

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
Уральское отделение
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи

ЛУГАСЬКОВА Наталья Васильевна

УДК 574:597.553.2:591.III

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ ПОКАЗАТЕЛЕЙ
КРОВИ СИГОВЫХ РЫБ В БАССЕЙНЕ НИЖНей ОБИ

03.00.16 – экология
03.00.10 – ихтиология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Свердловск - 1988

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных
Уральского Отделения Академии Наук СССР

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор СЮЗЮМОВА Л.М.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор КУЗНЕЦОВ В.А.

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник

РУСАНОВ В.В.

Ведущее учреждение:

Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова

Защита состоится "10" 01 198⁸ г.

в 11 часов на заседании специализированного совета
Д 002.05.01 по защите диссертаций на соискание учёной
степени доктора наук при Институте экологии растений и
животных Уральского отделения АН СССР по адресу:

620008, Свердловск, Л-8, 8-Марта, 202.

С

в библиотеке Института.

Автограф

12 198⁸ г.

Учёный секретарь Специализированного
Совета кандидат биологических наук

М.Г.Нифонтова

М.Г.Нифонтова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Изучение проблемы промышленной эксплуатации сырьевой базы и увеличения естественного воспроизводства рыбных запасов речных экосистем Субарктики невозможно без конкретных знаний особенностей экологии и эколого-физиологической специфики рыб. Важно правильно оценить степень и форму воздействия естественных условий на норму физиологических реакций на организменном, популяционном и видовом уровнях в качественно изменённой среде обитания.

В связи с возрастанием антропогенной нагрузкой на речные экосистемы, обеспечивающие воспроизводство ценных видов рыб, вопрос о скорости и пределах изменчивости физиологической нормы для популяций и видов становится ещё более актуальным. Разрешение этих проблем тесно связано с разработкой популяционного подхода к оценке размножения рыб и осуществления экологического мониторинга в районах естественного их воспроизводства и обусловлено прежде всего потребностями рыбного хозяйства (рыбоводство, акклиматизация), а также для понимания процессов микроэволюции рыб.

Одним из важнейших тестов при характеристике вида являются данные по состоянию крови. Определение физиологических пределов изменений гематологических показателей важно для оценки степени воздействия как отдельных экологических факторов, так и их комплекса – на качественный состав особей, участвующих в размножении, а следовательно и на эффективность воспроизводства в целом.

Цель исследования. На основе комплексной оценки параметров природной среды речных экосистем Нижней Оби выявить диапазон естественной изменчивости основных показателей крови у близкородственных видов р. *Coregonus* при естественных колебаниях экологических факторов в период подготовки рыб к размножению и в ходе нерестовой миграции, с учётом параметров структуры популяции, стадии полового цикла, популяционной принадлежности и района размножения.

Задачи исследования

- Провести комплексную оценку факторов среды обитания в различные периоды годового цикла сиговых рыб и выявить их совокупное влияние на состояние крови.

- Изучить особенности состава крови и ее изменчивость у рыб разного пола в различных экологических условиях.
- Определить характер динамики гематологических показателей у производителей на разных стадиях полового цикла с учетом видовых особенностей.
- Выявить возрастные изменения в состоянии крови сиговых рыб в период размножения при меняющейся экологической ситуации.
- Изучить сезонную динамику параметров крови.
- Выявить популяционную и видовую специфику реакции крови на межгодовые колебания абиотических факторов в период миграции и подойти к определению физиологических пределов ее адаптивных изменений.

Научная новизна работы. Впервые дана эколого-физиологическая характеристика состава крови и выявлены основные закономерности ее изменчивости у природных популяций высокоцененных промысловых видов сиговых рыб Обь-Иртышского бассейна с учетом их популяционных и видовых особенностей.

Дана комплексная оценка экологических условий, при которых осуществлялась подготовка производителей к размножению и нерестовая миграция, с учетом влияния факторов среды на жизнедеятельность гидробионтов.

Установлено, что уровень подготовленности производителей к размножению за период нагула играет определяющую роль в степени использования мигрантами энергоресурсов (опираясь на косвенные данные по показателям крови, отражающие ее дыхательную активность), что в свою очередь определяет не только физиологическое состояние отнерестовавших и ушедших в "зиму" рыб, но и качество воспроизводства.

Протяженность миграционного пути оказывает существенное влияние на состояние крови производителей из разных популяций. Производители, преодолевшие миграционный путь с наибольшими энергозатратами, за период зимовки претерпевают более существенные изменения в состоянии крови.

Показано, что характер экологической обстановки в период нерестовой миграции отражается прежде всего на динамике гематологических показателей, связанных с ее дыхательной функцией.

Практическое значение работы. Работа является составной частью многолетних комплексных исследований, проводимых лабо-

хвостовой артерии. Определяли: объем крови, гемоглобин, эритроциты, гематокрит, объем эритроцита, содержание гемоглобина в эритроците (СГЭ) и концентрацию гемоглобина в эритроците (КГЭ), общий белок сыворотки, по общепринятым в гематологии рыб методам (Wintrobe, 1933; Гительзон, Терсков, 1966; Коржуев, 1962; Иванова, 1974; Шатуновский, 1972; Habegovic, 1980 и др.). Параллельно определяли абсолютный и относительный вес сердца, печени, почек и селезенки (Смирнов и др., 1972), учитывалась жирность и степень наполнения желудка (по трехбалльной шкале). Исследовано 2287 экз. четырех видов: чира - 756 экз., тугуна - 724 экз., пеляди - 469 экз., сига-пыхъяна - 338 экз. Статистическая обработка материала проведена по общепринятым методам (Рокицкий, 1961; Плохинский, 1970).

Для получения совокупной оценки параметров внешней среды проведено суммирование нормированных отклонений каждого показателя от средних (Смирнов, Божко, Рыкков, Добринская, 1972):

$$\chi = \frac{V - M}{\sigma} \quad , \text{ где}$$

χ - нормированное отклонение

V - результат измерения признака

M - средняя арифметическая соответствующей группы

σ - среднее квадратическое отклонение признака в группе.

Для определения среднего квадратического отклонения использовали формулу:

$$\sigma = \frac{\max - \min}{K} \quad , \text{ где}$$

($\max - \min$) - размах колебаний каждого фактора

K - определяется по таблице размаха значений (Плохинский, 1970).

Известно, что для холодолюбивых видов рыб, к которым относятся и сиговые, значительное повышение температуры воды в период откорма ($16-18^{\circ}\text{C}$) является неблагоприятным фактором (Павлов, 1936). В связи с этим, при расчете усредненных значений параметров среды, отклонение суммы градусодней от среднего многолетнего значения в сторону его превышения в таблице взято со знаком "-".

Характеристика условий внешней среды в период нагула сибирских рыб
в Томской области

Таблица

Показатели х/	р. Собь				р. Северная Сосьва				М
	V	V-M	б	X	V	V-M	б	X	
Уровень воды за июнь-август, см	169	-314	146	-2,15	592	+109	146	+0,75	483
Сумма градусодней в июне-августе, °С	1065	+139	135	-1,02	735	-131	135	+0,98	926
Сроки нагула в соровой системе, дн.	60	-	5	7,5	-0,66	65	0	7,5	0
Среднесезонная биомасса зоопланктона в соре, г/м ³	0,06	-2,34	2,10	-1,11	-	-	-	-	2,40
Среднее :					-2,47			+1,23	
р. Северная Сосьва									
	1979 г.				1980 г.				
Уровень воды за июнь-август, см	665	+182	146	+1,25	505	+ 22	146	+0,15	483
Сумма градусодней в июне-августе, °С	858	- 68	135	+0,50	987	+ 61	135	-0,46	926
Сроки нагула в соровой системе, дн.	75	+ 10	7,5	+1,34	60	- 5	7,5	-0,66	65
Среднесезонная биомасса зоопланктона в соре, г/м ³	4,27	+1,87	2,10	+0,89	2,87	+0,47	2,10	+0,22	2,40
Среднее :					+1,99			+0,38	

х/

Показатели рассчитаны на основе наших наблюдений и данных гидропоста п. Верезово (Томская обл.)

ГЛАВА Ш. УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ СИГОВЫХ РЫБ В БАССЕЙНЕ НИЖНЕЙ ОБИ

Дано краткое физико-географическое и гидрохимическое описание нерестовых рек Собь и Манья. Выделены основные факторы среды, определяющие условия обитания сиговых в Обском бассейне. Годовые колебания этих факторов определяют продолжительность и условия как нагульного периода, так и нерестовой миграции.

Выявить непосредственное воздействие отдельных факторов среды в природных условиях на реакцию гематологических показателей рыб не представляется возможным в связи с их взаимообусловленностью. Поэтому нами была предпринята попытка дать обобщенную характеристику условиям среды по важнейшим ее факторам в разные периоды годового цикла рыб. В результате совокупной оценки экологических факторов в период нагула и нерестовой миграции в разные годы получен ряд отрицательных и положительных усредненных значений. Характер направленности этих значений определяется установленными ранее закономерностями воздействия конкретных факторов среды на эколого-физиологические особенности видов. Отклонение значений от средних со знаком "+" свидетельствует о благоприятных экологических условиях, а знак "-" — о противоположных:

Анализ совокупной оценки выбранных нами параметров среды показал, что условия для нагула сиговых рыб в 1977 г. в связи с высокой температурой воды и ранним обсыханием соровой системы были неблагоприятны. В 1979 г. высокий весенне-летний паводок, длительное заливание поймы, высокая численность кормовых организмов способствовала созданию оптимальных условий для успешного нагула сиговых в данном регионе. Суммарная оценка условий нагула в 1978 и 1980 гг. выявила незначительные отклонения от средних многолетних. Нагул в 1980 г. более эффективен, чем в 1978 г. за счет повышения уровня воды в пойме (табл.).

Нерестовая миграция сиговых рыб в 1977 г. осуществлялась в условиях низкого уровняенного режима, повышенной температуры, что привело к сокращению сроков миграции и подъема рыб по открытой воде. В 1978 г. общая оценка миграции складывалась из высокого осеннего паводка, пониженной температуры воды и продолжительного хода производителей палляди и пыжаня. В 1979 г. отрицательное действие высокого осеннего паводка сочеталось с

сокращением продолжительности миграции и ранним ледоставом. В 1980 г. условия нерестовой миграции определялись незначительным подъемом уровня воды в осенний период, повышенной температурой и сокращением сроков миграции у всех видов, за исключением чира. Содержание кислорода во все годы было в пределах нормы.

Таким образом, экологические условия, при которых осуществляется подготовка сиговых к размножению и непосредственно нерестовая миграция, испытывают существенные годовые колебания, что должно отражаться на физиологическом состоянии производителей, а следовательно и на функциональных особенностях крови.

ГЛАВА IV. ПОЛОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ КРОВИ СИГОВЫХ РЫБ

Анализ материала гематологических исследований чира, тугуна, пеляди и сига-пыхянина показал, что при оценке полового диморфизма параметров крови у сиговых рыб важно учитывать не только видовую принадлежность особей, но и их возраст и физиологическое состояние.

Установлено, что в период нерестовой миграции у самцов чира достоверно выше, чем у самок концентрация гемоглобина, объем эритроцита, гематокрит и СГЭ независимо от стадии развития половых продуктов. Показано, что самцы и самки чира в разной степени реагируют на колебания условий среды. Эти различия наиболее выражены в год с менее благоприятными условиями нагула и миграции. В этих условиях общий уровень окислительных процессов выше у самок, тогда как самцы отличались большим разнообразием показателей.

У тугуна сравнивались самцы и самки I+ лет, IV стадии зрелости. В период нерестовой миграции в крови самцов содержалось меньше гемоглобина, распределенного в большем количестве эритроцитов, которые отличались крупными размерами и объемом. Эритроциты самцов и самок по СГЭ и КГЭ достоверно не различались. Среди самцов отмечена повышенная разнокачественность, обусловленная высокой изменчивостью количества эритроцитов, гематокрита и содержания общего белка в крови.

У пеляди различия между полами по состоянию крови в годы, сходные по условиям нагула, но отличающиеся по условиям миграции – однотипны. При достаточно хорошей подготовленности рыб

к размножению у самцов параметры красной крови значительно выше, чем у самок. Независимо от условий нагула и миграции у самцов интенсивнее эритропоэз (исходя из косвенных данных по эритроцитарным характеристикам), а также выше оснащенность крови сывороточным белком.

Половые различия у сига-пыхьяна были стабильные при разнообразных условиях нагула и нерестовой миграции. Самцы отличались высокими показателями окислительных процессов. В случае сокращения сроков нагула и увеличения продолжительности нерестового хода наиболее изменчивы по большинству параметров крови — самки.

В целом, при оптимальных условиях нагула и нерестовой миграции самцы пеляди, пыхьяна и тугуна в период размножения обладают более высокими потребностями организма в кислороде, по сравнению с самками. В случае достаточно хорошей подготовленности производителей к нересту, но при увеличении энергозатрат особями в период миграции, различий по крови между полами у чира и тугуна не обнаружено, тогда как у пеляди и пыхьяна они выражены четко.

ГЛАВА У. СОСТОЯНИЕ КРОВИ СИГОВЫХ РЫБ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СТАДИИ ЗРЕЛОСТИ ПОЛОВЫХ ПРОДУКТОВ

ЧИР. Анализируя объединенную за ряд лет выборку особей II, I_U, U и U_Iстадий зрелости следует отметить, что по мере созревания половых продуктов у самок наблюдается снижение гемоглобина с II,_{9+0,3} до I_{0,9+0,2} г%, эритроцитов с I,_{41+0,06} до I,_{29+0,04} млн/мм³ при увеличении объема эритроцита с 397,5 ± 15,1 до 455,5+14,4 мкм³.

У самок U стадии зрелости сокращается количество общего белка в сыворотке с 5,44+0,3 до 4,62+0,4 г% и число лейкоцитов с 74,3+6,1 до 23,9+3,3 тыс./мм³. У самцов изменения в составе крови недостоверны.

После нереста дыхательная функция крови активизируется за счет повышения концентрации гемоглобина до I_{2,1+0,4} г% и I_{1,0+0,3} г% — у самок, а также числа эритроцитов и СГЭ. В крови самок увеличивается содержание общего белка до 5,03+0,2 г%.

Отмеченная динамика параметров крови по мере созревания половых продуктов варьирует в зависимости от состояния

экологических факторов, при которых осуществляется миграция и подготовка рыб к размножению. Наиболее лабильны показатели красной крови. Так, хорошо подготовленные к миграции за период нагула производители чира характеризовались наиболее низкими параметрами крови, связанными с ее дыхательной функцией, независимо от стадии развития половых продуктов. Благоприятные условия нагула в год, предшествующий нересту и в год нереста способствовали не только высокому темпу весового роста рыб и индивидуальной абсолютной плодовитости, но и повышению концентрации общего белка в крови.

Наибольшее количество лейкоцитов отмечено у чира У стадии зрелости ($30,3 \pm 2,9$ тыс./мм³) в условиях продолжительной нерестовой миграции при поздних сроках ледостава. Высокое разнообразие показателей отмечено у отнерестившегося чира, совершившего миграцию при менее благоприятных условиях, что видимо связано с индивидуальными различиями в затратах на репродуктивные процессы.

ТУГУН. По мере созревания половых продуктов происходит снижение гемоглобина с $13,2 \pm 0,4$ до $8,4 \pm 0,1$ г%; числа эритроцитов с $1,94 \pm 0,04$ до $1,29 \pm 0,03$ млн./мм³ при увеличении объема эритроцита с $288 \pm 20,1$ до $341,2 \pm 24,6$ мкм³. Закономерно снижается содержание лейкоцитов с $91,0 \pm 4,5$ до $35 \pm 2,8$ тыс./мм³ и концентрация белка с $8,3 \pm 0,3$ до $6,6 \pm 0,4$ г%. После нереста уровень показателей восстанавливается до исходных величин.

В отдельные годы возможны отклонения от отмеченной динамики гематологических параметров. Это во многом определяется степенью подготовленности рыб к размножению и условиями миграции. Более высокая интенсивность окислительного метаболизма отмечена у тугуна, преодолевшего миграционный путь за более короткие сроки при повышенной (в сравнении с предыдущими годами) температуре воды. Оснащенность лейкоцитами выше у рыб, размножавшихся при высоком осеннем паводке, пониженной температуре воды, после длительной миграции. Наибольшая вариабельность показателей отмечена у тугуна, совершившего длительную нерестовую миграцию, в сравнительно многоводные годы с менее благоприятными условиями нагула.

ПЕДЯЙ. По мере созревания половых продуктов увеличивается концентрация гемоглобина ($12,6 \pm 0,4$ г%), эритроцитов

($1,61 \pm 0,06$ млн/ мм^3), гематокрит ($61,4 \pm 2,5$ %). Объем эритроци-та в среднем сокращается с $433 \pm 28,9$ до $382 \pm 18,2$ $\mu\text{мм}^3$. При этом отсутствуют существенные изменения в СГЭ и КГЭ ($77,9 \pm 2,4$ лг и $19,6 \pm 0,8$ % соответственно). Повышается содержание лейкоци-тов ($37,6 \pm 2,1$ тыс/ мм^3), а общий белок – снижается до $6,8 \pm 0,1$ г %. У отнерестовавших рыб (по сравнению с пелядью У стадии зрелости) параметры красной крови не претерпевают значимых из-менений. У особей УI стадии отмечено дальнейшее сокращение об-щего белка до $5,8 \pm 0,2$ г %.

Сопоставление параметров крови пеляди IУ и У стадий зре-лости в разные по условиям годы выявило общую направленность этих изменений. Межгодовые различия проявились в характере динамики показателей крови рыб после нереста. Снижение дыхательной функции крови отмечено у пеляди при нерестовой миграции в условиях высокого паводка после благоприятного нагула. В этих условиях наблюдается наиболее высокая изменчивость пара-метров крови (у самцов от $10,29$ до $60,65$ %; у самок – от $13,93$ до $86,16$ %).

СИГ-ПЫЖЬЯН. В ходе созревания половых продуктов у самцов не отмечено существенных изменений состава крови. После нерес-та у них повысилось количество лейкоцитов ($44,5 \pm 3,2$ тыс/ мм^3), по сравнению с нерестующими ($28,3 \pm 1,2$ тыс/ мм^3) и снизилось со-держание белка до $6,1 \pm 0,1$ %. Увеличение функциональной наг-руэки на организм самок У стадии выразилось в повышении гемо-глобина, числа эритроцитов и объема крови ($11,0 \pm 0,2$ г%; $1,43 \pm 0,07$ млн/ мм^3 и $7,2 \pm 0,2$ мл соответственно). У отнерестовавших самок уровень этих параметров вновь снижается. Существенно по-вышается оснащенность лейкоцитами (с $19,8 \pm 1,2$ у рыб У стадии до $71,3 \pm 3,7$ тыс/ мм^3). Максимальное разнообразие гематологиче-ских показателей у пыжьяна отмечено при продолжительной нерес-товой миграции в условиях высокого осеннего паводка и низкой температуры воды.

Установлено, что на динамике показателей крови исследо-ванных видов на разных этапах полового цикла отражаются как общие для сиговых физиологические особенности системы крови, так и воздействие факторов среды. При оптимальных условиях на-гула степень подготовленности производителей к размножению та-ков, что даже в неблагоприятных условиях нерестовой миграции

уровень энергозатрат у мигрантов наименьший.

ГЛАВА VI. ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРОВИ СИГОВЫХ РЫБ

ЧИР. Прослежена возрастная динамика крови у рыб от 0+ до 9+ лет. Выявлено, что у молоди (0+-2+) происходят направленные возрастные изменения гематологических показателей. Наиболее высокие показатели красной крови у 2+ рыб, дифференцированных по полу, тогда как содержание сывороточного белка ($6,9 \pm 0,4$ г%) и лейкоцитов ($122,9 \pm 11,4$ тыс./мм³) максимальны у ювенильных особей этого возраста. Сеголетки отличаются наибольшей вариабильностью значений по сравнению с молодью старшего возраста. Изменения показателей крови с возрастом во многом определяются периодом полового созревания в связи с кардинальными сдвигами в характере обменных процессов. У половозрелых самок с возрастом последовательно снижается гемоглобин и содержание эритроцитов, которые лучше оснащены дыхательным пигментом, чем у молодых рыб. У 8+ особей эти показатели составляют $8,8 \pm 0,1$ г% и $0,84 \pm 0,07$ млн./мм³ соответственно. В старшем возрасте в сыворотке самок содержится наибольшая концентрация общего белка, тогда как обеспеченность лейкоцитами существенно ниже.

Среди самцов наиболее обеспечены гемоглобином и эритроцитами 4+ и 7+ летние. С возрастом наблюдается снижение функциональной активности крови. Объем крови в организме чира с возрастом увеличивается и достигает у самцов 8+ лет $27,2 \pm 0,5$ мл, а у самок – $26,6 \pm 0,2$ мл. В группе самых старых чиров (независимо от пола) отмечена максимальная вариабильность параметров крови.

Условия продолжительной нерестовой миграции при поздних сроках ледостава отразились, в основном, на дыхательной функции крови чира младшего возраста. Колебания факторов среды в период нерестовой миграции в меньшей степени сказались на динамике белкового обмена и количества лейкоцитов.

ТУГУН. Исследовались особи от 0+ до 4+ лет. Сеголетки отличались наименьшей концентрацией гемоглобина ($9,2 \pm 0,08$ г%) и числом эритроцитов ($1,12 \pm 0,03$ млн./мм³). Эти параметры достигают максимальных значений у 3+ летних, снижаясь в возрасте 4+ независимо от пола. Функциональная активность гемоглобина у самок с возрастом не изменяется, а у самцов – снижается. Отмечено, что в крови старых особей эритроциты увеличиваются в

объеме, а содержание общего белка снижается. У самок возрастная динамика белка выражена более четко.

Существенное влияние на изменчивость показателей крови тугуна разного возраста оказывают условия нерестовой миграции. Межгодовые различия обусловлены, в основном, изменениями в системе эритрона.

ПЕЛЯДЬ. Анализировался возрастной ряд от 3+ до 6+ лет. Показано, что общий уровень энергозатрат в период нерестовой миграции выше у производителей старшего возраста. Обеспеченность организма кровью наибольшая у рыб 5+ лет ($10,3 \pm 0,6$ мл). У самцов этот параметр с возрастом снижается ($7,2 \pm 0,3$ мл), а у самок - стабилизируется. В старшем возрасте отмечено снижение обеспеченности плазмой крови и сывороточным белком.

У старшевозрастных рыб наиболее подвержены влиянию условий нагула и миграции эритроцитарные характеристики. В условиях длительной миграции, при высоком уровне воды уровень изменчивости показателей крови наименьший у производителей старшего возраста (6+ лет), тогда как при благоприятных условиях нагула и миграции особи этой возрастной группы отличаются по повышенной вариабельностью по состоянию крови.

СИГ-ПЫЖЬЯН. Параметры крови пыжьяна от 3+ до 7+ лет изменились в зависимости от специфики экологических факторов, сложившихся в период нагула и миграции. После длительной нерестовой миграции при низкой температуре воды и повышенном осеннем паводке у старших самок отмечено снижение гемоглобина в среднем на 26,4%, эритроцитов - на 33,4%, при усиении функциональной активности гемоглобина за счет увеличения СГЭ и КГЭ. У самцов возрастные колебания выражены менее четко. На специфику этих условий в большей степени отреагировали производители старшего возраста, о чем свидетельствует и высокий уровень изменчивости. В условиях высокого паводка, непродолжительной миграции и раннего ледостава у самок с возрастом снижается число эритроцитов при увеличении их клеточного объема. Восьмилетние самки отличались высоким содержанием лейкоцитов. В организме самцов старше 6+ лет снижается уровень энергозатрат и интенсивность белкового обмена.

В том случае, когда нерестовая миграция осуществлялась при незначительном водном уровне, позднем ледоставе, повышен-

ной температуре воды и сокращении сроков миграции у старшевозрастных рыб отмечена интенсификация окислительных процессов. У самок это обеспечивается увеличением в русле крови гемоглобина и его функциональной активности. У самцов - повышается численность эритроцитов и их объем.

Таким образом, возрастная динамика состояния крови и ее изменчивости у сиговых рыб в сходных экологических условиях проявляется своеобразно. Изменение экологических факторов нагула оказали более заметное влияние на возрастные колебания состава крови у чира, тугуна и сига-пыхьяна.

ГЛАВА УП. СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОСТАВА КРОВИ СИГОВЫХ РЫБ

Наиболее напряженным периодом в годовом цикле рыб, с точки зрения адаптивных возможностей особей на воздействие неблагоприятных факторов, является зимовка. Общая направленность обмена веществ в этот период сохраняется на поддержание постоянства внутренней среды, специфичной для вида.

ЧИР. В период зимовки отмечено снижение концентрации гемоглобина ($6,7 \pm 0,9$ г%), и числа эритроцитов ($0,76 \pm 0,3$ млн/ мм^3), сопровождающиеся повышением функциональной активности дыхательного пигмента (увеличение СГЭ на 44,2% по сравнению с осенними производителями). Эритроциты в крови зимующих рыб большего объема ($749,6 \pm 14,5$ $\mu\text{м}^3$). Отмечено достоверное снижение сывороточного белка до $4,2 \pm 0,5$ г%. Существенно возросло число лейкоцитов ($67,0 \pm 13$ тыс./ мм^3).

Весной в крови рыб содержание гемоглобина повышается до $8,7 \pm 0,3$ г%, численность эритроцитов - до $1,15 \pm 0,06$ млн/ мм^3 . При этом снижается функциональная активность гемоглобина и среднеклеточный объем эритроцита до $469,3 \pm 11,5$ $\mu\text{м}^3$. Оснащенность белком в этот период минимальна ($3,98 \pm 0,3$ г%). Уровень изменчивости показателей крови чира к весне закономерно снижается.

Сопоставив взаимосвязь условий нагула и нерестовой миграции с характером сезонных изменений состояния крови чира, выявлено, что кровь производителей, совершивших миграцию с большими затратами энергоресурсов, к весне претерпела более существенные изменения.

ПЕЛДЬ. Изменения параметров крови в зимний период во

многом аналогичны таковым для чира. Отмечены отличия лишь в динамике клеточного объема (снижение у зимующих особей до $217,8 \pm 22,2 \text{ мкм}^3$) и содержания сывороточного белка. С повышением температуры воды и изменением газового режима в крови пеляди снижается концентрация гемоглобина ($8,9 \pm 0,2 \text{ г\%}$). Количества эритроцитов не изменяется, хотя объем их, по сравнению с зимующими рыбами, увеличивается в два раза. Весной повышается содержание в крови белых кровяных телец.

СИГ-ПЫЖЬЯН. Отличительной особенностью производителей пыжьяна в зимний период явилось увеличение числа клеток красной крови до $1,44 \pm 0,08 \text{ млн/мм}^3$ меньшего объема ($260 \pm 35,9 \text{ мкм}^3$), Отмечено повышение общего количества лейкоцитов ($51,0 \pm 6,1 \text{ тыс/мм}^3$) и падение концентрации сывороточного белка ($5,6 \pm 0,3 \text{ г\%}$). Характерно отсутствие достоверных различий по состоянию крови зимующих и весенних рыб, а также повышение разнообразия по состоянию крови к началу ската производителей к местам нагула.

Сопоставление особенностей крови сиговых рыб в период зимовки выявило более высокий уровень окислительных процессов у зимующего чира. По общей направленности сезонной динамики крови к весне у всех видов рыб отмечается снижение концентрации гемоглобина, числа эритроцитов, общего белка и повышение содержания лейкоцитов. Исследование сезонных изменений параметров крови сиговых рыб в пределах нерестовой реки выявили прямую связь уровня изменчивости показателей крови чира и пеляди в весенний период со степенью их вариабельности перед зимовкой, что во многом определяется экологическими условиями нагула и миграции.

ГЛАВА УШ. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАРАМЕТРОВ КРОВИ ЧИРА И ТУГУНА

ТУГУН, как туводный вид отличается от других сиговых прерывистостью распространения, что приводит к образованию локальных популяций (Москаленко, 1968). В реках Собь и Манья он представлен популяциями, обитающими соответственно в северной и более южной частях бассейна Нижней Оби. Для сравнения брали из популяций одновозрастных (I+) особей IV стадии зрелости.

По биологическим параметрам тугун из р. Соби незначительно отличается от манынского. По состоянию крови собской ту-

тун отличался от рыб р.Маньи меньшей численностью эритроцитов большего объема и СГЭ ($P < 0,01$), а также низким содержанием общего белка. Различия проявляются не только по абсолютным показателям системы эритрона и белка, но и по уровню их изменчивости (выборка из р.Соби наиболее разнородна).

Отмеченные особенности системы крови тугуна из разных популяций могут служить отражением адаптивной реакции особей на специфику нагула и нерестовой миграции. Так для собского тугуна миграционный путь примерно в 4 раза короче, чем для рыб, размножающихся в р.Манье, в связи с различной удаленностью мест нагула от нерестилищ.

ЧИР. У полуходного чира из разных нерестовых рек уровень показателей крови различен, как и у тугуна. Характер этих различий аналогичен. По нашему мнению однотипность своеобразия состава крови у отличающихся по экологии видов, но размножающихся в одном районе, обусловлена особенностями нерестовой миграции и отбором. Так, протяженность миграционного пути для чира от мест нагула до нерестилищ на р.Манье в десять раз превышает миграционное расстояние для рыб, идущих на нерест в северные притоки Нижней Оби. Установлено, что на нерестилища, наиболее удаленные от мест нагула, идут производители, более однородные по физиологическому состоянию и, обладающие большими энергетическими ресурсами. В процессе длительной миграции возможно происходит елиминация ослабленных особей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ материала показал, что наиболее четко видовые особенности крови сиговых рыб проявляются в условиях, благоприятных не только для преодоления миграционного пути, но и для подготовки к размножению за период нагула. В разных условиях наиболее существенны расхождения в реакции крови и общем уровне гематологических параметров у таких видов как чир и тугун. Сравниваемые виды отчетливо различаются по размерам, темпу роста, продолжительности жизненного цикла, скорости созревания. Характер различий уровня гематологических показателей чира и тугуна устойчиво проявляется у рыб в преднерестовый период, во время размножения, а также после него и имеет четко выраженную экологическую обусловленность. Гематологическая характеристика этих

видов свидетельствует о более высоком уровне окислительного метаболизма у производителей тугуна. Повышенная интенсивность обменных процессов тугуна обусловлена и различиями в интенсивности тканевого дыхания, так как известно, что мускульная ткань мелких видов потребляет кислород более энергично, чем ткань крупных (Krebs, 1950).

Более сходны по составу крови и ее реакции в разных экологических условиях чир и пыжан. Близки они и филогенетически (Жуков, 1974; Решетников, 1980).

В связи с высокой лабильностью показателей крови исполь-
зование этого критерия для решения задач популяционной экологии
весьма ограничено и возможно только в комплексе с эколого-гене-
тическими и биохимическими методами. Так, выявленные нами раз-
личия в составе крови тугуна и чира из выборок, взятых в разных
точках ареала, могут рассматриваться как популяционный признак
только в отношении туводного тугуна, тогда как вопрос о внутри-
видовой дифференциации чира бассейна р.Оби в настоящее время
является дискуссионным.

Используя гематологические показатели для исследования
физиологических особенностей особей с целью характеристики по-
пуляций и видов мы изучали прежде всего обратимые акклиматации,
реализуемые в рамках широкой нормы реакций (Яблоков, 1987). Ус-
тановлено, что нормальное состояние отдельного гематологическо-
го показателя не может быть охарактеризовано единичными наблю-
дениями в течение короткого периода времени (Смирнова, 1978).

Норма реакции крови сиговых рыб бассейна Нижней Оби рас-
крыта нами через систему данных, характеризующих закономерные
сезонные и межгодовые колебания в зависимости как от физиологи-
ческого состояния, так и от экологических факторов в обычных
условиях внешней среды (рис.). Колебания параметров крови сиговых
в отдельные годы, отличающиеся по совокупности экологиче-
ских факторов в интересующие нас периоды годового цикла рыб, со-
ставляют диапазон естественных изменений границы физиологичес-
ких сдвигов этих признаков.

Анализируя взаимосвязь совокупности экологических факто-
ров как в период нагула, так и нерестовой миграции с уровнем
общего обмена (по состоянию крови) мигрирующих особей, выяле-
но, что уровень подготовленности производителей к размножению

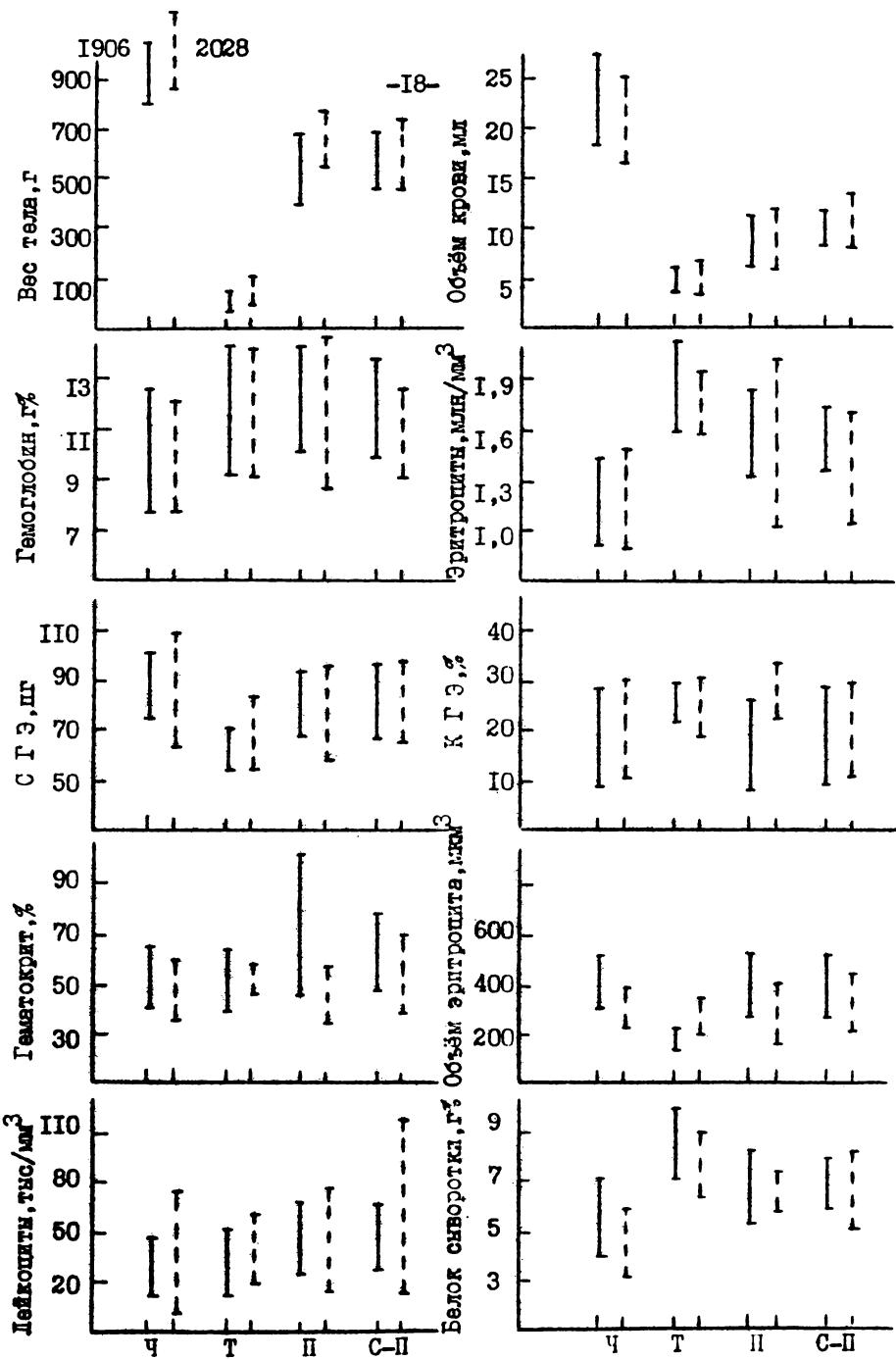


Рис. Диапазон изменений показателей крови сиговых рыб
Нижней Оби в период размножения

— самцы — самки

за период нагула играет определяющую роль в степени использования мигрантами потенциальных энергоресурсов, что в свою очередь отражается не только на физиологическом состоянии отнерестовавших и ушедших в "зиму" рыб, но и на воспроизведстве в целом.

ВЫВОДЫ

1. Проведена комплексная оценка факторов среды в периоды нагула и нерестовой миграции рыб и на ее основе прослежено влияние экологических условий на гематологические показатели природных популяций чира, пеляди, тугуна и сига-пижьяна в районе Нижней Оби. Показано, что характер экологической обстановки отражается в первую очередь на динамике показателей крови, связанных с ее дыхательной функцией.

2. При неблагоприятных условиях для нагула и миграции производители характеризовались, независимо от видовой принадлежности, высоким уровнем окислительных процессов. При оптимальных условиях нагула, но недостаточно благоприятных в период миграции, отмечено существенное снижение значений параметров красной крови. Степень подготовленности производителей к нерестовой миграции, определяющаяся условиями нагула, обуславливает общий уровень энергозатрат мигрантами.

3. Характер половых различий состава красной крови во многом определяется сочетанием экологических факторов, складывающихся в ходе нерестовой миграции и степенью подготовленности производителей к нересту. Видовые особенности полового диморфизма по составу крови более четко проявляются в условиях продолжительной миграции при повышенном уровне воды. Содержание общего белка независимо от видовой принадлежности, выше у самцов.

4. Реакция крови сиговых рыб на условия зимовки проявляется в снижении содержания гемоглобина до $6,7 \pm 0,9$ г%, клеток красной крови – $0,76 \pm 0,07$ млн/мм³, общего белка – $3,98 \pm 0,3$ г% и увеличении количества лейкоцитов – $70,0 \pm 13,8$ тыс./мм³. Сезонные колебания параметров крови у рыб после нереста и у перезимовавших производителей наиболее выражены при недостаточной подготовленности организма к размножению в период нагула и продолжительной нерестовой миграции.

5. На II стадии развития половых продуктов у видов с разной экологией, характерно повышенное содержание гемоглобина и числа

эритроцитов с увеличением их среднеклеточного объема и относительно невысокой концентрацией дыхательного пигмента, а также заметное увеличение содержание сывороточного белка и числа лейкоцитов.

6. Завершение формирование половых продуктов осуществляется на фоне снижения концентрации гемоглобина, а также числа эритроцитов и лейкоцитов. В этот период появляются видовые различия в реакции крови (в большей степени у самок).

В периферической крови самок, готовых к размножению, преобладают эритроциты меньших размеров с более высоким содержанием в них гемоглобина, увеличивается содержание лейкоцитов. У чира и сига-пижьяна повышается концентрация общего белка, гемоглобина и эритроцитов.

7. После нереста для чира и сига-пижьяна характерно снижение объема крови, гемоглобина и числа клеток красной крови. У пеляди и тугуна, при общем снижении объема крови, ее оснащенность эритроцитами и дыхательным пигментом повышается. У отнерестовавших рыб всех видов снижается количество общего белка и увеличивается содержание лейкоцитов в крови.

8. Специфика видовой изменчивости параметров крови отчетливо проявляется у рыб на ІУ и У стадиях зрелости. После нереста степень внутрипопуляционного разнообразия производителей по состоянию крови определялась в большей степени условиями нерестовой миграции и степенью подготовленности к размножению.

9. Колебания условий среды в отдельные периоды годового цикла оказали преобущественное воздействие на возрастные изменения параметров красной крови чира, сига-пижьяна и тугуна. Динамика сывороточного белка и белых кровяных телец более стабильна.

10. У отличающихся по экологии видов (тугун, чир) выявлена однотипная реакция крови на специфику условий размножения в географически удаленных нерестовых реках.

ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ ОПУБЛИКОВАНЫ СЛЕДУЮЩИЕ РАБОТЫ:

- I. Пашкевич Н.В. К вопросу о существовании озерно-речной формы чира р.Собь (по данным гематологических исследований) // Информационные мат-лы ИЭРИИ УНЦ АН СССР.- Свердловск, 1978-64-65.

Институт экономики УрО АН СССР

10.II.86 НС-18290 Заказ 940 Тираж 100