

УДК 597.554.3.615.9

ВЛИЯНИЕ ТОКСИЧЕСКОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ВЫЖИВАЕМОСТЬ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОТИПА КАРПА *CYPRINUS CARPIO* АНГЕЛИНСКИХ КРАСНУХОУСТОЙЧИВЫХ ПОРОД В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ

© 2011 г. В. М. Симонов, Л. А. Шарт

Всероссийский научно-исследовательский институт пресноводного рыбного хозяйства – ВНИИПРХ, Рыбное Московской области

E-mail: simvni50@gmail.com

Поступила в редакцию 04.03.2008 г.;
после доработки – 27.05.2010 г.

Изучено действие нитрозометилмочевины на характеристики эмбрионального и личиночного развития двух пород краснухостойчивого карпа *Cyprinus carpio* – ангелинского зеркального и ангелинского чешуйчатого. Выявлено неоднозначное влияние токсиканта на выживаемость икры и молоди рыб. Методами многомерного статистического анализа определена структура динамики изменчивости признаков морфотипа. Высказаны предположения о более стабильном развитии и о высоком адаптационном потенциале ангелинского чешуйчатого карпа на действие факторов экологического риска.

Ключевые слова: нитрозометилмочевина, морфотип, икра, личинки, выживаемость, породы, краснухостойчивый карп.

Селекционная программа по созданию пород карпа *Cyprinus carpio*, районированных для Северного Кавказа, была начата в Краснодарском крае на базе Ангелинского рыбхоза в 1961–1962 гг. (Кирпичников и др., 1967). Основным методом селекции был отбор на провокационном фоне. В результате многолетних работ удалось значительно повысить резистентность карпа к заболеваниям. В 2000 г. породы ангелинского чешуйчатого и ангелинского зеркального карпов были включены в государственный реестр охраняемых селекционных достижений (Илясов и др., 2002).

В то же время Краснодарский край характеризуется повышенным уровнем загрязнения естественных и рыбохозяйственных водоёмов. С 1990 г. применение химических средств защиты растений в сельском хозяйстве заметно снизилось. Тем не менее наметившаяся в последние годы тенденция снижения загрязнения стойкими хлорорганическими соединениями среды обитания рыб неоднозначно отразилась в накоплении этих токсикантов у гидробионтов (Короткова, 2007). Отмечено также проявление генотоксичности у многих загрязнителей в водных экосистемах (Исюмов и др., 1998; Yang et al., 2006; Минеев, 2007; Щербакова и др., 2007). В цикле экспериментальных работ по изучению отдалённых последствий действия токсикантов и химических мутагенов на ранние стадии онтогенеза плотвы *Rutilus rutilus* Таликина с соавторами (1999, 2000,

2001, 2005) выявили у сеголеток отдалённые ответы на хромосомном, клеточном, тканевом и организменном уровнях.

Установлено, что в водоёмах с повышенной антропогенной нагрузкой значительное влияние на фенотипическую изменчивость пресноводных видов рыб оказывает фактор загрязнения (Яковлев, 1992; Исюмов и др., 1998). По мнению Шатуновского с соавторами (1996), разнообразные изменения морфологического и функционального статуса рыб, наблюдаемые в зонах активного загрязнения, могут иметь наследственный характер. В связи с этим особый интерес представляет изучение влияния ксенобиотиков на особенности развития рыб и реализацию адаптивных реакций вида.

Определённый интерес представляют этапы эмбрионального развития, в течение которых интенсифицируются морфогенетические процессы, формируются эмбриональная сосудистая и другие функциональные системы, необходимые для активного образа жизни рыб (Сегмý, 1977; Макеева, 1992). В зависимости от уровня сложности структурной организации организма низкие концентрации мутагенных соединений на разных стадиях жизненного цикла способны вызывать физиологический или фармакологический стресс, провоцировать усиление или ослабление работы систем репарации (Митрофанов, Олим-

Таблица 1. Выживаемость ($M \pm m$) эмбрионов двух пород ангелинского карпа *Cyprinus carpio* в контрольном (над чертой) и опытном (под чертой) вариантах

Порода карпа	Число развивающейся икры, %			
	18 ч	36 ч	54 ч	72 ч
Ангелинский чешуйчатый	96.5 ± 1.52	91.3 ± 1.38	89.6 ± 1.72	89.2 ± 1.34
	96.0 ± 1.04	88.9 ± 4.12	88.0 ± 2.76	91.3 ± 0.72
Ангелинский зеркальный	89.0 ± 1.04	81.7 ± 2.87	79.8 ± 2.54	89.8 ± 1.67
	74.5 ± 1.53	71.4 ± 4.01	75.1 ± 2.82	71.3 ± 4.81

Примечание. Здесь и в табл. 3: $M \pm m$ — среднее значение показателя и его ошибка.

пиенко, 1980; Ильинских, 1992; Нагдалиев и др., 1995; Таликина и др., 1999, 2000, 2005; Villalobos et al., 2000).

В настоящем сообщении приведены результаты оценки токсического воздействия в период эмбриогенеза на морфогенез и жизнеспособность зародышей и личинок ангелинских пород карпа как интегральные показатели функционального состояния организма. Анализируются жизнеспособность и морфобиологические характеристики развивающегося потомства после действия токсиканта на начальных стадиях развития икры.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для воздействия использовали осеменённую икру двух пород карпа 8-го поколения селекции — ангелинского зеркального (АЗ) и ангелинского чешуйчатого (АЧ). Половые продукты отбирали у 4 самцов и 3 самок для каждой породы. Через 30 мин после осеменения часть икры (опыт) поместили в раствор нитрозометилмочевины (0.5 мг/л), в котором её содержали при перемешивании в течение 1 ч. Выбор мутагена был определён его использованием в качестве позитивного контроля на ревертирование мутаций *his* D 3050 в тесте Эймса: штамм *Salmonella typhimurium* TA98, несущий эту мутацию, ревертирует к дикому типу за счёт делеции -2С-G в последовательности С-G-С-G-С-G-С-G, находящейся недалеко от сайта мутации (Фонштейн и др., 1977).

Инкубацию опытной и контрольной икры (в двух повторностях) проводили в аппаратах Вейса при температуре 19.0–20.2°C; массовое вылупление зародышей произошло через 82 ч. Через 36 ч после вылупления и перехода на свободное плавание личинок пересадили в плавучие садки (1000 экз/м²), помещённые в рыбоводный пруд. Личинок в садках кормили естественным планктоном ежедневно в течение 14 сут. Опыт в садках провели в трёх повторностях.

В процессе инкубации и подращивания контролировали развитие икры и личинок. В момент посадки личинок в садки, а также на 5-е и 10-е сут. содержания в садках часть личинок фиксировали

в 4%-ном формалине для определения у них морфологических показателей: длины, высоты и толщины тела, длины головы и диаметра глаза. Измерения выполняли по стандартной методике (Правдин, 1966). Всего проанализировали 1512 личинок карпа.

Статистическую обработку данных проводили программными пакетами Excel и Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Выживаемость зародышей и личинок. В экспериментальных группах ангелинского карпа токсическое воздействие нитрозометилмочевины заметно проявляется в эмбриональный период развития (табл. 1, 2). Так, контрольные группы икры АЗ- и АЧ-карпа не имели различий в развитии. Воздействие токсиканта на развитие эмбрионов АЗ оказалось наиболее существенным: обработка икры препаратом вызвала повышенную (на 15–20% относительно контроля) гибель развивающихся эмбрионов за счёт возникновения летальных мутаций в течение всего инкубационного периода. Для икры АЧ-карпа различия между опытным и контрольным вариантами по этому критерию не выявлены. При этом следует отметить, что показатель выживаемости опытных эмбрионов АЧ превышает таковой в контрольном варианте АЗ (при уровне значимости $p < 0.05$), что указывает на вероятный эффект токсического воздействия.

Выращивание личинок карпа в садках первые 5 сут. не показало достоверных различий по выживаемости между опытом и контролем у сравниваемых групп рыб. Последующее содержание в садках до трехнедельного возраста от начала оплодотворения икры привело к снижению выживаемости личинок из опытных вариантов (различия между контролем и опытом для АЧ составили 16.53%, а для АЗ — 7.09%). По числу развивающихся личинок наибольший негативный эффект последствие действия токсиканта выявлен для АЧ-карпа (табл. 3).

Изменчивость морфотипа личинок. Результаты анализа изменчивости морфотипа личинок двух

Таблица 2. Достоверность различий показателя выживаемости к концу эмбрионального периода ангелинского зеркального (АЗ) и ангелинского чешуйчатого (АЧ) карпа *Cyprinus carpio*

Группа	Выживаемость, %		Критерий Стьюдента (<i>t</i>)	Уровень значимости (<i>p</i>)
	<i>M</i>	σ		
АЧ-контроль	91.65	3.36	0.61	0.58
АЧ-опыт	91.05	3.58		
АЧ-контроль	91.65	3.36	2.69	0.07
АЗ-контроль	85.08	5.06		
АЧ-контроль	91.65	3.36	11.64	0.00
АЗ-опыт	73.08	2.01		
АЧ-опыт	91.05	3.58	3.94	0.03
АЗ-контроль	85.08	5.06		
АЧ-опыт	91.05	3.58	9.55	0.00
АЗ-опыт	73.08	2.01		
АЗ-контроль	85.08	5.06	4.06	0.03
АЗ-опыт	73.08	2.01		

Примечание: *M* – среднее значение показателя, σ – стандартное отклонение.

пород ангелинского карпа в процессе их содержания в садках приведены в табл. 4.

Дискриминантный анализ позволил расположить исследуемые группы на плоскости, образованной дискриминационными функциями морфометрических признаков. Координаты центров выделяемых скоплений и групповой состав (табл. 5) показывают, что в начале опыта (1-е сут.) и на 5-е сут. содержания личинок в садках наблюдается варьирование морфотипа внутри всех контрольных и опытных вариантов (рис. 1а, 1б). Однако уже на 10-е сут. проявляются чёткие различия по морфотипу между опытной и контрольной группами АЗ-карпа (рис. 1в). Расстояние между ними возрастает вдвое: с 1.325 до 2.955 евклидовых единиц (рис. 2). В то же время для АЧ-карпа наблюдается обратная динамика. Как следует из данных табл. 5, выделяемые скопления 3 и 4 в пространстве дискриминантных функций содержат опытных и контрольных рыб

АЧ-карпа в близких соотношениях; визуально наблюдается их слияние (рис. 1в). Расстояние между центрами скоплений снижается от 1.669 до 0.677 евклидовых единиц (рис. 2).

Проведение кластерного анализа по морфотипу личинок исследованных групп ангелинского карпа позволило подтвердить обнаруженные различия изменчивости морфометрических показателей (рис. 3). Для кластеризации использована одна из иерархических агломеративных процедур – метод Уорда. Данный метод построен таким образом, чтобы оптимизировать минимальную дисперсию внутри кластеров. Как следует из полученных данных, попадание особей в один из восьми кластеров, предложенных программой, имеет прямую зависимость от её принадлежности к опытному или контрольному варианту. Так, опытные АЗ-карпы после 5 и 10 сут. содержания в садках на 95–100% располагаются в кластерах 1–5, а контрольные личинки на 70–100% – в кластерах 5–8. Опытный вариант АЧ-карпов во всех исследованных образцах на 100% имел распределение в кластерах 1–5, в то время как особи контрольного варианта были представлены практически во всех 8 кластерах.

Таблица 3. Выживаемость ($M \pm m$) личинок двух пород ангелинского карпа *Cyprinus carpio* в контрольном (над чертой) и опытном (под чертой) вариантах

Порода карпа	Число живых личинок, %	
	5 сут.	10 сут.
Ангелинский чешуйчатый	96.6 ± 4.84	98.6 ± 9.24
	98.9 ± 2.04	82.3 ± 1.66
Ангелинский зеркальный	91.5 ± 3.03	94.5 ± 1.72
	92.4 ± 5.39	87.8 ± 5.64

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты опытов дают определённое представление о характере реакции эмбрионов и личинок ангелинского карпа на токсическое и мутагенное воздействие нитрозометилмочевины и его отдалённые последствия в раннем онтогенезе. При воздействии препарата на начальных стадиях развития икры число жизнеспособных эмбрио-

Таблица 4. Пластические признаки ангелинских пород карпа *Cyprinus carpio*

Признак	Опыт, сут.			Контроль, сут.		
	0	5	10	0	5	10
Ангелинский зеркальный карп						
<i>l</i>	$\frac{8.1 \pm 0.05}{1.7}$	$\frac{12.8 \pm 0.20}{4.4}$	$\frac{14.1 \pm 0.15}{2.7}$	$\frac{8.5 \pm 0.15}{1.4}$	$\frac{11.4 \pm 0.17}{2.8}$	$\frac{14.8 \pm 0.25}{2.8}$
<i>c</i>	$\frac{2.0 \pm 0.09}{4.2}$	$\frac{3.3 \pm 0.30}{5.4}$	$\frac{3.9 \pm 0.25}{4.1}$	$\frac{2.2 \pm 0.11}{3.7}$	$\frac{3.3 \pm 0.45}{4.7}$	$\frac{3.7 \pm 0.22}{5.2}$
<i>H</i>	$\frac{1.5 \pm 0.32}{9.8}$	$\frac{2.2 \pm 0.22}{5.3}$	$\frac{3.1 \pm 0.19}{4.8}$	$\frac{1.6 \pm 0.36}{4.4}$	$\frac{2.1 \pm 0.75}{5.2}$	$\frac{2.9 \pm 0.45}{5.1}$
<i>o</i>	$\frac{0.3 \pm 0.01}{2.7}$	$\frac{0.4 \pm 0.03}{8.1}$	$\frac{0.5 \pm 0.06}{6.6}$	$\frac{0.3 \pm 0.01}{1.5}$	$\frac{0.4 \pm 0.05}{2.6}$	$\frac{0.5 \pm 0.05}{3.7}$
<i>w</i>	$\frac{0.5 \pm 0.01}{1.6}$	$\frac{1.1 \pm 0.04}{2.6}$	$\frac{1.2 \pm 0.02}{2.6}$	$\frac{0.6 \pm 0.14}{1.7}$	$\frac{1.2 \pm 0.10}{2.7}$	$\frac{1.4 \pm 0.21}{1.9}$
Ангелинский чешуйчатый карп						
<i>l</i>	$\frac{9.2 \pm 0.11}{2.1}$	$\frac{13.5 \pm 0.18}{2.7}$	$\frac{15.4 \pm 0.34}{3.3}$	$\frac{9.4 \pm 0.21}{2.2}$	$\frac{13.6 \pm 0.08}{3.0}$	$\frac{15.3 \pm 0.25}{3.7}$
<i>c</i>	$\frac{2.3 \pm 0.12}{3.1}$	$\frac{3.7 \pm 0.25}{3.8}$	$\frac{4.4 \pm 0.37}{4.1}$	$\frac{2.2 \pm 0.11}{3.3}$	$\frac{3.7 \pm 0.35}{4.1}$	$\frac{4.4 \pm 0.46}{3.9}$
<i>H</i>	$\frac{1.7 \pm 0.08}{2.4}$	$\frac{2.65 \pm 0.14}{1.9}$	$\frac{3.45 \pm 0.54}{2.8}$	$\frac{1.7 \pm 0.15}{2.1}$	$\frac{2.7 \pm 0.18}{2.9}$	$\frac{3.4 \pm 0.27}{3.2}$
<i>o</i>	$\frac{0.3 \pm 0.03}{1.4}$	$\frac{0.62 \pm 0.15}{2.6}$	$\frac{0.7 \pm 0.21}{3.0}$	$\frac{0.4 \pm 0.05}{1.7}$	$\frac{0.5 \pm 0.08}{1.7}$	$\frac{0.7 \pm 0.10}{1.7}$
<i>w</i>	$\frac{0.8 \pm 0.14}{1.9}$	$\frac{1.3 \pm 0.08}{1.9}$	$\frac{1.6 \pm 0.36}{3.4}$	$\frac{0.75 \pm 0.12}{2.1}$	$\frac{1.4 \pm 0.15}{2.4}$	$\frac{1.7 \pm 0.24}{3.1}$

Примечания: *l* – длина тела, *H* – максимальная высота тела, *c* – длина головы, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *w* – толщина тела; над чертой – среднее значение показателя и его ошибка, мм; под чертой – коэффициент вариации признака, %.

нов варьировало от 71.3 до 91.3% от общего числа взятой для инкубации икры. Наиболее значительная смертность установлена в период эм-

бриогенеза, что согласуется с данными ряда авторов о повышенной уязвимости ранних этапов индивидуального развития к токсическим

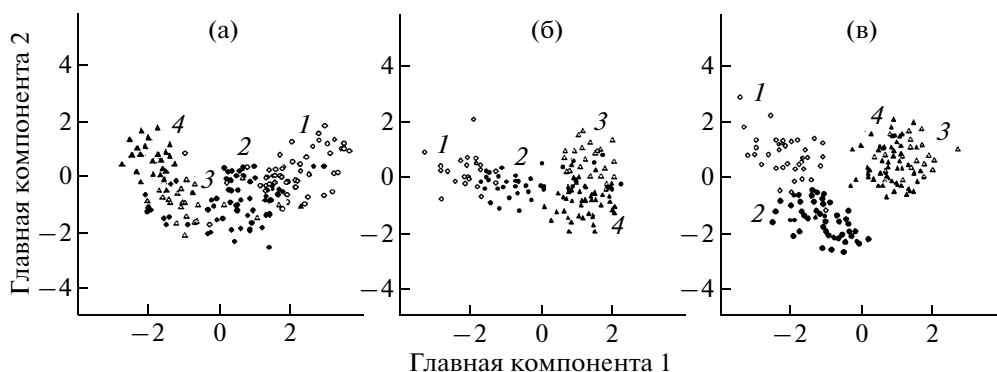


Рис. 1. Распределение опытных и контрольных личинок двух пород ангелинского карпа *Cyprinus carpio* по морфотипу в пространстве главных компонент в течение их содержания в садках: а – начало опыта (1-е сут.), б – 5-е сут., в – 10-е сут. Обозначения: (○, ●) – опыт и контроль зеркального карпа, (△, ▲) – опыт и контроль чешуйчатого карпа; 1–4 – выделенные скопления (пояснения см. в тексте).

Таблица 5. Распределение личинок двух пород ангелинского зеркального (АЗ) и ангелинского чешуйчатого (АЧ) карпа *Cyprinus carpio* по морфотипу в пространстве дискриминантных функций

Сравниваемые группы	Координаты центров образованных скоплений		Распределение особей по выделяемым скоплениям, %			
	x	y	1	2	3	4
Начало опыта						
АЗ-контроль	0.93	-0.24	60	20	15	5
АЗ-опыт	2.03	0.29	5	80	15	0
АЧ-контроль	-1.06	-0.56	5	0	75	20
АЧ-опыт	-1.90	0.51	0	0	20	80
Через 5 сут.						
АЗ-контроль	-0.85	-0.18	75	20	5	0
АЗ-опыт	-2.16	0.02	25	70	0	5
АЧ-контроль	1.69	-0.73	10	0	85	5
АЧ-опыт	1.29	0.89	10	0	25	65
Через 10 сут.						
АЗ-контроль	-0.52	-1.65	80	5	15	0
АЗ-опыт	-1.96	0.93	15	85	0	0
АЧ-контроль	0.92	0.25	5	5	50	40
АЧ-опыт	1.56	0.47	5	0	30	65

препаратам (Гусева, Данильченко, 1983; Гвозденко и др., 1997; Моисеева, 1997). Показано также, что негативное влияние на развитие карпа определяется не только степенью токсичности реагента, но и групповой устойчивостью разных пород ангелинского карпа. Сравнительный анализ выявил неодинаковую реакцию разных по своему

происхождению зародышей карпа на применённый токсикант. АЗ-карпы достоверно реагировали на действие нитрозометилмочевины. Выживаемость в опытном варианте на 15–20% отличалась от контроля. В то же время АЧ-карп имел более скрытый ответ на действие препарата. Выживаемость его эмбрионов за период инкубации в опытном варианте и в контроле была сходной; но если контрольные варианты обеих пород также не различались по данному показателю, то АЧ-карп опытного варианта характеризовался более высоким его значением, чем АЗ-карп в контроле.

Таким образом, на основании полученных данных можно предположить, что по выживаемости АЧ-карп обладает относительно более высоким уровнем сбалансированности ранних этапов развития, чем АЗ-карп. Выявленная особенность биологии развития карпа имеет большое адаптивное значение, поскольку выживание организма на каждом из этапов эмбриогенеза обеспечивается точным по времени созреванием жизненно важных структур и функций (Анохин, 1977).

По характеру отдалённых последствий развивающаяся икра рыб весьма чувствительна к действию токсических веществ (Данильченко, 1977, 1983). Полученные в этом плане данные представляют закономерный интерес для характеристики пластичности ранних стадий онтогенеза карпа.

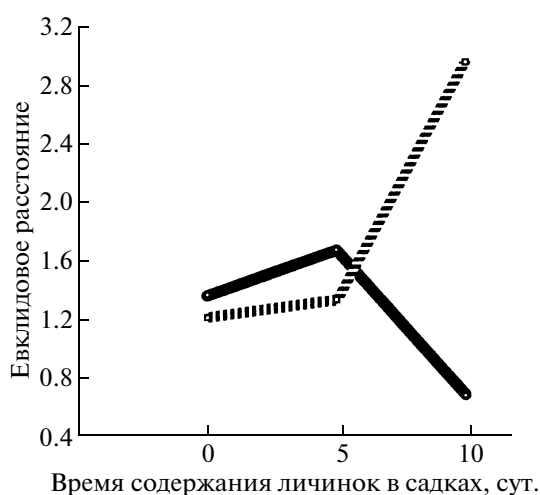


Рис. 2. Оценка различий по морфотипу между контрольными и опытными личинками двух пород ангелинского карпа *Cyprinus carpio*: (—) — чешуйчатого и (-----) — зеркального.

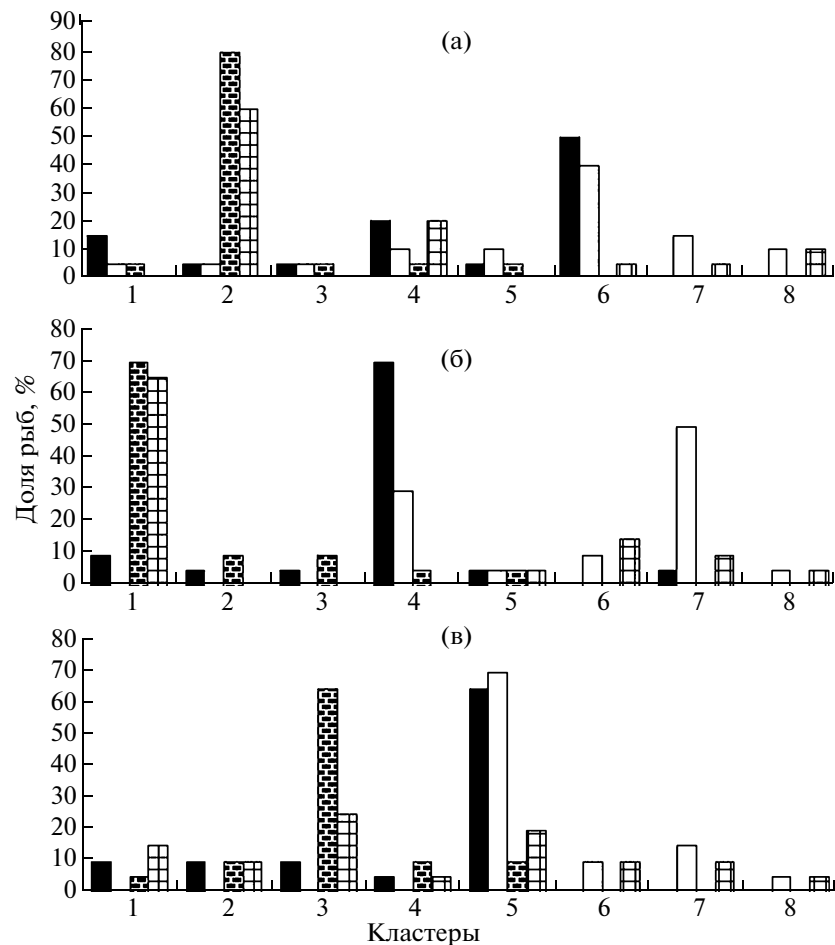


Рис. 3. Результаты кластерного анализа морфотипа личинок двух пород ангелинского карпа *Cyprinus carpio* — зеркального ((■) — опыт, (□) — контроль) и чешуйчатого ((▤) — опыт, (▥) — контроль) в течение их содержания в садках: а — начало опыта, б — 5-е сут., в — 10-е сут.

Результаты содержания личинок в садках показали, что отдалённая реакция организма на интоксикацию в зародышевый период развития имела негативный характер. В частности, к 10-суточному возрасту выживаемость личинок опытных групп АЧ- и АЗ-карпа была ниже контроля соответственно на 16.53 и 7.09%. Тот факт, что в период эмбрионального развития наблюдалась противоположная тенденция, возможно, объясняется более низкой реактивностью ангелинской чешуйчатой породы на токсикологическое и мутагенное воздействие. По данным литературы, с уменьшением интенсивности неблагоприятного воздействия эффект влияния некоторых токсических веществ сохраняется дольше (Строганов, Данильченко, 1973; Данильченко, Строганов, 1975).

Тем не менее, рассматривая отдалённые последствия воздействия нитрозометилмочевины на морфофункциональную структуру развивающейся молоди рыб, мы получили данные, которые характеризуют более высокую стабильность

генетического аппарата ангелинского чешуйчатого карпа. После 10 сут. содержания в садках личинки ангелинского зеркального карпа из опытного и контрольного вариантов имели расхождение по комплексу морфологических признаков. Ангелинский чешуйчатый карп по размерным характеристикам, напротив, имел тенденцию к сближению опытных личинок с контролем. Согласно теории стабилизационного развития Шмальгаузена (1946), особи, имеющие наименьшее отклонение от нормального распределения структурно-весовых характеристик, обладают повышенной жизнестойкостью к действию экологических факторов риска, таких как загрязнение, эпизоотическое воздействие и другие. Данное утверждение подтверждается и результатами биопробы оценки ангелинского карпа на устойчивость к возбудителям краснухи. Так, при контактном заражении *Aeromonas hydrophila* ответ опытных групп рыб составил: АЧ — 36.6%, АЗ — 38.3% против 50% в контроле (Илясов и др., 1989; Kirpichnicov et al., 1993).

Проведённые исследования показывают, что присутствие токсикантов имеет неодинаковое влияние на ангелинского карпа разных пород. Отмечается генетическая гетерогенность племенного стада краснухостойчивого карпа по толерантности к токсикологическому фактору. Ангелинский чешуйчатый карп обладает фенотипом, более адаптированным к экстремальным факторам внешней среды, и достаточно высоким потенциалом дальнейшего роста и размножения.

Полученные данные важны для понимания характера влияния чужеродных токсических соединений в эмбриональный период развития на выживаемость и рост породных групп карпа и прогнозирования риска токсикологического и мутагенного воздействий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анохин П.К.* 1977. Теория функциональной системы и ее место в построении теоретической биологии // Эволюция темпов индивидуального развития животных. М.: Наука. С. 9–18.
- Гвозденко С.И., Кесельман М.Л., Зинчук О.А.* 1997. Устойчивость осетровых рыб на разных стадиях развития к воздействию пестицидов в зависимости от температуры воды // Тез. докл. I Конгр. ихтиологов России. М.: ВНИРО. С. 144–145.
- Гусева С.С., Данильченко О.П.* 1983. Реагирование эмбрионов и личинок карпа на фосфорорганические соединения // Реакция гидробионтов на загрязнение. М.: Наука. С. 113–116.
- Данильченко О.П.* 1977. Чувствительность эмбрионов рыб к действию токсических веществ // Вопр. ихтиологии. Т. 17. Вып. 3. С. 518–527.
- Данильченко О.П.* 1983. Процессы приспособления и регуляции у моллюсков и эмбрионов рыб при изменении среды // Реакции гидробионтов на загрязнение. М.: Наука. С. 103–112.
- Данильченко О.П., Строганов Н.С.* 1975. Оценка токсичности веществ, спускаемых в водоемы, для раннего онтогенеза рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 15. Вып. 2. С. 346–355.
- Изюмов Ю.Г., Таликина М.Г., Касьянов А.Н. и др.* 1998. Антропогенная микроэволюция плотвы Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища // Там же. Т. 38. № 6. С. 704–708.
- Ильинских И.Н.* 1992. Микроядерный анализ и цитогенетическая нестабильность. Томск: Наука, 272 с.
- Илясов Ю.И., Симонов В.М., Вихман А.А., Шарт Л.А.* 1989. Оценка эффективности селекции на устойчивость к краснухе в экспериментальных и полевых условиях // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ. Вып. 58: Вопросы селекции, генетики и племенного дела в рыбоводстве. С. 98–104.
- Илясов Ю.И., Шарт Л.А., Тихонов Г.Ф.* 2002. Промышленное использование ангелинских пород карпа // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. “Аквакультура начала XXI в. Истоки, состояние, стратегия развития”. Рыбное. С. 168–170.
- Кирпичников В.С., Факторович К.А., Бабушкин Ю.М.* 1967. Сравнительная устойчивость разных групп карпа к краснухе // Генетика. № 7. С. 57–70.
- Короткова Л.И.* 2007. Накопление хлорорганических соединений в промысловой рыбе северо-восточной части Черного моря // Матер. Междунар. науч. конф. “Ихтиологические исследования на внутренних водоемах”. Саранск. С. 91–93.
- Макеева А.П.* 1992. Эмбриология рыб. М.: МГУ, 216 с.
- Минеев А.К.* 2007. К. Встречаемость аномальных личинок рыб среди молоди Саратовского водохранилища в различных районах водоема // Матер. Междунар. науч. конф. “Ихтиологические исследования на внутренних водоемах”. Саранск. С. 114–116.
- Митрофанов Ю.А., Олимпченко Г.С.* 1980. Индуцированный мутационный процесс эукариот. М.: Наука, 263 с.
- Моисеева В.А.* 1997. Сравнительная чувствительность Coregonidae к веществам фенольного ряда // Тез. докл. I Конгр. ихтиологов России. М.: ВНИРО. С. 161.
- Нагдалиев Ф.Ф., Котельцев С.В., Козловская В.И. и др.* 1995. Влияние ксенобиотиков на транспорт ионов и его адренергическую регуляцию в мембранах эритроцитов леща *Abramis brama* и карпа *Cyprinus carpio* // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 3. С. 394–401.
- Правдин И.Ф.* 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-ть, 376 с.
- Строганов Н.С., Данильченко О.П.* 1973. Действие малых концентраций антисептиков на эмбриональное развитие рыб // Вестн. МГУ. № 4. С. 33–37.
- Таликина М.Г., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н., Папченкова Г.А.* 1999. Влияние токсических веществ в период эмбриогенеза на выживаемость, линейно-весовые показатели и формирование гонад сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 3. С. 401–409.
- Таликина М.Г., Изюмов Ю.Г., Чеботарева Ю.В. и др.* 2000. Анализ изменчивости морфологических показателей, раннего гаметогенеза и мутагенного эффекта у молоди плотвы *Rutilus rutilus* после воздействия токсикантов на свободные эмбрионы // Там же. Т. 40. № 6. С. 816–825.
- Таликина М.Г., Изюмов Ю.Г., Чеботарева Ю.В.* 2001. Аберрантные митозы и гистопатология гонад у сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* после токсических воздействий в эмбриональный и личиночный периоды развития // Там же. Т. 41. № 2. С. 232–238.
- Таликина М.Г., Изюмов Ю.Г., Чеботарева Ю.В.* 2005. Отдаленные ответы сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* на действие низких концентраций хлорофоса в период раннего индивидуального развития // Там же. Т. 45. № 4. С. 548–553.
- Шатуновский М.И., Пегасов В.А., Соколова Е.Л.* 1996. Рыбы Москвы-реки в черте города // Наука в России. № 4. С. 75–159.
- Шмальгаузен И.И.* 1946. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.: Изд-во АН СССР, 396 с.
- Щербакова Н.И., Полуян А.Я., Катаскова С.И.* 2007. Оценка тератогенной опасности пестицидов // Матер. Междунар. науч. конф. “Ихтиологические исследования на внутренних водоемах”. Саранск. С. 194–196.

- Фонштейн Л.М., Калинина Л.М., Полухина Г.Н. и др. 1977. Тест-система оценки мутагенности загрязнителей среды на *Salmonella* (методические указания). М.: Наука, 52 с.
- Яковлев В.Н. 1992. “Индустриальная раса” плотвы *Rutilus rutilus* // Зоол. журн. Т. 71. Вып. 6. С. 81–85.
- Čermý K. 1977. The early development of chub – *Leuciscus cephalus* (L., 1758), rudd – *Scardinius erythrophthalmus* (L., 1758) and roach – *Rutilus rutilus* (L., 1758) // Acta Univ. Carol. Biol. № 1–2. P. 1–149.
- Kirpichnicov V.S., Ilyasov Y.I., Shari L.A. et al. 1993. Selection of Krasnodar common carp (*Cyprinus carpio* L.) for resistance to dropsy. Principle result and prospects // Aquaculture. V. 111. P. 7–20.
- Villalobos S.A., Papoulias D.M., Meadows J. 2000. Toxic responses of medaka, d-rR strain, to polychlorinated naphthalene mixtures after embryonic exposure by in ovo nanoinjection: a partial life-cycle assessment // Environ. Toxicol. Chem. V. 19. № 5. P. 432–440.
- Yang Xuan, Meier John, Chang Lina et al. 2006. DNA damage and external lesions in brown bullheads (*Ameiurus nebulosus*) from contaminated habitats // Ibid. V. 25. № 11. P. 3035–3038.