

Л. В. Ливадина, В. С. Анохина

## Морфологическое развитие пищеварительной системы атлантического лосося *Salmo salar* L. на Умбском рыбоводном заводе в период эндогенного питания

Даны морфологическая и гистологическая характеристики развития пищеварительного тракта заводского атлантического лосося в период эндогенного питания. Приведен анализ ряда статей, актуализирующих информацию о современных исследованиях пищеварительной системы в раннем онтогенезе различных групп рыб. Материал собран на Умбском рыбоводном заводе в 2015–2016 гг. Проведен морфометрический анализ икры и личинок, гистологическое исследование пищеварительной системы личинок в период перехода на экзогенное питание, установление биологического возраста на момент определенных событий в онтогенезе пищеварительной системы. Определены конкретные значения биологического возраста, указывающего на готовность умбских личинок лосося к переходу на смешанное (580 тау-сомит) и экзогенное (630 тау-сомит) питание. Проведено сравнение полученных результатов с литературными данными, когда развитие личинок атлантического лосося имеет место в условиях с контролируемой температурой. Вариативность показателей биологического возраста, в который происходит формирование структур пищеварительного тракта (железистого аппарата желудка, печени, большой петли кишечника, дугообразного изгиба желудка, функционирующих бокаловидных клеток, пилорических придатков, кишечных складок, надъядерной вакуолизации энтероцитов кишечника) в условиях с контролируемой и естественной температурой воды, свидетельствует о функциональных и морфологических отличиях в онтогенезе. Описаны развитие личинок лосося после вылупления в холодноводных условиях (3–4 °С, Умбский рыбоводный завод), последовательность формирования структур пищеварительной системы, оценка функциональной готовности кишечного эпителия к ассимиляции пищи. Исследована динамика роста личинок в этот период. Органы, отвечающие за внешнее питание, условно поделены на 3 группы, и проведен анализ их онтогенеза. Даны рекомендации о начале подкормки при остаточном количестве желтка 15–20 %, при биологическом возрасте 540 тау-сомит, в нашем случае – 45–48 дней после вылупления.

**Ключевые слова:** заводское воспроизводство, атлантический лосось, ранний онтогенез, эндогенное питание, *Salmo salar*, пищеварительная система, гистология, биологический возраст.

### Введение

Особенности раннего онтогенеза ценных видов рыб представляют большой интерес для исследователей. Согласно последним сводкам ФАО, происходит это, прежде всего, потому, что промысел рыб диких популяций неизбежно замещается их заводским воспроизводством и культивированием<sup>1</sup>. Всесторонняя изученность процессов формирования систем органов может послужить базисом для дальнейшего улучшения биотехнологии выращивания лососей, как это было неоднократно показано работами отечественных авторов [1–3].

На сегодняшний день большая часть биологического вида атлантический лосось (*Salmo salar* L., 1758) производится в аквакультуре [4], и тем более важную функцию выполняют заводы по искусственному воспроизводству его естественных популяций. В Мурманской области молодь атлантического лосося выращивают на рыбоводных заводах до возраста 2+, и только после этого ее выпускают в р. Умба и Кола для последующего ската и морского нагула [5]. Исследователи выделяют в жизненном цикле заводского атлантического лосося несколько наиболее критичных для выживания периодов: 1) от 2 до 10 недель после отбора икры; 2) возраст перехода с эндогенного на экзогенное питание; 3) выпуск и адаптация в естественном водоеме [6].

Временные границы второго из указанных периодов являются важным в биотехнике показателем и варьируют в зависимости от комплекса факторов. Точное определение сроков готовности рыб поглощать и усваивать внешний корм гарантирует их высокую выживаемость, в то время как запаздывание с началом подкормки может привести к 100 % гибели рыбы [7]. Очевидно, что возраст успешного перехода на активное питание скоррелирован со степенью сформированности пищеварительной системы рыб. В природе к началу экзогенного питания утилизация запасов желтка, как правило, практически завершена, его остаточное количество составляет 8–14 % для естественных популяций [8]. Весь период от вылупления до перехода на экзогенное питание личинки лосося теряют в весе и тратят энергию, запасные питательные вещества на формирование желудочно-кишечного тракта (ЖКТ). Аналогичные процессы наблюдаются и у заводского лосося. Функционально пищеварительная система претерпевает в этот период столь стремительные изменения, что без надлежащего опыта на рыбоводных заводах не всегда удается четко определить момент начала подкормки рыб и снизить их смертность.

<sup>1</sup> Fisheries and aquaculture statistics 2015. Food and Agriculture Organization of the UN. Rome, 2017.

Несмотря на явную практическую ценность углубленных исследований гистохимическими методами функционального становления пищеварительной системы заводского лосося на рыбопроизводных предприятиях Мурманской области, исчерпывающие научные труды, посвященные этому вопросу, в литературе отсутствуют. Имеются лишь фрагментарные смежные исследования атлантического лосося *Salmo salar* [9–12], представлена разносторонняя оценка онтогенеза черноморского лосося (*Salmo trutta labrax*) [13], а также более отдаленных родственных групп лососевых [14–16]. Мы использовали в своих исследованиях эти сведения для сравнения и унификации применяемых методов.

Цель работы – используя гистологические методы, проследить динамичный процесс формирования пищеварительной системы и становления пищеварительной функции заводского лосося с Умбского рыбозавода, выявить биологические признаки, ограничивающие временной диапазон от начала до завершения перехода рыб на экзогенное питание.

В практическом плане результаты исследования позволят в разные по теплосодержанию годы уточнять и корректировать даты начала подкормки личинок.

Задачи исследования:

- определить биологический возраст начала перехода умбского лосося на смешанное питание и окончательного перехода на экзогенное питание;
- уточнить, как смена трофических ресурсов влияет на рост рыб;
- определить основные структуры организма, развитие которых влияет на готовность лосося к внешнему питанию, классифицировать их;
- исследовать формирование бокаловидных клеток пищеварительного тракта умбского лосося в период перехода на экзогенное питание;
- дать комплексную гистологическую характеристику развития органов и структур пищеварительной системы личинок атлантического лосося во время перехода на экзогенное питание;
- определить специфику надъядерной вакуолизации в энтероцитах заднего кишечника во время перехода на экзогенное питание.

#### Материалы и методы

Объект исследования – атлантический лосось *Salmo salar* (L., 1758).

Биологический материал (эмбрионы и личинки лосося) получили на Умбском рыбозаводе в период с 04.11.2015 по 01.07.2016 гг. Икру лосося заложили на инкубацию 07.10.2015 г. Начало вылупления эмбрионов отмечали 28.04.2016 г. На Умбском рыбозаводе в качестве стартового корма использовали Биомар Иницию Плюс 901 0,5 мм в диаметре.

Для упрощения повествования в статье вместо терминов "постэмбрион", "личинка с желточным мешком" и "предличинка" использованы термины: эмбрион – развивающийся в оболочке зародыш лосося; личинка – рыба, покинувшая оболочку после вылупления.

Биологический материал фиксировали жидкостью Буэна и 70%-м этанолом. Жидкость Буэна является более подходящим фиксатором для дальнейшего гистологического исследования эпителиальных, соединительных, железистых тканей. В ней образцы можно оставлять на долгое время без повреждений структуры. 70%-й этанол более универсален (можно использовать с целлоидином), но сохранность образцов здесь хуже [17].

Количество проб биологического материала указано в табл. 1.

Таблица 1. Объем исследуемого биологического материала  
Table 1. The volume of samples

Номер выборки	Дата изъятия материала	Вид материала	Количество, шт.	Фиксатор
1	04.11.2015	Эмбрионы	25	Жидкость Буэна
2	23.01.2016	Эмбрионы	25	Жидкость Буэна
3	11.03.2016	Эмбрионы	25	Жидкость Буэна
4	06.05.2016	Эмбрионы	25	Жидкость Буэна
5	21.05.2016	Личинки	15	70%-й этанол
6	26.05.2016–01.07.2016	Личинки	40	70%-й этанол
Итого			155	

Для икры определяли диаметр и массу, стадию развития эмбрионов [18]. Для личинок определяли массу, длину по Смитту, длину тела до конца чешуйного покрова [19], стадию развития [18]. Учитывая, что гистогенез пищеварительных желез и структур желудочно-кишечного тракта проходит наиболее интенсивно в период перехода на экзогенное питание рыб [11], были изготовлены гистологические препараты для выборки № 6.

Как известно, существует взаимосвязь между скоростью образования мышечных сомитов в раннем онтогенезе, температурой воды, в которой происходит развитие икры/личинок, и относительного развития

систем органов [20]. Исследования в этой области подтверждают наличие четкого ритма эмбриогенеза, измеряемого в периодах дробления ( $\tau_0$ ) и образования одной пары сомитов ( $\tau_s$ ) [18], у многих видов рыб (около 20), индивидуальных для каждого отдельного вида. Поэтому для однозначного определения стадии онтогенеза лосося и дифференциации этапов развития пищеварительной системы использовали такой показатель, как биологический возраст, единицей измерения которого и является период образования одной пары сомитов (тау-сомит,  $\tau_s$ ) [18]. Наблюдать подобные закономерности на лососевых рыбах удобно ввиду их медленного онтогенеза, так как они развиваются в условиях низкой температуры. Предположительно, ритмичная структура онтогенеза, которую с поправкой на температуру можно для любого вида рыб измерить в количестве периодов образования одной пары сомитов, поддерживается эндогенно генерируемыми ритмическими сигналами с целью координации процессов эмбриогенеза в отсутствие сформированных нервной и эндокринной систем органов [21].

Биологический возраст лосося определяли в соответствии с данными о среднесуточной температуре воды на рыбоводном заводе в период инкубации икры и подращивания личинок по формуле:

$$\tau_s = \frac{t_2 - t_1}{n_2 - n_1},$$

где  $\tau_s$  – параметр тау-сомит, показывающий, сколько эталонных промежутков времени прошло с момента оплодотворения;  $t_1$  и  $t_2$  – установленное время;  $n_1$  и  $n_2$  – количество сформированных пар сомитов соответственно [18].

Применяли стандартные методы изготовления гистологических препаратов с окраской гематоксилин-эозином [17]. Срезы изготовили в лаборатории ГОБУЗ "Областное Мурманское бюро судебно-медицинской экспертизы", судебно-гистологическое отделение. Препараты исследовали на световом тринокулярном микроскопе XSZ-402, на увеличениях  $10 \times 4$ ,  $10 \times 10$  и  $10 \times 40$ . Для получения изображений высокого разрешения использовали камеру для микроскопов TopCam 3.0.

Статистическую обработку данных выполнили в программной среде Microsoft Office Excel, STATISTICA 10.

## Результаты и обсуждение

Согласно литературным данным, исследователи выделяют три анатомические группы органов, ответственных за готовность личинок к переходу на экзогенное питание [7].

### 1. Органы, определяющие местонахождение пищевых объектов (глаза и боковая линия)

При постоянной и благоприятной температуре воды формирование глазных бокалов происходит на 14 стадии развития эмбрионов в оболочке, в биологическом возрасте 65 тау-сомит [18]. К моменту вылупления часть меланина в пигментированных глазах замещается гуанином. В дикой природе после вылупления личинки уже умеют ориентироваться в нерестовом бугре, используя зрительную сенсорнику, и впоследствии пользуются ей при питании [22]. В заводских условиях личинки лосося проявляют отрицательный фототаксис<sup>2</sup>. Развитие других органов чувств подробно описано в специальных исследованиях [23]. У умбских личинок, отобранных для гистологического анализа, глаза были полностью сформированы, в процессе исследования не отмечено изменений в их строении.

### 2. Органы, позволяющие настигнуть и проглотить пищевой объект (рот, хвостовой стебель, мышцы)

При определении размера кормовых частиц в стартовом корме берут в расчет, в первую очередь, основные размеры тела личинок. Мы рассматривали массу тела и длину тела (расстояние от конца рыла до начала хвостового плавника), поскольку именно мышцы в первую очередь отвечают за качество броска на корм. Физиологически, в период исключительно эндогенного питания личинок лосося пищевые компоненты желтка трансформируются в структуры растущего организма, в том числе мышечную ткань, и масса рыб умеренно возрастает [11]. У ряда морских рыб личинки теряют вес, расходуя эндогенные запасы желтка, этот процесс продолжается до начала питания [7].

Исследования показали, что у заводских личинок умбского лосося процессы расщепления и утилизации желтка уравниваются процессами их линейного роста, с постепенным увеличением длины тела рыб. После полной абсорбции питательного желтка и перехода на стартовый корм (возраст 630 тау-сомит) масса рыб увеличивается значительно (рис. 1, табл. 2).

Важным анатомическим признаком готовности к экзогенному питанию личинок является завершенность формирования челюстного аппарата и размер ротового отверстия. Показано, что на начальных этапах перехода личинок на смешанное питание они выбирают свою добычу не столько по вкусовым качествам, сколько по ее размеру, и могут проглотить добычу, размер которой равен размеру своего рта. Однако предпочтение они отдают кормовым частицам, размер которых составляет 25–50 % от размера рта [24]. Последующий рост ротового отверстия позволяет поглощать все более крупную пищу. При кормлении

<sup>2</sup> Инструкция по разведению атлантического лосося : утв. Главрыбводом М-ва рыб. хоз-ва РСФСР 26.12.78. Л. : ГосНИОРХ, 1979. 96 с.

мягкими частичками пищи рыбы предпочитали заглатывать достоверно более крупные кусочки, чем при кормлении твердыми частицами. Такая зависимость сопряжена с количеством функционирующих слизистых бокаловидных клеток в пищеводе. Вероятность успешной атаки на пищевой объект возрастает с увеличением возраста и длины личинок [7].

Ротовая воронка эмбрионов лосося открывается в эксперименте в возрасте 135–138 тау-сомит [18]. В наших исследованиях размер ротового отверстия от выборки к выборке значимо не отличается.

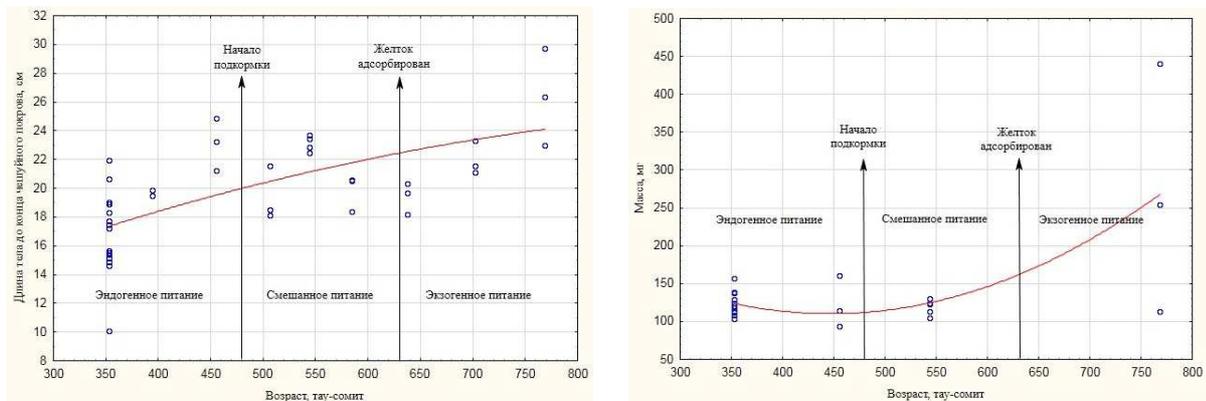


Рис. 1. Длина тела до конца чешуйного покрова и масса личинок лосося в зависимости от биологического возраста

Fig. 1. Dependence of length and mass of the Atlantic salmon larvae on the biological age

Таблица 2. Размерно-массовые характеристики икры ( $n = 75$ ) и личинок ( $n = 55$ ) лосося во время отбора биологических проб

Table 2. Growth rates of the Atlantic salmon embryos ( $n = 75$ ) and larvae ( $n = 55$ ) during the collection of biological samples

Дата исследования	Диаметр икры, мм		Масса икры, мг	Возраст, $\tau_s$
	M $\pm$ m			
04.11.2015	5,76 $\pm$ 0,3		128,7 $\pm$ 18,7	64,6
23.01.2016	5,79 $\pm$ 0,3		118,4 $\pm$ 14,7	158,9
11.03.2016	6,12 $\pm$ 0,3		120,3 $\pm$ 15,3	229,1
Личинки	Длина по Смитту, мм	Длина тела, мм	Масса общая, мг	
	M $\pm$ m			
21.05.2016	15,88 $\pm$ 2,4	16,83 $\pm$ 2,8	122,8 $\pm$ 13,8	352,8
26.05.2016	–	19,67 $\pm$ 0,3	–	394,0
01.06.2016	25,90 $\pm$ 1,3	23,13 $\pm$ 1,8	123,3 $\pm$ 34,3	455,2
06.06.2016	–	19,40 $\pm$ 1,9	–	506,5
11.06.2016	26,52 $\pm$ 0,7	23,17 $\pm$ 0,4	119,0 $\pm$ 9,9	544,1
16.06.2016	–	19,83 $\pm$ 1,3	–	584,4
21.06.2016	–	19,40 $\pm$ 1,1	–	637,5
26.06.2016	–	21,99 $\pm$ 1,2	–	701,8
01.07.2016	29,96 $\pm$ 4,0	26,36 $\pm$ 3,4	269,0 $\pm$ 164,0	768,3

### 3. Система органов, позволяющая усвоить пищевой объект (пищеварительная система)

Исследователи предлагают оценивать готовность пищеварительной системы к экзогенному питанию по следующему ряду признаков [7; 12]:

- наличию и количеству бокаловидных клеток в различных отделах кишечника;
- анатомической и физиологической сформированности пищеварительного тракта, его составляющих;
- характеру надъядерной вакуолизации в энтероцитах кишечника.

Комплексные данные об онтогенезе атлантического лосося, характеризующие три основные группы органов, отвечающих за переход умбских личинок на внешнее питание, приведены в табл. 3.

#### Динамика развития бокаловидных клеток

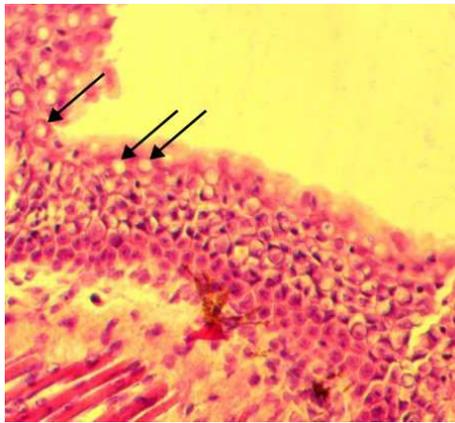
Бокаловидные клетки выполняют в пищеварительной системе антиабразивную и антисептическую функции. Выделение муцина предотвращает повреждения стенок кормовыми частицами, помогает продвижению пищи [9]. Наличие и характер присутствия бокаловидных клеток в пищеварительном тракте личинок отражены в табл. 4.

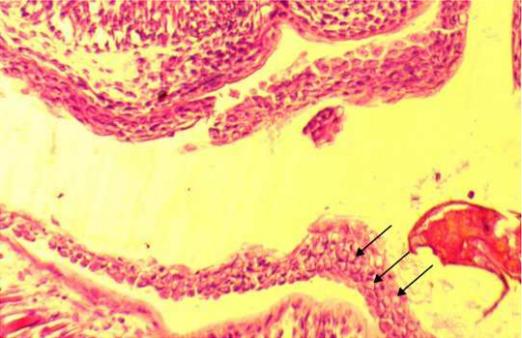
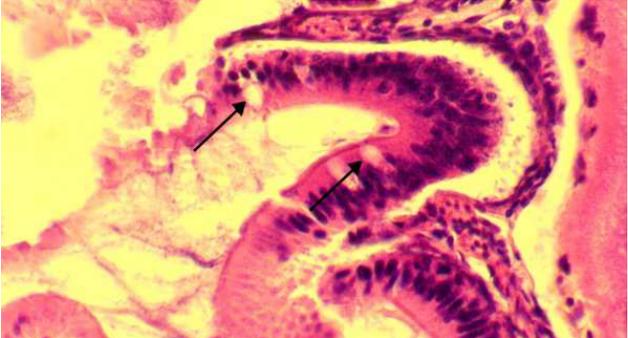
Таблица 3. Морфологические показатели развития атлантического лосося ( $n = 55$ ) в раннем онтогенезе на Умбском рыбноводном заводе, 2015–2016 гг.  
Table 3. Onthogeny characteristics of the Atlantic salmon larvae in the Umba hatchery, 2015–2016

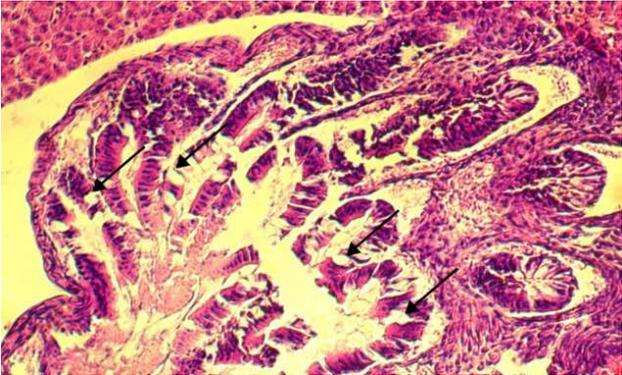
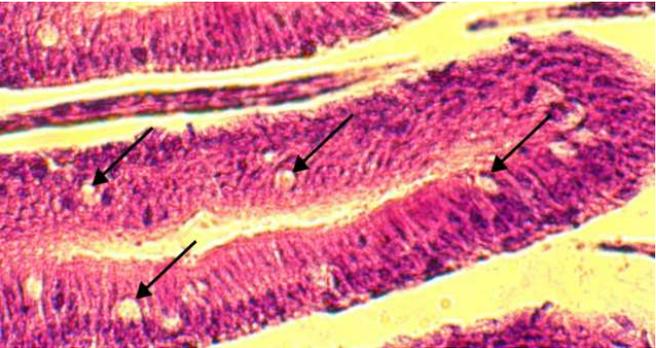
Дата	Наличие выборки	Стадия развития (цит. по Городилову, 1986) [18]	Признаки развития пищеварительной системы	Биологический возраст, тау-сомит	Кол-во градусо-дней	Дней от оплодотворения		
04.11.2015	+	14 стадия. 10 пар сомитов. Образование глазных бокалов. Обрастание желтка перидермой достигает 3/4 поверхности шара	Пищеварительная трубка не дифференцирована	64,6	91,1	29		
26.12.2015		24 стадия. Начало васкуляризации желточного мешка (примерно 1/5) <...>	Обособление печени от остального пищеварительного тракта	126	98,8	81		
23.01.2016	+	26 стадия. Васкуляризация охватывает 3/4–4/5 поверхности желточного мешка. Меланин распространился по всей сфере глазных бокалов и различим через оболочку <...>	Просвет пищеварительного канала просматривается, ротовое отверстие открыто, печень обособлена	158,9	101,6	151		
11.03.2016	+	31 стадия. Опорных лучей в хвостовом плавнике до 5. <...>	В кишечнике можно обнаружить зеленовато-желтый пигмент	215,1	106,4	157		
28.04.2016		Начало вылупления		274,1	120,9	205	Дней после вылупления	
21.05.2016	+	Эндогенное питание	37 стадия. Образование выреза плавниковой складки за анальным плавником. <...>	Кишечник пустой, прямой, есть вздутие в области желудка	352,8	242,9	228	23
26.05.2016	+		37 стадия. Образование выреза плавниковой складки за анальным плавником. <...>	Питание эндогенное. Закладка спирального клапана, средний отдел кишечника септирован	394,0	302,4	233	28
01.06.2016	+		39 стадия. Развитие окраски пестряточного типа. <...>	Сформирован дугообразный изгиб желудка, формируется большая петля кишечника	455,2	386,8	238	34
03.06.2016		Начало кормления		477,6	417,1	240	36	
06.06.2016	+	Эндогенное питание	39 стадия. Развитие окраски пестряточного типа. <...>	Начало образования пилорических придатков, корм в пищеварительном тракте отсутствует	506,5	457,6	243	39
11.06.2016	+		39 стадия. Развитие окраски пестряточного типа. <...>	Количество и размер пилорических придатков увеличивается (12 шт.), корм в пищеварительном тракте отсутствует	544,1	513,2	248	44

12–15.06.2016			Начало питания		544–584	513–571	248–253	45–48
16.06.2016	+	Смешанное питание	39 стадия. Развитие окраски пестряточного типа. <...>	В желудке – пищевые объекты, железы желудка хорошо видны, большая петля сформирована	584,4	571,9	253	49
21.06.2016	+	Экзогенное питание	40 стадия. <...> Преанальная плавниковая складка сохраняется. <...>	Желток абсорбирован, питается 90 % и более личинок	637,5	644,6	258	54
26.06.2016	+		41 стадия. Исчезает преанальная складка. <...>	Пилорических придатков > 24, активно происходит переваривание пищевых частиц и формирование фекальных масс	701,8	731,2	263	59
01.07.2016	+		41 стадия. Исчезает преанальная складка. <...>	То же	768,3	820,8	268	64

Таблица 4. Бокаловидные клетки в различных отделах пищеварительного тракта  
Table 4. Mucous cells in digestive system divisions

Отдел пищеварительной системы	Возраст появления, тау-сомит	Характер появления
Ротовая полость и глотка	394,0 и ранее (на момент начала исследований бокаловидные клетки в этом отделе уже сформированы)	<p>Повсеместно, бокаловидные клетки мигрируют к внешней границе тканей (рис. 2)</p>  <p>Рис. 2. Бокаловидные клетки (стрелка) в ротовой полости личинок лосося в возрасте 394,0 тау-сомит, ув. 10×10 Fig. 2. Mucous cells (arrow) in oral cavity of the Atlantic salmon larvae at the age of 394,0 tau-somite, magnif. 10×10</p>

<p>Пищевод</p>	<p>394,0</p>	<p>На этом этапе, в возрасте 28 дней после вылупления в наших выборках бокаловидные клетки, обращенные в просвет пищевода, не обнаружены (рис. 3). Однако это противоречит данным С. Sahlmann [9], который обнаружил бокаловидные клетки в верхнем поверхностном слое пищевода личинок лосося уже на 7 день (ориентировочный возраст 310 тау-сомит, при постоянной температуре инкубации в 7–8 °С). Непостоянная температура инкубации умбского лосося замедляет миграцию бокаловидных клеток к просвету пищеварительного тракта</p>  <p>Рис. 3. Пищевод личинок лосося в возрасте 394,0 тау-сомит, бокаловидные клетки (стрелка) в толще эпителия, ув. 10×10</p> <p>Fig. 3. Oesophagus of the Atlantic salmon larvae at the age of 394,0 tau-somite, mucous cells (arrow) inside the epithelium, magnif. 10×10</p>
<p>Передний отдел кишечника</p>	<p>506,5</p>	<p>Представлены спорадически (рис. 4)</p>  <p>Рис. 4. Бокаловидные клетки (стрелка) в переднем кишечнике личинок лосося в возрасте 506,5 тау-сомит, ув. 10×10</p> <p>Fig. 4. Mucous cells (arrow) in midgut of the atlantic salmon larvae at the age of 506,5 tau-somite, magnif. 10×10</p>

<p>Пилорические придатки</p>	<p>506,5</p>	<p>Представлены обильнее, чем бокаловидные клетки в среднем кишечнике в том же возрасте в том же экземпляре (рис. 5)</p>  <p>Рис. 5. Бокаловидные клетки (стрелка) в пилорических придатках лосося в возрасте 506,5 тау-сомит, ув. 10×10  Fig. 5. Mucous cells (arrow) in pyloric caeca of the Atlantic salmon larvae at the age of 506,5 tau-somite, magnif. 10×10</p>
<p>Задний отдел кишечника</p>	<p>455,2</p>	<p>Регулярно, но в небольшом количестве, не все интегрированы вплотную к просвету кишечника (рис. 6)</p>  <p>Рис. 6. Бокаловидные клетки (стрелка) в заднем кишечнике лосося в возрасте 455,2 тау-сомит, ув. 10×40  Fig. 6. Mucous cells (arrow) in hindgut of the Atlantic salmon larvae at the age of 455,2 tau-somite, magnif. 10×40</p>

*Структуры пищеварительного тракта*

Печень

Печень на момент взятия гистологического материала (начиная с возраста 394 тау-сомит) у личинок лосося сформирована. Клетки продолжают делиться, развивается кровеносная система печени и желчные протоки. Уже в возрасте 455,2 тау-сомит хорошо просматриваются дольки печени (рис. 7). Согласно данным Городилова (1968) [18], печень дифференцируется от кишечной трубки в начале периода васкуляризации желтка на стадии эмбриона, в возрасте 126 тау-сомит, еще до открытия ротовой воронки.

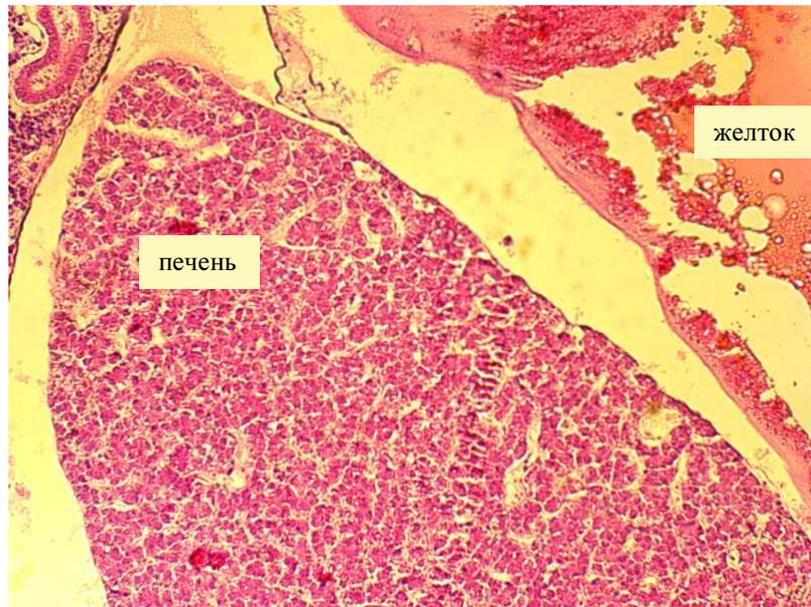


Рис. 7. Печень личинок лосося в возрасте 455,2 тау-сомит, ув. 10×10  
Fig. 7. Liver of the Atlantic salmon larvae at the age of 455,2 tau-somite, magnif. 10×10

Пищеварительные железы желудка

Желудок обособляется от кишечной трубки в возрасте 100 тау-сомит [18]. Полноценное функционирование желез желудка начинается с момента попадания пищевых объектов в пищеварительный тракт. В нашем материале функционирующие желудочные железы хорошо просматриваются в возрасте личинок 584,4 тау-сомит, 49 дней после вылупления. Визуально в дальнейшем увеличивается слизистый слой желудка, что влияет на эффективность пищеварения (рис. 8).

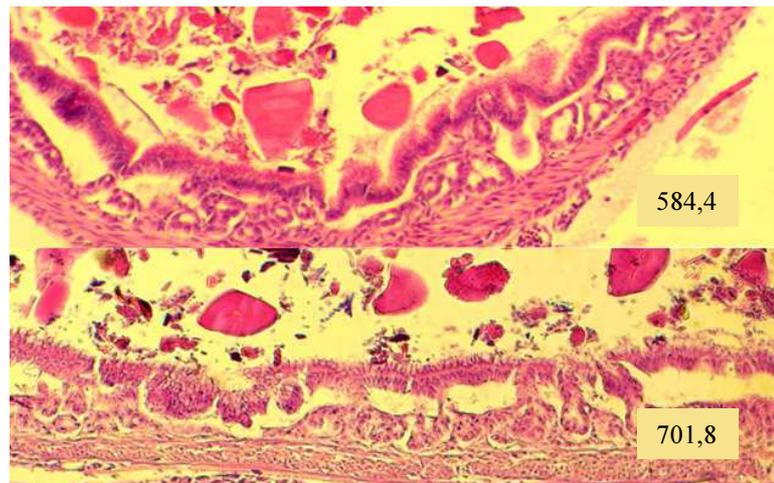


Рис. 8. Динамика развития желез желудка и толщины слизистого слоя личинок лосося, в правом нижнем углу возраст в тау-сомитах, ув. 10×10  
Fig. 8. Development of stomach glands and thickening of mucous layer in Atlantic salmon larvae, in the lower right corner – the age in tau-somites, magnif. 10×10

В исследовании С. Sahlmann [9] желудочные железы появляются в фундальном отделе в возрасте 27 дней после вылупления, тогда как для 27-дневных личинок в нашем исследовании характерен прямой,

не дифференцированный на кардиальную и пилорическую области желудок. Предположительно, причина в различных заводских температурных условиях: на Умбском рыбноводном заводе температура превысила 7 °С только 16.05.2016 (через 18 дней после вылупления), в то время как в условиях норвежского завода температура поддерживалась на постоянном уровне 7–8 °С на протяжении всей инкубации [9], эмбрионы и личинки развивались более равномерно.

#### Большая петля кишечника

Большая петля кишечника значительно увеличивает время нахождения пищевых объектов в пищеварительной системе и степень их усвоения. Большая петля умбских личинок сформирована в возрасте 637,5 тау-сомит, 54 дня после вылупления (рис. 9). По данным С. Sahlmann [9], большая петля кишечника формируется после 46 дня с момента вылупления, личинки в этот период еще не питаются. Для заводского умбского лосося характерно более позднее формирование этой структуры, совпадающее по срокам с началом питания.

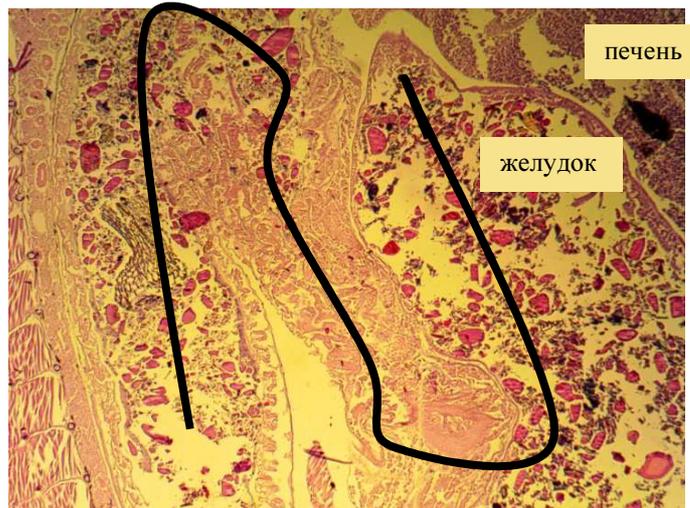


Рис. 9. Большая петля кишечника, черная линия – направление движения пищевых частиц, возраст 637,5 тау-сомит, ув. 10×4

Fig. 9. The intestinal loop, the black line means the direction of food particles movement, at the age of 637.5 tau-somite, magnif. 10×4

#### Пилорические придатки

Пилорические придатки у личинок умбского лосося обнаружены в возрасте 506,5 тау-сомит (39 дней после вылупления), в условиях искусственного водоподогрева – в возрасте 27 дней после вылупления [9]. Их количество с момента обнаружения возрастало от 12 шт. (рис. 5) до 25+ (в возрасте 768,3 тау-сомит) (рис. 10), постепенно увеличивалась и их длина. Принципиальных различий с данными С. Sahlmann мы не наблюдали, однако в его исследовании показано, что в соединительную ткань пилорических придатков интегрированы отделы поджелудочной железы. На нашем материале этого обнаружено не было.

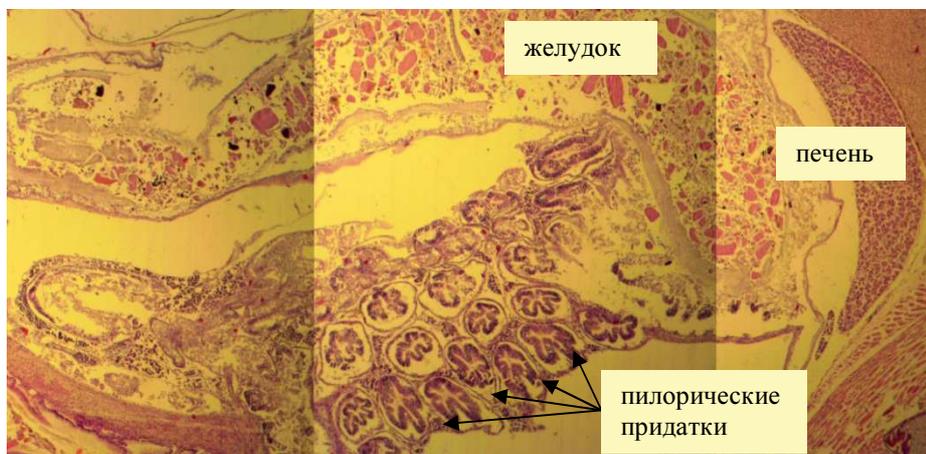


Рис. 10. Пилорические придатки личинок лосося в возрасте 768,3 тау-сомит, ув. 10×4

Fig. 10. Pyloric caeca of the Atlantic salmon larvae at the age of 768,3 tau-somite, magnif. 10×4

#### Кишечные складки

Кишечная трубка закладывается в возрасте 73 тау-сомит, в то время как кишечный просвет виден в эмбрионе в возрасте около 95 тау-сомит [18].

Септирование кишечника обнаружено у умбских личинок в возрасте 455,2 тау-сомит (34 день после вылупления) (рис. 11), что согласуется с информацией С. Sahlmann [9] о появлении кишечных складок в возрасте 27 дней после вылупления. Также в заднем отделе просматривается (рис. 11, б) начало образования сложных складок кишечного эпителия (в англоязычной литературе – "complex folds", разветвленные складки, [9]): морфологически задний отдел обособляется от среднего отдела кишечника к 46 дню от вылупления. До этого момента складки отсутствовали, в полости кишечника просматривался зеленоватый пигмент.

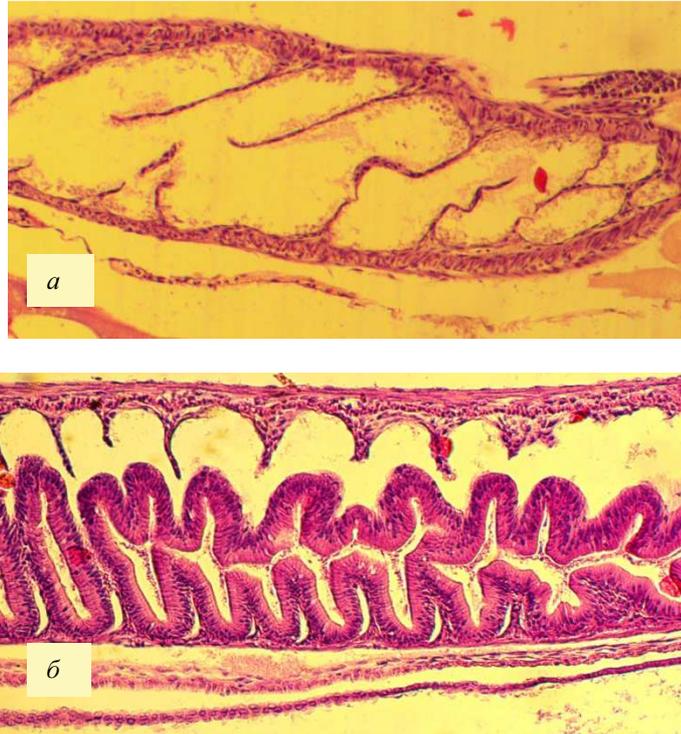


Рис. 11. Кишечные складки в среднем кишечнике (а) и заднем кишечнике (б) личинок лосося в возрасте 455,2 тау-сомит, ув. 10×10

Fig. 11. Intestinal folds in midgut (a) and hindgut (b) of the Atlantic salmon larvae at the age of 455,2 tau-somite, magnif. 10×10

#### Надъядерная вакуолизация в энтероцитах кишечника

Наличие, расположение и характер надъядерной вакуолизации в энтероцитах кишечника имеет свои особенности в онтогенезе личинок рыб. В период раннего онтогенеза фаго-пиноцитозный тип внутриклеточного пищеварения является очень важным механизмом ассимиляции пищи. Фагоцителлы соединяются с лизосомами внутри клетки, ферменты действуют в кислой среде. В конце эндоцитозом удаляются остатки фагосом [25]. Надъядерная вакуолизация у рыб наиболее интенсивно проявляется в заднем кишечнике. Динамика процесса повышения интенсивности надъядерной вакуолизации у личинок лосося в нашем исследовании отображена на рис. 12. В других исследованиях надъядерная вакуолизация появлялась впервые аналогично на 54 день после вылупления, и то в выборке  $n = 3$  только у одной личинки [9]. В наших исследованиях почти все личинки на 54 день после вылупления уже питаются экзогенно, а надъядерная вакуолизация выражена гораздо отчетливей (рис. 12, в).

Прослеживается разница между функциональной и анатомической готовностью пищеварительной системы. Следует учесть, что в исследовании С. Sahlmann (2013) [9] личинки после вылупления выдерживаются при значительно более высокой температуре, чем в условиях Умбского рыбоводного завода, поэтому календарные сроки формирования структур кишечника не совпадают с нашими, однако в обоих случаях структуры кишечника относительно биологического возраста формируются синхронно, к моменту полной утилизации желточного мешка. Кормление личинок лосося в условиях искусственного водоподогрева начинается в момент, когда весь желточный мешок использован, – на 46 день после вылупления [9]. Исходя из полученных нами результатов, в условиях Умбского рыбоводного завода подкормку личинок лосося

(переход к смешанному питанию) рекомендуется начинать при остаточном количестве желтка 15–20 % [26], в биологическом возрасте 540 тау-сомит, в нашем случае – 45–48 дней после вылупления.

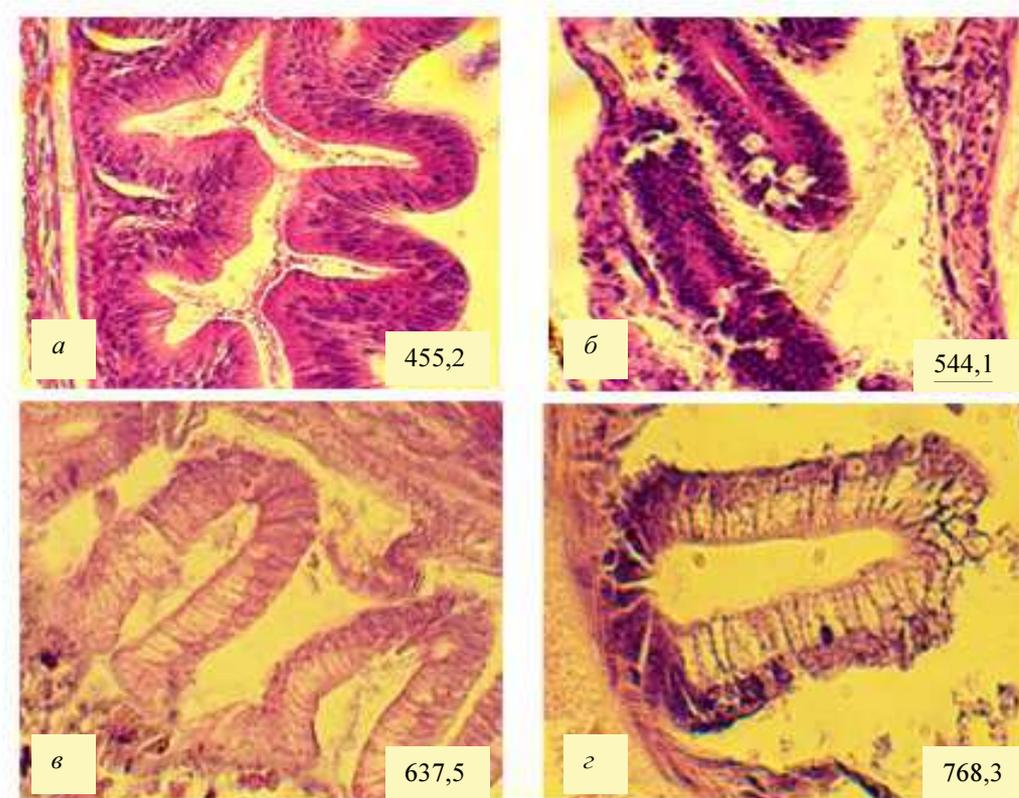


Рис. 12. Динамика выраженности надъядерной вакуолизации энтероцитов заднего кишечника личинок лосося во время эндогенного питания (почти отсутствует – *а, б*) и экзогенного (явно выражено – *в, з*), в правом нижнем углу возраст в тау-сомитах, ув. 10×40

Fig. 12. Supranuclear amplification in enterocytes in hindgut of the Atlantic salmon larvae (*а, б* – completely absent, *в, з* – presented), in the lower right corner – age in tau-somite, magnif. 10×40

### Заключение

Анализ анатомических и гистологических данных позволяет сделать однозначные выводы о том, что личинки атлантического лосося 2015 года закладки на Умбском рыбноводном заводе находились на эндогенном питании с момента оплодотворения икры до возраста личинок 584,4 тау-сомит, который при заводских температурных условиях достигнут на 49 сутки после вылупления; смешанное питание было характерно для лосося в промежутке между 584,4 и 637,5 тау-сомит, от 49 до 54 дней от вылупления соответственно; экзогенное питание началось на 54 сутки после вылупления, в возрасте 637,5 тау-сомит.

Анатомическая и функциональная оценка трех основных анатомических групп органов, отвечающих за переход на экзогенное питание, позволяет сделать следующие выводы.

1) Длина тела, отражающая развитие мышц хвостового стебля личинок атлантического лосося, плавно возрастает в период начала подкормки, масса возрастает постепенно и также плавно. Питательные вещества для развития мышц в эндогенный период извлекаются из желтка; в смешанный период добавляется внешний источник, но преобладают эндогенные запасы, так как эффективность усвоения корма низкая; к окончательному израсходованию желтка увеличивается функциональная активность пищеварительного тракта, рост обеспечивается белком внешнего происхождения, прирост длины и массы тела ускорится, становится более резким.

2) Зрительный анализатор сформирован к моменту начала смешанного питания и помогает в захвате пищевых объектов нужного размера.

3) Размеры ротового отверстия личинок изменяются незначительно в период перехода на экзогенное питание.

4) Бокаловидные клетки в большинстве отделов пищеварительной системы сформированы и интегрированы к краю слизистой оболочки до начала смешанного периода питания.

5) Наиболее раннее анатомическое формирование органов пищеварения характерно для: кишечной трубки (73 тау-сомит), стромы желудка (100 тау-сомит), анального отверстия (100 тау-сомит), печени (126 тау-сомит), ротовой воронки (135–138 тау-сомит). Более позднее анатомическое формирование происходит

в следующей последовательности: складки кишечника (455,2 тау-сомит); пилорические придатки (506,5 тау-сомит); фундальные железы желудка (584,4 тау-сомит); большая петля кишечника (637,5 тау-сомит).

б) Надъядерная вакуолизация в энтероцитах кишечника, отражающая функциональные процессы ассимиляции в заднем кишечнике, в нашей выборке появилась в возрасте 637,5 тау-сомит, 54 дня после вылупления.

### Благодарности

Выражаем признательность сотрудникам судебно-гистологического отделения ГОБУЗ "Областное Мурманское бюро судебно-медицинской экспертизы", заведующей отделением Гаджиевой Татьяне Юрьевне, судебно-медицинским экспертам и лаборантам за неоценимую помощь в изготовлении гистологических срезов, доброе отношение и желание помочь. Благодарим за постоянную поддержку и обеспечение необходимым материалом Баланину Анастасию Николаевну, директора Умбского рыбоводного завода, Колосову Елену Александровну, директора Князегубского рыбоводного завода, а также Семенихину Марину Евгеньевну, начальника отдела рыбоводства и рыбохозяйственной мелиорации Мурманского филиала ФГБУ "Главрыбвод", за организационную поддержку наших исследований.

Исследования выполнены в соответствии с базовой частью государственного задания высшим учебным заведениям Минобрнауки России в части инициативных научных проектов по теме НИР "Комплексная рыбоводно-биологическая оценка культивируемой форели в водоемах Кольского полуострова" № 37.10193.2017/БЧ.

### Библиографический список

1. Гарлов П. Е., Янбухтин Д. А., Титаренко К. А. Повышение эффективности заводского воспроизводства атлантического лосося // Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета. 2015. № 41. С. 119–125.
2. Пономарев С. В., Бабак С. А. Опыт выращивания тихоокеанских лососей: нерки и чавычи на Малкинском ЛРЗ Камчатской области, 2007 год // Вестник Астраханского государственного технического университета. 2007. № 1 (36). С. 164–167.
3. Запорожец О. М., Запорожец Г. В. Актуальные вопросы биотехники выращивания тихоокеанских лососей // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб: материалы пятого Всерос. совещ. / отв. ред. Ю. С. Решетников. СПб. : ГосНИОРХ, 1994. С. 67–69.
4. Gross M. R. One species with two biologies: Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the wild and in aquaculture // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1998. V. 55. P. 131–144. DOI: <https://doi.org/10.1139/d98-024>.
5. Зубченко А. В., Кузьмин О. Г. Репродуктивный потенциал и состояние запасов атлантического лосося реки Умбы // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб: материалы пятого Всерос. совещ. / отв. ред. Ю. С. Решетников. СПб. : ГосНИОРХ, 1994. С. 78–81.
6. Biology of farmed fish / eds: D. B. Kenneth, A. D. Pickering. Blackwell, 1998. 415 p.
7. Yufera M., Darias M. J. The onset of exogenous feeding in marine fish larvae // Aquaculture. 2007. V. 268, Iss. 1–4. P. 53–63. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.04.050>.
8. Никифоров Н. Д. Развитие, рост и выживаемость эмбрионов и молоди семги в естественных условиях // Известия ВНИОРХ. 1959. Т. 48. С. 65–79.
9. Sahlmann C. The digestive system of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). Ontogeny and response to soybean meal rich diets : thesis for the degree PhD. Oslo : Norwegian School of Veterinary Science, 2013. 65 p.
10. Løkka G., Austbø L., Falk K., Bjerkås I., Koppang E. O. Intestinal morphology of the wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Journal of Morphology. 2013. V. 274, Iss. 8. P. 859–876. DOI: <https://doi.org/10.1002/jmor.20142>.
11. Новиков Г. Г. Рост и энергетика развития костистых рыб в раннем онтогенезе. М. : Эдиториал УРСС, 2000. 295 с.
12. Baeverfjord G., Krogdahl A. Development and regression of soybean meal induced enteritis in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., distal intestine: A comparison with the intestines of fasted fish // Journal of Fish Diseases. 1996. V. 19, Iss. 5. P. 375–387.
13. Гаврилов Ю. М. Строение и особенности развития пищеварительной системы личинок черноморского лосося // Современные наукоемкие технологии. 2005. № 4. С. 86–87.
14. Волкова И. В., Ершова Т. С., Шипулин С. В. Морфо-функциональные особенности формирования пищеварительной функции у рыб различных таксономических и экологических групп // Успехи современного естествознания. 2009. № 7. С. 11–13.
15. Ершова Т. С., Волкова И. В., Зайцев В. Ф. Особенности становления пищеварительной функции у некоторых видов рыб семейства Лососевых на личиночном этапе развития // Онтогенез. 2004. Т. 35, № 4. С. 291–296.
16. Смирнов А. И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1975. 335 с.

17. Микодина Е. В., Седова М. А., Чмилевский Д. А. [и др.]. Гистология для ихтиологов. Опыт и советы. М. : ВНИРО, 2009. 110 с.
18. Городилов Ю. Н. Методические материалы по определению возраста и стадий развития зародышей атлантического лосося. Мурманск : ПИНРО, 1986. 72 с.
19. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). 4-е изд., перер. и доп. / под ред. П. А. Дрягина, В. В. Покровского. М. : Пищевая пром-ть, 1966. 376 с.
20. Городилов Ю. Н. Равномерный темп метамеризации осевого отдела у зародышей костистых рыб при постоянной температуре // Доклады АН СССР. 1980. Т. 251, № 2. С. 469–473.
21. Городилов Ю. Н. Биологические часы в эмбриогенезе позвоночных как механизм обеспечения общего контроля за процессом развития организма // Онтогенез. 2010. Т. 41, № 4. С. 243–260.
22. Веселов А. Е., Калужин С. М. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск : Карелия, 2001. 159 с.
23. Blaxter J. H. S. Development of sense organs and behaviour of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance // Transactions of the American Fisheries Society. 1986. V. 115, Special Section. Ninth Larval Fish Conference. P. 98–114. DOI: [https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1577/1548-8659\(1986\)115%3C98:NLFCDO%3E2.0.CO;2](https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1577/1548-8659(1986)115%3C98:NLFCDO%3E2.0.CO;2).
24. Shirota A. Studies on the mouth size of fish larvae // Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish = Nihon Suisan Gakkai-shi = Nippon Suisan Gakkaishi. 1970. V. 36, Iss. 4. P. 353–368. DOI: <https://doi.org/10.2331/suisan.36.353>.
25. Уголев А. М., Кузьмина В. В. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб / отв. ред. А. Г. Поддубный. СПб. : Гидрометеиздат, 1993. 238 с.
26. Анохина В. С. Морфология развития пищеварительного тракта и утилизация желтка у личинок семги при переходе на активное питание // Проблемы и перспективы развития аквакультуры в России : материалы докл. науч.-практ. конф., Адлер, 24–27 сент. 2001 г. Краснодар : КрасНИИРХ, 2001. С. 8–9.

## References

1. Garlov P. E., Yanbuhtin D. A., Titarenko K. A. Povyschenie effektivnosti zavodskogo vosпроизводства atlanticheskogo lososya [Efficiency improvement of Atlantic salmon farm reproduction] // Izvestiya Sankt-Peterburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2015. N 41. P. 119–125.
2. Ponomarev S. V., Babak S. A. Opyt vyraschivaniya tihookeanskih lososey: nerki i chavychi na Malkinskom LRZ Kamchatskoy oblasti, 2007 god [Experience of Pacific salmon (red and black salmon) breeding at Malkinsky salmon fish-factory of the Kamchatka region in 2007] // Vestnik Astrahanskogo gosudarstvennogo tehnikeskogo universiteta. 2007. N 1 (36). P. 164–167.
3. Zaporozhets O. M., Zaporozhets G. V. Aktualnye voprosy biotekhniki vyraschivaniya tihookeanskih lososey [Topical issues of the Pacific salmon biotechnology] // Sistematika, biologiya i biotekhnika razvedeniya lososevyh ryb: materialy pyatogo Vseros. sovesch. / отв. red. Yu. S. Reshetnikov. SPb. : GosNIORH, 1994. P. 67–69.
4. Gross M. R. One species with two biologies: Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the wild and in aquaculture // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1998. V. 55. P. 131–144. DOI: <https://doi.org/10.1139/d98-024>.
5. Zubchenko A. V., Kuzmin O. G. Reproductivnyi potentsial i sostoyanie zapasov atlanticheskogo lososya reki Umby [Reproductive capacity and stock condition of Atlantic salmon in the River Umba] // Sistematika, biologiya i biotekhnika razvedeniya lososevyh ryb: materialy pyatogo Vseros. sovesch. / отв. red. Yu. S. Reshetnikov. SPb. : GosNIORH, 1994. P. 78–81.
6. Biology of farmed fish / eds: D. B. Kenneth, A. D. Pickering. Blackwell, 1998. 415 p.
7. Yufera M., Darias M. J. The onset of exogenous feeding in marine fish larvae // Aquaculture. 2007. V. 268, Iss. 1–4. P. 53–63. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.04.050>.
8. Nikiforov N. D. Razvitie, rost i vyzhivaemost embrionov i molodi semgi v estestvennykh usloviyakh [Development, growth and survival rate of Atlantic salmon embryo and parr in nature] // Izvestiya VNIORH. 1959. V. 48. P. 65–79.
9. Sahlmann C. The digestive system of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). Ontogeny and response to soybean meal rich diets : thesis for the degree PhD. Oslo : Norwegian School of Veterinary Science, 2013. 65 p.
10. Løkka G., Austbø L., Falk K., Bjerkås I., Koppang E. O. Intestinal morphology of the wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Journal of Morphology. 2013. V. 274, Iss. 8. P. 859–876. DOI: <https://doi.org/10.1002/jmor.20142>.
11. Novikov G. G. Rost i energetika razvitiya kostistyh ryb v rannem ontogeneze [Growth and development energy of bony fishes in the early ontogenesis]. M. : Editorial URSS, 2000. 295 p.
12. Baeverfjord G., Krogdahl A. Development and regression of soybean meal induced enteritis in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., distal intestine: A comparison with the intestines of fasted fish // Journal of Fish Diseases. 1996. V. 19, Iss. 5. P. 375–387.

13. Gavrilov Yu. M. Stroenie i osobennosti razvitiya pischevaritelnoy sistemy lichinok chernomorskogo lososya [Structure and development features of digestive system of the Black Sea salmon larvas] // *Sovremennye naukoemkie tehnologii*. 2005. N 4. P. 86–87.
14. Volkova I. V., Ershova T. S., Shipulin S. V. Morfo-funktsionalnyie osobennosti formirovaniya pischevaritelnoy funktsii u ryb razlichnykh taksonomicheskikh i ekologicheskikh grupp [Morphological and functional features of the digestive function shaping in different ecological and taxonomical fish groups] // *Uspehi sovremennogo estestvoznaniya*. 2009. N 7. P. 11–13.
15. Ershova T. S., Volkova I. V., Zaytsev V. F. Osobennosti stanovleniya pischevaritelnoy funktsii u nekotorykh vidov ryb semeystva Lososevykh na lichinochnom etape razvitiya [Specific features of the digestive function development in larva stage of some salmonid fishes] // *Ontogenez*. 2004. V. 35, N 4. P. 291–296.
16. Smirnov A. I. *Biologiya, razmnozhenie i razvitie tihoookeanskih lososey* [Biology, reproduction and development of Pacific salmonids]. M. : Izd-vo Mosk. un-ta, 1975. 335 p.
17. Mikodina E. V., Sedova M. A., Chmilevskiy D. A. [i dr.]. *Gistologiya dlya ihtologov. Opyt i sovery* [Histology for ichthyologists. Experience and advice]. M. : VNIRO, 2009. 110 p.
18. Gorodilov Yu. N. *Metodicheskie materialy po opredeleniyu vozrasta i stadiy razvitiya zarodyishey atlanticheskogo lososya* [Resource materials to determine the age and development stages of the Atlantic salmon embryos]. Murmansk : PINRO, 1986. 72 p.
19. Pravdin I. F. *Rukovodstvo po izucheniyu ryib (preimuschestvenno presnovodnykh)* [Guide to the study of fish (primarily freshwater)]. 4-e izd., perer. i dop. / pod red. P. A. Dryagina, V. V. Pokrovskogo. M. : Pischevaya prom-t, 1966. 376 p.
20. Gorodilov Yu. N. *Ravnomernyi temp metamerizatsii oseвого otdela u zarodyishey kostistyykh ryb pri postoyannoy temperature* [Steady metamerization pace of the axial section of bony fish embryos at a constant temperature] // *Doklady AN SSSR*. 1980. V. 251, N 2. P. 469–473.
21. Gorodilov Yu. N. *Biologicheskie chasy v embriogeneze pozvonochnykh kak mehanizm obespecheniya obshego kontrolya za protsessom razvitiya organizma* [Biological clock in vertebrates embryogenesis as a mechanism ensuring total control over the process of organism development] // *Ontogenez*. 2010. V. 41, N 4. P. 243–260.
22. Veselov A. E., Kalyuzhin S. M. *Ekologiya, povedenie i raspredelenie molodi atlanticheskogo lososya* [Ecology, behaviour and distribution of the Atlantic salmon parr]. Petrozavodsk : Kareliya, 2001. 159 p.
23. Blaxter J. H. S. *Development of sense organs and behaviour of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance* // *Transactions of the American Fisheries Society*. 1986. V. 115, Special Section. Ninth Larval Fish Conference. P. 98–114. DOI: [https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1577/1548-8659\(1986\)115<98:NLFCDO>2.0.CO;2](https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1577/1548-8659(1986)115<98:NLFCDO>2.0.CO;2).
24. Shirota A. *Studies on the mouth size of fish larvae* // *Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish = Nihon Suisan Gakkai-shi = Nippon Suisan Gakkaishi*. 1970. V. 36, Iss. 4. P. 353–368. DOI: <https://doi.org/10.2331/suisan.36.353>.
25. Ugolev A. M., Kuzmina V. V. *Pischevaritelnye protsessy i adaptatsii u ryb* [Digestion processes and adaptaion of fish] / otv. red. A. G. Poddubnyiy. SPb. : Gidrometeoizdat, 1993. 238 p.
26. Anohina V. S. *Morfologiya razvitiya pischevaritel'nogo trakta i utilizatsiya zheltka u lichinok semgi pri perehode na aktivnoe pitanie* [Morphologic development of the alimentary canal and yolk utilization in the Atlantic salmon larva during the transition to active feeding] // *Problemy i perspektivy razvitiya akvakultury v Rossii : materialy dokl. nauch.-prakt. konf., Adler, 24–27 sent. 2001 g.* Krasnodar : KrasNIIRH, 2001. P. 8–9.

#### Сведения об авторах

**Ливадина Любовь Владимировна** – ул. Спортивная, 13, г. Мурманск, Россия, 183010; Мурманский государственный технический университет, аспирант; e-mail: livadinalv@mstu.edu.ru, scorpio\_lubania@mail.ru

**Livadina L. V.** – 13, Sportivnaya Str., Murmansk, Russia, 183010; Murmansk State Technical University, Ph. D. Student; e-mail: livadinalv@mstu.edu.ru, scorpio\_lubania@mail.ru

**Анохина Валентина Сергеевна** – ул. Спортивная, 13, г. Мурманск, Россия, 183010; Мурманский государственный технический университет, канд. биол. наук, доцент, вед. науч. сотрудник; e-mail: anohinavs@mstu.edu.ru

**Anokhina V. S.** – 13, Sportivnaya Str., Murmansk, Russia, 183010; Murmansk State Technical University, Cand. of Biol. Sci., Associate Professor, Leading Researcher; e-mail: anohinavs@mstu.edu.ru

L. V. Livadina, V. S. Anokhina

**Morphological development of the digestive system  
of Atlantic salmon *Salmo salar* L. in the Umba farm  
during the endogenous feeding**

The morphological and histological characteristics of the digestive system ontogenesis in hatchery of the Atlantic salmon larvae during the endogenous feeding period have been given. An analysis of a number of articles updating information on modern studies of the digestive system in the early ontogeny of various groups of fish has been carried out. The samples were collected at the Umba hatchery in 2015–2016. The authors have performed morphological and histological analyses of embryos and larvae, histological examination of the digestive system of larvae during the transition to exogenous nutrition, the establishment of biological age at the time of certain events in the ontogenesis of the digestive system. Actual values of the biological age of Umba hatchery larvae, at which they shift to the mixed (580 tau-somite) and exogenous (630 tau-somite) feeding have been determined. The obtained results have been compared with the literature data when development of Atlantic salmon larvae takes place in conditions with controlled temperature. Variation in biological age values, when formation of the digestive system structures takes place, has pointed at the functional and morphological differences in ontogenesis of the Atlantic salmon from natural and artificial water circumstances. Development of the Atlantic salmon larvae after hatching in cold-water conditions (3–4 °C, the Umba hatchery), sequence of the digestive system structures composition, and establishment of the functional readiness to food assimilation has been shown. In this period the growth rate of larvae has been evaluated. The organs responsible for exogenous feeding have been divided into 3 groups, and analysis of their ontogenesis has been performed. It has been recommended to start exogenous feeding with 15–20 % of yolk in presence, at the biological age of 540 tau-somite, 45–48 days after hatching in our case.

**Key words:** hatchery production, Atlantic salmon, early ontogenesis, endogenous feeding, *Salmo salar*, digestive system, histology, biological age.