

УДК 597-146.53

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ И ГИСТОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКИ МОЛОДИ НЕРКИ В ПЕРВОЕ ЛЕТО НАГУЛА В МОРЕ

С. Б. Городовская, В. И. Шершнева, А. Б. Декштейн*



Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18

Тел., факс: (415-2) 41-27-01; Тел: (415-22) 5-25-92; (415-2) 42-19-30

E-mail: gorodovskaya.s.b@kamniro.ru

*Всемирный фонд природы / Берингийское экорегиональное отделение

684000 Камчатский край, г. Елизово, Сопочная, 13, оф. 4

Тел., факс: (415-2) 41-19-45; Тел: (415-3) 17-17-67

E-mail: adekshtain@wwf.ru

НЕРКА, СОЗРЕВАНИЕ, ПОТОМСТВО, ООЦИТЫ, БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ

На основании анализа совокупности биологических, биохимических и гистологических исследований молоди нерки из оз. Курильское в первое лето и осень жизни в море 2001–2005 гг. показано, что темп полового созревания зависит от продолжительности I и II стадии зрелости гонад. Длительность прохождения этих стадий связана со скоростью периода превителлогенеза ооцитов. Ведущими экологическими факторами, определяющими скорость прохождения этого периода, являются температура и уровень обеспеченности пищей, которая, в свою очередь, зависит от количества нагуливающей молоди, индикатором которой служит численность родительских поколений двух смежных лет нерестующих в озере. Интенсивный рост и развитие гонад молоди в первые месяцы морского нагула свойственны для малочисленных поколений озерновской нерки, условия для реализации роста и развития которых были заложены в пресноводный период при совместном нагуле потомства от двух смежных лет нереста, не превышающих 3,0 млн экз. Низкий темп развития ооцитов у нерки в пресноводный период продолжает оказывать влияние на скорость развития в первые месяцы морского нагула. В период 2001–2005 гг. наблюдался рост биологических показателей молоди нерки, относительного содержания липидов в мышечной ткани рыб и калорийности от 2001 к 2005 гг. При высокой численности молоди увеличение массы ее тела свидетельствует о том, что в данный период складывались благоприятные условия для морского нагула молоди нерки Западной Камчатки. В первые месяцы морского нагула биохимические показатели молоди нерки отражают влияние кормовых условий на рост молоди и не оказывают значительного влияния на развитие гонад.

PHYSIOLOGICAL AND HISTOLOGICAL CHARACTERIZATION OF JUVENILE SOCKEYE SALMON IN THE FIRST SUMMER AND FALL OF FORAGING IN THE OCEAN

S. B. Gorodovskaya, V. I. Shershneva, A. B. Dekshtein*

Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography

683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberejnaya, 18

Tel., fax: (415-2) 41-27-01; Tel: (415-22) 5-25-92; (415-2) 42-19-30

E-mail: gorodovskaya.s.b@kamniro.ru

*WWF-Russia, Kamchatka/Bering Sea Ecoregional Office

Sopochnaya St., 13, Suite 4, Elisovo, Kamchatskiy kraj 684000

Tel., fax: (415-2) 41-19-45; Tel: (415-3) 17-17-67

E-mail: adekshtain@wwf.ru

SOCKEYE SALMON, MATURATION, GENERATIONS, OOCITE, BIOCHEMICAL INDEXES

It has demonstrated on the base of the analysis of biological, biochemical and histological researches of juvenile sockeye salmon from the lake Kurilskoye in its' first summer and fall in the ocean for 2001–2005 that the rate of sexual maturation depends on duration of the I and II stages of gonad maturation. Duration of these stages depends on the previtellogenesis of oocytes. Temperature and food supply, dependently the abundance of foraging juveniles, which indicator is the abundance of parental generations of two adjacent years to spawn in the lake, are the principle ecological factors to determin the rates of the I and II stages of maturation. Quicker juvenile growth and gonad development for the first months of foraging in the ocean is characteristic for low abundant generations of the Ozernaya River sockeye salmon, which growth and development determination has set during freshwater period under the term of mixed foraging by generations from two adjacent years (generation abundance < 3,0 million fishes). Low rate of the oocyte development during freshwater period also influences the rate of the development during the first months of foraging in the ocean. An increase in the body weight at a high juvenile sockeye salmon abundance indicates of favorable conditions for juvenile foraging in the ocean by sockeye salmon from West Kamchatka (Kurilskoye Lake) formed for the period 2001–2005. For the period analyzed an increase in the biological characteristics (body length and weight), relative content of fat in the muscle tissue of fish, calorie content and food supply index has traced. Since minimal in 2001 the energy index was much higher next years. The biochemical indexes can rather indicate of the influence of the conditions of foraging on juvenile growth and hardly can strongly influence the gonad development for the first months of foraging in the ocean.

Азиатская нерка (*Oncorhynchus nerka* Walb.) является наиболее изученным видом тихоокеанских лососей. В настоящее время подробно изучены практически все этапы раннего онтогенеза этого вида, как в естественных, так и в экспериментальных условиях. Детально освещен пресноводный период жизни нерки из различных районов воспроизводства на Дальнем Востоке. Выявлен ряд факторов, оказывающих решающее влияние на формирование численности поколений (Селифонов, 1974; Смирнов, 1975; Бугаев, 1995; Milovskaya et al., 2002). Во многих работах анализируется многолетняя динамика запасов нерки (Селифонов, 1975; Бугаев, 1995).

До 80-х гг. прошлого века наименее изученным оставался морской период жизни азиатской нерки. Была предпринята попытка характеристики физиологического состояния гонад зрелой и неполовозрелой нерки в весенне-летних нагульных скоплениях (Иевлева, 1984; Городовская, Шершнева, 2007). В 1990 и 2000 гг. были проведены исследования гистологической структуры и биохимического состава молоди гонад в зависимости от степени развития гонад самок и самцов нерки (Городовская, 2000, 2002, 2008; Городовская и др., 2007; Миловская и др., 2006). В связи с развитием морских исследований были достигнуты значительные успехи, позволившие в настоящее время перейти к более глубокому изучению морского периода жизни нерки (в особенности после ската в морские воды).

Данная работа посвящена анализу биологических, биохимических и гистологических показателей молоди нерки в первое лето и осень жизни в море, полученных в 2001–2005 гг. Целью настоящей работы является выявление и количественная оценка факторов, определяющих темп оогенеза молоди нерки в ранний морской период жизни и оказывающих влияние на эффективность ее воспроизводства.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной работы послужили пробы молоди тихоокеанских лососей, собранные в период выполнения учетных траловых съемок в 2001–2005 гг. в прикамчатских водах Охотского моря. В эти сроки были проведены 4 осенние, и 2 летние (июнь и июль 2005 г.) съемки. Район работ был ограничен координатами: 51°–58° с. ш. и 145°–156° в. д. (рис. 1).

Следует отметить, что указанный район исследований был выбран исходя из того, что скопления нерки, скатывающейся из водоемов западного побережья Камчатки, распределены в этих границах.

Определение возрастного состава молоди нерки провели двумя различными методами — по чешуе и отолитам. Проведенное сравнение возраста морской молоди нерки и покатников оз. Курильское показало 95%-е сходство. Летом 2005 г. траления вели в границах 12-мильной зоны у Западной Камчатки от 51° до 53°45' с. ш.

Для исследования гаметогенеза молоди в ранний морской период жизни ежегодно брали на анализ пробы гонад от 40–60 экз. нерки. В 2001 и 2002 гг. отбирали пробы гонад самок и самцов доминирующей возрастной группы 2+. В 2003 и 2005 годах исследовали гонады молоди трех возрастных групп 1+, 2+ и 3+. В 2005 г. материал собирали в июне–июле и октябре. Сбор и обработка материала для гистологического анализа осуществлялись по стандартной методике. Гонады фиксировали жидкостью Буэна. От каждой самки заливали в парафин один целый яичник, от самца — семенник. Продольные срезы толщиной в 5–7 мкм окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну (Волкова, Елецкий, 1982). Всего исследовано 366 гистологических препаратов от 183 проб гонад молоди нерки, включая семенники 30 экз. рыб. В 2001–2003 гг. для анализа отбирали самок и самцов нерки доминирующей возрастной группы 2+ в количестве 25, 32 и 26 экз. рыб, соответственно. В 2005 г. материал был собран более полно, количество проанализированных проб яичников и семенников в этом году составило 100 экз.

Степень развития клеток яичников определяли на основании детализации периодов превителлогенеза и вителлогенеза ооцитов, разработанной Г.М. Персовым (1963, 1966) для лососевых рыб, учитывающей особенности этих периода у нерки (Иевлева, 1984) и некоторые внесенные нами изменения (Городовская, 2008). Состояние клеток половых желез самок характеризовали по следующим параметрам: 1) определяли среднее количество клеток (%) для каждой стадии отдельно; 2) измеряли диаметр ооцитов разных ступеней развития. Для оценки темпа развития половых клеток яичников нерки, представленных пятью ступенями ооцитов периодов превителлогенеза и начальными ступенями вителлогенеза, определяли количество ооцитов на каждой из ступеней. Средний диаметр яйцеклеток разных ступеней измеряли выборочным методом с помощью окуляр-микроскопа при иммерсионном увеличении микроскопа (20×20 и 20×40). Были просчитаны и измерены 4800 ооцитов.

Количество проб молоди нерки, взятой для химического анализа мышц, составило: 2001 г. —

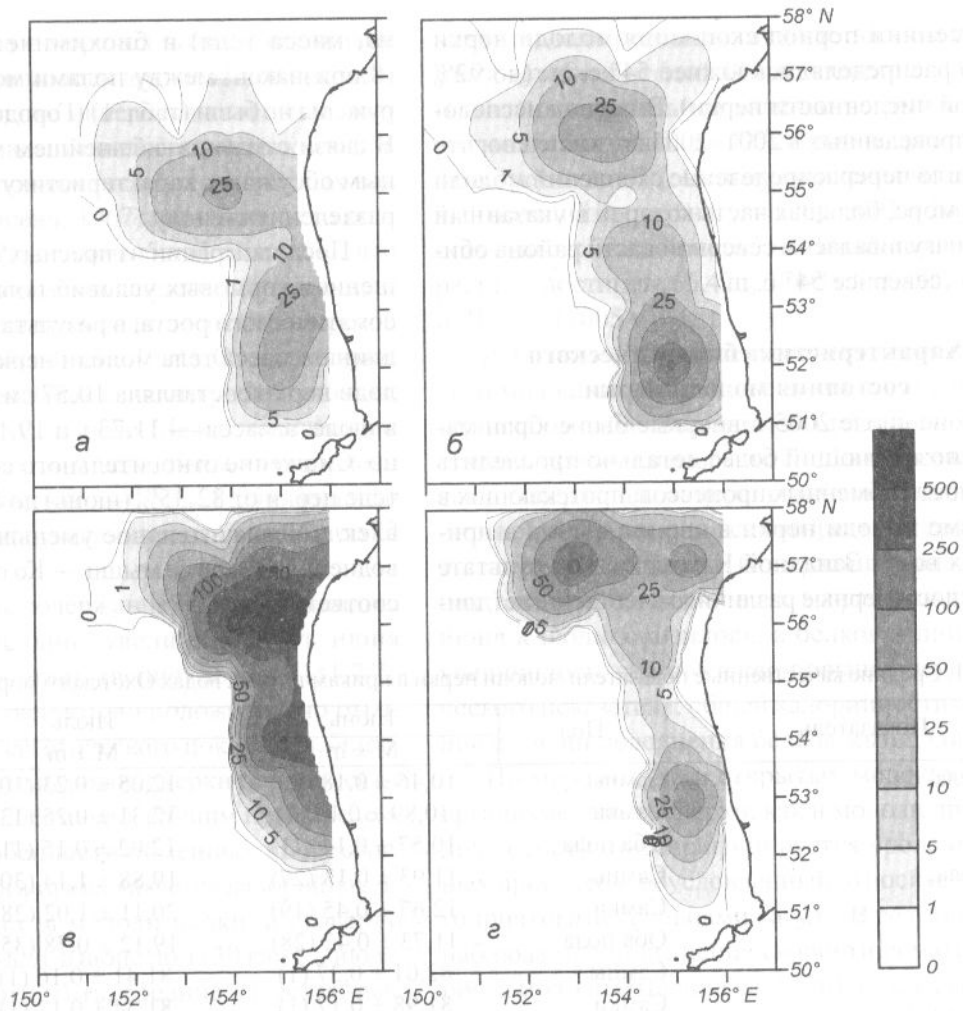


Рис. 1. Распределение и уловы молоди нерки в осенний период. Примечание: а — 2001 г.; б — 2002 г.; в — 2003 г.; г — 2005 г.

19 шт., 2002 г. — 10 шт., 2003 г. — 55 шт., 2005 г. — 188 шт. Химический анализ мышечной ткани включал определение содержания воды, липидов, минеральных веществ и белков (Шершнева, 1990). Были рассчитаны: энергетический показатель (ЭП) — отношение содержания сухого органического вещества к содержанию воды (Шагуновский, Шевченко, 1973), зольный индекс для морской молоди — отношение количества минеральных веществ к воде, увеличенный в 1000 раз (Шершнева, 1990), и степень обводнения белков мышц (K_0) — отношение количества воды к белкам (Кизеветтер, 1973). Кроме того, был рассчитан индекс «обеспеченности пищей» (K_p) — отношение содержания мышечных липидов (в фиксированный момент) к среднемуголетней величине. При K_p больше 1 обеспеченность рыб пищей считается высокой (Шульман, 1973). Все показатели химического состава тела нерки рассчитаны по сырому веществу.

Изменчивость показателей оценивали по коэффициенту вариации (CV, %). Достоверность различий (M diff) определяли стандартным методом, а

уровень надежности определяемых параметров оценивали при $p > 0,01$ (Лакин, 1980). При проведении статистического анализа данных, полученных в результате обработки биохимических проб, рассчитывали показатели близости выборочной средней по длине и массе тела молоди нерки к генеральной совокупности (средние показатели длины и массы тела молоди нерки из улова в скоплении в период, соответствующий сбору биохимических проб). Ошибка не превышала 5%.

Изображения гистологических срезов получены с помощью комплекса, в состав которого входит видеокамера Leika ДС и микроскоп Olympus. Фотографии обработаны в программе OPTIMAS 6.5. Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью программ EXCEL, STATISTICA 6.0, OPTIMAS 6.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Последнее обобщение о распределении и биологии молоди нерки в первый год жизни в море проведено В.Г. Ерохиным (2002). Было показано, что ра-

нее в осенний период скопления молоди нерки обычно распределялись южнее 54° с. ш. (до 92% учетной численности нерки). В период исследований, проведенных в 2001–2005 гг., выявлено, что произошло перераспределение скоплений молоди нерки в море, большая часть которой в указанный период нагуливалась в северной части района обитания — севернее 54° с. ш.

Характеристика биологического состояния молоди нерки

В июне–июле 2005 г. впервые был собран материал, позволяющий более детально проследить особенности обменных процессов, протекающих в организме молоди нерки в период нагула в прибрежных водах Западной Камчатки. В результате анализа достоверные различия качественных (дли-

на, масса тела) и биохимических показателей (8 признаков) между полами молоди нерки обнаружены не были (табл. 1) (Городовская и др., 2007). В связи с этим, в дальнейшем мы сочли возможным обсуждать характеристику молоди нерки без разделения по полу.

После миграции из пресных вод, в связи с улучшением кормовых условий повышается скорость соматического роста, в результате — увеличились длина и масса тела молоди нерки. Длина тела молоди нерки составляла 10,57 см в июне и 12,02 см в июле, а масса — 11,73 г и 19,12 г, соответственно. Снижение относительного содержания воды в теле нерки от 82,35% (июнь) до 81,48% (июль) повлекло незначительное уменьшение степени обводнения белков ее мышц — Ко от 7,385 и до 7,284, соответственно.

Таблица 1. Средние качественные показатели молоди нерки в прикамчатских водах Охотского моря в июне–июле 2005 г.

Показатель	Пол	Июнь	Июль	M diff *
		M ± m	M ± m	
Длина тела, см	Самцы	10,46 ± 0,18 (10)	12,05 ± 0,23 (10)	P > 0,010
	Самки	10,89 ± 0,13 (7)	12,31 ± 0,25 (13)	P > 0,001
	Оба пола	10,57 ± 0,14 (11)	12,02 ± 0,15 (11)	P > 0,001
Масса тела, г	Самцы	11,93 ± 0,13 (27)	19,88 ± 1,14 (30)	P > 0,001
	Самки	12,67 ± 0,45 (19)	20,11 ± 1,02 (28)	P > 0,001
	Оба пола	11,73 ± 0,42 (28)	19,12 ± 0,78 (35)	P > 0,001
Вода, %	Самцы	82,01 ± 0,27 (1)	81,41 ± 0,16 (1)	P > 0,001
	Самки	81,98 ± 0,17 (1)	81,54 ± 0,12 (1)	P > 0,050
	Оба пола	82,35 ± 0,18 (2)	81,48 ± 0,12 (1)	P > 0,001
Липиды, %	Самцы	4,64 ± 0,32 (38)	5,18 ± 0,28 (36)	—
	Самки	4,88 ± 0,39 (40)	4,98 ± 0,29 (36)	—
	Оба пола	4,76 ± 0,25 (41)	5,04 ± 0,21 (38)	—
Белки, %	Самцы	11,46 ± 0,35 (17)	11,27 ± 0,47 (22)	—
	Самки	11,88 ± 0,37 (17)	11,85 ± 0,35 (15)	—
	Оба пола	11,44 ± 0,26 (18)	11,72 ± 0,24 (18)	—
Зола, %	Самцы	1,47 ± 0,07 (26)	1,84 ± 0,09 (29)	P > 0,001
	Самки	1,59 ± 0,12 (40)	1,77 ± 0,11 (33)	P > 0,050
	Оба пола	1,53 ± 0,06 (36)	1,81 ± 0,07 (35)	P > 0,010
Зольный индекс	Самцы	18 ± 1 (26)	21 ± 1 (26)	P > 0,050
	Самки	18 ± 1 (37)	21 ± 2 (36)	P > 0,050
	Оба пола	18 ± 1 (36)	22 ± 1 (37)	P > 0,010
Степень обводнения белков мышц — Ко	Самцы	7,516 ± 0,275 (21)	7,122 ± 0,357 (29)	—
	Самки	7,251 ± 0,265 (20)	7,077 ± 0,269 (19)	—
	Оба пола	7,385 ± 0,191 (21)	7,285 ± 0,193 (24)	—
Энергетический показатель — ЭП	Самцы	0,192 ± 0,003 (9)	0,206 ± 0,002 (7)	P > 0,001
	Самки	0,199 ± 0,003 (7)	0,206 ± 0,0012 (4)	P > 0,001
	Оба пола	0,195 ± 0,002 (8)	0,206 ± 0,005 (7)	P > 0,001
Калорийность, кал/г	Самцы	1069 ± 20 (11)	1164 ± 14 (7)	P > 0,001
	Самки	1113 ± 26 (11)	1127 ± 18 (8)	P > 0,001
	Оба пола	1090 ± 16 (12)	1130 ± 10 (8)	P > 0,001
Количество рыб, экз.	Самцы	33	44	—
	Самки	32	39	—
	Оба пола	65	83	—

Примечание: здесь и в таблицах 6, 7 — в скобках коэффициент вариации признака (CV, %); * — достоверность различий между показателями по критерию Стьюдента

По мере нагула в морских водах в организме молоди нерки, как и молоди других видов лососей, происходит накопление минеральных веществ, связанное не только с адаптацией организма молоди к изменившимся условиям (переход из пресных вод в морские) (Сигиневич, 1967), но также с его ростом (Лав, 1976). Ранее нами было выяснено, что величина зольного индекса свидетельствует о длительности пребывания молоди лососей в морской воде после ската (Shershneva, 1991). Относительное содержание минеральных веществ увеличилось от 1,54% в июне до 1,81% в июле. Между количеством минеральных веществ и воды была установлена обратная зависимость ($r = -0,82 \pm 0,05$). Зольный индекс молоди нерки увеличился от 18 в июне до 22 в июле.

Относительное содержание белков и липидов, хотя и незначительно, увеличилось от июня (11,36% и 4,75%, соответственно) до июля (11,73% и 5,04%, соответственно), но положительно отразилось на росте энергетического показателя. Энергетический показатель молоди нерки повысился от 0,195 (июнь) до 0,206 (июль). Общим показателем, отражающим особенности обменных процессов, протекающих в организме, является калорийность. Общая калорийность молоди нерки достоверно возросла от 1090 кал/г в июне до 1130 кал/г в июле.

Необходимо отметить, средние качественные показатели молоди нерки приведены без дифференцирования ее возраста. В настоящее время метод определения возраста тихоокеанских лососей, основанный на анализе структурных элементов чешуи, неприемлем для молоди лососей из траловых уловов, поскольку рыбы, извлеченные из трала, как правило, полностью лишены чешуи. В связи с этим, возрастной состав молоди нерки был определен методом анализа структурных элементов ее отолитов. В июне 2005 г. в прибрежных водах скоп-

ления молоди нерки были представлены особями в возрасте 0+ и 1+ (до 85%), в возрасте 2+ (14,87%). В июле относительное количество рыб младших возрастов снизилось до 42%, а рыб возраста 2+, 3+, 4+ возросло до 57%. Основу скоплений молоди нерки в осенний период нагула 2002, 2003 и 2005 гг. составляли особи в возрасте 2+. Количество нерки возраста 2+ достигало 65,47% (2002 г.), 66,08% (2003 г.) и 71,67% (2005 г.).

В таблице 2 приведены качественные показатели молоди нерки разного возраста. В наших материалах молодь нерки была представлена, в основном, особями в возрасте 2+. Длина и масса тела, как и содержание минеральных веществ (зольный индекс) молоди нерки всех возрастных групп, возросли от июня к июлю. Содержание воды в мышцах тела молоди нерки всех возрастных групп от июня к июлю снизилось, а белков и липидов — увеличилось, что повлекло повышение энергетического показателя, общей калорийности и снижение степени обводнения белков мышц (табл. 2).

По мере нагула в открытых морских водах в организме молоди нерки, как и молоди других видов лососей, интенсифицируется уровень обменных процессов, обусловленный относительно благоприятными условиями нагула. В результате чего наблюдается повышение скорости соматического роста молоди (Шершнева, 1990), и, как следствие, увеличение длины и массы ее тела. В 80-е и 90-е годы средняя длина тела молоди нерки изменялась от 21,4 до 23,1 см, а масса — от 126,9 до 133,1 г (Ерохин и др., 2004).

Траловые учеты численности молоди в последнее пятилетие показали, что средняя длина особей увеличилась до 24,2 см, а масса тела — 164,0 г (табл. 3). Увеличение темпа соматического роста молоди нерки, при ее высокой численности, свидетельствует о том, что в 2001–2005 гг. складывались

Таблица 2. Качественные показатели молоди нерки разного возраста в прикамчатских водах Охотского моря (июнь–июль 2005 г.)

Показатель	0+		1+		2+		3+	
	Июнь	Июль	Июнь	Июль	Июнь	Июль	Июнь	Июль
Длина тела, см	9,45	11,27	9,60	10,85	10,54	12,55	20,85	13,05
Масса тела, г	8,98	15,50	8,04	13,94	12,09	20,54	12,58	26,05
Вода, %	86,02	81,63	83,13	81,34	81,99	81,47	81,84	81,69
Липиды, %	4,14	4,09	5,62	4,04	4,86	5,36	4,87	5,85
Белки, %	8,81	12,75	10,10	12,72	11,56	11,36	11,39	10,37
Зола, %	1,03	1,53	1,15	1,90	1,59	1,81	1,90	2,09
Зольный индекс	11	19	14	23	19	22	23	26
Ко	9,764	6,402	8,231	6,395	7,093	7,171	7,185	7,877
ЭП	0,151	0,206	0,189	0,206	0,200	0,205	0,199	0,199
Калорийность, кал/г	899	1109	1102	1100	1112	1148	1104	1139
Количество рыб, экз.	4	4	5	17	49	56	7	4

благоприятные условия для нагула молоди в прикамчатских водах Охотского моря (Ерохин, 2006). В этот период жизни основное влияние на скорость роста молоди лососей оказывает, главным образом, степень обеспеченности рыб пищей (Андреевская, 1970). С июля по конец сентября длина тела молоди нерки увеличилась более чем вдвое, а масса — более чем в 10 раз (табл. 1, табл. 4).

В организме молоди протекали интенсивные обменные процессы, проявляющиеся не только в увеличении массы тела, но и в повышении уровня липидов (в 1,5–3,0 раза) и снижении содержания воды.

Наиболее высокий уровень липидов в мышцах тела нерки, отмеченный в сентябре 2005 г., составил 6,90%, при низкой вариабельности этого показателя (CV — 11%). В сентябре 2001 и 2002 гг. содержание липидов в теле молоди нерки было вдвое ниже (3,14 и 2,21%, соответственно), но молодь по этому показателю была более разнокачественной (CV — 42%, CV — 29%, соответственно).

Ряд авторов связывают увеличение вариабельности качественных показателей рыб (в основном,

Таблица 3. Средние длина и масса тела молоди нерки осенью в прикамчатских водах Охотского моря

Месяц и год учета	Средняя длина, Средняя масса,	
	см	г
Сентябрь 2001	23,0	143
Сентябрь 2002	22,0	120
Октябрь 2002	23,4	150
Сентябрь 2003	23,3	160
Октябрь 2003	23,6	164
Октябрь 2005	24,0	145

Таблица 4. Качественные показатели молоди нерки в прикамчатских водах Охотского моря в сентябре (2001, 2002, 2005 гг.)

Показатель	2001 г.		2002 г.		2005 г.		
	2+	2+	1+	2+	3+	Среднее	
Длина тела, см	23,3±0,18 (7)	20,9±0,53 (7)	20,5	22,4	23,0	21,6±0,40 (5)	
Масса тела, г	143,6±0,13 (24)	124,5±7,33 (16)	95,0	133,1	130,0	126,5±6,69 (16)	
Вода, %	79,82±0,27 (1)	78,81±0,55 (1)	79,21	79,19	79,71	79,18±0,21 (1)	
Липиды, %	3,14±0,31 (42)	2,21±0,26 (29)	7,23	6,89	6,57	6,90±0,27 (11)	
Белки, %	14,90±0,71 (21)	16,87±0,16 (25)	10,98	11,27	11,49	11,31±0,33 (9)	
Зола, %	2,14±0,19 (37)	2,11±0,16 (25)	2,58	2,65	2,23	2,61±0,27 (32)	
Зольный индекс	26±2 (31)	27±2 (24)	23	33	28	32±3 (29)	
Ко	5,448±0,26 (20)	4,671±0,18 (11)	7,214	7,026	6,937	6,901±0,22 (10)	
ЭП	0,226±0,01 (10)	0,242±0,01 (6)	0,229	0,229	0,227	0,227 ± 0,04 (5)	
Калорийность, кал/г	1129±18 (7)	1181±33 (6)	1270	1288	1270	1291±26 (6)	
Индекс Кп	0,74	0,54	—	—	—	1,67	
Накормленность, ‰	89,6	49,5	—	—	—	66,42	
Численность учтенной молоди нерки, млн экз.	5,57	7,26	—	—	—	—	
Количество рыб, экз.	19	10	1	8	1	10	

Примечание: менее 10 экз. — рассчитаны по средневзвешенной; более 10 экз. — по статистике

масса тела и количество липидов) в первую очередь с ухудшением обеспеченности этих рыб пищей (Анухин, 1964; Сигиневич, 1967; Шульман, 1973; Поляков, 1975). Ранее при исследовании биологического состояния молоди горбуши и кеты в прикамчатских водах Охотского моря в осенний период нагула было выявлено, что индекс обеспеченности пищей — Кп — является интегрирующим показателем, отражающим условия нагула молоди в конкретный период (Шульман, 1973; Shershneva, 1991). В осенний период 2001–2003, 2005 гг. увеличение содержания липидов (наиболее энергоемкого компонента) в теле молоди нерки повлияло на величину ее общей калорийности. Наибольшая калорийность тела молоди нерки в возрасте 2+ была отмечена в сентябре 2005 г., составляя 1270 кал/г против 1129 кал/г в 2001 г. и 1181 кал/г в 2002 г. В сентябре 2001–2002 гг. индекс обеспеченности пищей молоди нерки был низким и составлял 0,76 и 0,54, соответственно, а в сентябре 2005 г. — значительно выше, составляя 1,67. Повидимому, в осенний период 2005 г. условия нагула молоди нерки были более благоприятными, в сравнении с предыдущими годами.

В октябре обменные процессы, протекающие в организме молоди нерки, как и молоди других видов лососей, находились на высоком уровне, о чем свидетельствуют размеры (длина, масса) и содержание химических компонентов в ее теле (табл. 5). В октябре 2003 и 2005 гг. средняя масса тела молоди нерки была одинаковой — 152,8 г, а различие в длине тела 0,1 см. В 2003, 2005 гг. содержание воды в теле нерки различалось не существенно. Однако в 2003 г. содержание липидов в

теле нерки было выше (8,95%), а белков — меньше (10,45%), против 7,61% и 11,27% у нерки в 2005 г. Относительно высокое содержание липидов и меньшее — минеральных веществ (2,05%) в теле нерки в 2003 г. повлияло на величину энергетического показателя, который был равен 0,244, и на общую калорийность, составившую 1409 кал/г. В 2005 г. эти показатели были ниже и равны 0,238, 1331 кал/г, соответственно.

Таким образом, в летне-осенний период в организме молоди нерки протекают интенсивные обменные процессы, проявляющиеся в увеличении длины и массы тела, повышении уровня липидов (в 1,5–3,0 раза), минеральных веществ и снижении содержания воды в мышцах. Степень обеспеченности этих рыб пищей (Кп) в осенний период 2005 г. свидетельствует о наиболее благоприятных условиях нагула за все годы наблюдений.

Гаметогенез нерки в ранний морской период жизни

Период формирования гонад у молоди нерки во время пребывания в пресных водах уже в течение длительного времени был предметом внимания исследователей (Персов, 1963; Yamamoto, Nihoi, 1968; Иевлева, 1984; Мосягина, Кузнецов, 1997). Эти исследования были продолжены и уточнены нами (Городовская, 2000, 2002). Однако сведений о развитии половых желез лососей в ранний морской период недостаточно, хотя этот период жизни у молоди лососей является критическим в связи с их адаптацией к морской среде (Карпенко, 1998). В некоторой мере этот пробел восполняют работы, посвященные исследованию гаметогенеза горбуши в ранний морской период (Персов, 1965, 1966). Между тем известно, что нерка, в отличие от горбуши, обитает в пресных водах значительно дольше, в связи с чем можно ожидать большего разнообразия в состоянии ее яичников и семенников в первые месяцы после миграции в море.

Я и ч н и к и. Яичники молоди нерки после ската в море имеют вид двух продолговатых тел трехгранной формы. Они располагались в брюшной полости по бокам плавательного пузыря и занимали около половины его длины. Длина яичника составляет 10–15 мм, ширина — около 1 мм. В яичниках были слегка заметны яйценозные пластинки, икринки визуально неразличимы. Основную часть половых клеток в яичниках у большинства молоди нерки в первые месяцы морского нагула составляли превителлогенные ооциты, или ооциты периода цитоплазматического роста. Известно, что в период превителлогенеза ооциты в гонадах лососе-

вых рыб проходили пять ступеней развития, в которых вначале наблюдались наиболее характерные изменения в ядре, затем — в ооплазме. В яичниках молоди нерки в июне и июле в море имелись ооциты только первых трех ступеней превителлогенеза, в октябре — четвертой и пятой. Мейоциты на срезах гонад нами не были обнаружены. В данное время цитоплазматические ооциты нерки претерпевали изменения, сходные, в основных чертах, с изменениями, происходящими у других видов лососей (Персов, 1965; Иевлева, 1970б). Однако нами выявлены и некоторые видоспецифические особенности.

Так, проведенные нами исследования яичников на первых двух ступенях превителлогенеза подтвердили данные Г.М. Персова (1966) о том, что характерной чертой строения ооцитов 1-й ступени периода превителлогенеза являлось наличие хорошо выделенного слоя цитоплазмы, равномерно окрашенного на всех участках, появление нескольких ядрышек в ядре. В ядрах ооцитов 1-й ступени их насчитывалось до 10 шт., и они располагались у внутренней части ядерной оболочки. Средний диаметр ооцитов этой ступени превителлогенеза в яичниках составляет около 51 мкм, а диаметр их ядер — около 30 мкм.

Отличительной чертой строения ооцитов 2-й ступени является то, что участки цитоплазмы, интенсивно воспринимающие гематоксилиновый лак, образовывали «полумесяц», расположенный по одной стороне ядра (рис. 2). В темных участках плазмы ооцитов 2-й ступени превителлогенеза формировалось небольшое количество мелких вакуолей, в которых концентрировалось РНК. Средний диаметр ооцита — около 75 мкм, а ядра — 41 мкм.

Третья ступень развития ооцитов периода цитоплазматического роста у нерки характеризовалась появлением светлой зоны плазмы вокруг ядра и окрашенного «периферического кольца» за ней. Во время ската молоди плотное кольцо в ооцитах становилось ажурным. В первые месяцы морского нагула нерки периферическое кольцо в ооцитах 3-й ступени развития претерпевало значительные изменения.

Первоначально в ооцитах 3-й ступени несколько мелких вакуолей располагались ближе к ядру в интенсивно окрашенной зоне (рис. 3), затем более крупные вакуоли наблюдались по всему периферическому кольцу (рис. 4). В это время кольцо заполнило большую часть цитоплазмы, а его фрагменты, не занятые вакуолями, окрасились значительно слабее. Первоначальное строение ооцитов 3-й

ступени превителлогенеза обнаружено нами у всей молоди нерки в возрасте 1+ в июне и июле 2005 г. (69,5%), более позднее — у молоди в возрасте 2+ и 3+ (74,2%). В ооцитах 3-й степени ядро находилось в центре ооплазмы или было слегка сдвинуто к оболочке клетки. Оно занимало около 50% объема ооцита, диаметр которого в среднем составлял 60 мкм. Основная часть ядрышек, до 20 шт., группировалась по периферии ядра.

В процессе дальнейшего развития ооцита «периферическое кольцо» исчезало, а в цитоплазме появлялось новое образование — овальное со светлым ободком «желточное ядро» (рис. 5). Иногда оно наблюдалось вместе с периферическим кольцом.

Появление желточного ядра свидетельствовало о переходе ооцита в следующую, 4-ю степень периода цитоплазматического роста. Плазма ооцита вновь

окрашивалась равномерно. Средний диаметр ооцитов возрастал до 180 мкм, ядра — до 75 мкм.

В ооцитах переходного состояния от 4-й к 5-й степени периода превителлогенеза желточное ядро, как правило, выглядело расплывчатым, что свидетельствовало о дезинтеграции ядерной оболочки. Отличительной особенностью ооцитов 4-й степени являлось сокращение числа ядрышек до 6–10 шт. Эта степень превителлогенеза отмечалась в 1,9–2,2% ооцитов у проанализированных самок возраста 2+ и 3+ в июле 2005 г. В октябре ооциты этой степени наблюдались у половины самок нерки всех возрастов (43,5–50,0%).

Ооциты последней, 5-й степени превителлогенеза, характеризовались наличием сформированных вакуолей в цитоплазме. У небольшой части ооцитов обнаруживалось желточное ядро, что свидетельствовало о том, что они находились в состо-

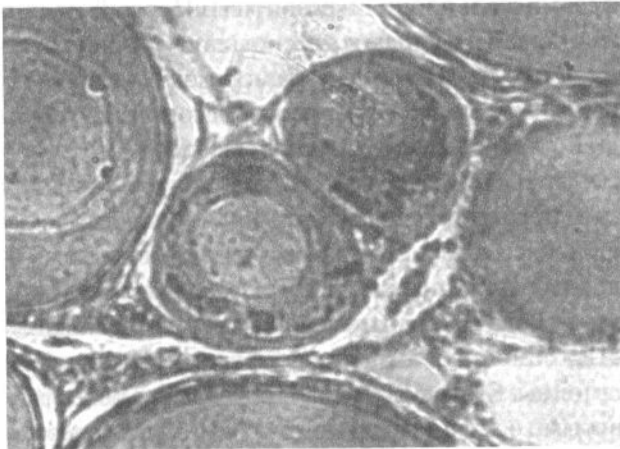


Рис. 2. Срез ооцитов молоди нерки в ранний морской период на 2-й степени периода превителлогенеза: ооплазма в месте концентрации РНК образует темный полумесяц. Ув.: 20×40

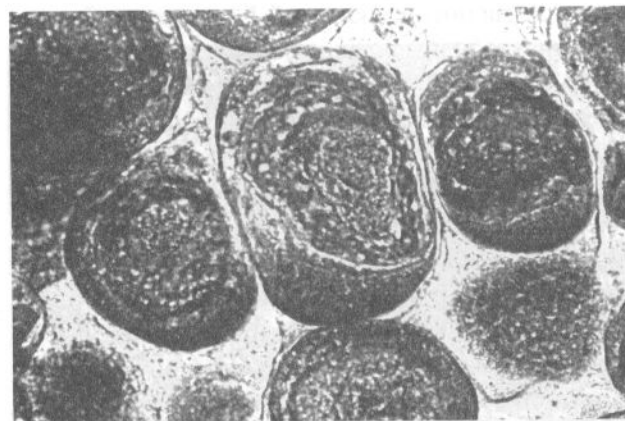


Рис. 3. Срез ооцитов молоди нерки начала 3-й степени периода превителлогенеза: мелкие жировые вакуоли располагаются в зоне окрашенной ооплазмы периферического кольца. Ув.: 20×40

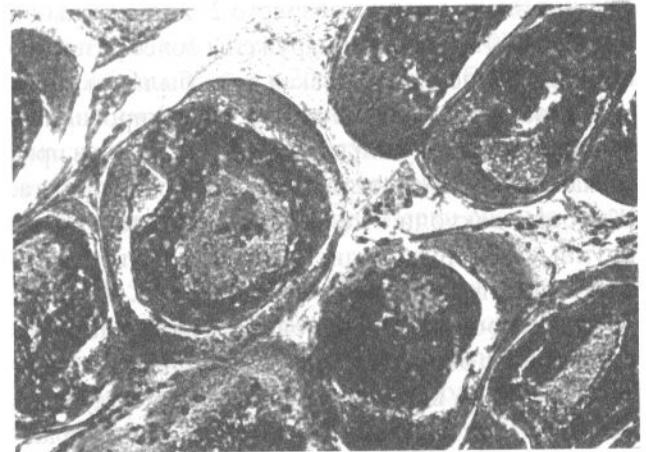


Рис. 4. Срез ооцитов морской молоди нерки завершающего этапа развития 3-й степени периода превителлогенеза: жировые вакуоли располагаются по всей площади периферического кольца. Ув.: 20×40

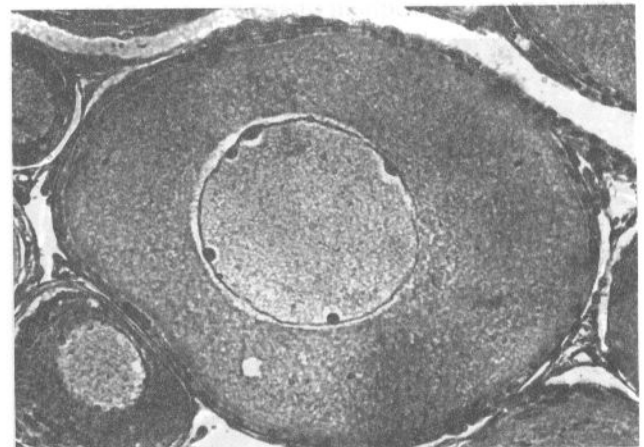


Рис. 5. Срез ооцита молоди нерки 4-й степени периода превителлогенеза. Желточное ядро находится в однородно окрашенной ооплазме. Ув.: 20×40

янии, переходном от 4-й к 5-й ступени цитоплазматического роста (Персов, 1965). Ооциты 5-й ступени у морской молоди нерки в возрасте 2+ и 3+ начинали появляться в октябре и составляли от 17,9 до 100% (в 2003 г.). Процесс образования вакуолей проходил постепенно — мелкие вакуоли располагались в один ряд, иногда неполный, по периферии ооцита (рис. 6), затем в несколько рядов, занимая большую часть ооплазмы. В ооцитах 5-й ступени цитоплазматического роста толщина яйцевой оболочки значительно увеличивалась, отчетливо просматривалось три слоя. Ядро ооцитов находилось, как правило, в центре. Ядрышки располагались по его периферии, их количество значительно уменьшилось. В ядре насчитывалось от 3 до 5 крупных ядрышек величиной 2–8 мкм. Средний диаметр ооцитов, вступивших в 5-ю ступень, составлял около 205,1 мкм, а их ядер — 80,9 мкм.

Следует отметить, что в яичниках некоторых самок молоди нерки в возрасте 2+, пойманных в октябре 2001 г., были обнаружены более развитые ооциты. Их периферическая зона была вакуолизирована, в цитоплазме видны сформированные кортикальные вакуоли, лежащие в 1–3 слоя и примыкающие непосредственно к оболочке ооцита. Жировые вакуоли имели разный размер: более крупные обнаруживались ближе к центральной части ооцита, мелкие — у периферии. Яйцевая оболочка ооцита значительно утолщилась по сравнению с ооцитами периода цитоплазматического роста, ее ширина варьировала между 23 и 26 мкм. Ооциты с вакуолизированной цитоплазмой относились к начальной фазе периода вителлогенеза (рис. 7). Ядра ооцитов, располагавшиеся центрально, имели фестончатые края и периферические ядрышки. В начале периода вителлогенеза, в фазе вакуолизации, вакуоли мелкие — от

0,5 до 2,0 мкм. Диаметр таких ооцитов в среднем составлял 270 мкм, ядра — 99 мкм. Такая цитоморфологическая картина развивающихся клеток позволяет утверждать, что ооциты вступали в период трофоплазматического роста.

Таким образом, на основании цитологических исследований яичников нерки нами были выявлены некоторые особенности развития ооцитов 3-й ступени превителлогенеза. На первом году морской жизни ооциты в гонадах молоди нерки последовательно проходили пять ступеней периода превителлогенеза, более развитые клетки вступили в период трофоплазматического роста.

С е м е н н и к и. Развитие семенников молоди тихоокеанских лососей в процессе полового созревания разделяли на два периода: сперматогониальный (половые клетки были представлены только сперматогониями) и период волны активного сперматогенеза (половые клетки представлялись всеми фазами дальнейшего развития). Первый из них начинался у молоди в пресноводный период жизни и продолжался в ранний морской. Сведения об особенностях протекания сперматогенеза у молоди в море в литературе отсутствуют.

Проведенный нами гистологический анализ клеток семенников молоди нерки в первый период после ската в море показал, что в гонадах имелись крупные семенные ампулы со сперматогониями, число которых невелико (2–3 шт.). Большинство семенных ампул имели четко выраженные границы. Однако встречались самцы и с более развитыми семенниками, в ампулах которых содержалось до 5–6 шт. сперматогоний. Границы их в некоторых участках были разрушены, а в центре ампул имелись щелевидные просветы.

Таким образом, семенники молоди нерки, нагуливающейся в прикамчатских водах Охотского

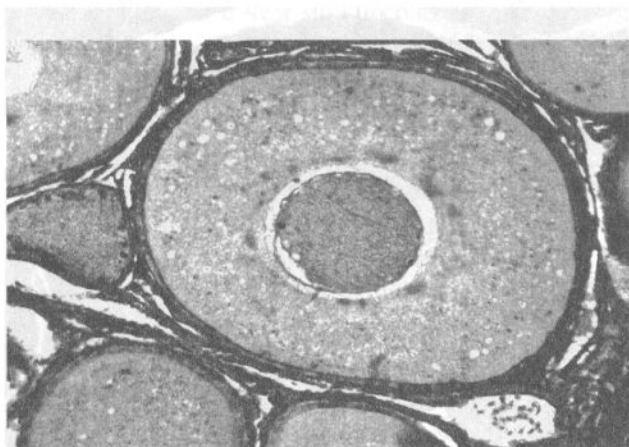


Рис. 6. Срез ооцитов молоди нерки 5-й ступени периода превителлогенеза: мелкие жировые вакуоли располагаются по периферии ооцитов. Ув.: 20×40

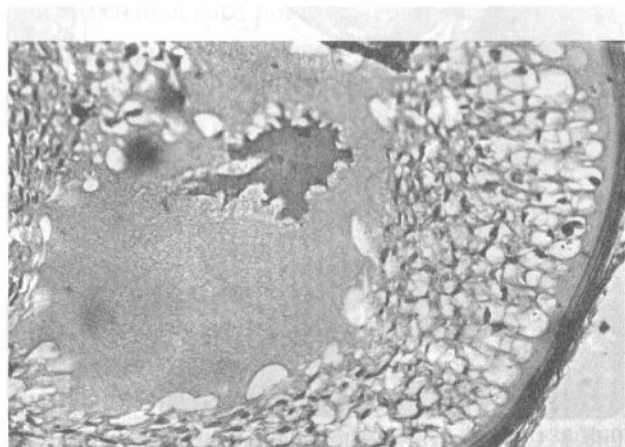


Рис. 7. Срез ооцитов периода вителлогенеза молоди нерки. Стадия вакуолизации цитоплазмы. Ув.: 20×20

моря, в июне–октябре находились в слабо развитом спокойном состоянии — сперматогониальном периоде, не проявляя тенденций к дальнейшему активному развитию. Очевидно, к моменту перехода тихоокеанских лососей к жизни в море степень развития семенников не может иметь такого значения как — яичников, поскольку развитие семенников молоди в первые годы жизни сводится к пополнению количества половых клеток — сперматогоний, а процесс активного сперматогенеза у них начинается лишь незадолго до начала нерестовой миграции (Иванков, 1983; Иевлева, 1984).

Динамика развития яичников молоди нерки

Изучение динамики развития половых клеток самок основной возрастной группы 2+ показало существенные межгодовые различия (табл. 6). У самок этого возраста ооциты 1-й ступени присутствовали в яичниках до конца июня. Количество ооцитов 2-й ступени снижалось от июня к октябрю. Ооциты 3-й ступени доминировали в июне и июле. Ооциты 4-й ступени появились в июле, а в октябре уже были основной группой половых клеток периода превителлогенеза. Ооциты 5-й ступени в июле еще отсутствовали, но в октябре их содержание было значительным.

У молоди в возрасте 3+ динамика содержания ооцитов разных ступеней развития имела сходный характер с молодью возраста 2+, кроме ооцитов 1-й ступени, которые отмечались только в летние месяцы.

После покатной миграции из оз. Курильское у самок интенсифицируется рост и развитие половых клеток. В гонадах морской молоди наблюдался ускоренный переход от численно преобладающих в июне ооцитов 3-й ступени к доминирующим в октябре ооцитам 4-й ступени цитоплазматического роста. В октябре появлялись наиболее развитые клетки 5-й ступени периода превителлогенеза, которые формировались в осенние месяцы морского нагула молоди. Одновременно увеличивался размер половых клеток. Степень развития гонад самок молоди нерки в ранний морской период её жизненного цикла мы характеризовали соотношением между ооцитами ранних (1–3-й) и поздних (4–5-й) ступеней периода превителлогенеза. Соотношение этих групп ооцитов отражает скорость их перехода от ранних ступеней развития к более поздним. Чем меньше значение этого соотношения, тем выше темп полового развития гонад (табл. 7).

По нашим данным, наиболее быстрое развитие яичников наблюдалось у молоди в 2001 г., когда осе-

нию в яичниках полностью отсутствовали ооциты 1-й и 2-й ступеней превителлогенеза, а уже в октябре были выявлены ооциты, перешедшие к периоду вителлогенеза. Ооциты с такой стадией развития отсутствовали в яичниках молоди в 2002–2005 гг. Кроме этого, размер ооцитов 5-й ступени превителлогенеза в 2001 г. значительно превосходил таковой в октябре 2002–2005 гг.

В 2002 г. темп развития яичников нерки был наименьшим, о чем можно судить по большому количеству ооцитов на ранних ступенях развития, при этом диаметр ооцитов 5-й ступени был больше, чем у ооцитов той же ступени в 2005 г. По-видимому, скорость развития ооцитов в 2002 г. имела свои особенности, и выяснить причину возможно при дальнейших исследованиях гонад молоди нерки в пресноводный период нагула.

В 2003 г. в яичниках молоди имелось небольшое количество ооцитов с ранними ступенями периода превителлогенеза, а диаметр клеток 5-й ступени хотя и уступал таковым в 2001 г., но все же был больше, чем в 2002 г. Также было отмечено максимальное содержание клеток, находившихся на 5-й (последней) ступени превителлогенеза, что свидетельствует о достаточно высокой скорости развития гонад молоди нерки осенью этого года.

В 2005 г. доля клеток в гонадах, находившихся на ранних ступенях развития, была довольно высокой, а диаметр ооцитов — наименьшим. По-видимому, темп развития гонад молоди нерки, скактившейся в 2005 г., был относительно низким.

В летне-осенний период 2005 г. впервые удалось проследить сезонную изменчивость темпа развития яичников молоди нерки в первый год морского нагула у молоди в возрасте 1+. У этой молоди ооциты 1–3-й ступеней периода превителлогенеза присутствовали на протяжении всего сезона. Ооциты 4-й ступени появились только в октябре. Ооциты 5-й ступени у такой молоди не были отмечены.

Изменения соотношения групп клеток на ранних и поздних ступенях развития и диаметров ооцитов свидетельствуют о том, что скорость развития гонад в 2001 г. была высокой, 2002 г. — не высокой, а в 2003 и 2005 гг. — значительно ниже, чем в 2001 г. Синхронно с этим показателем варьировал и средний диаметр ооцитов 5-й ступени периода превителлогенеза в гонадах у самок.

И.И. Шмальгаузен (1935) считал, что процесс роста организмов нельзя представить изолированным от развития, а развивающийся организм — не связанным с той средой, в которой он обитает.

Таблица 6. Относительное содержание (%) и средний диаметр (мкм) половых клеток самок молоди нерки в 2001–2005 гг.

Показатели	2001 г.	2002 г.	2003 г.			2005 г.									
	Сентябрь	Октябрь	Октябрь			Июнь			Июль			Октябрь			
Возраст	2+	2+	1+	2+	3+	1+	2+	3+	1+	2+	3+	1+	2+	3+	
Превителлогенез	O1	–	5,4	–	–	–	1,1	12,0	3,9	6,9	–	14,6	8,1	–	–
	D1	–	54,6	–	–	–	39,3	43,5	45,9	46,4	–	47,2	55,3	–	–
	O2	–	17,3	–	5,3	–	9,4	25,0	23,8	24,4	23,9	22,5	10,9	12,8	11,4
	D2	–	82,1	–	93,7	–	64,9	69,4	72,6	76,8	80,8	23,5	92,2	95,2	96,1
	O3	15,3	28,0	50,0	12,3	–	69,5	63,0	72,3	68,7	74,2	60,7	37,5	18,8	18,6
	D3	94,2	116,0	145,9	155,3	–	98,8	121,0	121,1	121,2	126,8	134,1	135,7	137,4	137,7
	O4	55,6	31,4	50,0	33,3	–	–	–	–	–	1,9	2,2	43,5	48,4	35,2
	D4	186,8	186,6	185,6	196,9	–	–	–	–	–	140,8	140,9	183,4	184,9	190,9
	O5	27,3	17,9	–	49,1	100,0	–	–	–	–	–	–	–	20,0	34,8
	D5	222,7	198,5	–	200,1	202,0	–	–	–	–	–	–	–	191,9	206,8
Вителлогенез	O	1,8	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	D	270,5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Обозначения: O1 — ооциты первой ступени, O2 — ооциты 2-й ступени, O3 — ооциты 3-й ступени, O4 — ооциты 4-й ступени и O5 — ооциты 5-й ступени периода превителлогенеза; D1 — диаметр ооцитов 1-й ступени, D2 — диаметр ооцитов 2-й ступени, D3 — диаметр ооцитов 3-й ступени, D4 — диаметр ооцитов 4-й ступени и D5 — диаметр ооцитов 5-й ступени периода превителлогенеза. O — ооциты периода вителлогенеза, D — диаметр ооцитов периода вителлогенеза

Таблица 7. Межгодовая изменчивость численности родителей (E), суммарной величины производителей нерки двух смежных лет (E1+E2), отдельных качественных показателей мышц тела и характеристик ооцитов молоди нерки в прикамчатских водах Охотского моря

Год нереста	E, млн экз.	Длина, см	Масса тела, г	Липиды, %	Калорийность, кал/г	Индекс Кп *	Диаметр ооцита 5-й ступени превителлогенеза	Соотношение ооцитов 1–3 и 4–5 ступеней превителлогенеза	E ₁ E ₂ , млн экз.
1998	0,62	22,8	141	3,14	1129	0,76	222,7	15,3/82,9	1,27
1999	1,19	22,0	130	2,21	1181	0,54	198,5	50,7/49,3	1,81
2000	1,97	23,6	164	8,96	1438	–	200,1	17,6/82,4	3,16
2002	2,64	24,2	145	7,26	1391	1,67	191,9	31,6/68,4	4,75

Примечание: * — индекс обеспеченности пищей молоди нерки

Наши данные подтверждают это мнение. В первые месяцы морского нагула биохимические показатели в большей мере отражают влияние улучшенных кормовых условий в сравнении с пресными водами. В работах о пресноводном периоде жизни молоди лососей широко освещается вопрос о влиянии различных факторов (обеспеченности пищей, температуры, численности родительских поколений, количества нагуливающейся молоди, в том числе и смежных поколений) на рост и развитие рыб (Мейн, 1944; Milovskaya et al., 2002).

В прикамчатских водах Охотского моря, где нагуливалась молодь с июня по октябрь, происходило постепенное увеличение температуры воды от 2001 г. к 2005 г. (Ерохин, 2006). Общая тенденция потепления морских вод в период наблюдений (2001–2005 гг.) указывала на увеличение температуры прикамчатских вод Охотского моря, что положительно отразилось и на скорости созревания яичников молоди нерки. Температурные условия

оказывают влияние на изменение темпа полового созревания, что было экспериментально показано на других видах рыб (Чмилевский, 1995).

Известно, что связь размеров рыб со степенью развития их половых желез носит сложный характер. Большинство авторов пришли к выводу, что эта зависимость может носить как прямой, так и обратный характер (Соин, 1968; Бретт, 1983). Быстрый рост рыб не всегда сопровождается ускоренным процессом созревания.

В пресноводный период нагула в оз. Курильское обеспеченность пищей молоди зависела от количества нагуливающейся молоди, которая, в свою очередь, определяется численностью родительских поколений двух смежных лет (Городовская, 2008). Именно с целью повышения степени обеспеченности пищей молоди во второй половине 90-х годов целенаправленно снижали пропуск производителей в озеро. В 1997 г. было пропущено 0,65 млн экз., а в 1998 г. — 0,62 млн экз.

В последующий период пропуск производителей постепенно увеличивали (до 2,64 млн экз. в 2002 г.) (табл. 7).

Ранее было показано (Городовская, 2008; Milovskaya et al., 2002), что у нерки численность молоди, индикатором которой служит сумма отнерестившихся производителей за два смежных года, влияет на соотношение и размер половых клеток разных ступеней превителлогенеза молоди нерки в пресноводный период ее жизни. Оказалось, что величина смежных пропусков производителей продолжает оказывать влияние и на скорость развития гонад молоди нерки и в ранний морской период нагула. Так, в 2001 г. покатники от нереста 1998 г. (численность производителей составляла 0,62 млн рыб) нагуливались со смежным поколением от нереста 1997 г. (0,65 млн рыб). Суммарная численность родителей составляла 1,27 млн экз. Молодь 2001 г. характеризовалась высокой скоростью развития ооцитов и самыми крупными размерами ооцитов 5-й ступени периода превителлогенеза (222,7 мкм) за период 2001–2005 гг. Более того, 1,8% ооцитов перешли в следующий период развития — вителлогенез.

В 2002 г. поколение от нереста 1999 г. (численность производителей 1,19 млн рыб) нагуливалось в озере со смежным поколением от нереста 1998 г. Суммарная численность родителей составляла 1,81 млн экз. Молодь нерки раннего морского нагула в 2002 г. имела довольно крупные ооциты на 5-й ступени превителлогенеза (198,5 мкм) (табл. 6), но индекс обеспеченности пищей нерки был минимальным (0,54). Видимо, в связи с этим скорость развития гонад в этот год была невысокой (табл. 7). Данный факт требует дополнительного изучения пресноводных условий нагула, но предположительно — на темп развития ооцитов молоди нерки в оз. Курильское в отдельные годы большое влияние оказывает зараженность паразитами.

Молодь нерки 2003 г. от нереста производителей 2000 г. (численность 1,05 млн рыб) нагуливалось в озере вместе с молодью поколения от нереста 1999 г. (1,19 млн рыб). Суммарная численность производителей смежных лет нереста составляла 2,24 млн рыб. Средние размеры ооцитов нерки в этом году (200,1 мкм) уступали таковым у молоди 2001 г. как по размерам, так и по темпу развития гонад.

Молодь нерки 2005 г. от нереста 2002 г. (численность производителей 2,64 млн рыб) нагуливалась с высокочисленным поколением от нереста 2001 г. (2,11 млн рыб). Диаметр ооцитов у нерки в 2005 г. был наименьшим за период наблюдений

(191,1 мкм), а темп развития гонад не высоким. Так, молодь нерки возраста 3+ 2003 г. в октябре характеризовалась 100%-м содержанием ооцитов 5-й ступени периода превителлогенеза, а одновозрастная молодь 2005 г., нагуливавшаяся с высокочисленным поколением, — всего 34,8% (табл. 6).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В течение исследований 2001–2005 гг. было выявлено перераспределение молоди нерки в море, большая часть которой нагуливалась в северной части района обитания — севернее 54° с. ш.

Увеличение массы тела и некоторых биохимических показателей молоди нерки свидетельствовало о том, что в 2003–2005 гг. складывались более благоприятные условия для морского нагула молоди нерки Западной Камчатки, чем в 2001–2002 гг.

В течение первого лета и осени жизни в море у молоди нерки происходит сокращение доли ооцитов ранних ступеней периода превителлогенеза, увеличение содержания ооцитов поздних ступеней и переход наиболее развитых клеток к периоду вителлогенеза.

Интенсивный рост и развитие гонад в первые месяцы морского нагула характерны для малочисленных поколений озерновской нерки, условия для реализации роста и развития которых были заложены в пресноводный период при совместном нагуле потомства от двух смежных лет нереста, когда суммарная численность родителей не превышала 3,0 млн экз. Если суммарная численность родителей от смежных лет нереста превышала 3,0 млн экз., темп развития гонад морской молоди снижался так же, как и диаметр ооцитов. Низкий темп развития в пресноводный период продолжал оказывать влияние на скорость развития в первые месяцы морского нагула, так как необходимо время для перехода ооцитов в последующие ступени периода превителлогенеза, что и наблюдалось у скатившейся в море молоди в 2005 г.

Таким образом, на скорость оогенеза в первые месяцы морского нагула продолжает оказывать влияние темп развития гонад, заложенный в пресноводный период. Обеспеченность пищей и температурный режим не оказывают значительного влияния на темп развития гонад молоди нерки в ранний морской период жизни.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы приносят искреннюю благодарность: к.б.н. В.Г. Ерохину — за полезные советы; к.б.н. Л.В. Миловской — за всестороннюю помощь;

Л.Ф. Урусовой и Л.Н. Смородиной — за помощь в гистологической обработке большого массива собранного материала; всем сотрудникам КамчатНИРО, принимавшим участие в сборе проб молоди в экспедициях в прикамчатских водах Охотского моря.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андриевская Л.Д.* 1970. Питание молоди тихоокеанских лососей в Охотском море // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 78. С. 105–117.
- Анухина А.М.* 1964. Сезонные и годовые изменения упитанности и жирности беломорской наваги // Зоол. журн. Т. 43. Вып. 2. С. 67–83.
- Бугаев В.Ф.* 1995. Азиатская нерка. М.: Колос, 463 с.
- Бретт Д. Р.* 1983. Факторы среды // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Легк. и пищ. пром-сть. С. 375–345.
- Волкова О.В., Елецкий Ю.К.* 1982. Основы гистологии с гистологической техникой. М.: Медицина, 304 с.
- Городовская С.Б.* 2000. Состояние яичников покатной молоди нерки оз. Курильского и его роль в формировании возрастной структуры стада // Матер. II науч. конф. «Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки». Петропавловск-Камчатский. С. 58–61.
- Городовская С.Б.* 2002. Сравнительный анализ состояния яичников покатной молоди нерки *Oncorhynchus nerka* из реки Озерной в разные годы // Экологическая физиология и биохимия рыб в аспекте продуктивности водоёмов: Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. М.: ВНИРО. Т. 141. С. 146–151.
- Городовская С.Б.* 2008. Влияние факторов среды на гаметогенез нерки р. Озерная (Западная Камчатка): Дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский, 120 с.
- Городовская С.Б., Шершнева В.И.* 2007. Уточнение критериев половозрелости кеты и нерки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 9. С. 35–67.
- Городовская С.Б., Шершнева В.И., Декштейн А.Б.* 2007. Гистологическая характеристика и некоторые биохимические показатели гонад молоди нерки из оз. Курильское в период нагульной миграции в Охотском море // Матер. Междунар. конф. «Современные пробл. физиологии и биохимии водных организмов». Петрозаводск: ИБКарНЦ РАН, С. 44–45.
- Ерохин В.Г.* 2002. Биология молоди тихоокеанских лососей в прикамчатских водах Охотского моря: Дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: КГТУ, 145 с.
- Ерохин В.Г.* 2006. Оценка нерестовых возвратов нерки оз. Курильского (Западная Камчатка) по материалам траловых учетов ее молоди в Охотском море // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 144. С. 49–63.
- Ерохин В.Г., Декштейн А.Б., Карпенко В.И.* 2004. Результаты оценки численности молоди лососей в Охотском море осенью 2003 г. // МагаданНИИ рыб. хоз-ва и океанографии: Сб. науч. тр. МагаданНИРО. Вып. 2. С. 214–226.
- Иванков В.Н.* 1983. О причинах изменчивости плодовитости и возраста полового созревания у моноциклических рыб на примере лососей рода *Oncorhynchus* // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 5. С. 805–812.
- Иевлева М.Я.* 1970. Состояние гонад у молоди красной в период миграции из реки в море // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Петропавловск-Камчатский. Т. 73. С. 54–71.
- Иевлева М.Я.* 1984. Гистологическое строение гонад лососей в период морской миграции // Лосо-севое хозяйство Дальнего Востока. М.: Наука. С. 127–141.
- Карпенко В.И.* 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: ВНИРО, 165 с.
- Кизеветтер И.В.* 1973. Биохимия сырья водного происхождения. М.: Пищ. пром-ть, 424 с.
- Лав Р.М.* 1976. Химическая биология рыб. М.: Пищ. пром-сть, 349 с.
- Лакин Г.Ф.* 1980. Биометрия. М.: Высш. шк., 239 с.
- Мейн В.А.* 1944. Изменение полового цикла костистых рыб под влиянием экологических условий // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 2. С. 65–76.
- Миловская Л.В., Городовская С.Б., Толстяк Т.И.* 2006. К методике определения оптимального количества производителей с учетом влияния условий пресноводного нагула на воспроизводительную систему покатников нерки (*Oncorhynchus nerka* Walb.) р. Озерная (Западная Камчатка) // Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 146. С. 97–116.
- Мосягина М.В., Кузнецов Ю.К.* 1997. Гистологическое исследование яичников молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) из рек о. Итуруп //

Проблемы надежности функционирования репродуктивной системы у рыб. Тр. БиНИИ СПбГУ. Вып. 44. С. 18–181.

Персов Г.М. 1963. «Потенциальная» и «конечная» плодовитость рыб на примере *Oncorhynchus gorbusha* (Walb.), акклиматизируемой в бассейнах Белого и Баренцева морей // Вопр. ихтиологии. Т. 3. Вып. 3 (28). С. 490–496.

Персов Г.М. 1965. Состояние половых желез у кеты и горбуши при переходе к морскому этапу жизни и темп их полового созревания // Сб. науч. тр. Мурман. мор. биол. ин-та. Вып. 9 (13). С. 95–105.

Персов Г.М. 1966. Ранний период гаметогенеза у проходных лососей // Тр. ММБИ. Вып. 12 (16). С. 7–44.

Поляков Г.Д. 1975. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. М.: Наука, 238 с.

Селифонов М.М. 1974. Изменчивость роста молоди красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) оз. Курильского // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 90. С. 49–69.

Селифонов М.М. 1975. Промысел и воспроизводство красной бассейна р. Озерной: Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 123 с.

Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: МГУ, 334 с.

Сигиневич Г.П. 1967. О характере связи между приростом молоди балтийского лосося и температурой воды // Гидробиол. журн. Т. 3. № 2. С. 45–53.

Соин С.Г. 1968. Приспособительные особенности развития рыб. М.: МГУ, 88 с.

Чмилевский Д.А. 1995. Влияние пониженной температуры на оогенез тилапии *Oreochromis mossambicus*. 3. Воздействие на рыб в возрасте 30

и 60 суток после вылупления // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 2. С. 266–272.

Шатуновский М.М., Шевченко В.В. 1973. О сезонных изменениях некоторых физиолого-биохимических показателей североморской пикши // Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. ХСIII. С. 322–327.

Шершнев В.И. 1990. Межгодовые изменения химического состава мышечной ткани молоди горбуши в прикамчатских водах Охотского моря // Тез. докл. Междунар. симп. по тихоокеан. лососям: (Южно-Сахалинск, 9–17 сентября 1989 г.). Владивосток: ТИНРО. С. 108–109.

Шмальгаузен И.И. 1935. Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. М.-Л. С. 56–87.

Шульман Г.Е. 1973. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищ. пром-сть, 288 с.

Milovskaya L.V., Gorodovskaya S.B., Tolstyak T.I. 2002. The influence of escapement and feeding conditions on female maturation rate of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walb.) smolts // North Pacific Marine Science Organization. XI Annual Meeting. October 18–26. Qingdao. People's Republic of China. P. 202.

Shershneva V.I. 1991. Interannual variability in biochemical parameters of pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum (*Oncorhynchus keta*) fry in coastal waters of Kamchatka // Internat. Symp. on Biological Interactions of Enchnced and Wild Salmonids. Nanaimo. B.C. Canada. P. 70.

Yamamoto K., Hiroi O. 1968. Studies on the maturation of salmonid fishes. Changes in the testes of the chum salmon (*Oncorhynchus keta*) during anadromous migration // Bull. of the Fac. of Fish. Hokkaido Univ. V. 19. № 3. P. 173–184.