

УДК 597.553.2:597-116 (265.5)

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СОСТОЯНИЯ ЯИЧНИКОВ ПОКАТНОЙ МОЛОДИ НЕРКИ *ONCORCHYNCHUS NEKA* ИЗ РЕКИ ОЗЕРНАЯ В РАЗНЫЕ ГОДЫ

С.Б. Городовская (КамчатНИРО)

Озерновское стадо нерки, воспроизводящееся в озере Курильское (Западная Камчатка), относится к числу наиболее крупных азиатских стад. Различными сторонами биологии этого стада занимались многие исследователи [Крогиус, Крохин, 1956; Иевлева, 1970, 1982; Егорова, 1970; Селифонов, 1970, 1983; Белоусова, 1974; Куренков, 1975; Дубынин, 1986; Николаев, 1988; Бугаев, 1995 и др.]. Наиболее полная сводка о биологии озерновской нерки в пресноводный период жизни принадлежит В.Ф. Бугаеву [1995]. Многие исследователи, применяя различные методы, пытались ответить на одни и те же вопросы: какой будет выживаемость поколений, сколько вернется производителей и какова будет возрастная структура стада. Основными возрастными группами производителей являются особи в возрасте 4_2+ и 5_2+ . Однако соотношение возрастных групп производителей варьирует по годам [Бугаев, 1995]. Одним из методов прогнозирования возрастной структуры производителей является анализ темпа полового созревания покатников, который, в свою очередь, в значительной степени определяется условиями нагула молоди в озере Курильское.

Цель настоящей работы — выявление особенностей состояния гонад молоди озерновской нерки в скатах 1996 и 1997 гг. в сравнении с таковыми в 60-е — 80-е годы. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- 1) оценить величину резервного фонда ооцитов, представленного оогониями и ооцитами ранней профазы мейоза, в разные годы;
- 2) определить темп развития половых клеток основного фонда яичников, представленного ооцитами периода протоплазматического роста;
- 3) определить размеры ооцитов и их ядер разных ступеней протоплазматического роста;
- 4) попытаться прогнозировать возрастной состав производителей на основе сравнительного анализа гистологических характеристик яичников покатников нерки.

Материал и методика. Материал собирали во время ската молоди нерки из озера Курильское в реку Озерная в период с 1985 по 1997 г. Данные за период с 1963 по 1984 г. были взяты из неопубликованных научных отчетов М.Я. Иевлевой и ее публикаций [1970, 1982]. Биологические показатели покатников и доля отдельных возрастных групп скатывающейся молоди за некоторые годы любезно предоставлены В.А. Дубыниным, а данные о температурном режиме и кормовой базе озера Курильское — Л.В. Миловской.

Молодь ловили в истоке реки Озерная с помощью мальковой ловушки. Биологический анализ молоди, включавший измерение длины, взвешивание рыб и определение пола, проводили на месте лова. Гонады фиксировали в жидкости Буэна. Для гистологической обработки были отобраны яичники самок в возрасте $2+$, поскольку молодь именно этой возрастной группы доминирует в скате. Всего за период с 1985 по 1997 г. гистологической обработке было подвергнуто

600 яичников молоди нерки. Обработку проводили по стандартным гистологическим методикам [Персов, 1966]. Состояние половых клеток яичников молоди нерки определяли на основе периодизации процесса оогенеза, разработанного Г.М. Персовым [1966] для лососевых рыб с некоторыми изменениями, учитывающими особенности этого процесса у нерки [Иевлева, 1982].

Диаметр половых клеток и их ядер измеряли с помощью окуляр микрометра при увеличении 7×40 и 7×90 . Всего измерено 2800 клеток и их ядер. Для оценки темпа развития половых клеток основного и резервного фонда яичников просчитано 15000 клеток. Средние размеры яйцеклеток разных стадий развития определяли по методу М.Я. Иевлевой [1982].

Оценка темпа созревания озерновской нерки была проведена на основе количественного учета доли смолтов с разным темпом полового созревания [Иевлева, 1982]. Согласно этой методике, оценка темпа созревания поколений дается для доминирующей в популяции возрастной группы самок, мигрирующей в море в возрасте 2+.

Результаты и обсуждение. Популяция нерки из реки Озерная характеризуется длительным периодом жизни молоди в пресных водах от 1-го до 3-х лет. Основная часть молоди до ската в море нагуливается в Курильском озере 2 года. В то же время доля покатников в возрасте 2+ варьирует по годам (табл. 1).

Таблица 1

Соотношение покатников нерки разного возраста из озера Курильское в 1979–1997 гг., %

Год ската	Доля покатников (%) в возрасте			Число особей экз.
	1+	2+	3+	
1979	1,90	93,67	4,43	158
1980	1,20	91,02	7,78	167
1981*	0,60	89,72	9,68	166
1982	4,62	80,93	14,45	173
1983	21,83	68,02	10,15	197
1984**	22,22	76,19	1,59	126
1985**	38,30	54,20	7,50	133
1986	11,35	84,39	4,26	282
1987	4,00	91,11	4,89	225
1996	17,72	77,22	5,06	386
1997	17,50	70,00	12,50	58

* Извержение вулкана Алаид.

** Искусственная фертилизация озера.

Доля покатников разного возраста существенно варьировала в разные периоды времени (см. табл. 1), что в значительной степени определялось условиями нагула.

В 1963–1965 гг. численность зрелой части стада озерновской нерки была еще относительно высокой — 4809–4030 тыс. экз., но уже началось ее падение. 1968 г. характеризовался продолжающимся падением численности стада (4136 тыс. экз.), а в 1976 г. наблюдался крайне низкий уровень запасов нерки из реки Озерная (1753 тыс. экз.) [Егорова, 1968; Селифонов, 1974]. Молодь нерки, мигрировавшая из озера Курильское в 1977 г., также была малочисленной. В результате многолетнего непрерывного падения численности стада нерки в экосистеме озера Курильское произошли изменения: в отсутствии достаточно большого количества потребителей увеличилась биомасса кормового зоопланктона [Носова, 1972]. Улучшение условий нагула молоди отразилось на ее биологических показателях. Так, длина и масса покатников в 1976 и 1977 гг. были больше, чем в 1963–1965 и 1968 гг. (табл. 2). Хорошие кормовые условия привели к лучшему, чем в предшествующий период, выживанию молоди, и уже в 1979 г. численность покатной молоди была выше среднемноголетней за предшествующий 12-летний период [Николаев, 1983; Дубынин, 1986]. Увеличение плотности молоди в озере привело к повышению степени выедания кормовых организмов. Их

биомасса в 1981 г. стала ниже, чем в годы низкой численности молоди, и составила 92 мг/м³. Уменьшились длина и масса покатной молоди (см. табл. 2).

Таблица 2

**Характеристика температурных условий, кормовой базы озера Курильское
и биологические показатели покатников нерки в разные годы**

Годы ската	За год до ската			В год ската	
	Средняя T °C воды в слое 0–100 м	Число градусо-дней с t воды +4 °C и более	Биомасса кормовых организмов, мг/м ³	Длина, см	Масса, г
1963–1965	3,7	786	110	9,8	9,7
1968	3,9	853	144	9,5	7,7
1976	2,7	496	241	10,6	12,6
1977	2,6	520	166	10,9	11,8
1979	2,9	550	105	9,7	7,6
1980	2,6	575	108	9,6	7,6
1981	2,6	463	92	9,3	7,1
1982	3,6	853	120	9,4	7,7
1983	3,5	826	124	9,8	8,5
1984	3,9	830	143	11,6	10,7
1985	4,2	1199	175	10,0	8,5
1986	3,6	643	208	9,9	8,4
1987	3,6	820	242	8,9	7,0
1996	3,0	481	38	8,8	5,7
1997	3,1	635	19	7,2	3,5

В 1981 г. произошло извержение вулкана Алаид, а вслед за этим в течение ряда лет проводилась искусственная фертилизация озера Курильское. Все это повлекло за собой бурное развитие планктона в озере, улучшение условий нагула молоди, рост ее численности и биологических показателей, ускорение процессов созревания. Так, в течение 1983–1985 гг. заметно выросла доля покатников в возрасте 1+ по сравнению с их долей в предшествующий период (см. табл. 1). В то же время в связи с высокой плотностью нагуливающейся молоди увеличилось потребление кормового зоопланктона, и, несмотря на его обилие (см. табл. 2), кормовые условия, начиная с 1985 г., стали менее благоприятными. С 1985 г. биологические показатели покатной молоди начали снижаться и приблизились к тем, что имели место до периода фертилизации озера (см. табл. 1, 2).

Во 2-й половине 90-х годов произошли существенные изменения в условиях обитания молоди нерки в озере Курильское. Биомасса кормового зоопланктона в 1996–1997 гг. была минимальной за весь период наблюдений, что привело не только к снижению численности и биомассы молоди нерки, но и к резкому ухудшению ее биологических показателей. Так, если в 60–80-е годы средняя длина 2-годовалых покатников составляла 9,3–11,6 см, а средняя масса в разные годы — от 7,1 до 12,6 г, то в 1996–1997 гг. эти показатели составили соответственно 7,2–8,8 см и 3,5–5,7 г (см. табл. 2). Длина и масса покатников в возрасте 2+ в 1996–1997 гг. была минимальной за весь период наблюдений. Низкие биологические показатели молоди наряду с возрастанием доли покатников-годовиков свидетельствуют о том, что при недостатке кормового зоопланктона в условиях низких температур происходят ускоренное созревание и скат значительной части молоди в возрасте 1+ (см. табл. 1). Однако, как и прежде, среди покатной молоди основу составляли особи в возрасте 2+. Именно поэтому для оценки темпа созревания поколений традиционно анализировалась именно эта группа самок.

В яичниках смолтов озерновской нерки встречаются оогонии, ооциты ранней профазы мейоза, представляющие резервный фонд яичников, и ооциты всех 4-х ступеней периода протоплазматического роста, представляющие основной фонд половых клеток самок. Степень развития основного фонда и величина резерва половых клеток подвержены значительной индивидуальной и межгодовой изменчивости. В то же время потенциальная плодовитость особей находится в обратной зависимости от величины резервного фонда половых клеток. Поэтому

увеличение и уменьшение относительной численности половых клеток резерва яичников служит показателем изменения уровня потенциальной плодовитости смолтов разных поколений. Данные о доле ооцитов резервного фонда, а также другие гистологические показатели яичников покотников нерки в возрасте 2+ из оз. Курильское в разные годы представлены в табл. 3. Характеристики ооцитов 4-й ступени протоплазматического роста не приводятся в данной таблице, поскольку эти клетки крайне малочисленны и встречаются не у всех самок.

Таблица 3

Гистологические показатели яичников покотников нерки в возрасте 2+ из озера Курильское в разные годы

Годы ската	Доля ооцитов резервного фонда, %	Соотношение ооцитов разных ступеней протоплазматического роста, %			Диаметр ооцитов и их ядер на разных ступенях протоплазматического роста, мк					
		1-я	2-я	3-я	1-я		2-я		3-я	
					Ооцит	Ядро	Ооцит	Ядро	Ооцит	Ядро
1963–1965	16,88	3,80	85,95	10,25	29,0	24,0	131,0	72,0	158,0	82,0
1968	14,46	2,48	88,86	8,46	52,0	31,0	120,0	65,0	154,0	79,0
1976	6,27	1,81	68,62	29,57	49,0	29,0	134,0	71,0	158,0	82,0
1977	7,59	2,47	87,11	10,43	41,0	25,0	126,0	68,0	155,0	81,0
1979	4,11	1,07	83,66	15,27	42,9	28,0	121,6	65,5	144,1	73,8
1980	7,96	1,85	83,88	14,27	35,1	22,7	112,7	62,2	133,6	70,1
1981	8,46	1,08	86,67	12,25	43,4	27,9	122,9	69,0	154,3	81,6
1982*	56,34	16,47	22,82	62,35	50,3	28,3	81,5	42,6	110,3	58,4
1983	23,54	5,40	83,37	11,23	96,0	58,	155,1	85,4	228,8	110,5
1984	54,69	9,19	15,68	75,87	53,5	28,7	76,9	39,5	174,6	80,9
1985	64,26	9,26	17,91	72,82	51,3	28,9	75,0	39,2	100,9	51,9
1986	65,36	6,22	12,75	81,03	45,2	28,8	81,6	42,2	115,0	57,7
1987	81,19	2,42	86,78	10,76	56,7	30,5	88,3	44,0	114,1	56,5
1996	61,25	43,43	32,03	24,54	57,1	36,0	89,5	40,9	113,1	55,9
1997	68,59	61,07	32,68	6,25	61,6	34,8	91,9	45,4	108,0	55,3

Доля ооцитов резервного фонда в дофертилизационный период (1963–1981 гг.) была невелика — 4,11–16,88% от общего числа клеток (см. табл. 3). В период, последовавший за извержением вулкана Алаид и фертилизацией озера (1982–1987), доля ооцитов резервного фонда увеличилась и варьировала в пределах от 23,54 до 81,19%. По-видимому, благоприятные кормовые условия, обеспечившие рост численности молоди, вызвали к жизни внутрипопуляционные механизмы, регулирующие ее потенциальную плодовитость посредством снижения темпа развития половых клеток резервного фонда.

Совершенно иными причинами объясняется высокая доля клеток резервного фонда в 1996–1997 гг. Величина резерва половых клеток яичников увеличивается по мере снижения массы тела самок (см. табл. 2, 3). Таким образом, у более мелких покотников заметно снижается потенциальная плодовитость в связи с низким темпом полового созревания, обусловленным плохой обеспеченностью пищей при низкой температуре воды в 1996–1997 гг. Как показал Л.Е. Грачев [1971], при низкой потенциальной плодовитости смолтов и последующей резорбции части клеток в море конечная плодовитость особей ожидается также низкой.

У двухгодовалой молоди нерки, мигрирующей из озера Курильское в 1963–1965 гг., подавляющая часть половых клеток основного фонда была представлена ооцитами 2-й ступени протоплазматического роста. Доля ооцитов 3-й ступени была значительно меньше. Ооциты 1-й ступени встречались очень редко (см. табл. 3). В 1968 г. основную массу половых клеток в яичниках также составляли ооциты 2-й ступени. У молоди нерки, мигрировавшей в 1976 г., отмечалось заметное увеличение доли ооцитов 3-й ступени развития за счет сокращения доли ооцитов 2-й ступени, составлявших в 60-х годах основу половых клеток яичников. Увеличение доли более развитых ооцитов обусловлено, на наш взгляд, улучшением условий нагула молоди в озере в период низкой чис-

ленности нерки и высокой биомассы зоопланктона (см. табл. 2). У покатников в возрасте 2+ в 1977 г. доля ооцитов 3-й ступени вновь сократилась до величин, наблюдавшихся в 1963–1965 гг. В 1979–1982 гг. двухгодовалые смолты из озера Курильское характеризовались средним темпом полового развития (см. табл. 3).

Таким образом, гистологический анализ яичников молоди нерки, скатывающейся из оз. Курильское в дофертилизационный период, показал, что состав основного фонда ооцитов у мигрантов изменялся в соответствии с размерными показателями молоди, численностью стада, биомассой кормового зоопланктона в озере и температурными условиями в год, предшествующий скату.

Период с 1982 по 1987 г. характеризовался более высокой, чем в предыдущий период, температурой воды в озере, высокой биомассой кормового зоопланктона, увеличением биологических показателей молоди и, как следствие этого, — высоким темпом развития половых клеток (см. табл. 2, 3).

Низкая температура воды в озере в 1996–1997 гг., а также плохие кормовые условия негативно повлияли не только на биологические показатели молоди, но и на темп оогенеза покатников. У самок нерки в возрасте 2+, скатившихся в эти годы, основной фонд половых клеток характеризовался высокой долей ооцитов 1-й ступени протоплазматического роста. Она была наиболее высокой по сравнению с их долей во все предыдущие годы исследований (рис. 1, 2). В 1997 г. ооциты 3-й ступени в отличие от предыдущих лет исследований встречались не у всех самок и были очень малочисленны, что свидетельствует о низком темпе оогенеза у нерки в этот период. Скорее всего, такая молодь дольше задержится в море и вернется на нерест в возрасте 5₂+



Рис. 1. Срез яичника покатной самки нерки возрастом 2+ в 1997 г. (длина 9,5 см, масса 4,7 г);
1 — ооциты 2-й ступени протоплазматического роста. Ув. 4 × 40

Наряду с увеличением доли ооцитов 1-й и 2-й ступеней протоплазматического роста и снижением доли ооцитов 3-й ступени в 1996–1997 гг. отмечалось увеличение размеров диаметров ооцитов и их ядер у преобладающих групп клеток (см. табл. 3). Такое увеличение размеров клеток при низком уровне потенциальной плодовитости отмечалось ранее для всех видов тихоокеанских лососей [Грачев, 1971].

Таким образом, неблагоприятные условия нагула — низкая температура воды и плохие кормовые условия в озере Курильское в 1996–1997 гг., обусловили снижение биологических показателей покатной молоди нерки. Ее размеры и масса были самыми низкими за весь период наблюдений.

Наряду со снижением размеров и массы молоди уменьшилась ее потенциальная плодовитость, о чем свидетельствует увеличение резервного фонда ооцитов. Отмечен минимальный за весь период наблюдений темп полового созревания молоди. У многих самок отсутствовали ооциты 3-й ступени протоплазматического роста, а доля клеток 1-й ступени была максимальной за весь период наблю-

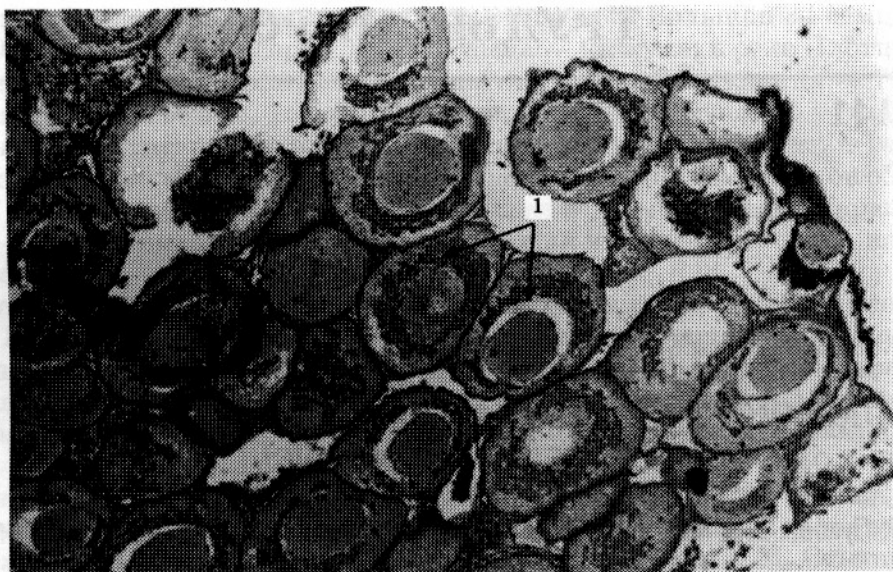


Рис. 2. Срез яичника покатной самки нерки возрастом 2+ в 1983 г. (длина 12,5 см, масса 17,6 г); 1 — ооциты 3-й ступени протоплазматического роста. Ув. 4 × 40

дений. В то же время увеличился диаметр ооцитов и их ядер. Это дает основание полагать, что жизнестойкость ооцитов будет достаточной высокой, а резорбция в море минимальной.

Скат молоди с такими биологическими и гистологическими характеристиками, скорее всего, приведет к увеличению периода морского нагула. Большая часть производителей от ската 1997 г. вернется на нерест в возрасте не менее чем 5₂+

ЛИТЕРАТУРА

- Белоусова С.П. 1974. Питание молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в оз. Азабачье // Известия ТИНРО. Т.90. С.81–91.
- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка. М.: Колос. 464 с.
- Грачев Л.Е. 1971. О количестве ооцитов у молоди тихоокеанских лососей. Автореф. дисс. на соик. уч. ст. канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский. 25 с.
- Дубынин В.А. 1986. Связь размерно-весовых показателей покатной молоди с численностью поколений и производителей нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) оз. Курильское (Камчатка) // Вопросы ихтиологии. Т.26. Вып.6. С.1023–1026.
- Егорова Т.В. 1968. Основные закономерности, определяющие динамику численности красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Озерной // Автореф. дисс. на соик. уч. ст. канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО. 22 с.
1970. Размножение и развитие красной в бассейне р. Озерная // Известия ТИНРО. Т.73. С.39–53.
- Иевлева М.Я. 1970. Состояние гонад у молоди красной в период ее миграции из реки в море // Известия ТИНРО. Т.73. С.54–71.
1982. К методике раннего прогнозирования возрастной структуры половозрелой части стада красной // Вопросы ихтиологии. Т.22. Вып.6. С.949–956.
- Крогиус Ф.В., Крохин Е.М. 1956. Причины колебания численности красной на Камчатке // Труды тематического совещания ЗИН АН СССР. Т.6. С.144–149.
- Куренков И.И. 1975. Изменение биологической продуктивности озера под влиянием вулканического пеплопада // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск. С.127–130.
- Николаев А.С. 1983. Некоторые результаты изучения распределения молоди красной в пелагиали оз. Курильского (южная Камчатка) // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб. Л. С. 144–145.
1988. Некоторые исследования экологии распределения пелагической молоди нерки до и после фертилизации оз. Курильского // Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. Владивосток. С.65–82.
- Носова И.А. 1972. Биология, динамика численности и продукция *Cyclops scutifer* Sars в оз. Курильское // Автореф. дисс. на соик. уч. ст. канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 25 с.
- Персов Г.М. 1966. Ранний период гаметогенеза проходных лососей // ММБИ. Вып.12 (16). С.7–44.
- Селифонов М.М. 1970. Вопросы роста молоди красной оз. Курильского // Известия ТИНРО. Т.78. С.33–41.
1974. Изменчивость роста молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) оз. Курильского // Известия ТИНРО. Т.90. С.49–69.
1983. Динамика численности и возрастной структуры стада нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) рек Озерная, Камчатка // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб. Л. С.195–196.