



На правах рукописи

Тягун Марина Львовна

ИЗУЧЕНИЕ СТРУКТУРЫ И РОСТА ЧЕШУИ БАЙКАЛЬСКОГО
ОМУЛЯ (*COREGONUS AUTUMNALIS MIGRATORIUS GEORGI*)

03.00.10 - ихтиология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Петрозаводск 2004

Работа выполнена в лаборатории биологии рыб и водных
млекопитающих Лимнологического института СО РАН.

Научный руководитель:

кандидат
биологических наук
М.Г.Воронов

Консультант:

кандидат
физико-математических
наук А.В. Шашкин

Официальные оппоненты:

доктор биологических
наук С.П. Китаев

доктор биологических
наук В.В. Смирнов

Ведущая организация: Иркутский государственный университет.

Защита состоится 8 декабря 2004 г. в _____ часов на заседании
диссертационного совета Д 212. 190. 01 в Петрозаводском
государственном университете по адресу: 185640, Республика Карелия, г.
Петрозаводск, пр. Ленина, 33.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Петрозаводского
государственного университета.

Автореферат разослан 6 ноября 2004 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



С.Д. Узенбаев

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. С точки зрения причинно-следственной связи можно утверждать, что в идеале существует возможность извлечения исчерпывающей информации об индивидуальной жизни рыбы (life history) из ее чешуи. В связи с этим существует потребность и в исчерпывающих знаниях об ее строении и функциях. С этой целью проведены многочисленные исследования строения чешуи как основного элемента наружного скелета рыбы. Подробно рассмотрен вопрос о закономерностях рисунка поверхности чешуи современных видов рыб. Также исследовано ее внутреннее строение. Тем не менее, знания закономерностей строения и роста внутренних структур чешуи недостаточны для формирования общей модели роста всех ее структур.

На сегодняшний момент предприняты многочисленные попытки создания методов дешифровки индивидуального роста рыбы по чешуе: определения возраста, обратного расчисления линейного роста и внутривидовой принадлежности. С середины 70-х гг. предпринимаются попытки создания компьютерных программ, определяющих возраст по изображению поверхности чешуи. В результате стала очевидной невозможность создания универсального алгоритма расчисления обратного роста и определения возраста рыбы. Многие авторы приходят к выводу о том, что все вышеперечисленные задачи необходимо решать только для конкретного вида. Кроме того, стало ясным, что внутри даже одного вида могут быть предложены разные алгоритмы обратного расчисления линейного роста, в связи с изменениями условий жизни, характера питания, обмена веществ (для проходных видов рыб).

Для байкальского омуля (*Coregonus autumnalis migratorius Georgi*)

вплоть до настоящего времени чешуя использовалась только для определения возраста. В 1968 году Ю.Н. Редкозубовым была разработана и обоснована методика определения возраста этого вида. В 1993 году метод был уточнен В.В. Смирновым и Н.С. Смирновой-Залуми. Предложенный этими авторами метод основан на визуальном подсчете годовых зон рельефа поверхности чешуи. Однако, в связи с расхождением результатов подсчета годовых зон разными операторами (± 3 годовых зоны), возникает **вопрос о точности**

методики. Кроме того, не были проведены исследования строения и роста внутренних структур чешуи байкальского омуля. Информация, заключенная в рисунке рельефа поверхности, не была увязана с информацией о строении и росте внутренних структур.- В результате общей последовательности роста всех структур чешуи сформулировано не было.

Цель работы - построить общую концепцию роста чешуи байкальского омуля на основе изучения строения 'ее внешней и внутренней структуры. Выработать рекомендации для оптимизации метода определения возраста омуля по чешуе.

Задачи исследования:

1. Получить объемное изображение рельефного слоя чешуи и выполнить его анализ.
2. Исследовать внутреннюю структуру чешуи байкальского омуля.
 - 2.1. Изучить рост и формирование внутренних структур чешуи в течение года.
 - 2.2. Определить маркер возраста: найти во внутренней структуре чешуи элемент, который является границей закладки годовой зоны, сопоставить этот маркер с общепринятым маркером разделения годовых зон в рельефе поверхности чешуи.
3. Исследовать взаимосвязь между линейными показателями тела омуля и параметрами чешуи.
4. Исследовать характер роста чешуи у разных морфо-экологических групп байкальского омуля.

Научная новизна. 1) Впервые осуществлена реконструкция рельефной поверхности циклоидной чешуи по стереопаре, образцом которой послужила чешуя байкальского омуля. Описаны структурные элементы рельефного слоя чешуи. 2) Для чешуи байкальского омуля впервые описано внутреннее строение. 3) Описана общая последовательность роста внутренних и внешних структур чешуи байкальского омуля. 4) Для омуля пелагической морфо-экологической группы предложены формулы обратного расчисления линейных приростов тела.

$L = 42,6h + 24$; $L = 2,5п + 30$ - для возраста до 6 лет,

$L = 305h - 62$; $L = 40п - 100$ - для возраста после 6 лет.

- 5) Изучены параметры чешуи разных морфо-экологических групп байкальского омуля и подтверждена правильность разделения омулей по этим группам.

Научная и практическая значимость: Результаты детального изучения внутренней структуры чешуи байкальского омуля и ее рельефной поверхности явились основой для построения общей модели роста чешуи, что в свою очередь послужило основанием для подтверждения правомочности существующего метода определения возраста омуля. Результаты работы являются основой для создания методики чтения онтогенетических эффектов по рельефной поверхности, реконструируемой по стереопаре.

Формула обратного расчисления может быть использована для ретроспективного изучения накопленного чешуйного материала байкальского омуля за многие годы. Практическую ценность для исследований также представляет рекомендация по сбору чешуи у омуля в определенном месте на теле. Все результаты могут быть использованы в курсах преподавания ихтиологии.

Апробация работы: Основные положения диссертационной работы доложены на конференции «Междисциплинарные исследования в Байкальском регионе» (Иркутск, 2001); на молодежной конференции "Современные проблемы байкаловедения" (Иркутск, 2001); на конференции «Экологически эквивалентные и экзотические виды гидробионтов в великих и больших озерах мира» (Материалы второго международного симпозиума) (Улан-Удэ, 2002); на международной конференции «SIAL-3» (Новосибирск, 2002), а также на заседаниях объединенного семинара Лимнологического института СО РАН.

Структура диссертации: диссертация состоит из введения, обзора литературы, описания материалов и методов исследования, результатов собственных исследований, выводов, заключения, списка цитируемой литературы, включающего 136 работ, в том числе 35 иностранных. Она изложена на 112 страницах, включает 9 таблиц и 30 рисунков.

Публикации: по теме диссертации опубликовано 8 работ, 2 работы находятся в печати.

ГЛАВА 1. ЧЕШУЯ - ИСТОЧНИК ИНФОРМАЦИИ О ЖИЗНИ РЫБЫ

Исследованию строения и принципа роста чешуи ученые посвятили более чем столетие. Существуют отдельные руководства по

определению возраста рыб и атласы чешуи наиболее распространенных видов. Проблема недостатка знаний о периодичности формирования структур чешуи заставила изучать ее всесторонне: исследовать природу отдельных тканей, вести поиск клеток, инициирующих рост внутренних слоев и внешних структур, исследовать адаптационные изменения формы чешуи в связи с изменениями формы тела рыбы. Доказав периодичность закладки внешних структур чешуи для одного вида, ряд исследователей предложил узконаправленную методику определения возраста, адаптированную для конкретного вида. Таким образом, появились работы, посвященные исследованию закономерностей роста чешуи, отражающей специфику онтогенетических событий вида.

Огромный раздел посвящен разработкам метода обратного расчисления линейного роста тела рыбы по линейным приростам чешуи. Родоначальником в этой области исследований является норвежский ученый Э. Леа, утверждавший, что чешуя воспроизводит характер роста тела рыбы. Метод широко обсуждался в первой половине прошлого века. Широко известна поправка к предложенному методу, носящая имя «феномен Розы Ли». Суть поправки состоит в учете неодновременности роста чешуи и тела рыбы. В литературе широко обсуждалась природа феномена, а к формулам обратного расчета линейного роста тела разными авторами были предложены поправочные коэффициенты. Таким образом, предлагаемые в связи с учетом феномена формулы расчета имели сложность разных порядков и отражали специфику роста чешуи отдельных таксономических групп.

Для обратного расчисления линейных размеров тела байкальского омуля по чешуе был предложен угловой масштаб, подобный угловому масштабу В.Ралева (1937). Он был разграфлен согласно эмпирической зависимости «тело-чешуя» (Редкозубов, 1983). Однако в этой же статье Ю.Н. Редкозубов советует пользоваться формулой, предложенной ВЛ.Брюзгиным (1969).

В 70-х годах стало очевидным, что рост одного вида рыбы, дешифрируемый по чешуе, может быть неоднородным по своей интенсивности, в связи с изменениями условий жизни, питания, обмена веществ. Поэтому становится ясным, что даже внутри одного вида может быть предложено как минимум два алгоритма обратного расчисления линейного роста. В этот период также становится

очевидным невозможно создание универсального алгоритма обратного расчисления роста и определения возраста рыбы. Многие авторы приходят к выводу о том, что задачи, связанные с определением возраста и обратным расчислением роста необходимо решать только для конкретного вида. Параллельно велись разработки механического определения возраста по чешуе. Родоначальником этих методов является О. Винге (O. Winge). В основе методов лежит принцип периодичности изменения межсклеритных расстояний чешуи. В нашей стране был предложен спектрально-корреляционный метод определения возраста, основанный на положениях метода О. Винге. Предложенный метод, к сожалению, не имел широкого резонанса. С середины 70-х гг. также предпринимаются попытки создания компьютерных программ, определяющих возраст по изображению поверхности чешуи.

Небольшое число работ посвящено вопросу о внутреннем строении чешуи. Среди последних работ на эту тему известна монография У. Вердера (Ul. Werder), вышедшая в 1996 году, в которой рассмотрено внутреннее строение чешуи нескольких тропических видов рыб. Известны работы, в которых обсуждается принцип закладки внутренних структур, регистрирующих возраст. В частности, известна работа Е.Ю. Лапина, опубликованная в 1965 году, результаты которой впоследствии были им опровергнуты.

Известны работы, описывающие ультраструктуру отдельных тканей чешуи тропических видов рыб. Это работы зарубежных авторов, выполненные под руководством Дж. Сир (JY. Sire) в период 1993 - 2001 гг., и имеющие эволюционный аспект. Отдельные работы, авторами которых являются наши соотечественники, М.А.Ланге и Г.Г.Новиков, посвящены гистологии внутренних тканей и поиску клеток, инициирующих рост чешуйной пластинки.

Вопросу функциональных адаптации чешуйного покрова тела рыб посвящен цикл работ под руководством В.Д.Бурдак (1979). В них описаны основные функции и типы рельефов чешуи.

Исследования закономерностей формирования годовых зон на чешуе байкальского омуля выполнены в работах Ю.Н.Редкозубова (1968), В.В.Смирнова и Н.С.Смирновой-Залуми (1993). Благодаря этим авторам на сегодняшний день существует визуальный метод определения возраста омуля, принцип действия которого опирается на основные положения определения возраста рыб по чешуе. Однако,

поскольку метод является визуальным, то у разных операторов, при определении возраста по этому методу, наблюдаются расхождения в оценке числа годовых зон до ± 3 . В результате анализа известной информации о чешуе байкальского омуля справедливо следующее. Сведения о закладке и формировании тканей чешуи очень скудны. Постатийной картины формирования внутренних и внешних структур чешуи нет. Вопрос формирования склеритов в течение зимнего периода некоторыми специалистами оспаривается. Годовой маркер возраста условен. Морфология чешуи байкальского омуля не изучена. Результаты отдельных попыток предложить формулы обратного расчисления линейного роста не нашли применения.

ГЛАВА. 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объем материалов. В диссертации использованы материалы нерестового лова (1999-2001 гг.), представленные средними пробами омуля из следующих рек, впадающих в озеро: Селенги, Верхней Ангары, Кичеры и Большой речки. Материалы 1999 и 2001 гг. были получены во время экспедиционных выездов совместно с научным руководителем к.б.н. М.Г. Вороновым.

Использован материал, представленный средними пробами нагульного омуля, выловленного в акватории озера (1999 и 1998 гг.). Материал 1998 г. был собран в октябре совместно с к.б.н. Н.С.Смирновой-Залуми в Селенгинском мелководье, Чивыркуйском и Баргузинском заливах с глубины 5 - 150 м: 54 экз. - прбрежно-пелагический (приб.-пел.) омуль, 149 экз. - пелагический (пел.) омуль, 106 экз. - придонно-глубоководный (прид.-глуб.) омуль (траления). Материал 1999 г. представлен средними пробами омуля, выловленного в Селенгинском мелководье на глубине 150-200 м: 100 экз. - приб.-пел., 321 экз. - пел., 136 экз. - прид.-глуб (траления).

В общей сложности весь материал представлен средними пробами, состоящими из 370 особей, принадлежащих к приб.-пел., 830 особями, принадлежащими к пел. и 422 особями, принадлежащими к прид.-глуб. морфо-экологической группе. Подробно количество особей каждой морфо-экологической группы байкальского омуля представлено в табл. 2.1.

Сформирована база чешуйных образцов разновозрастного байкальского омуля для периода 1987-2001 гг. Чешуи взяты от

нагульных и нерестовых особей из материалов, предоставленных в том числе научным руководителем к.б.н. М.Г. Вороновым.

Количество выловленных рыб представлено в таблице 1.

По нагульному омулю дополнительно был привлечен материал сезонных съемок 1998 г., представленный омулем, выловленным в котловине озера, в течение следующих месяцев: у Больших Котов - март, у Харауза - июнь, в Баргузинском заливе - июль, в Чивыркуйском заливе - август, сентябрь, в Баргузинском заливе - октябрь, в Чивыркуйском заливе, в Малом Море - декабрь. Месячные выборки этого омуля немногочисленны - порядка 10-30 рыб и собраны с глубин от 15 до 100 м. Пробы омуля предоставлены сотрудниками лаборатории н.с. А.Н.Тельгуховским и н.с. И.В.Ханаевым (сетные уловы). Автором был проведен биологический и чешуйный анализ.

Таблица 1

Количество особей в уловах по годам

Место лова	Нагульный			Нерестовый								
	1998,1999			1999			2000			2001		
	приб.-пел	пел.	прид.-глуб.	приб.-пел	пел.	прид.-глуб.	приб.-пел	пел.	прид.-глуб.	приб.-пел	пел.	прид.-глуб.
Котловина озера	154	470	242	-	-	-	-	-	-	-	-	-
р. В. Ангара	-	-	-	122	14	22	94	8	17	-	-	-
р.Селенга	-	-	-	-	148	4	-	70	1	-	120	-
р. Б. Речка	-	-	-	-	-	41	-	-	-	-	-	95

Орудия лова. Лов омуля в нерестовых реках велся сплавными сетями с ячеей 32-34 мм, в акватории озера - с помощью разноглубинного трала с ячеей от 60 до 18 мм, раскрытием -17,5 -18 м по нижней подборе и с ячеей в кутке 10 мм. Сезонный вылов омуля в 1998 г. был произведен сетью с ячеей 14-45 мм и длиной 200 м.

В работе с материалом были использованы следующие методы:

1. Общий биологический анализ выборок рыб (Правдин, 1966). (Для всего материала).
2. Определение возраста байкальского омуля (Редкозубое, 1968; Смирнов, Смирнова-Залуми, 1993). (Для всего материала).
3. Опробование методики подготовки тканей для гистологических срезов (Лили, 1969; Волкова, Елецкий, 1971) на материале 1999 г., представленном нерестовыми особями, и сезонном материале 1998 г.
4. Изготовление сколов чешуи. Использован чешуйный материал нерестового омуля, выловленного в 1999 г. и материал 1998 г. сезонного лова омуля.
5. Измерения высоты чешуи проведены при помощи микрометра. Радиус чешуи, ширина годовых зон измерялись штангенциркулем по увеличенному с помощью аппарата Редкозубова изображению. На этом же изображении подсчитывалось число склеритов. Площадь чешуи вычислена по стандартной формуле: $S=\pi r^2$.
6. Составляющие чешую структуры на сколе, а также структурные элементы поверхности рельефного слоя измерялись по увеличенному изображению, полученному с помощью сканирующего электронного микроскопа Phillips SEM 525 с применением программного пакета Image Pro+.
7. Для изучения рельефного слоя чешуи, кроме известных методов, впервые был применен метод реконструкции рельефа поверхности по снимкам стереопар чешуи, полученным с помощью сканирующего электронного микроскопа Phillips SEM 525.

Статистическая обработка полученных данных велась стандартными методами с применением программного пакета Microsoft Excel office. Были использованы графические возможности Grapher, Adobe Photoshop, Corel Draw.

ГЛАВА 3. СТРОЕНИЕ РЕЛЬЕФНОГО СЛОЯ ЧЕШУИ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ

3.1. Особенности рисунка поверхности чешуи байкальского омуля

По фотоснимкам, полученным с помощью сканирующего электронного микроскопа Phillips SEM 525, а также изображениям,

полученным с помощью аппарата Редкозубова, проведено описание рисунка поверхности чешуи типичной для вида. Обнаружено, что омули разных морфо-экологических групп отличаются формой центральных склеритов, а также показателями расстояний между склеритами. У приб.-пел. омуля они колеблются от 51 до 54 мкм, у пел. - 41-47 мкм, у прид.-глуб. - 41 - 50 мкм.

3.2. Выбор чешуи для стереоэксперимента

Для детального исследования структуры рельефного слоя чешуи впервые был применен метод построения объемного изображения по стереопарам - двум фотографиям чешуи, полученным под углом зрения равным 15° (Khodzher, Tyagun, 2002). Для фотосъемки необходимо было использовать чешую с большой высотой и ярко выраженным рельефным рисунком. С этой целью был проведен поиск чешуи, которая соответствовала бы этим требованиям. В качестве критериев, используемых при отборе, были использованы показатели высоты (Н) и площади (S) чешуи. Чешуя была взята из мест на условных линиях, расположенных на боковой, спинной и брюшной частях тела омуля. Обнаружено, что на теле байкальского омуля есть области, где изменения Н и S происходят с высокой синхронностью, и области, где эти параметры изменяются практически независимо друг от друга. То есть, стало очевидным, что чешуя в процессе роста может активно увеличивать свою высоту и менее активно - площадь. Установлено также, что чешуи с высокими показателями Н у омуля расположены в средней части тела, на центральных линиях. Исследование изменения средних значений высоты для каждой экспериментальной линии позволили обнаружить, что высота чешуи увеличивается от спины к брюшной части тела с резким максимумом на боковой линии. Изменение площади чешуи показывает такую же закономерность, находясь в высокой корреляции с высотой ($r = 0,7$). Самая крупная чешуя, исключая среднюю линию (линию сенсорных канальцев), находится в области за головой.

Следующий шаг - поиск чешуи с четким рисунком рельефа - был осуществлен с помощью визуальной оценки. Чешуи с высокими показателями Н после напыления их 0,25 мкм слоем золота были

просмотрены в стереоскопический бинокляр. Оказалось, что образцы, находящиеся за головой, не обладают качественным рисунком поверхности. Четкий склеритный рисунок был обнаружен у чешуи, расположенных ниже средней линии тела между спинным и жировым плавниками. При просмотре этих чешуи, в стереоскопический бинокляр, также после напыления 0,25 мкм слоем золота, был обнаружен эффект объема приростов поверхности. Приросты имели вогнутую форму. Границей приростов являлись концентрические склериты, первые в группе концентрических склеритов, расположенные визуальнo выше срезанных склеритов.

Рекомендуемое место для стереосъемки и классических исследований, таким образом, расположено ниже средней линии между спинным и жировым плавниками (рис. 1).

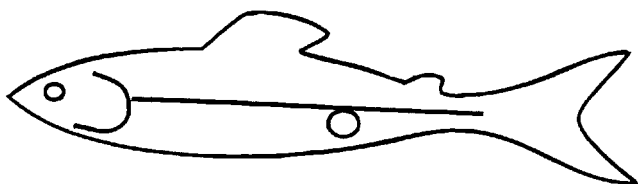


Рис. 1. Рекомендуемое место на теле байкальского омуля для сбора чешуи.

3.3. Структура рельефного слоя чешуи байкальского омуля

Впервые применен метод реконструкции рельефной поверхности покровного слоя чешуи по стереопарным фотографиям (Khodzher, Tyagun, 2002). Полученное изображение позволило установить, что рельефный слой обладает определенной структурированностью (рис. 2а). Описаны структурные элементы этого слоя. Можно констатировать, что рельефный слой - это совокупность плотно упакованных тонких пластинок, расположенных параллельно друг другу (рис. 2б). Тело каждой пластинки выносит на поверхность чешуи ряд зубчиков крючкообразной формы. Зубчики расположены параллельно друг

другу, как и тела пластинок. Принцип укладки зубчиков обеспечивает возможность объединения зубчиков соседних пластинок в кругообразный склерит. Описаны различия тонкой структуры покровного слоя для передней и задней частей чешуи байкальского омуля. Обнаружено, что область, ранее описанная в литературе как мальковое кольцо, имеет форму кратера.

Дискутируется природа тонкой структуры рельефного слоя. Выдвинуто предположение о том, что полученное изображение визуализирует коллагеновый матрикс, описанный для ктеноидной чешуи французскими авторами (Sire et al., 1997).

Обсуждается гипотеза формирования гребнеобразной формы склерита. Гипотеза, представляющая склерит как бесструктурное монолитное вещество, отвердевающее и приобретающее форму гребня благодаря «футляру» (чешуйному карману), опровергается. В подтверждение приводятся данные французских авторов, утверждающих, что коллагеновый матрикс неоднороден, так как построен из коллагеновых фибрилл, инкрустированных кристаллами кальция. Высказывается предположение, что сначала отдельно строятся блоки коллагеновых пластинок, а затем они постепенно погружаются в основное вещество, синтезируемое во вторую очередь. Здесь же предполагается, что визуализированные с помощью объемного изображения участки с порообразной структурой на поверхности чешуи, свидетельствуют о наличии активной декальцинации поверхностного слоя клетками эпидермиса в этих участках. Этот факт, возможно, подтверждает существование для чешуи байкальского омуля феномена Р. Ли - сжатия чешуйной пластинки с возрастом. Также предполагается, что сжатие чешуйной пластинки происходит именно благодаря декальцинации, возрастающей с возрастом омуля и особенно усиливающейся с момента полового созревания.

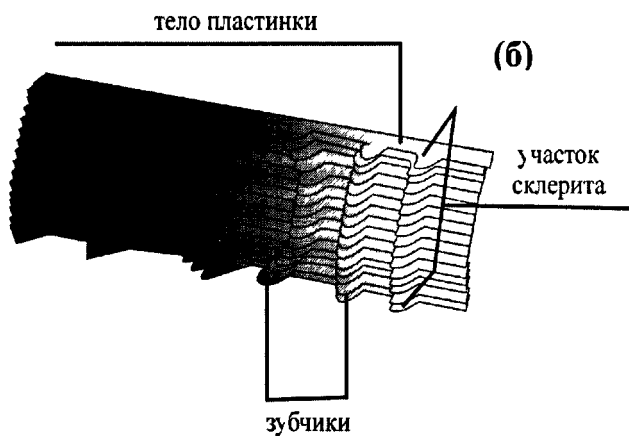
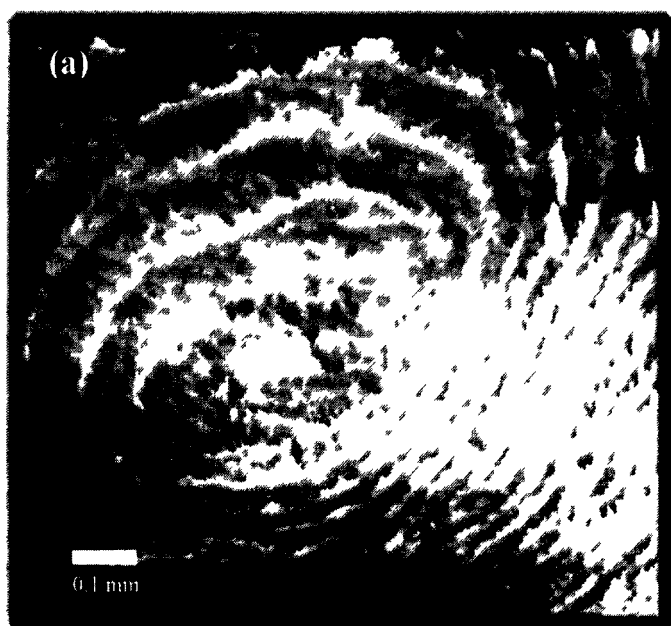


Рис. 2. Объемное изображение рельефного слоя чешуи байкальского омуля, воссозданное по стереоснимкам, полученным с помощью электронной сканирующей микроскопии: (а) – оригинал, (б) – схема участка чешуи с рельефными структурами.

ГЛАВА 4. ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ ЧЕШУИ, МОРФОЛОГИЯ РЕЛЬЕФНОГО СЛОЯ В СВЯЗИ С ВНУТРИВИДОВОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТЬЮ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ

Впервые было исследовано внутреннее строение чешуи байкальского омуля. Изучались дорсальные сколы чешуи одновозрастных рыб разных морфо-экологических групп нерестового омуля. Показано, что число годовых зон на поверхности чешуи байкальского омуля совпадает с числом слоев на срезе чешуи (рис.3) и числом гиалиновых и опаковых зон отолита байкальского омуля (рис.4).

Проведен анализ изменчивости морфологических параметров чешуи омулей: 1) толщины рельефного слоя, 2) высоты склерита, 3) ширины основания склерита, 4) ширины межсклеритных расстояний. Обнаружено, что цифровые показатели высоты рельефного слоя постепенно увеличиваются в ряду: приб.-пел. - пел. - прид.-глуб., что совпадает с последовательностью распределения омулей в Байкале по глубине и это естественно, поскольку от величины первого морфологического параметра - высоты рельефного слоя, зависит защищенность внутренних слоев чешуи и, в конечном итоге, тела рыбы. Широкие межсклеритные расстояния свидетельствуют о большей эластичности чешуи, а тесная расположенность склеритов влияет на качество сцепления с эпителием чешуйного кармашка. Это качество, судя по наименьшему показателю среди морфо-экологических групп, самое лучшее у пел. омуля. Самой эластичной среди морфо-экологических групп является чешуя приб.-пел. омуля: здесь, при достаточно малой ширине основания зубчика склерита, наблюдаются самые большие среди морфо-экологических групп межсклеритные расстояния.

Закономерность последовательного изменения величин межсклеритного расстояния в зависимости от последовательности распределения омулей по горизонтам наблюдается при переходе от приб.-пел. к прид.-глуб. Пел. омуль выпадает из этой последовательности. Гибкость чешуйной пластинки также зависит

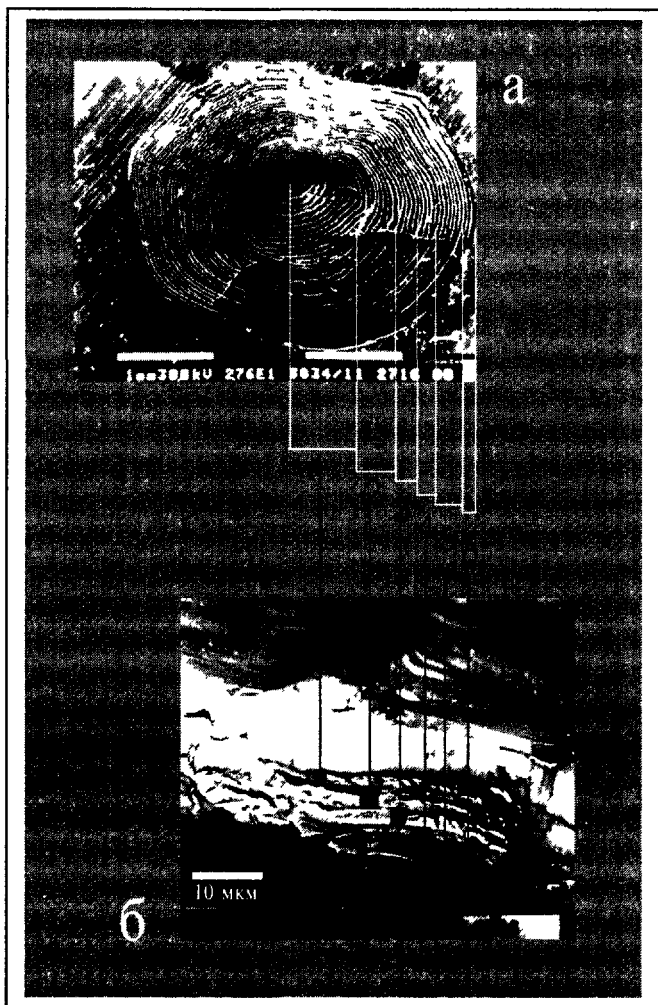


Рис. 3. Годовые зоны поверхности и внутренние слои чешуи байкальского омуля: а) фотография поверхности чешуи (1, 2, 3, 4, 5, 6 – годовые зоны роста), б) фотография скола чешуи, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа (1, 2, 3, 4, 5, 6 – внутренние слои).

и от ширины основания зубчика склерита. Этот параметр увеличивается в ряду: приб.- пел. - пел. - прид.-глуб., что совпадает с последовательностью горизонтального распределения морфо-экологических групп омулей в Байкале.



Рис. 4. Спил отолита и скол чешуи байкальского омуля (5-годовик).

В результате сравнения величин морфологических параметров рельефного слоя чешуи байкальского омуля, был выявлен параметр, использование которого является более удобным для определения МЭГ омуля по чешуе. Этот параметр - межсклеритные расстояния. Его использование является более выгодным, поскольку он имеет наибольшую по абсолютной величине разницу между показателями среди МЭГ.

Показатели высоты склерита увеличиваются в последовательности: приб.-пел. - прид.-глуб. Пелагический омуль опять выпадает из этой последовательности.

Таким образом, можно сказать, что, в общем, изменение параметров чешуи омуля различных МЭГ происходит в соответствии с адаптацией его к различным горизонтам озера и лишний раз подтверждает правильность принятого деления омулей по МЭГ.

ГЛАВА 5. ЛИНЕЙНЫЙ РОСТ ЧЕШУИ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ. ВОЗРАСТНАЯ РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТЬ ЛИНЕЙНОГО РОСТА

5.1. Исследование синхронности линейного роста байкальского омуля и его чешуи

Проведено сопоставление среднестатистических показателей ширины годовых приростов рельефного слоя чешуи, числа склеритов в этих годовых приростах и ежегодных линейных приростов тела омуля. Эти показатели были получены по материалам 1998-2001 гг. лова.

Показано, что чешуя байкальского омуля воспроизводит характер его линейного роста: между параметрами чешуи и линейными приростами тела имеется высокая коррелятивная зависимость. В деталях имеются различия в поведении чешуйных характеристик и линейных приростов между собой и для разных морфо-экологических групп. Оба чешуйных параметра с возрастом рыбы меняются синхронно без особых колебаний.

Линейные приросты рыбы в период с 2 до 4 лет у приб.-пел. и прир.-глуб. омулей показывают нарушение коррелятивности с чешуйными характеристиками, увеличивая свои показатели в этот период жизни. Для самой многочисленной популяции (р. Селенга) пелагического омуля предложены формулы для обратного расчисления линейных приростов тела по чешуйным данным.

$$L = 42,6h + 24; L = 2,5n + 30 - \text{ для возраста до 6 лет,}$$

$$L = 305h - 62; L = 40n - 100 - \text{ для возраста после 6 лет.}$$

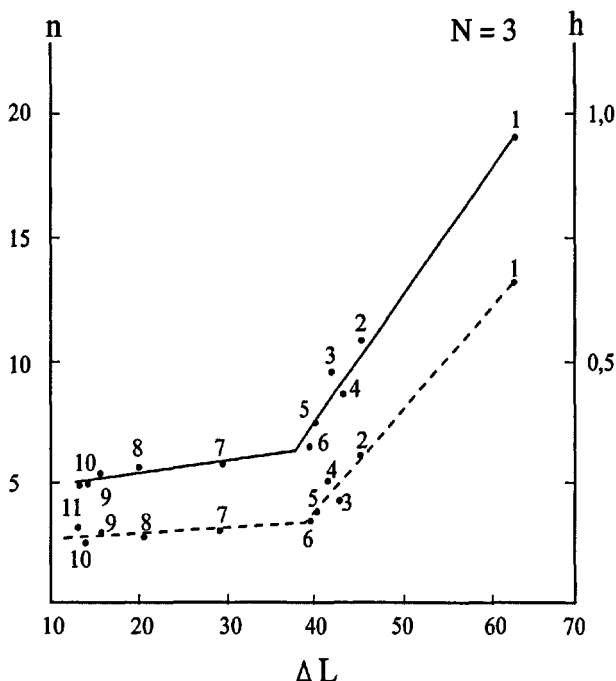


Рис. 5. Изменения чешуйных показателей пел. омуля в зависимости от линейного роста тела.
 n – число склеритов в годовых зонах, шт.
 h – ширина годовых зон, мм.
 ΔL – линейные приросты, мм.
 Цифрами обозначены возрастные группы.

Таким образом, на примере селенгинской популяции показано, что рост омуля в течение жизни делится на два периода (рис. 5). Обсуждаются причины снижения роста во второй период жизни. Высказывается предположение о снижении роста в связи со снижением численности желтокрылого бычка (*Cottocomephorus grewingkii*), одного из основных кормовых объектов омуля в преднерестовый период.

5.2. Различия популяционного роста чешуи байкальского омуля

Для наиболее многочисленных популяций байкальского омуля проведено сравнение изменений чешуйных параметров, происходящих с возрастом. Можно сказать, что различия в характере кривых большие по признаку принадлежности к морфо-экологическим группам, хотя в деталях имеются различия и по признаку популяций. Основные отличия состоят в стартовых условиях роста чешуи омулей разных популяций. На чешуе омуля из р.Б.Речка формируется сравнительно малое число склеритов в первый год жизни по сравнению с таковым из других популяций.

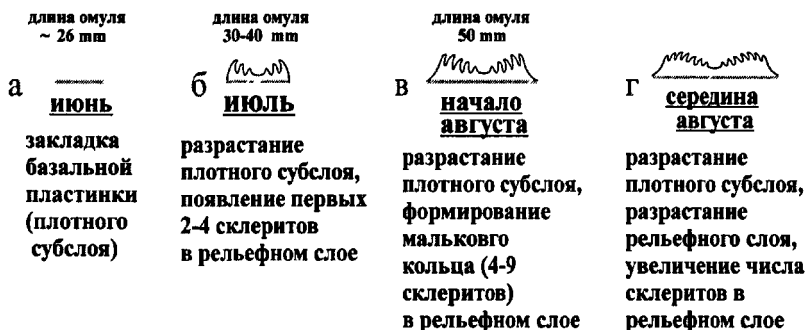
ГЛАВА 6. ПРИНЦИП РОСТА ЧЕШУИ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ

По сколам чешуи, сделанным через центр, проанализированы сезонные изменения внутренних структур чешуи байкальского омуля. На основе сопоставления изменения количества склеритов в годовой зоне в течение года и изменений годовых слоев предложена модель роста всех структур чешуи. Основные стадии роста представлены на рис. 6,7.

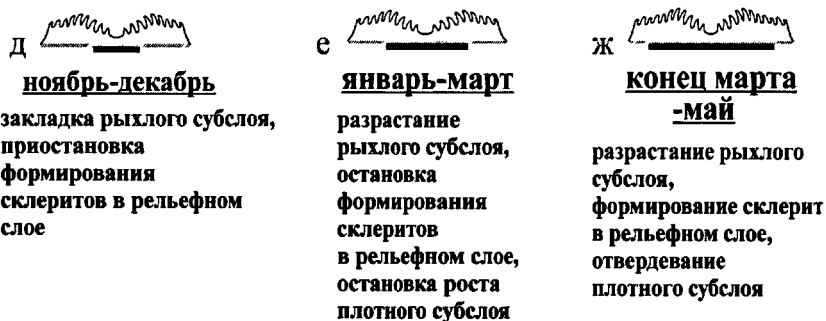
Постадийный рост чешуи представляет собой увеличение числа внутренних слоев чешуи, увеличение числа склеритов в рельефном слое и постепенное увеличение площади всех слоев. Появление внутренних слоев и разрастание рельефного слоя периодически и имеет выраженную сезонную динамику. В течение весенне-летнего периода происходит закладка, увеличение площади плотного субслоя и увеличение числа склеритов. В зимне-осенний

период - закладка, рост рыхлого субслоя и приостановка роста склеритов. На сколах чешуи, в месте выхода молодого годового слоя из-под старого, обнаружен склерит, отличающийся своей высотой и большим основанием. Предположительно, функция этого высокого склерита, образующегося у молодых особей в среднем в августе и у взрослых особей - в сентябре-октябре состоит в том, что в процессе своего формирования он «нивелирует» перепад высот в месте выступа молодого слоя из-под старого. «Перепад» высот образуется за счет того, что площадь нового годового слоя начинает чуть-чуть превышать площадь предыдущих отвердевших слоев.

1 год жизни



весенне-летний период



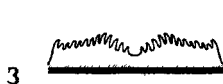
зимне-весенний период

Рис. 6. Рост чешуи в первый год жизни омуля

Склерит на перепаде высот и является опорным в существующем методе определения возраста омуля.

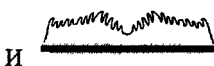
Обнаружено, что закладка малькового кольца происходит в одно и то же время с образованием высокого склерита у молодых особей, в августе. Однако мальковое кольцо не является календарной годовой зоной. Реальный возраст омуля в это время 4-5 месяцев.

2 год жизни



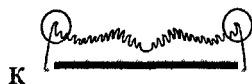
ИЮНЬ

закладка 2-го плотного субслоя,
остановка роста
1-го рыхлого субслоя:
1-й годовой слой
сформирован;
активный рост склеритов



ИЮЛЬ

разрастание
плотного субслоя,
активный рост
склеритов



КОНЕЦ ИЮЛЯ - АВГУСТ

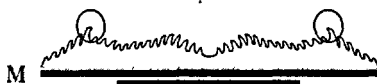
рост и выход 2-го
плотного слоя
из-под 1-го рыхлого;
закладка в рельефном слое
высокого склерита,
опирающегося на
свободную площадь
2-го плотного субслоя

весенне-летний период



ОСЕНЬ

закладка 2-го рыхлого субслоя,
разрастание 2-го плотного
субслоя, медленный
рост первого годового слоя,
замедление формирования
склеритов в рельефном слое.



ЗИМА

разрастание второго рыхлого
субслоя,
замедление роста 2-го плотного
субслоя,
приостановка формирования
склеритов в рельефном слое

зимне-весенний период

Рис. 7. Рост чешуи во второй год жизни омуля

При восстановлении реального возраста омуля необходимо учитывать, что подсчитанные годовые приросты рельефного слоя - это биологический возраст. Чтобы работать с календарным возрастом, необходимо делать поправку, учитывая, что первый маркерный склерит закладывается не в конце весны, в «день рождения» омуля, а позднее - в конце лета - начале осени, когда фактический возраст омуля составляет 13-14 месяцев, а с возрастом время его закладки переносится на более поздний период.

Представленная здесь схема - первая попытка осмысления постадийного формирования и роста чешуи. Как было отмечено, сколы чешуи, подвергнутые анализу, были сделаны в одном направлении (в зоне выклинивания). Поскольку чешуя неоднородна по своему полю, в дальнейшем следует изучить сколы, сделанные в других направлениях. Это даст возможность уточнить и усовершенствовать предложенную концепцию.

ВЫВОДЫ

1. Впервые по стереопарным снимкам чешуйной поверхности построено трехмерное изображение рельефа чешуи. Подробно описана структура и устройство рельефного слоя для циклоидной чешуи концентрического типа. Рельефный слой - это совокупность плотно упакованных тонких пластинок, расположенных параллельно друг другу. Тело каждой пластинки выносит на поверхность чешуи ряд зубчиков крючкообразной формы. Принцип укладки зубчиков обеспечивает возможность объединения зубчиков соседних пластинок в крутообразный склерит.
2. Впервые для байкальского омуля описана внутренняя структура чешуи. Показано, что число годовых зон на поверхности чешуи байкальского омуля совпадает с числом слоев на сколе чешуи, которое, в свою очередь, совпадает с количеством гиалиновых и opakовых зон отолита байкальского омуля.
3. Описан маркер, разграничивающий годовые зоны на поверхности чешуи. Им является концентрический склерит, высота которого увеличена для уравнивания «перепада» высот в зоне выхода

молодого годового слоя из-под старого. Именно этот склерит является первым концентрическим склеритом новой годовой зоны роста.

4. Для байкальского омуля впервые показано, что чешуя воспроизводит характер линейного роста тела. Для самой многочисленной популяции пелагического омуля (из р. Селенги) получены формулы для обратного расчисления линейного роста тела по чешуйным характеристикам.
5. Показано, что омули различных МЭГ закономерно отличаются строением и ростом чешуи, что подтверждает правомерность разделения их на группы.
6. Обнаружено оптимальное место на теле омуля для взятия чешуи, рекомендуемой для стереосъемки и классических исследований. Оно находится ниже средней линии тела между спинным и жировым плавником.
7. Сформулирован принцип последовательности роста чешуи в течение года.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования сформировалась концепция роста чешуи байкальского омуля: последовательность возникновения и разрастания ее внутренних и внешних структур. Сведения, полученные о сезонном росте годовых слоев, форме склеритов на срезе и форме поверхности чешуи, позволили обосновать и подтвердить правомерность существующей методики определения возраста омуля. Применение этой методики привело к возможности сравнить ежегодные линейные приросты тела и чешуи и убедиться в существовании между ними зависимости. Для пелагического омуля эта зависимость оказалась линейной в первом приближении. Таким образом, подтвердилась возможность реконструкции линейного роста омуля по чешуйным характеристикам. Это открывает перспективу ретроспективного изучения состояния омуля в озере по накопленным многолетним чешуйным материалам.

На примере пелагического омуля из р. Селенги показано, что чешуя способна фиксировать такое онтогенетическое событие, как недостаток объекта питания (молоди *Cottomephorus grewengkii*).

• Таким образом, сама чешуя непосредственно может стать источником важной информации о состоянии озера.

Опробованный метод реконструкции поверхности чешуи по стереопаре открывает хорошие возможности дальнейшего изучения тонкой структуры рельефного слоя. Дальнейшие статистические исследования необходимы и для выявления закономерностей между чешуйными показателями и параметрами тела омуля разных морфо-экологических групп. Для большей эффективности статистических исследований чешуи можно рекомендовать использовать цифровой фотоаппарат, совмещенный со стереоскопическим биноклем с последующим проведением измерений изображений с помощью программных пакетов Image Pro+.

Выполненное исследование представляет собой первый шаг в исследовании тонкой структуры внешнего и внутреннего строения чешуи байкальского омуля.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Ходжер Т.А., Дроздов В.Н., Тягун М.Л., Стягов Е.В., Перетолчин А.С., Осипов Э.Ю., Климанский А.В., Троицкая Е.С., Ханаев И.В. Использование математических, мультимедийных и геоинформационных технологий в исследованиях водных экосистем на примере озера Байкал // Третья Верещагинская байкальская конференция: Тез докл. - Иркутск, 2000. - С. 260-262.
2. Ходжер Т.А., Тягун М.Л., Осипов Э.Ю., Дроздов В.Н. Использование современных компьютерных технологий в лимнологических исследованиях на примере озера Байкал // Междисциплинарные исследования в Байкальском регионе. - Иркутск, 2001.-С. 79-83.
3. Тягун М.Л. Возрастные изменения чешуйных и линейных **размеров байкальского омуля (*Coregonus aummalis migratorius* Georgi)** // Современные проблемы байкаловедения. - Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2001. - С. 134-142.
4. Тягун М.Л. Состояние байкальского омуля по его чешуйным характеристикам в 1951-1996 гг. // Биоразнообразие и продуктивность водоемов: Тез. докл. - Чита, 2001. - С. 509-511.

5. Тягун М.Л., Ходжер Т.А., Таничев А. И. Различия рельефных структур чешуи омуля и сига-пыжьяна оз. Байкал // Экологически эквивалентные и экзотические виды гидробионтов в великих и больших озерах мира: Тез. докл. (Материалы второго международного симпозиума). - Улан-Удэ, 2002. - С. 93-94.
6. Khodzher T.A., Tyagun M.L.. An application of photogrammetric methods for the reconstruction of relief of elasmoidic scales // Speciation in Ancient Lakes (SIAL-3): Abstract. - Novosibirsk: Nauka, 2002. - P. 77.
7. Tyagun M.L., Khodzher T.A., Tanichev A.I.. Differences in scale's relief structures of omul and Siberian whitefish in Lake Baikal // Speciation in Ancient Lakes (SIAL-3): Abstract. - Novosibirsk: Nauka, 2002. - P. 193.
8. Павлова Л.А., Павлов С.М., Аношко П.Н., Тягун М.Л. Определение кальция и натрия в отолитах байкальского омуля методом рентгеноспектрального электронно-зондового микроанализа // Аналитика и контроль. - 2003. - Т.7, №3. - С. 242-247.
9. Тягун М.Л., Ходжер Т.А., Грачев М.А. Исследование структуры рельефного слоя чешуи байкальского омуля (*Coregonus autumnalis migratorius* Georgi), полученной методом воссоздания трехмерного изображения по стереопаре. - в печати (Вопросы ихтиологии).
10. M.L.Tyagun, T.A. Khodzher, A.I. Tanichev. Differences in scales' relief structures of omul and Siberian whitefish in Lake Baikal. - в печати (Hydrobiologia).

**Отпечатано в издательском отделе
ИСЗФ СО РАН
Заказ № 62 от 1 ноября 2004 г.
Объем 26 с. Тираж 100 экз.**

№22310

РНБ Русский фонд

2005-4

22446