

КАЛИНИНГРАДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ТЕХНИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

АЛЕКСЕЕВА Евгения Ивановна

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ  
НЕРИТИЧЕСКИХ И ОКЕАНИЧЕСКИХ РЫБ (ВИТЕЛЛОГЕНЕЗ, НЕРЕСТ,  
ПЛОДОВИТОСТЬ И РЕПРОДУКТИВНЫЕ ЦИКЛЫ)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Специальность - 03. 00. 10 - иктиология



Калининград - 1998

830

В ведение

Работа выполнена в Атлантическом научно-исследовательском институте  
рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО)

Научный руководитель - доктор биологических наук,  
профессор Бирюков Н.П.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Буруковский Р.Н.  
кандидат биологических наук, доцент Батальянц К.Я.

Ведущая организация - Всесоюзный научно-исследовательский  
институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)

Защита диссертации состоится 20 января 1999г.  
в 15 часов на заседании диссертационного совета К 117.05.01.  
при Калининградском государственном техническом университете  
Государственного комитета по рыболовству по адресу:  
236006 г. Калининград, Советский проспект, 1, КГТУ.

С диссертаци  
Авторефер  
Ученый  
диссертаци  
кандидат



озлова

**Актуальность.** Основными этапами рыбохозяйственных исследований являются: выделение единиц запаса (популяций), оценка их численности (для долгосрочного прогнозирования), изучение жизненных и сезонных циклов и на этой основе - описание закономерностей сезонного распределения компонентов популяций в пределах их ареалов (для краткосрочного прогнозирования). В реализации каждого из этих этапов результаты исследования репродуктивной биологии рыб играют решающую роль. Обязательный начальный этап в исследовании репродуктивной биологии - изучение гаметогенеза. Представления о пространственной и временной структуре репродуктивных циклов и их локальных различиях - важный элемент при разработке гипотез популяционной структуры и в познании закономерностей формирования пространственно-временного распределения промысловых концентраций. Данные по характеру нереста и плодовитости лежат в основе оценки величины репродуктивной части популяции ("нерестового запаса").

**Цель работы** - исследование особенностей индивидуальных и групповых репродуктивных характеристик у промысловых неритических и океанических рыб. Для достижения этой цели решался стандартный набор задач. Изучались: 1. Вителлогенез, тип созревания яичников и нереста, образование порций икры. 2. Формирование и реализации плодовитости у рыб с разными типами нереста. 3. Половые циклы. Кроме этого была разработана методика определения продукции икры для оценки нерестовой биомассы у видов с порционным нерестом.

**Научная новизна.** Впервые на основе планомерных многолетних материалов получен комплекс репродуктивных характеристик для 24 видов рыб разных экологических групп и зоогеографической принадлежности. Разработаны универсальные шкалы для определения стадий зрелости гонад у одновременно и порционно нерестящихся видов. Показана возможность использования данных о репродуктивных циклах в изучении популяционной структуры и функциональной структуры популяционных ареалов. Разработаны методические принципы для определения продукции икры. Результаты исследований позволили расширить имеющиеся представления об эколого-географических аспектах репродуктивных адаптаций рыб.

**Практическое значение.** Данные о характере гаметогенеза, плодовитости, особенностях нереста, половых циклах и функциональной структуре ареалов используются в оценке численности, прогнозировании районов и сроков образования про-

ВНИРО  
№ 2015

мысловых концентраций. Разработанные шкалы стадий зрелости гонад широко применяются в практике морских исследований. Предложенная методика определения продукции икры для оценки нерестового запаса используется на ряде промысловых объектов.

**Апробация работы.** Основные положения работы доложены на конференции молодых ученых АтлантНИРО (Калининград, 1976 г.), на II, III, IV, V конференциях по раннему онтогенезу рыб (Севастополь, 1978 г., Калининград, 1983 г., Мурманск, 1988 г., Астрахань, 1991 г.), II Всесоюзном совещании по биохимической генетике, кариологическому полиморфизму и мутагенезу у рыб (Ленинград, 1978 г.), VI Всесоюзной конференции по экологической физиологии и биохимии рыб (Астрахань, 1979 г.), на научных конференциях профессорско-преподавательского состава Калининградского Университета (1980-1982 гг.), Всесоюзной школе-семинаре по раннему онтогенезу (пос. Лесное, 1984 г.), 3 конференции по комплексному изучению природы Атлантического океана (Калининград, 1985 г.), Всесоюзном совещании по проблемам тунцового промысла (Калининград, 1986 г.), III Всесоюзной конференции по морской биологии (Севастополь, 1988 г.), 7 Региональной конференции по комплексному изучению природы Атлантического океана (Калининград, 1993 г.).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 30 работ, в том числе 2 методических пособия и 1 монография.

**Объем и структура работы.** Работа изложена на 134 машинописных страницах и состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и приложения, включающего 36 рис. Список литературы содержит 258 названий, из них 59 - на иностранных языках.

**Благодарности.** Я глубоко благодарна моему первому учителю, соавтору многих работ, постоянному критику и оппоненту Алексееву Ф.Е.; Нигматуллину Ч.М. за ценные замечания; Кошелеву Б.В., профессионально подметившего недочеты при знакомстве с черновым вариантом диссертации. Я очень признательна моему руководителю профессору Бирюкову Н.П. кроме прочего еще и за его долготерпение и чуткость.

#### Глава 1. Аналитический обзор

Воспроизводство и поддержание оптимальной численности у рыб обеспечивается формированием определенных репродуктивных стратегий, в основе ко-

торых лежат соответствующие адаптации репродуктивных характеристик. Главные из них: характер вителлогенеза и нереста, специфика формирования и реализации плодовитости, величина плодовитости, тип икры, структура полового цикла, сезоны размножения и т.д. (Никольский, 1965, 1974; Кошелев, 1960, 1963, 1965, 1968; Казанский, 1975; Бирюков, 1988; West, 1990 и др.). Функциональной основой репродуктивных адаптаций является пластичность многих репродуктивных параметров. Экологическая пластичность имеет приспособительный характер и значительно расширяет адаптационные способности популяции. В процессе адаптации популяции к конкретной эконше под влиянием абиотических и биотических факторов формируются особенности нереста и специфические черты половых циклов (Мейен, 1944; Дрягин, 1949, 1967; Казанский, 1949, 1962; Кузьмин, 1965; Овен, 1962 и др.).

#### Глава 2. Материал, методики и терминология

##### 2.1. Объекты исследования

Материал собран в 1970-90 гг. в научных экспедициях сотрудниками АтлантНИРО и Запробпромразведки. Названия рыб приводятся по "Словарю названий морских промысловых рыб.." (Расс и др., 1980). Принадлежность к экологической группе дана в соответствии с классификациями (Парин, Беклемишев, 1966; Парин, 1968, 1971; Шубников, 1974; Расс, 1977). Всего исследовано 24 вида рыб из 10 семейств, 6 отрядов (цифрами в скобках обозначены виды работ по таблице):

(1) Отр. Salmoniformes - *Opisthoproctus soleatus*, *Rhynchohyalus natalensis* (северо-восточная часть Саграссова моря) (1,2,5);

(2) Отр. Myctophiformes - миктоф *Myctophum punctatum*, нотоскопел *Notoscopelus resplendens* (Восточно-Тропическая Атлантика) (1-6);

(3) Отр. Gadiformes - пикша *Melanogrammus aeglefinus* (северо-западная часть Северного моря) (1-7);

(4) Отр. Macruriformes - макрусы: тупорылый *Coryphaenoides rupestris* (северная часть Северо-Атлантического хребта) (1-7), южный *Macrourus carinatus* (Юго-Западная Атлантика) (1-7), антарктический *M. whitsoni* (Восточная Антарктика) (1,2,5);

(5) Отд. Beryciformes - берикс-альфонсин *Beryx splendens* (северо-восточная часть Саграссова моря, Азорский комплекс, Центральн-Восточная и Юго-Восточная Атлантика) (1-6);

(6) Отр. Perciformes - ставриды: европейская *Trachurus trachurus* (1,2,5,6), западноафриканская *Tr. trecae* (1,2,5,6) (Восточно-Тропическая Атлантика), калифорнийская *Tr. symmetricus* (северо-восточная часть Тихого океана) (1,2,5), перуанская *Tr. murphyi* (юго-восточная часть Тихого океана) (1-7); пентацер *Pentaceros richardsoni* (Юго-Восточная Атлантика) (1-5); щуковидная белокровка *Champscephalus gunnari* (Южная Атлантика) (1-5, 7); угольщик *Aphanopus carbo* (Центральная Атлантика) (1-5, 7); японская скумбрия *Scomber japonicus* (Центрально-Восточная Атлантика) (1-7); тунцы: ауксида *Auxis thazard*, скумбретунец *A. rochei*, полосатый *Katsuwonus pelamis*, пятнистый *Euthynnus quadripunctatum*, большеглазый *Thunnus obesus*, желтоперый *Th. albacares* (Центрально-Восточная Атлантика) (1-7).

## 2.2. Объем исследованного материала

Характер работы	Кол-во исслед. экз. рыб
1. Гистологическое исследование гонад	1500
2. Анализ размерного распределения желтковых ооцитов	530
3. Анализ данных к половому циклу	175000
4. В том числе с гистологическим контролем	600
5. Подсчет ооцитов расходного фонда	960
6. Определение порционной плодовитости	1200
7. Анализ гонадосоматических индексов	12780

## 2.3. Методики исследования

Гонады фиксировали в растворе Буэна и 10 %-ном формалине с ледяной уксусной кислотой. Гистологическая обработка по стандартным методикам (Роскин, Левинсон, 1957). Препараты окрашены гематоксилином по Гайденгайну и по методу Маллори. Для выявления липидных включений, по рекомендации О.Ф.Сакун, фиксированные пробы выдержаны месяц в 3%-ном растворе бихромата калия и далее проводилась стандартная обработка.

Для анализа размерного распределений ооцитов измеряли случайные диаметры 500-1000 клеток (или всех в навесках 0,3-1,0 г) из каждого яичника. При созрева-

нии яичников по непрерывному типу расходный фонд определяли по яичникам IV (IV-V) стадии, по прерывистому - IV, IV-V, а также поздней III стадии.

Абсолютную (АПП) и относительную (ОПП) порционную плодовитость определяли по всем размерным и весовым классам, для каждого класса у рыб анализировали изменение АПП и ОПП в ходе нереста. Статистическую обработку выполняли по Кирпичникову В.С. (1979). Очередность порции устанавливали по гистологическим препаратам.

Для изучения суточной ритмики созревания и икротетания анализировали изменение на протяжении суток (по 4-часовым интервалам) доли преднерестовых и нерестящихся самок, средних значений гонадосоматических индексов (ГСИ) и размеров гидратированных ооцитов в сформированных порциях. При анализе репродуктивных циклов использовали данные визуальных определений стадий зрелости гонад при гистологическом контроле и ГСИ.

## 2.4. Терминология

Поскольку в литературе зачастую одни и те же термины разными авторами понимаются неоднозначно, в разделе приводится трактовка некоторых из них в понимании автора. Учитывая относительность понятия "синхронный", используется выражение "фронтальный рост" (соответственно - фронтальный вителлогенез). Количество ооцитов трофоплазматического роста у преднерестовых самок (IV-Vст.зр.) - расходный фонд ооцитов, у частично отнерестившихся (VI-IV-Vст.зр.) - наличный расходный фонд. При созревании яичников по прерывистому типу расходный фонд соответствует максимальной (потенциальной) плодовитости, по непрерывному - минимальной плодовитости. "Коэффициент порционности" - отношение величины сформированной порции к величине расходного фонда. "Потенциальное число порций" - отношение расходного фонда к величине первой порции. Понятие "половой цикл" характеризует особь, "репродуктивный цикл" - размножающуюся группировку.

## Глава 3. Специфика вителлогенеза, формирование плодовитости, тип нереста

Для большинства групп животных схема развития половых клеток начальных периодов одина, различия отмечаются в периодах вителлогенеза и созревания. У рыб именно их спецификой определяется тип икротетания. У всех рассмотренных видов период вителлогенеза подразделен на 4 фазы: (1) вакуолизации (у берикса и пикши

- вакуолизации и первоначального отложения желтка); (2) первоначального накопления желтка (у угольщика и тунцов - "желточного кольца"); (3) интенсивного трофоплазматического роста (у пикши и макрурусов - 2 и 3 фазы объединены); (4) фаза заполненного желтком ооцита. Период созревания подразделен на (1) слияние жира и гомогенизации и (2) гидратации. Ниже для каждого вида приводится описание цитоморфологических картин в ооцитах на протяжении вителлогенеза и созревания, тип вителлогенеза и нереста, процесс формирования плодовитости.

Отр. *Salmoniformes*. Сем. *Opisthopterae*. Древнеглубоководное семейство; мезо- и батипелагиаль умеренных и тропических вод. *Opisthoptera soleatus*. Созревание яичников близко к прерывистому. Абсолютная индивидуальная плодовитость (АИП) составляет единицы тысяч; относительная (ОИП) - около сотни икринок. Икрометание порционное (4-8); икра пелагическая (батипелагическая) диаметром около 2 мм. *Rhynchogyalus natalensis*. Расходный фонд - единицы тысяч; икрометание единовременное или растянуто-единовременное. Икра размером около 3 мм.

Отр. *Myctophiformes*. Сем. *Myctophidae*. Одно из наиболее массовых семейств мезопелагических рыб. *Myctophum punctatum* - никтозипелагический североатлантический вид и *Notoscopelus natalensis* - космополит тропических и субтропических вод. Вителлогенез прерывисто-асинхронный. Созревание яичников по непрерывному типу, АИП - первые десятки тысяч икринок. Икра пелагическая, диаметром около 1 мм.

Отр. *Gadiformes*, сем. *Gadidae*. *Melanogrammus aeglefinus*. Шельфовый вид Северо-Восточной и Северо-Западной Атлантики. Созревание яичников по прерывистому типу, вителлогенез вначале асинхронный, по ходу нереста синхронизируется, нерест многопорционный, за счет асинхронного созревания ооцитов дефинитивного размера, интервалы между порциями около 5 дней. Икра эпипелагическая диаметром 1,2-1,7 мм. АИП до 1,5 млн.

Отр. *Macruriformes*, сем. *Macrouridae*. *Coryphaenoides rupestris* - океанический батипелагический вид Северной Атлантики. Созревание яичников - по прерывистому типу, вителлогенез на ранних этапах асинхронный, затем фронтальный, икрометание растянуто-единовременное, двукратное. Порционный нерест самцов свидетельствует о вторичности единовременного нереста самок. Икра батипелагическая, диаметром 2,8-3 мм. АИП до 50 тыс., ОИП около 30 шт./г.

*Macrourus carinatus* - вид донный, обитает на склонах в Фолклендско-Патагонском районе и *M. whitsoni* - донный вид населяющий склоны Антарктики. У обоих видов созревание яичников по прерывистому типу, вителлогенез фронтальный, икрометание растянуто-единовременное (двукратное). К началу очередного нереста в яичниках сформированы расходные фонды 2-х (у южного - 3-х) нерестовых сезонов. АИП до 50-60 тыс. у южного и до 40 тыс. у антарктического, ОИП в среднем около 19 и 12 шт./г соответственно. Размеры ооцитов дефинитивного размера 1,8 мм у южного и 2,1 мм у антарктического.

Отр. *Beryciformes*, сем. *Berycidae*. *Beryx splendens* - населяет пелагиаль и талассобатиаль тропических и субтропических вод Мирового океана. Созревание яичников по непрерывному типу. Вителлогенез прерывисто-асинхронный. Нерест многопорционный (более 10 порций) с короткими интервалами. Расходный фонд до 2 млн, АПП до 200 тыс. Икра пелагическая, размером 1,2-1,4 мм.

Отр. *Perciformes*, сем. *Carangidae*. Ставриды рода *Trachurus*. Широко распространены в тропиках и субтропиках Мирового океана. По морфо-экологическим признакам объединяются в 3 группы: (1) "mediterraneus" (жизненный цикл ограничен нериталью), (2) "picturatus" (приурочены к неритическим зонам островов и подводных возвышенностей), (3) "trachurus" (промежуточная группа). Изучены представители всех трех групп: западноафриканская *Trachurus trecae* (1), перуанская *Tr. murphyi*, калифорнийская *Tr. symmetricus* (2), европейская *Tr. trachurus* (3). У всех них созревание яичников по непрерывному типу, но с началом нереста пополнение ооцитов из резервного фонда резко сокращается, вителлогенез непрерывно-асинхронный, нерест порционный. Из общей группы ооцитов завершающих этапов вителлогенеза в яичниках IV стадии образуется более одной порции икры. Расходный фонд перуанской (длиной 40 см) 340 тыс., калифорнийской (60 см) - 1 млн.

Сем. *Pentacerotidae*. *Pentaceros richardsoni*. Глубоководный вид, распространен в районах подводных поднятий в Юго-Восточной Атлантике и Тихом океане. Созревание яичников по типу, близкому к прерывистому. Наличие ооцитов промежуточных состояний между расходным и резервным фондом не связано с пополнением расходного фонда. Вителлогенез до IV стадии непрерывно-асинхронный, затем синхронизируется. Накопленный фонд ооцитов дефинитивного размера созревает асинхронно, нерест порционный.

Сем. *Chaenichthyidae*. *Champsoctphalus gunnari*. Придонно-пелагический антарктический вид. Созревание яичников по прерывистому типу, вителлогенез фронтальный, двухлетний. II стадия зрелости только у неполовозрелых самок. В яичниках IV стадии сформирован расходный фонд для ближайшего нереста (ооциты дефинитивного размера) и резервный - для двух последующих (ооциты фазы вакуолизации). АИП рыб длиной 23-44 см 1,5-11,5 тыс., ОИП рыб модальных размеров (37-41) около 20 шт./г и уменьшается с увеличением длины и массы самок. АИП у одноразмерных самок существенно меняется по годам, возможно, вследствие различий в возрастном составе.

Сем. *Trichiuridae*. *Aphanopus carbo*. Батиально-пелагический вид. Вителлогенез двухлетний. В яичниках III стадии желтковые ооциты представлены двумя группами. Ооциты первой группы, развиваясь, составляют расходный фонд ближайшего нереста, ооциты второй (фазы вакуолизации) остаются без изменений. В яичниках IV стадии ведущая генерация представлена ооцитами дефинитивного размера. Созревание яичников по прерывистому типу, вителлогенез практически фронтальный. Икрометание либо единовременное, либо, при асинхронном созревании ооцитов, - порционное с короткими интервалами. Индивидуальный нерестовый период краток. АИП самок длиной 110-122 см - 200-330 тыс.

Сем. *Scombridae*. *Scomber japonicus*. Тропическо-субтропический неритический вид. Созревание яичников по непрерывному типу, существенного пополнения расходного фонда в ходе нереста нет. В яичниках IV стадии расходный фонд представлен двумя группами ооцитов: конечных и начальных фаз вителлогенеза. Созревание ооцитов асинхронное, нерест порционный, с короткими интервалами. Расходный фонд рыб длиной 28-35 см - 200-500 тыс.

Тунцы: *Auxis thazard*, *A. rochei*, *Euthynnus quadripunctatum*, *Katsuwonus pelamis*, *Thunnus albacares*, *Th. obesus*. Созревание яичников у всех видов по непрерывному типу, продолжительность популяционного нерестового периода не более полугода. Вителлогенез у неритических "малых" и полосатого тунцов непрерывно-асинхронный, у океанического большеглазого и нерито-океанического желтоперого - прерывисто-асинхронный. Расходный фонд используется не полностью. Плодовитость у неритических и нерито-океанических тунцов до 1-2 млн., у океанических - 8-9 млн. По размеру зрелых клеток, доле ооцитов в ведущей генерации и их размеров в момент вымета порции представители разных экологических групп резко раз-

личаются. Различия вителлогенеза определяют разное число порций (у "малых" и полосатого - 8, желтоперого - 12, большеглазого - 20) и разную длительность интервалов между ними. Большая продолжительность нерестового периода определяется у неритических тунцов длительными интервалами между порциями, у океанического большеглазого - большим количеством порций.

#### Глава 4. Репродуктивные циклы в изучении структуры вида и функциональной структуры ареала

Подразделение вида на популяции - следствие ограничения репродуктивных контактов между локальными или сезонными группировками (Алексеев, 1984). У массовых морских рыб репродуктивная изоляция в результате полной пространственной возможна лишь на противоположных перифериях ареала. Ареалы же серии соседствующих группировок контактируют или перекрываются. В результате адаптации к локальным особенностям среды, в частности к характеру сезонной цикличности физических и биотических факторов, возникают различия в сезонных биологических ритмах. Наиболее существенную роль среди них играют различия в репродуктивных циклах, поскольку они могут снижать (до полного прекращения) репродуктивные контакты. Ниже представлены данные о возможности использования репродуктивных циклов в качестве достаточно простого инструмента при построении схем популяционной структуры.

Тупорылый макрурус. В районе Северо-Атлантического хребта (САХ) нерест сезонный - летний. Половой цикл самцов годичный, самок - двухлетний. Репродуктивная область локализуется на юге района. Для вида характерны длительный дрейф планктонных стадий в системе Северо-Атлантического течения - течения Ирмингера к центральной и западной частям Северной Атлантики, активные миграции (до полового созревания) в обратном направлении к репродуктивной области и сезонные циклические миграции половозрелых особей. Северную часть САХ населяет единая группировка.

Южный макрурус. Материковый склон Фолклендско-Патагонского района - ареал единой группировки. Южная часть - область размножения, северная - преимущественно место нагула неполовозрелых рыб. При кратком индивидуальном нересте растянутый групповой обусловлен одновременным созреванием разноразмерных рыб. Нерест - в осенне-зимний период. Функциональная дифференцировка популя-

ционного ареала обусловлена дрейфом пелагических планктонных стадий и онтогенетическими миграциями. Таким образом, дифференцировка ареала этого вида аналогична описанной для тупорылого макрураса.

Берикс-альфонсин. В пределах изученных районов в Атлантическом океане имеются две независимые группировки. Популяционные ареалы каждой из них представлены парой подводных поднятий, являющихся функционально различными областями (Угловое поднятие и Азорский комплекс в северном полушарии и хребет Вавилова и северная часть Китового хребта - в южном). Обе пары подводных поднятий располагаются таким образом, что дрейф пелагических планктонных стадий происходит в направлении от районов нереста (Углового поднятия и хребта Вавилова) к районам, где преобладает неполовозрелый контингент (к Азорскому комплексу и северной части Китового хребта соответственно). Каждый из четырех районов по отдельности не является функционально полноценным ареалом, но в пределах указанных пар, составляя популяционные ареалы двух локальных группировок. Нерест обоих происходит летом соответствующего полушария. Длительность массового нереста около трех месяцев.

Перуанская ставрида. В пределах видового ареала в ЮВТО выделяются две группировки: северная (района Перуанского апвеллинга) и южная (района Чилийской котловины) с различающимися репродуктивными циклами. Массовый нерест северной (в тропических водах) зимой-весной, в минимум поверхностных температур, южной (в умеренных водах) - летом-осенью, при максимальном прогреве. Продолжительность группового нереста северной группировки около пяти, южной - четырех месяцев. Существенные различия циклов в северном и в южном районах и наличие в каждом из них массового нереста свидетельствуют об их репродуктивной независимости.

У всех ставрид рода *Trachurus* репродуктивные области популяционных ареалов располагаются в высокопродуктивных районах прибрежных апвеллингов или в районах аналогичных им по характеру и уровню продуктивности океанических фронтов. Несмотря на различную степень проникновения разных видов в воды открытого океана, их области размножения по своим характеристикам принципиально не различаются. Отсюда сходство их репродуктивных адаптаций.

Полосатый тунец. В пределах ареала в Восточно-Тропической Атлантике нерестится от 20°с.ш. до 20° ю.ш. В приэкваториальных водах нерест наблюдается на

протяжении большей части года, а к северной и к южной перифериям сокращается до 2-х месяцев. В районе выделены две группировки - северного и южного полушария. Репродуктивные циклы их ориентированы на нерест в весенне-летний период своего полушария. Обе группировки, начав нерест в приэкваториальных водах, продолжают его в ходе миграции к холодноводным перифериям своего ареала. Особи, заканчивающие нерест, достигают в северном и в южном полушариях пределов репродуктивных областей. Этим и объясняются более низкие значения в этих районах величины расходного фонда и сокращение там продолжительности группового нереста.

Большеглазый тунец. В Тропической Атлантике, от 10°с.ш. до 10° ю.ш. наблюдается круглогодичное размножение. Однако, при анализе данных по двум крупным районам, "восточному" и "западному", выделяемых по максимальным промысловым скоплениям, обнаружено, что в каждом из них имеются свои репродуктивные области. Нерест в этих районах происходит летом соответствующего полушария. В августе, когда в первом районе более 90 % половозрелых особей имеют гонады на II и III стадиях зрелости, во втором происходит интенсивный нерест. Данные о сроках массового нереста в обоих районах коррелируют с сезонным распределением личинок этого вида. Период промысла в каждом из районов совпадает с периодом нереста. В северо-западной части Гвинейского залива репродуктивные области группировок северного и южного полушарий могут перекрываться.

## Глава 5. Определение продукции икры у рыб с порционным нерестом

Большинство методов оценки величины нерестовой биомассы по выметанной икре предполагает выполнение ихтиопланктонных съемок на всей акватории нерестиц и на всем протяжении нерестового периода. Они практически не могут быть применены к видам с длительным нерестовым периодом и обширными репродуктивными областями. Дополнительные сложности возникают при оценке нерестового запаса по икре у видов с длительным многопорционным нерестом. Для таких видов предложен метод с использованием массового гистологического материала. Метод этот является очень кропотливым и трудоемким и в отечественную практику не вошел.

Предлагаемая методика основана на возможности определения количества икры, продуцируемой на единицу биомассы репродуктивного контингента за единицу времени, т.е. продукции икры (ПИ). ПИ рассчитывается через ОПП по формуле:

$$P_s = \frac{f_r \cdot F}{t},$$

где:  $P_s$  - ПИ (кол-во икринок в шт. на 1 г биомассы производителей обоих полов в сутки);  $f_r$  - средние значения ОПП в шт. на 1 г массы самки без внутренностей;  $F$  - доля самок (по массе) от рыб в нерестовом периоде;  $t$  - интервал между порциями в сутках.

Определение порционной плодовитости по яичникам IV-V (VI-IV-V) стадии применимо к любым икромечущим видам рыб, в т.ч. и с прерывисто-асинхронным вителлогенезом. На примере таксономически далеких видов из разных экологических групп (перуанская и европейская ставриды и мавролик), показано, что средние значения ОПП у самок основных размерных классов достоверно не различаются, мало меняется с изменением длины, массы и возраста самок и для основной части репродуктивного контингента может быть принята постоянной. Аналогично не найдено различий ОПП в начале, середине и конце нерестового периода. А поскольку изменения величины порции в ходе нереста не происходит, в расчетах можно использовать постоянное значение ОПП.

Для определения интервалов между икромечениями предлагается метод, разработанный на основе анализа суточной ритмики созревания и нереста ставриды рода *Trachurus*. Для определения доли самок, нерестящихся за сутки, следует брать отрезок времени, когда все самки суточного нерестового контингента уже перешли в преднерестовое состояние, но еще не начался массовый нерест, и в этот период определять долю преднерестовых самок от всех самок в нерестовой фазе цикла. Для большинства массовых видов пелагофильных рыб характерна общая суточная ритмика созревания и нереста: гидратация с ранних утренних, нерест в вечерние сумеречные часы по первые часы ночи. Однако, для каждого не изученного вида эти характеристики следует анализировать специально.

При известном значении продукции икры нерестовую биомассу можно рассчитать по модифицированной формуле Хенсена (Hensen, 1887). Результатом расчета будет биомасса популяционного репродуктивного контингента или некоторой его части, нерестившейся на акватории съемки в период ее выполнения.

## Глава 6. Анализ экологической специфики репродуктивных адаптаций

Локальные особенности сезонного хода физических и биотических факторов определяют репродуктивные адаптации всех морских организмов. В целом для рыб низких широт характерны наиболее "примитивные" репродуктивные стратегии. Как правило, они имеют наружное оплодотворение, групповой нерест, мелкую пелагическую икру и высокую плодовитость. По направлению к высоким широтам и с увеличением глубин обитания возрастает доля видов со сложными формами брачного поведения, заботой о потомстве, демерсальной крупной икрой и, соответственно, низкой плодовитостью. Величина плодовитости - показатель уровня истощаемости, и этот уровень определяется напряженностью биотических отношений в значительно большей степени, чем "благоприятными" и "неблагоприятными" физическими факторами среды. В тропической пелагиали смертность определяется огромным разнообразием видов хищников и их пищевых стратегий, что практически исключает выработку иных компенсационных приспособлений, кроме значительного повышения плодовитости и дисперсии икры. Значительно меньшее видовое разнообразие и более простые пищевые связи в высоких широтах открывают возможность адаптаций к ограниченному набору хищников путем снижения плодовитости с параллельным повышением выживаемости через увеличение размеров икры и эмбрионизацию развития, а также разные формы заботы о потомстве. У глубоководных видов эмбрионизация обусловлена еще и отсутствием мелких форм зоопланктона. Гетеротопные виды, проходящие ранние этапы онтогенеза в эпипелагиали, как правило, имеют высокую плодовитость и мелкую икру.

Независимо от широты для всех неритических областей сезонность продукционных циклов обуславливает сезонность размножения рыб. Области их размножения связаны с пространственно фиксированными продуктивными зонами со значительными сезонными изменениями продуктивности. Массовые виды нерестятся под максимум продукции зоопланктона, прочие малочисленные виды - в любое время. У неритических видов рыб в низких широтах при длительном вегетационном периоде индивидуальный нерестовый сезон длится до четырех месяцев. У пелагофильных видов преобладает порционное икромечение на основе непрерывного типа созревания яичников и прерывисто-асинхронного вителлогенеза (малые и поло-



сатый тунцы) или асинхронного созревания последовательных поколений ооцитов, завершающих этапы вителлогенеза (скумбрии, ставриды). Число выметываемых порций икры 6-10, интервалы между их выметом - от 2-3 суток до 2 недель. По направлению к высоким широтам в неритических областях возрастает несбалансированность продукционных циклов. Крайне выраженная сезонность вегетационного периода вызывает сокращение нерестового сезона. Массовые виды рыб вынуждены нереститься в близкие сроки, и количества пищи для появляющегося потомства бывает достаточным лишь при максимально выраженном весеннем и в меньшей степени выраженном осеннем пиках продукции. В этих условиях у неритических видов наблюдается смена непрерывного типа созревания яичников на прерывистый и асинхронность вителлогенеза сокращается. Порционно нерестящиеся виды рыб имеют пелагическую икру, одновременно нерестящиеся - чаще донную или придонно-пелагическую. Многопорционное икрометание как адаптация к обеспечению высокой плодовитости обуславливается асинхронным созреванием ооцитов дефинитивного размера, что сокращает интервалы между порциями, а, следовательно, и индивидуальный и популяционный нерестовые периоды (пикша, треска).

В тропических и субтропических океанических водах изменяется характер локализации продуктивных вод. Области размножения эпипелагических океанических видов рыб с эпипелагической икрой приурочены к океаническим апвеллингам. Хорошо выраженная пространственно-временная изменчивость возникновения конкретных продуктивных пятен в пределах обширных нерестилищ может приводить к попаданию отдельных поколений личинок в условия низкой обеспеченности пищей, либо на более зрелые сообщества кормовых беспозвоночных с крупными размерами. Выйти из этой ситуации можно двумя путями: через увеличение размеров икринок с расширением размерного диапазона кормовых объектов личинок или повышение плодовитости. В этих условиях наблюдается переход от прерывистой асинхронности к непрерывной, уменьшается относительная величина порций и интервалы между ними, увеличивается число порций (большеглазый тунец).

Репродуктивные адаптации гетеротопных глубоководных рыб с эпипелагической икрой (пентацер, берикс, миктофиды, макроуриды с мелкой икрой) аналогичны таковым у неритических и океанических приповерхностных видов. Созревание яичников у них происходит по непрерывному типу (берикс), переходному к непрерывному (пентацер, миктофиды) или прерывистому (макроуриды) типу; вителлогенез

нез асинхронный, нерест малопорционный (миктофиды) или многопорционный (берикс); плодовитость - от десятков тысяч (миктофиды) до миллионов (берикс).

У облигатно глубоководных видов с мезо- и батипелагической икрой репродуктивные адаптации выражаются в увеличении размеров яиц и личинок. Тип созревания яичников прерывистый, асинхронность вителлогенеза менее выражена, наблюдается переход к единовременному нересту. Параллельно увеличению размеров икры снижается плодовитость, а вителлогенез удлиняется до двух и более лет (макрурусы, опистопротиды, угольщик).

Таким образом, у представителей разных экологических групп наблюдаются сходные изменения репродуктивных адаптаций от низких широт к высоким и от неритали в открытый океан (в эпипелагиаль и в глубоководные области). Специфика репродуктивной биологии морских рыб определяется, в конечном счете, спецификой биотопов, в которых проходят ранние стадии онтогенеза. К высоким широтам и с увеличением глубины наблюдается переход от порционного длительного к кратковременному, а затем к единовременному нересту, увеличение размеров икры, уменьшение плодовитости. Последнее свидетельствует о снижении смертности вследствие сокращения видовой разнообразия и пресса хищников. При сокращении продукционного цикла с круглогодичного до узко сезонного и необходимости сохранения высокой плодовитости меняется тип икрометания (например, многопорционный нерест при коротком нерестовом периоде у пикши).

## Выводы

1. У 24 видов рыб изучен вителлогенез, тип созревания и икрометания, специфика образования порций икры, плодовитость и особенности ее формирования. У них выявлен прерывистый и непрерывный тип созревания гонад. Прерывистый тип отмечен у видов с единовременным и растянуто-единовременным икрометанием, а также у порционно нерестящихся с кратким индивидуальным и групповым нерестом и стационарными нерестилищами. Порционно нерестящиеся виды, облигатно батипелагические, - обитатели умеренных, субарктических и субантарктических вод с резко выраженными сезонными изменениями среды. Непрерывный тип созревания и длительный индивидуальный и групповой нерест обнаружен, в основном, у обитателей неритали и эпипелагиали, а также у нектонных видов субтро-

пиков и тропиков. Среди порционно нерестящихся видов непрерывный тип созревания характерен для обитателей экосистем с длительными или непрерывными продукционными циклами, прерывистый - для экосистем с прерывистыми продукционными циклами и кратким вегетационным периодом.

2. Непрерывно асинхронный вителлогенез отмечен у всех видов с прерывистым типом созревания и ряда видов с непрерывным, а прерывисто асинхронный - только у рыб с непрерывным типом созревания. У видов с непрерывно асинхронным вителлогенезом относительно меньшие интервалы между порциями и, как правило, большее количество порций, чем у видов с прерывисто асинхронным. Кроме того, непрерывно асинхронный вителлогенез более характерен для видов (популяций), размножающихся на стационарных нерестилищах, тогда как прерывисто асинхронный обычен у видов, размножающихся в ходе относительно протяженных нерестовых миграций с последовательным использованием на их протяжении пространственно обособленных нерестилищ. У исследованных видов продолжительность вителлогенеза от 3-5 месяцев (скумбрия, ставриды) до 1-3 лет (макрурусы, ледяные рыбы). Длительный вителлогенез присущ исключительно глубоководным и высокоширотным видам.

3. ГСИ зрелых самок у одновременно нерестящихся видов и порционнонерестящихся с прерывистым типом созревания существенно выше, чем у видов с порционным нерестом и непрерывным типом созревания. Это связано с различиями в темпе реализации генеративной продукции и обусловлено характером сезонности и продукционных циклов в пределах их ареалов. Предположительно темп реализации генеративной продукции связан также с напряженностью биотических отношений, в частности, с прессом хищников. Более высокий уровень этой напряженности в низких широтах ограничивает возможность разового накопления генеративной продукции.

4. У порционно нерестящихся видов с прерывистым типом созревания при сравнимых показателях плодовитости темп ее реализации выше, чем у видов с непрерывным типом созревания. У разных видов ставрид, резко различающихся величиной порционной плодовитости и интервалами между порциями показатели генеративной продукции идентичны, что свидетельствует о стабильности величины генеративной продукции при значительных различиях в характере ее реализации.

5. Детальное описание половых циклов и их пространственно-временной специфики дает возможность анализа этих данных в рамках изучения популяционной структуры вида и функциональной структуры ареала. Особенно такой подход эффективен для видов с протяженными меридиональными ареалами (ставриды, берикс, тунцы). Впервые установлены различия циклов двух популяций перуанской ставриды и популяционная подразделенность большеглазого тунца Тропической Атлантики. Подтверждено популяционное единство тупорылого макруруса Северной Атлантики и южного макруруса Фолклендско-Патагонского района.

6. В рамках программы по определению продукции икры для оценки нерестовой биомассы у трех видов ставрид изучена порционная плодовитость, суточная ритмика созревания и нереста, интервалы между порциями. По этим данным рассчитана суточная продукция икры на единицу биомассы репродуктивного контингента. Установлено, что величина порций у рыб с одинаковыми размерами и массой на протяжении нерестового периода остается постоянной.

7. Установлена закономерность в изменении репродуктивных адаптаций неритических и океанических (эпипелагических и глубоководных) рыб. У массовых неритических видов области размножения связаны с пространственно фиксированными продуктивными зонами; сезонные колебания продукции зоопланктона определяют сезонность размножения. В низких широтах нерестовый сезон длительный, вителлогенез у пелагофильных видов асинхронный, нерест порционный. В высоких широтах нерестовый сезон сокращается, асинхронность вителлогенеза снижается; нерест единовременный или порционный на основе разновременного созревания ооцитов дефинитивного размера. Области размножения океанических эпипелагических видов приурочены к океаническим апвеллингам и не являются в мезомасштабе пространственно стационарными. Нерестовый сезон длительный, нерест многопорционный, плодовитость высокая, вителлогенез асинхронный. Для глубоководных видов с эпипелагической икрой характерны те же репродуктивные адаптации, что и для неритических и океанических эпипелагических видов. У глубоководных видов с мезо- и батипелагической икрой наблюдается переход к единовременному икротетанию, снижение плодовитости, удлинение периода вителлогенеза и эмбрионизация развития.

## Список работ, опубликованных по теме диссертации

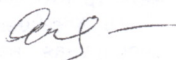
1. Алексеева Е.И. Оогенез скумбрии *Scomber colias* Gmelin северо-западного побережья Африки // Рыбохозяйственные исследования в Атлантическом океане: Сб. науч. тр. / Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. - Калининград, 1973. - С. 86-98.
2. Алексеева Е.И. Созревание и нерест большеглазого тунца *Thunnus obesus* Lowe Тропической Атлантики // Биологические исследования в Атлантическом океане и Балтийском море: Сб. науч. тр. / Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. - Калининград, 1976. - С. 85-92.
3. Алексеева Е.И. Особенности оогенеза и некоторые данные о созревании и нересте полосатого тунца Центрально-Восточной Атлантики // Биологические рыбохозяйственные исследования в Атлантическом океане: Сб. науч. тр. / Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. - Калининград, 1976. - С. 36-44.
4. Алексеева Е.И., Алексеев Ф.Е. Экологические и морфологические основы особенностей размножения неритических и океанических тунцов восточной части Тропической Атлантики // Экологическая физиология рыб, часть 2: Тез. докл. III Всесоюз. конф. - Киев, Наукова думка, 1976. - С. 130-132.
5. Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И., Титова Н.В. Полиморфная система мышечных эстераз, экологическая структура поселений и исследование структуры вида у макруруса (*Macrurus rupestris* Gunn.) // Биохимическая генетика, кариологический полиморфизм и мутагенез у рыб: Тез. докл. II Всесоюз. совещ. - М., Институт цитологии АН СССР, 1978. - С. 19-20.
6. Алексеева Е.И. Особенности гаметогенеза, тип нереста и половой цикл макруруса (*Macrouridae*, *Pisces*) в связи с освоением батипелагиали // Вопросы раннего онтогенеза рыб: Тез. докл. II Всес. конф. - Киев, Наукова думка, 1978. - С. 73-74.
7. Alekseev F.E., Alekseeva E.I. Some problems of reproductive biology of oceanic and neretic tunas of the Tropical Atlantic // ICCAT SCPS / 79 / 37. - 1979. - 16 p.
8. Алексеева Е.И., Тормосова И.Д. Созревание, нерест и плодовитость пикши *Melanogrammus aeglefinus* (L.) Северного моря // "Вопр. ихтиологии". - 1979. - Т.19. - Вып. 3. - С. 447-457.
9. Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И. Некоторые аспекты репродуктивной биологии океанических и неритических тунцов (*Scombridae*) Тропической Атлантики // "Вопр. ихтиологии". - 1981. - Т. 21. - Вып. 5. - С. 853-866.
10. Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И., Кукуев Е.И. Некоторые морфологические признаки и состояние яичников редких глубоководных рыб *Opisthoproctus soleatus* Vaillant и *Rhynchohyalus natalensis* (Gilchrist et von Bonde) из Саграссова моря // "Вопр. ихтиологии". - 1982. - Т. 22. - Вып. 1. - С. 153-157.
11. Алексеева Е.И. Созревание яичников, характер нереста и специфика половых циклов низкотелого берикса *Beryx splendens* Lowe // Проблемы раннего онтогенеза рыб: Тез. докл. - Калининград, АтлантНИРО, 1983. - С. 72-73.
12. Алексеева Е.И., Алексеев Ф.Е. Некоторые аспекты репродуктивной биологии светящихся анчоусов *Myctophum punctatum* Rafinesque и *Notoscopelus resplendens* (Richardson) (*Myctophidae*) из Восточной Тропической Атлантики // "Вопр. ихтиологии". - 1983. - Т. 23. - Вып. 5. - С. 779-785.
13. Алексеева Е.И., Алексеев Ф.Е. Половые циклы рыб в изучении структуры вида и функциональной структуры ареала // Внутривидовая дифференциация морских промысловых рыб и беспозвоночных: Сб. науч. тр. / Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. - Калининград, 1984. - С. 28-38.

14. Алексеева Е.И. К вопросу об экологической обусловленности репродуктивных адаптаций морских рыб неритали и пелагиали // Комплексное изучение природы Атлантического океана: Тез. докл. III обл. конф. - Калининград, 1985. - С. 51-52.
15. Alekseeva E.I., Zakharov A.N. Some morphological characteristics of intraovarial larval of sharp-beaked Redfish, *Sebastes mentella* Travin from the Irminger sea for the period between hatching and extrusion // ICES C.M. / L:4 / - 1985. - 10 p.
16. Alekseev F.E., Alekseeva E.I., Trunov I.A., Shlibanov V.I. Macroscale water circulation, ontogenetic geographical differentiation and population structure of Alifoncio, *Beryx splendens* Lowe, in the Atlantic Ocean // ICES C.M. 1986 / C: 10. - 1986. - 16 p.
17. Алексеева Е.И. Сравнительная характеристика созревания и нереста ставриды рода *Trachurus* из Атлантического и Тихого океанов // Жизненные циклы, распределение и миграции промысловых рыб Атлантического и Тихого океанов: Сб. науч. тр. / Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. - Калининград, 1986. - С. 47-59.
18. Алексеева Е.И., Исаков В.И. Характер нереста, репродуктивный цикл и функциональная неоднородность ареала перуанской скумбрии *Scomber japonicus peruanus* (Jordan et Hubbs) // Жизненные циклы, распределение и миграции промысловых рыб Атлантического и Тихого океанов: Сб. науч. тр. / Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. - Калининград, 1986. - С. 59-68.
19. Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И., Трунов И.А., Шлибанов В.И. Макромасштабная циркуляция вод, функциональная структура ареала и популяционная структура берикса-альфонсина Атлантического океана // Экологические исследования в Атлантическом океане и ЮВТО: Сб. науч. тр. / Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. - Калининград, 1987. - С. 4-19.
20. Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И. К вопросу об определении удельной продукции икры у экологически и таксономически различных групп рыб // III Всес. конф. по морской биологии. Ч. 1: Тез. докл. - Киев, 1988. - С. 253-254.
21. Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И. Методические рекомендации к определению продукции икры для рыб с порционным нерестом. - Калининград, 1988. - 24 с.
22. Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И. Методические указания по сбору материалов для определения удельной продукции икры. - Калининград, 1988. - 11 с.
23. Алексеева Е.И., Константинов В.В. К изучению репродуктивной биологии южного и антарктического макрурусов *Macrourus carinatus* (Gunter), *M. whitsoni* (Regan) и полосатого полорыла *Coelorhynchus fasciatus* (Günther) (*Macrouridae*) // IV Всес. конф. по раннему онтогенезу рыб. Ч. 1: Тез. докл. - М., 1988. - С. 14-16.
24. Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И., Грудцев М.Е. Некоторые аспекты репродуктивной биологии летучих рыб рода *Echocoetus* Атлантического океана // "Вопр. ихтиологии". - 1989. - Т. 29. - Вып. 2. - С. 277-288.
25. Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И., Захаров А.Н. Вителлогенез, характер нереста, плодовитость и шкала стадий зрелости гонад тупорылого макруруса *Coryphaenoides rupestris* Северной Атлантики // "Вопр. ихтиологии". - 1991. - Т. 31. - Вып. 6. - С. 917-927.
26. Алексеева Е.И., Алексеев Ф.Е., Константинов В.В., Боронин В.А. Репродуктивная биология долгохвостов *Macrourus carinatus*, *M. whitsoni*, *Coelorhynchus fasciatus* (*Macrouridae*) и желтоперки *Patagonotothen guenterti shagensis* (*Nototheniidae*) и функциональная структура ареала *M. carinatus* // "Вопр. ихтиологии". - 1992. - Т. 32. - Вып. 4. - С. 105-115.
27. Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И., Рязанцева Е.И., Лобов С.Н. Сравнительное изучение продукции икры трех массовых видов ставриды рода *Trachurus* // Экология и запасы промысловых рыб в Восточной Атлантике: Сб. науч. тр. / Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. - Калининград, 1993. - С. 71-88.

28. Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И. Репродуктивная биология и особенности жизненного цикла мавролика *Maurolicus muelleri* (Gmelin, 1789) // Биология и динамика численности рыб и беспозвоночных Атлантического океана: Сб. науч. тр. / Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. - Калининград, 1995. - С. 81-94.

29. Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И. Определение стадий зрелости гонад и изучение половых циклов, плодовитости, продукции икры и темпа полового созревания у морских промысловых рыб (Методическое пособие). - Калининград, 1996. - 75 с.

30. Алексеева Е.И., Алексеев Ф.Е. Репродуктивная биология щуковидной белокровки *Champscephalus gunnari* из районов острова Южная Георгия и Скал Шаг // "Вопр. ихтиологии". - 1997. - Т. 37. - Вып. 3. - С. 385-392.



---

Заказ 989

Подписано в печать 5.11.98 г.

Формат 60x84 1/16

Объем 1 п.л.

Тираж 50

Бесплатно

---

Ризограф

ОНИ

АтлантНИРО