

УДК 597-146.53

ГИСТОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОЛОВЫХ ЖЕЛЕЗ И НЕКОТОРЫЕ БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ МОЛОДИ ЗАВОДСКОГО И «ДИКОГО» КИЖУЧА

С. Б. Городовская, В. И. Шершнева



Ст. н. с., Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел., факс: (415-2) 41-27-01; (415-22) 5-25-92; (415-2) 42-19-30
E-mail: gorodovskaya.s.b@kamniro.ru

КИЖУЧ, ООЦИТЫ, БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ, ТЕМП РАЗВИТИЯ ГОНАД, ОЗ. БОЛЬШОЙ ВИЛЮЙ

На основании анализа совокупности биохимических и гистологических исследований молоди кижуча при естественном нагуле в прогреваемом и солоноватом оз. Большой Виллой и искусственном выращивании при невысоких температурах на Виллойском ЛРЗ в 2004 г., впервые показано, что состав мышц тела молоди заводского кижуча возраста 1+ по содержанию липидов составляет 4,59% сырого вещества, много превышая данный показатель у молоди кижуча естественного происхождения (1,35%). Количество белков в мышцах «дикого» кижуча выше, чем у заводского, поэтому энергетический показатель такой молоди, отражающий особенности обменных процессов, оказался выше. Была подвергнута биохимическому анализу молодь кижуча возраста 2+ из оз. Большой Виллой, и качественные характеристики мышц кижуча показали, что молодь находилась в предпокатном состоянии. Изучение гаметогенеза молоди заводского кижуча возраста 1+, выращенного в условиях Виллойского ЛРЗ, показало замедленный темп развития гонад. В естественных условиях нагула у самок кижуча возраста 2+ увеличивались размеры ооцитов периода превителлогенеза и встречались ооциты с отложением жировых вакуолей по периферии, находящиеся на начальных этапах периода вителлогенеза, что характерно для ускоренного темпа развития половых желез. Данный факт еще раз подтверждает, что такая молодь кижуча находилась в предпокатном состоянии и успешно адаптировалась к солоноватой и тепловодной среде озера.

HYSTOLOGICAL STRUCTURE OF GONADS AND SOME BIOCHEMICAL INDEXES OF HATCHERY AND WILDCOHO SALMON

S. B. Gorodovskaya, V. I. Shershneva

Senior scientist, Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography
683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberejnaya, 18
Tel., fax: (415-2) 41-27-01; (415-22) 5-25-92; (415-2) 42-19-30
E-mail: gorodovskaya.s.b@kamniro.ru

COHO SALMON, OOCYTES, BIOCHEMICAL INDEXES, GONAD MATURATION RATE, BOLSHOY VILUY LAKE

On the base of analysis of a number of biochemical and histological studies of wild juvenile coho salmon in salty and warmed lake Bolshoy Viluy and hatchery coho salmon reared under low temperatures in the Viluysky Salmon Hatchery in 2004 it was demonstrated first time that muscle tissues of hatchery juvenile coho salmon (the age 1+) takes 4.59% of raw substance in the content of lipids, what is much higher being compared to that in wild juvenile coho salmon (1.35%). The amount of proteins in the muscle tissues of wild coho salmon is higher, comparing to that of the hatchery individuals, this is why the energy index of such juvenile fish, demonstrating specifics of metabolic processes, got higher. Juvenile coho salmon of the age 2+ from the Bolshoy Viluy Lake also went biochemical analyzing, and qualitative characteristics of coho salmon muscles indicated of premigrant state of the fish. Studying the gametogenesis of juvenile coho salmon (the age 1+) reared in Viluysky Hatchery demonstrated a slowed down rate of gonad maturation. In nature coho salmon females of the age 2+ had previtellogenous oocytes increased in their size and oocytes at the beginning of the vitellogenesis with lipid vacuoles concentrated on the periphery, what is characteristic for accelerated development of gonads. This fact can serve as additional proof that the juvenile coho salmon individuals were presmoltified and well adopted to brackish and warmed water of the lake.

В настоящее время важной проблемой рыборазведения является оправданность и возможность применения тепловодного режима при инкубации и подращивании молоди анадромных видов лососей в искусственном воспроизводстве, сопровождающемся выпуском молоди в среду их обитания. Причина постановки этого вопроса кроется, с од-

ной стороны, в соотношении между скоростью роста рыб и их половым созреванием, с другой — в задачах увеличения коэффициента промыслового возврата тихоокеанских лососей. Широко известно, что чем крупнее молодь лососевых рыб, выпускаемая с ЛРЗ, тем выше коэффициент промыслового возврата. Показано, что при увеличении

средней массы выпускаемой молоди кеты на каждые 0,1 г в пределах от 0,5 до 1,5 г, при условии выпуска в оптимальные сроки, возврат повышается в среднем на 0,2%. Следовательно, увеличение средней массы тела покятников на 0,1 г обеспечивает получение от каждого миллиона подрощенной молоди дополнительно 1,5–2,0 тыс. производителей кеты (Леман, 2000, 2001; Леман, Чебанова, 2002). С другой стороны, чем выше скорость роста рыб на начальных этапах онтогенеза, тем, даже при более мелких размерах, молодь быстрее переходит от соматического к генеративному росту. Поэтому молодь лососевых рыб, которой изначально при выращивании была задана высокая скорость роста, даже и при мелких размерах раньше достигнет половозрелости. Г.В. Никольский (1974) указывал, что, независимо от причин, изменение темпа роста рыб приводит к смещению сроков их полового созревания, а также количества и качества половых продуктов, вследствие чего изменяются структура половозрелой части популяции и интенсивность ее воспроизводства.

Известно, что у большинства видов рыб сроки наступления половой зрелости обычно связаны с достижением определенных размеров — длины и массы, а не возраста, т. е. физиологический возраст не всегда отражает хронологический (Васнецов, 1934; Монастырский, 1940; Кошелев, 1984; Alm, 1959). Однако карликовые самцы некоторых видов лососей существуют в популяциях наряду с крупными особями. Численность карликовых самцов колеблется в зависимости от экологических условий в разных реках. Так, при искусственном выращивании курицкого лосося 28–30% его молоди составляют карликовые самцы. У балтийского лосося доля карликов составляет около четверти численности покятников (Никольский, 1974).

Связь между темпом линейного, весового роста и возрастом половозрелости тихоокеанских лососей не всегда однозначна. Так, в период 1925–1950 гг. при повышении темпа роста осенней кеты в р. Амур повышалась скорость созревания рыб младшего возраста, при замедлении темпа роста рыб созревание растягивалось. При этом в годы высокой численности время полового созревания увеличивалось, а в годы низкой — сокращалось (Бирман, Леванидов, 1953).

Целью настоящей работы является исследование состояния репродуктивной системы кижуча (*Oncorhynchus kisutch*) и некоторых биохимических показателей мышц тела молоди при подращивании в разных тепловодных условиях оз. Большой Виллой (Юго-Восточная Камчатка), а также под-

тверждение целесообразности применения теплых вод, которое направлено на увеличение массы тела покятной молоди, темпа развития гонад и ее выживаемости в период раннего онтогенеза и, соответственно, увеличение промыслового возврата.

Сравнительный анализ состояния гонад лососевых рыб (р. *Oncorhynchus*) при воспроизводстве и выращивании в тепловодных водоемах Камчатки

В России впервые идею о выращивании молоди тихоокеанских лососей при повышенных температурах, используя для этого дешевую энергию геотерм, выдвинул И.И. Лагунов в 1969 г. В 1972 г. Камчатским отделением Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КоТИНРО) были начаты работы по изучению возможностей применения естественных тепловодных водоемов и геотермальных вод в целях выращивания молоди тихоокеанских лососей. На Камчатке разведением кижуча, наряду с другими видами лососей, с 1926 г. занимался Ушковский ЛРЗ. Личинки без подращивания и подкормки во время паводка скатывались в Ушковское озеро и затем распространялись по акватории р. Камчатка. Эффективность такого воспроизводства лососей была низкой, и в 1980 г. этот завод был закрыт (Вронский, 1980). Позднее экспериментально-производственные работы по искусственному воспроизводству кижуча были начаты в Магаданской и Сахалинской областях (Андронов и др., 1994; Грачева, Хованская, 1994; Любаев, 2002).

В настоящее время на Камчатке действуют пять лососевых заводов: два («Озерки», Малкинский) расположены на западном побережье и три («Кеткино», Виллойский, Паратунский) — на восточном. Основным объектом разведения является кета (80%), второе место занимает нерка (10–12%) (Попова и др., 2004). Кижуч, наравне с чавычей, является третьим по значимости объектом искусственного воспроизводства лососей в Камчатском регионе, но объемы его воспроизводства невелики. С 1992 по 2003 гг. камчатские рыболовные заводы выпустили в базовые водоемы всего 5,3 млн экз. кижуча.

В связи с разработкой методик выращивания молоди лососей, в литературе широко освещается вопрос о влиянии различных факторов на рост, развитие, физиологическое состояние организмов. 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 об-

ратный характер (Соин, 1968; Иванков, 1985; Чмилевский, 1995). Быстрый рост рыб не всегда сопровождается ускорением процесса созревания. Условия жизни в раннем онтогенезе влияют на состояние гонад. У молоди, выросшей в неблагоприятных условиях, в дальнейшем обнаружены дегенерирующие половые клетки, небольшое количество гоний в гонадах, растянутые оболочки, нарушения в структуре ядра, резорбция части ооцитов и снижение плодовитости (Рослый, 1967; Иванков, 1983).

Также в литературе обсуждается вопрос о роли температуры в гаметогенезе. А.А. Гербильский (1939) и Б.А. Кошелев (1984) показали, что различные стадии развития половых желез требуют, соответственно, различных температурных условий. Повышенная температура воды при выращивании рыб может вызвать более ранний нерест. У части самок икра мелкая, что связывается, в основном, с поздним переходом ооцитов к периоду вителлогенеза. Позднее начало синтеза трофических включений в ооциты — причина изменения длительности накопления отдельных компонентов в яйцеклетке. Скорость процессов созревания определяется продолжительностью I и II стадии зрелости гонад (Мейен, 1944). Одним из ведущих экологических факторов, определяющих скорость прохождения этих стадий зрелости, является температура (Ломанова, 1976; Milovskaya et al., 2002). Создание оптимальных температурных условий при выращивании молоди именно во время прохождения этих стадий может вызвать изменение темпа развития половых желез и сокращение срока наступления половой зрелости.

М.И. Шатуновский и Т.Н. Белянина (1968) сделали вывод, что при переходе ооцитов к вителлогенезу особи одного поколения, созревающие в разном возрасте, оказываются в различном физиологическом состоянии. Это оказывает влияние на количество и качество формирующихся клеток. Воспроизводительная система рыб очень чутко реагирует на изменение экологических условий ускорением или замедлением темпа роста гонад, их дегенерацией при резком отклонении условий от нормы. Эта особенность дает возможность целенаправленно изменять темп развития половых желез у рыб, выращиваемых в искусственных условиях. У лососей особенно эффективно может быть воздействие на ранние стадии развития гонад, до ската молоди в море (Грачев, 1968).

Проводились наблюдения за ходом гаметогенеза у кеты при подращивании молоди в режимах разных температур. Икру от трех самок кеты осе-

менили спермой от трех самцов на Ушковском рыбозаводе на Камчатке 3 октября 1985 г., после набухания доставили на биологический факультет ЛГУ, где проводились исследования. В результате этих исследований не выявлено существенных различий в уровне развития половых клеток у рыб на сравнимых этапах развития при разных температурах. Не обнаружено также следов того, что могло бы свидетельствовать о массовой дегенерации половых клеток при ускоренном развитии и росте зародышей и молоди. Подращивание молоди в пресной воде до размеров, превышающих размеры, свойственные особям этого вида при миграции, не влияет на осуществление ранних этапов развития ооцитов. Хованский (1992, 1994) в своих исследованиях на молоди кеты и кижуча подчеркивает, что содержание рыбы на теплых водах стимулирует скорость морфогенеза, темп роста, потребление кислорода и другие процессы в раннем онтогенезе рыб. Молодь, полученная при укороченном периоде подращивания, с подогревом воды, более чем в два раза обогнала по массе молодь, содержащуюся в обычных условиях.

Повышение температуры воды в зимнее время на 5°C путем подогрева (с декабря по март) оказало положительное влияние на процессы гаметогенеза. В яичниках молоди горбуши не были отмечены деструктивные изменения, ведущие к резорбции ооцитов (Пахомова, Хлевная, 1986).

При решении проблем выращивания молоди тихоокеанских лососей при повышенных температурах большой интерес представляет изучение поведения молодых лососей в мелководных местах, естественных водоемах, значительно прогреваемых солнцем, или в смешанных термальных и холодных водах. Разрозненные наблюдения свидетельствуют о том, что молодь лососей, главным образом кижуча, иногда в большом количестве держится на мелководных участках рек в районе впадения теплых ключей, при температуре около 13–15°C. Так, в р. Паратунка (Восточная Камчатка) крупные скопления кижуча в возрасте 1+ и 2+, а также единичные экземпляры чавычи и красной, наблюдались при температуре 18°C в районе сброса геотермальных вод, отработанных в теплично-парниковом хозяйстве. Значительные скопления годовиков кижуча наблюдали в районе впадения теплых вод Больших Банных источников в р. Банную (Юго-Восточная Камчатка). Имеются отрывочные данные о том, что молодь других видов лососей (кета, нерка, чавыча) также не избегает зоны влияния теплых и термальных вод и держится в таких местах хотя бы периодически (Басов и др., 1975).

Возможности размножения лососей и обитания их молоди в естественных условиях при повышенных температурах были описаны Ю.С. Басовым, Б.Б. Вронским и И.И. Куренковым в 1975 г. В ходе экспериментов по инкубации икры и подращивании молоди кижуча установлено, что смесь геотермальной и естественной воды не влияет на развитие эмбрионов (Басов и др., 1975).

Воды Средне-Паратунского месторождения отличаются сравнительно невысокой минерализацией — около 1 г/л (Басов и др., 1975). Для инкубации икры и подращивания молоди кижуча использовалась смесь геотермальной и родниковой воды в соотношении 1:7. Среднедекадные температуры при выращивании колебались от 10° до 12,7°С, и за 62 дня выращивания масса тела рыбы увеличилась в 6,5 раз. Рост молоди кижуча был идентичен росту в обычной, но подогреваемой воде. Во всех случаях, после перевода в воду с повышенной температурой, рост молоди лососей ускорялся, независимо от предварительной акклиматизации к пониженным температурам. Была выявлена тенденция к ускоренному росту молоди чавычи и кижуча, причем кижуч в большей степени, чем чавыча, способен акклиматизироваться к условиям жизни в воде с повышенной температурой. На основании экспериментов по выращиванию кижуча в оптимальном температурном градиенте в геотермальных водах, была предложена схема заводского разведения этого вида на Камчатке (Басов, 1980).

Результаты исследований, проведенных на кете, целью которых было определение оптимальных температур содержания производителей, показали, что наиболее оптимальным термическим диапазоном следует считать 8–9°С (Басов, 1976).

В 70-е гг. на Камчатке искусственное разведение красной, или нерки, практически не было развито. Ее воспроизводством ранее занимался Ушковский рыболовный завод.

Исследования, проведенные с кижучем, показывают, что использование при искусственном разведении методов акселерации развития и роста молоди с интенсивным кормлением может дать весьма ощутимые результаты (Басов, 1976 — цит. по Попова, Толстяк, 1986). При выращивании в качестве теплоносителя использовалась вода Паратунского месторождения.

Гистологический анализ яичников и семенников акселерированной молоди нерки обнаружил идентичность развития с половыми клетками у молоди из естественных водоемов, но темп их развития значительно выше. Так, в яичниках молоди,

выращенной в течение 6–7 месяцев при повышенной температуре, присутствуют ооциты первых трех ступеней периода превителлогенеза (Толстяк, 1988). Наиболее развитые ооциты (в переходном состоянии от третьей к четвертой ступени) составляют 4,6% общего количества половых клеток в яичнике. На долю ооцитов третьей ступени приходится 60–70%. Эти показатели значительно выше, чем у смолтов красной из естественных водоемов (оз. Дальнее, оз. Курильское) (Иевлева, 1985; Городовская, 1988, 2000). Средние размеры ооцитов в яичниках акселерированной молоди, перед выпуском в естественный водоем, значительно варьируют (от 78 до 147 мкм). Максимальные размеры ооцитов у такой молоди больше, чем у смолтов из оз. Курильское.

При исследовании гистологических препаратов гонад самцов, выращенных в экспериментальных условиях в течение 6–7 месяцев, отмечалась слабая степень развития клеток семенников. Семенники таких самцов, по состоянию половых клеток и стромы, можно отнести к первой стадии зрелости. Ускоренного развития мужских половых клеток, свидетельствующего о возможности превращения части рыб в каюрок (проводящих в море год или меньше), не было обнаружено.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом для данной работы послужила молодь кижуча, выращенная на Вилюйском рыболовном заводе, и молодь «дикого» кижуча, пойманного в оз. Большой Вилюй.

Вилюйский лососевый рыболовный завод (ЛРЗ) расположен в бассейне озера Большой Вилюй (юго-восточное побережье Камчатки). Завод введен в эксплуатацию в 1992 году. Ежегодный выпуск не превышал 10,5 млн шт. молоди лососевых рыб. Озеро Большой Вилюй лиманного типа, представляет собой вытянутый с северо-запада на юго-восток водоем неправильной формы площадью 8,09 кв. км и длиной 6,2 км, соединяющийся с Авачинским заливом узкой (0,09 км) и короткой (0,98 км) протоками. Озеро является солоноводным водоемом, величина солености здесь изменяется от 0 до 30‰, в зависимости от района и приливно-отливных циклов (Смирнов и др., 2004).

Пробы «дикой» молоди кижуча отбирали 18 июня 2004 г. в оз. Большой Вилюй. Для гистологических и биохимических исследований была зафиксирована молодь «дикого» кижуча (30 шт.), нагуливавшегося при температуре от 9–15°С в мелководном и хорошо прогреваемом оз. Большой Вилюй.

Молодь с рыбоводного завода отбирали при выпуске в озеро 18–21 июня 2004 г. Инкубация и подращивание молоди кижуча проходили при температуре 3,6–5,5°C (30 шт.). Пробы на гистологический анализ гонад и биохимический анализ мышц тела были взяты от одних и тех же особей.

Для гистологического анализа пробы гонад молоди собирали и обрабатывали по стандартной методике (Ромейс, 1953; Волкова, Елецкий, 1982). Гонады на месте отлова фиксировали жидкостью Буэна. От каждой рыбы заливали в парафин один целый яичник или семенник. Срезы гонад толщиной в 5–7 мкм готовили в продольном направлении и окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну. Всего приготовлено и исследовано 120 гистологических препаратов.

Степень развития яичников определяли на основе детализации периода превителлогенеза ооцитов, разработанной Г.М. Персовым (Персов, 1966) для лососевых рыб с некоторыми изменениями, учитывающими особенности этого периода у тихоокеанских лососей (Иевлева, 1970, 1982).

Состояние каждой самки кижуча характеризовали по следующим параметрам:

1. Оценивали темп развития половых клеток яичников, представленных у кижуча 1–5-й ступенями периода превителлогенеза и начальным этапом периода вителлогенеза.

2. Определяли размеры ооцитов и их ядер разных ступеней периодов превителлогенеза и вителлогенеза. Рассчитывали средние характеристики отдельно для каждой стадии.

Средние размеры яйцеклеток разных стадий развития определяли выборочным методом. Диаметр клеток измеряли с помощью окулярмикрометра при иммерсионном увеличении микроскопа. Всего измерено 1300 клеток.

При оценке состояния клеток семенников учитывали степень развития сперматогоний в ампулах и их сформированность.

Микрофотографии с гистологических срезов молоди кижуча делали с помощью цифровой видеокамеры Leica DC и микроскопа Olympus, при увеличении 20×20 и 20×40.

Сбор проб на биохимический анализ осуществляли по стандартной методике (Folch, 1957). Химический анализ мышечной ткани тела включал определение воды, липидов, белков и минеральных веществ (Шершнева, 1990). Несмотря на то, что количество проб было относительно невелико, нами предпринята попытка определить химический состав мышц тела и состояние половых желез заводской и «дикой» молоди кижуча.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика химического состава тела молоди кижуча

В июне 2004 г. был проведен экспериментальный выпуск молоди кижуча возраста 1+, тогда же была отловлена одновозрастная молодь «дикого» кижуча в озере. Данные о размерах и химическом составе мышц тела молоди кижуча возраста 1+ представлены в таблице 1. Значительные различия между размерами и показателями содержания основных химических компонентов мышц тела самцов и самок искусственного, как и естественного, воспроизводства не выявлены (табл. 1). Однако содержание отдельных химических компонентов в мышцах заводской и естественной молоди различалось. Так, содержание липидов в теле заводской молоди составляло 4,59% сырого вещества и более чем втрое превышало данный показатель в мышцах тела молоди кижуча естественного происхождения (1,35%). Показатель общей калорийности мышц заводского кижуча был также выше и составлял 1031 кал/г против 949 кал/г у «дикого». Потребление кижучем несбалансированных искусственных кормов заводского воспроизводства объясняет различие упитанности, индекса печени и полостного жира у заводской молоди кижуча и одновозрастной молоди «дикого» кижуча (Попова и др., 2004).

Содержание белков в мышцах кижуча естественного происхождения превышало данный показатель у заводского (14,62% и 10,58%, соответственно), поэтому энергетический показатель (Эп) «дикой» молоди, отражающий особенности обменных процессов, увеличился (табл. 1). Относительно низкое содержание воды в теле молоди «дикого» кижуча (82,90%) влечет за собой уменьшение обводнения белков мышц (Ко-5,670) в сравнении с кижучем заводского происхождения (Ко-7,853).

Впервые была подвергнута биохимическому анализу молодь кижуча возраста 2+ из оз. Большой Виллой. Качественные характеристики мышц у кижуча, выловленного в протоке, соединяющей озеро с Авачинским заливом, показали, что молодь находилась в предпокатном состоянии (табл. 2). Высокое содержание липидов в мышцах тела молоди кижуча из оз. Большой Виллой возраста 2. и 2+ составляло 5,32% сырого вещества и было близко к уровню показателей липидов в теле нагульной молоди кижуча в прикамчатских водах Охотского моря (4,01%).

Изменения режима солёности отражаются на росте, физиологическом состоянии и выживаемости молоди. Постепенный перевод предпокатной

Таблица 1. Качественные показатели мышц тела молоди кижуча заводского и естественного выращивания (возраста 1+)

Происхождение	Пол	Длина см	Масса, г	Вода, %	Липиды, %	Белки, %	Зола, %	Калорийность, кал/г	Ко*	Эп**
Дикая	Самки	12,6	22,23	82,89	1,37	14,77	0,97	958		
	Самцы	12,0	19,18	82,91	1,33	14,47	1,29	940		
Среднее		12,3	20,71	82,90	1,35	14,62	1,13	949	5,670	0,206
Заводская	Самки	11,7	19,28	83,04	4,87	10,33	1,76	1046		
	Самцы	12,2	20,64	83,15	4,32	10,80	1,73	1015		
Среднее		12,0	19,96	83,09	4,59	10,58	1,74	1031	7,853	0,201

Примечание: все показатели химического состава тела кижуча рассчитаны по сырому веществу и по средневзвешенной величине (<10 экз.); *Ко — коэффициент обводнения; Эп — энергетический показатель

Таблица 2. Качественные показатели мышц тела молоди кижуча естественного воспроизводства (возраст 2+)

Пол	Длина, см	Масса, г	Вода, %	Липиды, %	Белки, %	Зола, %	Калорийность, кал/г	Ко	Эп
Самки	14,9	35,87	82,20	5,33	11,63	0,84	1161		
Самцы	19,7	35,51	82,21	5,30	9,90	1,69	1057		
Среднее	16,5	35,64	82,16	5,32	11,27	1,26	1138	7,290	0,217

Примечание: все показатели химического состава тела кижуча рассчитаны по сырому веществу и по средневзвешенной величине (<10 экз.)

молоди кеты в морскую воду положительно сказался на способности рыб адаптироваться к новой среде. Было отмечено некоторое снижение уровня липидов, что является одним из признаков успешной смолтификации лососевых (Хованский, 1994).

Существуют данные о содержании липидов в теле покотников нерки оз. Дальнее (Восточная Камчатка), которое равно 2% сырого вещества (Акулин, 1969). Можно предположить, что высокая температура солоноватого оз. Большой Вилюй и интенсивное потребление пищи (Мешкова и др., 2004) способствовали накоплению большого количества липидов в мышцах предпокотного кижуча, как естественного, так и искусственного происхождения.

Состояние половых желез молоди кижуча, выращенной в условиях Вилюйского ЛРЗ, и молоди естественного обитания оз. Большой Вилюй

Яйцеклетки молоди камчатских лососей проходят сложный путь развития от незрелых оогоний до зрелой икры, который принято делить на отдельные периоды. Каждый период характеризуется определенным состоянием половых клеток. Все исследователи описывают единый план развития половых клеток у рыб. Различия проявляются в продолжительности разных периодов развития, последовательности проявления тех или иных образований в ядре и цитоплазме ооцита и местах их расположения, в строении и толщине яйцевых оболочек.

На гистологических срезах яичников заводской молоди кижуча встречались ооциты 1-й степени превителлогенеза со средним диаметром 75 мкм. Характерными признаками таких ооцитов является хорошо выраженный слой цитоплазмы, который однородно окрашивается железным гематоксилином во всех участках. В ядре имеются несколько ядрышек, расположенных у оболочки ядра. При дальнейшем развитии диаметр ооцита и их ядер увеличивается, и в плазме появляются участки, интенсивно воспринимающие гематоксилиновый лак.

Ооциты 2-й степени превителлогенеза с четко выраженными темно окрашенными серпообразными участками цитоплазмы составляли основную часть половых клеток (до 75%) в яичниках молоди заводского кижуча возраста 1+ (рис. 1). По мере развития ооцитов такие участки цитоплазмы увеличивались в размерах. Размеры этих ооцитов составляли в среднем 130 мкм. Ядра средних размеров (62 мкм), с 3–5 ядрышками, располагались по окружности в периферии ядра.

Микроскопическое исследование яичников молоди кижуча возраста 1+, отловленной в местах естественного нагула, показало, что около 89% ооцитов находилось на 4-й степени периода превителлогенеза, средний диаметр ооцитов составлял 155 мкм. Мелкие вакуоли располагались в периферической зоне ооплазмы у оболочки ооцита (от 5 до 10 шт.). Ядра ооцитов крупные (90 мкм). В ооцитах молодого «дикого» кижуча появилась новое структурное образование — желточное ядро (рис. 2).

У самок молоди кижуча возраста 2. и 2+ были встречены более развитые клетки гонад, в которых жировые вакуоли располагались в несколько рядов по периферии ооцитов, — наблюдались начальные этапы периода вителлогенеза. Вакуолизация ооплазмы начиналась с появления единичных, очень мелких вакуолей, встречающихся по периферии яйцеклетки, затем они располагались одним–двумя рядами по периферии ооцита и постепенно должны были охватить всю цитоплазму. Вакуоли значительно увеличивались в размерах (0,5–2 мкм). Средний диаметр таких ооцитов возрос в среднем до 200 мкм, ядра — 100 мкм. Количество ядрышек составляло до 1–3 шт. (рис. 3). Наблюдалось желточное ядро. При дальнейшем развитии ооциты должны переходить к более поздним фазам вителлогенеза, которые характеризуются как период большого роста ооцитов за счет отложения в них большого количества желтка и жира.

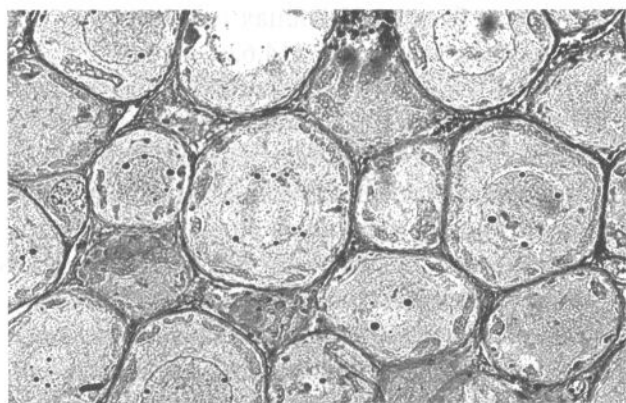


Рис. 1. Срез яичника заводской молоди кижуча. Ооциты 2-й степени периода превителлогенеза с темно окрашенными участками цитоплазмы, содержащей РНК; в ядрах содержится по 3–5 ядрышек. Ув.: 20×40

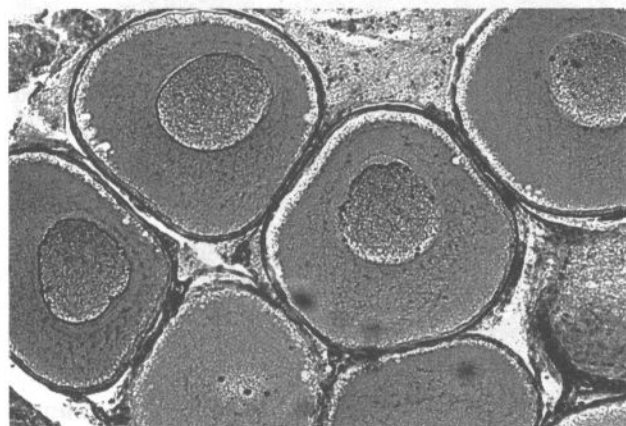


Рис. 2. Срез яичника молоди кижуча, отловленной в местах естественного нагула. Новое образование — «желточное ядро» — и начало отложения жировых вакуолей в периферии ооцитов. Ув.: 20×40

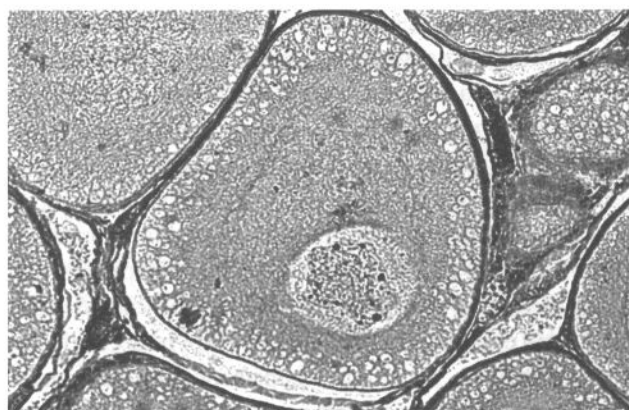


Рис. 3. Срез яичника молоди кижуча, выловленной в местах естественного нагула. Мелкие жировые вакуоли располагались в несколько рядов по периферии ооцита начального этапа периода вителлогенеза. Видно желточное ядро. Ув.: 20×20

Ооциты с вакуолями, располагающиеся в несколько рядов по периферии плазмы, Г.М. Персов (1966) относил к пятой степени превителлогенеза. М.Я. Иевлева (1982) такие ооциты отнесла к следующему периоду развития, который зачастую начинается у нерки после ската в морской период жизни. В настоящей работе мы отнесли ооциты с вакуолизацией цитоплазмы к начальному этапу вителлогенеза.

Развитие семенников в процессе полового созревания разделяется на два периода: сперматогониальный — половые клетки находятся в спокойном состоянии (неделяющиеся) и представлены только сперматогониями, и период активного сперматогенеза (половые клетки представлены всеми этапами развития).

Развитие семенников у молоди лососей, и в частности у кижуча, в речной период жизни сводится к пополнению количества мужских половых клеток — сперматогоний. Степень развития семенников тихоокеанских лососей не может иметь такого значения в определении темпа развития гонад, как развитие яичников, поскольку развитие семенников у молоди в первые годы жизни сводится к пополнению количества мужских половых клеток — сперматогоний, а процесс активного сперматогенеза у них начинается незадолго до начала нерестовой миграции (Иевлева, 1970; Городовская, 2000). Но в то же время искусственные условия выращивания могут наложить отпечаток на развитие мужских половых клеток. Основное нарушение у лососей с продолжительным пресноводным периодом жизни — превращение части самцов в карликов, причем созревание может произойти на первом году выращивания (Иевлева, 1970; Толстяк, 1988).

У самцов молоди кижуча, отловленной в местах естественного нагула (рис. 4) бассейна р. Виллой в июле 2004 г., а также молоди, выращенной в искусственных условиях (рис. 5), существенных различий в развитии семенников обнаружено не было. Семенники «дикой» и заводской молоди кижуча характеризовались спокойным состоянием сперматогоний. У дикой молоди наблюдалась хорошая сформированность ампул, которые четко ограничены узкими прослойками соединительной ткани. В крупных ампулах насчитывалось до 12 шт. сперматогоний размером в 5–6 мкм. Во всех семенниках встречались ампулы с зачаточным или щелевидным просветом. У молоди заводского происхождения процесс формирования ампул только начинался.

Исследования по влиянию тепловодного выращивания на молодь лососевых рыб в заводских условиях, чаще всего, проводились с целью «оптимизации инкубации и подращивания», т. е. для достижения покатного состояния молоди в наиболее короткие сроки, а следовательно — уменьшения затрат. Эту задачу также можно решать с использованием теплых вод естественных водоемов. Тепловодное воспроизводство и выращивание молоди проходных лососей приводит:

1. к ускорению темпа развития половых клеток молоди различных видов проходных лососевых;
2. к появлению в гонадах особей цитоплазматических ооцитов старших возрастных групп и увеличению размеров как ооцитов, так и их ядра;
3. к более короткому процессу оогенеза, при высоком начальном уровне развития яичников у смолтов, к наступлению катадромной миграции;
4. к высокому содержанию белков в мышцах тела молоди, которое отражается на увеличении

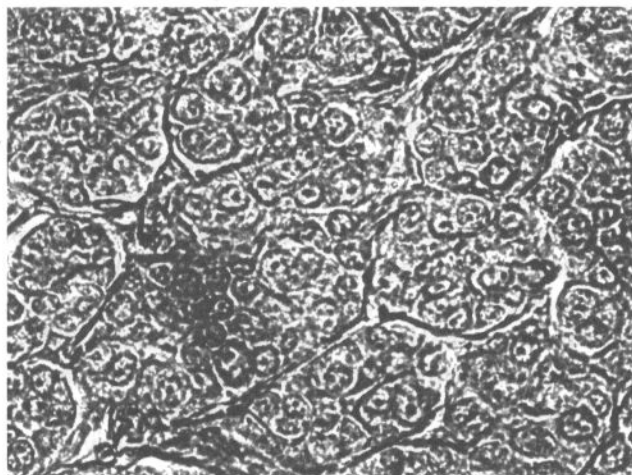


Рис. 4. Срез семенника молоди кижуча естественного нагула. Крупные сперматогонии собраны в ампулы. Ув.: 20×40

интенсивности обменных процессов и в дальнейшем приводит к высокому темпу роста и созревания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования молоди кижуча, нагуливающейся в естественном тепловодном озере Б. Виллой (12°C) и заводских условиях в период инкубации и подращивания при средней температуре воды 5,5°C, позволяет сделать следующие заключения.

Впервые проведенный сравнительный анализ состава мышц тела молоди заводского кижуча возраста 1+ показал, что содержание липидов в теле заводской молоди составляет 4,59% сырого вещества, более чем втрое превышая данный показатель в мышцах тела молоди кижуча естественного происхождения (1,35%), поэтому общая калорийность заводского кижуча была выше и составляла 1031 кал/г против 949 кал/г у «дикого». Количество белков в мышцах «дикого» кижуча больше, чем у заводского (14,62% и 10,58%, соответственно), поэтому энергетический показатель (Эп) «дикой» молоди, отражающий особенности обменных процессов, оказался выше.

В июне высокое содержание липидов в мышцах тела молоди кижуча из солоноватого озера Б. Виллой возраста 2. и 2+ составляло 5,32% сырого вещества и превышало уровень липидов в теле нагульной молоди кижуча в прикамчатских водах (4,01%), поэтому можно сказать, что данная молодь кижуча в оз. Б. Виллой находилась в предпокатном состоянии.

В естественных условиях нагула при более высокой температуре воды ускорялся морфогенез

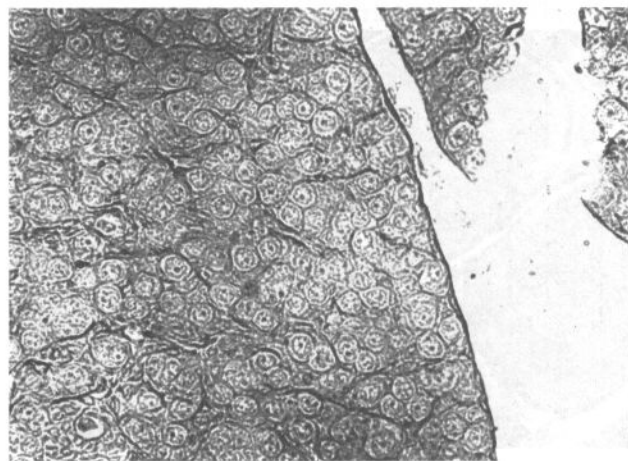


Рис. 5. Срез семенника молоди кижуча заводского воспроизводства. Сперматогонии собраны в ампулы. Ув.: 20×40

«дикой» молоди кижуча и увеличивались размеры ооцитов периода превителлогенеза, по сравнению с особями заводского происхождения, выращенными при низкой температуре воды, о чем свидетельствует начало процесса вакуолизации плазмы ооцита, не наступившего у заводской молоди. Проведенные исследования показали, что выращивание молоди кижуча при более высокой температуре воды в природных условиях приводит к ускорению темпа развития половых желез.

У самок молоди кижуча возраста 2. и 2+ встречались ооциты, находящиеся на начальных этапах периода вителлогенеза, который характеризовался отложением желтка и жира, как период большого роста ооцитов. Данный факт еще раз подтверждает, что такая молодь кижуча находилась в предпокатном состоянии и успешно адаптировалась к солоноватой окружающей среде. Развитие семенников у молоди кижуча в пресноводный период жизни заключался в пополнении количества мужских половых клеток — сперматогоний.

Гистологическое изучение развития гонад молоди кижуча, выращенной в заводских условиях Вилуйского ЛРЗ, при низкой температуре, показало замедленный темп морфогенеза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акулин В.Н. 1969. Жирнокислотный состав фосфолипидов мышц и печени красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) и зоопланктон из озера Дальнее // *Вопр. ихтиологии*. Т. 9. № 6. С. 1094–1103.

Андронов А.Е., Хованский И.Е., Треклер И.В., Прохорова С.В. 1994. Созревание производителей лососевых рыб в зависимости от температуры воды и гормональных воздействий // *Биологические основы развития лососевых в Магаданском регионе*. СПб. С. 85–101.

Басов Ю.С. 1980. Акселерация развития и роста кижуча с применением геотермальных вод // *Матер. первого междунар. совещ. по биологии тихоокеанских лососей*. М. С. 118–127.

Басов Ю.С., Вронский Б.Б., Куренков И.И. 1975. Тихоокеанские лососи в геотермальных водах // *Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии*. Т. 97. С. 173–185.

Бирман И.Б., Леванидов В.Я. 1953. Закономерности динамики стад и пути усиления воспроизводства проходных лососей Амура // *Тр. Всес. конф. по вопросам рыбного хозяйства*. С. 61–73.

Васнецов В.В. 1934. Опыт сравнительного анализа линейного роста сем. карповых // *Зоол. журн*. Т. 13. Вып. 3. С. 540–584.

Волкова О.В., Елецкий Ю.К. 1982. Основы гистологии с гистологической техникой. М.: Медицина, 304 с.

Вронский Б.Б. 1980. О повышении эффективности искусственного разведения дальневосточных лососей // *Сб. науч. ст. Лососевидные рыбы*. Л. С. 275–183.

Гербильский Н.Л. 1939. Возрастные и сезонные изменения ооцитов зеркального карпа // *Архив анатомии и эмбриологии*. Т. 21. Вып. 2. С. 241–254.

Городовская С.Б. 1988. Влияние фертилизации на гистологическое строение гонад молоди озерновской красной // *Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки*. Владивосток. С. 105–113.

Городовская С.Б. 2000. Состояние яичников покатной молоди нерки оз. Курильского и его роль в формировании возрастной структуры стада // *Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки*. Тез. докл. 2-й обл. конф. (Петропавловск-Камчатский, 3–6 октября 2000 г.). Петропавловск-Камчатский. С. 58–61.

Грачев Л.Е. 1968. Некоторые данные о плодовитости тихоокеанских лососей // *Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии*. Т. 64. С. 43–51.

Грачева М.Л., Хованская Л.Л. 1994. Опыт искусственного воспроизводства лососей на Ольской ЭПАБ // *Биологические основы развития лососевых в Магаданском регионе*. СПб. С. 62–74.

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.

Иванков В.Н. 1985. Плодовитость рыб. Владивосток: ДВГУ. 85 с.

Иевлева М.Я. 1970а. К вопросу о гаметогенезе молоди красной в озере Дальнем // *Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии*. Петропавловск-Камчатский. Т. 78. С. 81–104.

Иевлева М.Я. 1982. К методике раннего прогнозирования возрастной структуры половозрелой части стада красной // *Вопр. ихтиологии*. Т. 22. Вып. 6. С. 949–956.

Иевлева М.Я. 1985. Оценка темпа полового развития смолтов нерки *Oncorhynchus nerka*

- (Walbaum) (Salmonidae) р. Озерной (Камчатка) при прогнозировании возрастной структуры половозрелой части популяции // *Вопр. ихтиологии*. Т. 25. Вып. 3. С. 452–458.
- Кошелев Б.В.* 1984. Экология размножения рыб. М.: Наука, 309 с.
- Леман В.Н.* 2000. Экологические ограничения и перспективы пастбищного лососеводства (бассейн р. Большая, Западная Камчатка) // *Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки*. Тез. докл. 2-й обл. конф. (Петропавловск-Камчатский, 3–6 октября 2000 г.). Петропавловск-Камчатский. С. 144–146.
- Леман В.Н.* 2001. Резервы повышения эффективности заводского разведения кеты на Камчатке // *Искусственное воспроизводство и охрана ценных видов рыб*. Матер. Всерос. совещ. (Южно-Сахалинск, 27 августа–1 сентября). Южно-Сахалинск. С. 53–61.
- Леман В.Н., Чебанова В.В.* 2002. Возможности повышения эффективности искусственного разведения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и экология заводской молоди в бассейне р. Большая (Западная Камчатка) // *Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии*. Т. 141. С. 56–73.
- Ломанова Н.А.* 1976. Особенности вителлогенеза у самок радужной форели, впервые достигающей половой зрелости // *Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва*. Т. 113. С. 36–41.
- Любаев В.Я.* 2002. Экологические и биохимические аспекты создания стад кижуча на рыбоводных заводах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Южно-Сахалинск: Сахалинрыбвод, 21 с.
- Мейен В.А.* 1944. Изменения полового цикла костистых рыб под влиянием экологических условий // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* № 2. С. 65–76.
- Мешкова М.Г., Смирнов Б.П., Введенская Т.Л., Зорбиди Ж.Х.* 2004. Особенности биологии кижуча *Oncorhynchus kisutch* Walbaum (Salmonidae) озера Большой Виллой // *Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии*. Вып. 7. С. 171–180.
- Монастырский Г.Н.* 1940. Запасы воблы северного Каспия и методы их оценки // *Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии*. Т. 11. С. 115–170.
- Никольский Г.В.* 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 447 с.
- Пахомова Н.А., Хлевная А.С.* 1986. Особенности гаметогенеза и дифференцировка пола у горбуши в экспериментальных условиях // *Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море*. Апатиты. С. 122–129.
- Персов Г.М.* 1966. Ранний период гаметогенеза у проходных лососей // *Тр. ММБИ*. Вып. 12 (16). М.-Л. С. 7–44.
- Попова Т.А., Толстяк Т.И.* 1986. Некоторые морфофизиологические показатели молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), выращиваемой с использованием тепла геотермальных источников. Марикультура на Дальнем Востоке // *Сб. науч. тр. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии*. Владивосток: ТИНРО. С. 13–17.
- Попова Т.А., Чебанов Н.А., Зикунова О.В., Зорбиди Ж.Х.* 2004. Сравнительный анализ биотехники и результатов выращивания кижуча на камчатских рыбоводных заводах // *Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии*. Вып. 7. С. 251–260.
- Ромейс Б.А.* 1954. Микроскопическая техника. М.: Иностранная лит-ра, 718 с.
- Рослый Ю.С.* 1967. О структуре биологических группировок у амурской кеты // *Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии*. Т. 61. С. 162–172.
- Соин С.Г.* 1968. Приспособительные особенности развития рыб. М.: МГУ, 88 с.
- Смирнов Б.П., Мешкова М.Г., Введенская Т.Л.* 2004. Оценка величины выедания заводской молоди кеты в озере Большой Виллой // *Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии*. Вып. 7. С. 246–250.
- Толстяк Т.И.* 1988. Влияние искусственных условий выращивания на физиологическое состояние молоди красной // *Тез. докл. III Всес. совещ. по лососевидным рыбам (Тольятти, март 1988 г.)*. С. 33–35.
- Хованский И.Е.* 1992. Возможность ускоренного получения смолтов кижуча // *Рыб. хоз-во*. № 3. С. 25–27.
- Хованский И.Е.* 1994. Сравнительная морфофизиологическая характеристика молоди лососевых рыб при различных условиях содержания на рыбоводных заводах Магаданской области // *Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии*. Т. 113. С. 124–132.
- 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.И., Белянина Т.Н. 1968. Созревание и плодовитость рыб в пределах поколения в связи с их физиологической неоднородностью // *Обмен веществ и биохимия рыб*. М. С. 37–44.

Шершнева 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.

Alm G. 1959. Connection between maturity size and age of fishes // *Reports of Inst. Freshwater Res. Drottningholm*. № 40. P. 197.

Folch J., Lees M., Stanley G. 1957. A simple method for isolation and purification of total lipids from animal tissues // *J. Biol. Chem.* Vol. 226. P. 497–509.

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