

Промысловые виды и их биология

УДК 597.442.591.147.8

Гаметогенез каспийской кумжи в течение периода первого полового созревания при создании маточного стадаО.В. Зеленников¹, Ю.К. Кузнецов¹, М.В. Мосягина², В.М. Голод³¹ Санкт-Петербургский государственный университет (ФГБОУ ВО «СПбГУ»), Санкт-Петербург² Санкт-петербургская академия ветеринарной медицины (ФГБОУ ВО «СПбГАВМ»), г. Санкт-Петербург³ Федеральный селекционно-генетический центр рыбоводства «Ропша» (ФСГЦР филиал ФГБУ «Главрыбвод»), пос. Ропша, Ленинградская область

E-mail: oleg_zelennikov@rambler.ru

Исследовали гаметогенез каспийской кумжи *Salmo trutta caspius* в течение периода первого полового созревания при создании маточного стада в условиях Федерального селекционно-генетического центра рыбоводства «Ропша». У самок период превителлогенеза ооцитов старшей генерации продолжается до возраста 19–20 мес, а период вителлогенеза — до возраста 45 мес, после чего наблюдали созревание всех исследованных особей. Половое созревание части самцов произошло в возрасте около 21,5 и всех самцов в возрасте около 35,5 мес и вновь в возрасте 45,5 мес. Поскольку мужские особи не могли самостоятельно отнереститься, в их гонадах два или три раза наблюдали процесс ликвидации всего объема зрелых спермиев. Темп роста рыб был невысоким, как это характерно для лососевых рыб при создании маточных стад; в возрасте 45,5 мес, когда полового созревания достигали рыбы обоих полов, их масса варьировала в диапазоне от 128 до 454 г. Карликовых самцов в подопытной группе не выявили, поскольку темп роста самок и самцов в течение всего периода выращивания не различался.

Ключевые слова: каспийский лосось *Salmo trutta caspius*, маточное стадо, яичники, ооциты, семенники.

ВВЕДЕНИЕ

В связи со значительным увеличением водопользования и зарегулированием стока рек в бассейне Каспийского моря [Абдусаматов, 2004; Гуссейнов и др., 2015] произошло значительное сокращение площади естественных нерестилищ каспийской кумжи *Salmo trutta caspius* Kessler, 1877, которая из

объекта промысла [Державин, 1941] превратилась в редкий и особо охраняемый вид [Красная книга Астраханской области, 2014]. Среди прочих мер по сохранению каспийской кумжи важное место занимает искусственное воспроизводство её молоди. Однако и для рыбоводной цели производителей зачастую оказывается недостаточно [Студен-

цова и др., 2006]. В этой связи актуальными остаются исследования, направленные на совершенствование биотехники воспроизводства кумжи.

Начиная с 2001 года на базе селекционно-генетического центра рыбоводства, расположенного в пос. Ропша Ленинградской области, было сформировано стадо каспийской кумжи. Наше исследование является частью этой работы, а её цель — выявить особенности полового созревания самок и самцов этой формы при длительном выращивании в условиях рыбоводного хозяйства. Сведения о состоянии гонад у каспийской кумжи в целом немногочисленные [Мурза, 1980; Мурза, Тамарина, 1981; Тамарина, 1985] при длительном содержании рыб нам не известны.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Формирование стада каспийского лосося было начато в 1998 году, с завоза икры на стадии пигментации глазных бокалов с племенного завода «Кабардино-Балкарский». Рыбы, гаметогенез которых исследовали мы, были в течение полного периода от оплодотворения и до полового созревания выращены уже в условиях ФСПЦ «Ропша».

Рыб до двухгодичного возраста выращивали на Мельничном участке цеха № 1 в пластиковых бассейнах размером от 2×2 до 6×6 м² при плотности посадки от 0,44 до 19,7 кг/м³ по мере роста рыб. Среднемесячная температура воды варьировала от 4,6 °С в феврале до 8,9 °С в июле. Начиная с трёхлетнего возраста, в летний период (с мая по сентябрь) рыб содержали в бассейнах Фабричного участка. Среднемесячная температура при этом повышалась до 16–17 °С. Рыб кормили гранулированным кормом производства «Биомар» — Inicio 917 и Tfico Alpha 790 с размером гранул 2 и 3 мм, соответственно, который задавали по возрасту согласно схеме, предложенной производителем.

Для проведения гистоморфологического анализа фрагменты яичников и семенников фиксировали в жидкости Буэна и затем обрабатывали по стандартной методике, заливая в смесь парафин-воск [Микодина и др., 2009]. Во всех случаях делали не менее 100 поперечных серийных срезов толщиной по

5 мкм, которые окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну. Уровень развития гонад оценивался по их массе, величине коэффициента зрелости (отношение массы гонад к общей массе тела, %), составу половых клеток, состоянию половых клеток старшей генерации, а у самок — и по диаметру ооцитов. У каждой самки под микроскопом с использованием программы «ImageJ» измеряли по 30 наиболее крупных ооцитов. Поскольку ооциты имеют овальную форму, за диаметр принимали полусумму длинной и короткой осей. Всего были исследованы гистологически гонады 217 особей каспийского лосося.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Развитие яичников. Исследование гонад у самок и самцов каспийской кумжи начали в возрасте 10 мес от вылупления, когда масса самок варьировала в диапазоне от 3,9 до 5,5 г в среднем составив 4,7 г (табл. 1). Фонд половых клеток у всех рыб был представлен гониями, ооцитами периодов ранней профазы мейоза и превителлогенеза, диаметр которых достигал 45–50 мкм.

В возрасте 13,5, 16 и 19 мес масса рыб прогрессивно возрастала в среднем до 6,0, 14,1 и 21,1 г, соответственно. Поскольку масса яичников увеличивалась одновременно с массой тела, величина коэффициента зрелости практически не изменялась. Старшую генерацию половых клеток у всех самок по-прежнему составляли ооциты периода превителлогенеза, диаметр которых в среднем увеличился до 133,1, 142,8 и 195,6 мкм соответственно возрасту (табл. 1). В возрасте 19 мес у самой крупной особи массой 35,1 г в отдельных ооцитах отметили кортикальные вакуоли, свидетельствующие о начале вакуолизации цитоплазмы. Отметим, что ооциты всех периодов развития у лососёвых рыб имеют сходный морфологический облик и были многократно проиллюстрированы в литературе, в том числе и нами [Зелеников, 1999; Коломыцев и др., 2018]. Поэтому в этой работе мы приведем лишь несколько рисунков, важных для изложения фактов.

У рыб в возрасте 21,5 мес состояние яичников оказалось чрезвычайно различ-

Таблица 1. Состояние яичников у самок каспийской кумжи, выращенной в течение первого полового созревания в условиях ФСГЦР «Ропша»

| Дата | Возраст, мес | Число рыб | Масса рыб, г | Длина рыб, см | Масса гонад, г | Коэффициент зрелости, % | Диаметр ооцитов, мкм | Стадия зрелости |
|-------|--------------|-----------|-----------------------|-----------------------|----------------------------|---------------------------|--------------------------|-------------------------|
| 10.01 | 10 | 5 | 4,7±0,3 3,9–5,5 | 7,7±0,1 7,3–7,9 | – | – | – | II |
| 23.04 | 13,5 | 9 | 6,0±0,7 2,9–8,9 | 8,4±0,3 6,8–9,3 | 0,013±0,001 0,008–0,019 | 0,23±0,02 0,16–0,39 | 133,1±1,4 110–160 | II |
| 01.07 | 16 | 5 | 14,1±2,5 9,3–21,3 | 10,4±0,3 9,6–11,2 | 0,027±0,003 0,020–0,035 | 0,20±0,02 0,17–0,26 | 142,8±2,1 110–180 | II |
| 02.10 | 19 | 7 | 21,1±3,4 7,9–35,1 | 12,4±0,7 9,4–14,3 | 0,054±0,005 0,040–0,080 | 0,29±0,04 0,18–0,56 | 195,6±2,5 145–230 | II |
| 18.12 | 21,5 | 4 | 22,1±3,6 12,0–28,7 | 12,5±6,6 10,5–13,2 | 0,051±0,005 0,039–0,060 | 0,24±0,03 0,17–0,32 | 205,0±5,1 192–209 | II |
| | | 3 | 78,4±21,3 44–117 | 18,7±1,8 15,7–21,9 | 0,147±0,048 0,080–0,240 | 0,18±0,01 0,16–0,20 | 335,0±26,0 290–380 | III |
| 05.04 | 25,5 | 5 | 85,0±9,4 70–118 | 19,1±0,7 17,8–21,2 | 0,16±0,03 0,11–0,28 | 0,18±0,01 0,16–0,24 | 313,8±23,7 240–455 | III |
| 01.07 | 28 | 4 | 63,6±17,9 18–104 | 16,9±1,7 12,3–19,7 | 0,28±0,11 0,08–0,52 | 0,45±0,11 0,16–0,71 | 581,5±101,0 260–790 | III |
| 05.10 | 31,5 | 5 | 126,0±25,5 64–188 | 20,7±1,3 17,4–24,0 | 1,00±0,20 0,63–1,72 | 0,82±0,07 0,68–0,98 | 784,0±57,6 550–1000 | III |
| 23.12 | 33,5 | 7 | 147,7±26,2 31–245 | 22,8±1,6 14,4–26,9 | 1,18±0,25 0,16–2,26 | 0,75±0,05 0,52–0,92 | 885,3±13,3 760–1020 | III |
| 20.04 | 37,5 | 4 | 179,2±19,3 125–212 | 24,7±0,9 22,0–26,0 | 2,00±0,32 1,4–2,6 | 1,11±0,09 0,84–1,24 | 1035,5±64,8 800–1230 | III |
| 30.06 | 40 | 6 | 184,2±25,3 117–280 | 21,7±1,1 18,7–25,2 | 2,76±0,36 1,75–3,87 | 1,52±0,10 1,20–1,86 | 1153,8±20,7 960–1340 | III |
| 13.10 | 43 | 7 | 286,8±29,2 142–389 | 28,9±1,0 27,5–31,5 | 32,5±3,8 13,0–45,4 | 11,27±0,73 8,36–14,17 | 2611,6±77,7 2000–3250 | III |
| 22.12 | 45,5 | 5 | 317,2±60,4 208–454 | 28,0±1,7 24,8–32,5 | 52,8±8,6 37,3–69,9 | 17,02±0,50 15,41–17,93 | 4600,0±2,7 3800–4300 | IV — 3 шт. V — 2 шт. |
| 19.04 | 49,5 | 4 | 273,7±27,9 218–328 | 30,5±1,1 28,6–32,7 | 2,2±0,2 1,8–2,6 | 0,89±0,10 0,61–1,11 | 717,0±25,0 610–845 | VI–III |
| 29.06 | 51,5 | 3 | 350,5±52,6 255–436 | 30,7±1,7 27,8–33,7 | 2,5±0,5 1,8–3,4 | 0,73±0,12 0,53–0,94 | 1026,4±23,9 825–1200 | III |

ным. У самых мелких особей массой от 12 до 28,7 г старшую генерацию половых клеток по-прежнему составляли ооциты периода превителлогенеза диаметром в среднем 205,0 мкм. У наиболее крупных рыб массой от 44 до 117 г ооциты старшей генерации вступили в период вакуолизации (рис. 1 а), а их диаметр оказался значительно больше — в среднем 335,0 мкм. Поскольку вакуолизацию цитоплазмы ооцитов выявили у самых крупных рыб, величина коэффициента

зрелости у них оказалась даже меньше, чем у рыб с ооцитами только периода превителлогенеза (табл. 1). В возрасте 25,5 мес ооциты в состоянии вакуолизации цитоплазмы были выявлены уже у всех исследованных самок, а у рыб в возрасте 28 мес, помимо вакуолей, в цитоплазме ооцитов присутствовали гранулы желтка (рис. 1 б). С появлением желточных гранул началось увеличение коэффициента зрелости, т. е. увеличение массы гонад начало опережать увеличение массы тела.

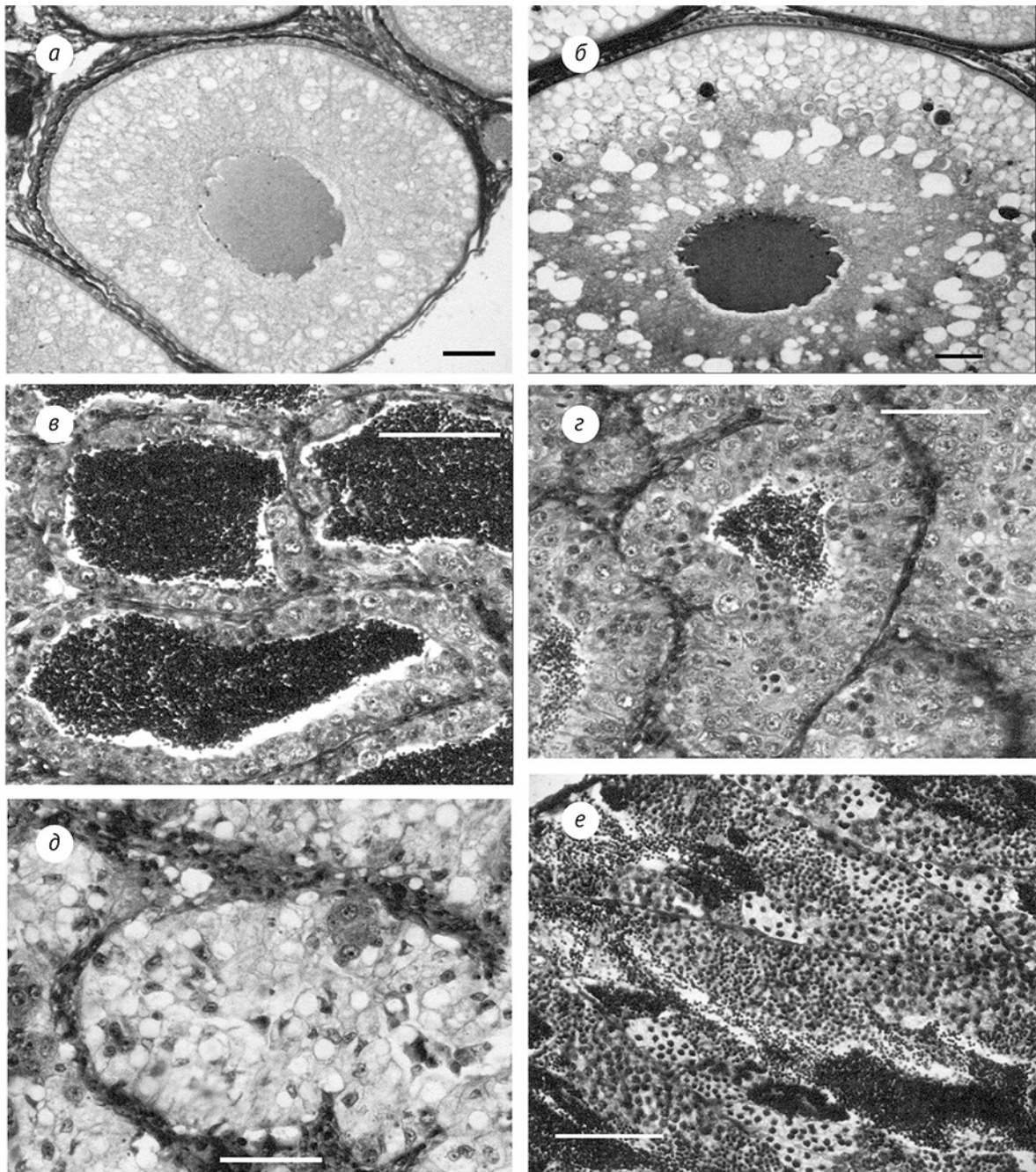


Рис. 1. Ооциты старшей генерации у самок каспийской кумжи в состоянии вакуолизации цитоплазмы в возрасте 25,5 мес (а) и начала периода вителлогенеза в возрасте 28 мес (б), а также ткань семенников у самцов в возрасте 25 мес (в, г, д) и 33,5 мес (е). Можно видеть уменьшение количества спермы в семенных канальцах и пузыревидные клетки (д).

(масштаб: 0,05 мм)

В дальнейшем, у рыб в возрасте от 31,5 до 40 мес наблюдали последовательный рост и развитие ооцитов периода вителлогенеза. В течение этого 9-месячного периода параметры, характеризующие состояние гонад, увеличились незначительно: масса гонад —

до 2,76 г, величина коэффициента зрелости до 1,52%, а диаметр ооцитов до 1153,8 мкм (табл. 1). Более значительные изменения репродуктивных показателей произошли в течение следующих трёх месяцев — в возрасте от 40 до 43 мес. В течение этого

периода масса гонад увеличилась в 12 раз в среднем до 32,5 г, величина коэффициента зрелости — в 7,5 раз до 11,27% и диаметр ооцитов — в 2,3 раза до 2611,6 мкм (табл. 1). Такой быстрый рост ооцитов явно свидетельствовал о скором завершении периода вителлогенеза. Действительно, половое созревание самок произошло к возрасту 45,5 мес. У двух особей к этому сроку уже произошла овуляция и вся масса икры находилась в полости тела. Еще у трёх самок гонады находились в IV стадии зрелости. Величина коэффициента зрелости у всех рыб (в среднем — 17,02%) была наибольшей, а диаметр ооцитов и овулированных яиц варьировал в диапазоне от 3800 до 4300 мкм. О том, что к этому возрасту произошло созревание всех самок, свидетельствовало и состояние рыб, исследованных позже, в возрасте 49,5 и 51,5 мес.

Так, в возрасте 49,5 мес состояние всех самок соответствовало VI–III стадии. В полости тела ещё оставались овулированные икринки от 15 до 116 шт. В гонадах можно было видеть массу запустевших фолликулов и резорбцию редких невыметанных ооцитов. Старшая генерация развивающихся ооцитов находилась в фазе вакуолизации цитоплазмы. Их диаметр варьировал от 610 до 845 мкм в среднем составив 717,0 мкм (табл. 1). Величина коэффициента зрелости — 0,89% соответствовала таковой у лососёвых рыб с ооцитами начала периода вителлогенеза. К возрасту 51,5 мес процесс ликвидации невыметанных икринок в основном завершился, хотя местами ещё встречались скопления соединительной ткани и крупные расширенные кровеносные сосуды, свидетельствующие о недавней активности восстановительных процессов в гонадах. В ооцитах старшей генерации, помимо жировых вакуолей, уже присутствовали желточные гранулы. Диаметр ооцитов в среднем увеличился до 1026,4 мкм (табл. 1).

Развитие семенников. В возрасте 10 и 13,5 мес масса самцов каспийского лосося в среднем была такой же, как и у самок (табл. 2). В семенниках всех исследованных рыб присутствовали только гонии, число ко-

торых постепенно увеличивалось в результате митотических делений. Качественные различия в состоянии семенников у разных рыб выявили в возрасте 16 мес. У семи особей отметили начало формирования семенных канальцев, но фонд половых клеток по-прежнему составляли только гонии. У трёх рыб наблюдали волну активного сперматогенеза. В их семенниках, помимо гониев, присутствовали сперматоциты. Вместе с тем масса гонад — у рыб первой группы от 0,096 до 0,198 г и у рыб второй группы — от 0,266 до 0,512 г различалась ещё не существенно, поэтому данные по рыбам обеих групп в таблице объединили (табл. 2).

В возрасте 19 мес состояние семенников у разных рыб различалось более существенно. У пяти самых мелких самцов массой от 16,6 до 33,5 мг фонд половых клеток по-прежнему составили только гонии. У трёх самых крупных рыб в этом возрасте массой 40,0, 47,0 и 61,1 г масса гонад составила 0,80, 3,52 и 3,88 г, соответственно, а в семенниках присутствовали клетки разных состояний — от сперматогоний типа А до сперматид включительно. И, наконец, максимальные различия в состоянии семенников у разных особей были выявлены в возрасте 21,5 мес. У пяти рыб с очень различной массой тела — от 14,1 до 61,5 г фонд половых клеток был представлен гониями. Ещё у двух рыб с массой — 33,8 и 72,6 г в гонадах отметили все половые клетки от гониев до зрелых спермиев. Состояние гонад ещё одного самца соответствовало V стадии зрелости. При массе рыбы 69 г масса его семенников составила 14 г, а величина коэффициента зрелости — 20,3%. Эти значения могли быть больше, но часть спермы вытекла в ходе препарирования гонад и фиксации.

В возрасте 25,5 мес у двух рыб в семенниках по-прежнему присутствовали только гонии. Гистологические картины семенников остальных самцов свидетельствовали о том, что все они к этому возрасту достигли половой зрелости; в их гонадах одновременно наблюдали разные этапы процесса избавления от масс спермиев (рис. 1 в, г) и размножение гониев. Удаление «старых» сперматогониев происходило благодаря деятельности

Таблица 2. Состояние семенников у самцов каспийской кумжи, выращенной в течение первых трёх репродуктивных циклов в условиях ФСГЦР «Ропша»

| Дата | Возраст, мес | Число рыб | Масса рыб, г | Длина рыб, см | Масса гонад, г | Коэф-фициент зрелости, % | Стадия зрелости |
|-------|--------------|-----------|-----------------------|-----------------------|----------------------------|--------------------------|-----------------------------|
| 10.01 | 10 | 7 | 4,7±0,3 3,6–5,9 | 7,77±0,17 7,2–8,5 | – | – | II |
| 23.04 | 13,5 | 5 | 6,0±0,8 3,9–8,8 | 8,34±0,37 7,4–9,5 | 0,043±0,001 0,017–0,080 | 0,71±0,11 0,38–0,94 | II |
| 01.07 | 16 | 10 | 17,1±2,4 8,1–30,5 | 11,3±0,5 9,2–14,0 | 0,232±0,055 0,076–0,512 | 1,35±0,19 0,49–1,88 | II – 7 шт. III – 3 шт. |
| 02.10 | 19 | 5 | 26,5±3,2 16,6–33,5 | 14,3±0,5 115–143 | 0,230±0,039 0,160–0,380 | 0,87±0,09 0,58–1,13 | II |
| | | 3 | 49,4±6,2 40,0–61,1 | 16,1±0,3 15,2–17,0 | 2,733±0,972 0,800–3,880 | 5,28±1,67 2,00–7,49 | III |
| 18.12 | 21,5 | 5 | 30,4±8,9 14,1–61,2 | 13,5±1,2 11,0–17,6 | 0,19±0,06 0,09–0,41 | 0,76±0,18 0,16–1,13 | II |
| | | 2 | 33,8–72,6 | 14,1–18,3 | 0,68–1,60 | 2,01–2,20 | III |
| | | 1 | 69 | 17,8 | 14,0 | 20,29 | V |
| 05.04 | 25,5 | 10 | 93,9±12,1 53–183 | 19,3±0,7 16,5–24,4 | 0,32±0,05 0,11–0,61 | 0,34±0,04 0,16–0,53 | II – 2 шт. VI–II – 8 шт. |
| 01.07 | 28 | 11 | 122,8±25,0 23–316 | 20,4±1,3 12,8–28,4 | 5,31±1,19 1,10–14,64 | 4,36±0,53 2,29–6,26 | III |
| 05.10 | 31,5 | 10 | 149,8±12,2 81–208 | 21,9±0,6 17,9–25,0 | 6,96±0,97 2,24–10,86 | 4,50±0,44 2,76–7,53 | III |
| 23.12 | 33,5 | 9 | 136,7±12,9 94–206 | 22,8±0,8 20,6–26,4 | 4,62±0,60 2,74–7,70 | 3,34±0,22 2,58–4,42 | III |
| 20.04 | 37,5 | 11 | 151,5±10,7 115–204 | 22,9±1,1 20,5–26,5 | 0,84±0,12 0,40–1,80 | 0,55±0,06 0,32–0,89 | VI–II |
| 30.06 | 40 | 9 | 187,1±31,0 93–338 | 21,4±1,3 16,8–26,9 | 1,32±0,30 0,56–3,30 | 0,72±0,11 0,39–1,26 | III |
| 13.10 | 43 | 8 | 347,5±49,8 150–503 | 30,1±1,5 23,5–34,5 | 29,40±4,42 11,2–42,8 | 8,42±0,54 6,01–10,93 | III |
| 22.12 | 45,5 | 5 | 263,7±56,0 128–429 | 25,9±1,7 20,8–30,2 | 10,84±2,14 4,40–17,00 | 4,34±0,67 2,33–6,21 | III – 1 шт V – 4 шт |
| 19.04 | 49,5 | 1 | 195 | 26,2 | 0,20 | 0,10 | II |
| | | 5 | 348,5±35,4 262–420 | 31,1±2,6 28,6–42,0 | 6,78±1,21 2,7–10,2 | 1,91±0,26 1,03–2,49 | V |
| 29.06 | 51,5 | 7 | 424,7±36,2 305–578 | 32,1±1,1 28,3–36,8 | 3,74±0,92 2,10–8,10 | 0,95±0,37 0,50–2,65 | III |

фолликулярных клеток, выстилающих стенки семенных канальцев. Кроме этого, у всех самцов присутствовали пузырьвидные клетки (рис. 1д), характеризующиеся наличием большой вакуоли, оттесняющей к одному из краёв клетки её ядро, и узкий слой цитоплазмы.

К возрасту 28 мес резорбция спермиев предыдущего срока созревания заверши-

лась, и следов деструктивных процессов в гонадах не наблюдалось. Интересно отметить, что масса рыб в этом возрасте оказалась весьма различной от 23 до 316 г, однако состояние семенников у всех особей было практически одинаковым — в гонадах присутствовали половые клетки всех состояний от сперматогониев до зрелых спермиев. В результате масса гонад за последние

2,5 мес увеличилась в 16,5 раз — в среднем до 5,31 г, а величина коэффициента зрелости в 12,8 раза — до 4,36% (табл. 2). У рыб в возрасте 31,5 и 33,5 мес репродуктивные показатели были практически такими же, как и у рыб в возрасте 28 мес. В семенниках присутствовали все половые клетки от гониев до зрелых спермиев; при надавливании на брюшко и извлечении семенников часть спермы вытекала. Такое состояние определяется, как поздняя III стадия. Впрочем, следует подчеркнуть, что состояние семенников у отдельных рыб могло различаться весьма существенно — у одних практически всю площадь гонад на поперечных срезах занимала масса зрелых спермиев, тогда, как у других преобладали клетки на более ранних этапах сперматогенеза (рис. 1е). В возрасте 33,5 мес вновь наблюдали начальные этапы резорбции спермы, описанные ранее.

В дальнейшем мы проследили за ликвидацией массы спермы у рыб до возраста 37,5–40 мес, новое половое созревание к возрасту 45,5 мес, когда масса гонад — в среднем 29,4 г и коэффициент зрелости — 8,42% были наиболее значительными (табл. 2) и вновь значительное уменьшение этих показателей — до 3,74 г и 0,97% у рыб в возрасте 51,5 мес, сопровождавшее ликвидацию не востребованной спермы. В возрасте 49,5 мес обнаружили самца, гистологическая организация ткани семенника которого, в частности, расширенные семенные каналцы, позволили предположить, что ранее он уже достигал полового созревания и пропускал очередной репродуктивный цикл. Это хорошо известно для лососёвых рыб, в том числе и для каспийской кумжи [Тамарина, 1985].

ОБСУЖДЕНИЕ

Суммируя полученные данные, мы можем заключить, что у самок каспийской кумжи в ходе первого полового созревания период превителлогенного роста ооцитов ориентировочно продлился до возраста 19–20 мес, а период вителлогенеза — до возраста 45 мес, когда впервые выявили рыб, достигших полового созревания. У самцов мы у одних рыб два, у других рыб три раза наблюдали половое созревание и процесс ликвидации

массы спермиев в семенниках в возрасте около 21,5, 35,5 и 45,5 мес.

Оценивая оогенез каспийской кумжи, мы можем заключить, что его темп оказался таким же, как и у рыб в условиях естественного ареала, только если рассматривать наиболее скороспелых особей. Ведь если в условиях селекционно-генетического центра переход из II в III стадию зрелости в возрасте 1+ — 2 года наблюдали у всех самок, то на рыболовных заводах Азербайджана [Мурза, 1980] или Кабардино-Балкарии [Мурза, Тамарина, 1981; Тамарина, 1985] это происходило у части особей. Понятно, что и половое созревание самок каспийской кумжи популяции реки Терек осуществляется в возрасте 3–5 лет [Державин, 1941; Тамарин, 1985], хотя на фоне гидростроительства в послевоенные годы и наметилось омоложение стада [Тамарин, 1985]. Таким образом, достижение полового созревания у самок каспийской кумжи исходно терского происхождения в возрасте 3+ является очень быстрым для данной формы.

Интересным является также одновременное половое созревание у самок кумжи. Ранее, работая с радужной форелью, мы установили, что только наиболее оптимальные условия содержания обеспечивают одновременное половое созревание рыб одного поколения [Зеленников, 1997; 2003; Зеленников, Голод, 2019].

Говоря о возрасте полового созревания самцов, в первую очередь, вспомним, что каспийская кумжа, обитая в центре происхождения всей группы благородных лососей [Пипоян, 2012] даже в пределах своего вида отличается наиболее сложной популяционной организацией [Дорофеева, 1998; Якимов, 2002], где «ручьевые, озёрные форели и каспийская кумжа суть только формы одного вида, которому присущи все переходы» [Магомедов, 2002]. Её отличительной особенностью является значительное преобладание самок — 80–90% среди проходных особей, тогда как большинство самцов достигает полового созревания, не выходя в морскую воду [Державин, 1941; Якимов, 2002]. В свою очередь, именно в стаде реки Терек по сравнению с другими каспийскими попу-

ляциями кумжи наблюдается максимальный дефицит мужских особей, как среди мигрирующей в море молоди — 6–9%, так и среди проходных производителей — 5,4% [Лукьянов, Тамарин, 1990].

Самцов проходных лососей, созревающих в пресной воде, называют карликовыми, в том числе и применительно к каспийской кумже [Протасов, Козлова, 1957]. Показано, что доля жилых особей в популяциях кумжи может увеличиваться со временем [Павлов и др., 2017], поскольку сама эта форма формируется изначально доминантными особями [Павлов и др., 2012].

Известно, что первоначально темп роста карликовых самцов может быть как ниже, например, у атлантического лосося [Христофоров, Мурза, 2005] или кумжи [Павлов и др., 2012], так и значительно выше, например, у мальмы [Груздева и др., 2017] или симы [Погодин и др., 2019], чем у будущих проходных особей. Но в любом случае карликовыми самцы становятся, оставаясь в пресной воде, когда темп их роста оказывается замедленным по сравнению с темпом роста рыб, нагуливающих в морской среде. Однако совсем другая картина выявляется при выращивании рыб в одинаковых условиях при исключении возможности выйти в морскую среду. Выращивая в одинаковых условиях каспийскую кумжу, у которой в природной популяции практически все мужские особи представлены карликовыми самцами, мы, среди 124 рыб не выявили ни одного самца, подходящего под определение карликового [Берг, 1937]. На протяжении всего периода выращивания темп роста самок и самцов оставался сходным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По совокупности полученных фактов и высказанных соображений мы можем сделать следующее заключение. У каспийской кумжи при выращивании в условиях селекционно-генетического центра рыбоводства «Ропша» сохранились видовые особенности

развития гонад, присущие им в естественном ареале. При этом как самки, так и самцы достигали полового созревания при сравнительно небольшой массе, как это и характерно для лососёвых рыб при исключении морского периода жизни. Неожиданным представляется сравнительно высокий темп оогенеза у каспийской кумжи и половое созревание самок в возрасте 3+, а также специфика развития самцов, созревших в более раннем возрасте. Поскольку темп роста рыб обоих полов был одинаковым, то самцов, очевидно, можно назвать скороспелыми, но название «карликовый» применительно к ним оказывается формально неправильным.

При выраженном снижении рыбопродуктивности в каспийском регионе в связи с водопользованием и дефиците производителей каспийской кумжи для рыбоводных целей в настоящее время формирование её маточного стада может быть одним из решений для бесперебойного воспроизводства молоди. Можно предполагать, что при создании маточных стад этой формы в пределах её естественного ареала, темп полового созревания рыб будет столь же высоким, даже если в ходе выращивания у каспийской кумжи, как и у родственной ей черноморской кумжи, будет наблюдаться разный темп гаметогенеза у особей потенциально резидентных и проходных форм [Павлов и др., 2014]. В целом, применительно именно к каспийской кумже, наличие жилых форм представляется не минусом, снижающим эффективность рыбоводного усилия, а плюсом. Ведь каспийская кумжа занесена в красную книгу всех прикаспийских стран, на территории которых она встречается и при её воспроизводстве речь идёт не о пополнении промыслового стада, а спасении вида во всех его разнообразных формах и, в первую очередь, о реинтродукции кумжи в те реки, где её популяции оказались утраченными.

ЛИТЕРАТУРА

- Абдусаматов А.С. 2004. Современное состояние и эколого-экономические перспективы развития рыбного хозяйства Западно-Каспийского региона России. Автореф. дис. ... док. биол. наук. Махачкала: ДГУ. 46 с.
- Берг Л.С. 1937. Карликовые самцы у рыб // Природа, № 8. С. 96–100.
- Груздева М.А., Кузицин К.В., Павлов Е.Д., Буш А.Г., Белова Н.В., Поляков М.П., Малютин А.М., Павлов Д.С. 2017. Морфофизиологические закономерности формирования жизненных стратегий мальмы *Salvelinus malma* Камчатки // Вопросы ихтиологии. Т. 57. Вып. 5. С. 534–552.
- Гусейнов М.К., Гусейнов К.М., Гасанова А.Ш. 2015. О биологических ресурсах Каспия // Юг России: экология, развитие. Т. 10. № 2. С. 38–53.
- Державин А.Н. 1941. Воспроизводство запасов каспийского лосося. Баку: Аз. ФАН, 74 с.
- Дорофеева Е.А. 1998. Систематика и история расселения европейских лососей рода *Salmo* // Вопросы ихтиологии. Т. 38. Вып. 4. С. 437–447.
- Зеленников О.В. 1997. Влияние закисления воды на становление и развитие воспроизводительной системы рыб в раннем онтогенезе: Автореф дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГосНИОРХ, 19 с.
- Зеленников О.В. 1999. Гаметогенез радужной форели *Oncorhynchus mykiss*, выращенной в системе с обратным водоснабжением от вылупления до полового созревания при оптимальной температуре // Вопросы ихтиологии. Т. 39. Вып. 1. С. 89–97.
- Зеленников О.В. 2003. Влияние закисления воды на гаметогенез радужной форели *Parasalmo mykiss* // Вопросы ихтиологии Т. 43. № 3. С. 388–401.
- Зеленников О.В., Голод В.М. 2019. Гаметогенез радужной форели *Parasalmo mykiss*, выращенной от вылупления до полового созревания при температуре около 20 °С // Вопросы ихтиологии Т. 59. Вып. 1. С. 68–79.
- Коломыцев В.С., Лапина А.Е., Зеленников О.В. 2018. Состояние яичников у молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) осенней и летней рас при ее выращивании на рыбоводных заводах Сахалинской области // Биология моря. Т. 44. № 1. С. 36–40.
- Красная книга Астраханской области. 2014. Астрахань: АГУ. 413 с.
- Лукьянов А.С., Томарин А.Е. 1990. Воспроизводство каспийской кумжи, как повысить эффективность // Рыбное хозяйство. № 10. С. 36–39.
- Магомедов Г.М. 2002. Биологические основы развития лососеводства в водоемах Дагестана. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Махачкала. 63 с.
- Микодина, Е.В., Седова, М.А., Чмилевский, Д.А. Микунин А.Е., Пянова С.В., Полуэктова О.Г. 2009. Гистология для ихтиологов. Опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО. 112 с.
- Мурза И.Г. 1980. Закономерности развития гонад у молоди каспийской кумжи *Salmo trutta caspius* Kessler при выращивании на рыбоводных заводах Азербайджана // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. Вып. 149. С. 91–100.
- Мурза И.Г., Тамарина Ю.А. 1982. Развитие гонад у молоди каспийской кумжи в заводских условиях. // Рыбное хозяйство. № 2. С. 39–40.
- Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. 2012. Различия размерных и весовых показателей и особенностей питания заводской молоди черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax* Pall.) из двух пространственных группировок // ДАН. Т. 445. № 4. С. 479–481.
- Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Костин В.В., Пономарева В.Ю. 2014. Цитологическое состояние гонад и уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у двух фенотипических форм молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* // Вопр. ихтиологии. Т. 54. Вып. 4. С. 470–478.
- Павлов Д.С., Костин В.В., Павлов Е.Д. 2017. О карликовых особях черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* // Тез. Межд. конф. «Лососёвые рыбы: биология, охрана и воспроизводство», Петрозаводск 18–22 сент. С. 116–117.
- Пипоян С. 2012. Ихтиофауна Армении. Этапы формирования и современное состояние. Saarbrücken: Palmarium Acad. Publ., 538 с.
- Погодин В.П., Борзов С.И., Мякишев М.С., Вараксин И.А., Зеленников О.В. 2019. Опыт двухлетнего выращивания молоди симы *Oncorhynchus masu* на рыбоводном заводе острова Итуруп // Известия ТИНРО. Т. 196. С. 182–192.
- Протасов А.А., Козлова П.П. 1957. Опыт оплодотворения икры у курьинского лосося молоками проходного самца и карликового самца, выращенного в искусственных условиях // Информ. сборник № 1. М.: ВНИРО. С. 56–61.
- Студенцова Н.А., Ломакина О.А., Зюзина О.Н. 2006. Расчет возможности реаклиматизации каспийской кумжи (*Salmo salar caspinus* Kessler) методом математического моделирования // Известия вузов. Пищевая технология. № 1. С. 113–115.
- Тамарин А.Е. 1985. Морфобиологические показатели кумжи *Salmo trutta caspius* Kessler реки Терек // Морфология и систематика лососевидных рыб. Л.: Наука. С. 26–36.
- Тамарина Ю.А. 1985. Гаметогенез кумжи реки Терек *Salmo trutta caspius* Kessler при заводском выращивании // Морфология и систематика лососевидных рыб. Л.: Наука. С. 62–70.
- Христофоров О.Л., Мурза И.Г. 2005. Рост и смолтификация у атлантического лосося *Salmo salar* L. при современных условиях выращивания на Невском рыбоводном заводе // Мат. Межд. конф. «Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов». Петрозаводск. С. 187–196.
- Якимов А.В. 2002. Экология и биология ручьевой форели (*Salmo trutta morpha fario* L., 1758) в условиях Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарии) Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Ростов-на-Дону: АзНИИРХ. 24 с.

Поступила в редакцию 16.05.2019 г.
Принята после рецензии 07.06.2019 г.

Commercial species and their biology

**Gametogenesis of brown trout *Salmo trutta caspius*
during the period of the first sexual maturation
at the establishment of the brood stock**

O. V. Zelennikov¹, Yu. K. Kuznetsov¹, M. V. Mosyagina², V. M. Golod³

¹ St-Petersburg State University (FSBEI HE «PSbSU»), St-Petersburg

² St. Petersburg State Academy of Veterinary Medicine (FSBEI HE «PSbSAVM»), St-Petersburg

³ Federal Selection and Genetic Center for Fish Culture «Ropsha» (FSGCFC branch of FGBU «Glavyrbvod»), p. n. Ropsha, Leningrad reg.

E-mail: oleg_zelennikov@rambler.ru

Gametogenesis of brown trout *Salmo trutta caspius* was studied during the period of the first sexual maturation at the establishment of the brood stock at Federal artificial selection-genetics center of fish breeding «Ropsha». In females, the period of previtellogenesis in the oocytes of elder generation lasts till the age of 19–20 months, and the period of vitellogenesis till the age of 45 months. After that, the maturation of all the individuals studied was observed. Sexual maturation of the part of males took place at the age of nearly 21.5 months and in all of the males at approximately 35.5 months and again at the age of 45.5 months. Since the males could not spawn alone by themselves, the elimination of all the volume of ripe spermatozoa was observed in their gonads two or three times. The growth rate was not high, which is characteristic of salmonid fishes at the establishment of brood stocks; at the age of 45,5 months, when the fishes of both sexes reached sexual maturity, their body mass varied at the range of 128 to 454 g. The dwarf males were not observed in the experimental group, because the growth rate did not differ in males and females during all the period of growing.

Keywords: brown trout *Salmo trutta caspius*, broodstock, ovaries, oocytes, testicles.

REFERENCES

- Abdusamadov A.S.* 2004. Sovremennoe sostoyanie i ekologo-ekonomicheskie perspektivy razvitiya rybnogo hozyajstva Zapadno-Kaspijskogo regiona Rossii [The current state and ecological and economic prospects for the development of the fisheries of the Western Caspian region of Russia]. Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. Mahachkala: DGU. 46 s.
- Berg L.S.* 1937. Karlikovye samcy u ryb [Dwarf males in fish] // *Priroda*, № 8. S. 96–100.
- Gruzdeva M.A., Kuzishchin K.V., Pavlov E.D., Bush A.G., Belova N.V., Polyakov M.P., Malyutina A.M., Pavlov D.S.* 2017. Morfofiziologicheskie zakonomernosti formirovaniya zhiznennyh strategij mal'my *Salvelinus malma* Kamchatki [Morphophysiological patterns in the formation of the life strategies of the Kamchatka Malvel *Salvelinus malma*] // *Voprosy ihtiologii*. T. 57. Vyp. 5. S. 534–552.
- Gusejnov M.K., Gusejnov K.M., Gasanova A. Sh.* 2015. O biologicheskikh resursah Kaspiya [On the biological resources of the Caspian Sea] // *Yug Rossii: ekologiya, razvitie*. T. 10. № 2. S. 38–53.
- Derzhavin A.N.* 1941. Vosproizvodstvo zapasov kaspijskogo lososya. [Reproduction of Caspian salmon stocks]. Baku: Az. FAN, 74 s.
- Dorofeeva E.A.* 1998. Sistematika i istoriya rasseleniya evropejskih lososej roda *Salmo* [Systematics and history of settlement of European salmon of the genus *Salmo*] // *Voprosy ihtiologii*. T. 38. Vyp. 4. S. 437–447.

- Zelennikov O. V. 1997. Vliyanie zakisleniya vody na stanovlenie i razvitie vosproizvoditel'noj sistemy ryb v rannem ontogeneze: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. SPb.: GosNIORH, 19 s.
- Zelennikov O. V. 1999. Gametogenez raduzhnoj foreli *Onchorynchus mykiss*, vyrashchennoj v si-steme s oborotnym vodosnabzheniem ot vylupleniya do polovogo sozrevaniya pri opti-mal'noj temperature [Gametogenesis of *Parasalmo mykiss* cultivated in the system with circulating water supply from hatching to sexual maturation at optimum temperature] // Voprosy ikhtiologii. T. 39. Vyp.1. S. 89–97.
- Zelennikov O. V. 2003. Vliyanie zakisleniya vody na gametogenez raduzhnoj foreli *Parasalmo mykiss* [Effect of water acidification on gametogenesis of rainbow trout *Parasalmo mykiss*] // Voprosy ikhtiologii. T. 43. Vyp. 3. S. 388–401.
- Zelennikov O. V., Golod V. M. 2019. Gametogenez raduzhnoj foreli *Parasalmo mykiss*, vyrashchennoj ot vylupleniya do polovogo sozrevaniya pri temperature okolo 20oS [Gametogenesis of Rainbow Trout *Parasalmo mykiss* Cultivated from Hatching to Sexual Maturity at a Temperature of Approximately 20 °C] // Voprosy ikhtiologii. T. 59. Vyp. 1. S. 68–79.
- Kolomycev V. S., Lapshina A. E., Zelennikov O. V. 2018. Sostoyanie yaichnikov u molodi kety *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) osennej i letnej ras pri ee vyrashchivanii na rybovodnyh zavodah Sahalinskoj oblasti [The state of the ovaries in juvenile chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) of the autumn and summer races when it is grown at fish farms in the Sakhalin region] // Biologiya moray. T. 44. № 1. S. 36–40.
- Krasnaya kniga Astrahanskoj oblasti, Astrahan' [The Red Book of the Astrakhan region]. 2014. Astrakhan: AGU. 413 s.
- Luk'yanov A. S., Tomarin A. E. 1990. Vosproizvodstvo kaspjskoj kumzhi, kak povysit' effektivnost' [Reproduction of Caspian Trout, How to Increase Efficiency] // Rybnoe hoz'yajstvo. № 10. S. 36–39.
- Magomedov G. M. 2002. Biologicheskie osnovy razvitiya lososevodstva v vodoemah Dagestana. [Biological basis for the development of salmon in the waters of Dagestan] Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. Mahachkala. 63 s.
- Mikodina, E. V., Sedova, M. A., Chmilevskij, D. A., Mikulin A. E., P'yanova S. V., Poluehktova O. G. 2009. Gistologiya dlya ikhtologov. Opyt i soveti. [Histology for ichthyologists. Experience and Advice] M.: Izd-vo VNIRO. 112 s.
- Murza I. G. 1980. Zakonomernosti razvitiya gonad u molodi kaspjskoj kumzhi *Salmo trutta caspius* Kessler pri vyrashchivanii na rybovodnyh zavodah Azerbajdzhana [Patterns of gonad development in juvenile Caspian trout *Salmo trutta caspius* Kessler when grown at fish farms in Azerbaijan] // Sb. nauch. trudov GosNIORKH. Vyp. 149. S. 91–100.
- Murza I. G., Tamarina Yu. A. 1982. Razvitie gonad u molodi kaspjskoj kumzhi v zavodskih usloviyah. [Gonad development in young Caspian trout in factory conditions] // Rybnoe hoz-vo. № 2. S. 39–40.
- Pavlov D. S., Kostin V. V., Ponomareva V. Yu. 2012. Razlichiya razmernih i vesovyh pokazatelej i osobennostej pitaniya zavodskoj molodi chernomorskoj kumzhi (*Salmo trutta labrax* Pall.) iz dvuh prostranstvennyh gruppirovok [Differences in size and weight indices and feeding habits of plant fry of the Black Sea trout (*Salmo trutta labrax* Pall.) from two spatial groupings] // DAN. T. 445. № 4. S. 479–481.
- Pavlov D. S., Pavlov E. D., Ganzha E. V., Kostin V. V., Ponomaryova V. YU. 2014. Citologicheskoe sostoyanie gonad i uroven' tireoidnyh i polovyh steroidnyh gormonov u dvuh fenotipicheskikh form molodi chernomorskoj kumzhi *Salmo trutta labrax* [Cytological state of the gonads and the level of thyroid and sex steroid hormones in two phenotypic forms of the juvenile Black Sea trout *Salmo trutta labrax*] // Voprosy ihtologii. T. 54. Vyp. 4. S. 470–478.
- Pavlov D. S., Kostin V. V., Pavlov E. D. 2017. O karlikovyh osobyah chernomorskoj kumzhi *Salmo trutta labrax* [About dwarf specimens of the Black Sea trout *Salmo trutta labrax*] // Tez. mezhd. konf. «Lososevye ryby: biologiya, ohrana i vosproizvodstvo», Petrozavodsk 18–22 sent. S. 116–117.
- Pipoyan S. 2012. Ihtiofauna Armenii. Etapy formirovaniya i sovremennoe sostoyanie. [Ichthyofauna of Armenia. Stages of formation and current status] Saarbrucken: Palmarium Acad. Publ., 538 s.
- Pogodin V. P., Borzov S. I., Myakishev M. S., Varaksin I. A., Zelennikov O. V. 2019. Opyt dvuhletnego vyrashchivaniya molodi simy *Oncorhynchus masu* na rybovodnom zavode ostrova Iturup [Two-year-old breeding experience of *Oncorhynchus masu* fry at the Iturup fish farm] // Izvestiya TINRO. T. 196. S. 182–192.
- Protasov A. A., Kozlova P. P. 1957. Opyt oplodotvoreniya ikry u kur'inskogo lososya molokami prohodnogo samcv i karlikovogo samca, vyrashchennogo v iskusstvennyh usloviyah. [Experience of fertilization of caviar in Kurya salmon with milks passing males and a dwarf male grown under artificial conditions. Inform. collection number] Inform. sbornik № 1. M.: VNIRO. S. 56–61.
- Studencova N. A., Lomakina O. A., Zyuzina O. N. 2006. Raschet vozmozhnosti reaktivatsii kaspjskoj kumzhi (*Salmo salar caspinus* Kessler) metodom matematicheskogo modelirovaniya [Calculation of the possibility of reactivating Caspian trout (*Salmo salar caspinus* Kessler) using mathematical modeling] // Izvestiya vuzov. Pishchevaya tekhnologiya. № 1. S. 113–115.
- Tamarin A. E. 1985. Morfobiologicheskie pokazateli kumzhi *Salmo trutta caspius* Kessler reki Terek

- [Morphobiological indicators of *Salmi trutta caspius* Kessler trout of the Terek River] // Morfologiya i sistematika lososevidnyh ryb. L.: Nauka. S. 26–36.
- Tamarina Yu.A.* 1985. Gametogenez kumzhi reki Terek *Salmo trutta caspius* Kessler pri zavodskom vyrashchivanii [Gametogenesis of Kumzhi of the Terek *Salmo trutta caspius* Kessler River at plant breeding] // Morfologiya i sistematika lososevidnyh ryb. L.: Nauka. S. 62–70.
- Hristoforov O.L., Murza I.G.* 2005. Rost i smoltifikaciya u atlanticheskogo lososya *Salmo salar* L. pri sovremennyh usloviyah vyrashchivaniya na Nevskom rybovodnom zavode [Growth and smoltification in Atlantic Salmon *Salmo salar* L. under modern growing conditions at Nevsky Fish Plant] // Mat. kezhd. konf.: «Sovremennye problemy fiziologii i biohimii vodnyh organizmov». Petrozavodsk. S. 187–196.
- Yakimov, A.V.* 2002. Ekologiya i biologiya ruch'evoy foreli (*Salmo trutta morpha fario* L., 1758) v usloviyah Central'nogo Kavkaza (v predelakh Kabardino-Balkarii) [Ecology and biology of brook trout (*Salmo trutta morpha fario* L., 1758) in the conditions of the Central Caucasus (within Kabardino-Balkaria)]. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Rostov-na-Donu: AzNIIRH, 24 s.

TABLE CAPTIONS

Table 1. Ovarian condition in female Caspian salmon grown for of the first reproductive cycle under the conditions of fish farm “Ropsha”

Table 2. Condition of testes in Caspian salmon males, grown for first three reproductive cycles in the conditions of fish farm “Ropsha”

FIGURE CAPTIONS

Fig. 1. The state of older generation oocytes in Caspian salmon females in a state of vacuolization of cytoplasm at the age of 25.5 months (a) and the beginning of vitellogenesis at the age of 28 months (б), as well as the state of the testes in males at age 25 (в, г, д) and 33.5 (e). A decrease in the number of sperm in the seminiferous tubules and vesicular cells can be seen (д). Explanation in the text. Scale: 0.05 mm.