

## ГАМЕТОГЕНЕЗ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ. 1. СОСТОЯНИЕ ГОНАД МОЛОДИ ГОРБУШИ *ONCORHYNHUS GORBUSCHA* ПРИ ЕЁ ЕСТЕСТВЕННОМ И ЗАВОДСКОМ ВОСПРОИЗВОДСТВЕ В САХАЛИНСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2019 г. О. В. Зеленников<sup>1</sup>, \*, М. И. Юрчак<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

\*E-mail: Oleg\_Zelennikov@rambler.ru

Поступила в редакцию 23.11.2018 г.

После доработки 27.02.2019 г.

Принята к публикации 05.03.2019 г.

Исследовали состояние гонад у природной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, отловленной в пяти реках в период ската с нерестилищ, и заводской молоди с разной продолжительностью подрашивания, взятой на 22 рыбоводных заводах Сахалинской области. В семенниках у всех исследованных рыб половые клетки были представлены немногочисленными гониями. В яичниках всех самок уже была сформирована единственная генерация ооцитов периода превителлогенеза; половые клетки более ранних этапов развития – гонии и мейоциты – практически не встречались.

**Ключевые слова:** горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, молодь, семенники, яичники, ооциты, рыбоводные заводы, Сахалинская область.

**DOI:** 10.1134/S0042875219060195

Гаметогенез молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, в том числе и при её выращивании на рыбоводных заводах, подробно изучен, хотя основные данные по этой теме получены преимущественно в 1960–1970-х гг. (Персов, 1960, 1965, 1966; Пахомова, Хлевная, 1977; 1978; Зеленников, 2003; Зеленников и др., 2007). Вместе с тем в Сахалинской области – единственном регионе России, где сейчас воспроизводят молодь горбуши, произошли коренные изменения в области рыбоводства. За последние 25 лет все 52 рыбоводных завода были либо построены впервые, либо перестроены в современном виде, приобретая новые технические характеристики. Цель нашей работы – выяснить, как новые условия выращивания повлияли на гаметогенез молоди горбуши.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

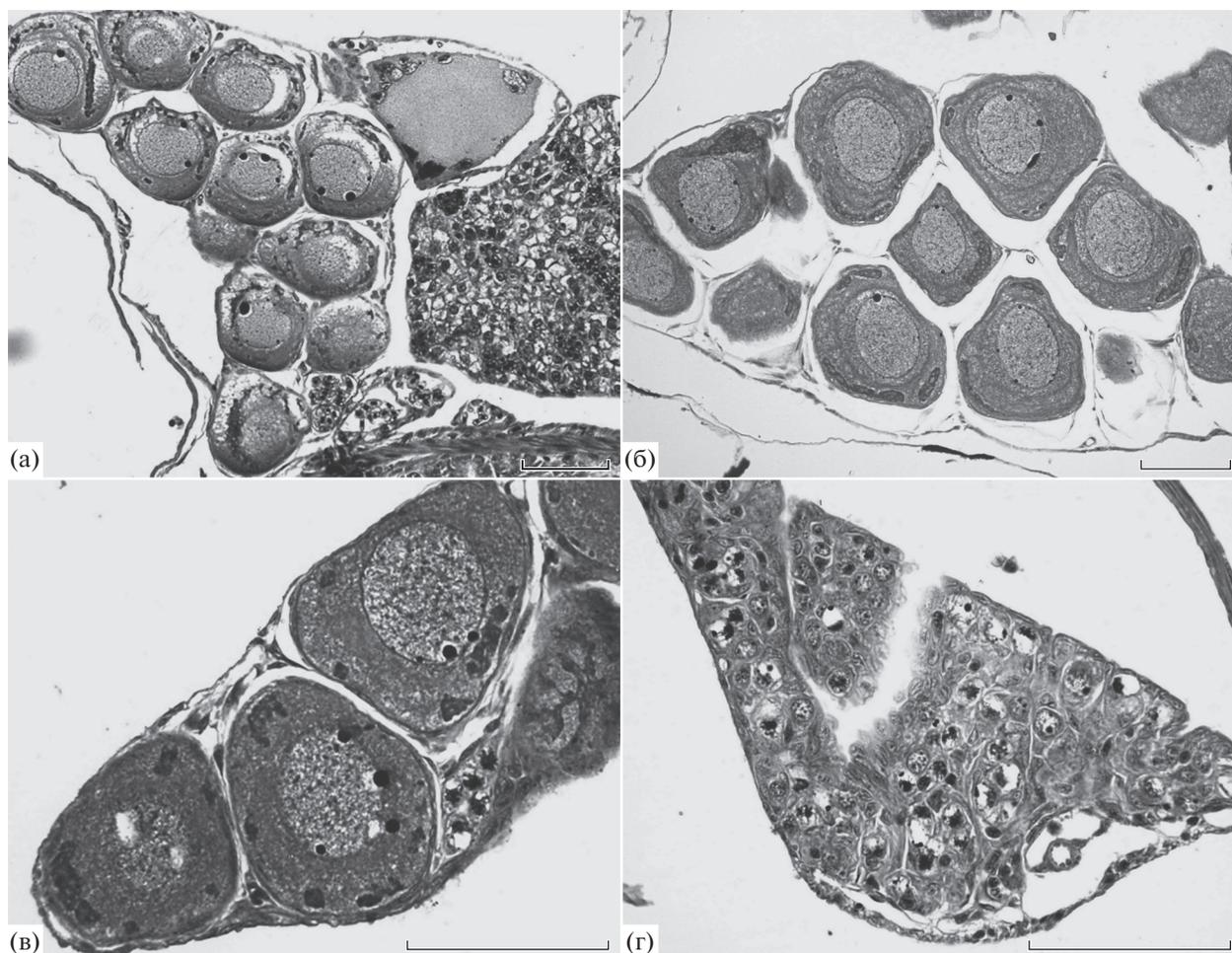
Молодь горбуши собрали в мае–июне 2016 и 2017 гг. в пяти реках и на всех 22 лососёвых рыбоводных заводах (ЛРЗ) Сахалина, на которых её воспроизводили в эти годы. Природную молодь отлавливали ночью в ходе её ската; заводских рыб брали на каждом заводе от первой партии, непосредственно перед выпуском в естественную среду. Во всех случаях фиксировали по 50 экз. в жидкостях Буэна или Серра.

Гистологическую обработку проводили по традиционной методике (Микодина и др., 2009); от каждой особи готовили по 80–120 серийных поперечных срезов обеих гонад, которые окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну. Всего препарировали и обработали гонады 375 рыб. Для оценки состояния яичников у каждой самки на трёх срезах обеих гонад, взятых с промежутком в 10 серийных срезов, определяли площадь поперечного сечения гонад, подсчитывали число половых клеток всех периодов развития и измеряли большой и малый диаметр 10 наиболее крупных ооцитов в каждой из гонад (за диаметр принимали их полусумму). Всего такой анализ провели на препаратах от 225 особей.

Достоверность различий средних показателей определяли с использованием *t*-критерия Стьюдента. Тесноту связи между суммарным количеством полученного молодью тепла и массой рыб, а также между массой рыб и параметрами состояния гонад оценивали с помощью коэффициента парной корреляции Пирсона.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Масса природной молоди горбуши по сравнению с заводской была существенно меньше, что заметно даже при анализе сравнительно неболь-



Состояние яичников у самок горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* перед выпуском с рыбоводных заводов: а, б – сформирована единственная генерация ооцитов периода превителлогенеза при обычном (а) и длительном (б) выращивании; в, г – присутствуют единичные (в) или многочисленные (г) ооциты периода ранней профазы мейоза. Масштаб: 0.1 мм.

ших выборок самок (таблица): в среднем около 200 против 300–500 мг (на двух заводах (Бухта Оля и Китовый) в режиме производственного эксперимента вырастили небольшие партии горбуши до массы в среднем ~ 900 мг).

У всех самцов гонады представляли собой малодифференцированные железы, на поперечных срезах которых присутствовали в среднем от 5 до 10 гониев. У всех самок, как пойманных в реке, так и взятых на рыбоводных заводах (рисунок 1), в яичниках была сформирована генерация сходных по размеру и состоянию ооцитов периода превителлогенеза, в цитоплазме которых можно было видеть элементы циркумнуклеарного комплекса (рисунок, а). Половые клетки более раннего состояния – гонии и ооциты периода ранней профазы мейоза – присутствовали как исключение (рисунок, в). Среди мальков от естественного нереста обнаружены всего три особи, на срезах яичников которых было в среднем пять и более этих клеток; среди заводских рыб такие особи не

встречались. О том, что единственная генерация превителлогенных ооцитов уже сформирована, свидетельствует тот факт, что число клеток этого периода в среднем на срез у диких и заводских мальков было сходным (9.6–12.6, при единственном исключении 14.6) и с увеличением массы тела не изменялось. В отличие от этого по мере увеличения массы рыб закономерно увеличивались как объём яичников, судя по их площади на поперечных срезах ( $r = 0.92$ ), так и диаметр ооцитов ( $r = 0.87$ ). Также закономерно увеличивались площадь гонад на срезах ( $r = 0.80$ ) и диаметр ооцитов ( $r = 0.84$ ) у рыб на разных заводах по мере увеличения суммы набранных молодью градусо-дней.

Интересно отметить, что состояние гонад у природной и заводской молоди (как обычной, так и выращенной до более крупной массы) по микроанатомической структуре и составу половых клеток было практически одинаковым (рисунок, а, б). У более крупных рыб были лишь крупнее ооциты и, как следствие этого, крупнее сами яичники.

Состояние и личинок у молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в момент ската с естественных нерестилищ и выпуска с рыболовных заводов (данные рас-  
положены по мере увеличения средней массы исследованных рыб)

№	Река, завод (ЛРЗ)	Дата выпуска	Число рыб, экз.	Градусо-дни	Масса, мг	Длина (FL), мм	Площадь среза гонад, $\times 10^{-3}$ мм <sup>2</sup>	Число ооцитов периода превителлогенеза на срезе	Диаметр ооцитов, мкм
1	Р. Очепуха	07.06.2017	6	—	188.8 ± 6.7	32.3 ± 0.3	14.4 ± 0.3	9.9 ± 0.9	64.4 ± 6.7
2	Р. Бахура	01.06.2016	9	—	189.6 ± 8.3	33.0 ± 0.5	18.0 ± 2.5	9.3 ± 0.8	74.1 ± 3.6
3	Р. Таранай	02.06.2017	12	—	192.4 ± 6.6	35.1 ± 0.1	17.6 ± 2.0	9.8 ± 0.5	62.0 ± 2.4
4	Р. Бахура	10.06.2016	10	—	196.5 ± 5.4	32.8 ± 0.4	10.9 ± 1.7	7.6 ± 0.9	56.9 ± 3.5
5	Р. Рыбачья	02.06.2016	9	—	207.2 ± 8.2	33.8 ± 0.3	19.2 ± 1.8	9.9 ± 1.0	76.5 ± 2.7
6	Р. Пугачевка	09.06.2016	9	—	211.1 ± 8.8	34.1 ± 0.3	22.4 ± 3.4	9.8 ± 1.3	78.1 ± 3.9
7	Р. Очепуха	27.05.2016	9	—	222.3 ± 5.2	34.2 ± 0.4	13.6 ± 0.4	9.4 ± 1.1	65.8 ± 1.4
8	ЛРЗ Таранайский	30.05.2016	5	916.8	262.2 ± 27.9	35.0 ± 1.4	23.0 ± 3.7	9.7 ± 1.0	78.6 ± 2.7
9	ЛРЗ Лесной*	27.05.2016	18	832.8	270.9 ± 15.8	34.8 ± 0.8	24.2 ± 1.9	10.5 ± 0.6	76.7 ± 1.8
10	ЛРЗ Долинка	16.06.2016	5	984.2	289.8 ± 20.4	37.2 ± 0.7	36.6 ± 5.4	9.9 ± 1.8	91.8 ± 1.3
11	ЛРЗ Анивский	30.05.2016	5	882	298.7 ± 13.0	35.3 ± 0.3	27.2 ± 6.2	12.2 ± 1.4	79.7 ± 3.3
12	ЛРЗ Лазовой	10.06.2016	5	917.6	300.4 ± 24.0	38.0 ± 0.7	47.4 ± 7.9	14.6 ± 1.3	104.9 ± 4.9
13	ЛРЗ Скальный	20.06.2016	5	852.6	304.6 ± 38.1	37.4 ± 1.1	20.8 ± 2.0	10.8 ± 1.3	73.0 ± 0.7
14	ЛРЗ Монетка	31.05.2016	5	1023.8	304.6 ± 39.4	38.6 ± 1.6	33.0 ± 3.9	10.8 ± 1.0	94.0 ± 3.3
15	ЛРЗ Пугачевский	09.06.2016	5	865.4	316.7 ± 37.9	36.5 ± 1.0	28.8 ± 3.9	11.0 ± 0.7	79.3 ± 3.8
16	ЛРЗ Фирсовка	14.06.2016	5	885.7	319.5 ± 23.0	37.2 ± 0.6	28.4 ± 2.5	9.75 ± 0.3	89.9 ± 3.0
17	ЛРЗ Красноярка	25.05.2017	5	826.2	327.8 ± 40.4	37.8 ± 1.3	15.4 ± 1.1	10.0 ± 1.3	74.0 ± 4.8
18	ЛРЗ Бахура	09.06.2016	10	890.2	334.7 ± 23.6	37.4 ± 0.9	28.1 ± 2.1	9.6 ± 0.6	87.1 ± 1.4
19	ЛРЗ Нитуй	10.06.2016	5	710.8	350.2 ± 17.1	39.4 ± 0.6	22.6 ± 1.4	12.6 ± 1.0	74.9 ± 2.4
20	ЛРЗ Поречье	15.06.2017	5	955.2	387.5 ± 33.2	39.7 ± 0.8	32.7 ± 0.7	12.0 ± 0.5	88.6 ± 3.7
21	ЛРЗ Курильский	10.06.2016	5	1019.2	388.0 ± 42.9	38.7 ± 1.3	33.1 ± 3.6	12.2 ± 1.0	88.4 ± 2.5
22	ЛРЗ Лесной	07.06.2016	19	934.2	396.0 ± 23.4	38.4 ± 0.9	38.7 ± 1.5	10.7 ± 0.5	95.4 ± 1.3
23	ЛРЗ Мануй	14.06.2016	6	803.6	434.0 ± 48.2	39.2 ± 1.7	42.3 ± 5.1	10.8 ± 1.3	97.6 ± 2.5
24	ЛРЗ Куйбышевский	06.06.2016	5	1047.2	444.6 ± 9.0	40.2 ± 0.9	37.5 ± 4.0	12.3 ± 0.5	93.2 ± 2.4
25	ЛРЗ Урожайный	31.05.2016	5	1035.8	476.2 ± 45.3	41.5 ± 1.3	39.2 ± 2.5	10.6 ± 1.0	97.8 ± 3.5
26	ЛРЗ Тихая	09.06.2016	5	980.6	487.4 ± 50.9	41.8 ± 0.9	31.9 ± 3.7	10.8 ± 0.6	95.4 ± 4.1
27	ЛРЗ Рейдовый	10.06.2016	5	1167.3	492.5 ± 34.9	41.5 ± 0.9	46.4 ± 4.5	9.9 ± 0.5	103.5 ± 1.1
28	ЛРЗ Бухта Оля	23.06.2016	18	1664.2	903.4 ± 94.0	50.0 ± 1.8	96.3 ± 5.6	12.2 ± 0.5	127.0 ± 2.2
29	ЛРЗ Китовый	10.07.2017	10	1282.2	910.7 ± 99.6	52.7 ± 1.7	126.4 ± 13.8	11.6 ± 1.0	133.9 ± 2.5

Примечание. ЛРЗ — лососёвый рыболовный завод, FL — длина по Смитту, \* — молодь взята за 10 сут. до выпуска.

Единственное исключение составила самка массой 760 мг (ЛРЗ Китовый), у которой фонд половых клеток был представлен только гониями и ооцитами периода ранней профазы мейоза преимущественно в состоянии зиготены (рисунок, г). Не исключено, что именно с наличием таких редко встречающихся рыб с замедленным темпом оогенеза и связано обнаружение производителей горбуши трёхлетнего возраста (Иванов, 1996; Wagner, Stauffer, 1980).

Для выяснения зависимости параметров состояния гонад от массы рыб мы проанализировали три выборки молоди из ЛРЗ Лесной (за 10 сут. до выпуска и в момент выпуска) и ЛРЗ Бухта Оля массой соответственно 270.9 (154–369), 396.0 (173–514) и 903.4 (297–1682) мг (таблица). С увеличением массы тела наметилась некоторая (недостовверная) тенденция увеличения как площади гонад на срезах ( $r = 0.59$ ,  $r = 0.63$  и  $r = 0.47$ ), так и диаметра ооцитов ( $r = 0.41$ ,  $r = 0.45$  и  $r = 0.18$ ). Можно полагать, что при большем объёме выборки эта связь, известная для молоди других лососёвых рыб (Зеленников 1997; Христофоров, Мурза, 1998), была бы достоверной.

Таким образом состояние гонад у молоди горбуши перед выпуском с заводов при современной биотехнике её выращивания оказалось значительно стандартизованным. Среди всех исследованных самок мы не выявили ни одной особи, у которой была бы значительной доля половых клеток ранних периодов развития – гониев и мейоцитов. Напротив, у всех самок уже была сформирована старшая и фактически единственная генерация ооцитов периода превителлогенеза. В ходе дальнейшего роста рыб пополнения численности этой генерации не происходило, и только рост ооцитов определял увеличение объёма гонад. У природной молоди мы обнаружили лишь три особи со значительной долей гониев и мейоцитов. Однако нельзя исключать, что в годы с менее благоприятным температурным режимом доля таких рыб может быть больше (Зеленников, Федоров, 2005).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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. 2003. Сравнительный анализ состояния яичников у молоди тихоокеанских лососей в связи с проблемой становления моноциклики // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 4. С. 490–498.

Зеленников О.В., Федоров К.Е. 2005. Ранний гаметоогенез горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum при ее естественном и заводском воспроизводстве на островах Сахалин и Итуруп // Там же. Т. 45. № 5. С. 653–664.

Зеленников О.В., Сабанова Е.В., Мищенко О.В. 2007. Влияние закисления воды на оогенез горбуши. *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum // Там же. Т. 47. № 2. С. 269–272.

Иванов О.А. 1996. Случай поимки двухгодовиков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в море зимой 1994–1995 гг. // Там же. Т. 36. № 5. С. 716–720.

Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др. 2009. Гистология для ихтиологов: опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО, 112 с.

Пахомова Н.А., Хлевная А.С. 1977. Влияние температуры воды на гаметоогенез у горбуши в период инверсии пола // Биология северных морей Европейской части СССР. Апатиты: Изд-во Кол. филиала АН СССР. С. 54–60.

Пахомова Н.А., Хлевная А.С. 1978. Морфология яичников горбуши в морской период жизни // Вопросы функциональной морфологии морских животных. Апатиты: Изд-во Кол. филиала АН СССР. С. 102–108.

Персов Г.М. 1960. Характеристика раннего периода развития половых желез горбуши в связи с использованием ее как объекта акклиматизации // Матер. совещ. по вопросам рыбоводства / Под ред. Милейко И.В. М.: Рыб. хо-во. С. 86–92.

Персов Г.М. 1965. Передифференцировка гонад у горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) как норма развития // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 1. С. 26–30.

Персов Г.М. 1966. Ранний период гаметоогенеза у проходных лососей // Воспроизводство и акклиматизация лососей в Баренцевом и Белом морях. М.; Л.: Наука. С. 7–44.

Христофоров О.Л., Мурза И.Г. 1998. Репродуктивная функция и ее контроль у атлантического лосося // Атлантический лосось / Под ред. Казакова Р.В. СПб.: Наука. С. 75–126.

Wagner W.C., Stauffer Th.M. 1980. Three-year-old pink salmon in Lake Superior Tributaries // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 109. № 4. P. 458–460.