

РГБ 04
МИНИСТЕРСТВО НАУКИ, ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ И ТЕХНИЧЕСКОЙ ПОЛИТИКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

27 СЕН 1993
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

УДК 597.553.2 : 697

На правах рукописи

ИВАНТЕР Дмитрий Эрнестович

АНАЛИЗ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ МОЛОДИ КИЖУЧА
(*OMSOJAHYNCHUJ KIZUTCH WALVAJIM*) В СВЯЗИ С КАТАДРОМНОЙ МИГРАЦИЕЙ

03.00.10 - Икhtiология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Петрозаводск 1993

Работа выполнена на кафедре ихтиологии и гидробиологии Санкт-Петербургского государственного университета.

Научный руководитель – доктор биологических наук,
профессор Л.С.Краскина

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
М.В.МИНА
доктор биологических наук
В.С.СИДОРОВ

Радушее учреждение: Институт экологии растений и животных
УО РАН

Защита диссертации состоится "06" октября 1993 г. в "14" часов
на заседании Специализированного совета К. 063.95.02 при
Петрозаводском государственном университете по адресу: 185 640,
Петрозаводск, проспект Ленина, 33.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ПГУ.

Автореферат разослан " _____ " _____ 1993 г.

Ученый секретарь
Специализированного совета
кандидат биологических наук

С.Д.Узэнбаев

Актуальность проблемы. При разработке интенсивных технологий лососеводства особый интерес представляет изучение морфофизиологической разнородности рыб, используемых для рыбоводных мероприятий. Подробные исследования дают возможность наиболее грамотно и эффективно применять на практике разнообразие эколого-физиологических адаптаций, выработанных рыбами на протяжении длительного эволюционного процесса. Одним из наиболее ответственных периодов в онтогенезе катадромных лососевых является смолтификация - этап, в течение которого они претерпевают значительные морфологические, физиологические и поведенческие изменения, характеризующие сформированность ряда важнейших органов и систем, в первую очередь осморегуляторной. Развитие морфологических и функциональных характеристик, связанных со смолтификационной трансформацией, протекает последовательно и градуально, однако не носит характера жесткой синхронности ни на уровне организма, ни на популяционном. В связи с этим исследование структуры популяций молоди лососевых с точки зрения морфофизиологических характеристик и сроков ската в конкретных участках ареала, с одной стороны, может дать возможность оценить диапазон морфологической и физиологической изменчивости молоди определенного вида при смолтификации под влиянием природных факторов, а с другой - учесть существующую популяционную структуру при проведении рыбоводных мероприятий. Анализ естественной популяции кижуча с такой эколого-функциональной точки зрения в отечественной литературе ранее не проводился.

Цель и задачи работы: В отношении рассматриваемой проблемы хорошим модельным и одним из наиболее технологически перспективных объектов является кижуч, *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum). В зависимости от условий обитания, колебания которых он выдерживает в весьма широком диапазоне значений, скорость его морфофизиологического становления, обеспечивающего переход к морскому образу жизни (смолтификация) может значительно варьировать. Цель работы состоит в том, чтобы определить направление и последовательность морфологических и функциональных изменений, связанных со смолтификацией и началом миграции из реки, у молоди кижуча в пресноводный период её жизни.

Для достижения этой цели было решено провести сравнительный анализ морфофункционального состояния предпокатной и покатной молоди различного возраста из двух экологических групп - обитавших в естественных условиях и подращенных на рыбноводном заводе. Оценку состояния провести по размерно-весовым характеристикам, ионному составу сыворотки крови, гистофизиологическому состоянию щитовидной железы и печени и уровню кортизола и общего белка в сыворотке крови рыб в пресной воде и по динамике этих показателей при реакции организма на гиперосмотическое воздействие.

Научная новизна. На основании проведенного исследования показано, что скат молоди кижуча из реки возможен при различных размерах тела и в различном морфофункциональном состоянии. Получены свидетельства того, что покатная молодь (смолты) отличается от непокатной по ряду морфологических признаков, однако ни один из них в отдельности не указывает однозначно на принадлежность рыбы к группе *parr* или *smolt*. Проведен сравнительный анализ характера роста генетически однородной заводской и дикой молоди кижуча, обитающих в различных биотопических условиях. Показано, что рост и функциональное становление систем, обеспечивающих успешный скат и переход к обитанию в гиперосмотической (морской) среде, последовательны и взаимосвязаны, однако характеризуются высокой степенью внутривидовой гетерогенности. Определена сезонная схема катадромной миграции пресноводной молоди кижуча с нагульных участков в р.Тынь и рассмотрена связь сроков ската с характеристиками покатников, на основании чего предложено деление рыб на группы, различающиеся по темпу роста и функционального становления систем органов. Впервые детально, на примере концентрации основных катионов в сыворотке крови, уровня активности щитовидной железы и состояния печени прослежены различия морфофункциональных характеристик молоди выделенных экологических групп. Выявлено существование и детально описаны характеристики качественно отличной группы ранних покатников кижуча. На основании полученных данных сделан вывод о необходимости комплексного анализа морфофункциональных показателей молоди катадромных лососевых при рассмотрении вопросов смолтификации и миграции в море.

Практическое значение. Полученные результаты могут быть использованы для разработки методики оценки качества продукции рыбных заводов, а также создания оптимальных технологий подращивания кижуча и решения вопросов о готовности к выпуску или переводу в морскую воду.

Апробация работы. Основные результаты работы доложены на заседаниях кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбУ, на научном семинаре отдела физиологии ИБКМ (Севастополь, 1989), на межвузовской научной конференции (Петрозаводск, 1990), на VIII Всесоюзном совещании по физиологии и биохимии рыб (Петрозаводск, 1992).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 4 работы.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, обзора литературы, описания материалов и методов исследования, изложения собственного экспериментального материала и его обсуждения, выводов и списка цитированной литературы. Диссертация изложена на 158 страницах, содержит 26 рисунков и 8 таблиц.

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В обзоре литературы первая часть посвящена изложению имеющихся сведений по исследованным ранее вопросам биологии кижуча на Северном Сахалине. Подчеркивается, что эти данные носят в основном отрывочный и зачастую противоречивый характер, касаясь лишь наиболее общих характеристик популяции: размеров, возраста и соотношения полов среди производителей и молоди, сроков анадромной и катадромной миграции, вопросов питания и трофических взаимоотношений молоди с другими видами лососевых. Детально вопросы катадромной миграции молоди не изучены. Исследования морфофизиологических особенностей кижуча на Сахалине не проводилось.

Основным рассматриваемым аспектом проблемы являются принципиальные возможности идентификации этапа смолтификации у лососевых. С этой целью проведен анализ имеющихся в литературе данных и концепций, касающихся возможных подходов к этому вопросу. Обсуждаются внешнеморфологические, поведенческие и физиологические изменения, в том числе ионного состава плазмы крови, ферментативной активнос-

ти жабр, эндокринной системы и общего характера метаболизма.

Автор следует А. Горбману и др. (Gorbman et al., 1982), считающих, что нет оснований считать этап смолтификационной трансформации аналогом метаморфоза и что использование самих терминов *parr* и *smolt* в ряде случаев достаточно условно и достоверно приемлемо лишь при описании однородных групп нормально развивающейся молодежи; в целом же необходимо рассматривать максимально большой комплекс признаков смолтификации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводились в верхнем бассейне реки Тьма (Северный Сахалин), популяция кижуча в которой является наиболее крупной на Сахалине. Молодь кижуча отлавливали в рукавах, ручьях и старицах притоков Тьмы. Для анализа брали предпокатную (пестрятки, или *parr*) и покатную (*smolt*) молодь кижуча в возрасте от 0+ до 2+ "заводского" и "дикого" происхождения. Под заводской в данном случае понимается молодь, полученная от производителей кижуча, возвращающихся ежегодно на Адо-Тымовский рыболовный завод, подращенная после инкубации в производственных цехах по "кэтовой" технологии и в дальнейшем обитающая в рыболовном ручье завода до ската в основное русло. Поскольку условия содержания молодежи на заводе отличаются от условий обитания дикой практически лишь наличием подкормки первых в течение месяца после начала активного питания, мы исходили из того, что заводское стадо отличается от дикой популяции лишь в пределах, определяемых экологическими различиями биотопов существования.

При отлове дикой и заводской молодежи использовали мальковый невод, ловушки, сачки и удочки. Перед экспериментами, в которых использовали только рыб без признаков повреждений и нарушения поведения, молодь предварительно выдерживали в течение 3 суток для адаптации.

Для морфометрического анализа обработка материала (измерения и взвешивания) проводилась по общепринятой методике. В большинстве случаев определяли длину тела (*ac* и *ad*), высоту, толщину и общую массу тела.

Возраст рыб определяли по чешуе, взятой с боковой поверхности

тела. Препараты просматривались в проходящем свете под бинокляром МБС-9.

Степень смолтифицированности оценивали визуально по изменению формы тела (прогонистость) и окраски (серебрение чешуи, исчезновение мальковых пятен), легкости удаления чешуи, изменению зубной вооруженности и формы ауксильного выроста у основания брюшного плавника. На основании этих данных рыб условно подразделяли на две категории: покатные или непокатные, в зависимости от того, какие признаки доминировали.

Физиологическое состояние молодежи на различных этапах развития оценивали в пресной воде и по способности к осморегуляции в воде соленостью 15‰. В ходе экспериментов рыбы помещались в емкости объемом от 15 до 100 л из расчета не менее 1,5 л воды на каждую рыбу, с принудительной круглосуточной аэрацией. Температура воды поддерживалась на уровне, характерном для естественного водоема в соответствующий сезон. На протяжении опыта (до 7 суток) ни экспериментальную, ни контрольную рыбу не кормили. Фотопериодика была естественной.

Для исследования сыворотки крови у рыб индивидуально брали из хвостовой вены (после отсечения хвоста) пробы крови, которую затем, после свертывания, центрифугировали в ручной центрифуге в течение 3 мин. Концентрацию ионов определяли в сыворотке крови, разведенной в 100 раз, на пламенном фотометре "Flapho-2". Концентрацию кортизола определяли в пробах, полученных аналогичным способом, при помощи радиоиммунохимического метода, концентрацию общего белка - на фотоэлектрокалориметре.

Для гистологической обработки фиксацию кусочков органов проводили в жидкости Буэна. Последующая обработка велась по стандартной методике с проводкой в спиртах возрастающей крепости, в хлороформ-парафине и заливкой в парафин (Роскин и Левинсон, 1957). Срезы толщиной 4-6 мкм окрашивали методом Азан по Гейденгайну и гематоксилином Бэжера. Линейные параметры фолликулов цитовидной железы и клеток печени измеряли под световым микроскопом с использованием окуляр-микрометра. Размеры овальных фолликулов оценивали по двум взаимоперпендикулярным диаметрам, высоту тиреоидного эпителия - по среднему из 4 измерений для каждого фолликула. Плотность ткани

пацеди (коэффициент K_n - количество ядер на единицу площади гистологического препарата) подсчитывалась по 9 полям зрения площадью $2,25 \text{ мкм}^2$ для каждого экземпляра.

Полученные данные обработаны с применением методов биологической статистики (Ивантер, 1979).

Общий объем исследованного материала составил 974 экземпляра, в том числе 605 экз. дикой и 369 экз. заводской молоди, собранных в летние периоды (с марта по октябрь) 1988-1991 гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ.

Размерно-весовой состав и особенности динамики популяции

Размерно-весовые характеристики заводской и дикой групп молоди кижуча в начальный период развития сходны. Начиная с июня первого года жизни темп роста заводского кижуча значительно опережает таковой дикого. Скот в этом году не происходит. В зимний период рост замедляется и возобновляется к весне второго года. Уже в апреле различия веса диких достаточно велики. В июне же в группе дикой молоди отмечается характерное явление, связанное с покатной миграцией: в размерах годовиков наблюдается четкая бимодальность распределения: верхнюю моду составляют покатники. Аналогичная картина имеет место и летом второго года жизни. Подобная бимодальность отмечалась ранее у молоди атлантического лосося и у акселерированной молоди кижуча при искусственном выращивании.

Выявить сходный характер распределения размеров в группе заводской молоди не удалось. К лету второго года жизни заводская молодежь по сравнению с одновозрастной дикой имеет существенно большую массу и длину тела. К осени средние значения этих показателей снижаются, после чего вновь несколько возрастают к периоду ската. После июня трехлеток (2+) в рыбоводном ручье не остается. Дикая же молодежь в возрасте 2+ попадает в реки, впадающих в Тьму, до конца сентября.

На основании этих прямых и косвенных данных были выделены следующие группы рыб по срокам ската:

дикие: I) летние второго года (I+),

- 2) летние третьего года (2+),
- 3) осенние третьего года (2+),
- заводские: 4) осенние второго года (1+),
- 5) летние третьего года (2+).

Для каждой группы были составлены онтогенетические аллометрические уравнения роста. Различия по обоим коэффициентам не дает возможности строгого математического сопоставления этих уравнений. Тем не менее, их параметры отличаются от приводимых в литературе для кижуча и нельзя не отметить различия между дикой и заводской молодью, наглядно проявляющееся в значительно большем внутреннем сходстве как линейных, так и степенных показателей уравнений у всех групп диких - с одной стороны и у заводских - с другой.

Морфологические показатели молоди кижуча заводского происхождения (вес, длина, высота и толщина тела) значительно менее вариабельны, чем у дикой молоди, хотя и близки к ним. Аналогичная закономерность отмечалась ранее в литературе и предположительно связана со значительно более высоким однообразием условий обитания заводской молоди. В случае с адс-тымовским кижучем (строго говоря, не "заводским") эти условия (водный режим, температура, трофность) не контролируются искусственно и их меньшая вариабельность определяется лишь малыми размерами самого ручья.

Тем не менее, различия условий существования определяет, по-видимому, две различные схемы ската в этих группах: у диких скат имеет пик численности летом второго и третьего года и осенью третьего, а у заводских, вероятно, осенью второго и летом третьего. Среди диких это наглядно проявляется в появлении бимодального характера размерно-вещового распределения однообразных рыб, среди заводских эта схема может быть определена косвенно, по падению средних значений размеров в период с августа по октябрь у 1+ и по изменению численности мальков в ручье, а у 2+- по исчезновению этой старшей возрастной группы в рыбоводном ручье к осени.

При сопоставлении структуры чешуи, по которой проводилось определение возраста молоди, со структурой чешуи знадромных производителей кижуча, были обнаружены подтверждения различий в возрасте покатииков. Размеры чешуй и количество склеритов у покатииков варьирует в зависимости от возраста рыб при скате. У взрослых рыб,

возвращающихся на нерест в реку, "морские" зоны на чешуе сходны по количеству склеритов, а в "пресноводных" зонах сохраняются те же различия, что и у покатной молодежи. Нельзя, однако утверждать с полной уверенностью, что вторая речная годовая зона склеритов не является в действительности "эстуарной".

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ СИСТЕМ ОРГАНОВ ПРЕДПОКАТНОЙ И ПОКАТНОЙ МОЛОДИ КИЖУЧА

Ввиду неправомерности выбора однозначного унифицированного показателя, в данном исследовании был использован ряд косвенных критериев, сопоставление которых может, как представляется достаточно полно охарактеризовать морфофункциональное состояние (уровень развития осморегуляторного комплекса), по крайней мере в сравнительном плане. В качестве таковых рассматривались ионный состав, уровень кортизола и содержания общего белка в сыворотке крови, а также состояние щитовидной железы и печени. Анализ состояния систем и органов молодежи кижуча, проведенный в выделенных нами экологических группах (или внутривидовых группировках) на основе этих показателей у рыб в пресной воде и их динамики при экспериментальном гиперосмотическом воздействии (при помещении в искусственную морскую воду соленостью 15‰) выявил значительные морфофункциональные различия среди рыб в покатной период. В июне (в период основного пика ската) исследовалось 6 групп молодежи: Д(1+), Д(2+), Д(1+)покатные, Д(2+)покатные, З(1+) и З(2+).

Ионный состав сыворотки крови

Оценка ионного состава сыворотки крови молодежи кижуча проводилась в июне (во время пика покатной активности) и в конце августа - начале сентября (конец ската). Рассматривались четыре основных катиона - Na^+ , K^+ , Ca^{2+} и Mg^{2+} .

Натрий, содержание которого в 10-15 раз превышает суммарное содержание всех остальных катионов, вместе с хлором определяет в основном осмолярность сыворотки крови, поэтому уровень его концентрации был использован как основной для общей оценки осморегулирующей способности.

В пресной воде различия по концентрации ионов Na^+ в сыворотке крови между выделенными группами молоди статистически не достоверны ни в июне, ни в августе-сентябре.

В концентрации ионов K^+ в сыворотке крови между группами молоди в пресной воде наблюдаются значительно большие различия. В августе содержание калия в сыворотке рыб старшей (2+) группы как диного, так и заводского происхождения, значительно выше. Обратные изменения по этому показателю происходят в течение покатного периода в группе диких I+ - к осени содержание K^+ снижается на 30%. Содержание ионов Ca^{2+} в сыворотке крови кижуча в пресной воде отличается единообразием: между группами молоди не выявлено достоверных различий ни в один из сезонов. Однако в августе-сентябре концентрация этого иона в сыворотке крови всех рыб в целом выше, чем весной. Аналогичное соотношение по сезонам можно отметить и в отношении ионов Mg^{2+} .

Все это свидетельствует о том, что в речной период жизни гипертонический характер осмотического гомеостаза определяет сходный уровень осмолярности внутренней среды организма кижуча вне зависимости от стадии развития и смолтифицированности. Количественные показатели содержания Na^+ , K^+ , Ca^{2+} и Mg^{2+} , полученные нами, несколько выше указываемых для пресноводного кижуча в литературе (Conte et al., 1966; Clarke, Blackburn, 1977; Smith 1972). Различий в концентрации кальция и магния между покатыми и непокатыми группами не наблюдалось, что соответствует наблюдениям H.M. Miles и L.S. Smith (1968). В целом можно констатировать, что общая осмолярность сыворотки крови, оцененная по суммарной концентрации катионов сыворотке у молоди кижуча в пресной воде, не указывает на наличие существенных различий между молодью различных внутривидовых группировок ни в летний, ни в осенний период.

При экспериментальном помещении молоди кижуча в морскую воду соленостью 15‰ наиболее показательные изменения среди рассмотренных осмотически активных ионов происходят, безусловно, в концентрации Na^+ . При этом характер реакции на солевое воздействие у молоди, относящейся к выделенным нами группам, различен.

В июне у годовалой дикой молоди при попадании в SW 15‰ концентрация ионов Na^+ возрастает от 150 до 192 мэкв/л (через 24

ч воздействия), после чего снижается до 161 мэкв/л (72 ч). Достигнутый уровень сохраняется в последующие часы адаптации.

Дикая (2+) молодежь отличается от младшей группы тем, что при помещении ее в гипертоническую среду подъем концентрации натрия наблюдается только в первые 12 ч адаптации и на более низкий уровень (178 мэкв/л), после чего снижается до исходного.

У заводской (2+) молодежи в опыте концентрация Na^+ возрастает так же, как у одновозрастной дикой, в течение 12 ч адаптации, однако на меньшую величину (166 мэкв/л), после чего начинает снижаться и уже через 72 ч достоверно не отличается от пресноводного уровня.

В конце августа-начале сентября реакция дикой (1+) молодежи на солевое воздействие сохраняется такой же, какой она была у этой возрастной группы весной, однако повышение уровня натрия происходит на более низкий уровень. В это же время реакция дикой (2+) молодежи на солевое воздействие обнаруживает уже более сформированный осморегуляторный механизм, чем весной. Это проявляется в более узком диапазоне изменений концентрации Na^+ в процессе адаптации. Реакция заводской (1+) молодежи на солевое воздействие осенью свидетельствует о более низком функциональном развитии ее осморегуляторной системы, чем у предпосатной заводской (2+) весной. На это указывает подъем концентрации Na в течение 72 ч на значительную величину (180 против 165 мэкв/л). Кроме того, снижение концентрации натрия в последующее время происходит медленно и даже через 168 ч опыта остается высоким (166 против 151 мэкв/л в FW-контроле).

Детальный анализ изменения содержания K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} в сыворотке крови процессе гиперосмотической адаптации не входил в задачу данного исследования. Однако общая оценка характера этих изменений позволяет сделать определенные выводы.

Динамика концентрации рассматриваемых ионов в каждой из групп в определенный сезон имеет сходный характер. Так, в старших возрастных группах З(2+) и Д(2+) наблюдается отчетливая закономерность: повышение уровня концентрации ионов в течение первых суток (24 ч) сменяется стабилизацией (72 ч) и последующим постепенным снижением до уровня, близкого к исходному (168 ч), отвечающего, по-видимому, оптимальному для данной осмоларности среды. Иная си-

туация наблюдается у диких годовиков D(I+). В течение 24 часов адаптации у них происходит значительный подъем уровня концентрации всех ионов, сменяемое через 72 ч резким падением до исходного уровня и ниже, вслед за чем (168 ч) следует несбалансированный рост содержания ионов K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} в плазме (однако по Na^+ это возрастание невелико).

Оценивая это отличие, следует, вероятно, согласиться с М.М. Соколовой и др. (1971), рассматривавшими секрецию Mg^{2+} у покатной и непокатной молоди клужча, в том, что "у молоди, которая должна находиться в пресной воде по крайней мере... до следующего ската, преобладают признаки, характерные для пресноводных рыб. "Морской" тип систем осмо- и ионорегуляции, наблюдающийся во время ската, формируется перед ним и отражает изменение систем регуляции". В нашем случае вероятная неспособность рыб группы D(I+) "справиться" с ионорегуляцией в гиперосмотической среде отражается в весьма нестабильной динамике концентрации основных катионов в процессе адаптации к морской воде.

Картина, наблюдаемая в августе-сентябре, иная. Обращает на себя внимание общее качественное сходство характера динамики концентрации всех рассматриваемых ионов при SW-адаптации в течение 72-168 ч. Если исходить из того, что "целью" осмотической адаптации организма является поддержание определенного, относительно постоянного уровня осмолярности внутренней среды, то наиболее стабильный характер этот процесс носит в старшей, предпокатной группе D(2+). Сходная динамика, с несколько более высокими количественными показателями, имеет место у D(I+) и, затем, у Z(I+). Конечный (через 168 ч) уровень концентрации всех 3 катионов, особенно двухвалентных, значительно ниже, чем исходный. Однако неясно, следует ли считать "сбросовый" характер ионорегуляции (более низкий уровень двухвалентных ионов в плазме в SW 15⁰/∞, чем в FW) у молоди в этот период показателем низкой ионорегулирующей способности, или же он является закономерным адаптивным явлением.

Наши данные подтвердили мнение о том, что для показательной характеристики общей картины ионорегулирующей способности организма наиболее удобно использование динамики концентрации основного катиона плазмы крови - натрия, которая интегрально отражает изме-

нения осмотических показателей крови (Краюшкина, 1976, 1983; Clarke, Blackburn, 1977, 1986, Clarke, 1982; Blackburn, Clarke, 1987, и др.).

Динамика других рассмотренных катионов сыворотки крови - калия, кальция и магния - подчиняется, по-видимому, более сложным закономерностям, связанных с более "тонкой" физиологической ролью этих ионов и потому оказалась трудноприменима в качестве общепонятных показателей состояния осморегуляторной системы из-за сложности их биологической "расшифровки". Однако в целом выводы, которые можно сделать на основании данных по динамике этих катионов в организме рыб в гиперосмотической среде, соответствуют общим закономерностям, прослеживаемых по другим показателям. Так, показательные резкие перепады концентрации ионов Mg^{+} в сыворотке крови дикой годовалой молоди, свидетельствующие о низкой магниерегулирующей способности организма (Наточин, 1976; Краюшкина, 1984).

Использование метода оценки динамики концентрации основных осмотически активных ионов сыворотки крови для оценки уровня развития механизма ионорегуляции (Краюшкина, 1985, 1983) в данном случае наглядно продемонстрировало преимущество этого метода. В самом деле, даже авторы наиболее распространенной 24-часовой эн-проверочной методики (Clarke, Blackburn, 1977, 1978) признают, что точность определения parr-smolt различий в отношении кижуча весьма низка (различия по концентрации Na^{+} не превышают 2 мэкв/л) (Clarke, 1982). Анализ же характера динамики ионов в сравнительном плане позволяет представить более полную и более "биологическую" характеристику осморегуляторной системы молоди.

Сопоставление осморегуляторной способности молоди кижуча различных возрастных групп в разные сезоны года указывает на последовательное становление осморегуляторной системы в процессе развития: у более старших групп стабилизация уровня ионов имеет более ровный характер, чем в младших и непокатных группах. При этом в линиях диких и заводских отмечается градуальное развитие осморегулирующей способности в течение основного периода роста (весна-осень), особенно отчетливо прослеживаемое в группах диких, где существует более достоверная возможность разделения рыб на покатных и непокатных.

Однако катадромная миграция и способность к гиперосмотической адаптации могут быть отдельными, независимыми явлениями. Это предположение, сформулированное Conte et al. (1966) подтверждается в рыбоводной практике существованием такого явления, как *stunt*, и было неоднократно доказано экспериментально (Clarke, Nagahama, 1977; Bern, 1978; Mahnken, Waknitz, 1979; Folmar, Dickhoff, 1980). Более того, некоторые популяции характеризуются способностью к миграции до полной сформированности гипосморегуляторной системы (Clarke, Blackburn, 1978). Поэтому сопоставление оценки уровня развития механизма ионорегуляции с оценками других параметров смолтификации в одном эксперименте дало нам возможность комплексной оценки этого явления.

Состояние щитовидной железы

Щитовидная железа кижуча представляет собой диффузно расположенные вдоль вентральной аорты группы фолликулов, образующие особенно крупные скопления в районе 3 и 4 пар жаберных артерий. В качестве индикаторов морфофункционального состояния железы нами рассматривались высота фолликулярного эпителия, относительная (к площади всего фолликула) площадь полости фолликулов, общий объем и объем полости фолликула (количественные параметры), а также состояние интрафолликулярного коллоида (качественные параметры). Однако при анализе полученных результатов мы пришли к выводу, что наиболее показательными среди количественных параметров являются высота эпителия и объем полости фолликулов.

В пресной воде у молоди кижуча интрафолликулярный коллоид плотный, базофильный, что указывает на некоторое преобладание процессов накопления (повышения ацидофильности коллоида) над выведением гормонов (вакуолизации коллоида). Исключение составляет группа диких покатых годовиков, где отмечается усиленная секреторная деятельность железы, проявляющаяся в краевой резорбционной вакуолизации коллоида.

Уровень активности щитовидной железы в значительной мере различается в рассматриваемых группах. Сопоставление рассмотренных показателей позволяет сделать вывод о том, что младшие непокатые

группы характеризуются значительно меньшей высотой тиреоидного эпителия и большим объемом полости фолликула. Объем полости фолликулов сильно варьирует в группах, при этом наименьший объем полости наблюдается у Д(2+)покатных, наибольший - у З(1+), которые в этом отношении отличаются от остальных. Рыбы старших групп имеют меньшую относительную площадь полости фолликула. Группа ранних диких покатников отличается по рассматриваемым показателям как от непокатных, так и от покатных; помимо этого, она характеризуется высокой степенью вакуолизации интрафолликулярного содержимого.

С функциональной точки зрения эти данные свидетельствуют об увеличении активности щитовидной железы с возрастом рыб (Dickhoff *et al.*, 1978; Grau *et al.*, 1981), в отношении же покатников Д(1+) - на ускоренную активацию эндокринной активности при подготовке к скату. С другой стороны, это может быть связано с протокторным влиянием тиреоидных гормонов на темп роста (Higgs *et al.*, 1976; McBride *et al.*, 1982; Leatherland, 1982), объясняющим столь значительные отличия в размерах двухлетних смолтов от непокатных.

При помещении молоди кижуча в гипертоническую (15°/оо) среду структура щитовидной железы претерпевает значительные изменения. Ее активность у рыб всех групп в течение первых 24 ч воздействия резко повышается. Однако в дальнейшем характер реакции в группах все более различается. У покатных групп Д(1+) и Д(2+) высота эпителия последовательно снижается и через 168 ч воздействия достигает уровней, близких к исходному. У рыб старших предпокатных групп, Д(2+) и З(2+) и непокатных Д(1+) и З(1+) высота эпителия более или менее последовательно возрастает.

Объем полости фолликула резко снижается в течение первых 24 ч воздействия у рыб всех групп, что связано с выведением фолликулярного содержимого при возрастании функциональной нагрузки на организм. В дальнейшем объем фолликулярного содержимого у рыб различных групп либо стабилизируется (у Д(1+) покатных и у З(1+)), что может свидетельствовать об исчерпании резервов коллоида, либо продолжает снижаться, указывая на продолжающееся его выведение (Д(2+)покатные, З(2+) и Д(1+)).

Изменения основных параметров щитовидной железы (высота тиреоидного эпителия и объем полости фолликула) при SW-адаптации ука-

зывает на более высокую в целом функциональную активность железы у молодежи старших возрастных групп. Характерной особенностью проявления состояния организма в отношении этого показателя является то, что у физиологически более "зрелых" - старших, особенно покатыных групп, физиологическая нагрузка при попадании рыб в гиперосмотическую среду приводит к последовательному наращиванию "мощности" работы фолликулов. У более молодых и непокатных рыб эти изменения в процессе адаптации имеют менее сбалансированный характер, когда увеличение активности фолликулярного эпителия не обеспечивает функциональных потребностей организма в тиреоидных гормонах. Такая несбалансированность при попадании в морскую воду может приводить к задержке роста кижуча (Clarke, Nagahama, 1977; Folmar et al., 1980). Наши данные, однако, противоречат мнению И.А. Баранниковой (1979) о снижении активности щитовидной железы у молодежи проходных рыб во время катадромной миграции.

Полученные результаты позволяют предложить объяснение явлению, наблюдаемому У. Дикхоффом с соавторами (Dickhoff et al., 1982): резкое падение уровня тиреоидных гормонов (T_3 и T_4) в крови молодежи кижуча в возрасте 0+ и 1+ при переводе в морскую воду. С позиции наших данных это можно трактовать как физиологическое проявление гипофункции щитовидной железы при осмотической нагрузке на ранних пресноводных стадиях развития кижуча.

Состояние печени

Оценка степени вакуолизации гепатоцитов молодежи кижуча разных групп свидетельствует о наличии широкого диапазона различий в степени содержания запасных веществ (в основном липидов). Наиболее высокое содержание отмечено в гепатоцитах заводских и диких непокатных годовиков. Несколько меньшие значения этого показателя имеют покатыные дикие годовики. Самое низкое содержание липидов в клетках печени наблюдается у покатыных Д(2+), непокатных Д(2+) и В(2+), которым предстоит скат осенью этого же года. В целом это распределение по степени содержания жиров в печени хорошо укладывается в схему классических представлений о характере изменения метаболизма при смолтификации (Hoar, 1976).

Наибольшие значения показателя K_n (количество ядер на единицу

площади гистологического среза или плотность ткани) наблюдаются у покатных D(I+), за ними следуют покатные и непокатные дикие Z+ Значительно большие размеры гепатоцитов (меньшие значения К_п имеют дикие и заводские I+, а также заводские Z+.

Диаметр ядра гепатоцитов (d_н) является косвенным показателем белоксинтезирующей активности печени. Наибольшие значения этого показателя имеют дикие непокатные и заводские I+, значительно меньшие - покатные дикие I+, занимающие промежуточное положение Низкая синтетическая активность печени у покатных и предпокатных рыб может, вероятно, свидетельствовать о "затратном" характере метаболизма организма (преобладании процессов утилизации запасных питательных веществ над их накоплением), связанном со смолтификацией.

При анализе состояния печени у рыб в пресной воде отмечен следующие закономерности: младшие и непокатные группы отличаются большими содержаниями запасных веществ в клетках (большая степень вакуолизации) и размерами гепатоцитов (плотность ткани), а также более высокой белоксинтетической активностью печени (диаметр ядра), чем более старшие и непокатные. Эти результаты соответствуют данным о снижении уровня липидов и гликогена в печени и мышцах при смолтификации (Woo et al., 1978) и указывают на изменение характера пластического обмена перед началом кататрофной миграции

Анализируя в целом морфофункциональное состояние печени молды кижуча при смолтификации, можно проследить две адаптивные схемы метаболической реакции при попадании рыб в гиперосмотическую среду: "стабилизационную" и "затратную". Первая характеризуется более высокой исходной энергетической обеспеченностью и уровне пластического обмена, которые при внешнем солевом воздействии организм вполне безуспешно стремится поддержать на прежнем уровне Для второй схемы типичны меньшие начальные энергетические показатели клеток, которые при адаптации к гиперосмотической среде более или менее равномерно снижаются, подчиняясь определенной закономерности. Первая схема характерна для младших непокатных групп молды, вторая - для старших покатных.

Эти различия в метаболической реакции на гиперосмотическое воздействие согласуются с представлениями о снижении скорости гл

неогенеза и липогенеза и увеличении гликогенолизиса и липолиза в печени и полостном жире (Woo et al., 1978; Baker, Wigham, 1979). Поскольку указанные процессы находятся под контролем метаболитически активных гормонов - тироксина, пролактина, кортизола, катехоламинов и других (Sheridan et al., 1985; Максимович, 1990), различия метаболических реакций могут быть очевидно связаны с отмеченным нами увеличением активности щитовидной железы у покатных групп.

Группа "ранних" покатников (D(I+)) по большинству исследованных показателей занимает специфическое положение: количественные значения концентрации ионов, цитологические индексы печени и щитовидной железы близки к младшим или промежуточным, а характер их динамики в процессе солеадаптации сходен с таковым старших покатников. Повышенная (в пресной воде) экскреция гормонов щитовидной железы и высокий темп роста выделяют ранних покатников из всех остальных групп, что может дополнительно свидетельствовать о некоторой специфической схеме развития, определяющей скат в ином состоянии, чем у более старших мигрантов. Это дает основание для предположения о том, что скатывающаяся из реки молодь может быть разнообразна не только по размерному, но и по качественному морфофизиологическому состоянию. Более ранние покатники в этой ситуации могут иметь возможность завершения развития осморегуляторной системы при попадании в эстуарную зону (Mahnen, 1973; Scrivener, Andersen, 1984; Pearcy, Fisher, 1988; Thedinga et al., 1989). С другой точки зрения (Wagner et al., 1969), быстрорастущий кижуч может иметь более функциональную или более легко иницируемую осморегуляторную систему, что в целом не противоречит нашим данным. Конечательный ответ на этот вопрос можно получить лишь изучив все этапы покатной миграции молоди вплоть до попадания в эстуарии и в море.

Оценка степени участия общестрессорной реакции в морфофункциональных изменениях, наблюдаемых в организме рыб при экспериментальном SW-тестировании, проведенная нами по динамике кортизола versus содержанию общего белка в сыворотке крови, свидетельствует, что наблюдаемые различия по крайней мере лишь частично могут быть

связаны с общестрессорным ответом и в целом носят специфический адаптивный характер. Это специально осуществленное исследование дало нам возможность анализировать полученные в аналогичных экспериментах данные в контексте изменений, связанных собственно со смолтификацией, как специфической реакции на специфический стресс (Schreck, 1982).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования свидетельствуют, что молодь кижуча, сходная по размеру и/или по возрасту, и/или по происхождению, и/или по внешним признакам смолтификации, может, тем не менее, находиться на разных стадиях развития осморегуляторной системы, обеспечивающей возможность перехода к жизни в морской воде. В частности, одноразмерные рыбы могут относиться: в июне - к группам покатных Д(1+), З(2+) и непокатных Д(2+), в августе - к покатым и непокатым З(1+), а в октябре - к непокатым Д(1+) и З(1+); тем не менее, как было показано, каждая из этих групп характеризуется специфическим набором признаков, отражающих различия в ионорегулирующей способности, уровне развития эндокринной системы и характере метаболической реакции на осмотическую нагрузку.

С другой стороны, при наличии значительных размеров и возрастных различий, молодь покатных стадий (мигрирующая Д(1+) и Д(2+) в июне и Д(2+) в сентябре) обладает рядом сходных морфологических и функциональных показателей, отличающих их от непокатных групп. Это, в частности, развитая ионорегулирующая способность, при осмотическом воздействии - возможность эндокринной системы адекватно увеличивать активность и переход системы метаболизма на "затратный" тип, предотвращающий истощение организма путем мобилизации энергетических ресурсов.

На основании полученных данных можно заключить, что общая схема развития морфофункциональных изменений в организме молоди кижуча, предшествующих скату и переходу к морскому образу жизни, имеет безусловно градуальную структуру: от младших непокатных к старшим непокатым и даже к покатым.

Однако нам представляется, что эта схема лишь косвенно связана с возрастом рыб. Исначальная гетерогенность темпов развития является неотъемлемым свойством любой природной популяции; эта

корость варьирует в зависимости от комплекса природных условий, в которых развитие протекает. При развитии морфофункциональных признаков, необходимых молоди лососевых для успешной покатной миграции: роста в морских условиях, этот непрерывный процесс разделен на фазы большей (основной период роста - весна-осень) и меньшей интенсивности (зима). Это в целом соответствует точке зрения У.Хора (Hear, 1976) о ритмической природе физиологических изменений, обеспечивающих солелюбовность лососей.

При развитии, протекающем в естественных условиях, смолтификация и катодромная миграция молоди кижуча происходит по мере достижения физиологической готовности. Сочетание конкретных биотических условий, их сезонной периодичности и индивидуальной генетической изменчивости темпов развития в целом формирует многовариантную картину морфофункциональных изменений молоди кижуча при молтификации.

Представляется очевидным, что в дальнейшем исследовании изменений в организме лососевых необходимо проводить комплексно, с учетом внутривидовой гетерогенности их характера, используя аксиально возможное количество параметров, и по возможности используя факторный анализ этих параметров. Такое исследование требует прослеживания всех этапов пресноводного периода развития лосося, вплоть до ската в эстуарии и море. Это не исключает возможности, но, напротив, является единственно достоверным методом определения определенных индикаторов смолтификации, характерных для конкретной популяции, которые могут быть использованы и для рыбоданных целей, и в других исследованиях.

ВЫВОДЫ

I. Скот молоди кижуча из реки возможен при различных размерах эла. Параметры морфофункционального состояния покатной молоди, отличающих ее от непокатной, характеризуются значительной вариабельностью. Размеры покатных рыб значительно больше, чем у однозрелых непокатных, однако различаются между возрастными группами. Покатная молодь (смолты) отличается от непокатной по ряду

внешнеморфологических признаков, однако ни один из них в отдельности не указывает однозначно на принадлежность рыбы к группе *parci* или *smolt*.

2. Размерно-весовые показатели генетически однородной заводской и дикой молоди кижуча сходны до лета первого года жизни. В дальнейшем темп роста заводского кижуча значительно опережает таковой дикого, а вариабельность морфометрических признаков дикой молоди оказывается значительно большей.

3. Катадромная миграция пресноводной молоди кижуча в р.Тым происходит в возрасте 1+ и 2+ с мая по сентябрь, с пиками численности в июне и в конце августа-начале сентября. На втором году жизни (1+) отмечен скат дикой молоди в июне и заводской - в августе. В возрасте 2+ заводская молодь мигрирует в основном в июне дикая - июль по конец сентября.

4. У молоди различных экологических групп, выделенных по признакам условий существования (заводские и дикие), возраста и отношения к скату (покатные и непокатные), различия, оцененные по концентрации основных катионов в сыворотке крови, уровню активности щитовидной железы и состоянию печени в пресной воде невелики. Младшие и непокатные группы отличаются большим содержанием запасных веществ в печени, большими размерами гепатоцитов и их ядер. Ранние дикие покатники (1+), помимо этого, характеризуются в пресной воде более высокой степенью активности щитовидной железы.

5. Характер стабилизации уровня ионов плазмы у молоди старших (и) покатных групп в соленой воде в эксперименте указывает на градуальное развитие осморегуляторной способности в процессе развития. Изменения гистологических показателей щитовидной железы при солевом воздействии у старших (и) покатных рыб свидетельствует о последовательном увеличении ее активности при специфической функциональной нагрузке; у младших и непокатных реакция носит изменчивый и несбалансированный характер. Функциональные изменения в опыте оцененные по гистологическим показателям печени, также выявляют "стабилизационный" и "затратный" типы метаболической реакции свойственные соответственно непокатным и покатным группам.

6. Свидетельством существования внутрипопуляционной разнородности пресноводной молоди кижуча являются выявленные особенности

ранних диких поклатников (I+). Эта группа характеризуется не только более высоким темпом роста и ранними сроками ската, но и комплексом морфофизиологических показателей, отличающих их как от неплатной, так и от старшей платной молодежи.

РАБОТЫ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ ПО ТЕМЕ ДИСЕРТАЦИИ

1. Ивантер Д.Э. Некоторые особенности роста горбуши, акклиматизируемой на Европейском Севере СССР. // В кн.: Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Кэндаланша, 1987. С. 310-312.

2. Ивантер Д.Э. Эколого-морфологические адаптации пресноводной молодежи кижуча (*Oncorhynchus kisutch* Walbaum) реки Тымь (Северный Сахалин). // Пути использования природных ресурсов Карелии. Тезисы межвузовской научной конференции (24-25 октября 1990г.). Петрозаводск, 1990. С.12-13.

3. Ивантер Д.Э. Морфофизиологическая характеристика мигрирующей молодежи кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) реки Тымь, Северный Сахалин. // Вестник Ленинградского Университета. 1991. Сер.-3, вып.3. С.12-20.

4. Ивантер Д.Э. Изменения состояния шитовидной железы пресноводной молодежи кижуча (*Oncorhynchus kisutch* Walbaum) при селитратации. // В сб.: Материалы VIII Всесоюзной конференции по физиологии и биохимии рыб. Петрозаводск, 1992.