

СОСТОЯНИЕ ЯИЧНИКОВ У МОЛОДИ КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* (WALBAUM, 1792) ОСЕННЕЙ И ЛЕТНЕЙ РАС ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ НА РЫБОВОДНЫХ ЗАВОДАХ САХАЛИНСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2018 г. В. С. Коломыцев¹, А. Е. Лапшина², О. В. Зеленников¹

¹Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург 199034;

²ФГБУ "Сахалинрыбвод", Южно-Сахалинск 693006

e-mail: Oleg_Zelennikov@rambler.ru

Статья принята к печати 05.10.2017 г.

Исследовано состояние яичников у молоди кеты осенней и летней рас перед выпуском на пяти рыболовных заводах, расположенных на о-ве Сахалин. Установлено, что с разных заводов может быть выпущена молодь со сходной массой тела, но с разным уровнем развития яичников. При этом на наиболее тепловодном заводе у молоди кеты летней расы отмечен относительно низкий темп оогенеза по сравнению с таковым у молоди кеты осенней расы и более высокий – на сравнительно холодноводных заводах.

Ключевые слова: Сахалин, кета, рыболовные заводы, оогенез, ооциты.

Condition of ovaries in hatchery-reared juvenile summer- and fall-run chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792), in Sakhalin Oblast. V. S. Kolomytsev¹, A. E. Lapshina², O. V. Zelennikov¹ (Saint Petersburg University, St. Petersburg 199034; ²Sakhalin Basin Agency for Fishery and Conservation of Aquatic Biological Resources (FGBU Sakhalinrybvod), Yuzhno-Sakhalinsk 693006)

The condition of ovaries in juvenile fall- and summer-run chum salmon prior to release was studied at five fish hatcheries operated on Sakhalin Island. It has been found that juveniles released from different hatcheries, while having a similar body weight, may differ in the degree of development of their ovaries. Juvenile summer-run chum showed a lower oogenesis rate at the hatchery with the warmest water and a higher oogenesis rate at the relatively cold-water hatcheries, compared to that of fall-run juveniles. (Biologiya Morya, 2018, vol. 44, no. 1, pp. 36–40).

Keywords: Sakhalin, chum salmon, fish hatchery, oogenesis, oocytes.

К настоящему времени на о-ве Сахалин создано многочисленное стадо кеты, формированию которого в значительной степени способствовала работа рыболовных заводов (Любаева и др., 1999; Каев, 2010). Вместе с тем на Сахалине кета представлена в основном осенней расой, для её воспроизводства требуются нерестилища с выходом грунтовых вод. Летняя раса кеты, производители которой, как и производители горбуши, нерестятся на подруслевом потоке, крайне малочисленна (Каев, Игнатьев, 2009) и в заметном количестве присутствует только в бассейне р. Поронай, хотя когда-то была распространена очень широко (Двинин, 1952). Данные исследования рыб этой расы, начатые несколько лет назад, указывают на теоретическую возможность заменить воспроизводство горбуши на ряде сравнительно холодноводных заводов Сахалина на воспроизводство кеты летней расы (Лапшина и др., 2014) и тем самым не только пополнить численность её стада, но и вернуть летнюю кету в места прежнего обитания.

Развитие гонад у молоди осенней сахалинской кеты в разных аспектах изучено многими авторами (Персов, 1965, 1966; Лукина и др., 1988; Зеленников, 2003; Мосягина, Зеленников, 2006; Седова и др., 2008). В то же время сведения, касающиеся оогенеза у молоди летней кеты, нам неизвестны. Цель настоящей работы, являющейся частью исследования летней кеты на Сахалине, – сравни-

тельный анализ состояния яичников у молоди кеты двух рас, выращенных при разных температурных режимах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работу проводили в два этапа. На первом этапе исследовали состояние яичников у молоди осенней кеты генерации 2011–2012 гг. из первой партии на Анивском и Урожайном, а также из первой и последней партий на Сокольниковском и Охотском лососёвых рыболовных заводах (ЛРЗ). Молодь кеты фиксировали непосредственно перед выпуском с рыболовных заводов. Отметим, что с Сокольниковского и Охотского ЛРЗ в год выпускают около 15 и 20 млн. мальков кеты, а икру закладывают на инкубацию на 20–25 сут. Данные, полученные при исследовании молоди из первой и последней партий на обоих заводах, позволяли судить о состоянии гонад у всей заводской молоди перед её выпуском. Фиксация молоди только из первой партии на Анивском и Урожайном ЛРЗ обусловлена тем, что эти предприятия специализируются на воспроизводстве горбуши, а численность выпускаемых мальков кеты сравнительно небольшая (до 6 млн. в год). Отметим также, что температура воды при выращивании молоди кеты на выбранных нами заводах принципиально различалась: на Охотском она была выше 6.7°C на протяжении всего цикла выращивания молоди, на Сокольниковском в зимние месяцы понижалась до 1.5–2.0°C, а на Анивском и Урожайном – до 0.2–0.5°C.

На втором этапе материал был получен в результате производственного эксперимента, в ходе которого икру кеты летней расы получили 14 августа 2012 г. от производителей, отловлен-

ных в р. Поронай, и заложили на инкубацию на ближайшем к месту отлова Побединском ЛРЗ. На этапе пигментации глазных бокалов часть молоди летней кеты 19 октября перевезли на Анивский и 9 ноября на Охотский ЛРЗ, где её выращивали в течение полного рыбоводного цикла. Таким образом, молодь кеты летней расы росла при трёх разных температурных режимах: на Охотском ЛРЗ при температуре от 6 до 8°C, на Побединском – от 1.5 до 7°C и на Анивском – от 0.3 до 14°C (рис. 1).

Для гистоморфологического исследования молодь кеты (по 50–60 особей) фиксировали в растворах Буэна или Серра; яичники вместе с комплексом внутренних органов препарировали и обрабатывали по традиционной гистологической методике (Микодина и др., 2009). Для каждой особи готовили 80–120 серийных срезов, которые окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну.

Для оценки состояния яичников проводили количественный гистологический анализ, в ходе которого на шести срезах обеих гонад, взятых через 10 срезов, подсчитывали число всех половых клеток, на срезе которых было видно ядро; измеряли площадь поперечных срезов гонад, а также диаметр 10 наиболее крупных ооцитов как среднее значение большого и малого диаметров.

Полученные данные обрабатывали статистически. Достоверность различий средних показателей определяли, используя t-критерий Стьюдента. Поскольку рыбоводные заводы различались по температурным условиям, предполагалась связь между суммарным количеством полученного молодняка тепла (сумма градусо-дней) и параметрами состояния гонад, для изучения которой использовали корреляционный и регрессионный анализ. Тесноту этой связи оценивали с помощью рангового коэффициента корреляции Спирмена и коэффициента парной корреляции Пирсона. В случае статистически значимой сильной корреляционной связи (коэффициент корреляции Пирсона больше 0.7) зависимость между переменными описывали с помощью уравнения парной линейной регрессии. Для оценки прогностической значимости и достоверности регрессионных моделей использовали коэффициент детерминации R^2 .

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При анализе всего объёма полученных данных (см. таблицу) было установлено, что к моменту выпуска с заводов связь между количеством полученного молодняка кеты тепла, выраженного в сумме градусо-дней, и её массой была практически линейной и положительной. Ранговый коэффициент корреляции был статистически значим и составлял 0.65; коэффициент корреляции Пирсона был ещё выше – 0.76. Таким образом, около 60% вариации массы рыб было обусловлено колебаниями суммы градусо-дней. Построенное уравнение имеет вид:

$$y = 0.5133x + 328.59,$$

где x – сумма градусо-дней, y – масса рыб.

Регрессия определена с достоверностью более 95%. Вместе с тем корреляция суммы градусо-дней и параметров состояния гонад – площади гонад на срезах и диаметра ооцитов – оказалась более сильной. Ранговый коэффициент корреляции составлял 0.62 и 0.74, коэффициент корреляции Пирсона – 0.89 и 0.90 соответственно. В данном случае более 80% варибельности показателей было определено изменениями суммы градусо-дней. Ранее зависимость площади гонад на срезах и диаметра ооцитов от суммы градусо-дней была показана для горбуши (Зеленников, Федоров, 2005), которая является для кеты наиболее близкородственным видом тихоокеанских лососей (Царев и др., 1984; Осинев, 1999).

Сравнительный анализ молоди кеты показал, что состояние яичников у рыб из первых и последних партий на одном заводе фактически не различалось, но существенно различалось на разных заводах. Так, у самок кеты на Охотском ЛРЗ при сходной массе тела около 1 г яичники, судя по площади их поперечных срезов, были

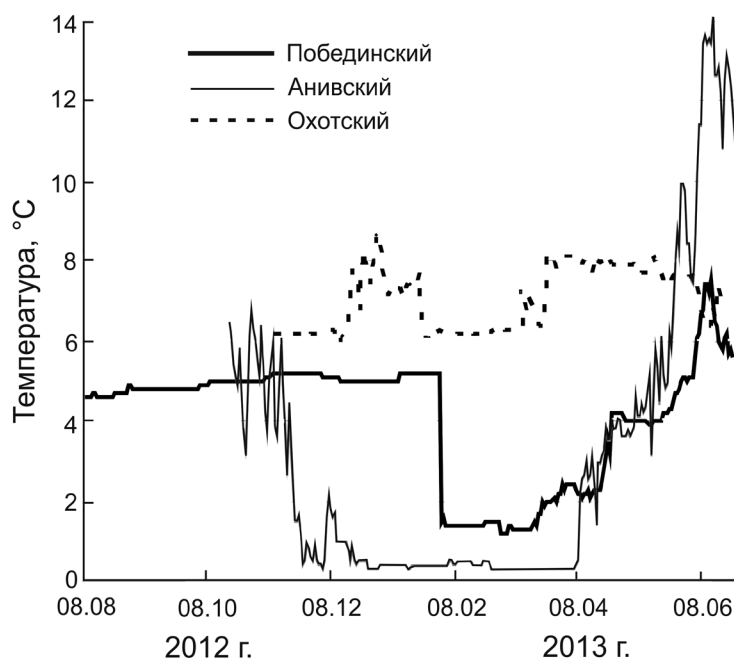


Рис. 1. Температура воды при содержании молоди кеты на Охотском, Побединском и Анивском лососевых рыбоводных заводах в 2012–2013 гг.

в 3 раза крупнее, а ооциты почти в 2 раза крупнее (в обоих случаях $p < 0.001$), чем у самок на Сокольниковском ЛРЗ (см. таблицу). Данные различия видны на микрофотографиях, сделанных при одном увеличении (рис. 2). При этом у рыб на Охотском ЛРЗ практически завершились митотическое деление оогониев и формирование единственной генерации превителлогенных ооцитов, тогда как у самок на Сокольниковском ЛРЗ в яичниках в массе присутствовали половые клетки на более ранних этапах

развития – оогонии и ооциты периода ранней профазы мейоза (см. таблицу). Анализируя эти данные, в первую очередь отметим, что рост молоди кеты на рыболовных заводах, описываемый экспоненциальным уравнением (Самарский, 2005; Лапшина, 2017), ускоряется на завершающем этапе – в конце мая–июне. Именно в этот период за счёт сезонного прогрева речной воды на холодноводных заводах температура воды заметно выше, чем на более тепловодных (рис. 1), где значителен выход

Состояние яичников у молоди кеты перед выпуском с лососевых рыболовных заводов (ЛРЗ) о-ва Сахалин

Завод (номер партии)	Сумма градусо- дней	Масса рыбы, мг	Площадь попе- речных срезов гонад, $1 \text{ мм}^2 \times 10^{-3}$	Число на один срез, ПВ*	Доля на один срез, %		Диаметр ооцитов, мкм
					РПМ**	ПВ*	
Генерация 2011–2012 гг.							
Охотский (1)	1611.4	1083.4±80.9 604–1469 23.6	60.6±3.8 42.2–76.9 19.9	11.8±0.6 8.8–14.8 17.2	0.2	99.8	69.1±2.1 56.8–79.0 9.6
Охотский (18)	1647.4	1023.6±95.1 506–1402 26.3	74.6±9.8 41.1–126.8 37.1	13.4±1.1 9.0–19.5 24.2	1.0	99.0	74.5±3.9 57.7–89.1 14.9
Сокольниковский (1)	1148.1	935.2±47.4 801–1228 16.0	20.6±2.7 11.4–30.6 32.4	10.2±1.2 4.7–12.8 30.2	37.7	62.3	35.0±4.1 16.5–42.6 28.5
Сокольниковский (23)	1152.4	987.7±38.1 831–1153 12.2	25.3±2.4 17.2–42.0 29.0	10.1±1.2 5.7–16.5 35.6	36.3	63.7	40.1±1.2 34.1–49.9 14.7
Анивский	966.1	935.4±56.9 587–1264 23.5	25.8±2.3 12.9–46.6 33.6	8.3±0.7 3.8–12.7 30.2	24.1	75.9	38.6±1.9 27.7–49.9 18.6
Урожайный	1107.3	1019.3±74.0 628–1310 23.0	26.2±1.9 15.0–34.6 21.9	9.5±0.8 5.5–13.0 26.6	34.3	65.7	43.0±2.4 31.4–51.5 17.0
Генерация 2012–2013 гг. Опытно-производственная работа							
Охотский, осенняя***	1880.1	1591.6±137.8 966–2456 27.4	70.0±6.2 41.8–106.0 28.1	12.6±1.0 7.0–18.3 25.5	0.9	99.1	96.1±2.6 83.3–105.8 8.6
Охотский, осенняя****	1888.9	1304.0±109.9 640–1832 26.7	66.9±8.3 39.5–108.5 39.7	12.0±0.7 8.8–16.7 19.1	2.6	97.4	93.2±2.9 79.4–108.1 10.0
Охотский, летняя	1982.8	1246.6±91.5 826–1738 22.0	61.6±6.1 37–89 29.5	12.0±0.9 9.3–16.5 21.3	0.6	99.4	86.1±2.8 73.8–101.5 9.6
Анивский, осенняя	1053.3	685.1±37.8 575–862 14.6	17.2±1.4 13.5–22.5 21.1	9.8±0.5 8.0–11.3 13.3	31.8	68.2	57.2±1.8 48.2–62.8 8.2
Анивский, летняя	1116.8	1125.3±31.5 930–1256 8.4	33.9±4.1 20.0–59.5 36.3	13.4±1.3 8.5–20.7 28.1	4.1	95.9	67.0±2.3 54.6–76.9 10.3
Побединский, осенняя	1131.1	774.8±29.5 668–924 11.4	11.7±1.8 2.5–19.8 46.9	10.4±1.6 3.2–17.3 45.4	48.5	51.5	43.1±2.9 27.3–53.0 20.3
Побединский, летняя	1238.6	759.5±33.4 602–906 13.9	15.2±2.5 9.5–20.3 23.8	10.1±1.1 6.2–12.8 34.3	28.7	71.3	49.0±2.1 36.1–58.7 13.3

*Превителлогенные ооциты (ПВ).

**Ооциты периода ранней профазы мейоза (РПМ).

***Кета осенней расы от производителей с Охотского ЛРЗ.

****Кета осенней расы, перевезенная с Побединского ЛРЗ.

Примечание. Первая строка – $M \pm m$; вторая строка – диапазон значений; третья строка – коэффициент вариации (CV).

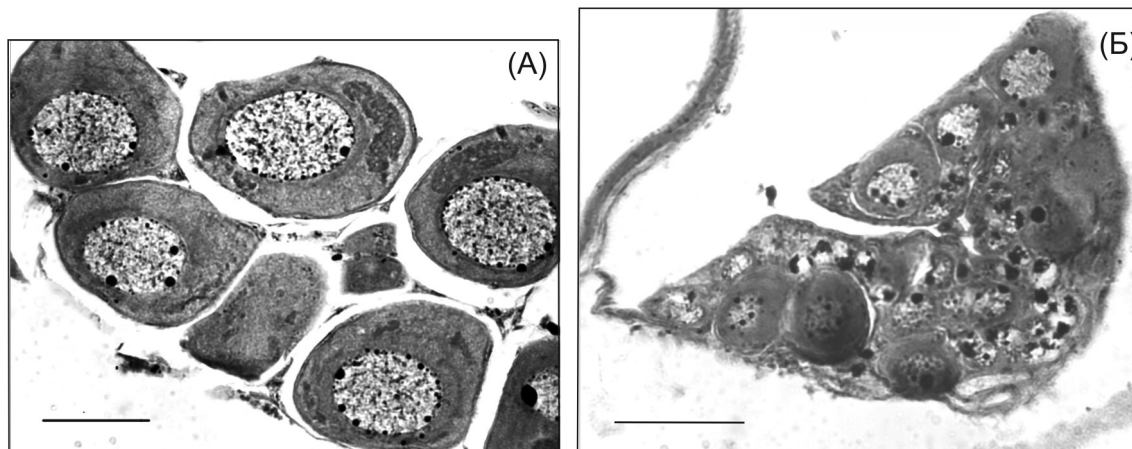


Рис. 2. Состояние яичников у самок кеты из последней партии осенней расы на Охотском (А) и Сокольниковском (Б) лососевых рыбодных заводах.

грунтовых вод. В отличие от соматического роста, развитие яичников – более консервативный процесс, теснее связанный с температурным режимом (Лукина и др., 1988). Именно поэтому на Охотском ЛРЗ при сходной массе тела яичники у молоди были более развитыми, чем у рыб на Сокольниковском ЛРЗ.

Состояние гонад у молоди кеты на холодноводных Урожайном и Анивском ЛРЗ было практически таким же, как и на Сокольниковском ЛРЗ. Площадь гонад на срезах, доля половых клеток на разных стадиях развития и диаметр ооцитов фактически не различались (см. таблицу). Состояние яичников у молоди кеты летней расы на разных заводах принципиально различалось, что можно было ожидать, учитывая разные температурные условия. Так, при сходной массе тела у молоди летней кеты на Охотском и Анивском заводах у первой яичники были крупнее в 2 раза ($p < 0.01$), а ооциты – на 22.2% ($p < 0.001$). Более неожиданными оказались результаты сравнения летней кеты на Анивском и Побединском ЛРЗ. На первом заводе молодь набрала на 120 градусо-дней меньше, но имела значительно более развитые гонады. На срезах их площадь была в 2 раза, а диаметр ооцитов был на 26.9% больше (в обоих случаях $p < 0.001$), чем у молоди летней кеты на Побединском ЛРЗ. При этом у первых уже практически завершилось формирование фонда ооцитов периода превителлогенеза (см. таблицу). При анализе данных необходимо учитывать, что сходная сумма градусо-дней, набранная молодь на Анивском и Побединском ЛРЗ, была обеспечена разными температурными режимами.

Интересно было сравнить состояние яичников у самок летней и осенней кеты в пределах каждого завода при одинаковом температурном режиме. На Охотском заводе у молоди кеты из всех партий практически завершилось формирование фонда превителлогенных ооцитов, а оогонии и ооциты ранней профазы мейоза встречались крайне редко. Вместе с тем у молоди осенней кеты превителлогенные ооциты были достоверно крупнее ($p < 0.05$), чем у самок летней кеты (см. таблицу). На двух других

заводах ситуация была иной. На Побединском ЛРЗ при сходных массе тела и размерах половых желез у самок летней кеты была больше доля превителлогенных ооцитов ($p < 0.05$) и был недостоверно больше их диаметр. Но особенно различалась кета летней и осенней расы на самом холодноводном Анивском ЛРЗ. У летней кеты гонады, судя по площади их поперечных срезов, были также в 2 раза крупнее, а ооциты значительно крупнее (в обоих случаях $p < 0.01$), чем у молоди осенней кеты (см. таблицу). При этом у первых формирование фонда ооцитов фактически завершилось, тогда как у вторых в яичниках присутствовала значительная доля половых клеток более ранних этапов развития. Таким образом, при переходе от наиболее тепловодного Охотского завода к менее тепловодному Побединскому и наиболее холодноводному Анивскому ЛРЗ прослеживалась тенденция к ускоренному развитию яичников у самок кеты летней расы по сравнению с таковым у кеты осенней расы.

Обсуждая полученные данные, отметим, что заводы, на которых изучали молодь первой и последней партий кеты и которые столь значительно различаются по условиям воспроизводства молоди, являются крупными продуктивными предприятиями и на каждом из них создано многочисленное стадо кеты. Однако многолетний контроль за этими стадами (1991–2016 гг.), который сотрудники ФГБУ "Сахалинрыбвод" и СахНИРО ведут по отработанной технологии (Хоревин, 1999), показал, что на Охотском ЛРЗ среди производителей преобладают особи в возрасте 2 и 3+ (их доля составляет 74.5%), тогда как на Сокольниковском ЛРЗ таких рыб лишь 24.7%, а преобладают особи в возрасте 4 и 5+. Таким образом, на заводе, выпускающем молодь с более развитыми гонадами, среди производителей преобладают особи младших возрастных групп и наоборот. Совпадение между этими показателями, на наш взгляд, не исключает и взаимосвязь между ними. Подобная взаимосвязь ранее была показана для других видов лососевых рыб – нерки (Иевлева, 1985), атлантического лосося и кумжи (Мурза, Христофоров, 1991).

При сравнении состояния яичников у молоди кеты двух рас было установлено, что на Охотском ЛРЗ у самок летней кеты уровень развития гонад был не выше, чем у самок осенней кеты. На Побединском ЛРЗ яичники у молоди летней кеты по ряду показателей были более дифференцированными, а на Анивском заводе по всем показателям значительно более развитыми, чем у самок осенней кеты. Можно полагать, что температурный режим, характерный для развития молоди лососей на подрусловом потоке с понижением температуры до 0,3°C в зимние месяцы и со сравнительно быстрым прогревом в мае–июне, больше подходит для оогенеза кеты летней расы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Двинин П.А. Лососи Южного Сахалина // Изв. ТИНРО. 1952. Т. 37. С. 69–108.
- Зеленников О.В. Сравнительный анализ состояния яичников у молоди тихоокеанских лососей в связи с проблемой становления моноциклии // Вопр. ихтиологии. 2003. Т. 43, вып. 4. С. 490–498.
- Зеленников О.В., Федоров К.Е. Ранний гаметогенез горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum при её естественном и заводском воспроизводстве на островах Сахалин и Итуруп // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45, вып. 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. ихтиологии. 1985. Т. 25, вып. 3. С. 452–458.
- Каев А.М. Значение заводского разведения горбуши и кеты для их промысла в Сахалинской области // Рыб. хоз-во. 2010. № 5. С. 57–61.
- Каев А.М., Игнатьев Ю.И. Состояние запасов кеты в основных районах её воспроизводства в Сахалинской области в 2009 г. // Бюл. № 4 "Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей". Владивосток: ТИНРО-центр. 2009. С. 34–38.
- Лапина А.Е. Летняя раса кеты (*Oncorhynchus keta*) острова Сахалин: биологические особенности и возможности заводского разведения: Дис. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во ВНИРО. 2017. 148 с.
- Лапина А.Е., Самарский В.Г., Животовский Л.А. Искусственное воспроизводство летней кеты при низких температурах воды в период выдерживания: перспективы замены горбуши летней кетой на холодноводных ЛРЗ // Вопр. рыболовства. 2014. Т. 15, № 2. С. 238–249.
- Лукина Н.А., Свимонишвили Т.Н., Городилов Ю.Н. Гаметогенез у кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) в зародышево-личиночный период и при подрачивании молоди в режимах разных постоянных температур // Сб. науч. тр. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1988. Вып. 276. С. 80–93.
- Любаева Т.Н., Любаев В.Я., Сидорова С.В. Формирование заводских популяций кеты и их вселение в естественную среду (на примере Охотского ЛРЗ) // Вопросы взаимодействия естественных и искусственных популяций лососей: Материалы Российско-Американской конф. по сохранению лососевых. Хабаровск: Хаб. отд. ТИНРО. 1999. С. 70–79.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д. и др. Гистология для ихтиологов: Опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО. 2009. 112 с.
- Мосягина М.В., Зеленников О.В. О роли стероидсекреторных клеток в регуляции развития гонад у молоди тихоокеанских лососей // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46, вып. 2. С. 272–277.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. Определение стадий зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Л.: Изд-во ГосНИОРХ. 1991. 102 с.
- Осинов А.Г. Лососевые рыбы *Salmo*, *Parasalmo* и *Oncorhynchus*: генетическая дивергенция, филогения и классификация // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39, вып. 5. С. 595–611.
- Персов Г.М. Состояние половых желез у кеты и горбуши при переходе к морскому этапу жизни и темп их полового созревания // Сб. тр. ММБИ. 1965. Вып. 9 (13). С. 95–104.
- Персов Г.М. Ранний период гаметогенеза у проходных лососей // Воспроизводство и акклиматизация лососевых в Баренцевом и Белом морях. М.; Л.: Наука. 1966. С. 7–44.
- Самарский В.Г. Формирование размерного состава молоди кеты и структуры её чешуи в условиях искусственного воспроизводства: Дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 2005. 167 с.
- Седова М.А., Самарский В.Г., Павлов Е.Д. Состояние гонад заводской молоди кеты (*Oncorhynchus keta*) в зависимости от сроков начала её кормления // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. 2008. Вып. 4. С. 339–345.
- Хоревин Л.Д. Оценка эффективности искусственного разведения лососей, их биологического состояния в 1998 г. и прогноз возможного вылова кеты на рыбоводных заводах в 1999 г.: Отчет СахНИРО. 1999. № ГР 01825005276. Инв. № 8107Н/А. 53 с.
- Царев Ю.И., Рогатных А.А., Горшков В.А. и др. Родственные связи тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* // Докл. Акад. наук. 1984. Т. 279. С. 1515–1516.