

УДК [597-14 : 597.563] : 639.372.33

## Морфологическое строение печени и поджелудочной железы молоди трески (*Gadus morhua* L.) в условиях искусственного выращивания

Н.А. Салмова, Н.Г. Журавлева

Биологический факультет МГТУ, кафедра биоэкологии

**Аннотация.** Проведены исследования морфологических особенностей пищеварительных желез трески на ранних стадиях развития. Показано, что различия в строении печени и поджелудочной железы у молоди трески связаны с экологическими условиями среды их обитания, с качеством и количеством потребляемой пищи. В результате исследований установлено, что развитие печени и поджелудочной железы инициируется в ранние периоды онтогенеза началом экзогенного питания и развитием желудочных желез. Депонирование гликогена в клетках печени может служить адаптацией, повышающей выживаемость потомства при неблагоприятных кормовых условиях.

**Abstract.** Morphological features of digestive glands of Atlantic cod at early stages of ontogenesis have been studied. It has been shown that difference between liver and pancreas structure of juvenile cod depends on environmental conditions as well as quality and amount of food. The investigations have shown that development of the liver and pancreas begins at the early stages of ontogenesis after beginning of exogenous feeding and development of gastric glands. Glycogen storage in the liver cells could be an adaptation which increases survival of the breed under unfavourable feeding conditions.

**Ключевые слова:** атлантическая треска (*Gadus morhua*), марикультура, личинка, молодь, онтогенез, гистология, печень, поджелудочная железа, экзогенное питание

**Key words:** Atlantic cod (*Gadus morhua*), mariculture, larva, juveniles, ontogenesis, histology, liver, pancreas, exogenous nutrition

### 1. Введение

Во многих странах мира наблюдается активизация развития марикультуры различных видов рыб (*Аквакультура...*, 2009). Значительное место в спектре культивируемых объектов занимает атлантическая треска. Во всех странах, занимающихся разведением трески, серьезной проблемой стало получение жизнестойкой молоди. Эта проблема настолько разноплановая, что любой подход к ее решению является важным и актуальным (*Состояние...*, 2010). Цель работы состоит в углублении знаний об искусственном воспроизведении рыб, с акцентом на первые стадии жизни, которые являются определяющими для дальнейшего благополучного роста и развития личинок и мальков рыб.

Разработанные к настоящему времени биотехнологии по товарному выращиванию морских рыб недостаточны для обеспечения эффективного использования потенциальных возможностей роста марикультуры атлантической трески. Выращивание личинок остается наиболее сложным и трудоемким процессом ввиду высокой смертности молоди. Учитывая, что затраты на корм для рыб в процессе их выращивания составляют до 80 % рыночной стоимости готовой продукции, научные исследования особенностей питания личинок и приобретение знаний о возможностях снижения их смертности представляют особую актуальность.

Процесс постэмбрионального развития личинок трески можно подразделить на этапы, характеризующиеся, наряду с другими особенностями, различиями в характере питания: эндогенное (желточное), смешанное и активное (экзогенное). При изучении питания трески четко показано, что с изменением типа питания на различных этапах развития меняется и строение органов и желез пищеварения (*Ларина, Журавлева, 2009; Morrison, 1987*). Известно, что именно период перехода на активное экзогенное питание определяет выживаемость потомства и численность популяции.

Печень и поджелудочная железа выполняют ключевую роль в метаболизме и биохимическом преобразовании питательных веществ, поэтому исследования гистологического строения личинок трески необходимы для установления их пищевых потребностей, понимания физиологии и биохимии питания и голодания, а также процессов усвоения пищи. Результаты таких исследований весьма важны для выявления основных факторов, вызывающих массовую гибель личинок и мальков на морских фермах.

### 2. Материал и методы

Материалом для исследования послужила атлантическая треска в возрасте 21, 22, 28, 34, 35 и 42 суток после вылупления. Сбор материала производился в летнее время (конец июня – начало июля 2010 г.) в районе Лофотенских островов на норвежской ферме по товарному выращиванию трески. Фиксацию проводили с помощью 10 % формалина, жидкость Буэна. Для приготовления гистологических препаратов использованы общепринятые методики (*Лилли, 1969*). Материал и оборудование для

исследования были предоставлены факультетом биологических наук и аквакультуры Нурландского университета г. Будо, Норвегия (Nordland University, Bodo, Norway).

В качестве стартового корма для личинок использовали естественный зоопланктон (науплии копепода на разных стадиях развития), науплии *Artemia salina* и коловратки *Brachionus plicatilis*, для мальков трески – корм марки SELKO норвежского производства.

Материал был разделен на 4 группы по возрастам (табл.).

Таблица. Визуальные методы исследования

Дата сбора	Место сбора	Возраст и количество особей	Абсолютная длина (мм)	Время декальцинации	Количество срезов	Метод окрашивания HE / PAS
02.06.2010	Лофотенские острова	21 и 22 суток (8 шт.)	8-14	15 мин	с 1 по 95 с 1 по 102	+/+ +/+
10.06.2010	Лофотенские острова	28 суток (6 шт.)	14-20	15 мин	с 1 по 56	+/+
17.06.2010	Лофотенские острова	34 и 35 суток (6 шт.)	16-21	180 мин	с 1 по 77	+/+
01.07.2010	Лофотенские острова	42 суток (3 шт.)	21-26	24 ч	с 1 по 68	+/+

Окрашивание проводилось по методу: каждый пятый срез – по реакции PAS (ШИК-реакция), каждый десятый – HE (гематоксилин-эозин), гематоксилин Гарриса. Для особей в возрасте 21 суток после вылупления и старше провели декальцинацию; опытным путем выяснили, что оптимальное время процесса составляет 24 часа. После обработки материала сделали продольные серийные срезы.

Срезы толщиной 3-5 мкм были сделаны на микротоме с последующей окраской. Светооптические исследования проводились с использованием микроскопа "Olympus" (Япония), компьютерная обработка материала – с применением компьютерной программы Cell^V.

По данным *Fahay* (1983), особи трески, имеющие длину тела 20 мм и более, являются молодью, т.е. находятся на стадии полного метаморфоза и по своему строению и образу жизни напоминают взрослых особей. Однако, по данным *Pedersen* и *Petersen* (1992), метаморфоз начинается в момент, когда рыба достигает 12 мм и продолжается вплоть до достижения длины 40-50 мм. В нашем исследовании особей 21-28 суток после вылупления считали личинками, особей с длиной тела 21 мм и более – мальками.

### 3. Результаты и обсуждение

#### 3.1. Морфологические особенности строения печени молодки трески на разных стадиях онтогенеза

Печень рыб – это плотный орган, расположенный вентрально в абдоминальном отделе тела. Размер, форма и объем печени зависят от объема пространства между другими висцеральными органами. Печень трески представлена паренхимой (эпителиальные клетки, которые осуществляют главные функции органа) и стромой (кровеносные сосуды и соединительная ткань). Паренхима содержит многочисленные клетки: гепатоциты, макрофаги, эпителиальные, эндотелиальные, жиросодержащие клетки, выстилающие печеночные синусоиды, имеет гомогенную структуру. Гепатоциты паренхимы составляют около 80 % популяции клеток печени, выполняющих большинство ее функций, имеют неправильную (полигональную) форму, относятся к растущему типу эпителия, для которого характерен низкий коэффициент истинной пролиферации и обновляемости.

Печень личинок до возраста 21 суток имеет простое строение и располагается в вентральном отделе. На 20-21 сутки после вылупления кишечник личинок трески формирует изгиб в передней части тела, печень увеличивается и приобретает клиновидную форму. Гепатоциты печени имеют базофильную структуру и многочисленные вакуоли.

Гистологическое исследование показало, что в начальном периоде перехода на смешанное питание у личинок трески становление печени как органа еще не завершено. Гепатоциты расположены в виде плотных тяжей, разделенных широкими синусоидами типа лакун. Синусоиды выстланы эндотелиальными клетками и окружены пространствами Диссе. Синусоида представляет собой неравномерно расширенный сосуд, диаметр которого больше диаметра обычных капилляров. По данным Х.Дж. Геера (*Geyer*, 1989), синусоиды печени выстланы эндотелиальными клетками, содержащими небольшое количество цитоплазмы и мелкие удлиненные темно окрашенные ядра, без ядрышек. Однако исследования *C. Morrison* (1987) показывают, что на этом этапе развития многие лакуны печени трески лишены эндотелиальной выстилки.

В возрасте 21 суток после вылупления из части гепатоцитов печени личинок трески, расположенных преимущественно по периферии органа, начинают формироваться секреторные трубочки с центральным просветом, образуются внутripеченочные желчные протоки. Желчный проток, идущий в кишечник, состоит из одного слоя эпителиальных клеток, имеющих небольшие микроворсинки, продолжающиеся в просвет.

Печень слабо васкуляризована. Гепатоциты умеренно- или слабобазофильны. У личинок трески клетки гепатоцитов одноядерные, с центрально расположенным сферическим ядром, с легко различимым темным ядрышком. Двухядерные клетки также обнаруживаются при нормальном строении. В печени личинок трески в возрасте 21 суток после вылупления много вакуолей, в которых интенсивно идет процесс запасания липидов (рис. 1).

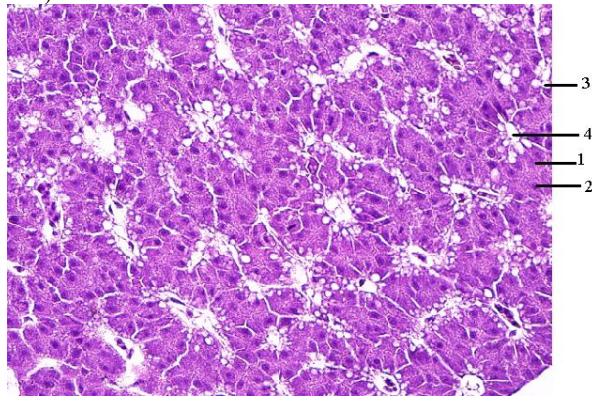


Рис. 1. Часть сагиттального среза печени личинки трески в возрасте 21 суток. Ув.  $10 \times 40$ . Фиксатор – 10 % формалин. Окраска – гематоксилин-эозин. 1 – гепатоциты, 2 – ядра, 3 – вакуоли, в которых происходит запасание липидов, 4 – синусоиды

У личинок в возрасте 28 суток после вылупления печень стала больше и заполняет пространство между сердцем, вентральной стенкой тела и кишечником, она уже потеряла свою округлую форму. Личинки длиной 17-20 мм, активны, питаются копеподами на разных стадиях развития. В цитоплазме большинства клеток присутствуют многочисленные липидные капли (рис. 2). В этом возрасте у личинок трески происходит активное запасание гликогена в гепатоцитах печени, четко видны синусоиды.

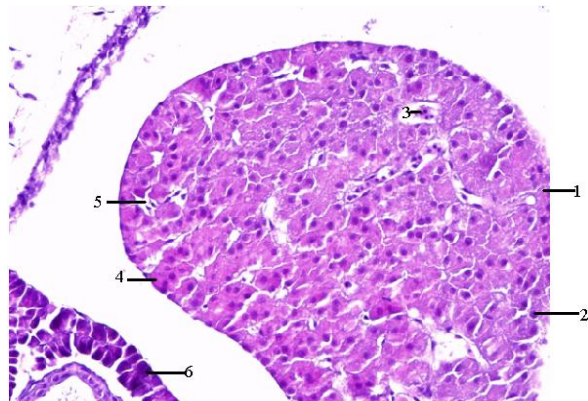


Рис. 2. Часть сагиттального среза печени личинки трески в возрасте 28 суток. Ув.  $10 \times 20$ . Фиксатор – 10 % формалин. Окраска – гематоксилин-эозин. 1 – гепатоциты, 2 – ядра, 3 – эритроциты, 4 – гликоген, 5 – синусоида, 6 – часть поджелудочной железы

Гликоген имеет ШИК-положительную реакцию, в то время как капли жира, после гистологической обработки, выглядят как пустые вакуоли. Главными факторами ответственными за тип и количество запасных веществ в печени, являются качество питания и пищевая активность. Оба фактора изменяются в зависимости от сезона и возраста рыбы. Этот факт подтверждают и исследования *H. Nyvaeriner* с соавторами (1885). У молоди *Acipenser* на 15 сутки после вылупления в гепатоцитах был обнаружен гликоген (*Hung et al.*, 1990), печень камбалы *Solea solea* не имела запасов гликогена на 30 сутки после вылупления (*Boulhic, Gabaudan*, 1992). Авторами настоящей работы определено, что период перехода личинок трески на внешнее питание происходит на 4-6 сутки после вылупления, на 9 сутки отмечено исключительно экзогенное питание. Причем при отсутствии экзогенного питания личинки погибают. Таким образом, данный период считается критическим в развитии личинок трески. Гликоген и липиды не отмечаются в печени личинок трески вплоть до 15 суток после вылупления.

У личинок трески в возрасте 34 суток после вылупления гепатоциты печени расположены между синусоидами и желчными канальцами. Вокруг синусоиды находятся эндотелиальные клетки, которые окружены синусоидным пространством (Диссе) с удлиненными гепатоцитами. Желчь образуется в гепатоцитах и постоянно секретируется в желчные канальцы, а затем во внутренние и внешние

печеночные желчные протоки. Возможно, именно в этой области происходит наиболее активная резорбция желтка. У некоторых личинок капилляры печени заполнены большим количеством эритроцитов, что свидетельствует о нарушении развития органа (рис. 3).

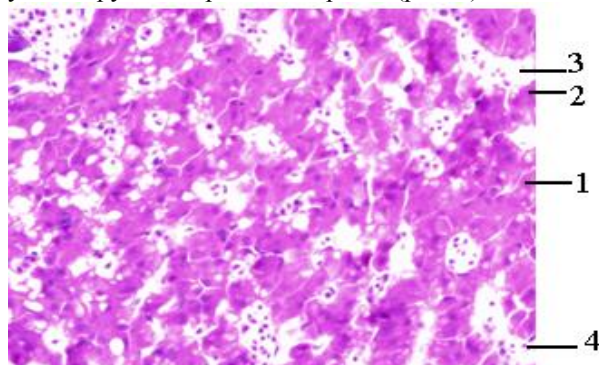


Рис. 3. Часть сагиттального среза печени личинки трески в возрасте 34 суток. Фиксатор – 10 % формалин. Ув. 10 × 60. Окраска – гематоксилин-эозин. 1 – гепатоциты, 2 – ядра, 3 – синусоида, 4 – эритроциты

Гепатоциты печени личинок атлантической трески в возрасте 35 суток вакуолизированы. Количество синусоидов в печени личинок трески было немногочисленным в начальные периоды развития и увеличивалось в последующие. Форма жиросодержащих клеток, выстилающих печеночные синусоиды, может варьировать. В основном они имеют продолговатую форму, содержат большое количество жировых (липидных) капель, в которых депонируется витамин А (рис. 4).

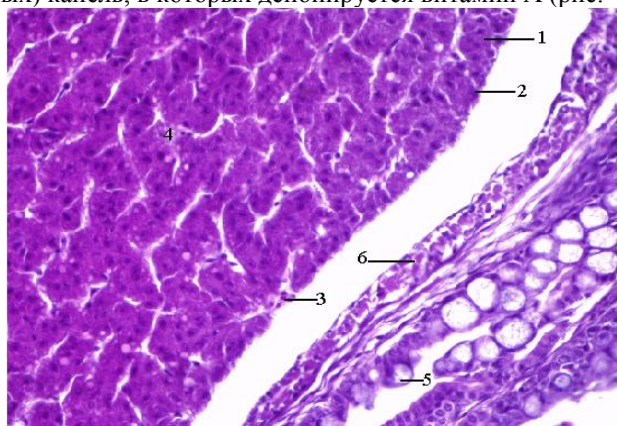


Рис. 4. Часть сагиттального среза печени личинки трески в возрасте 35 суток. Фиксатор – 10 % формалин. Ув. 10 × 40. Окраска – гематоксилин-эозин. 1 – гепатоциты, 2 – ядра, 3 – эритроциты, 5 – слизистые клетки пищевода, 6 – пищевод

У некоторых личинок трески капилляры печени заполнены большим количеством эритроцитов, идет процесс вакуолизации, как и у особей в возрасте 34 суток. Исследования показали, что это свидетельствует о нарушении развития органа и связано с употреблением жирной пищи, обильным накоплением липидов и нерациональным питанием.

Популяция гепатоцитов в этот период отличается полиморфизмом размеров клеток и ядер. Они, как правило, светлые, пузырьковидные с одним крупным ядрышком, часто имеют неправильную форму.

По данным Росса (*Ross et al.*, 1989), на электронных фотографиях гепатоцитов видны многочисленные цитоплазматические органеллы: митохондрии, шероховатый эндоплазматический ретикулум (шЭПР), свободные рибосомы, которые обычно расположены в районах базофильного окрашивания. Также встречаются области с гладким ЭПР. Пероксисомы (микротельца), необходимые для окисления, – сферической формы, ограничены мембраной, имеются в большинстве клеток. Число пероксисом увеличивается в зависимости от питания, приема лекарств и гормональной стимуляции. Несколько областей с аппаратом Гольджи хорошо заметны в срезах печени и обычно располагаются вблизи желчных канальцев. Кроме того, в цитоплазме, рядом с этими канальцами, располагаются лизосомы. Последние вовлечены в процесс разрушения органелл, их количество увеличивается при различных патологических состояниях.

У личинок трески в возрасте 42 суток после вылупления печень хорошо развита, большая, занимает пространство между поперечной перегородкой и первой петлей кишечника. Цитоплазма

гепатоцитов базофильна, заполнена жировыми включениями. Гепатоциты лежат в виде неплотных тяжей. Клетки печени имеют ШИК-положительную реакцию (рис. 5). Наблюдается запасание большого количества гликогена, что свидетельствует о перекорме личинок.

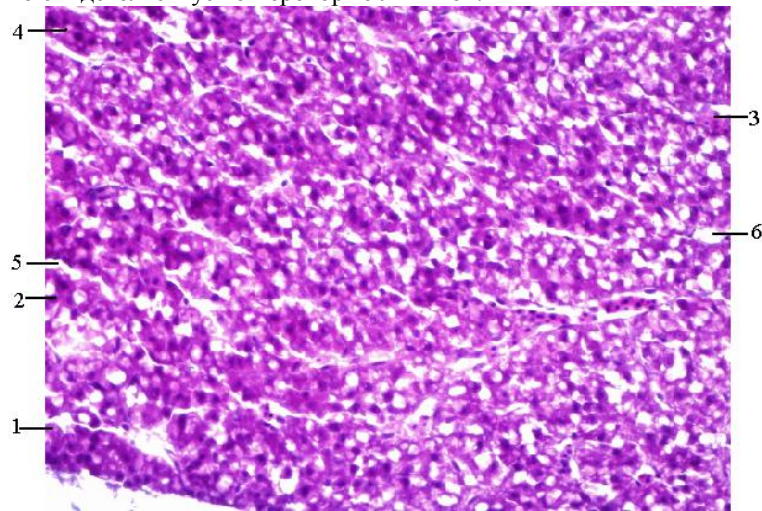


Рис. 5. Часть сагиттального среза печени личинки трески в возрасте 42 суток. Фиксатор – 10 % формалин. Ув.  $10 \times 60$ . Окраска – гематоксилин-эозин, ШИК-реакция. 1 – гепатоциты, 2 – ядра, 3 – эритроциты, 4 – ШИК-положительные гранулы гликогена, 5 – синусоида, 6 – вакуоли

Таким образом, у активно плавающих личинок, полностью перешедших на экзогенное питание, происходит дальнейшая дифференцировка печени и составляющих ее элементов. Активно идет новообразование желчных протоков, часть из которых еще имеет облитерированный просвет. Синусоиды имеют вид широких лакун, развитие крупных сосудов и формирование портальных трактов не завершено. Печеночная паренхима организована в виде секреторных трубочек с центральным просветом. Постепенно происходит уменьшение размеров клеток и ядер, снижение их полиморфизма. В апикальной зоне гепатоцитов происходит накопление значительного количества гликогена.

### 3.2. Морфология поджелудочной железы атлантической трески на разных стадиях онтогенеза

Первоначально поджелудочная железа рассматривалась как единственный орган личинок, синтезирующий пищеварительные ферменты, например, у айю *Plecoglossus altivelis* (Tanaka, 1969), черного морского окуня *Acanthopagrus schlegelii* (Kawai, Ikeda, 1973), полосатого окуня *Morone saxatilis* (Baragi, Lovell, 1986) и морского окуня *Lates calcarifer* (Walford, Lam, 1993). Поджелудочная железа у костистых рыб выполняет двойную функцию: железы внешней секреции (выделение ферментов) и внутренней (выделение инсулина, регулирующего уровень сахара в крови). Образование инсулина локализовано в островках Лангерганса.

Зачаток поджелудочной железы атлантической трески на гистологических срезах выявляется на первые сутки после вылупления. Как было установлено Morrison (1987), клетки поджелудочной железы начинают синтезировать трипсиноген на вторые сутки после вылупления и выполнять экзокринную функцию с первого дня экзогенного питания (на третьи сутки после вылупления). У личинок атлантической трески, по данным Т. Педерсена и И.В. Петерсена (Pedersen, Petersen, 1992), поджелудочная железа располагается непосредственно около пилорических придатков. Клетки, формирующие поджелудочную железу, обладают базофильными и ацидофильными свойствами.

За исключением некоторых видов, костистые рыбы имеют поджелудочную железу диффузного строения. Так, например, поджелудочная железа взрослой японской камбалы диффузна и находится вдоль печеночной вены; вен, расположенных на внешней поверхности желудка; пилорических придатков; кишечника и селезенки (Kurokawa, Suzuki, 1995). Тем не менее, у этих видов рыб на личиночных стадиях поджелудочная железа имеет компактное строение. У атлантической трески на протяжении всего онтогенеза поджелудочная железа имеет диффузное строение.

Увеличение поджелудочной железы вдоль внешней поверхности кишечника начинается на 20 сутки после вылупления. После метаморфоза поджелудочная железа располагается вдоль вен, идущих к воротной печеночной вене от желудка; пилорических придатков; селезенки и кишечника. Обнаружено, что поджелудочная железа также располагается вдоль вен после дифференциации вен кишечника.

У личинок атлантической трески в возрасте 22 суток после вылупления экзокринные клетки поджелудочной железы находятся в группах вокруг межклеточного пространства, образуя протоки

поджелудочной железы (рис. 6). Формирование поджелудочной железы диффузного строения, возможно, связано с развитием системы печеночной вены и ее ветвей. Развитие диффузной поджелудочной железы заканчивается после завершения метаморфоза, во время развития желез в желудке.

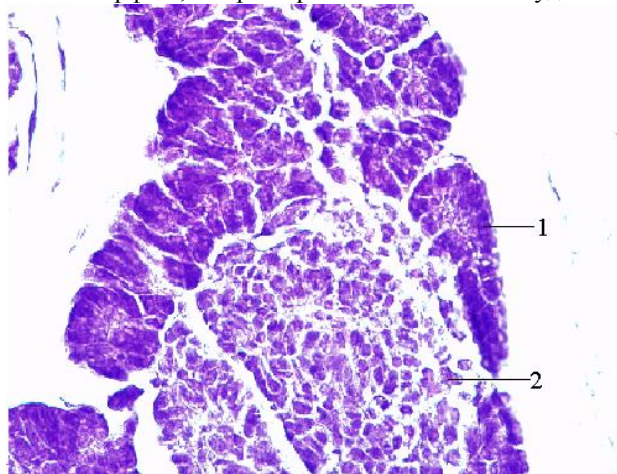


Рис. 6. Часть сагиттального среза поджелудочной железы личинки трески в возрасте 22 суток. Фиксатор – 10 % формалин. Окраска – гематоксилин-эозин. Ув. 10 × 20. 1 – экзокринная часть, 2 – эндокринная часть

В возрасте 28 суток после вылупления изменения строения поджелудочной железы личинок трески еще не завершены. Паренхима органа образована эпителием. В дольках основными (наиболее многочисленными) структурами паренхимы являются экзокринные секреторные отделы – ацинусы. Стенка ацинуса образована однослойным эпителием. Клетки эпителия ацинуса – экзокринные панкреатиты – имеют большую высоту, широкое основание и сужающуюся вершину.

Просветы внутри ацинусов неразличимы. Цитоплазма экзокринных клеток окрашивается неравномерно. В базальной части клетки – однородно базофильно (гомогенная зона цитоплазмы). Цитоплазма апикальной части окрашивается оксифильно, выявляются гранулы зимогена (зимогенная зона цитоплазмы). В этот период развития количество зимогенных гранул изменчиво в разных частях поджелудочной железы.

К экзокринному отделу относятся внутريدольковые выводные протоки, образованные однослойным кубическим эпителием. Их наиболее тонкие ответвления – вставочные выводные протоки заходят внутрь ацинусов (рис. 7). В некоторых ацинусах выявляются мелкие овальные ядра уплощенных центроацинозных клеток – клеток однослойного плоского эпителия начальных участков вставочных выводных протоков.

К эндокринным структурам паренхимы относятся панкреатические островки (островки Лангерганса), образованные тяжами эпителиальной ткани. Между тяжами эпителиальных клеток в островках выявляются очень тонкие прослойки соединительной ткани и залегающие в ней капилляры.

Паренхима поджелудочной железы разделена на дольки. Между дольками расположены элементы стромы – тонкие прослойки соединительной ткани, в которых залегают междольковые выводные протоки, кровеносные сосуды и нервы. В возрасте 28 суток после вылупления в экзокринной части поджелудочной железы наблюдается большое количество гранул зимогена (рис. 8).

Таким образом, у личинок атлантической трески экзокринные клетки поджелудочной железы располагаются группами вокруг внутриклеточного просвета, образуя панкреатические протоки. Цитоплазма экзокринных клеток плотнее цитоплазмы эндокринных, обе части содержат секреторные гранулы. В поджелудочной железе личинок выявлен только один островок Лангерганса, расположенный вентрально по направлению к передней части плавательного пузыря.

#### 4. Заключение

Различия в строении печени и поджелудочной железы у личинок различных видов костистых рыб связаны с различными экологическими условиями среды их обитания, а также с качеством и количеством пищи. Развитие печени и поджелудочной железы инициируется в ранние периоды онтогенеза началом экзогенного питания и развитием желудочных желез. Главной специализированной цитофункциональной единицей печени являются гепатоциты, составляющие по массе 90 %, а по количеству – 60 % от всех клеточных элементов органа.

Проведенное исследование показало, что при переходе личинок на смешанное и экзогенное питание печень как орган еще не полностью дифференцирована, кровеносная система представлена лишь синусоидами, портальные тракты с внутripеченочными желчными протоками окончательно не

сформированы, дифференцировка гепатоцитов полностью не завершена. Печень личинок трески в первые дни после вылупления имеет округлую форму, расположена в передней части тела, сразу за сердцем, и связана с остатками желточного мешка. На 17-20 сутки печень увеличивается и приобретает клиновидную форму. Гепатоциты печени личинок в возрасте 21 суток имеют базофильную структуру и множество вакуолей, в которых интенсивно идет процесс запасания липидов. Внутривнутрипеченочные желчные протоки еще отсутствуют, зачаток желчного пузыря имеется в виде небольшого гладкостенного пузырька, образованного высокими цилиндрическими клетками. Функциональная активность гепатоцитов, активно питающихся личинок, достаточно высокая. По мере резорбции желтка у личинок увеличивается содержание включений гликогена в клетках печени. Результаты исследования свидетельствуют, что депонирование гликогена может служить адаптацией, повышающей выживаемость потомства при неблагоприятных кормовых условиях.

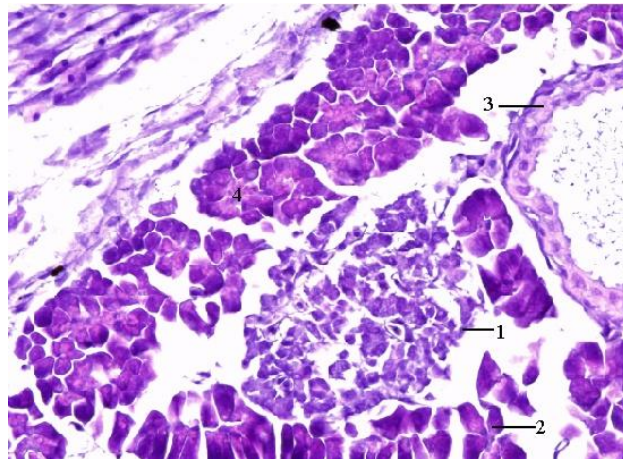


Рис. 7. Часть сагиттального среза поджелудочной железы личинки трески в возрасте 28 суток. Фиксатор – 10 % формалин. Окраска – гематоксилин-эозин. Ув. 10 × 40. 1 – эндокринная часть (островок Лангерганса), 2 – экзокринная часть, 3 – проток поджелудочной железы с секретом, 4 – гранулы зимогена

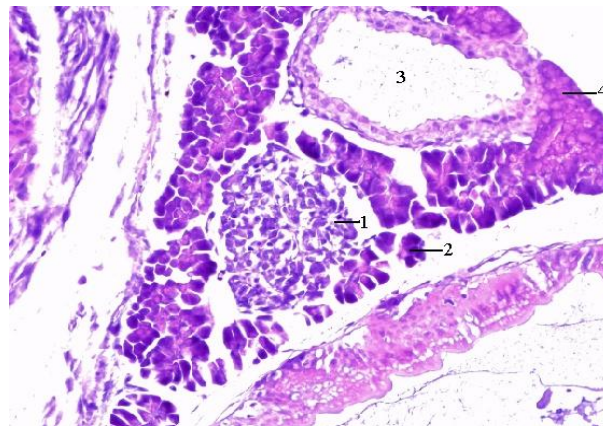


Рис. 8. Часть сагиттального среза поджелудочной железы личинки трески в возрасте 28 суток. Фиксатор – 10 % формалин. Окраска – гематоксилин-эозин. Ув. 10 × 20. 1 – эндокринная часть (островок Лангерганса), 2 – экзокринная часть, 3 – проток поджелудочной железы с секретом, 4 – гранулы зимогена

В возрасте 34-35 суток у некоторых личинок капилляры печени заполнены большим количеством эритроцитов, что свидетельствует о нарушении развития органа. Получены основания предположить, что данное нарушение связано с нерациональным питанием личинок. В возрасте 42 суток, когда желточный мешок полностью утилизирован, происходит дальнейшая дифференцировка печени и составляющих ее элементов.

У личинок костистых рыб поджелудочная железа представлена экзо- и эндокринными частями и в последней идентифицируется островок Лангерганса. Зачаток поджелудочной железы атлантической трески на гистологических срезах выявляется на первый день после вылупления, имеет диффузное строение и

расположен вдоль петель кишечника. Поджелудочная железа личинок трески начинает выполнять экзокринную функцию с первого дня экзогенного питания. В возрасте 9 суток после вылупления в поджелудочной железе личинок атлантической трески выявляется островок Лангерганса – на 10 сутки после вылупления. В возрасте 21 суток после вылупления поджелудочная железа увеличивается в размерах, экзокринные клетки содержат многочисленные секреторные гранулы. Развитие диффузной поджелудочной железы заканчивается после завершения метаморфоза, во время развития желез в желудке.

Таким образом, большая длительность личиночного периода, сложное его прохождение до начала малькового периода, смена требований к условиям внешней среды и кормовым организмам на каждом этапе развития – особенность развития морских рыб, которая затрудняет их освоение в качестве объекта выращивания (Журавлева, Праздников, 1989). Крайне важно знать специфику условий развития вида на отдельных этапах эмбриогенеза, а также критические стадии в эмбрионально-личиночный период развития. Тщательное и детальное изучение ранних этапов онтогенеза и требований, предъявляемых организмом к внешней среде, являются одним из условий успешного освоения марикультуры трески.

## Литература

- Baragi V., Lovell R.T.** Digestive enzyme activities in striped bass from first feeding through larva development. *Trans. Am. Fish. Soc.*, v.115, p.478-484, 1986.
- Boulhic M., Gabaudan J.** Histological study of the organogenesis of the digestive system and swim bladder of the docer solea, *Solea solea* (L., 1758). *Aquaculture*, v.102, p.373-396, 1992.
- Fahay M.P.** Guide to the early stages of marine fishes occurring in the Western North Atlantic Ocean. Cape Hatteras to the Southern Scotian Shelf. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, 423 p., 1983.
- Geyer H.J.** Die morfologie, histology en ultrastruktuur van die pancreas, lewer en galblaas van die algvoeder *Oreochromis mossambicus* (Peters). *M.Sc. thesis, Rand Afrikaans University, South Africa*, p.59-95, 1989.
- Hung S.S.O., Groff J.M., Lutes P.B., Alkins F.K.F.** Hepatic and intestinal histology of juvenile white sturgeon fed different carbohydrates. *Aquaculture*, v.87, p.349-360, 1990.
- Hyaeriner H., Holopainen I.J., Piironen J.** Anaerobic wintering of crucian carp (*Carassius carassius* L.) annual dynamics of glycogen reserves in nature. *Biochemical Physiol.*, v.82, p.797-803, 1985.
- Kawai S., Ikeda S.** Studies on digestive enzymes of fishes. IV development of the digestive enzymes of carp and black sea bream after hatching. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, p.877-881, 1973.
- Kurokawa T., Suzuki T.** Structure of the exocrine pancreas of flounder (*Parulichthys oliuuceus*): immunological localization of zymogen granules in the digestive tract using anti-trypsinogen antibody. *J. Fish Biol.*, v.46, p.292-301, 1995.
- Morrison Carrol N.** Histology of the Atlantic cod, *Gadus morthua*: an atlas. 1987. In: *eleutheroembryo and larva. NRC CNRC National Research, Canada*, part four, 1993. URL: [http://www.bio.umass.edu/biology/kunkel/fish/cod/gadus\\_proposal.html](http://www.bio.umass.edu/biology/kunkel/fish/cod/gadus_proposal.html).
- Pedersen T., Petersen I.B.** Morphological changes during metamorphosis in rod (*Gadus morhua* L.), with particular reference to the stomach and pyloric caecal. *J. Fish Biol.*, v.41, p.449-461, 1992.
- Ross M.H., Reith E.J., Rombell L.J.** Histology: A text and atlas. *Williams and Wilkins*, 243 p., 1989.
- Tanaka M.** Studies on the structure and function of the digestive system in teleost larvae - II. Characteristics of the digestive system in larvae at the stage of first feeding. *Jap. J. Ichthyol.*, v.16, p.41-49, 1969.
- Walford J., Lam T.J.** Development of the digestive tract and proteolytic enzyme activity in seabass (*Lates calcarifer*) larvae and juveniles. *Aquaculture*, p.187-205, 1993.
- Аквакультура Норвегии: от научных экспериментов – к промышленным масштабам. *Рыбное хозяйство*, № 4, с.46-48, 2009.
- Журавлева Н.Г., Праздников Е.В.** Эмбриологические основы инкубации икры и выращивания личинок морской камбалы. *Методические рекомендации. Мурманск, ММБИ*, с.28-35, 1989.
- Ларина Т.М., Журавлёва Н.Г.** Развитие марикультуры рыб в северных странах. *Вестник МГТУ*, т.12, № 2, с.344-349, 2009.
- Лилли Р.** Патологическая техника и практическая гистохимия. М., Мир, 645 с., 1969.
- Состояние мирового рыболовства и аквакультуры. Рим, *FAO, Департамент рыболовства и аквакультуры* *FAO*, 246 с., 2010.