

УДК 639.211:639.3.07:546.3(-0.32.25)(-032.26)(268.46)

АКТИВНОСТЬ Na^+/K^+ -АТФАЗЫ У СМОЛТОВ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (WALBAUM, 1792) БАСЕЙНА БЕЛОГО МОРЯ ПРИ СОДЕРЖАНИИ В САДКАХ С ПРЕСНОЙ, ЭСТУАРНОЙ И МОРСКОЙ ВОДОЙ

© 2021 г. Е. И. Кяйвяряйнен¹, Н. Л. Рендаков^{1,*},
Д. А. Ефремов¹, член-корреспондент РАН Н. Н. Немова¹

Поступило 10.08.2021 г.
После доработки 30.08.2021 г.
Принято к публикации 30.08.2021 г.

В 10-дневном садковом эксперименте с пресной, эстуарной и морской водой получены данные об изменении активности Na^+/K^+ -АТФазы (НКА) у сеголеток горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (интродуцированного в 1959 г. в реки Кольского полуострова вида лососевых рыб), отловленных во время покатной миграции в р. Индера бассейна Белого моря. Развитие устойчивости к повышенной солености среды у смолтов горбуши сопровождается активацией НКА. Так, в эстуарной воде с колебаниями солености (от пресной до морской) и в морской среде (28 ‰) активность НКА у мальков горбуши была достоверно выше, чем у особей, содержащихся в садках с пресной водой. Полученные результаты, характеризующие гипоосморегуляторную способность мальков горбуши, указывают на то, что становление смолтификации у этого вида рыб наблюдается в раннем онтогенезе. Результаты изменения активности НКА свидетельствуют о готовности мигрирующих мальков горбуши к морской фазе жизненного цикла.

Ключевые слова: осморегуляция, смолтификация, Na^+/K^+ -АТФаза, соленость среды, горбуша

DOI: 10.31857/S268673892106007X

ВВЕДЕНИЕ

Жизненный цикл лососевых рыб начинается в пресной воде, причем у анадромных форм молодь рыб совершает покатную миграцию в морскую среду, проходя стадию смолтификации. Смолтификация – генетически запрограммированный процесс, в ходе которого молодь лососевых рыб, обитая еще в пресной воде, физиологически готовится к переходу в морскую среду, что предотвращает нарушения ионного обмена при жизни в гиперосмотической среде [1]. При этом у рыб происходят заметные поведенческие, морфологические и биохимические изменения. У различных представителей тихоокеанских лососей (род *Oncorhynchus*) смолтификация происходит в разном возрасте. Так, например, виды со сравнительно поздней смолтификацией, к которым относятся нерка (*O. nerka*), кижуч (*O. kisutch*) и ча-

выча (*O. tshawytscha*), после выклева могут провести в реке от одного года до нескольких лет и не совершают покатную миграцию, пока не достигнут размера 12–15 см [2]. У видов с ранней смолтификацией – у горбуши (*O. gorbuscha*) и кеты (*O. keta*) – личинки становятся устойчивыми к морской воде всего через несколько недель после вылупления [2], еще до полной резорбции желточного мешка [3], что позволяет им вскоре мигрировать в эстуарную зону. В отличие от лососевых с поздней смолтификацией покатная миграция у горбуши и кеты начинается при малых размерах (3–5 см) [2]. Мальки горбуши могут задерживаться в эстуариях, чтобы снизить степень осмотического стресса и обеспечить таким образом постепенность адаптации к морской среде. Скотившиеся в море мальки горбуши обычно проводят в прибрежной зоне от нескольких недель до месяца [4].

Эксперименты показывают, что из всех представителей семейства лососевых только молодь горбуши и кеты обладает устойчивостью к резким изменениям солености. Так, в исследованиях Вейсбарта (Weisbart) [5], в которых проводили резкое перемещение мальков пяти видов тихоокеанских лососей (*O. gorbuscha*, *O. keta*, *O. kisutch*,

¹ Институт биологии – обособленное подразделение
Федерального государственного бюджетного
учреждения науки Федерального исследовательского
центра “Карельский научный центр Российской
академии наук”, Петрозаводск, Россия

*e-mail: nlrend@mail.ru

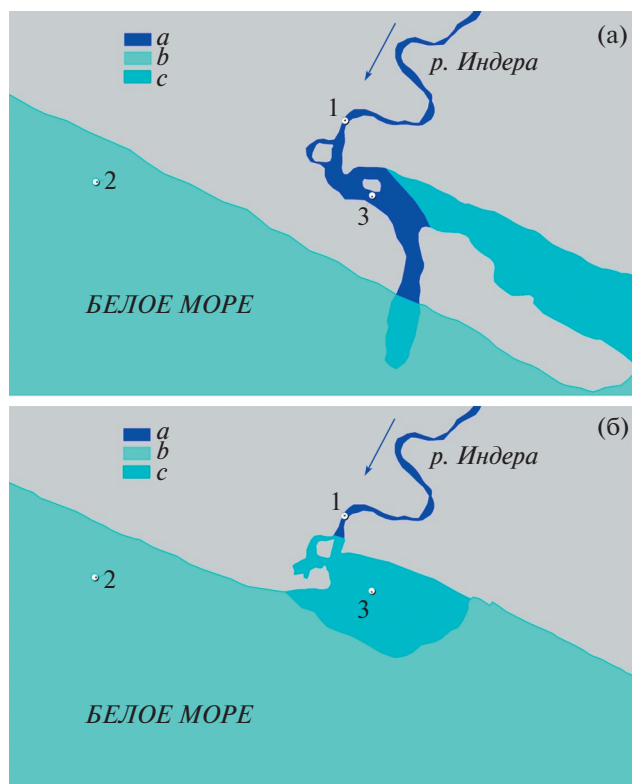


Рис. 1. Расположение экспериментальных садков в районе устья реки Индера. а – во время отлива, б – во время прилива.

Примечание: 1 – место отлова мальков и садок “река”; 2 – садок “море”; 3 – садок “эстуарий”; а – пресная вода; б – соленая вода; с – распресненная вода; серым цветом показана суша.

O. tshawytscha, *O. nerka*) из пресной в морскую воду (31.8 ‰), показано, что регуляция ионного состава крови у молоди горбуши и кеты осуществляется лучше по сравнению с молодью других представителей рода *Oncorhynchus*. Более того, после резорбции желточного мешка мальки горбуши и кеты уже не погибают при длительном выдерживании в морской воде, т.е. проявляют эвригалиность. Это может быть связано с тем, что горбуша и кета часто нерестятся в низовьях рек, недалеко от моря [5, 6]. Поскольку горбуша и кета проводят в морской воде большую часть своего жизненного цикла, эти виды считают наиболее “морскими” (“marine-like”) видами лососей [7]. Это находит отражение и в их крайнем положении на “шкале анадромии” [2].

Известно, что в жабрах эвригалинных рыб после перемещения из пресной воды в морскую адаптивно увеличивается активность Na^+/K^+ -АТФазы (НКА), фермента, участвующего в процессах осморегуляции [8]. В жабрах рыб НКА локализуется в основном в базолатеральных мембранах ионоцитов и состоит из субъединиц, по-

разному реагирующих на осмотические изменения и акклимацию к солености [9, 10]. Так, субъединица $\alpha 1a$ НКА лососевых преимущественно экспрессируется в пресной воде, а $\alpha 1b$ – в морской [9, 11]. Подготовительная адаптация, приводящая к повышению устойчивости мигрирующих рыб к соленой воде, контролируется генетически [12]. В связи с этим повышение активности НКА в жабрах смолтов лососевых рыб происходит сезонно и синхронно с миграцией [2, 3]. После миграции в морскую среду активность НКА увеличивается повторно, что соответствует второй фазе смолтификации [3, 13].

Осморегуляторная роль НКА у разных видов рыб была в основном изучена у взрослых особей, тогда как в нашей работе рассматривается значение этого фермента при адаптации к эстуарной и морской воде бассейна Белого моря у мальков горбуши. Следует отметить, что исследования, проведенные на данном объекте, немногочисленны и выполнены в искусственных условиях выращивания [14]. В данной работе проведено сравнительное исследование изменения уровня активности НКА у совершающих покатную миграцию мальков (смолтов) горбуши при выдерживании в садках с пресной, эстуарной и морской водой (в условиях Белого моря). Кроме того, изучена устойчивость мальков горбуши к воздействию соленой воды в течение относительно длительного времени (10 сут).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В середине июня 2019 г. в реке Индера (бассейн Белого моря) малой ловушкой мережного типа было отловлено 100 мальков горбуши (рис. 1). Эксперимент был проведен с мальками, имевшими серебристую окраску, без остатков желточного мешка, собранными во время покатной миграции. Мальки были разделены на 4 группы, по 25 особей в каждой.

Особи первой (исходной) группы были сразу зафиксированы в жидком азоте.

Рыбы второй группы были помещены в русловой садок в пресной воде (садок “река”), который был на 60% погружен в воду (скорость течения – 0.3–0.4 м/с) при температуре 8.8°C. Этот садок был расположен рядом с местом отлова мальков.

Третью группу мальков в начале эксперимента поместили в садок, расположенный в эстуарии (садок “эстуарий”). Садок был погружен в воду на расстоянии 0.4–0.5 м от дна. В зависимости от направления ветра и локального течения вода в садке была или соленая, или распресненная. Цикл приливов и отливов имел околосуточную периодичность, при этом во время полного прилива садок находился в соленой воде (дважды в сутки), а во время полного отлива – в распресненной (то-

Таблица 1. Длина и масса мальков горбуши в садковом эксперименте

Группы	<i>t</i> воды в день взятия материала, °С	TL, см	<i>m</i> , г
Исходная	8.8	3.35 ± 0.06	0.17 ± 0.01
Садок “река”	14.5	3.53 ± 0.03	0.16 ± 0.01
Садок “эстуарий”	18.1	3.51 ± 0.05	0.19 ± 0.01
Садок “море”	11.5	3.41 ± 0.02	0.17 ± 0.01

же дважды в сутки). Во время прилива вода становилась холоднее, а во время отлива — теплее (амплитуда до 10°C), так как пресная вода прогревалась быстрее, а соленая — медленнее. Особи горбуши третьей группы были извлечены из садка во время отлива. При отливе садок находился в потоке пресной воды (скорость потока 0.3–0.4 м/с), погруженный в нее на 50%. Температура воды при размещении садка в воде — 8.8°C.

Четвертую группу мальков поместили в морской садок (садок “море”) с соленостью воды 28‰ (постоянная) и с температурой 3.9°C. Мальков предварительно выдерживали 1 ч в смеси пресной и морской воды (1:1) и еще 1 ч — в 100%-й морской воде. Это было сделано, чтобы имитировать естественный, плавный переход в морскую воду и тем самым облегчить адаптацию. Кроме того, содержание в первые 2 ч под наблюдением в гиперосмотической среде требовалось, чтобы проверить, не будет ли при этом немедленной гибели мальков. Морской садок находился на расстоянии 400 м от берега, где глубина моря достигала 4–5 м, на расстоянии 1 м от дна, на растяжках. Во время приливов и отливов садок был полностью погружен в воду. Температура воды, которая наблюдалась во время отбора мальков в каждой из групп, указана в таблице.

Садки имели кубическую форму, их размеры составляли 0.5 × 0.5 × 0.5 м³. Устройство садка: на каркас из нержавеющей прутьев натянута сеть “дель хамсарос” с размером ячеек 5 мм. Для запуска и выпуска рыбы на одной из граней садка имеется рукав диаметром 10 см, снабженный синтетическим шнуром для затягивания. К четырем вершинам одной из граней садка прикреплены 4 шнура длиной по 2 м. К концам шнуров в качестве груза были привязаны камни.

Время содержания в садках для второй, третьей и четвертой групп составило около 10 дней (226 ч). Гибели мальков в ходе эксперимента не наблюдали. Все мальки были зафиксированы в жидком азоте (в первой группе — сразу, в остальных — по окончании эксперимента), а затем хранились в лаборатории при –80°C до начала биохимического анализа.

После разморозки особей перед началом проведения биохимических исследований производили их измерение и взвешивание. Размерно-ве-

совые характеристики исследованных рыб представлены в табл. 1.

Активность Na⁺/K⁺-АТФазы (КФ 3.6.1.3) определяли согласно методике [15]. В нашем эксперименте были исследованы цельные особи мальков, которые характеризовались сравнительно небольшой массой тела (<0.2 г.), резорбированным желточным мешком и жабрами. Ион- и осморегуляция у взрослых рыб осуществляется у жабрах, почках и кишечнике, при этом у взрослых рыб — в основном в жабрах, которые непосредственно контактируют с внешней средой и обеспечивают большую часть трансэпителиального ионного обмена [16]. Окончательная дифференцировка жабр горбуши происходит в раннем онтогенезе между выклевом и завершением резорбции желточного мешка [14].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследования были проведены в естественных условиях без моделирования конкретных показателей, таких как температура и соленость, влияющих на активность НКА. Активность данного фермента у мальков горбуши, отобранных из разных садков, возрастает в соответствии с ростом солености воды в ряду “река” → “эстуарий” → “море” (рис. 2). В ходе эксперимента в различных садках температура по-разному изменялась относительно исходного значения 8.8°C (табл. 1).

После выдерживания в течение 10 сут в садке “река” активность НКА у мальков горбуши была вдвое ниже, чем у рыб в исходной группе, отловленных из реки Индера. В садке “эстуарий” отмечены значительные периодические колебания как температуры (от 8.8°C до 18.1°C), так и солености воды (от морской до пресной). Содержание мальков в садке “эстуарий” привело к увеличению активности НКА в 3 раза по сравнению с таковой в садке “река” и в 1.4 раза по сравнению с исходной группой.

Выдерживание горбуши в садке “море” привело к еще более значительному увеличению активности НКА, при этом данный показатель увеличился в 2 раза по сравнению с исходными данными, более чем в 4 раза по сравнению с таковым у смолтов, содержащихся в садке “река”, и в

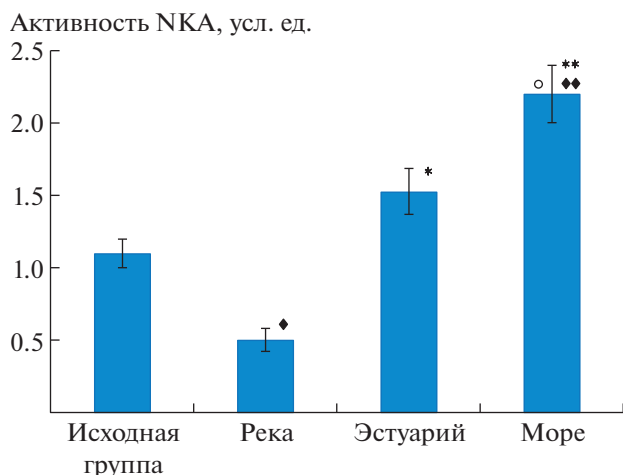


Рис. 2. Активность НКА у смолтов горбуши в садковом эксперименте. Время экспозиции в отдельных садках – 10 сут. Межгрупповые различия оценивали с помощью критерия Вилкоксона–Манна–Уитни. ♦ – $p < 0.05$ при сравнении с исходной группой, ♦♦ – $p < 0.01$ при сравнении с исходной группой, * – $p < 0.05$ при сравнении с группой садок “река”, ** – $p < 0.01$ при сравнении с группой садок “река”, ○ – $p < 0.05$ при сравнении с группой садок “эстуарий”.

1.5 раза по сравнению с уровнем активности НКА у смолтов из садка “эстуарий”.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее на личинках горбуши из нативных популяций Северной Америки было показано, что при завершении резорбции желточного мешка сеголетки-личинки горбуши становятся смолтами [3, 14]. Такие сопутствующие признаки, как отсутствие желточного мешка, приобретение серебристой окраски, а также достижение размера 3 см позволяют предполагать, что исследованные нами личинки горбуши являются смолтами.

В дикой природе одними из важнейших факторов, определяющих рост и развитие смолтов, являются соленость и температура внешней среды. Изменение активности НКА в обсуждаемом эксперименте, по-видимому, обусловлено обоими указанными факторами. Активность НКА в жабрах обычно увеличивается после акклимации к низкой температуре [12]. Именно этим может объясняться снижение активности НКА по сравнению с исходными данными у смолтов горбуши через 10 сут после выдерживания в садке “река” в условиях увеличения температуры и неизменной солености. Стимулируемое холодом усиление активности НКА в осморегуляторных тканях может быть полезным для поддержания эффективной осморегуляции в термодинамически неблагоприятных условиях [17]. Влияние солености и температуры на активность НКА является разнона-

правленным, и в комбинации экологических факторов “соленость–температура” в условиях дикой природы более сильное воздействие, по-видимому, оказывает соленость (рис. 2).

Обнаруженное в эксперименте повышение НКА у смолтов горбуши, отобранных в р. Индера и содержавшихся в садках с морской водой с соленостью 28 ‰ в течение 10 сут, вероятно, связано с тем, что в организме мальков происходит вторичное (в отличие от первичного, которое происходит еще в пресной воде после выхода рыб из гравийных нерестовых гнезд) увеличение активности НКА, соответствующее второй фазе смолтификации [3, 13]. Подобное повышение НКА в жабрах горбуши из тихоокеанского бассейна Канады наблюдали во время второй фазы адаптации смолтов к морской среде [13], при этом пик активности фермента был отмечен через 8 нед после переноса в морскую среду. У других эвригалинных рыб активность НКА также в большинстве случаев адаптивно увеличивается при повышении солености окружающей среды [8]. Уровень активности НКА у молоди лососевых может быть связан с дифференциальной экспрессией изоформ НКА [2]. Ранее было показано, что в морской воде у личинок горбуши с резорбированным желточным мешком активность НКА в жабрах повышалась в 1.5 раза, а соотношение экспрессии мРНК изоформ $\alpha 1b/\alpha 1a$ (т.е. морской к пресноводной) увеличивалось в шесть раз [18]. Личинки горбуши, которые обычно скатываются в морскую воду во время выхода из гравийного гнезда и резорбции желточного мешка, адаптированы к обитанию в морской воде, однако непосредственное влияние морской воды приводит к усилению гипоосморегуляторной функции у смолтов горбуши [3, 13].

Полученные в нашем исследовании данные о повышении (по сравнению с особями из пресной и эстуарной воды) активности НКА у мальков горбуши, выдерживаемых в морской воде (рис. 2), согласуются с результатами, полученными в эксперименте на радужной форели [9], в котором было обнаружено увеличение активности НКА на 10-е сутки после переноса рыб в 80%-ную морскую воду, хотя после их переноса в разбавленную до 40% морскую воду изменений в активности фермента не наблюдали.

Разбавленная морская вода может обеспечить некоторую, хотя и не полную, защиту смолтов горбуши от сильного осмотического стресса в морской среде. Смолты горбуши могут использовать зону эстуария в устье реки, задерживаясь в ней, чтобы уменьшить осморегуляторную нагрузку в морской среде и тем самым предотвратить резкое изменение физиологического состояния. Кроме того, зона эстуария важна для смолтов как область кормодобывания, быстрого роста и за-

щиты от хищников [6]. В воде эстуария наблюдаются периодические колебания солености воды. Вследствие этого мальки горбуши, обитающие в данной среде, должны быть готовы как к увеличению солености воды (во время приливов), так и к ее снижению (во время отливов). Поэтому обнаруженные в исследовании промежуточные (между таковыми, характерными для морской и пресной воды) значения активности НКА у смолтов горбуши из эстуария отражают адаптивные изменения, направленные на сведение к минимуму осмотического воздействия высоких (“морских”) концентраций соли, что способствует благополучной миграции горбуши через эстуарий в море. Следует отметить, что в проведенных экспериментах по воздействию на смолтов горбуши воды различной солености (пресной, эстуарной, морской) гибели мальков не было отмечено, что также дает основание полагать, что они хорошо адаптированы к резким изменениям солености.

Таким образом, результаты исследования на мальках горбуши, интродуцированной в реки Кольского полуострова, а также данные, полученные другими авторами на горбуше из прибрежных вод западной Канады [3, 13], указывают на то, что устойчивость мальков горбуши в естественных условиях к изменению экологических факторов (солености и температуры) при переносе из пресной воды в эстуарную и морскую связана с изменением активности НКА, что обеспечивает эффективное поддержание водно-солевого обмена и 100%-ю выживаемость. Для сравнения следует заметить, например, что резкое перемещение в морскую воду пестряток-годовиков кумжи (вида с поздней смолтификацией) приводит к их гибели из-за осмотического стресса [2]. Можно полагать, что в комбинации экологических факторов “соленость-температура” в условиях дикой природы более сильное воздействие на активность НКА оказывает соленость. Данные об осморегуляторной адаптации с участием НКА у молоди горбуши в 10-суточном садковом эксперименте свидетельствуют о том, что смолтификация у нее наблюдается в раннем онтогенезе, при переходе в стадию мальков.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена с использованием оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук” (ЦКП КарНЦ РАН).

Исследование финансировалось из средств государственного бюджета, выделенных по темам № 0218-2019-0076 и № 0218-2019-0081.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. McCormick S.D., Hansen L.P., Quinn T.P., et al. Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1998. V. 55. № S1. P. 77–92.
2. McCormick S.D. Smolt physiology and endocrinology // Euryhaline fishes. Elsevier: Academic Press, 2013. P. 199–251.
3. Gallagher Z.S., Bystriansky J.S., Farrell A.P., et al. A novel pattern of smoltification in the most anadromous salmonid: pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. / ed. Jonsson B. 2013. V. 70. № 3. P. 349–357.
4. Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. Москва: Наука, 1997. 288 с.
5. Weisbart M. Osmotic and ionic regulation in embryos, alevins, and fry of the five species of Pacific salmon // Can. J. Zool. 1968. V. 46. № 3. P. 385–397.
6. Thorpe J.E. Salmonid fishes and the estuarine environment // Estuaries. 1994. V. 17. № 1. P. 76–93.
7. Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. Fishes of the World. Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc, 2016. 707 p.
8. Judd S. Na⁺/K⁺-ATPase isoform regulation in three-spine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) during salinity acclimation // A Thesis Degree Master Sci. DePaul University, Chicago, Illinois, 2012. 91 p.
9. Richards J.G., Semple J.W., Bystriansky J.S., et al. Na⁺/K⁺-ATPase α -isoform switching in gills of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) during salinity transfer // J. Exp. Biol. 2003. V. 206. Pt. 24. P. 4475–4486.
10. Madsen S.S., Küllerich P., Tipsmark C.K. Multiplicity of expression of Na⁺,K⁺-ATPase α -subunit isoforms in the gill of Atlantic salmon (*Salmo salar*): cellular localisation and absolute quantification in response to salinity change // J. Exp. Biol. 2009. V. 212. № 1. P. 78–88.
11. McCormick S.D., Regish A.M., Christensen A.K. Distinct freshwater and seawater isoforms of Na⁺/K⁺-ATPase in gill chloride cells of Atlantic salmon // J. Exp. Biol. 2009. V. 212. № 24. P. 3994–4001.
12. McCormick S.D. Hormonal control of gill Na⁺,K⁺-ATPase and chloride cell function // Cell. Mol. Approaches to Fish Ion. Regul. San Diego: Academic Press, 1995. P. 285–315.
13. Grant A., Gardner M., Nendick L., et al. Growth and ionoregulatory ontogeny of wild and hatchery-raised juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Can. J. Zool. 2009. V. 87. № 3. P. 221–228.
14. Sullivan C.V., Brewer S.D., Johnston G.P., et al. Plasma thyroid-hormone concentrations and gill (Na+K)-ATPase activities in postemergent pink salmon // Trans. Am. Fish. Soc. 1983. V. 112. № 6. P. 825–829.
15. Кяйвяряйнен Е.И., Немова Н.Н. Активность Na⁺/K⁺-АТФазы в различных органах стерляди (*Acipenser sturio*)

- penser ruthenus*) при изменении факторов среды // Труды КарНЦ РАН. 2019. № 6. С. 27.
16. Yan J.-J., Hwang P.-P. Novel discoveries in acid-base regulation and osmoregulation: A review of selected hormonal actions in zebrafish and medaka // Gen. Comp. Endocrinol. 2019. V. 277. P. 20–29.
17. Ventrella V., Pagliarani A., Pirini M., et al. Lipid composition and microsomal ATPase activities in gills and kidneys of warm- and cold-acclimated sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) // Fish Physiol. Biochem. 1993. V. 12. № 4. P. 293–304.
18. Sackville M., Wilson J.M., Farrell A.P., et al. Water balance trumps ion balance for early marine survival of juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // J. Comp. Physiol. B. 2012. V. 182. № 6. P. 781–792.

**Na^+/K^+ -ATPase ACTIVITY IN SMOLTS OF PINK SALMON
Oncorhynchus gorbuscha (Walbaum, 1792) OF THE WHITE SEA BASIN
WHEN KEPT IN FISH TRAPS WITH FRESH, ESTUARINE, AND SEA WATER**

E. I. Kaivarainen^a, N. L. Rendakov^{a,#}, D. A. Efremov^a, and Corresponding Member of the RAS N. N. Nemova^a

^a *Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russian Federation*

[#]*e-mail: nrend@mail.ru*

In a 10-day trap experiment with fresh, estuarine, and seawater, data were obtained on changes in Na^+/K^+ -ATPase (NKA) activity in underyearlings of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (a salmon species introduced in 1959 into the rivers of the Kola Peninsula) caught during downstream migration in the Indyora river of the White Sea basin. The development of tolerance to increased salinity in pink salmon smolts is accompanied by NKA activation. Thus, in estuarine water with salinity fluctuations (from fresh to sea water) and in the marine environment (28‰), the NKA activity in pink salmon underyearlings was significantly higher than in individuals kept in fish traps with fresh water. The results obtained, characterizing the hypoosmoregulatory ability of pink salmon fry, indicate that smoltification development in this fish species is observed in early ontogenesis. The results of changes in NKA activity indicate the readiness of migrating pink salmon fry for the marine phase of their life cycle.

Keywords: osmoregulation, smoltification, Na^+/K^+ -ATPase, salinity, pink salmon