

РГБ ОА

17 АПР 1995


РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ МОРЯ

На правах рукописи

А. В. Подлесных

ГОРМОНАЛЬНЫЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ПЕРЕСТА В
СУВИЗОЛЯТАХ НЕРКИ *Oncorhynchus nerka* (Walbaum)

03.00.10-ихтиология

 Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата Биологических наук

Владивосток
1995

Работа выполнена в Лаборатории популяционной биологии рыб Института биологии моря ДВО РАН.

Научный руководитель : доктор биологических наук
М. К. Глубоковский

Официальные оппоненты : доктор биологических наук
А. А. Максимович
доктор биологических наук
В. Н. Иванков

Ведущее учреждение - Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н.Северцова (ИЭМЭЖ, г. Москва)

Защита диссертации состоится "16" мая 1995 года в 14 час. 00 мин. на заседании специализированного совета Д 003.66.01 при Институте биологии моря ДВО РАН по адресу : 690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, д. 17.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института.

Автореферат разослан "14" апреля 1995 г.

Учёный секретарь специализированного
совета Д 003.66.01 кандидат биологических
наук


(Л. Л. Будникова)

Общая характеристика работы

Актуальность проблемы. Одним из актуальных направлений популяционной биологии лососей является изучение факторов, воздействующих на формирование численности и размерно-возрастного состава особей в популяциях. Такие исследования важны не только для расширения представлений об изучаемых объектах и закономерностях динамики численности их популяций, но и для решения прикладных задач в области рациональной эксплуатации и искусственного воспроизводства популяций лососей.

В последние годы ключевая роль в пульсации численности лососей отводится внутрипопуляционным факторам плотностной регуляции, в основе которых лежат этологические и физиологические реакции особей на изменениям условий их нереста. Эти процессы были детально изучены на субпопуляционном уровне у нерки (*Oncorhynchus nerka*) оз. Азабачьего (Камчатка) в энергетическом и этологическом аспектах (Семенченко, 1987, 1990; Паренский, 1992). В тоже время эндокринные механизмы плотностной регуляции численности в субизолятах нерки оставались неизвестны, что препятствует получению целостной картины этого явления.

Цель и задачи работы. Цель настоящей работы - исследование гормональных регуляторных механизмов эффективности нереста нерки на субпопуляционном уровне. Поставленная цель определила решение следующих задач:

1) изучение влияния фактора плотности заполнения нерестилищ на гормональную разнокачественность особей, её взаимосвязи с особенностями нерестового поведения и выметом половых продуктов;

2) исследование влияния эффекта переуплотнения производителей на нерестилищах на гормональные изменения и выживаемость потомства нерки на основе изучения связей гормонального фона и качества половых продуктов родителей;

3) изучение особенностей выживаемости потомства нерки в эмбриогенезе, патологий развития и факторов, их определяющих.

Научная новизна. Впервые проведены исследования на гормональном уровне по изучению внутрипопуляционных механизмов плотностной регуляции эффективности нереста и воспроизводства нерки. Показано, что возникающая в результате действия фактора плотности гормональная разнокачественность производителей нерки дифференцированно влияет на эффективность нереста особей разного размера и возраста, что обуславливает разную численность их потомков. Выяснено, что в

основе этого механизма лежит связь между поведенческой активностью и гормональной секрецией особей. Показано, что выживаемость потомства нерки опосредована влиянием гормонального статуса производителей на качество их половых продуктов. Изучено влияние плотности производителей на выживаемость потомства в эмбриогенезе и эффективность воспроизводства разных элигенетических групп нерки.

Теоретическая и практическая ценность работы. Изучение внутривидовых механизмов регуляции эффективности нереста лососей на эндокринном уровне важно для расширения представлений о регуляторных механизмах, лежащих в основе колебания численности их популяций. В практическом аспекте эти сведения необходимы для разработки новых и совершенствования традиционных методов прогнозирования численности и размерно-возрастного состава генераций лососей, а также рационального использования их популяций в связи с регуляцией промысла. Кроме того, исследования лимитирующих численность факторов в местах размножения и эмбрионального развития важно для оптимизации искусственного воспроизводства лососей.

Апробация работы. Основные положения диссертации представлялись на III Всесоюзном совещании по лососевидным рыбам (Тольятти, 1988), на IV региональной конференции молодых ученых и специалистов Дальнего Востока "Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана" (Владивосток, 1989), на I Всесоюзном совещании "Поведение рыб" (Москва, 1989), на IV Всесоюзной конференции "Эндокринная система организма и вредные факторы окружающей среды" (Ленинград, 1991), на конференциях ИБМ (1990, 1991).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 работ.

Объем работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, основных выводов и списка цитируемой литературы. Работа изложена на 141 странице машинописного текста, содержит 5 таблиц и 25 рисунков. Список цитируемой литературы включает 191 источник, в том числе 72 на иностранных языках.

Материалы и методы исследований

Изолят нерки оз. Азабачье (бассейн р. Камчатки) разделяется на две самостоятельные, темпорально изолированные популяции - весеннюю и летнюю (Глубоковский и др., 1988). Каждая из этих популяций представляет собой систему взаимодействующих субизолятов (нерестилиц). Динамика численности различных субизолятов нерки не совпадает во времени и в поколениях (Коновалов, 1988). Биологическая

производителями ($y, \text{экз/м}^2$):

$$Z = \exp(5,015 - 2,66/x + 2,695/x^2 - 0,2 \cdot y) \quad (3)$$

Графическое выражение этой зависимости показывает, что наиболее слабое изменение вымета икры при возрастающей плотности лежит в диапазоне изменения концентраций кортизола в крови самок от 350 до 630 нг/мл. Это в большей степени может относиться к территориальным самкам. Вместе с тем, повышение плотности приводит к увеличению концентраций кортизола в крови у части самок наиболее подверженных стрессу, которые демонстрируют слабое увеличение вымета икры, что характерно для самок-аутсайдеров с пониженной частотой движений территориально-агонистического характера и других типов активности, доля которых увеличивается в результате "социального" стресса (Семенченко, 1989, 1990; Паренский, 1992; Чебанов, 1991).

У самцов нерки наиболее сильное влияние на вымет половых продуктов при воздействии фактора плотности оказывает изменение концентраций тироксина и кортизола в крови особей. Зависимость вымета половых продуктов ($Z\%$) от длины тела ($y, \text{см}$) и содержания тироксина в сыворотке крови ($x, \text{нг/мл}$) у самцов описана уравнением вида:

$$Z = 100 / (1 + \exp(-9,2 + 0,002 \cdot x + 0,3 \cdot y - 0,002 \cdot y^2)) \quad (4),$$

$R^2 = 0,33, P < 0,001, n = 96$. Характер зависимости, с одной стороны, отражает разнокачественность самцов двух эпигенетических групп по содержанию в крови тироксина и расходу половых продуктов, и с другой, снижение репродуктивного успеха в результате угасания активности ухаживания при увеличении уровней тироксина в связи с повышением плотности заполнения нерестилищ. Последнее наиболее явно выражено у крупных самцов. Вместе с тем, повышение вымета половых продуктов у средних самцов при увеличении концентраций тироксина в крови свидетельствует об использовании неэкономичных тактик репродуктивного поведения (Паренский, 1988), что в целом отражает ситуацию перезапполнения нерестилищ производителями.

Зависимость вымета половых продуктов самцов от длины тела и концентраций кортизола в крови самцов при изменяющейся плотности производителей описывается уравнением регрессии следующего вида:

$$Z = 100 / (1 + \exp(-9,7 + 0,3 \cdot x - 0,002 \cdot x^2 - 0,01 \cdot x \cdot y + 0,56 \cdot y - 0,01 \cdot y^2)) \quad (5),$$

где Z - расход половых продуктов, $\%$; x - АС, см; y - концентрация кортизола, $\text{нг} \cdot 10^{-2} / \text{мл}$. $R^2 = 0,274, P < 0,01, n = 97$. Характер изменения этой зависимости показывает, что "крупные" самцы демонстрируют наибольшее влияние увеличения концентрации кортизола в крови на вымет половых продуктов, т.е. менее стрессоустойчивы к воздействию

фактора плотности. При максимальных концентрациях кортизола в крови это приводит к перерасходу половых продуктов (непродуктивные траты), а при более низких к значительному недорасходу. "Средние" самцы и, по-видимому, "мелкие" более лабильны к влиянию плотности, чем "крупные". Увеличение и снижение концентраций кортизола в крови у "мелких" и "средних" самцов в том же диапазоне, что и у "крупных", практически не влияет на вымет половых продуктов и перерасход наблюдался только при максимальных концентрациях кортизола в крови.

Таким образом, повышение плотности нерестовых скоплений нерки на основе гормональной разнокачественности особей приводит к различному репродуктивному успеху производителей разных эпигенетических групп и, соответственно, вкладу в численность дочерней генерации.

2. Гормональные механизмы регуляции выживаемости потомства нерки в зависимости от плотности производителей

В ряде публикаций показано, что индуцированное влиянием неблагоприятных факторов среды повышение плазматического кортизола может подавлять уровни половых гормонов, репродуктивные способности, рост и выживаемость у лососевидных рыб (Pickering et al., 1987; Carrager, Sumpter, 1990; Pickering, 1992). Показано также, что стрессирование плотностью и инъекции кортизолом производителей кеты (*O. keta*) приводит к повышенной элиминации потомства в эмбриогенезе (Подлесных, Ардашев, 1990).

В связи с этим, в эксперименте исследовали влияние увеличения плотности посадки на гормональные изменения в крови производителей нерки и выживаемость их потомства в эмбриогенезе. Показано, что уровни кортизола в крови производителей при хроническом стрессировании плотностью, как и при повышении численности нерки на нерестилищах, имели тенденцию к повышению с увеличением плотности производителей в садках (у самцов - $R=0,445$, $P<0,05$). Отмечены случаи гибели самок с явной гиперсекрецией кортизола и непродуктивные траты половых продуктов у производителей при повышенной плотности посадки, имеющие место и при перезаполнении нерестилищ (Семенченко, 1988).

Уровни прогестерона в крови самок и самцов имели тенденцию к понижению, а уровни эстрадиола самок к увеличению с повышением плотности посадки в садках ($R=-0,40$, $R=-0,38$, $P<0,05$ и $R=0,526$,

$P < 0,01$, соответственно). Концентрации стероидных и тиреоидных гормонов достоверно не различались при сравнении у различных групп производителей из эксперимента; у самцов отмечена слабая тенденция к понижению уровней Т4 с повышением плотности посадки ($R = -0,3$, $P < 0,05$). Концентрации кортизола и прогестерона в крови самок были систематически выше ($P < 0,05$), чем у самцов.

Известно, что оптимальной для естественного воспроизводства нерки является плотность заполнения нерестилищ производителями около $0,5 \text{ экз/м}^2$ (Бугаев, 1986; Паренский, 1992). Оценка элиминации икры нерки показала снижение ($P < 0,05$) выживания потомства в эмбриогенезе с повышением плотности производителей выше оптимальной: при $0,5 \text{ экз/м}^2$ - $3,66 \pm 0,66\%$ (количество скрещиваний, $n=7$); при $1,4 \text{ экз/м}^2$ - $25,5 \pm 5,8\%$ ($n=6$); при 2 экз/м^2 - $40,33 \pm 7,51\%$ ($n=10$) и при 7 экз/м^2 - $23,58 \pm 4,32\%$ ($n=13$).

Предполагая, что на выживаемость эмбрионов при постановке индивидуальных скрещиваний может влиять сочетаемость признаков эндокринного фона родительских пар, исследовали зависимость отхода икры от концентраций в сыворотке крови стероидных гормонов у производителей нерки из разных вариантов плотности посадки. Оказалось, что основное влияние на отход икры оказывает совместное изменение концентраций кортизола в крови самцов и самок нерки и плотность посадки их в садки ($\eta^2=62,2\%$, $P < 0,01$ и $\eta^2=47\%$, $P < 0,001$, соответственно). При обобщении результатов этого анализа получено уравнение полинома второй степени, наиболее адекватно описывающее зависимость отхода икры от концентраций кортизола в крови и плотности посадки рыб в садки:

$$D = 100 / (1 + \exp(p_0 + p_1 \cdot A^2 + p_2 \cdot A + p_3 \cdot B + p_4 \cdot B^2 + p_5 / SD^2)) \quad (6),$$

где D - отход икры для каждого скрещивания, %; p_0 - p_5 - коэффициенты равные: $p_0 = -3,951$, $p_1 = -0,056$, $p_2 = 0,911$, $p_3 = 1,041$, $p_4 = -0,078$, $p_5 = 1,044$; A и B - концентрации кортизола в сыворотке крови самцов и самок, $\text{нг} \cdot 10^{-2} / \text{мл}$; SD - плотность посадки производителей, экз/м^2 . $R^2 = 0,71$, $P < 0,01$, для 42-х скрещиваний. По данной модели любое увеличение плотности посадки производителей выше оптимальной приводит к увеличению отхода икры. На графике (рис. 1) этой зависимости (при фиксированной плотности 7 экз/м^2) можно видеть, что увеличение и уменьшение концентраций кортизола в крови самцов и самок нерки относительно зоны "оптимума" выживаемости потомства (произвольно выбранный 10% уровень смертности) приводит к увеличению отхода икры. При этом, диапазон концентраций кортизола в крови самок, обес-

печивающий относительно высокую выживаемость потомства уже, чем у самцов, т.е. самки менее устойчивы к фактору плотности, чем самцы. В основе повышенной лабильности последних лежит разнокачественность в секреции кортизола самцов разных размерных групп.

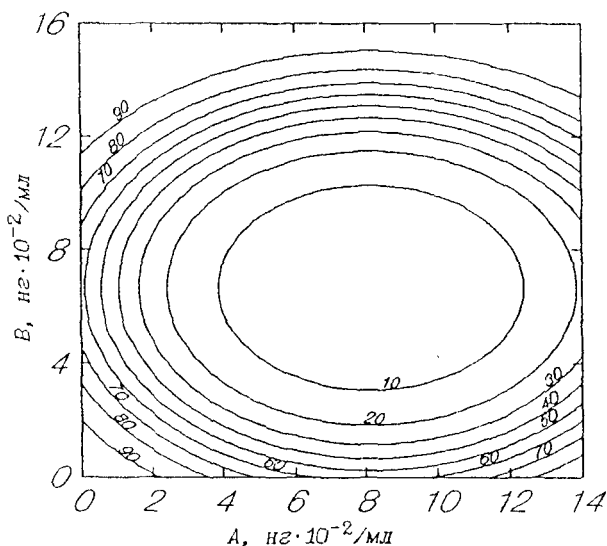


Рис.1. Зависимость выживаемости потомства нерки от концентраций кортизола в крови производителей. По оси абсцисс - кортизол в крови самцов (A), $\text{нг} \cdot 10^{-2} / \text{мл}$; по оси ординат - самки (B), $\text{нг} \cdot 10^{-2} / \text{мл}$. Изолиниями обозначен отход икры, %.

Другой особенностью функционирования полученной нами модели является то, что при уменьшении плотности производителей область оптимума выживаемости их потомства увеличивается за счёт снижения средних уровней кортизола в крови производителей, а при увеличении плотности уменьшается в результате повышения уровней кортизола. При экстремальных значениях уровней кортизола в крови производителей (в точке максимальной выживаемости потомства) эффект влияния плотностного фактора на смертность потомства остаётся фактически нейтральным. Вместе с тем, вероятность появления рыб с таким гормональным статусом (концентрациями кортизола лежащими в области значений оптимума) невелика при повышении плотности посадки. Поэтому общий уровень смертности растёт и определяется совместным эф-

фектом увеличения плотности посадки и среднего уровня кортизола в крови производителей.

Наиболее реальным механизмом, лежащим в основе влияния на выживаемость потомства у нерки стресс-зависимого изменения концентраций кортизола в крови производителей, может быть связь качества половых продуктов с эндокринной секрецией у производителей. Данные о наличии подобного механизма у костистых рыб в литературе неизвестны. В тоже время, по принятому в практике рыбоводства положению, повышение отхода икры в период инкубации свидетельствует о плохом качестве половых продуктов самок.

В связи с этим исследовали влияние гормональной секреции на качество половых продуктов самцов и выживаемость их потомства. У самцов содержащихся при плотности посадки 0,5, 2 и 7 экз/м² определили качественные параметры спермы и содержание тестостерона в сыворотке крови. Качественные параметры спермы и концентрации тестостерона достоверно не различались у самцов разных размерных групп, при этом средние уровни тестостерона имели тенденцию к понижению с увеличением плотности посадки самцов. Было установлено, что основное влияние на начальное качество половых продуктов и активность спермы ($\eta^2=75,2\%$ и $\eta^2=85,6\%$; $P<0,01$, $n=18$, соответственно) оказывают изменения концентрации кортизола и тестостерона в крови самцов нерки и в первом случае описывается уравнением:

$$Z = -2,775 + \exp(1,751 - 0,845 \cdot x) - 0,041 \cdot y + 0,0004 \cdot y \cdot x \quad (7),$$

где Z - коэффициент, характеризующий начальное качество спермы; y и x - соответственно концентрации кортизола и тестостерона в сыворотке крови, нг/мл. Зависимость активности спермы самцов от концентраций стероидов наиболее адекватно описывается уравнением регрессии:

$$Z = 17,614 + 0,015 \cdot x - 0,001 \cdot x \cdot y \quad (8),$$

где Z - активность спермы, с; x и y - соответственно концентрации кортизола и тестостерона, нг/мл.

Оценка влияния качественных параметров спермы самцов на выживаемость потомства по результатам скрещиваний показала, что последняя в значительной степени ($R^2=0,684$, $P<0,01$, $n=16$) определяется активностью и скоростью обездвиживания спермы:

$$Z = 100 / (1 + \exp(231,22 + 8641,93 \cdot x^2 - 3079,4 \cdot x + 6167,4 \cdot x / y)) \quad (9),$$

где Z - отход икры, %; x - скорость обездвиживания спермы, с⁻¹; y - активность спермы, с.

Отмечено, что повышенной смертностью (>20 %) характеризуется потомство самцов с активностью спермы выше средней ($25,48 \pm 5,58$ с),

при активности спермы ниже средней отмечается сравнительно хорошая выживаемость потомства. Определили характер зависимости подвижности спермы от уровней кортизола и тестостерона в сыворотке крови самцов (рис.2). Обнаружена зависимость содержания тестостерона (y , нг/мл) от кортизола (x , нг/мл) ($R^2=0,36$, $P<0,05$, $n=18$):

$$y=0,065 \cdot x \cdot \exp(-0,003 \cdot x) \quad (10),$$

Выявление такой связи упрощает описание результатов моделирования (модели 7,8,9). При низких концентрациях кортизола и тестостерона начальное качество и подвижность спермы минимальны. Увеличение концентрации кортизола до уровня порядка 340 нг/мл (экстремум функции) сопровождается повышением концентрации тестостерона, что, в свою очередь, соответствует наибольшему начальному качеству и подвижности спермы (рис.2).

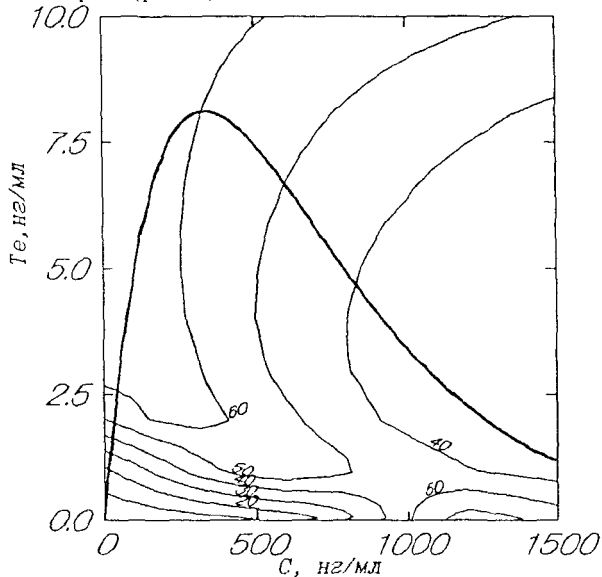


Рис.2. Зависимость подвижности спермы от концентраций кортизола и тестостерона в сыворотке крови самцов нерки. По оси абсцисс - кортизол (C), нг/мл; по оси ординат - тестостерон (Te), нг/мл. Обозначения: изолиниями обозначена подвижность спермы, с; жирная линия - взаимосвязь концентраций тестостерона и кортизола.

В области значений экстремума активность спермы также определяет сравнительно хорошую выживаемость потомства. Более значитель-

ное повышение содержания кортизола в крови самцов снижает концентрацию тестостерона и приводит к уменьшению подвижности спермы и увеличению её активности. В соответствии с этим выживаемость потомства снижается. Таким образом, на основании проведённых исследований установлено, что повышение плотности скоплений нерки на нерестилищах может вызвать ухудшение качества половых продуктов на основе гормональных изменений и через дифференцированную выживаемость потомства привести к уменьшению вклада в численность последующей генерации.

3. Выживаемость потомства и эффективность воспроизводства эпигенетических групп нерки в зависимости от плотности производителей

Исследования зависимости численности поколений нерки от количества производителей показали, что эффективность воспроизводства нерки ограничена вместимостью нерестилищ (Крогиус, Крохин, 1956; Симонова, 1972; Селифонов, 1988; Коновалов, 1987, 1990). При увеличении плотности нерестовых скоплений в субизолятах нерки продуктивность нереста снижается в результате повышения количества остаточных половых продуктов у производителей, потерь икры при икрометании, элиминации производителей и икры в грунте (Семенченко, 1988; Базаркин, 1990; Паренский, 1992).

Наши исследования показали, что 98% ($P < 0,001$) общей вариации смертности икры (при использовании средних оценок для воспроизводящихся группировок) обусловлено плотностью заполнения нерестилищ производителями нерки (рис.3). Колебание наибольших оценок смертности икры около экстремума функции ($2,2 \text{ экз/м}^2$) позволяет рассматривать эту плотность заполнения нерестилищ производителями нерки как критическую.

Учитывая характер зависимости смертности икры от плотности заполнения нерестилищ производителями, все результаты скрещиваний были сгруппированы и разбиты на три варианта: плотность производителей ($SD < 1 \text{ экз/м}^2$; $1 < SD < 3 \text{ экз/м}^2$; $SD > 3 \text{ экз/м}^2$).

Фоновая динамика отхода икры в зависимости от сроков инкубации была типичной для всех трех вариантов скрещиваний (рис.4). Оценка среднего отхода икры в процессе инкубации показала достоверное увеличение ($P < 0,05$) смертности икры с повышением SD производителей. Максимальный рост элиминации икры ($\Delta D_i, \%$) наблюдался в начале (на 30-40-е сутки развития) и резко снижался в середине и конце инкубации (на 150-е сутки эмбриогенеза).

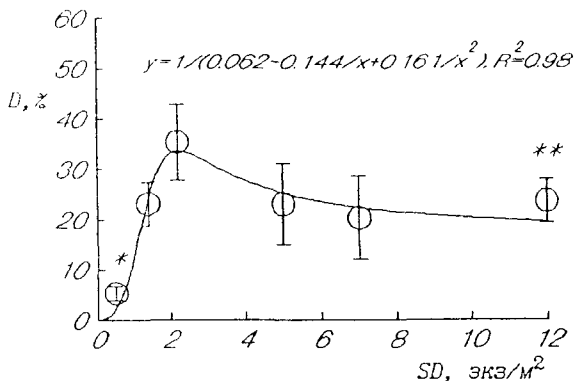


Рис. 3. Зависимость смертности икры от плотности заполнения нерестилищ производителями. По оси абсцисс - плотность производителей (SD), экз/м²; по оси ординат - отход икры (D), %, (m±S_m). Обозначения: ** - значимость различий (P<0,05) от (*).

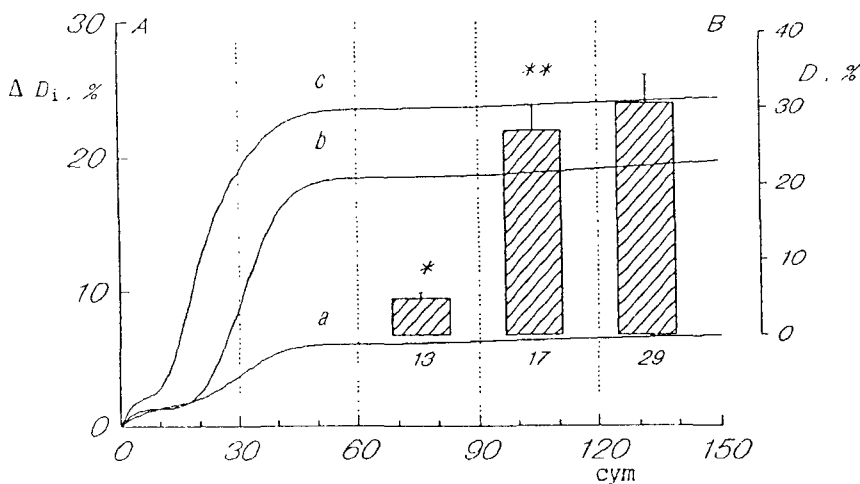


Рис. 4. Динамика элиминации икры в период инкубации (А) и средний отход икры (В) в трех вариантах скрещиваний. По оси абсцисс - дни инкубации, сут; по осям ординат: слева - рост смертности (ΔD_1), %; справа - отход икры (D), %, (m±S_m). Обозначения: а - плотность (SD) < 1, б - 1 < SD < 3, в - SD > 3; цифры в основании гистограмм - количество скрещиваний; ** - значимость различий (P<0,05) от (*).

Анализ динамики отхода икры в процессе инкубации показал, что наибольшая смертность икры отмечалась на стадиях дробления бласто-диска, начала гастрюляции и зародышевой полоски для вариантов плотности посадки $1 < SD < 3$ и $SD > 3$ экз/м² и достигало максимума ко времени образования хвостовой почки (на 30-40-е сутки от активации яйца). Для скрещиваний этих вариантов на более поздних стадиях развития обнаружено аномальное развитие зародышей с той или иной степенью неразвитости туловищного и головного отделов: циклопические дефекты и двойниковые уродства, выборочная доля которых составляла от 4,5 до 7,2 %.

Известно что, эволюгические механизмы нереста определяют регуляцию численности, размерно-возрастного и полового состава популяций тихоокеанских лососей (Чебанов, 1984, 1990, 1991; Паренский, 1992). Как было показано нами изменение плотности заполнения нерестилиц будет неоднозначно сказываться на эндокринном статусе производителей разных эпигенетических групп, избирательно влияя на выживаемость потомства размерных групп в большей или меньшей степени подверженных плотностному стрессу. В связи с этим исследовали связь смертности потомства и отношения размеров производителей в трех вариантах плотности посадки. В силу особенностей распределения эмпирических данных, последние описывали уравнением регрессии, содержащей под экспонентой полином третьей степени:

$$y_1 - z = 100 / (1 + \exp(A - B \cdot x + C \cdot x^2 - D \cdot x^3)) \quad (11),$$

где y - отход икры для отдельного скрещивания и варианта плотности; x - отношение длины тела самки к длине тела самца; A, B, C, D - коэффициенты равные для y_1 - 201,44, 596,94, 599,95, 200,99; для y_2 - 53,11, 132,74, 111,36, 31,14; для y_3 - 139,021, 444,53, 466,51, 160,15; R^2 - 0,995, 0,859, 0,572, $P < 0,01 - 0,001$ (соответственно).

Сравнительный анализ изменения смертности икры в зависимости от размеров родителей в трех вариантах плотности посадки показал, что при скрещивании самок превышающих по длине самцов "мелких" и "средних", а также фенотипически сходных производителей, выживаемость потомства наибольшая при оптимальных для естественного воспроизводства плотностях заполнения нерестилиц. Повышение плотности производителей нерки при сохранении тенденции низкой смертности потомства от скрещивания самок превышающих по длине самцов приводит к снижению выживаемости потомства от скрещиваний фенотипически сходных производителей и самцов превышающих по длине самок.

Таким образом, при наличии определенной генетической компо-

ненты в наследовании размеров и возраста (Кирпичников, 1979; Островский, 1988) и выраженного хоминга нерки (Алтухов, 1974; Коновалов, 1971, 1980), можно предполагать, что перезапполнения субизолятов производителями приведет к повышенной смертности икры и снижению эффективности нереста у преобладающих по численности эпигенетических групп (как правило это рыбы старших возрастов). Как следствие этого, можно ожидать уменьшения численности дочерних генераций с одновременным повышением в них доли производителей средних размеров и возраста.

Основные выводы

1. Увеличение плотности нерестовых скоплений нерки выше оптимальной для воспроизводства ($0,35-0,5 \text{ экз/м}^2$) приводит к увеличению внутрigrупповой дифференциации эпигенетических групп нерки по содержанию в сыворотке крови кортизола, увеличению содержания тироксина и существенно снижению вымета половых продуктов у производителей. Отмечены различия эпигенетических групп нерки по содержанию в сыворотке крови стероидных и тиреоидных гормонов.

2. Возникающая в результате действия фактора плотности гормональная разнокачественность производителей нерки по концентрациям в сыворотке крови кортизола и тироксина лежит в основе снижения и непропорционального участия в нересте самок и самцов разных эпигенетических групп.

3. Чем сильнее реакция производителей на стрессирующий фактор, тем меньше половых продуктов расходуется на нерест. Снижение репродуктивного успеха самцов и самок опосредовано угасанием отдельных элементов нерестового поведения в результате повышения концентраций кортизола и тироксина в сыворотке крови особей.

4. Наименее подвержены влиянию плотностно-зависимого стресса производители нерки мелких и средних размеров. Наибольший вклад в численность потомства при увеличении плотности нерестовых скоплений нерки по вымету половых продуктов среди "крупных" самок вносят особи модального класса, а у самцов - "мелкие" и "средние" самцы.

5. Хроническое стрессирование при повышенных плотностях заполнения производителями природных нерестилищ или экспериментальных садков на основе гормональных изменений в крови нерки приводит к дифференцированной выживаемости потомства на ранних стадиях эмбриогенеза от скрещиваний производителей разных эпигенетических

ких групп.

6. Повышение уровня смертности потомства определяется эффектом увеличения плотности родителей на нерестилищах и связанного с ним повышением концентраций кортизола в крови производителей. Наблюдается место также пониженная выживаемость потомства от скрещиваний производителей с незначительным содержанием кортизола в крови.

7. При оптимальной для воспроизводства плотности производителей выживаемость потомства наибольшая от скрещиваний фенотипически сходных производителей; имеет место также высокая выживаемость от скрещиваний "мелких" и "средних" самцов с "крупными самками". При повышении плотности скоплений эта тенденция сохраняется, но снижается выживаемость потомства от скрещиваний "крупных" самок с "средними" самцами более крупных размеров (фенотипически сходных с самками) и самцами превышающих по длине самок.

8. Действие гормональных механизмов плотностной регуляции численности в субизолятах нерки имеет аналогичную направленность как в процессе нереста родителей, так и в эмбриональный период развития потомства. Сохранение тенденции к наибольшему вымету половых продуктов и высокой выживаемости потомства у производителей нерки средних размеров при увеличении плотности заполнения нерестилиц нерки может привести (кроме общего снижения численности дочерних генераций) к повышению доли рыб средних размеров и, таким образом, к снижению гетерогенности потомства.

Публикации по теме диссертации

1. Подлесных А.В., Ардашев А.А. Гормонально-метаболические изменения в крови нерестующей кеты (*Oncorhynchus keta*) при различной плотности посадки // Современное состояние исследований лососевидных рыб. Тольятти: ИЭВБ, 1988. С. 252-253.

2. Подлесных А.В. Влияние плотности посадки на эндокринные изменения в плазме крови кеты // Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 69-70.

3. Подлесных А.В. Эндокринные изменения в крови у нерки в связи с социальными взаимоотношениями в период нереста // Поведение рыб. М: ИЭМЭЖ, 1989. С. 74.

4. Подлесных А.В., Ардашев А.А. Механизмы саморегуляции численности дальневосточных лососей // ДЭП. в ВИНТИ, N 2982-В89.

Владивосток, 1989. 13 С.

5. Подлесных А.В., Ардашев А.А. Влияние плотности посадки и введения кортизола на метаболические перестройки у кеты // Экология. 1990. N 6. С.73-75.

6. Подлесных А.В. Сахалов Э.И. Влияние плотности посадки на эндокринные изменения в сыворотке крови половозрелой нерки (*Oncorhynchus nerka* Walb.) // Эндокринная система организма и вредные факторы окружающей среды. Л : 1991. С.184.

7. Подлесных А.В., Сахалов Э.И. Влияние плотности посадки на эндокринные изменения производителей нерки и выживаемость их потомства // Биология моря. 1993. N 3. С:68-76.

8. Паренский В.А., Подлесных А.В. Качество спермы самцов нерки в связи с их морфобиологическими характеристиками // Биология моря. 1994. т.20, N 2. С. 148-153.