

**АДАПТАЦИОННАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ НЕЙРОНОВ
ГОЛОВНОГО МОЗГА СИБИРСКОГО ОСЕТРА В УСЛОВИЯХ
КОЛЕБАНИЙ ТЕМПЕРАТУРНОГО РЕЖИМА СРЕДЫ ОБИТАНИЯ**

Новосибирский государственный педагогический университет, г. Новосибирск, Россия

Аннотация. Методами морфологии, биохимии и физиологии изучены реакции адаптационной пластичности нейронов головного мозга сибирского осетра в ответ на изменения информационной среды. В качестве стресс-фактора использовали последовательное повышение и понижение температуры среды на 5 °С в течение суток на протяжении одного месяца. Показано, что колебания гидротермического режима среды обитания рыб в течение 30-ти суток приводят к напряжению редокс-потенциала в клетках нервной ткани переднего мозга сибирского осетра. Оценена возможность управления адаптивными реакциями в тканях головного мозга осетра и нейрофизиологическими процессами путем использования полифункционального серосодержащего антиоксиданта нового поколения «Тиофан».

Ключевые слова: осетр, передний мозг, стресс, адаптация, редокс-потенциал, антиоксидант.

Актуальность исследуемой проблемы. Способность животных приспосабливаться к изменению среды обитания является одним из фундаментальных свойств организма, определяющих благополучие особи и сохранение в целом видового биологического разнообразия. В изучении проблем адаптации животных к действию факторов внешней среды особое внимание уделяется редким и исчезающим видам рыб [10]. В настоящее время сибирский осетр (*Acipenser baerii* Brandt, 1869) включен в Красную книгу Российской

© Лошенко В. И., Сахаров А. В., Просенко А. Е., Сивохина Л. Н., 2016

Лошенко Виталина Игоревна – старший преподаватель кафедры зоологии и методики обучения биологии Новосибирского государственного педагогического университета, г. Новосибирск, Россия; e-mail: vitalina_loshenk@mail.ru

Сахаров Андрей Валентинович – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой зоологии и методики обучения биологии Новосибирского государственного педагогического университета, г. Новосибирск, Россия; e-mail: asakharov142@rambler.ru

Просенко Александр Евгеньевич – доктор химических наук, профессор, заведующий кафедрой химии Новосибирского государственного педагогического университета, г. Новосибирск, Россия; e-mail: antioxidant2013@mail.ru

Сивохина Любовь Николаевна – кандидат педагогических наук, доцент кафедры зоологии и методики обучения биологии, зав. лабораторией сохранения водных биоресурсов Новосибирского государственного педагогического университета, г. Новосибирск, Россия; e-mail: zoology@rambler.ru

Статья поступила в редакцию 04.04.2016

Федерации [2], и восстановление его численности представляется непростой задачей. В качестве одной из причин такой ситуации рассматривается зарегулирование рек плотинами гидроэлектростанций и попуски более теплой воды в зимне-весенний период из водохранилища в нижний бьеф реки [1], [7]. У зимующих рыб данный фактор беспокойства вызывает напряжение функционального состояния органов, вовлеченных в процесс адаптации. Как известно, в реакциях приспособления организма к изменениям параметров окружающей среды важная роль принадлежит центральной нервной системе. Высокая чувствительность тканей мозга к внешним воздействиям во многом обусловлена наличием в структуре плазматической мембраны нейронов с высоким содержанием полиненасыщенных жирных кислот, способных вовлекаться в процесс свободнорадикального перекисного окисления липидов (СПОЛ) при развитии общего или местного адаптационного синдрома [4]. Влияние колебаний температурного режима на состояние редокс-потенциала и адаптивные возможности системы антиоксидантной защиты (АОЗ) клеток нервной ткани головного мозга сибирского осетра остается неисследованным.

Целью работы явилось изучение адаптационной пластичности нейронов головного мозга сибирского осетра и оценка возможности управления данным процессом в условиях колебаний гидротермического режима среды обитания.

Материал и методика исследований. Отсутствие возможности изучения адаптационных механизмов сибирского осетра в природных условиях явилось основанием для проведения исследований в аквариальных экспериментах на сеголетках сибирского осетра массой $75,02 \pm 1,72$ г, полученных на специализированных рыбоводных предприятиях по воспроизводству осетровых. В соответствии с протоколом эксперимента были сформированы контрольная и две опытные группы. Осетры всех групп по 20 особей в каждой содержались отдельно в трех бассейнах объемом 500 литров. Содержание кислорода в воде всех бассейнов поддерживалось в автоматическом режиме системой жизнеобеспечения на постоянном уровне в течение всего срока эксперимента и соответствовало $8,2 \pm 0,38$ мг/л. Смену воды в каждом из бассейнов производили один раз в сутки. Температура воды у осетров контрольной группы на протяжении всего периода эксперимента не изменялась и находилась в пределах $17,2 \pm 0,57$ °С. В бассейнах с осетрами обеих опытных групп моделировали ежесуточные колебания гидротермического режима в максимально возможном диапазоне, который наблюдается в реальных условиях работы гидроэлектростанции в зимне-весенний период. Это достигалось путем последовательного повышения и понижения температуры на 5 °С относительно 17,2 °С. Процедура осуществлялась в течение двух часов три раза в сутки на протяжении одного месяца. Осетры контрольной и 1-й опытной групп в течение всего периода эксперимента получали стандартный корм для осетров производства фирмы Aller Aqua (Дания). Осетры 2-й опытной группы вместе с кормом получали полифункциональный серосодержащий антиоксидант нового поколения «Тиофан» в дозе 90 мг/кг. Рыб всех групп вывели из эксперимента на 30-е сутки наблюдения [4].

Для оценки реакций организма осетров на колебания температурного режима в динамике их развития определяли ионы NH_4^+ в среде содержания рыб. У аммонотелических организмов NH_4^+ является конечным продуктом азотистого обмена и может использоваться в качестве маркера катаболизма белков при оценке стадий развития стресс-реакций [3].

Для выяснения значения СПОЛ в реализации реакций местного адаптационного синдрома в гомогенатах тканей головного мозга осетров всех групп исследовали содержание первичных и вторичных продуктов СПОЛ, активность ключевых ферментов АОЗ и содержание неферментного антиоксидантного соединения в рекомендации Е. Б. Меньшиковой с соавторами [5]. Диеновые конъюгаты (ДК) и малоновый диальдегид (МДА) в тканях го-

ловного мозга определяли в реакции с гептан-изопропаноловой смесью, трихлоруксусной, 2-тиобарбитуровой кислотами. Активность каталазы (КАТ) и супероксиддисмутазы (СОД) изучали по способности перекиси водорода образовывать с молибдатом аммония стойкий окрашенный комплекс и ингибированию скорости восстановления тетразолия нитросинего. Уровень восстановленного глутатиона (ВГ) в тканях мозга оценивали при постановке реакции с аллоксаном. Расчет производили по полученным значениям экстинкции.

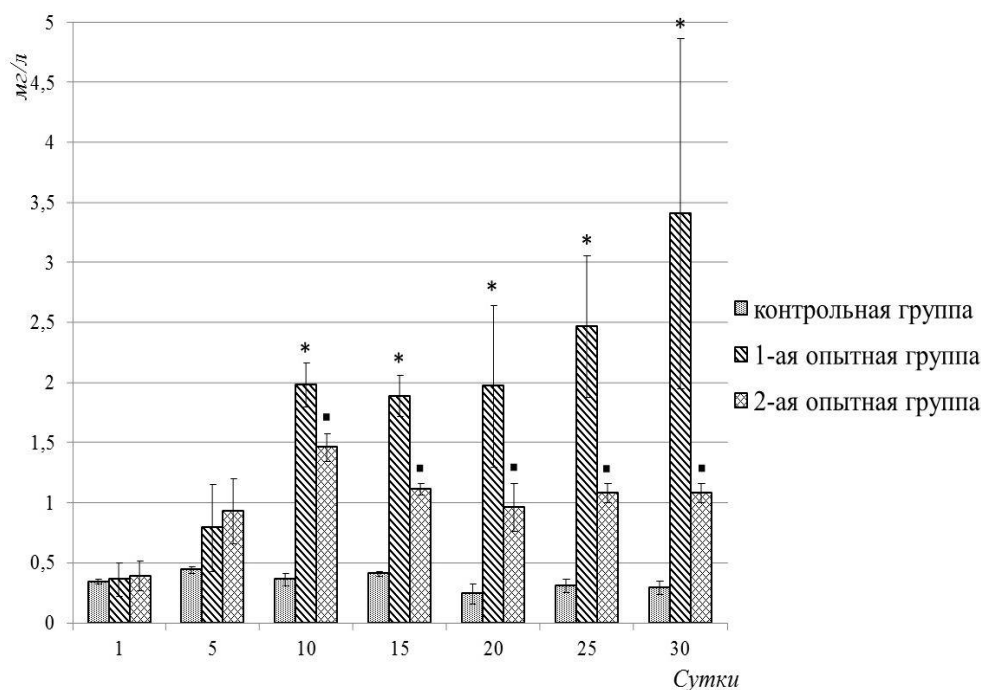
Для изучения ультраструктурных характеристик переднего мозга образцы осетров всех групп фиксировали в 4-процентном растворе параформа, дофиксировали в 1-процентном растворе OsO_4 и далее проводили по стандартной методике [8]. Ультратонкие срезы изучали в электронном микроскопе JEM-1400 фирмы Jeol (Япония).

Функциональную активность головного мозга оценивали по реализации поискового поведения в рекомендации В. Н. Михеева [6]. Автоматическая видеорегистрация с хронометрированием показателей поисковой активности осуществлялась при изменении скорости плавания и формы траектории движения осетров, после 30-минутной адаптации. Регистрация показателей осуществлялась также во время кормления рыб в течение первых 5 минут один раз в три дня. Оценку количественных параметров поискового поведения осетров всех групп проводили с помощью программы Multilab.

Статистическую обработку данных проводили на основе вычисления средних арифметических (\bar{x}) и их ошибок (S_x). Различия показателей рыб опытных групп по сравнению с контрольной группой оценивали методом вариационной статистики по t-критерию Стьюдента и считали достоверными при $p \leq 0,05$ и $p \leq 0,01$. Все расчеты проводили по общепринятым формулам с использованием пакета программ Microsoft Excel 2010 и Statistica v10.0.

Результаты исследований и их обсуждение. Для изучения стадий развития стресса у рыб и определения унифицированных показателей развития стресс-реакции в настоящее время не существует единого методического подхода. В этой связи общую реакцию организма осетров к воздействию колебаний температурного режима оценивали по значению конечного продукта азотистого обмена NH_4^+ в образцах воды, полученных из бассейнов, где содержались рыбы всех исследуемых групп. Результаты исследований показали, что у рыб 1-й опытной группы закономерностью являлось повышение содержания в воде ионов NH_4^+ на протяжении всего периода эксперимента [3]. С нашей точки зрения, представленная динамика изменения уровня катаболизма белков в организме осетров при температурной нагрузке является отражением последовательного развития стадий тревоги (3-и сутки), адаптации (5–21-е сутки) и дезадаптации (21–30-е сутки). В данном случае целесообразность усиления катаболизма белков при стрессе можно объяснить необходимостью синтеза новых белковых соединений, обеспечивающих реализацию адаптивных реакций. Постоянное разрушение белков и их ресинтез позволяют клеткам тканей экстренно приводить в соответствие с метаболическими потребностями уровень наиболее важных ферментативных процессов. Как известно, СПОЛ является стереотипной реакцией при стрессе, контролируется системой АОЗ и требует высокого синтеза КАТ, СОД и ВГ. Логично полагать, что при снижении адаптационной возможности организма осетра реагировать на изменения информационной среды и неадекватном обеспечении белками АОЗ процессы катаболизма белков будут ускоряться. Как видно на рисунке 1, временной точкой наивысшего развития указанных процессов являются 30-е сутки наблюдения. В этой связи логично полагать, что при недостатке синтеза эндогенных белков АОЗ их дефицит в эксперименте может быть восполнен путем перорального введения экзогенных антиоксидантов. Данный подход позволяет оптимизировать течение СПОЛ на организменном уровне, снизить синтез собственных белков системы АОЗ и в целом понизить уровень катаболизма белков. Результаты исследования показывают, что при колебаниях

гидротермического режима среды использование антиоксиданта «Тиофан» снижает уровень катаболизма белков в организме осетров (рис. 1). Это указывает на важное значение СПОЛ в развитии реакций общего адаптационного синдрома у рыб при моделировании колебаний температурного режима среды обитания и возможность эффективного управления процессами липопероксидации данным антиоксидантным соединением.



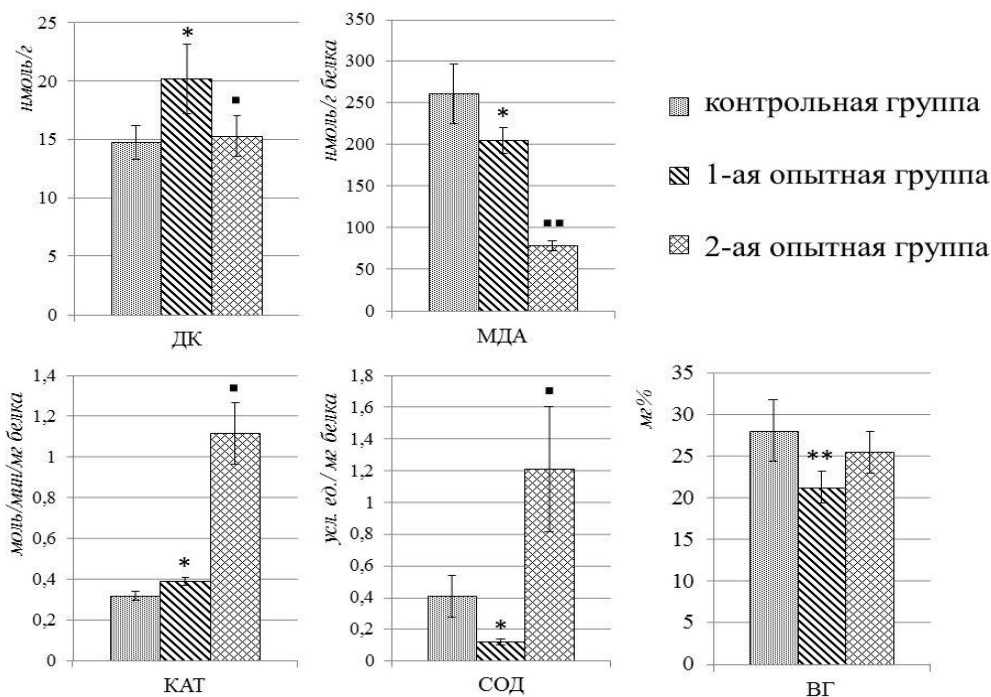
Примечание. Символ «*» – достоверное различие между показателями контрольной и 1-й опытной групп ($p \leq 0,05$). Символ «**» – достоверное различие между показателями 1-й и 2-й опытных групп ($p \leq 0,05$).

Рис. 1. Изменение концентрации ионов аммония в среде содержания осетров

Для изучения роли СПОЛ в механизмах развития местного адаптационного синдрома в ткани головного мозга осетров 1-й опытной группы и оценки их адаптивных возможностей были проанализированы важные для понимания нейрофизиологических процессов показатели редокс-потенциала.

Результаты исследования показали, что в тканях головного мозга осетров 1-й опытной группы отмечается повышение на 36,5 % первичных продуктов СПОЛ и снижение на 21,5 % вторичных по сравнению с контрольной (рис. 2). В связи с тем что в процессе СПОЛ образование ДК и МДА сопряжено, становится очевидным, что в условиях действия стресс-фактора клетки головного мозга на сроке 30 суток наблюдения еще сохраняют способность поддерживать окислительно-восстановительный гомеостаз. На это указывает снижение уровня вторичных продуктов СПОЛ – МДА. Анализ состояния активности ферментативного и неферментативного звеньев системы АОЗ позволяет считать, что это главным образом обеспечивается за счет повышения активности КАТ (рис. 2). Вместе с тем минимальные различия по данному показателю между 1-й опытной и контрольной группами, а также снижение активности СОД и содержания ВГ в головном мозге рыб 1-й опыт-

ной группы по сравнению с контрольной позволяют сделать важное заключение. Колебания гидротермического режима в течение 30-ти суток приводят к напряжению активности системы антиоксидантной защиты и истощению синтеза естественных антиоксидантных соединений в клетках нервной ткани переднего головного мозга, что знаменует завершение адаптационных возможностей и наступление периода дезадаптации.



Примечание. Различия статистически достоверны между показателями контрольной и 1-й опытной групп, * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$. Различия статистически достоверны между показателями 1-й и 2-й опытных групп, $\blacksquare p \leq 0,05$, $\blacksquare\blacksquare p \leq 0,01$.

Рис. 2. Показатели липопероксидации и активности системы антиоксидантной защиты в гомогенатах головного мозга осетра

По сути, 30-е сутки воздействия колебаний гидротермического режима среды на организм осетра являются временной точкой, когда состояние окислительно-восстановительных процессов в нервной ткани головного мозга находится на границе нормы и патологии. Безусловно, в условиях действия стресс-фактора поддержание гомеостаза осуществляется путем изменения синтетических процессов в нейронах и определяется их способностью к внутриклеточной реорганизации, обеспечивающей адаптацию клеток данной ткани к среде обитания за счет изменения информационного потока и оптимизации нейронных сетей [9]. Данное свойство определяется как нейропластичность головного мозга и было исследовано при ультраструктурном анализе клеток нервной ткани переднего мозга, вовлеченных в процесс адаптации.

При изучении образцов переднего мозга осетров 1-й опытной группы в нейронах обнаруживаются признаки их свободнорадикального повреждения. Главным образом они характеризуются нарушением водно-ионного гомеостаза в клетке и демиелинизацией проводящих путей нейронов (рис. 3 А, Б, В). В перикарионе обнаруживается расширение цистерн эндоплазматической сети (ЭПС) и снижение плотности рибосом на ее поверхности

сти. По сравнению с аналогичными клетками осетров контрольной группы в цитоплазме наблюдается высокий уровень свободных рибосом и полисом. Как известно, синтез белка фермента пероксисом КАТ осуществляется в цитоплазме на рибосомах и далее белками-переносчиками транспортируется в пероксисомы. Данный признак согласуется с результатами биохимического анализа и подтверждает заключение о сохранении способности клеток нервной ткани на сроке 30-ти суток наблюдения осуществлять антирадикальную защиту мозга главным образом за счет КАТ (рис. 2). В просвете цистерн эндоплазматической сети идентифицируется вещество низкой электронной плотности, что подтверждается депрессией синтеза естественных антиоксидантных соединений (рис. 3).

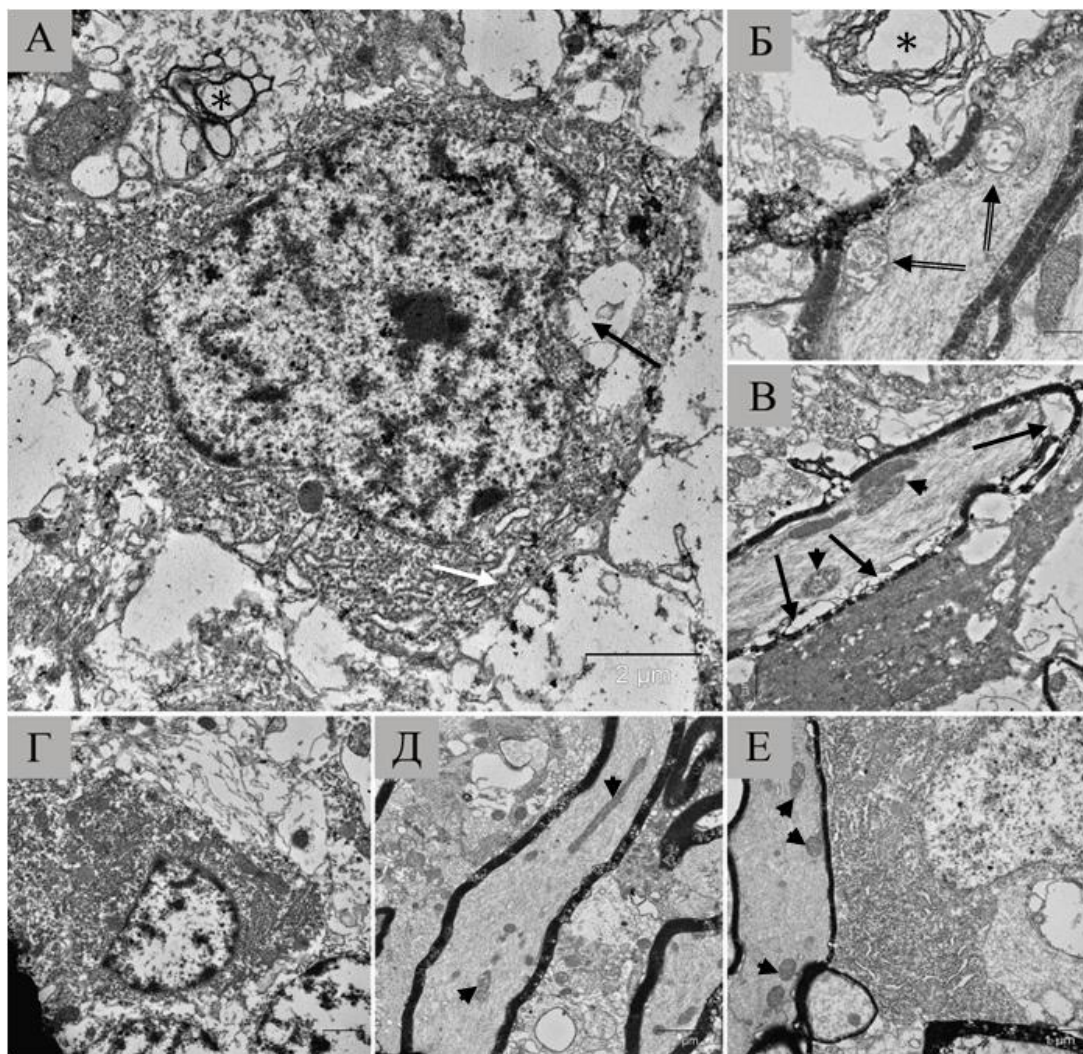


Рис. 3. Ультраструктурная организация нервной ткани переднего мозга сибирского осетра:

А, Б, В – 1-я опытная группа; Г, Д – контрольная группа; Е – 2-я опытная группа.

Светлой стрелкой обозначена расширенная ЭПС; темной стрелкой – участки нарушения водно-ионного гомеостаза в цитоплазме; двойной темной стрелкой – митохондрии с признаками повреждения; звездочкой – демиелинизация нервных волокон; головкой стрелки – молодые митохондрии

Для образцов мозга осетров данной группы закономерностью является наличие признаков свободнорадикального повреждения митохондрий. Это проявляется в их набухании, неравномерном расширении межмембранного пространства, деструкции крист и просветлении митохондриального матрикса (рис. 3 Б). В перикарионе на фоне деструкции митохондрий и снижения их количества в 3,4 раза обнаруживается повышение пролиферации данных органелл в отростках нейронов. В отростках содержание молодых делящихся митохондрий в 2,6 раза превышает аналогичный показатель образцов осетров контрольной группы (рис. 3 В). Полученные данные позволяют считать, что при депрессии систем синтеза белковых соединений и энергетического обмена клетки в перикарионе формирование адаптивных нейропластических процессов в большей степени развивается в более лабильном компартменте нейрона – отростках – и, вероятно, зоне нейронных синаптических контактов. Целесообразность такого вида адаптивных изменений в периферических отделах нейрона связана с сохранением способности определения выбора приоритетных сигналов и путей информационного потока в зоне проводящих путей нейронной сети [9].

При оценке реализации одной из важнейших физиологических функций – локомоции – обнаружено, что адаптивные изменения в нервной ткани переднего мозга на молекулярно-генетическом и клеточном уровнях, знаменующие начало развития стадии дезадаптации, сопровождаются снижением в 2,3 раза скорости движения осетров 1-й опытной группы по сравнению с контрольной. Полученные результаты позволяют считать, что 30-суточные колебания гидротермического режима среды обитания осетров являются временным периодом, когда адаптивные возможности клеток нервной ткани исчерпаны и нейропластические процессы в переднем мозге не в состоянии обеспечить выполнение его специфических функций.

У осетров 2-й опытной группы на субклеточном уровне выраженных признаков свободнорадикального повреждения нейронов переднего мозга не обнаружено (рис. 3 Е). Скорость перемещения осетров данной группы в воде превышала аналогичный показатель рыб 1-й опытной группы на 27,8 % и не отличалась от контрольной. Это указывает на высокое значение свободнорадикального механизма в развитии реакции местного адаптационного синдрома в нервной ткани головного мозга осетра и высокую эффективность управления уровнем СПОЛ в нервной ткани антиоксидантом «Тиофан».

Резюме. Таким образом, исследованиями установлено, что моделирование колебаний гидротермического режима среды обитания осетров в течение 30-ти суток приводит к повышению уровня свободнорадикальных процессов и напряжению системы антиоксидантной защиты в нервной ткани головного мозга, несовершенной адаптивной нейропластической реорганизации и функциональной недостаточности переднего мозга. В реальных условиях изменения температурного режима в акватории водохранилищ и нижних бьефов зарегулированных плотинами ГЭС рек осетрам проще выбрать новую стратегию адаптации и уйти на безопасное расстояние, чем изменить течение приспособительных реакций в тканях головного мозга на молекулярно-генетическом и клеточном уровнях. Использование антиоксиданта «Тиофан» повышает эффективность адаптационной нейропластичности переднего мозга осетров и может рассматриваться в качестве средства для управления нейрофизиологическими процессами в условиях изменения параметров окружающей среды.

ЛИТЕРАТУРА

1. Жиленков В. Н., Ладенко С. Ю. Исследование термического режима в нижних бьефах эксплуатируемых ГЭС // Известия Всероссийского научно-исследовательского института гидротехники им. Б. Е. Веденеева. – 2009. – Т. 253. – С. 28–34.
2. Красная книга Российской Федерации (животные). – М. : АСТ Астрель, 2001. – 862 с.

3. Лошенко В. И., Сахаров А. В., Прошенко А. Е., Остапенко В. А. Роль свободнорадикального механизма в реализации адаптивных реакций сибирского осетра при моделировании колебаний гидротермического режима // Вестник Тверского государственного университета. Серия : Биология и экология. – 2016. – № 1. – С. 7–14.
4. Лошенко В. И., Сахаров А. В., Прошенко А. Е., Рябчикова Е. И. Экспериментальное обоснование роли активных метаболитов кислорода в формировании экотоксичности в акватории приплотинного участка гидроэлектростанции [Электронный ресурс] // Современные проблемы науки и образования. – 2014. – № 5. – Режим доступа : <http://www.science-education.ru/119-14564>.
5. Меньщикова Е. Б., Ланкин В. З., Зенков Н. К., Бондарь И. А., Круговых Н. Ф., Труфакин В. А. Окислительный стресс. Проксиданты и антиоксиданты. – М. : Фирма «Слово», 2006. – 556 с.
6. Михеев В. Н. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. – М. : Наука, 2006. – 191 с.
7. Савкин В. М. Эколого-географические изменения в бассейнах рек Западной Сибири (при крупномасштабных воздухохозяйственных мероприятиях). – Новосибирск : Наука. Сибирская издательская фирма РАН, 2000. – 152 с.
8. Семченко В. В., Барашикова С. А., Артемьев В. Н. Гистологическая техника : учебное пособие. – Омск : Омская медицинская академия, 2006. – 152 с.
9. Семченко В. В., Степанов С. С., Боголепов Н. Н. Синаптическая пластичность головного мозга (фундаментальные и прикладные аспекты). – Омск : Омская областная типография, 2008. – 408 с.
10. King G. D., Chapman J. M., Cooke S. J., Suski C. D. Stress in the neighborhood: Tissue glucocorticoids relative to stream quality for five species of fish // Science of The Total Environment. – 2016. – Vol. 547. – P. 87–94.

UDC 574.522:597.423:611.813

V. I. Loshenko, A. V. Sakharov,
A. E. Prosenko, L. N. Sivokhina

ADAPTIVE PLASTICITY OF BRAIN NEURONS OF SIBERIAN STURGEON IN CONDITIONS OF TEMPERATURE FLUCTUATIONS IN THE ENVIRONMENT

Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, Russia

Abstract. The authors studied the reactions of adaptive plasticity of brain neurons of Siberian sturgeon by methods of morphology, physiology and biochemistry in response to changes in the informational environment. There was a stress factor of daily consecutive raising and lowering of the temperature

© Loshenko V. I., Sakharov A. V., Prosenko A. E., Sivokhina L. N., 2016

Loshenko, Vitalina Igorevna – Senior Lecturer of the Department of Zoology and Biology Teaching Methods, Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, Russia; e-mail: vitalina_loshenk@mail.ru

Sakharov, Andrey Valentinovich – Doctor of Biology, Professor, Head of the Department of Zoology and Biology Teaching Methods, Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, Russia; e-mail: asakharov142@rambler.ru

Prosenko, Aleksandr Evgenyevich – Doctor of Chemistry, Professor, Head of the Department of Chemistry, Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, Russia; e-mail: antioxidant2013@mail.ru

Sivokhina, Lyubov Nikolaevna – Candidate of Pedagogics, Associate Professor of the Department of Zoology and Biology Teaching Methods, Head of Laboratory of Preservation of Aquatic Biological Resources, Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, Russia; e-mail: zoology@rambler.ru

The article was contributed on April 04, 2016

at 5°C for one month. The hydrothermal regime fluctuations in the environment of fish within thirty days leads to tension of the redox potential in nervous tissue of cells in the forebrain of Siberian sturgeon. The control of adaptive reactions in the brain tissues of Siberian sturgeon including the neurophysiological processes was assessed through the use of multifunctional sulfur-containing antioxidant of a new generation «Thiophane».

Keywords: *sturgeon, forebrain, stress, adaptation, redox potential, antioxidant.*

REFERENCES

1. *Zhilentov V. N., Ladenko S. Ju.* Issledovanie termicheskogo rezhima v nizhnih b'efah jekspluatiruemyh GJeS // Izvestija Vserossijskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta gidrotehniki im. B. E. Vedeneeva. – 2009. – T. 253. – S. 28–34.
2. *Krasnaja kniga Rossijskoj Federacii (zhivotnye).* – M. : AST Astrel', 2001. – 862 s.
3. *Loshenko V. I., Saharov A. V., Prosenko A. E., Ostapenko V. A.* Rol' svobodnoradikal'nogo mehanizma v realizacii adaptivnyh reakcij sibirskogo osetra pri modelirovanii kolebanij gidrotermicheskogo rezhima // Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Serija : Biologija i jekologija. – 2016. – № 1. – S. 7–14.
4. *Loshenko V. I., Saharov A. V., Prosenko A. E., Rjabchikova E. I.* Jeksperimental'noe obosnovanie roli aktivnyh metabolitov kisloroda v formirovanii jekotoksichnosti v akvatorii priplotinnogo uchastka gidroelektrostantsii [Elektronnyj resurs] // Sovremennye problemy nauki i obrazovanija. – 2014. – № 5. – Rezhim dostupa : <http://www.science-education.ru/119-14564>.
5. *Men'shchikova E. B., Lankin V. Z., Zenkov N. K., Bondar' I. A., Krugovyh N. F., Trufakin V. A.* Okislitel'nyj stress. Prooksidanty i antioksidanty. – M. : Firma «Slovo», 2006. – 556 s.
6. *Miheev V. N.* Neodnorodnost' sredy i troficheskie otnoshenija u ryb. – M. : Nauka, 2006. – 191 s.
7. *Savkin V. M.* Jekologo-geograficheskie izmenenija v bassejnah rek Zapadnoj Sibiri (pri krupnomasshtabnyh vodohozjajstvennyh meroprijatijah). – Novosibirsk : Nauka. Sibirskaja izdatel'skaja firma RAN, 2000. – 152 s.
8. *Semchenko V. V., Barashkova S. A., Artem'ev V. N.* Gistologicheskaja tehnika : uchebnoe posobie. – Omsk : Omskaja medicinskaja akademija, 2006. – 152 s.
9. *Semchenko V. V., Stepanov S. S., Bogolepov N. N.* Sinapticheskaja plastichnost' golovnogo mozga (fundamental'nye i prikladnye aspekty). – Omsk : Omskaja oblastnaja tipografija, 2008. – 408 s.
10. *King G. D., Chapman J. M., Cooke S. J., Suski C. D.* Stress in the neighborhood: Tissue glucocorticoids relative to stream quality for five species of fish // Science of The Total Environment. – 2016. – Vol. 547. – P. 87–94.