

УДК 597.2/.5

## ЯВЛЕНИЕ ПОСЛЕНЕРЕСТОВОГО ВЫЖИВАНИЯ У ОЗЕРНОЙ НЕРКИ *Oncorhynchus nerka* (Walb.)

© 2011 г. Г. Н. Маркевич\*, Е. Г. Ивашкин\*\*, Е. Д. Павлов\*\*\*

\*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический ф-т,  
119991 Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12

\*\*Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, 119334 Москва, ул. Вавилова, 26

\*\*\*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,  
107140 Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17

E-mail: g-markevich@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.11.2010 г.

Проведен комплексный анализ состояния половых желез, возраста и структуры чешуи, размеров особей жилой озерной формы нерки *Oncorhynchus nerka* – кокани. Показано, что в заселенных, ранее безрыбных, озерах присутствуют особи, пережившие нерест и продолжающие оставаться активными год или несколько лет. Свидетельств возможности повторного нереста нами обнаружено не было. Таким образом, данные рыбы находятся вне нерестового фонда популяции и несут непонятную на данный момент экологическую функцию.

Лососевые рыбы отличаются значительной экологической пластичностью и реализуют самые разнообразные жизненные стратегии (Савваитова, 1989; Павлов и др., 2001, 2009). Для рода *Oncorhynchus* наиболее характерной является анадромная стратегия – после выхода из гнезд молодь сразу или через 1–2 года скатывается в море, нагуливается до половозрелого состояния и только после этого возвращается в реки для нереста. В редких случаях у тихоокеанских лососей реализуется жилая (пресноводная) жизненная стратегия – у таких форм весь жизненный цикл проходит в пресных закрытых водоемах. Жилые формы значительно отличаются от проходных по условиям существования. Главным и самым принципиальным отличием является то, что в течение жизненного цикла не происходит смены среды с пресноводной на морскую и наоборот. Однако считается, что и анадромные, и жилые тихоокеанские лососи не выживают после нереста, что связывают с реализацией апоптоза – запрограммированной смерти (Бердышев, 1967).

С целью расширения рыбохозяйственной деятельности в ряде безрыбных водоемов Дальнего Востока в 70–80-х гг. XX в. на п-ве Камчатка была осуществлена программа по интродукции жилой формы нерки *O. nerka* – кокани из оз. Кроноцкое. В результате за прошедшие после вселения годы в некоторых из водоемов сформировались крупные самовоспроизводящиеся популяции (Куренков, 1999; Маркевич, 2007, 2008, 2009а; Погодаев, Куренков, 2007). В ряде случаев образовавшиеся популяции существенно отличаются от исходной по экологии и морфологии. Вскоре после вселения у

кокани были отмечены отдельные особенности, свидетельствующие о возможности выживания производителей после нереста (Куренков, 1999). Ранее было показано, что самцы самого примитивного вида тихоокеанских лососей – симы (*O. masu*) могут в некоторых случаях переживать нерест и даже повторно созревать (Иванков и др., 1977; Tsiger *et al.*, 1994). Еще одним исключением является выживание самцов чавычи (*O. tshawytscha*) в экспериментальных условиях (Unwin *et al.*, 1999). Однако выживание после нереста не только самцов, но и самок у других тихоокеанских лососей ни в экспериментальных, ни в естественных условиях отмечено не было.

Для рыб, выживших после нереста, которых обычно называют посленерестовыми, Куренков (1999) предложил термин “постпроизводители”, его мы и будем придерживаться далее. Однако доказательства существования этого явления, включающие в себя описание размерных характеристик, возраста, состояния генеративной системы, в публикации Куренкова (1999) приведены не были. В работе мы приводим комплекс фактов, свидетельствующих о несомненной возможности выживания кокани после нереста.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для исследования был собран в двух водоемах: в оз. Толмачевское и оз. Демидовское. Толмачевское озеро расположено в южной части Камчатского п-ва (52°36'29" с.ш. 157°39'05" в.д.) на высоте 640 м над уровнем моря. До вселения кокани в 1985 г. и 1988 г. (90 взрослых рыб и 800 се-

голеток соответственно) ихтиофауна в озере отсутствовала из-за невозможности прохода рыб через водопад. Бессточное Демидовское озеро расположено в центральной части Камчатского п-ва ( $53^{\circ}57'9''$  с.ш.  $158^{\circ}3'7''$  в.д.) на высоте 983 м над уровнем моря. Этот водоем появился в результате формирования лавовой плотины. До вселения кокани в 1988 г. (400 сеголеток) ихтиофауна в озере также отсутствовала (Куренков, 1999).

Кокани выловлена в июле–сентябре 2006–2010 гг. Обловы проводили плавными сетями с шагом ячеи 30 и 40 мм, высотой стенки 3 м и длиной 30 м. В оз. Толмачевское отловлено 2893 экз., из них 12 постпроизводителей, в оз. Демидовское – 49 экз., из них 5 постпроизводителей. Сети устанавливали на 8–12 ч. Всего отловлено и исследовано более 2900 экз. рыб.

Биологический анализ включал измерение длины тела рыбы до развилки хвостового плавника с точностью до 1 мм, определение полной массы тела и массы тела без внутренностей с точностью до 0.1 г, массы гонад с точностью до 0.01 г. У каждой рыбы при вскрытии определяли пол и стадию зрелости половых желез по методике Правдина (1966).

Гонады фиксировали в 4%-ном формальдегиде. Гистологические препараты изготавливали по стандартным методикам (Ромейс, 1953; Микодина и др., 2009). Микрофотографии гистологических препаратов получали с помощью микроскопа, совмещенного с цифровой видеокамерой Leica DMLS-2 (Германия). При описании препаратов использовали усовершенствованную методику Персова (Персов, 1975; Мосягина, Кузнецов, 1997). Гонадосоматический индекс (ГСИ) рассчитывали как отношение массы гонад к массе тела без внутренностей и выражали в процентах.

Отбор чешуи для определения возраста и поиска нерестовых меток проводили по методике Правдина (1966). Возрастные кольца идентифицировали как зоны сближения чешуйных колец – склеритов (Бугаев, 1995). Нерестовой меткой считали дополнительное кольцо с элементами деструкции (Дгебуадзе, Чернова, 2009), появившееся в результате нереста.

Содержимое желудков, зафиксированных в 10%-ном формальдегиде, исследовали в лабораторных условиях, найденные в пищевом комке организмы разбирали по группам. Долю каждой из групп определяли по массе. Подробное описание методики приведено нами ранее (Маркевич, 2009б).

Статистическую обработку данных проводили в программе Statistica 9.0. Достоверность различий средних определяли с помощью теста Стьюдента для двух независимых выборок.

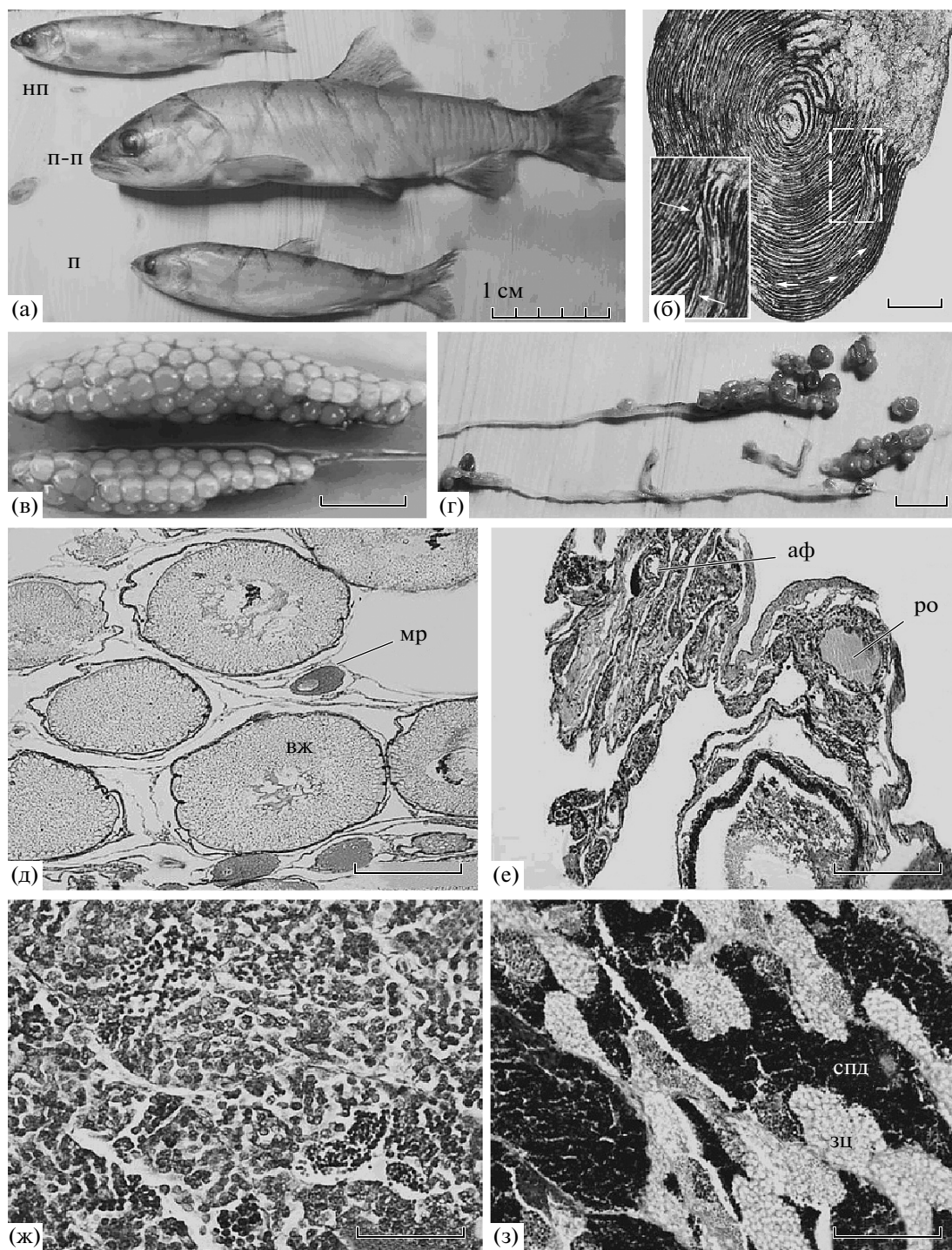
## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На основании сопоставления длины тела у кокани выделены 3 группы рыб (рис. а). Длина тела мелких неполовозрелых рыб, имеющих гонады на II–III стадии зрелости, составляла 83–195 мм (в среднем  $138 \pm 1.71$  мм), преднерестовых, с гонадами IV–V стадии зрелости – 116–263 мм ( $178.1 \pm 0.62$ ). Кроме этих двух групп было отловлено относительно небольшое количество рыб ( $n = 17$ , около 0.58% от общего числа исследованных особей), достоверно отличавшихся по линейным размерам – 209–354 мм ( $258.3 \pm 10.94$ ), от неполовозрелых и преднерестовых ( $p < 0.01$ ). Третья группа, как и первые две, была представлена рыбами обоих полов.

Гонады третьей группы рыб выглядели нетипично, отличаясь от таковых у неполовозрелых и преднерестовых рыб. Яичники дряблые, темно-желтого, светло-коричневого или серого цвета с небольшим количеством резорбирующихся ооцитов (рис. в, г). Семенники спавшиеся, дряблые, ближе к каудальному концу серой или черной окраски. ГСИ низкий как у самцов (0.01–1.8%, в среднем 0.46%), так и у самок (0.01–2.53%, в среднем 0.46%). Близкие показатели ГСИ (0.08–0.64%) отмечены для неполовозрелых рыб, гонады которых находились на II–III стадиях зрелости. У преднерестовых рыб (гонады на IV стадии зрелости) этот индекс был выше и варьировал у самцов в диапазоне 1.4–7.6%, а у самок 1.9–13.7%. Соотношение полов (самцы : самки) у преднерестовых рыб составляло 3 : 1 в оз. Толмачевское и 1 : 1 в оз. Демидовское, среди рыб третьей группы было близко к 1 : 1.

Гистологическое исследование показало, что гонады самок, отнесенных нами к неполовозрелой и преднерестовой группам, имеют превителлогенные и вителлогенные ооциты (рис. д). У рыб третьей группы визуальна оболочка яичника утолщена, в них видно небольшое количество остаточных беловатых вителлогенных ооцитов неправильной формы (рис. г). Соединительно-тканная оболочка яичника этих рыб в среднем достигает толщины  $36.5 \pm 1.19$  мкм, тогда как на III–IV стадии зрелости эта величина вдвое меньше –  $14.7 \pm 0.46$  мкм. В ткани гонад обнаружены атретические (дегенерирующие) фолликулы и единичные разрушающиеся невыметанные вителлогенные ооциты. Атретические фолликулы уплощенные, складчатые, что отражает их деструкцию после овуляции ооцитов. Разрушающиеся остаточные ооциты имеют деформированные утолщенные оболочки и остатки цитоплазмы и желтка внутри (рис. е). Половые клетки следующей генерации в яичниках не выявлены.

В семенниках III стадии зрелости преднерестовых особей видны цисты со сперматоцитами и сперматидами (рис. ж). В семенниках рыб третьей



Характерные особенности донерестовых рыб и постпроизводителей: а – внешний вид; б – чешуя постпроизводителя с нерестовой меткой (стрелки); в, г – внешний вид гонад самок до нереста и постпроизводителей соответственно; д, е – поперечные срезы яичников донерестовой рыбы на III стадии зрелости и постпроизводителя соответственно; ж, з – поперечные срезы семенников донерестовой рыбы на III стадии зрелости и постпроизводителя соответственно. аф – атретический фолликул, вж – ооцит в фазе вакуолизации и начала накопления желтка, зц – запустевшая циста, мр – ооцит периода малого роста, нп – неполовозрелый экземпляр, п – половозрелый экземпляр, п-п – постпроизводитель, ро – резорбирующийся ооцит, спд – циста, заполненная сперматидами. Масштаб: а – 5 см, б – 0.5 мм, в, г – 1 см, д, е – 300 мкм, ж, з – 75 мкм.

группы (рис. 3) примерно половина семенных ампул заполнена сперматидами, а в опустевших ампулах присутствуют остатки спермиев и жировая ткань.

Рыбы третьей группы из озер Толмачевское и Демидовское имели возраст от четырех до семи лет, хотя в условиях интродукции кокани созревает на третьем году жизни при максимальном возрасте до пяти лет (Маркевич, 2008).

У трех из 17 рыб третьей группы на регистрирующихся структурах, а именно чешуе, обнаружено дополнительное кольцо, сходное с нерестовой меткой (маркой) на чешуе у лососей рода *Salmo* (Мурза, Христофоров, 1991; Дгебуадзе, Чернова, 2009). Оно представляет собой зону деструкции склеритов в дорсальном или вентральном поле (рис. б). Нерестовая метка совпадала с соответствующим годовым кольцом и была окружена 1–3 дополнительными кольцами, сформировавшимися в процессе дальнейшей жизни, т.е. после нереста. Кроме того, у рыб этой группы, в отличие от неполовозрелых и преднерестовых, чешуя была ломкой и рассыпалась при обработке на мелкие осколки. Из-за этого определить возраст удалось только у 10 из 17 рыб.

Содержимое желудков у рыб всех трех групп в летний период представлено имаго насекомых (Insecta) – 60%, гаммарусами (Gammaridae) – 12%, личинками и куколками хирономид (Chironomidae) – 12%, моллюсками (Mollusca) – 8.5%, прочими объектами – 7.5%. Достоверных отличий по спектрам питания не выявлено.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В популяциях кокани п-ва Камчатка (озера Толмачевское и Демидовское) обнаружена немногочисленная группировка рыб, по ряду признаков отличающаяся от остальных. По неопубликованным в 1980–1990 гг. данным С.И. Куренкова такие рыбы в ранее безрыбных озерах Камчатки в большом количестве появились через 3–5 лет после вселения в них кокани. Это были крупные особи с атипичным состоянием гонад. Куренков (1999) отнес их к разряду постпроизводителей – отнерестившиеся и выжившие после нереста. К сожалению, данные по их биологии и встречаемости не были приведены. Сопоставляя имеющиеся сведения с нашими результатами, можно предположить, что в первые годы после вселения постпроизводители кокани встречались чаще, чем в настоящее время.

Нами показано, что постпроизводители достоверно крупнее остальных рыб, а на чешуе некоторых из них имеются нерестовые метки. Это, безусловно, свидетельствует об их выживании после нереста и продолжении роста в посленерестовый период. Взаиморасположение нерестовых меток и годовых колец на чешуе таких рыб указывает на

то, что они живут еще 1–3 года. Совпадение нерестовой метки с зоной суженных склеритов годового кольца позволяет сделать вывод, что нерест этих рыб происходил поздней осенью и совпал с окончанием периода активного роста.

Относительная редкость формирования дополнительного нерестового кольца на чешуе связана, видимо, с тем, что в отличие от проходных лососей или сельдей, для которых описаны наиболее четкие нерестовые метки (Дгебуадзе, Чернова, 2009), кокани не совершает длительных нерестовых миграций, связанных со сменой среды обитания и глубокими функциональными перестройками. Однако, вне зависимости от наличия или отсутствия нерестовой метки, состояние генеративной системы у всех рыб, отнесенных нами к постпроизводителям, было сходным.

Несмотря на крупные размеры рыб, ГСИ постпроизводителей сопоставим с таковым у мелких неполовозрелых. В гонадах самок присутствуют запустевшие фолликулы, фрагменты резорбирующихся невыметанных ооцитов, а оболочка яичника утолщена. Это опровергает предположение, что исследуемые крупные особи по каким-то причинам могли быть изначально стерильны, но, безусловно, указывает на прошедший ранее нерест. Как установлено нами, по прошествии года и более после нереста самки постпроизводителей кокани выживают, однако в их яичниках нет ооцитов новой генерации и, следовательно, повторный цикл размножения не ожидается. Таким образом, изменение биологии вида в условиях интродукции не приводит к изменению жизненной стратегии. Цитологическое состояние семенников у постпроизводителей кокани подтверждает это заключение.

Существенных отличий в питании между преднерестовыми рыбами и постпроизводителями не выявлено, однако мы предполагаем, что крупные постпроизводители кокани могут занимать нишу хищников, а поскольку ихтиофауна в исследованных водоемах представлена единственным видом рыб, то, скорее всего, они являются хищниками-каннибалами. Каннибализм широко распространен среди лососей рода *Oncorhynchus* по отношению к более мелкой молодежи своего и других видов этого рода (Смирнов, 1975), особенно у видов с территориальным поведением. По-видимому, каннибализм кокани может приходиться на время, когда обилие иного крупного корма не столь велико. В качестве примера, иллюстрирующего подобную ситуацию, можно привести пелядь (*Coregonus peled*), которая при аналогичных условиях в осенний период при скудной кормовой базе в ряде случаев переходит на питание собственной молодежью (Решетников и др., 1989).

С момента интродукции кокани в ранее безрыбные водоемы Камчатского п-ва минуло более 20 лет. Популяции прошли процесс становления,

и кокани успешно натурализовались в новых условиях. Постпроизводители на данный момент встречаются редко и составляют всего около 0.58% от пойманных нами рыб. По нашим представлениям, вскоре после интродукции численность рыб интродуцированных популяций стремительно увеличивалась при крайне низкой смертности молоди, что обеспечило доступный высококалорийный корм в виде собственной молоди рыбам, растущим быстрее. В нашем случае это подтверждается значительным снижением биомассы кормовых организмов в период стабилизации популяции кокани. Так, в оз. Толмачевское через несколько лет после вселения кокани биомасса зоопланктона уменьшилась в 25 раз (Маркевич, 2009а), что привело к увеличению смертности молоди и, соответственно, снижению ее численности. Как следствие, постпроизводители стали встречаться значительно реже. Тем не менее, в отличие от родительской популяции из оз. Кривошное, где такие рыбы полностью отсутствуют, в условиях интродукции они по-прежнему встречаются в уловах.

Авторы благодарны К.А. Савваитовой (МГУ) и Е.В. Микодиной (ВНИРО) за всестороннюю помощь и поддержку на всех этапах проведения работ.

Работа выполнена при поддержке гранта Президента РФ МК-3637.2009.4, а также частичной поддержке грантов РФФИ № 05-04-48413, Ведущие научные школы РИ-112/001/707, Университеты России № 07.03.011 и в рамках реализации ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” на 2009–2013 годы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бердышев Г.Д. О механизме генетически обусловленной смерти дальневосточных лососей после нереста // Обмен веществ и биохимия рыб. М.: Наука, 1967. С. 30–37.
- Бугаев В.Ф. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос, 1995. 464 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Т-во науч. изд-й КМК, 2009. 313 с.
- Иванков В.Н., Падецкий С.Н., Чикина В.С. О посленерестовых неотенических самцах сими // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17. Вып. 4. С. 753–755.
- Куренков С.И. Результаты интродукции кокани в озера Камчатки // Тез. докл. обл. науч.-практ. конф. “Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки”. Петропавловск-Камчатский, 1999. С. 30–39.
- Маркевич Г.Н. Изменение длины жилой нерки – кокани (*Oncorhynchus nerka* Walb.) в условиях интродукции в Толмачевское озеро (Западная Камчатка) // Матер. 8-й междунар. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский, 2007. Вып. VIII. С. 227–228.
- Маркевич Г.Н. Возрастная структура и рост жилой нерки – кокани (*Oncorhynchus nerka* Walb.) в естественной и интродуцированных популяциях водоемов Камчатского полуострова // Вопр. ихтиологии. 2008. Т. 48. № 4. С. 494–500.
- Маркевич Г.Н. Результаты интродукции жилой формы нерки *Oncorhynchus nerka* в Толмачевское озеро (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. 2009а. Т. 49. № 1. С. 85–92.
- Маркевич Г.Н. Изменение характера питания кокани *Oncorhynchus nerka* оз. Толмачевское в процессе формирования популяции // Вопр. ихтиологии. 2009б. Т. 49. № 6. С. 809–815.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др. Гистология для ихтиологов. Опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО, 2009. 110 с.
- Мосягина М.В., Кузнецов Ю.К. Гистологическое исследование яичников молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) из рек о. Итуруп // Проблемы надежности функционирования репродуктивной системы у рыб: Тр. Биол. НИИ СПбГУ. 1997. Вып. 44. С. 18–28.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи (Методические указания). Л.: ГОСНИОРХ, 1991. 102 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Научный мир, 2001. 199 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососевых рыб и среды их обитания на Камчатке. М.: Т-во науч. изд-й КМК, 2009. 156 с.
- Персов Г.М. Дифференцировка пола у рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1975. 148 с.
- Погодаев Е.Г., Куренков С.И. Интродукция кокани *Oncorhynchus nerka kennerlyi* (Suckley) в озера Камчатки // Вопр. рыболовства. 2007. Т. 8. № 3(31). С. 394–406.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 1966. 270 с.
- Решетников Ю.С., Мухачев И.С., Болотова Н.Л. Пелядь *Coregonus pelad* (Gmelin, 1788): систематика, морфология, экология, продуктивность. М.: Наука, 1989. 302 с.
- Ромейс Б. Микроскопическая техника. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1953. 719 с.
- Савваитова К.А. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 1989. 223 с.
- Смирнов А.И. Биология размножения и развития тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 1975. 334 с.
- Tsiger V.V., Skirin V.I., Krupyanko N.I. et al. Life history form of male masu salmon (*Oncorhynchus masu*) in South Primore Russia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. V. 51. P. 197–208.
- Unwin M.J., Kinnison M.T., Quinn T.P. Exception to semelparity: postmaturation survival morphology and energetics of male Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1999. V. 56. P. 1172–1181.

**Postspawning Survival in Lacustrine Sock-Eyed Salmon *Oncorhynchus nerka* Walb****G. N. Markevich<sup>a</sup>, E. G. Ivashkin<sup>b</sup>, and E. D. Pavlov<sup>c</sup>**<sup>a</sup> *Department of Biology, Moscow State University (MSU), Moscow, 119991 Russia*<sup>b</sup> *Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 26, Moscow, 119334 Russia*<sup>c</sup> *Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO),  
ul. Verkhnyaya Krasnoselskaya 17, Moscow, 107140 Russia**e-mail: g-markevich@yandex.ru*

Received November 22, 2010

The state of gonads, age, structure of scales, and size of specimens of the resident lacustrine form of sock-eyed salmon—kokanee *Oncorhynchus nerka*—are analyzed. In stocked, previously fishless, lakes, there are specimens that have survived spawning and have remained active for a year or several years. No evidence was found of the possibility of repeated spawning. Thus, such fish do not belong to the spawning stock of the population, and their ecological function is not clear.