

УДК 597.552.511-135

О.В. Зеленников*

Санкт-Петербургский государственный университет,
199034, г. Санкт-Петербург, Университетская набережная, 7/9

**ГАМЕТОГЕНЕЗ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ.
1. РАЗВИТИЕ ГОНАД У МОЛОДИ КЕТЫ
ONCORHYNCHUS KETA WALBAUM
ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ТЕМПЕРАТУРНЫХ РЕЖИМАХ**

Исследовали ранний гаметогенез у молоди кеты при различных температурных режимах на трех рыбоводных заводах Сахалинской области и в условиях лаборатории. Установили, что во всех случаях дифференцировка пола у зародышей начиналась уже после их массового вылупления в различном возрасте — от 65 до 213 сут, но при сходной сумме набранных градусо-дней — от 620,6 до 669,1. Период от начала дифференцировки пола до начала периода превителлогенеза ооцитов в различных условиях растягивался от 27 до 144 сут, причем даже у рыб на одном предприятии. Чем ниже была температура воды после начала дифференцировки пола, тем меньшую сумму градусо-дней набирала молодь до начала превителлогенного роста ооцитов и тем менее продолжительный период роста ооцитов был у молоди до ее выпуска с заводов. Период превителлогенеза ооцитов у кеты всегда начинался до завершения личиночного периода развития при массе желточного мешка в среднем от 1,8 до 18,2 % массы тела.

Ключевые слова: кета, Сахалинская область, семенники, яичники, ооциты, дифференцировка пола.

DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-209-220.

Zelennikov O.V. Gametogenesis of pacific salmons. 1. Development of gonad in young chum salmon *Oncorhynchus keta* Walbaum under various temperature regimes // Izv. TINRO. — 2019. — Vol. 198. — P. 209–220.

Early stages of gametogenesis in young chum salmon are investigated under various temperature regimes at three fish farms of Sakhalin region and in laboratory conditions. In all cases, sex differentiation started after the mass hatching, the age of differentiation varied from 65 to 213 days, but the sum of accumulated degree-days was rather stable — from 620.6 to 669.1. The period from the beginning of sex differentiation to the beginning of previtellogenesis lasted 27–144 days depending on conditions, even for fish in the same fish farm. The lower was the water temperature after the beginning of sex differentiation, the smaller sum of degree-days was accumulated by fish before the beginning of previtellogenic growth of oocytes and the shorter was the period of oocyte growth before the fish release from the farm. The period of previtellogenesis in chum salmon always began before the end of larval period, when weight of the yolk sac was from 1.8 to 18.2 % of the total body weight.

Key words: chum salmon, Sakhalin, testes, ovaries, oocytes, sex differentiation.

* Зеленников Олег Владимирович, кандидат биологических наук, доцент, e-mail: oleg_zelennikov@rambler.ru.

Zelennikov Oleg V., Ph.D., assistant professor, St. Petersburg State University, University Embankment, 7/9, Sankt-Petersburg, 199034, Russia, e-mail: oleg_zelennikov@rambler.ru.

Введение

Тихоокеанский лосось кета *Oncorhynchus keta* Walbaum благодаря, с одной стороны, короткому периоду речного развития, с другой — выраженному хомингу является самым массовым объектом рыбоводства в Северной Пацифике, воспроизводство которого оказывается наиболее рентабельным [Хованский, 2006]. В связи с массовостью и широким распространением кеты, ее значимой ролью в функционировании морских и пресноводных биоценозов, а также массовой вовлеченностью в воспроизводство и промысел этот вид масштабно и разнопланово изучают. Только за последние годы в России было защищено более 10 диссертаций, посвященных исследованию кеты. Не осталась обделенной вниманием исследователей и репродуктивная система этого вида [Пукова, 2002; Микулина, 2007]. К настоящему времени в литературе накоплены данные о состоянии первичных половых клеток, морфологии ооцитов и формировании их фонда [Персов, 1975], о состоянии гонад у рыб: в период покатной миграции, выпуска с заводов и в условиях морского нагула [Грачев, 1971; Седова и др., 2008; Городовская, Сушкевич, 2017; Коломыцев и др., 2018], в период анадромной миграции и нереста [Каев, Каева, 1986; Хоревин, 1990; Morita et al., 2005] и др. Есть также данные о гормональной регуляции процессов гонадо- и гаметогенеза как в раннем возрасте, так и в период, предшествующий половому созреванию [Sufi et al., 1978; Мосягина, Зеленников, 2006; Onuma et al., 2009; и др.].

Вместе с тем в литературе нет сведений о процессах раннего гаметогенеза, приуроченных к условиям выращивания у природной и заводской молоди, а также у рыб, выращенных в лабораторных условиях. Следует отметить, что такие данные, хорошо известные, например, для радужной форели [Захарова, 1984; Зеленников, 1997, 2003], очень скудны и для других видов тихоокеанских лососей. Несколько более полные сведения по этому вопросу есть только для горбуши [Персов, 1975; Пахомова, Хлевная, 1977; Зеленников, Федоров, 2005], главным образом в связи с исследованием ее уникального для лососевых рыб механизма инверсии пола.

Цель нашей работы — проанализировать периодизацию раннего гаметогенеза у молоди кеты и определить сроки дифференцировки пола и перехода ооцитов к периоду превителлогенеза при различных температурных режимах.

Материалы и методы

Для исследования гаметогенеза у молоди кеты при постоянной и относительно высокой температуре воды 4 тыс. зародышей на этапе пигментации глазных бокалов (в возрасте 32 сут и 275,1 градусо-дней) были перевезены с Березняковского ЛРЗ (лососевый рыбоводный завод) Сахалинской области в лабораторию ихтиологии СПбГУ и размещены для дальнейшей инкубации в замкнутой системе с оборотным водоснабжением. В лаборатории рыб выдерживали при температуре от 9,9 до 12,0 °C при среднем значении 10,8 °C.

Помимо лаборатории гаметогенез молоди кеты изучали в период полного заводского цикла выращивания на трех рыбоводных заводах, существенно различающихся термическими условиями. На Ясноморском ЛРЗ была взята для исследования молодь 7- и 14-й партий, заложенных на инкубацию с промежутком в 26 сут — 8 сентября и 2 октября 2000 г. Инкубацию икры, содержание личинок и выращивание молоди проводили при постепенном снижении температуры воды с 10,0–11,0 °C в начале осени до 0,5 °C в зимние и весенние месяцы и последующем повышении до 13,0–14,0 °C (рис. 1).

На Соколовском ЛРЗ исследовали молодь одной партии, заложенной на инкубацию 29 сентября 2000 г. Температура воды с 8,6 °C в конце сентября понизилась до 1,6 °C и затем постепенно повысилась по мере естественного прогрева речной воды до 10,8 °C (рис. 1).

На Побединском ЛРЗ обследовали молодь 3- и 33-й партий, заложенных на инкубацию с промежутком 39 сут — 30 августа и 8 октября 2008 г. Температура воды при содержании рыб была сходной, преимущественно от 4 до 7 °C (рис. 1).

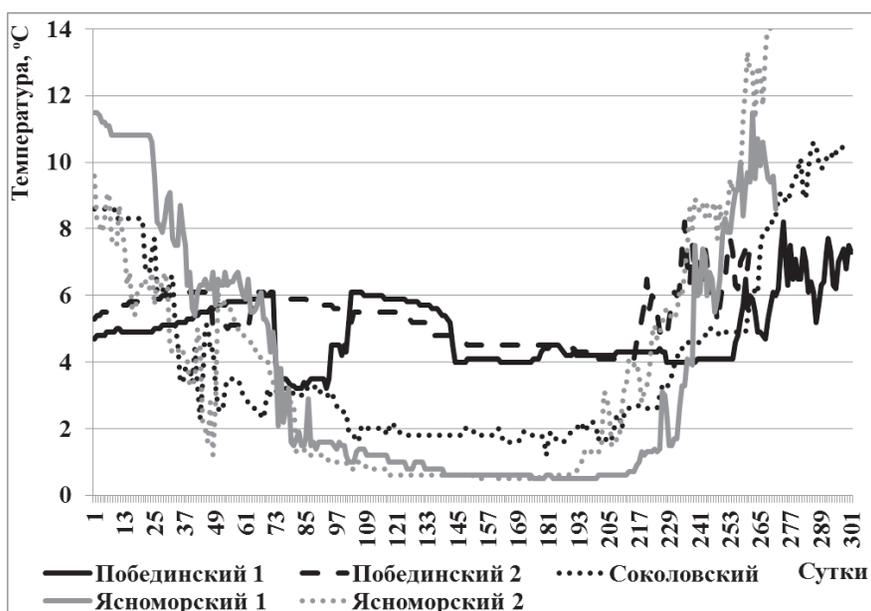


Рис. 1. Температура воды при выращивании молоди кеты на рыбоводных заводах в Сахалинской области

Fig. 1. Water temperature during young chum salmon cultivation at fish farms in Sakhalin region

Для исследования состояния гонад по 30–50 рыб периодически фиксировали в жидкости Буэна. Заводских рыб во всех партиях фиксировали через каждые 15 сут. В лаборатории рыб, у которых предполагали более быстрое развитие гонад, фиксировали с промежутком от 2 до 9 сут. Исследование начинали в период массового вылупления зародышей или чуть позже, руководствуясь данными, что из всех рыб, изученных в плане дифференцировки пола, только у тихоокеанского лосося горбуши ооциты в гонадах появляются в период эмбрионального развития [Персов, 1975]. У всех остальных, даже у короткоцикловых, видов разных групп это происходит уже после вылупления [Зеленников, 1993; Hirai et al., 2006].

Гонады обрабатывали согласно общепринятой методике; серийные поперечные срезы обеих гонад окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну. Всего обработали и проанализировали гонады 534 особей из 52 фиксации. При анализе предполагали, что если в двух последовательных фиксациях у молоди выявляли качественно различное состояние гонад, то начало нового состояния наступило между этими датами. Например, у всех рыб, зафиксированных 29 марта на Соколовском ЛРЗ, фонд половых клеток был представлен гониями, а у рыб, зафиксированных 13 апреля, в гонадах присутствовали ооциты периода ранней профазы мейоза. В этом случае считали, что дифференцировка пола произошла ориентировочно 6 апреля. Соответственно усредняли и все остальные показатели (сумму градусо-дней, массу рыб, массу желточного мешка и др.). Поскольку ооциты имеют овальную форму, за их диаметр принимали полусумму длинной и короткой осей.

Результаты и их обсуждение

Первая фиксация молоди кеты в лаборатории была сделана в возрасте 49 сут (438,9 градусо-дней), незадолго до вылупления. Масса зародышей и масса желточного мешка в среднем составили 138,3 мг и 81,1 % (табл. 1). Гонады у всех исследованных рыб были обособлены и располагались рядом с первично-почечными протоками; фонд половых клеток составляли только гонии, по 1–3 шт. на поперечный срез (рис. 2, а). В дальнейшем, в возрасте 58 и 62 сут, происходило постепенное увеличение числа гониев. Массовое вылупление зародышей наблюдали в возрасте 59 сут (536,1 градусо-дней).

Характеристика молодежи кеты в раннем онтогенезе

Table 1

Characteristics of young chum salmon in early ontogenesis

Дата	Возраст		Длина рыб, мм	Масса рыб, мг	Масса желточного мешка, %	Площадь срезов гонад, 10 ⁻³ мм ²	
	Сут	Градусо-дни				семенников	яичников
<i>Лаборатория</i>							
03.12	49	438,9	12,9	138,3	81,1	0,5	–
12.12	58	536,1	18,0	151,3	76,2	0,7	–
17.12	63	593,3	19,4	149,0	67,1	0,7	–
22.12	68	648,0	21,2	174,3	65,7	1,2	1,5*
26.12	72	691,8	23,7	185,7	59,3	1,1	1,6
03.01	80	784,8	25,5	205,8	40,0	0,9	2,1
05.01	82	805,2	26,3	197,3	42,7	0,9	3,4
08.01	85	837,8	26,9	184,9	27,5	0,8	1,8
17.01	94	930,2	28,7	215,7	21,4	1,5	3,5
22.01	99	980,8	30,3	234,5	15,1	2,0	9,0**
28.01	105	1046,6	31,9	250,6	7,6	2,0	11,9
03.02	111	1109,5	32,1	289,3	4,9	–	–
<i>Соколовский ЛРЗ</i>							
14.01	107	482,5	21,3	169,3	61,6	1,4	–
31.01	124	515,8	23,2	182,0	54,1	1,8	–
15.02	138	540,7	25,1	240,4	49,9	1,7	–
28.02	152	566,8	26,9	258,9	40,2	2,1	–
14.03	167	593,0	29,6	305,0	35,1	2,0	–
29.03	182	619,5	31,2	306,4	33,0	2,2	–
13.04	197	678,3	33,6	358,2	20,8	1,9	4,8*
28.04	212	678,3	33,5	307,7	16,1	–	–
12.05	227	717,1	35,2	377,7	10,7	2,1	4,7
28.05	242	785,0	36,6	362,6	3,4	1,7	5,4
12.06	257	858,6	38,3	427,0	0,3	1,9	10,5**
22.07	297	1212,8	49,6	853,8	–	–	–
<i>Ясноморский ЛРЗ, 7-я партия</i>							
26.12	110	650,3	25,4	239,5	59,1	1,3	–
10.01	125	666,9	28,5	270,5	47,5	2,2	2,8*
26.01	141	680,7	29,6	291,1	40,3	2,3	2,3
10.02	156	689,7	31,0	264,6	26,6	2,7	3,9
25.02	171	698,7	32,7	299,4	23,7	2,8	4,1
10.03	185	706,4	34,0	307,1	20,9	1,7	3,8
24.03	199	713,1	34,9	315,6	15,8	1,9	3,0
10.04	216	723,4	34,9	335,1	0	2,1	5,6
19.05	251	809,8	37,4	381,6	6,5	1,8	6,0
05.06	268	1017,0	46,1	751,9	0	1,8	13,7**
<i>Ясноморский ЛРЗ, 14-я партия</i>							
26.12	86	500,5	21,1	213,7	69,4	1,0	–
10.01	101	517,1	22,8	237,5	64,3	1,3	–
10.02	132	539,9	25,8	223,0	52,3	1,9	–
25.02	147	548,9	26,6	243,1	47,2	2,0	–
10.03	161	556,6	26,3	246,2	48,5	1,9	–
24.03	175	563,6	29,3	290,5	–	2,3	–
10.04	196	573,9	29,8	272,0	33,0	2,4	–
19.05	231	694,9	33,9	335,1	20,8	2,0	3,6*
05.06	248	828,6	38,8	454,5	0,9	2,6	11,0**

Дата	Возраст		Длина рыб, мм	Масса рыб, мг	Масса желточного мешка, %	Площадь срезов гонад, 10 ⁻³ мм ²	
	Сут	Градусо-дни				семенников	яичников
<i>Побединский ЛРЗ, 3-я партия</i>							
15.12	107	518,7	19,7	156,7	—	0,8	—
30.12	122	613,9	20,9	167,2	52,1	1,2	—
15.01	138	699,6	27,4	207,2	39,0	1,3	2,0*
15.03	197	949,0	34,4	275,6	7,9	2,4	5,6
31.03	213	1017,0	35,7	296,9	5,7	2,5	10,8**
<i>Побединский ЛРЗ, 33-я партия</i>							
10.01	94	540,2	21,3	165,0	—	0,8	—
25.01	109	622,4	24,7	176,6	50,5	1,6	—
10.02	125	710,4	28,5	236,5	37,1	1,3	2,2*
25.03	168	914,3	34,7	287,3	12,4	2,6	6,9
10.04	184	986,3	36,1	315,3	9,2	2,4	12,2**

* Впервые выявлены ооциты периода ранней профазы мейоза.

** То же периода превителлогенеза.

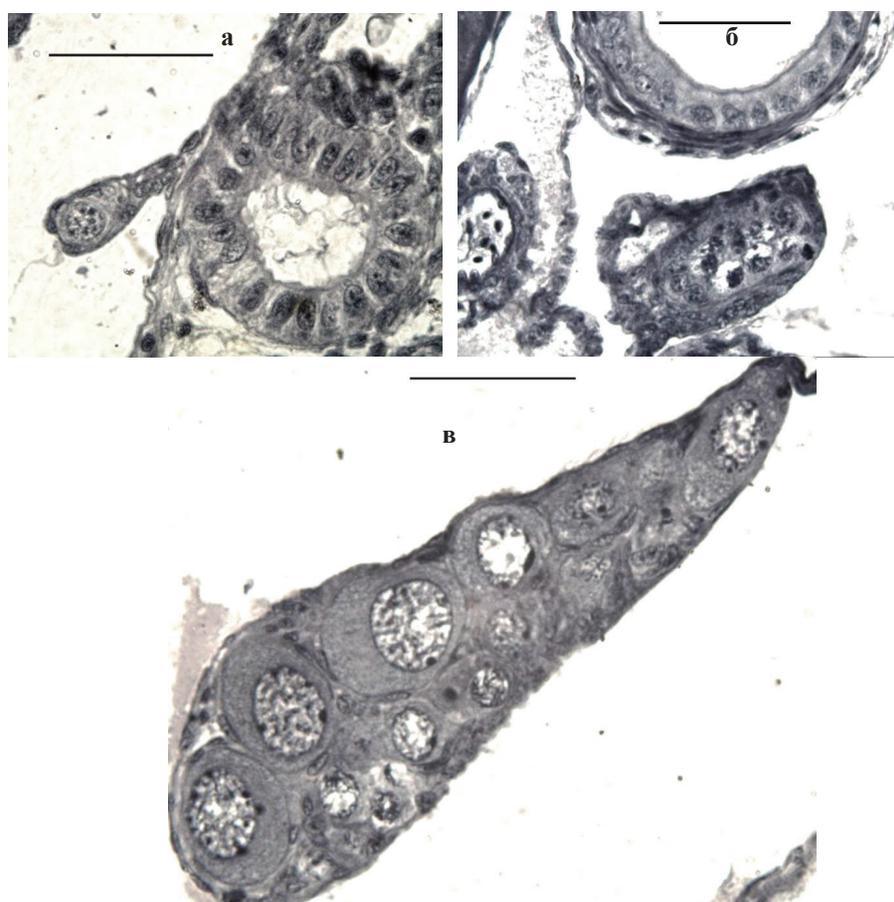


Рис. 2. Состояние гонад у молоди кеты в возрасте 49 (а), 82 (б) и 99 (в) сут, выращенной в лаборатории при температуре в среднем 10,8 °С. Гонада в индифферентном состоянии, расположенная рядом с первично-почечным протоком у зародыша кеты за 10 сут до вылупления (а), фонд ооцитов периода ранней профазы мейоза (б) и периода превителлогенеза (в). Шкала = 0,05 мм

Fig. 2. Gonads of young chum salmon at age of 49 (а), 82 (б) and 99 (в) days grown in laboratory under mean temperature of 10.8 °С: а — the gonad in indifferent state, located next to the primary renal duct of the chum embryo in 10 days before hatching; б — oocytes in the early meiotic phase; в — pre-vitellogenic oocytes. Scale bar 0.05 mm

Ооциты периода ранней профазы мейоза у самок впервые были выявлены в возрасте 68 сут (648,0 градусо-дней), когда вылупление зародышей еще полностью не завершилось. С этого момента мы имели возможность анализировать развитие семенников и яичников раздельно. Семенники в течение всего периода исследования представляли собой мало дифференцированные половые железы, площадь которых на поперечных срезах в среднем варьировала от $0,9 \cdot 10^{-3}$ до $2,0 \cdot 10^{-3}$ мм² и с возрастом не увеличивалась (табл. 1); фонд половых клеток составляли только гонии — до 2–4 шт. на поперечный срез.

У самок до возраста 99 сут площадь яичников на поперечных срезах в среднем от $1,5 \cdot 10^{-3}$ до $3,5 \cdot 10^{-3}$ мм² была примерно в 2 раза больше площади срезов семенников; фонд половых клеток составляли гонии и ооциты периода ранней профазы мейоза (рис. 2, б). Ооциты периода превителлогенеза впервые были выявлены у личинок в возрасте 99 сут (980,8 градусо-дней; рис. 2, в). С началом роста ооцитов объем гонад заметно увеличился; их площадь на поперечных срезах, варьируя от $6,3 \cdot 10^{-3}$ до $11,8 \cdot 10^{-3}$, в среднем составила $9,0 \cdot 10^{-3}$ мм² (табл. 1). В возрасте 104 сут личинок начали кормить. Таким образом, дифференцировку пола при относительно высокой температуре воды наблюдали примерно через 6 сут после пика вылупления, а ооциты периода превителлогенеза в яичниках — примерно за 8 сут до начала кормления рыб (табл. 2).

Таблица 2
Развитие молоди кеты при различных температурных режимах

Table 2

Development of young chum salmon under certain temperature

Этап	Параметр	Лаборатория	Соколовский ЛРЗ	Ясноморский ЛРЗ		Побединский ЛРЗ	
				7-я партия	14-я партия	3-я партия	33-я партия
Закладка	Дата	16.10	29.09	8.09	2.10	30.08	8.10
Вылупление	Дата	14.12	09.01	7.11	26.12	15.12	10.01
	Возраст, сут	59	102	61	86	107	94
	Градусо-дни	536,1	470,9	520,0	500,5	518,7	540,2
Начало дифференцировки пола	Возраст, сут	65	190	117	213	130	117
	Градусо-дни	620,6	648,9	658,6	634,4	656,6	669,1
	Масса, мг	161,6	332,3	255,0	303,5	179,0	187,1
	Масса желтка, %	66,4	26,9	53,3	33,0	45,5	43,8
Начало кормления	Дата	10.02	29.04	28.04	20.05	06.03	16.03
	Возраст, сут	104	243	232	233	188	159
Начало превителлогенеза ооцитов	Возраст, сут	96	250	261	240	177	176
	Градусо-дни	955,5	821,8	913,4	761,7	876,2	952,7
	Масса, мг	225,1	394,5	566,4	394,8	286,2	293,1
	Масса желтка, %	18,2	1,8	3,2	10,8	6,8	10,8
Выпуск молоди с завода	Дата	–	22.07	8.06	24.06	10.06	22.06
	Возраст, сут	–	297	271	268	284	257
	Градусо-дни	–	1212,8	1017,0	1052,1	1369,0	1373,4
	Масса, мг	–	853,8	755,0	1394,0	850,0	874,1
Период роста ооцитов на заводе	Возраст, сут	–	47	10	28	107	81
	Градусо-дни	–	391	103,6	290,4	492,8	423,1
	Масса, мг	–	459,3	188,6	999,2	563,8	581,0

На Соколовском ЛРЗ массовое вылупление зародышей произошло 9 января, на 102-е сутки инкубации, а первая фиксация рыб была сделана 14 января. Их длина, масса и относительная масса желтка составили в среднем соответственно 21,3 мм, 169,3 мг и 61,6 % (см. табл. 1). В период вылупления в гонадах у всех зародышей присутствовали преимущественно гонии и исключительно редко первичные половые клетки, которые отличались от гониев крупными размерами и светлоокрашенной цитоплазмой.

Ооциты периода ранней профазы мейоза впервые выявили у рыб 13 апреля в возрасте 197 сут; их число у разных рыб заметно варьировало — от 10–15 до 25–30 в

среднем на поперечный срез. С началом мейотических преобразований в среднем в 2 раза увеличился объем яичников (табл. 1). К 12 июня, когда в связи с весенним прогревом воды заметно ускорился рост рыб, в яичниках впервые обнаружили единичные ооциты периода превителлогенеза, а общее число половых клеток в среднем на срез увеличилось до 40–50 шт. Таким образом, дифференцировка пола у личинок кеты произошла приблизительно через 87 сут после вылупления, а кормить молодь начали за 7 сут до перехода ооцитов в яичниках к периоду превителлогенеза (см. табл. 2).

На **Ясноморском ЛРЗ** массовое вылупление зародышей 7-й партии произошло 7 ноября, на 61-е сутки инкубации, а первую фиксацию рыб сделали только 26 декабря. Поскольку молодь содержали при температуре 0,5–0,7 °С, то дифференцировки пола сразу после вылупления не ожидали. Действительно, мейоциты в яичниках, притом единичные и не на каждом срезе, обнаружили только у рыб, зафиксированных 10 января. В течение следующих 4,5 мес. состояние яичников у рыб изменилось незначительно; в гонадах присутствовали гонии и мейоциты преимущественно в состоянии зиготены и пахитены. Можно лишь отметить, что с возрастом число половых клеток на срез у самок возрастало — к 10 марта до 10–15, к 10 апреля до 15–20 и к 19 мая до 40–45. Ооциты периода превителлогенеза выявили у самок, зафиксированных только 5 июня.

Таким образом, дифференцировка пола у личинок кеты 7-й партии началась примерно через 56 сут после вылупления зародышей, а переход ооцитов к периоду превителлогенеза — через 30 сут после начала кормления молоди и всего лишь за 9 сут до ее выпуска с завода.

Массовое вылупление зародышей 14-й партии произошло 26 декабря на 86-е сутки инкубации. От момента вылупления и по крайней мере до 10 апреля гонады у молоди кеты находились в индифферентном состоянии. Ооциты периода ранней профазы мейоза были выявлены только у рыб, зафиксированных 19 мая в возрасте 196 сут. Их число в яичниках у разных особей широко варьировало: от 2–3 до 25–30 в среднем на поперечный срез. Такая вариабельность, несомненно, свидетельствовала о том, что начало мейотических преобразований в яичниках самок одного возраста проходило не одновременно. Ооциты периода превителлогенеза выявили в гонадах самок, зафиксированных 5 июня в возрасте 248 сут. В итоге дифференцировка пола у личинок кеты произошла ориентировочно через 126 сут после вылупления, а кормить молодь начали за 7 сут до перехода ооцитов к периоду превителлогенеза (табл. 2).

Исследуя молодь кеты на **Побединском ЛРЗ**, мы уже знали данные исследования молоди на Соколовском и Ясноморском ЛРЗ, поэтому фиксируя молодь, как и ранее, через 15 сут, обрабатывали ее выборочно, только те фиксации, которые (судя по сумме градусо-дней) помогали нам определить сроки начала качественно различных состояний гонад. У рыб, зафиксированных в период пика вылупления 15 декабря в возрасте 107 сут, гонады находились в индифферентном состоянии. Ооциты периода ранней профазы мейоза впервые выявили у рыб 15 января в возрасте 138 сут, а ооциты периода превителлогенеза — 31 марта в возрасте 213 сут (см. табл. 1). Таким образом, дифференцировка пола у личинок кеты произошла ориентировочно через 23 сут после массового вылупления, а кормить молодь начали за 17 сут до перехода ооцитов в яичниках к периоду превителлогенеза.

У рыб 33-й партии на Побединском ЛРЗ в период пика вылупления 10 января гонады также находились в индифферентном состоянии. Первые ооциты периода ранней профазы мейоза у личинок кеты выявили 10 февраля в возрасте 125 сут, а ооциты периода превителлогенеза — 10 апреля в возрасте 184 сут (табл. 1). В итоге дифференцировка пола у молоди кеты последней партии началась ориентировочно через 23 сут после массового вылупления, а кормить молодь начали за 17 сут до перехода ооцитов в яичниках к периоду превителлогенеза.

Можно полагать, что температурные режимы, при которых выращивали изученных нами рыб, были наиболее разнообразными для продуктивного воспроизводства кеты. Так, среднесуточная температура воды при выращивании молоди в лаборатории за период инкубации была 9,4 °С, а за весь период выращивания — 10,8 °С, т.е. можно

полагать, что она оказалась близка к максимально возможной. Ранее, работая с радужной форелью, мы установили, что максимально высокой температурой, при которой выживаемость эмбрионов на стадии дробления соответствовала нормативу, оказались 12 °С [Зеленников, Голод, 2019]. По устному сообщению рыбоводов самого тепловодного завода в Сахалинской области ЛРЗ «Янкито» (о. Итуруп), в случае инкубации молоди кеты при температуре 11–12 °С наблюдали значительное увеличение гибели рыб.

С другой стороны, Ясноморский ЛРЗ — самое холодноводное предприятие в Сахалинской области, предназначенное для воспроизводства кеты. И хотя молодь этого вида можно вырастить и при более низкой температуре, например на Анивском или Урожайном ЛРЗ [Коломыцев и др., 2018], все-таки эти предприятия ориентированы на воспроизводство молоди горбуши и кету выращивают в незначительном количестве.

Ранее уже было показано, что дифференцировка пола у кеты начинается после массового вылупления зародышей [Персов, 1975]. Мы же можем добавить, что происходит это при любом температурном режиме. При этом ооциты в яичниках появлялись у рыб принципиально разного возраста — от 65 до 213 сут, но при практически одинаковой сумме градусо-дней — от 620,6 до 669,1. В отличие от дифференцировки пола начало превителлогенного роста ооцитов осуществлялось при весьма различной сумме набранного тепла — от 761,7 и до 955,5 градусо-дней. Впрочем, этот результат представляется понятным. Начальные этапы развития гонад проходили на разных заводах при более сходной температуре, тогда как после дифференцировки пола температурные различия при выращивании рыб оказались максимальными. Мы видим, что чем при более низкой температуре проходит развитие рыб, тем меньшую сумму градусо-дней они набирают за период от начала дифференцировки пола до начала превителлогенного роста ооцитов и тем позже начинается этот рост. Можно полагать, что именно разный темп гаметогенеза на этапе постэмбрионального развития в разных температурных условиях и определяет то, что состояние яичников у молоди на разных заводах при сходной массе тела может столь принципиально различаться [Коломыцев и др., 2018].

Мы также видим, что период, в течение которого у молоди кеты в заводских условиях развиваются ооциты периода превителлогенеза, оказывается весьма различным — в нашем случае от 10 сут на Ясноморском ЛРЗ до 107 сут на Побединском ЛРЗ. А ведь хорошо известна зависимость возраста полового созревания производителей лососевых рыб от темпа роста ооцитов этого периода, например у атлантического лосося [Мурза, Христофоров, 1991] или нерки [Иевлева, 1985]. И хотя эта зависимость показана для лососей с длительным периодом речного развития, и формализовать ее для кеты, уходящей в море в возрасте 0+, не удастся, нельзя исключить, что, например, более продолжительный период развития ооцитов в сравнительно комфортных температурных условиях может уже в условиях морского нагула определить возврат большего числа производителей в более раннем возрасте. Не исключено также, что именно с позиции разного темпа раннего гаметогенеза у молоди не только в заводских, но и в естественных условиях можно объяснять и тенденции, например, снижения возраста полового созревания в популяции кеты [Горяинов и др., 2008]. Впрочем, согласно полученным нами данным, определять возраст начала превителлогенного роста ооцитов можно и не зная суммы набранных молодью градусо-дней. При любом температурном режиме превителлогенез ооцитов у самок начинается на этапе личиночного развития, т.е. незадолго до завершения потребления ими запаса желточного мешка.

Ну и, конечно, знание периодизации развития гонад у молоди кеты можно учитывать, сталкиваясь, например, со случаями гермафродитизма, давно известными в литературе [Honma, Chiba, 1985] и часто сообщаемыми рыбоводами, а также при возможном вовлечении кеты в процесс товарного выращивания. Как известно, в современной аквакультуре, как и в животноводстве в целом, выращивают преимущественно женских особей рыб, а эффективность процесса передифференцировки пола прямо зависит от того, при каком состоянии гонад на рыб оказывают гормональное воздействие [Piferrer, 2001].

Заключение

По совокупности полученных данных и высказанных соображений мы можем сделать следующее заключение. Очевидно, что ранний гаметогенез молоди кеты был исследован нами при весьма различных температурных режимах. Нет сомнений и в том, что молодь кеты можно вырастить как при более высокой, так и при более низкой температуре. Однако мы полагаем, что развитие большей части молоди, как в естественных, так и в заводских условиях, укладывается в диапазон температурных режимов, заданный нами. В любых условиях дифференцировка пола у зародышей начиналась уже после их массового вылупления в различном возрасте, но при сходной сумме набранных ими градусо-дней. Период от начала дифференцировки пола до начала роста ооцитов в различных условиях растягивался от 27 до 144 сут, причем даже у рыб на одном рыбоводном заводе. Чем ниже была температура воды после начала дифференцировки пола, тем меньшую сумму градусо-дней набирала молодь до начала превителлогенного роста ооцитов и тем менее продолжительным был период от начала роста ооцитов до выпуска мальков с рыбоводных предприятий. При любых условиях период превителлогенеза при развитии ооцитов начинается до завершения личиночного периода развития. Можно полагать, что в естественных и заводских условиях объем желтка в среднем от 2 до 10 % у личинок кеты служит хорошим внешним показателем начала роста ооцитов.

Благодарности

Автор выражает благодарность работникам рыбоводных заводов Е.А. Гринберг, А.В. Мамаевой, Г.В. Шишовой, которые в течение полного цикла фиксировали молодь кеты на своих предприятиях; главному рыбоводу Березняковского ЛРЗ О.А. Барковской за помощь в организации перевозки зародышей кеты в Санкт-Петербург, а также сотрудникам лаборатории экспериментальной ихтиологии СПбГУ К.Е. Федорову, А.А. Ивойлову, Н.О. Тихомировой и Н.В. Пименовой за помощь в содержании молоди кеты.

Финансирование работы

Работа не имела спонсорского финансирования.

Соблюдение этических стандартов

Фиксацию рыб проводили в соответствии с правилами Европейской Конвенции о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях (Страсбург, 18 марта 1986 г.).

Список литературы

- Городовская С.Б., Сушкевич А.С. Гаметогенез молоди кеты в периоды ранней морской и осенней миграции в Охотском море и некоторые гистоморфологические изменения в яичниках в 2014 году // Вестн. КамчатГТУ. — 2017. — № 39. — С. 46–54.
- Горяинов А.А., Лысенко А.В., Шатилина Т.А. Половозрелые двухлетки (0.1) кеты из зал. Петра Великого (Приморский край) // Бюл. № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 75–78.
- Грачев Л.Е. Изменение количества овоцитов у кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) во время морского периода жизни // Вопр. ихтиол. — 1971. — Т. 11, вып. 4. — С. 686–696.
- Захарова Н.И. Морфофункциональные закономерности раннего гаметогенеза радужной форели (*Salmo gairdneri* Rich.) при различном температурном режиме и рентгеновском облучении : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л. : ЛГУ, 1984. — 17 с.
- Зеленников О.В. Влияние закисления воды на гаметогенез радужной форели *Parasalmo mykiss* // Вопр. ихтиол. — 2003. — Т. 43, № 3. — С. 388–401.
- Зеленников О.В. Влияние закисления воды на становление и развитие воспроизводительной системы рыб в раннем онтогенезе : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — СПб. : ГосНИОРХ, 1997. — 19 с.

- Зеленников О.В.** О росте рыб и развитии их репродуктивной системы в условиях кислой среды // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Биология. — 1993. — Вып. 2(10). — С. 40–45.
- Зеленников О.В., Голод В.М.** Гаметогенез радужной форели *Parasalmo mykiss*, выращенной от вылупления до полового созревания при температуре около 20 °С // Вопр. ихтиол. — 2019. — Т. 59, № 1. — С. 68–79. DOI: 10.1134/S0042875219010193.
- Зеленников О.В., Федоров К.Е.** Ранний гаметогенез горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* при ее естественном и заводском воспроизводстве на островах Сахалин и Итуруп // Вопр. ихтиол. — 2005. — Т. 45, № 5. — С. 653–664.
- Иевлева М.Я.** Оценка темпа полового развития смолтов нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) р. Озерной (Камчатка) при прогнозировании возрастной структуры половозрелой части популяции // Вопр. ихтиол. — 1985. — Т. 25, № 3. — С. 452–458.
- Каев А.М., Каева В.Е.** Изменчивость плодовитости и размера икринок у кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в связи с размерно-возрастной структурой нерестовой части популяции // Вопр. ихтиол. — 1986. — Т. 26, № 6. — С. 955–964.
- Коломыцев В.С., Лапшина А.Е., Зеленников О.В.** Состояние яичников у молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) осенней и летней рас при выращивании на рыбободных заводах Сахалинской области // Биол. моря. — 2018. — Т. 44, № 1. — С. 36–40.
- Микулина Ю.А.** Исследование аномальных ооцитов у кеты и горбуши в связи с их искусственным воспроизводством : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : МГУТУ, 2007. — 24 с.
- Мосягина М.В., Зеленников О.В.** О роли стероидсекреторных клеток в регуляции развития гонад у молоди тихоокеанских лососей // Вопр. ихтиол. — 2006. — Т. 46, № 2. — С. 272–277.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л.** Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи : метод. указания. — Л. : ГосНИОРХ, 1991. — 102 с.
- Пахомова Н.А., Хлевная А.С.** Влияние температуры на гаметогенез у горбуши в период инверсии пола // Биология северных морей Европейской части СССР. — Апатиты : Кф. АН СССР, 1977. — С. 38–46.
- Персов Г.М.** Дифференцировка пола у рыб : моногр. — Л. : ЛГУ, 1975. — 148 с.
- Пукова Н.В.** Особенности строения и развития репродуктивной системы кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в жизненном цикле : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : ВНИРО, 2002. — 23 с.
- Седова М.А., Самарский В.Г., Павлов Е.Д.** Состояние гонад заводской молоди кеты (*Oncorhynchus keta*) в зависимости от сроков начала ее кормления // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2008. — Вып. 4. — С. 339–345.
- Хованский И.Е.** Эколого-физиологические и биотехнологические факторы эффективности лососеводства: на примере искусственного разведения тихоокеанских лососей на Северном побережье Охотского моря : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Хабаровск, 2006. — 47 с.
- Хоревин Л.Д.** Изменение плодовитости кеты юго-западного Сахалина в результате ее искусственного разведения // Биол. моря. — 1990. — Т. 16, № 1. — С. 60–66.
- Hirai N., Nanba A., Koshio M. et al.** Feminization of Japanese medaka (*Oryzias latipes*) exposed to 17 β -estradiol: formation of testis-ova and sex-transformation during early-ontogeny // Aquat. Toxicol. — 2006. — Vol. 77, № 1. — P. 78–86. DOI: 10.1016/j.aquatox.2005.11.001.
- Honma Y., Chiba A.** Another case of synchronous (balanced) hermaphroditism found in a chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum), from the Sea of Japan // Reports of the Sado Marine Biological Station Niigata University. — 1985. — № 15. — P. 27–30.
- Morita K., Morita S.H., Fukuwaka M., Matsuda H.** Rule of age and size at maturity of chum salmon (*Oncorhynchus keta*): implications of recent trends among *Oncorhynchus* spp. // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2005. — Vol. 62, № 12. — P. 2752–2759. DOI: 10.1139/F05-182.
- Onuma T.A., Sato S., Katsumata H. et al.** Activity of the pituitary-gonadal axis is increased prior to the onset of spawning migration of chum salmon // J. Exp. Biol. — 2009. — Vol. 212, № 1. — P. 56–70. DOI: 10.1242/jeb.021352.
- Piferrer F.** Endocrine sex control strategies for the feminization of teleost fish // Aquaculture. — 2001. — Vol. 197, Iss. 1–4. — P. 229–281. DOI: 10.1016/S0044-8486(01)00589-0.
- Sufi G.B., Mori K., Sato R.** Histochemical Study of Dehydrogenases Related to Steroidogenesis in the Tissues of the Fry and Juvenile of Chum Salmon *Oncorhynchus keta* // Tohoku J. Agr. Res. — 1978. — Vol. 29, № 1. — P. 44–61.

References

Gorodovskaya, S.B. and Sushkevich, A.S., Gametogenesis of juvenile chum salmon during the periods of early sea and autumn migration in the Sea of Okhotsk and some ovary histomorphologic changes in 2014, *Vestn. Kamchatskogo Gos. Tekh. Univ.*, 2017, no. 39, pp. 46–54.

Goryainov, A.A., Lysenko, A.V., and Shatilina, T.A., Mature two-year-old (0.1) chum salmon from Peter the Great Bay (Primorsky Krai), in *Byull. N 3 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoï programmy izucheniya tikhoookeanskikh lososei"* (Bull. No. 3 Implementation of "The Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008, pp. 75–78.

Grachev, L.E., Variations in the number of oocytes in chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walb.), *Vopr. Ikhtiol.*, 1971, vol. 11, no. 4, pp. 686–696.

Zakharova, N.I., Morpho-functional patterns of early gametogenesis in rainbow trout (*Salmo gairdneri* Rich.) under different temperature conditions and x-ray radiation, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Leningrad: Leningrad. Gos. Univ., 1984.

Zelennikov, O.V., The effects of water acidification on gametogenesis of the rainbow trout *Parasalmo mykiss*, *J. Ichthyol.*, 2003, vol. 43, no. 5, pp. 398–410.

Zelennikov, O.V., Influence of water acidification on formation and development of fish reproductive system in early ontogenesis, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, St. Petersburg: GosNIORKh, 1997.

Zelennikov, O.V., On the growth and development of the reproductive system in fish in acid water, *Vestn. S.-Peterb. Univ., Ser. 3: Biol.*, 1993, vol. 2, no. 10, pp. 40–45.

Zelennikov, O.V. and Golod, V.M., Gametogenesis of rainbow trout *Parasalmo mykiss* cultivated from hatching to sexual maturity at a temperature of approximately 20°C, *J. Ichthyol.*, 2019, vol. 59, no. 1, pp. 68–79. doi <https://doi.org/10.1134/S0032945219010181>

Zelennikov, O.V. and Fedorov, K.E., Early gametogenesis of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* during its natural reproduction in Sakhalin and Iturup Islands, *J. Ichthyol.*, 2005, vol. 45, no. 8, pp. 621–632.

Ievleva, M.Ya., Estimation of the sexual development rate in sockeye smolts, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae), from the Ozernaya River (Kamchatka) in predicting the age structure of the adult population, *Vopr. Ikhtiol.*, 1985, vol. 25, no. 3, pp. 452–458.

Kaev, A.M. and Kaeva V.E., Variability of fecundity and egg sizes in the chum *Oncorhynchus keta* (Walbaum) and pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) in relation to size-age structure of the spawning population, *Vopr. Ikhtiol.*, 1986, vol. 26, no. 6, pp. 955–964.

Kolomytsev, V.S., Lapshina, A.E., and Zelennikov, O.V., The condition of ovaries in hatchery-reared juvenile summer- and fall-run chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792), in Sakhalin Oblast, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2018, vol. 44, no. 1, pp. 36–41.

Mikulina, Yu.A., Study of abnormal oocytes in chum and pink salmon in relationship with their artificial reproduction, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: Mosk. Gos. Univ. Tekhnol. Upr., 2007.

Mosyagina, M.V. and Zelennikov, O.V., On the role of steroid-secreting cells in the regulation of gonad development in juvenile Pacific salmon, *J. Ichthyol.*, 2006, vol. 46, no. 3, pp. 265–270.

Murza, I.G. and Christoforov, O.L., *Opredeleniye stepeni zrelosti gonad i prognozirovaniye vozrasta dostizheniya polovoi zrelosti u atlanticheskogo lososya i kumzhi: metod. ukazaniya* (Estimation of the Gonads Maturity Stages and Prediction of the Age at Sexual Maturity in the Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) and Trout (*Salmo trutta* L.): Methodical Instructions), Leningrad: GosNIORKh, 1991.

Pakhomova, N.A. and Khlevnaya, A.S., Influence of temperature on gametogenesis in pink salmon during sex inversion, in *Biologiya severnykh morei Evropeiskoi chasti SSSR* (Biology of the Northern Seas in the European Part of the USSR), Apatity: Kol'sk. Fil. Akad. Nauk SSSR, 1977, pp. 38–46.

Persov, G.M., *Differentsirovka pola u ryb* (Sex Differentiation in Fish), Leningrad: Leningrad. Gos. Univ., 1975.

Pukova, N.V., Features of the structure and development of the reproductive system in the chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) during the life cycle, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: VNIRO, 2002.

Sedova, M.A., Samarskii, V.G., and Pavlov, E.D., State of gonads in hatchery-reared juveniles of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) depending on the timing of its feeding, in *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* (Vladimir Yakovlevich Levanidov's Biennial Memorial Meetings), Vladivostok: Dal'nauka, 2008, vol. 4, pp. 339–345.

Khovanskii, I.E., Ecological, physiological, and biotechnological factors of salmon breeding efficiency: using the example of artificial breeding of Pacific salmon on the northern coast of the Sea of Okhotsk, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Khabarovsk, 2006.

Khorevin, L.D., Changes in fecundity of chum salmon in southwest Sakhalin as a result of artificial culture, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1990, vol. 16, no. 1, pp. 51–57.

Hirai, N., Nanba, A., Koshio, M., Kondo, T., Morita, M., Tatarazako, N., Feminization of Japanese medaka (*Oryzias latipes*) exposed to 17β-estradiol: formation of testis-ova and sex-

transformation during early-ontogeny, *Aquat. Toxicol.*, 2006, vol. 77, no. 1, pp. 78–86. doi 10.1016/j.aquatox.2005.11.001

Honma, Y. and Chiba, A., Another case of synchronous (balanced) hermaphroditism found in a chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum), from the Sea of Japan, *Rep. Sado Mar. Biol. Stn. Niigata Univ.*, 1985, no. 15, pp. 27–30.

Morita, K., Morita, S.H., Fukuwaka, M., and Matsuda, H., Rule of age and size at maturity of chum salmon (*Oncorhynchus keta*): implications of recent trends among *Oncorhynchus* spp., *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2005, vol. 62, no. 12, pp. 2752–2759. doi 10.1139/F05-182

Onuma, T.A., Sato, S., Katsumata, H., Makino, K., Hu, W., Jodo, A., Davis, N.D., Dickey, J.T., Ban, M., Ando, H., Fukuwaka, M., Azumaya, T., Swanson, P., and Urano, A., Activity of the pituitary-gonadal axis is increased prior to the onset of spawning migration of chum salmon, *J. Exp. Biol.*, 2009, vol. 212, no. 1, pp. 56–70. doi 10.1242/jeb.021352

Piferrer, F., Endocrine sex control strategies for the feminization of teleost fish, *Aquaculture*, 2001, vol. 197, nos. 1–4, pp. 229–281. doi 10.1016/S0044-8486(01)00589-0

Sufi, G.B., Mori, K., and Sato, R., Histochemical study of dehydrogenases related to steroidogenesis in the tissues of the fry and juvenile of chum salmon *Oncorhynchus keta*, *Tohoku J. Agric. Res.*, 1978, vol. 29, no. 1, pp. 44–61.

Поступила в редакцию 17.05.2019 г.

После доработки 22.05.2019 г.

Принята к публикации 26.07.2019 г.