

Таким образом, впервые проведен сравнительный анализ лососевых нерестовых рек по Баренцеву, Белому и озерному бассейнам. В результате выявлены общие и значимые для воспроизводства атлантического лосося характеристики рек. Показано, что для рек Карелии имеется существенный потенциал не используемого диким лососем нерестово-выростного фонда. Реки Кольского полуострова в целом отличаются большим соответствием площадей НВУ реальным запасам лосося. Однако и здесь для целого ряда рек, особенно расположенных вблизи дорожно-транспортной инфраструктуры и доступных для нелегального лова (Кола, Тулома, Умба и др.) наблюдается заполнение нерестилищ лишь на 40-60%. Некоторые реки имеют естественные преграды к верхним НВУ в виде не проходимых для нерестовых мигрантов водопадов (Орловка, Рында, Стрельна и др.).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ 08-04-91771-АФ (№ 08-04-91771-АФ_а) и Академии наук Финляндии (грант №124121), Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Информационное обеспечение программ сохранения, восстановления и рациональной эксплуатации запасов атлантического лосося, воспроизводящихся в реках Восточной Фенноскандии» (№ г.р. 01.2.00608827) (2009-2011 гг.).

Литература

Антонова В.А., Чуксина Н.А., Студенов И.И., Титов С.Ф., Семенова О.В., Шустов Ю.А., Веселов А.Е., Хренников В.В., Широков В.А., Щуров И.Л. 2000. Обзор методов оценки лососевых рек. Издательский центр АГМА, г. Архангельск. 47 с.

Веселов А.Е. 2006. Инвентаризация и систематизация нерестовых рек атлантического лосося Мурманской области и Карелии // Доклады академии наук, том 407, № 3. С. 1-5.

Зубченко А.В., Кузьмин О.Г., Новиков О.Н., Сорокин Л.А. 1991. Рекреационный лов лосося на Кольском п-ве (Программа развития). Мурманск, ПИНРО. 149 с.

Казаков Р.В. 1983. Гидрологические особенности рек как среды обитания атлантического лосося *Salmo salar* L. // Промышленная гибридизация рыб. ГосНИОРХ. Вып. 195. С. 80-106.

Казаков Р.В., Веселов А.Е. 1998. Популяционный фонд атлантического лосося России // В кн.: Атлантический лосось. СПб, «Наука». С. 385-395.

Калюжин С.М. 2003. Атлантический лосось Белого моря: проблемы воспроизводства и эксплуатации. Петрозаводск, «Петропресс». 264 с.

Труды Карельской научно-исследовательской рыбохозяйственной станции. 1935. Под ред.: Бессонов М.Н., Правдин И.Ф., Берг Л.С. Ленинград: Госфиниздат им. Котлякова, том 1. 394 с.

Харин В.Н. Факторный анализ (подход с использованием ЭВМ). Петрозаводск, КарНЦ РАН, 1992. 191 с.

Baltic Salmon Rivers – status in the late 1990s as reported by the countries in the Baltic Region / by edit: Ranke W., Rappe C., Soler T. Göteborg: Göteborgs Länsstryckeri AB, 1999. 69 p.

Berg M. 1964. Nord-Norske Lakseelver. Oslo, Johan Grundt Tanum Forlag. 300 p.

Power G. 1973. Estimates of age, growth, standing crop and production of salmonids in some North Norwegian rivers and streams // Drottningholm: Rept. Inst. Freshwater Res., vol. 53, pp. 78-111.

Zippin C. 1958. The removal method of population estimation // Journal of Wildlife Management, vol. 22, № 1. P. 82-90.

ДИНАМИКА ВОДНОГО И ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ ЗЕЛЁНОЙ ЖАБЫ *BUFO VIRIDIS*

И.Г. Владимирова, Л.И. Радзинская, Т.А. Алексеева, С.Ю. Клейменов

Учреждение Российской академии наук

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, г. Москва, Россия

e-mail: i.g.vladimirova@gmail.com

Известно, что водный обмен амфибий существенно изменяется в онтогенезе. Это особенно заметно в эмбриональном и личиночном развитии. По характеру водного обмена в эмбриогенезе амфибий можно выделить 3 периода. От оплодотворения до нейрулы вода поступает в зародыш; на стадии нейрулы содержание воды в зародыше снижается вследствие секреции воды в перивителлиновое пространство; на последующих стадиях содержание воды в зародыше вновь увеличивается (Зотин, 1961). В раннем личиночном развитии происходит дальнейшее увеличение поступления воды, которое сохраняется на более высоком, чем у взрослых особей уровне до начала метаморфоза (Fletcher, Myant, 1959; Funkhouser, Mills, 1969; Владимирова и др., 2000; Seymour *et al.*, 2000).

Примером изменения содержания воды могут служить хвостатые амфибии. В оплодотворенных яйцах тритонов ее содержание составляет 52% (Владимирова и др., 2010). К завершению эмбриогенеза содержание воды у тритонов увеличивается до 88%, а в ранний личиночный период до 91%. Столь же высокое содержание воды обнаружено у личинок других видов хвостатых и бесхвостых амфибий (Fletcher, Myant, 1959; Funkhouser, Mills, 1969; Владимирова и др., 2000; Seymour *et al.*, 2000).

Вода, поступающая в зародыш, необходима для образования полости бластоцеля и гастроцеля, а позднее – полости перикарда, нервной трубки, головных полостей и кровеносной системы. Помимо образования полостей тела вода принимает участие в обводнении тканей зародышей и личинок (Зотин, 1961).

В последнее время интерес к процессам поступления воды в яйца амфибий возрос. Было показано, что она играет значительную роль в процессах, связанных с транспортом кислорода к развивающемуся зародышу амфибий. Кислород поступает из внешней среды, проходя через студенистый слой, капсульную оболочку, вителлиновую и желточные мембраны яйца амфибий. В процессе развития образуется перивителлиновое пространство, которое увеличивается в объеме за счет поступления воды. Увеличение перивителлинового пространства приводит к увеличению площади поверхности газового обмена и уменьшению толщины капсульной оболочки, окружающей вителлиновую мембрану, что способствует лучшей диффузии кислорода к поверхности зародыша (Seymour, Roberts 1991; Seymour, Laveridge 1994; Seymour, Bradford 1995).

Непосредственное измерение содержания воды и интенсивности потребления кислорода было проведено у хвостатых амфибий (Владимирова и др., 2010). Показано, что в эмбриогенезе тритона *Pleurodeles waltl* интенсивность энергетического обмена нарастает, достигая наивысшего уровня в конце эмбрионального – начале личиночного периода. Изменение интенсивности потребления кислорода происходит однонаправленно и синхронно с изменением содержания воды в теле зародыша и личинки. Насколько наблюдаемое сходство динамики является общим для развития амфибий, предполагается выяснить в настоящей работе.

Задачей настоящей работы было параллельное изучение водного и энергетического обмена в развитии зеленой жабы *Bufo viridis*.

Материалы и методы

Исследовали яйца и личинки зеленой жабы *Bufo viridis* (Laurenti) (отр. Anura, сем. Bufonidae). Икра получена в результате инъекции жабам аналога люлюберина (10 мг/особь). Развитие яиц и личинок проходило в лабораторных условиях при комнатной температуре. Исследования проводили на протяжении первых 22 сут развития, в течение которых проходит эмбриогенез и развитие личинки. После чего животные переходят к активному питанию и начинают претерпевать метаморфоз. В конце изученного срока головастики находятся на стадии IV11₁₂ (начало формирования пальцев задних конечностей). Стадии развития определены по таблицам нормального развития для жабы *Bufo bufo* (Cambar, Girouloux, 1956).

Определена сырая масса и сухая масса тела после высушивания до постоянных значений при 56 °С. Разница между сухой и сырой массой служила показателем содержания воды. На ранних стадиях эти измерения затруднены из-за наличия трудно отделяемой общей оболочки. В ряде опытов эта оболочка была предварительно удалена механическим путем или воздействием 2% трипсина.

Об уровне энергетического обмена судили по потреблению кислорода, которое измеряли манометрическим методом Варбурга. Измерения проводили при 19 °С в сосудах объемом 5–20 мл в течение 2–4 час. Объем сосуда и продолжительность измерения зависели от возраста животного. К концу измерения концентрация кислорода в сосуде, где находились животные, уменьшалась не более чем на 10–20%. Рассчитывали скорость потребления кислорода отдельной особью (мкл ч⁻¹) и интенсивность – потребление кислорода, отнесенное к единице сырой или сухой массы (мкл ч⁻¹ г⁻¹).

Результаты и обсуждение

Сырая масса яиц составляет около 15% от общей сырой массы кладки. Для сухой массы этот показатель равен 86%. В наших опытах освобождение яиц от общей оболочки кладки начинается на 3–4 сут (стадия II9₁₀). Окончание эмбриогенеза происходит к 7–8 сут развития. На 15 сут личинки приступают к активному питанию (стадия IV3₄).

Сырая масса зародыша увеличивается в эмбриогенезе с 2.5 до 4.1 мг. К началу активного питания она возрастает до 10.5 мг и в конце исследованного периода на 22 сут развития достигает 70 мг.

Сухая масса зародышей достоверно не изменяется в эмбриогенезе и составляет 0.97 ± 0.05 мг. В личиночном развитии она увеличивается до 3.7 мг.

Содержание воды на стадиях бластулы-гастролы составляет 64% от общей массы зародыша. К концу эмбриогенеза доля воды увеличивается до 82%, к началу активного питания – до 92%, а в дальнейшем личиночном развитии составляет 94%. Динамика изменения содержания воды в развитии зеленой жабы не отличается от таковой, описанной для других видов амфибий. В количественном отношении содержание воды на изученных стадиях развития существенно не отличается от значений, полученных у других видов амфибий (Fletcher, Myant, 1959; Funkhouser, Mills, 1969; Владимирова и др., 2000; Seymour *et al.*, 2000).

Скорость потребления кислорода увеличивается в 5 раз в эмбриогенезе и в 8.6 раз в раннем личиночном развитии. В последующие 7 сут личиночного развития скорость потребления кислорода увеличивается еще в 7 раз.

Интенсивность потребления кислорода, рассчитанная на сырую массу, увеличивается в 4 раза в эмбриогенезе и в 2.4 раза в раннем личиночном развитии. Максимальный уровень достигается в период перехода личинок к активному питанию (0.30 ± 0.07 мкл/мг ч). В последующие 7 сут личиночного развития скорость потребления кислорода достоверно не изменяется. В расчетах на сухую массу интенсивность потребления кислорода увеличивается в 3.4 и 6.9 раз на соответствующих стадиях раннего развития (рис. 1). Полученные данные не противоречат результатам аналогичных исследований, проведенных на других видах амфибий (Владимирова и др., 2000, 2010).

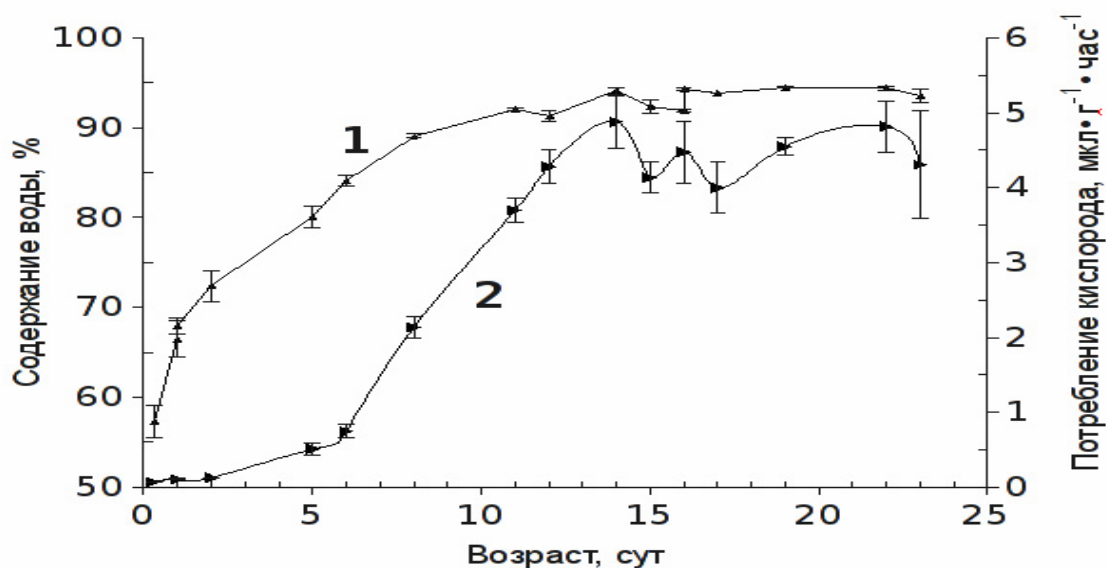


Рис. 1. Изменение содержания воды (1) и интенсивности потребления кислорода (2) в развитии зеленой жабы

Сопоставление динамики водного и энергетического обмена зеленой жабы выявляет их сходство: изученные показатели обмена увеличиваются в эмбриогенезе и раннем личиночном развитии, достигают максимума в период начала активного питания и стабилизируются в дальнейшем. Подобный параллелизм был отмечен ранее в развитии иглистого тритона. Таким образом, несмотря на отличия в протекании онтогенеза у изученных представителей бесхвостых и хвостатых амфибий динамика водного и энергетического обмена у них одинакова.

Известно, что в ранний личиночный период развития амфибий происходит увеличение концентрации митохондрий и активности ферментов, участвующих в окислительном обмене (Озернюк, Лелянова, 1985; Озернюк, 2000). Возможно, что одним из факторов, способствующих интенсификации обмена в ходе развития, является обводнение тканей. Содержание воды в клетке может определять интенсивность молекулярного краудинга, явления, которое оказывает заметное влияние на конформацию белков в клетке, на скорость и равновесие биохимических реакций (Чеботарева,

2007). Помимо этого, увеличение транспорта воды и других растворов через клеточные мембраны предполагает увеличение экспрессии аквапоринов, которые могут принимать участие в различных физиологических процессах, происходящих в клетке (Verkman, Mitra, 2000; Verkman, 2005; Endeward *et al.*, 2006). Однако, для того, чтобы говорить о наличии связи между интенсивностью потребления кислорода и содержанием воды в развивающихся тканях амфибий, необходимы дальнейшие исследования.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ, грант № 08-04-01063.

Литература

- Владимирова И. Г., Злочевская М. Б., Озернюк Н. Д., 2000. Динамика интенсивности дыхания в раннем онтогенезе амфибий // Онтогенез. Т. 31, № 5. С. 350-354.
- Владимирова И. Г., Клейменов С. Ю., Алексеева Т. А., 2010. Динамика изменения массы и потребления кислорода в раннем развитии иглистого тритона *Pleurodeles waltl* (Amphibia: Salamandridae) // Изв. РАН. Сер. биол. (в печати).
- Зотин А. И., 1961. Физиология водного обмена у зародышей рыб и круглоротых / М.: Изд-во АН СССР. 317 с.
- Озернюк Н. Д., 2000. Биоэнергетика онтогенеза / М.: Изд-во МГУ. 264 с.
- Озернюк Н. Д., Лелянова В. Г., 1985. Особенности энергетического обмена в раннем онтогенезе рыб и амфибий // Журн. общ. биологии. Т. 46, № 6. С. 778-785.
- Чеботарева Н. А., 2007. Влияние молекулярного краудинга на ферменты гликогенолиза // Успехи биологической химии. Т. 47. с 233-258.
- Cambar R., Gipouloux J. D., 1956. Table chronologique du developpement embryonnaire et larvaire du crapaud commun: *Bufo bufo* L. // Biol. Bull. V. 40. P. 198-217.
- Endeward V., Musa-Aziz R., Cooper G. J., Chen L.-M. *et al.*, 2006. Evidence that aquaporin 1 is a major pathway for CO₂ transport across the human erythrocyte membrane // The FASEB J. V. 20. P. 1974-1981.
- Fletcher K., Myant N. B., 1959. Oxygen consumption of tadpoles during metamorphosis // J. Physiol. V. 145. P. 353-368.
- Funkhouser A., Mills K. S. 1969. Oxygen consumption during spontaneous amphibian metamorphosis // Physiol. Zool. V. 42. P. 15-21.
- Seymour R. S., Bradford D. F., 1995. Respiration of amphibian eggs // Phys. Zool. V. 68, № 1. P. 1-25.
- Seymour R. S., Laveridge J. P., 1994. Embryonic and larval respiration in the arboreal foam nests of the african frog *Chiromantis xerampelina* // J. Exp. Biol. V. 197. P. 31-46.
- Seymour R. S., Roberts J. D., 1991. Embryonic respiration and oxygen distribution in foamy and nonfoamy egg masses of the frog *Limnodynastes tasmaniensis* // Phys. Zool. V. 64, № 5. P. 1322-1340.
- Seymour R. S., Roberts J. D., Mitchell N. J., Blaylock A. J., 2000. Influence of environmental oxygen consumption on development and hatching of aquatic eggs of the australian frog, *Crinia georgiana* // Physiol. Biochem. Zool. V. 73, № 4. P. 501-507.
- Verkman A. S., 2005. More than just water channels: unexpected cellular roles of aquaporins // J. Cell Scienc. V. 118. P. 3225-3232.
- Verkman A. S., Mitra A. K., 2000. Structure and function of aquaporin water channels // Am. J. Physiol. Renal Physiol. V. 278. P. F13-F28.

CHANGES OF BODY WATER CONTENT AND OXYGEN CONSUMPTION IN EMBRYONIC AND LARVAL DEVELOPMENT OF GREEN TOAD *BUFO VIRIDIS*

I.G. Vladimirova, T.A. Alekseeva, L.I. Radzinskaya, S.Yu. Kleimenov

Koltzov Institute of Developmental Biology RAS, Moscow, Russia

e-mail: i.g.vladimirova@gmail.com

During embryonic and endotrophic larval development, a four fold increase in the wet body weight and a nine fold increase in the mass-specific rate of oxygen consumption were observed. The dry body weight remained relatively constant and the body water content rose from 64% to 92% . Thereafter, wet and dry body weight increased the same way as the oxygen consumption level. The water content and the mass-specific oxygen consumption did not change to the end of the studied period. The possibility of connection between the body water content and the oxygen consumption during development of some amphibians was supposed.