая проявилась в способности увеличивать относительную массу печени в 6 раз.

В условиях высоких доз токсикантов, очевидно, факторы разрушения превалируют над механизмами защиты, поэтому увеличение индекса печени ниже по отношению к группе рыб, подвергающихся длительному воздействию хронических доз, хотя увеличение достоверно. Для сигов оз. Имандра отмечена липоидная дегенерация печени с признаками некроза клеток и разрастания соединительной ткани (Моисеенко, Лукин, 1999). Наряду с патологическими изменениями сохраняются и нормальные ткани печени, что можно объяснить взаимосвязью процессов деструкции и регенерации. В зависимости от их соотношения определяется жизнеспособность особей.

Тепловой фактор не вызывает столь серьезных перестроек данного органа, хотя достоверное увеличение ее массы у рыб этой зоны может также свидетельствовать об интенсификации обмена веществ в условиях теплового стресса.

Следует отметить, что в современный период снижения уровня загрязнения индекс печени, хотя и сохраняет высокие значения, в среднем снизился в 2 раза по сравнению с 1978–1979 гг. Печень эволюционно определена как система детоксикации организма, поэтому ее масса наиболее чутко реагирует на токсичную нагрузку. S.M. Adams и M.G. Ryon (1994) показали информативность критерия увеличения индекса печени на токсичную нагрузку и его значимость в индикации здоровья рыб и состояния популяции при загрязнении природных водоемов.

Биохимические данные свидетельствуют об активизации в печени рыб из загрязненных водоемов ферментов (цитохромов, монооксидазы и др.), ответственных за детоксикацию (Сидоров, Юровицкий, 1991; Смирнов, Кирилюк, 1994). В ряде экспериментальных работ по влиянию ядов на рыб можно встретить подтверждение увеличения биохимической активности в печени (Высоцкая и др., 1994; Немова и др., 1994). Для выживания в условиях влияния хронических доз токсикантов рыбы увеличивают массу печени вследствие активизации системы детоксикации. Американские исследователи (Adams, Ryon, 1994) указывают, что в условиях воздействия на рыб хронического загрязнения увеличиваются: 1) способность печени продуцировать энзимы для детоксикации; 2) накопление гликогена и липидов и 3) процессы превращения протеинов и липидов в физиологически свободную энергию. Таким образом, уровень метаболизма по детоксикации веществ в печени связан с ее относительными размерами. Бесспорно, что на относительную массу печени могут влиять и патологические изменения органа. Способность этого органа к регенерации ткани как защитная функция организма широко известна. Этим объясняется, что в условиях длительного воздействия низких доз токсикантов значения индекса печени много выше по сравнению с зоной высоких доз.

Почки. Основная функция почек заключается в выделении продуктов жизнедеятельности рыб, головной отдел участвует в процессах кроветворения. С.С. Шварц (1958) в работе "Метод морфофизиологических индикаторов в экологии животных" делает определенный акцент на том, что относительный вес почек является чутким индикатором уровня обмена веществ как у гомойотермных животных, так и у пойкилотермных, однако литературные данные об исследовании индексов почек рыб отсутствуют.

Анализ изменчивости почек в зонах загрязнения выявил их высокую реактивность на изменение экологической обстановки в водоеме и токсическую нагрузку. Во всех зонах загрязнения наблюдается статистически достоверное увеличение массы почек (см. табл. 3), что свидетельствует о

Таблица 3. Морфофизиологические показатели рыб в условиях загрязнения вод токсичными веществами – высоких (I), хронических (II), слабых доз (III), а также подогретыми водами АЭС (IV) и в условно чистом контрольном районе (V)

Зона	Период, годы	Превышение ПДК по токсичным веществам $\Sigma(C_i/ПДК_i)$	Гемоглобин		Индексы органов, ‰								Упитанность	
			г/л	*t*	сердце	*t*	печень	*t*	почки	*t*	жабры	*t*	по Кларк	*t*
I	1978–1979	40–500	88.3 ± 3.1 / 40	5.8***	1.68 ± 0.05 / 41	4.4***	9.9 ± 0.3 / 49	5.8***	8.95 ± 0.5 / 9	3.8***	22.9 ± 0.5 / 48	3.4***	1.19 ± 0.02 / 53	5.5***
	1996–1997	20–80	91.7 ± 1.9 / 38	6.3***	1.65 ± 0.04 / 53	3.8***	9.8 ± 0.4 / 46	4.4***	7.8 ± 0.4 / 83	2.2*	–		1.18 ± 0.1 / 87	5.9***
II	1978–1979	8–20	73.6 ± 4.9 / 40	6.8***	1.59 ± 0.04 / 164	2.8**	21.3 ± 1.6 / 49	7.9***	8.2 ± 0.4 / 20	3.1***	21.6 ± 0.6 / 37	0.9	1.25 ± 0.02 / 57	7.0***
	1996–1997	5–15	79.3 ± 2.6 / 33	9.1***	1.61 ± 0.07 / 32	2.2*	13.2 ± 0.8 / 25	5.9***	7.8 ± 0.3 / 41	2.8**	–		1.27 ± 0.02 / 52	9.5***
III	1978–1979	3–10	110 ± 5.8 / 9	0.1	1.7 ± 0.06 / 9	3.5**	10.1 ± 0.8 / 9	2.9**	8.1 ± 0.7 / 9	1.8	23.0 ± 0.9 / 9	2.0	1.1 ± 0.5 / 9	1.3
	1996–1997	2–5	94.0 + 1.7 / 80	5.8***	1.77 ± 0.05 / 65	5.1***	10.6 ± 0.3 / 72	8.6***	8.1 ± 0.2 / 75	4.6***	–		1.14 ± 0.01 / 100	3.9***
IV	1978–1979	Δt 3–8°	116 ± 3.4 / 50	1.3	1.53 ± 0.04 / 65	1.8	9.4 ± 0.3 / 66	4.6***	7.9 ± 0.2 / 31	4.2***	21.0 ± 0.3 / 80	1.8	1.16 ± 0.05 / 50	4.4***
	1996–1997	Δt 3–5°	104 ± 3.4 / 20	1.5	1.8 ± 0.12 / 26	2.9**	8.5 ± 0.3 / 31	2.1*	–		–		1.04 ± 0.01 / 49	1.5
V	1978–1997	<1	111 ± 2.2 / 43		1.41 ± 0.04 / 44		7.6 ± 0.3 / 50		6.7 ± 0.2 / 67		20.1 ± 0.3 / 70		1.05 ± 0.02 / 75	

Примечание: *t* – отличия между группами рыб из зон загрязнения и контрольного района достоверны: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0{,}01$; *** – $p < 0.001$.

возрастании роли данного органа по выведению продуктов метаболизма и токсичных соединений.

Показано (Юровицкий, Сидоров, 1993), что при отравлении в почках рыб происходят наиболее значимые изменения на биохимическом уровне. Следует отметить, что в условиях озера Имандра под воздействием тяжелых металлов в почке происходят патологические изменения. Для рыб характерны такие заболевания, как нефрокальцитоз и фиброэластоз (Моисеенко, Лукин, 1999). Поэтому увеличение массы органа в зонах высокой и средней токсичности может являться интегральным результатом патологических изменений и повышения уровня метаболизма в организме. Несмотря на снижение уровня загрязнения вод и заболеваемости рыб в современный период, их индексы почки, как и других органов, остаются такими же высокими, как и 20 лет назад. Достаточно высоки индексы почек у рыб и в зоне низких доз токсичных веществ, где патологии почки не выявлены, а также в зоне влияния подогретых вод. Возрастание роли этого органа по выведению продуктов метаболизма при его повышении может рассматриваться как один из механизмов адаптации рыб к любым экстремальным условиям.

Жабры. Играют в организме рыб важную физиологическую роль как орган дыхания. Однако, к сожалению, в литературе данные по относительному весу этого органа встречаются редко (Божко, 1969). Более высокие индексы жабр сигов наблюдались в зонах загрязнения (см. табл. 3). Возможно, что под действием токсичных веществ, содержащихся в воде, защитная функция жабр проявляется в разрастании и утолщении их эпителия, что отражается на их относительной массе. С другой стороны, многочисленными экспериментами доказано, что воздействие токсичных веществ или других стрессоров приводит к учащению ритма дыхания, гипервентиляции жабр и повышению потребления рыбами кислорода (Веселов, 1969; Маляревская, 1979; Лукьяненко, 1983; Карпович, Лукьяненко, 1988; "Aquatic toxicology...", 1988). Ускорение метаболизма, повышение потребления кислорода под действием токсичных веществ приводит к возрастанию физиологической роли жабр, что создает дополнительную нагрузку на орган и в результате увеличивается относительная их масса.

Изменение показателей жиронакопления

Жиронакопление тесно связано со всеми физиологическими процессами в организме рыб, поэтому может быть индикатором адаптивных изменений в организме. Литературные токсикологические данные, полученные в экспериментах, часто свидетельствуют об истощении рыб и снижении их веса и жирности под влиянием токсичных веществ (Метелев и др., 1971; Лукьяненко, 1983).

Наши данные, полученные в природных водоемах, раскрывают противоположную картину: в условиях хронического загрязнения природного водоема у сига и ряпушки к осени наблюдается повышенное жиронакопление (упитанность и количество внутреннего жира) по сравнению с рыбами из контрольных районов (Моисеенко, 1992, 1997). Результаты исследования показывают, что у рыб в зонах хронической интоксикации упитанность достоверно выше по сравнению с контрольным районом (см. табл. 3). Получены также биохимические данные, которые подтвердили повышение в мышцах уровня запасных липидов у рыб из этих зон по сравнению с незагрязненными районами (Кирилюк, Сидоров, 1994).

В работах Г.В. Никольского (1974), С.С. Шварца (1980) жиронакопление рассматривается как один из механизмов образования энергетического "депо" при воздействии на популяцию неблагоприятных природных факторов. На биохимическом уровне М.И. Шатуновским (1993) показано, что у молоди рыб в критические периоды жизни, например при зимовке или скате проходных и полупроходных рыб в море, повышается содержание липидов в красных мышцах, жабрах, кишечнике, увеличивается содержание фосфолипидов и высоко насыщенных жирных кислот линоленового ряда. А.Ф. Кирилов (1983) приводит факты, что в процессе адаптации сига к новым условиям водохранилища он создает значительные запасы энергетических субстратов, в результате повышаются упитанность и количество внутреннего жира. Ю.Г. Юровицким и В.С. Сидоровым (1993) показано, что у ряпушки из озера, куда попали гербициды, во всех системах организма отмечено повышение уровня содержания фосфолипидов.

Можно предположить, что под влиянием хронического загрязнения среды стимулируется включение механизмов регуляции роста и жиронакопления рыб, поскольку для выживания в экстремальных условиях организм должен обладать определенным энергетическим резервом.

Характер изменения липидного статуса рыб при остром кратковременном воздействии токсичных веществ резко отличается от хронического воздействия. В первом случае проявляется ярко выраженная клеточная патология, при которой повышается концентрация лизолицитина; во втором случае происходит реабилитация организма за счет синтеза липидов (Юровицкий, Сидоров, 1993).

Таким образом, биохимические механизмы объясняют различия в процессах жиронакопления рыб в условиях острой и хронической интоксикации, раскрывают причины увеличения показателей упитанности и количества внутреннего жира. С экологической точки зрения способность особей перестраивать обмен веществ в сторону отложения жиров вместо расхода пластических веществ на рост является одним из механизмов реагирования на стрессовую ситуацию и выжива-

Рис. 2. Схема развития токсикоза организма рыб.

ния, который в условиях загрязнения приобретает адаптивную ценность.

Обоснование понятия "энергетической платы" на детоксикацию

Загрязнение окружающей среды является фактором, стремительно (в эволюционном времени) изменяющим условия обитания организмов, что создает экстремальность для их существования и выживания. Появляется новое качество – токсичность среды. Условия прошлого предопределяли формирование сочетаний признаков, позволяющих виду выживать в определенном диапазоне колебаний абиотических факторов (Шварц, 1980). "Организмы не предназначены, не адаптированы ни для настоящего, ни к будущему не приспособлены – они являют собой живые следствия собственного прошлого" (Бигон и др., 1989). На изменение условий жизни, включая токсичное загрязнение, организмы реагируют в соответствии с эволюционно определенными механизмами выживания в стрессовой ситуации. Саморегуляторные механизмы – это общие свойства, выработанные у животных в процессе исторического развития, они призваны не обеспечивать стабильность, а уравновешивать с изменяющимися условиями среды и направлены на выживание вида (Никольский, 1974). Организмы преадаптированы к колебаниям абиотических параметров в пределах исторического их развития, т.е. имеют потенциальные адаптации, которые проявляются при вариабельности параметров среды (Яблоков, Юсуфов, 1981).

Анализ результатов исследования морфофизиологических показателей сига оз. Имандра показывает, что в экстремальных условиях, создаваемых токсичным воздействием, происходит увеличение массы органов. Можно предположить, что высокая реактивность функционально важных органов связана с интенсификацией обменных процессов по детоксикации и выведением продуктов метаболизма. Увеличение относительной массы органов и сгущение крови в условиях действия хронического загрязнения является следствием повышения уровня метаболизма, что нашло подтверждение в последующих биохимических исследованиях (Сидоров, Юровицкий, 1991; Юровицкий, Сидоров, 1993; Немова и др., 1994; Adams, Ryon, 1994). Вся регуляция взаимодействия рыб с изменяющимися условиями среды идет через изменение обмена веществ (Никольский, 1974). Логично заключить, что в экстремальных условиях загрязнения вод в первую очередь включаются общебиологические механизмы реагирования на стрессовую ситуацию. В случае, когда изменения выходят за рамки адаптационных возможностей вида, в организме развиваются патологии и дисфункции, которые приводят к его гибели. Поскольку мобилизация защитных функций организма происходит во взаимосвязи с патологическими изменениями в нем, то сложно провести грань между ними.

В обобщенном виде схема развития токсикологического процесса у рыб представлена на рис. 2. Теоретически механизмы защиты достигают максимальной мобилизации на компенсационном пороге, что позволяет снизить или затормозить развитие патогенеза, критический порог характеризуется истощением защитных функций, когда патологические изменения в организме начинают превалировать, что приводит в конечном итоге к летальному исходу. Вместе с тем стадо рыб по заболеваемости дискретно, что может объясняться не только продолжительностью и силой действия токсикантов, но и индивидуальной толерантностью особей к их действию.

Возникает дискуссионный вопрос об адаптивных изменениях, позволяющих популяции, несмотря на токсичную нагрузку, существовать и поддерживать численность в условиях длительного загрязнения. В нашем примере оз. Имандра загрязняется более полувека, однако популяция поддерживает свою численность и продолжает воспроизводство (Моисеенко,1997). В условиях хронических и слабых доз загрязнения индексы внутренних органов достоверно выше по отношению к контрольной группе рыб и сохраняют близкие повышенные значения из поколения в поколение в течение 20 лет.

Основываясь на общебиологическом законе реагирования особей на стрессовую ситуацию и концепции С.С. Шварца о том, что любые дополнительные энергетические затраты ведут к увеличению массы внутренних органов, приходим к заключению – мобилизация защитных функций организма, проявляющаяся в увеличении индексов внутренних органов, свидетельствует о дополнительной "энергетической плате" организма, связанной с детоксикацией и его выживанием в техногенно-трансформированных условиях среды.

Таким образом, адаптивную ценность в современных условиях загрязнения вод приобретают перестройки организма, связанные с их способностью повышать уровень метаболизма в соответствии с эволюционно определенными механизмами повышения жизнеспособности, их преадаптацией к неблагоприятным условиям. Увеличение массы внутренних органов позволяет особи выдерживать напряженный энергетический баланс, а перестройка обмена веществ в сторону запасания жиров создает необходимое энергетическое "депо". Особи, способные выдерживать дополнительные энергетические затраты на детоксикацию проникающих в организм слабых доз ядов, приобретают преимущества для выживания в условиях загрязнения среды.

Что касается самого метода морфофизиологических индикаторов, то С.С. Шварц (1980) отмечал недопустимость упрощенного подхода к нему, когда вес того или иного органа используется "как термометр", с помощью которого можно определить интенсивность метаболизма в энергетических единицах. Необходимо "использовать вес органов в качестве индикаторов, указателей вероятного изменения уровня обмена веществ, получая возможность вскрыть причины изменений энергии жизнедеятельности организмов в зависимости от сочетания внешних условий или популяционной структуры".

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Концепция С.С. Шварца об изменчивости морфофизиологических показателей организмов в экстремальных условиях, к каковым бесспорно можно отнести и загрязнение окружающей среды, сохранила высокую актуальность при изучении современных экологических проблем. Результаты изучения индексов внутренних органов рыб в условиях загрязнения природного водоема обосновали необходимость поиска дополнительных биохимических, гистологических и токсикологических данных, объясняющих причины и механизмы морфофизиологических перестроек, их значимость для живых организмов с экологической точки зрения.

Мобилизация защитных функций организма при их отравлении приводит к увеличению индексов внутренних органов на фоне их патологических изменений. Способность особей выдерживать дополнительные "энергетические затраты" на детоксикацию и изменять обмен веществ в сторону образования энергетического "депо" в ущерб пластическому росту приобретает адаптивную ценность в современных условиях загрязнения окружающей среды.

В последние годы проблема антропогенных микроэволюционных преобразований в популяциях приобретает высокую актуальность. В биологии накопилось много примеров о том, что органический мир реагирует на загрязнение окружающей среды активными микроэволюционными процессами (Колчинский, 1990; Северцов, 1990). Например, в 1978–1979 гг. индексы органов у рыб в период максимального загрязнения были высокими по сравнению с нормой, к 1996–1997 гг. качество вод улучшилось, однако, несмотря на значительное снижение заболеваемости рыб, индексы органов сохранили свои повышенные значения. Если предположить, что в условиях хронической интоксикации преимущество для выживания будут получать особи, способные выдерживать повышенный уровень метаболизма и увеличивать массу функционально важных органов, то частота аллелей в популяции, определяющих данный признак, может увеличиваться. Однако без дополнительных генетических исследований сложно ответить на вопрос – насколько эти изменения приобрели стабильность.

Мы надеемся, что теоретические аспекты морфофизиологической изменчивости организмов в условиях загрязнения природных водоемов и подтверждающие их примеры будут актуальны для ученых, развивающих направление эволюционной адаптации диких животных к антропогенным факторам. В эволюции едва ли можно осмыслить явления, не опираясь на экологическую точку зрения, т.е. на представление о взаимодействии между организмами и их физическим, химическим и биологическим окружением (Dobzhansky, 1954).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.; Т. 2. 447 с.

Божко А.М. Опыт применения морфо-физиологических индикаторов в экологии рыб. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1969. 20 с.

Брусынина И.Н. Морфо-физическая характеристика озерного гольяна и изменения интерьерных показателей в зависимости от условий существования. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1971. 20 с.

Веселов Е.А. Изменение газообмена рыб под влиянием токсических загрязнений вод // Материалы IV медико-биологической конф. Петрозаводск, 1969. С. 255–257.

Высоцкая Р.У., Лызлова М.В., Юровицкий Ю.Г., Сидоров В.С. Изменение лизосомальных ферментов печени рыб при действии экологических факторов // Изв. РАН. Серия биологич. 1994. № 4. С. 611–616.

Грант В. Эволюционный процесс. М.: Мир, 1991. 488 с.

Добринская Л.А. Возрастные изменения относительного веса внутренних органов рыб // Зоол. журн. 1964а. Т. 1. Вып. 44. С. 72–79.

Добринская Л.А. Органометрия некоторых видов рыб Обского бассейна. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1964б. 20 с.

Житенева Л.Д., Полтавцева Т.Г., Руднецкая О.А. Атлас нормальных и патологически измененных клеток крови рыб. Ростов-на-Дону: Ростовское кн. изд-во, 1989. 110 с.

Иванова Н.Т. Метод морфологического анализа крови в ихтиопатологических исследованиях // Изв. ГосНИОРХ. 1976. № 105. С. 114–117.

Карпович Т.А., Лукьяненко В.И. Влияние токсикантов на кардиореспираторную систему рыб // Экспериментальная водная токсикология. Рига: Зинатне, 1988. С. 5–36.

Кирилов А.Ф. Стратегия экологической адаптации сига в экстремальных условиях. Новосибирск: Наука, 1983. 106 с.

Кирилюк С.Д., Смирнов Л.П. Влияние различных факторов окружающей среды на белковый и полипептидный состав различных тканей рыб. I. Исследование методом жидкостной хроматографии // Биохимические методы в экологических и токсикологических исследованиях. Петрозаводск: Изд-во Карел. научн. центра РАН, 1993. С. 41–46.

Колчинский Э.И. Эволюция биосферы. Л.: Наука, 1990. 236 с.

Крылов О.Н. Методические указания по гематологическому обследованию рыб в водной токсикологии. Л.: Изд. ГосНИОРХ, 1974. 40 с.

Лукьяненко В.И. Ихтиотоксикология. М.: Агропром, 1983. 383 с.

Маляревская А.Я. Обмен веществ у рыб в условиях антропогенного эвтрофирования водоемов.: Докт. дис. Киев, 1979. 253 с.

Метелев В.В., Канаев А.И., Дзасохова Н.Г. Водная токсикология. М.: Пищевая промышленность, 1971. 248 с.

Моисеенко Т.И. Изменение физиологических показателей рыб как индикатор качества водной среды // Мониторинг природной среды Кольского Севера. Апатиты, 1984. С. 51-57.

Моисеенко Т.И. Эколого-токсикологические основы нормирования антропогенных нагрузок на водоемы Субарктики (на примере Кольского Севера): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1992. 42 с.

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

Моисеенко Т.И. Гематологические показатели рыб в оценке их токсикозов (на примере сига *Coregonus lavaretus*) // Вопросы ихтиологии. 1998. Т. 38. № 3. С. 371–380.

Моисеенко Т.И., Яковлев В.А. Антропогенные преобразования водных экосистем Кольского Севера. Л.: Наука, 1990. 220 с.

Моисеенко Т.И., Лукин А.А. Патологии рыб в загрязняемых водоемах Субарктики и их диагностика // Вопросы ихтиологии. 1999. Т. 39. № 4. С. 535–547.

Немова Н.Н., Крупнова М.Ю., Кайвяряйнен Е.И., Волков И.В. Влияние токсических факторов на протеолетическую активность в икре и ранних личинках рыб // Изв. РАН. Сер.биологич. 1994. № 4. С. 605–610.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. М.: Пищевая промышленность, 1974. 446 с.

Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. I. 328 с.; Т. II. 376 с.

Патин С.А. Влияние загрязнений на биологические ресурсы и продуктивность Мирового океана. М.: Пищевая промышленность, 1979. 304 с.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 375 с.

Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.

Северцов А.С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. № 5. С. 579–589.

Сидоров В.С., Юровицкий Ю.Г. Перспективы использования биохимических методов регистрации экологических модуляций // Экологические модификации и критерии экологического нормирования. Л.: Гидрометеоиздат, 1991. С. 264–278.

Смирнов В.С., Божко А.М., Рыжков А.П., Добринская Л.А. Применение метода морфологических индикаторов в экологии рыб // Труды СевНИОРХ. Петрозаводск, 1972. № 7. 168 с.

Смирнов Л.П., Кирилюк С.Д. Влияние загрязнений окружающей среды на фракционный состав низкомолекулярных пептидов из различных тканей сигов // Изв.РАН. Серия биологич. 1994. № 4. С. 617–622.

Флеров Б.А. Эколого-физиологические аспекты токсикологии пресноводных животных. Л.: Наука, 1989. С. 144 с.

Шатуновский М.И. О некоторых особенностях липидного обмена в раннем патогенезе рыб // Изв. РАН. Сер. биологич. 1993. № 1. С. 16–20.

Шварц С.С. Метод морфофизиологических индикаторов экологии животных // Зоол. журн. 1958. Т. 37. № 4. С. 58–63.

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.

Шварц С.С., Большаков В.Н., Пястолова О.А. Новые данные о различных приспособлениях животных к изменению среды обитания // Зоол. журн. 1964. Т. 13. № 4. С. 43–58.

Юровицкий Ю.Г., Сидоров В.С. Эколого-биохимический мониторинг и эколого-биохимическое тестирование в районах экологического неблагополучия // Изв. РАН. Сер. биологич. 1993. № 1. С. 74–82.

Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. М.: Высшая школа, 1981. 343 с.

Adams S.M., Ryon. A comparison of health assessment approaches for evaluating the effects of contaminant-related stress on fish populations // J. Aquatic Ecosystem Health. 1994. № 3. P. 15–25.

Aquatic toxicology and Hazard Assessment: 10th volume. Eds. Adams W., Chapman A., Landis W. Philadelphia, 1988. 597 p.

Dobzhansky Th. Evolution as creativ process // Cardiologia v. Suppl. 1954. 221 p.

Hughes G.M., Abeney R.J. The effects of zinc on the cardiac and ventilatory rhythms of rainbow trout (*Salmo gairdneri*, Richardson) and their responses to environmental hypoxia // Watr Research. 1977. V. 11. № 12. P. 1069–1077.

Lemly A.D. Wastewater discharges may be most hazardous to fish during winter // Environmental Pollution. 1996. V. 93. № 9. P. 169–174.

Smart G.R. Investigation of the toxic mechanisms of ammonia to fish-gas in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) exposed to acutely lethal concentration // I. Fish. Biol., 1978. V. 2. № 1. P. 93–104.