

БИОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.562-116(268.45):575.6

**ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОПУСКА НЕРЕСТА У БАРЕНЦЕВОМОРСКОЙ
ПИКШИ *MELANOGRAMMUS AEGLEFINUS* С ПОМОЩЬЮ
ГИСТОЛОГИЧЕСКОГО МЕТОДА**

© 2011 г. Е.А. Филина

*Полярный научно-исследовательский институт морского
рыбного хозяйства и океанографии, Мурманск 183763*

Поступила в редакцию 19.11.2009 г.

Окончательный вариант получен 01.03.2010 г.

В работе представлены результаты гистологического исследования яичников и семенников пикши, собранных в различных районах Баренцева моря в ноябре-декабре 2000-2007 гг. и в феврале 2008 г. Обнаружено, что часть половозрелых рыб не была способна участвовать в предстоящем нересте. На клеточном уровне выявлены причины, приводящие половозрелых особей к пропуску нереста. Обнаружено, что пропускают нерест молодые особи в возрасте 4+-6+ лет. Для самок пикши показана зависимость пропуска нереста от уровня жира накопления. Доля пропускающих нерест самок пикши в пробе, собранной методом случайного отбора рыб из улова, составила около 7%.

Ключевые слова: пикша, Баренцево море, пропуск нереста, резорбция, жирность.

ВВЕДЕНИЕ

Пропуск нереста у рыб широко обсуждается в последнее время в научной литературе (Оганесян, 1993; Привалихин, 2003; Jorgensen et al., 2004; Rideout et al., 2000, 2006). В большинстве случаев основной причиной этого явления служат недостаточные условия откорма в нагульный период. Таким образом, пропуск нереста является прежде всего адаптивной реакцией, позволяющей минимизировать энергетические затраты, связанные с созревaniem гонад, и сохранить репродуктивный потенциал вида, если в окружающей среде создаются условия, неблагоприятные для увеличения его численности.

С позиций рыбохозяйственной науки интерес к изучению пропуска нереста у рыб связан с проблемой достоверности оценки репродуктивных возможностей популяций промысловых видов рыб в условиях меняющейся среды. В существующих схемах управления эксплуатацией запасов большинства рыб в качестве биологического ориентира, определяющего уровень допустимой промысловой смертности, рассматривается величина биомассы нерестового запаса. Однако, по ряду причин, в том числе и в связи с пропуском нереста, этот показатель не всегда объективно отражает реальную ситуацию в отношении репродуктивного потенциала популяции.

В ПИРО изучение пропуска нереста у рыб с использованием гистологических методов проводится с начала 70-х годов прошлого века. Объектами исследования служили баренцевоморский палтус, норвежская весенне-нерестующая сельдь, путассу, северо-восточная арктическая треска и пикша (Федоров, 1971; Мажирина, 1983; Мажирина, Селиверстова, 1996; Оганесян, 1993; Филина, 2004). Для трески это явление изучено наиболее полно. На клеточном уровне были выявлены 2 типа нарушения в ходе оогенеза у этого вида, приводящие к пропуску нереста: 1) массовая резорбция ооцитов на начальных этапах вителлогенеза и 2) срыв начала

созревания ооцитов вследствие удлинения периода преривительного генеза. Выявлена зависимость между пропуском нереста и уровнем жирности рыб в конце нагульного периода. На основе результатов многолетних исследований показана межгодовая изменчивость частоты пропуска нереста у трески, обусловленная различными условиями откорма (Филина, 2006).

По-видимому, многие закономерности, выявленные в отношении пропуска нереста трески, характерны и для пикши *Melanogrammus aeglefinus*, как близкородственного вида. В отличие от трески, сведения о пропуске нереста пикшей очень ограничены. По данным Тэмплемана (Templeman et al., 1978) в северо-западной Атлантике в 40-60-х годах прошлого века половозрелые особи пикши без признаков созревания гонад встречались в преднерестовый период в районе Большой Ньюфаундлендской банки. Шотландскими исследователями (Hislop et al., 1978) в экспериментальных исследованиях была установлена связь между пропуском нереста и питанием пикши. Гистологические свидетельства пропуска нереста у баренцевоморской пикши впервые получены лишь в начале текущего столетия (Филина, 2004).

Цель настоящей работы – обобщить многолетние результаты исследований пропуска нереста баренцевоморской пикши, выполненные нами на основе гистологического метода.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для проведенных исследований служили пробы гонад пикши, собранные во время траловых съемок донных рыб, проводимых ПИПРО в ноябре-декабре 2000-2007 гг. и в феврале 2008 г. в различных районах Баренцева моря. В рейсе фиксировали фрагменты гонад рыб, визуально определенных как пропускающие нерест, а также, для сравнительного анализа, половые железы нормально созревающих и неполовозрелых рыб. В ноябре-декабре 2004 и 2007 гг. были собраны пробы яичников пикши методом случайной выборки с целью количественной оценки доли рыб, пропускающих нерест (из уловов отбирали самок крупнее 45 см).

Гистологическую обработку собранных проб проводили по стандартным методикам. Полученные препараты изучали под микроскопом при разных увеличениях. Фотографирование и анализ препаратов выполняли с помощью компьютерной программы анализа изображений Морфология 5.0. Всего гистологическим методом было исследовано 368 гонад пикши. Возраст рыб, взятых для гистологического анализа, был определен по отолитам в лаборатории донных рыб М.П. Балтыковой. Для визуальной идентификации стадий зрелости яичников пикши использовали шкалу, разработанную для баренцевоморской трески (Изучение..., 2004): II – неполовозрелые, III – созревающие, IV – преднерестовые, V – нерестовые, VI – посленерестовые, II-VI – пропускающие нерест.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Как показали результаты гистологических исследований, в ноябре-декабре встречаются самки пикши 3-х категорий зрелости: созревающие, неполовозрелые и половозрелые рыбы, которые не будут участвовать в предстоящем весеннем нересте, т.е. пропускающие нерест.

К пропускающим нерест самкам пикши мы относили половозрелых рыб, у которых в конце года или отсутствовали признаки созревания половых клеток или наблюдалась массовая резорбция ооцитов, приступивших к созреванию. В первом

случае признаком того, что рыбы являются половозрелыми и уже участвовали в нересте, служили остатки постовуляторных фолликулов и утолщенная оболочка яичника, а также изредка встречающиеся остатки единичных невыметанных резорбирующихся яйшеклеток (рис. 1а).

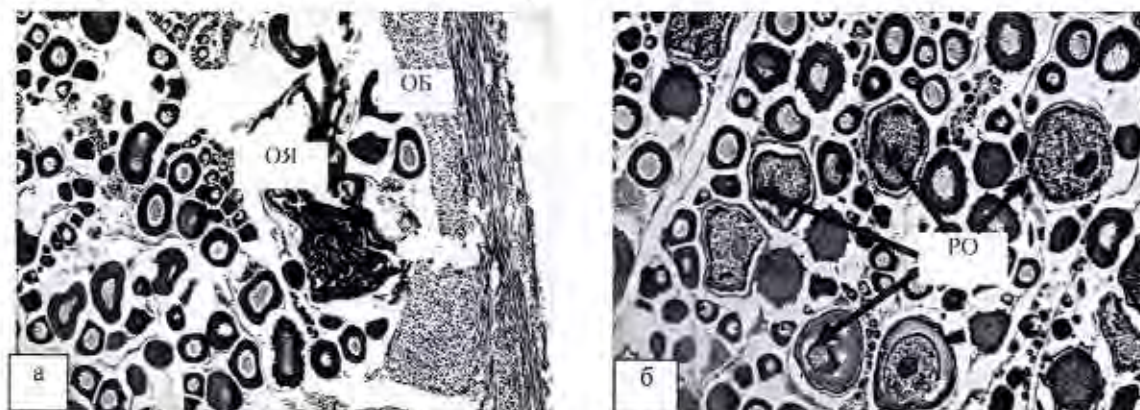


Рис. 1. Участки яичников пикши, пропускающей нерест. Декабрь. Увеличение 10х10. ОЯ – остаточная яйцеклетка, ОБ – оболочка яичника, РО – резорбирующиеся ооциты.

Fig. 1. Sections of haddock ovaries of females skipped spawning in December (magnification 10x10). ОЯ – unshed mature cell, ОБ – ovary wall, РО – resorbing oocytes.

Во 2-ом случае резорбции подвергались все ооциты, приступившие к созреванию и находящиеся в фазе вакуолизации и первоначального накопления желтка (рис. 1б). Резорбция созревающих клеток встречалась как у повторно, так и у впервые созревающих самок. Минимальный размер впервые созревающих рыб, у которых нами отмечена массовая резорбция ооцитов, составил 44 см, а минимальный возраст – 3 года.

У созревающих особей в ноябре-декабре уровень развития старшей генерации половых клеток значительно варьировал. Наименее развитые яичники содержали половые клетки в фазе начала вакуолизации и первоначального отложения желтка, диаметр клеток составлял 250-300 мкм, гонадосоматический индекс варьировал от 1,1 до 1,9%. В более развитых гонадах (III ст. зр.) ооциты старшей генерации были в фазе интенсивного вителлогенеза, размер клеток достигал 350-500 мкм, гонадосоматический индекс варьировал от 2 до 4,6% (рис. 2а).

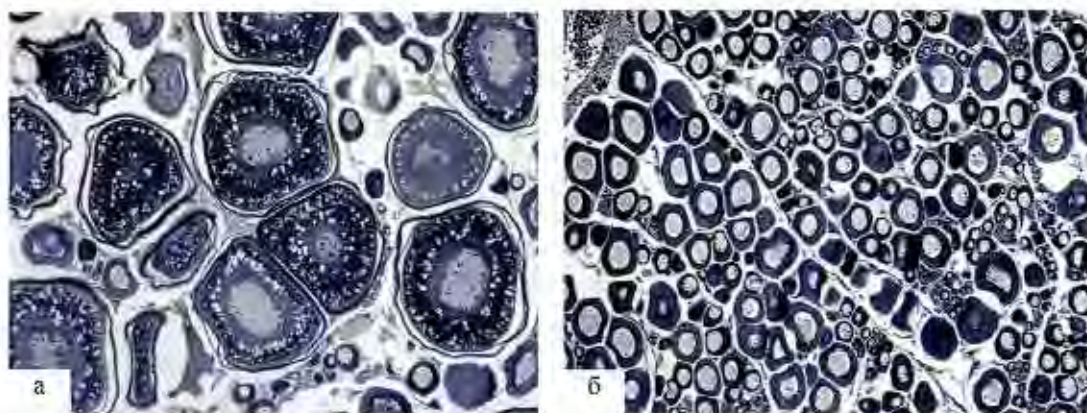


Рис. 2. Участки яичников созревающей (а) и неполовозрелой (б) пикши в декабре (увеличение 10х10).

Fig. 2. Sections of haddock ovaries of maturing (a) and immature (b) females in December (magnification 10x10).

В яичниках неполовозрелых особей старшая генерация половых клеток была представлена ооцитами цитоплазматического роста, размеры клеток не превышали 190 мкм (рис. 2б). Оболочка яичника у таких рыб тонкая, как правило, 50-100 мкм.

Анализ биологических данных показал, что пропускают нерест молодые рыбы преимущественно в возрасте от 4+ до 6+ лет, при длине 44-64 см (табл. 1). Средние значения гонадосоматического (ГСИ) и генатосоматического (ГПСИ) индексов у пропускающих нерест самок не отличались достоверно от аналогичных показателей неполовозрелых рыб, но были достоверно ниже (уровень значимости 0,05), чем у созревающих. Созревающие рыбы встречались в возрасте 3+-11+ лет, длина их колебалась от 45 до 79 см. Неполовозрелые рыбы были в возрасте 3+-5+ лет при длине 39-51 см.

Таблица 1. Биологические показатели самок пикши различных стадий зрелости в ноябре-декабре (по данным проб, собранным в 2000-2007 гг.).

Table 1. Biological characteristics of haddock females at different maturity stages by the data of histological samples (November-December 2000-2007).

| Стадия зрелости | N, экз. | Длина, см | ГПСИ, % | ГСИ, % | Возраст, лет |
|-----------------|---------|--------------|----------------|---------------|--------------|
| II | 21 | 47,3 (39-51) | 4,8 (2,3-8,8) | 0,5 (0,2-0,9) | 3+ - 5+ |
| II-VI | 37 | 54,1 (44-64) | 4,0 (2,1-6,6) | 0,9 (0,5-2,0) | 4+ - 7+ |
| III | 299 | 57,4 (45-79) | 6,4 (2,3-10,7) | 1,9 (1,1-4,6) | 3+ - 11+ |

Более низкие средние значения ГПСИ нерепродуктивных рыб по сравнению с нормально созревающими особями отмечены для каждой возрастной группы (рис. 3).

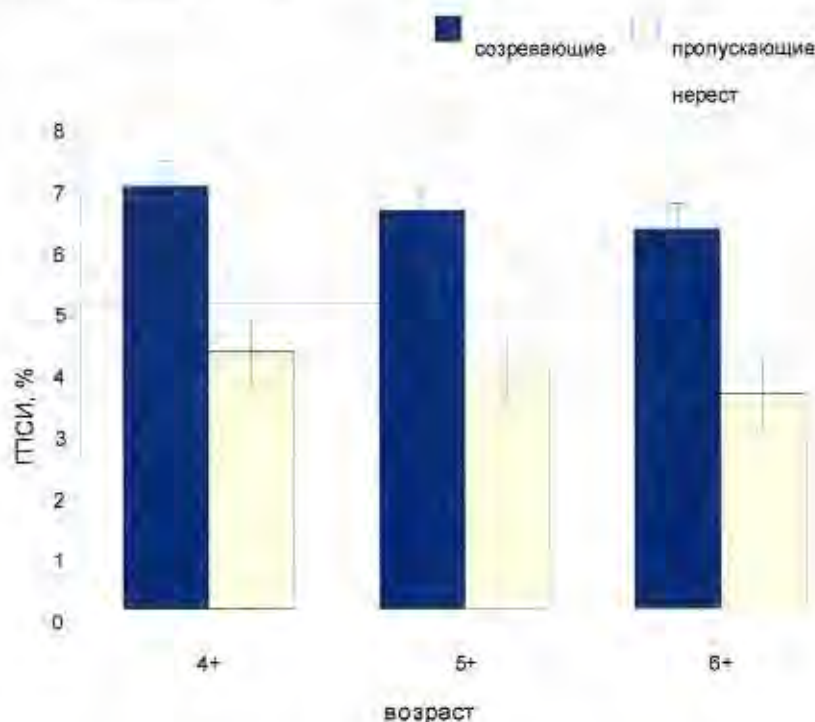


Рис. 3. Средние значения ГПСИ в ноябре-декабре у нормально созревающих и пропускающих нерест самок пикши в разном возрасте (по данным проб, собранным в 2000-2007 гг.). N=305 экз.

Fig. 3. Average fatness of maturing and skipping spawning females of haddock in different age groups in November-December 2000-2007.

По данным анализа гистологических проб, собранных случайным образом, доля пропускающих нерест особей среди всех половозрелых рыб в пробах составила для 2004 г. – 5,7%, а для 2007 г. – 9,3% (исследовано 149 особей).

Эти значения существенно ниже аналогичных данных, полученных нами для трески. По нашим исследованиям, доля самок трески с признаками пропуска предстоящего нереста в отдельных уловах составляла до 30-50% (неопубликованные данные).

Проведенные исследования показали, что пропуск нереста характерен не только для самок, но и для самцов пикши. У таких рыб половые клетки в дистальной части семенника в феврале были представлены сперматогониями, что соответствует состоянию неполовозрелых рыб (рис. 4б). В гонадах отмечались остаточные резорбирующиеся спермии от предыдущего нереста (рис. 4в, 4г).

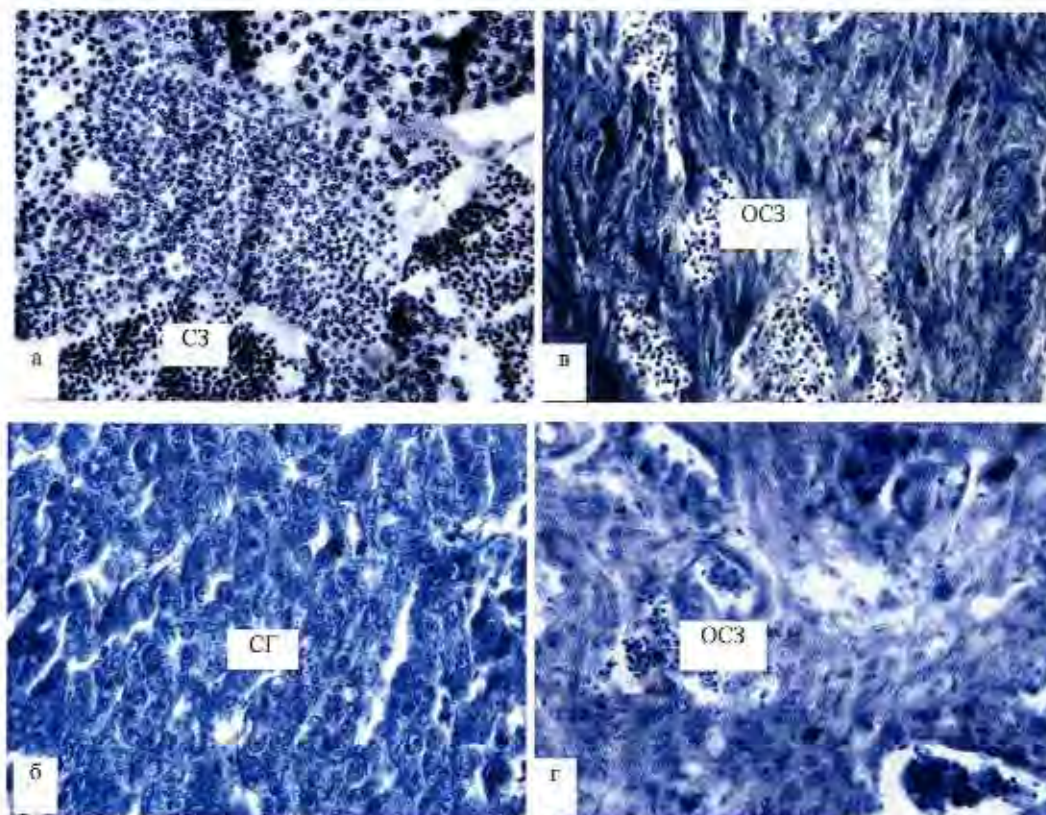


Рис. 4. Участки семенников созревающей (а), неполовозрелой (б) и пропускающей нерест (в, г) пикши. Февраль. Увеличение 10х100. СГ – сперматогонии, СЗ – сперматозоиды, ОСЗ – остаточные сперматозоиды.

Fig. 4. Sections of haddock testes of maturing (a), immature (б) and skipped spawning (в, г) males in February. СГ – spermatogonia, СЗ – spermatozooids, ОСЗ – residual spermatozooids. Magnification 10х100.

В семенниках нормально созревающих самцов в это время года отмечался интенсивный процесс формирования зрелых половых клеток. На гистологических срезах в ампулах присутствовали многочисленные сперматоциты, сперматиды и сперматозоиды (рис. 4а).

Созревающие самцы имели длину 47-59 см (средняя 53 см), ГПСИ варьировал от 4,0 до 5,7% (средний 4,8%), коэффициент зрелости колебался от 1,4 до 2,6% (средний составлял 2,1%). Возраст созревающих рыб был 5-8 лет.

Длина пропускающих нерест самцов составляла 48-56 см, возраст 4-5 лет. От созревающих особей они отличались значительно более низкими значениями ГСИ (0,1-0,7%), тогда как достоверных отличий в значениях ГПСИ не выявлено.

Очевидно, что у самцов, как и у самок, пропускают нерест в основном молодые половозрелые особи, у которых значительная часть энергии расходуется на рост организма (Шатуновский, 1978). Наличие резорбирующихся зрелых половых клеток у таких рыб указывает на большую длительность посленерестовых резорбционных процессов, что и приводит, очевидно, к пропуску последующего нереста.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что пропуск нереста у самок пикши, как и у самок трески, обусловлен нарушениями нормального хода гаметогенеза, которые выражаются в массовой резорбции ооцитов, приступивших к созреванию, или в удлинении периода превителлогенеза. Пропускают нерест молодые особи в возрасте 4+-6+ лет с низким уровнем жиронакопления. Доля пропускающих нерест самок пикши в случайной пробе составила около 7%, что значительно ниже аналогичного показателя у трески. Данные гистологического анализа свидетельствуют, что пропуск нереста встречается не только среди самок, но и среди самцов пикши. Очевидно, что у пикши, как и у трески, отклонения от нормального созревания гонад также связаны с недостатком энергетических ресурсов организма, необходимых для репродуктивного развития.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. Выпуск 1. Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в морях Европейского Севера и Северной Атлантики. 2-е изд., испр. и доп. М.: ВНИРО, 2004. С. 178-181.

Мажирин Г.П. О пропуске нереста у путассу Норвежского моря. Сб. Биология и промысел пелагических рыб северного бассейна. Тр. ПИНРО. Мурманск, 1983. С. 78-80.

Мажирин Г.П., Селиверстова Е.И. Нарушение вителлогенеза у впервые созревающих самок весенненерестующей норвежской сельди // Тез. докл. VII Всерос. конф. по проблемам промыслового прогнозирования. Мурманск: ПИНРО, 1998. С. 139-140.

Оганесян С.А. О периодичности размножения баренцевоморской трески // Мат. отчет. сессии по итогам НИР ПИНРО в 1992 г. Мурманск, 1993. С. 76-90.

*Привалихин А.М. Резорбция развивающихся ооцитов как регуляторный механизм формирования индивидуальной и популяционной плодовитости у минтая *Theragra chalcogramma* (Gadidae) // Вопросы ихтиологии. 2003. Т. 43. №4. С. 511-520.*

Федоров К.Е. Состояние половых желез черного палтуса Баренцева моря в связи с пропуском нерестового сезона // Вопросы ихтиологии. 1971. Т. 11. Вып. 5. С. 785-793.

Филина Е.А. Гистологические исследования гонад трески и пикши Баренцева моря в связи с пропуском нереста // Междунар. конф. «Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов». Тез. докл. Петрозаводск, 2004. С. 139.

Филина Е.А. Особенности созревания гонад северо-восточной арктической трески в зависимости от показателей ее откорма // Сб. науч. тр. «Исследования межвидовых взаимоотношений гидробионтов Баренцева и Норвежского морей». Мурманск: ПИНРО, 2006. С. 223-234.

Шатуновский М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб // Автореф. диссерт. на соиск. ученой степени доктора биол. наук. М., 1978. 55 с.

Hislop J.R.G., Robb A.P., Gauld J.A. Observations on effects of feeding level on growth and reproduction in haddock, *Melanogrammus aeglefinus* (L.) in captivity // J. Fish Biology. 1978. V. 13. Pp. 85-98.

Jorgensen C., Ernande B., Fiksen O., Dieckmann U. Skipped spawning is common for the Northeast Arctic cod in a life-history energy allocation mode // ICES CM 2004/ K:28

Rideout R.M., Morgan M.J., Lilly G.R. Variation in the frequency of skipped spawning in Atlantic cod (*Gadus morhua*) off Newfoundland and Labrador // ICES J. Marine Science. 2006. V. 63. Pp. 1101-1110.

Rideout R.M., Burton M.P.M., Rose G.A. Observations on mass atresia and skipped spawning in northern Atlantic cod, from Smith Sound, Newfoundland // J. Fish Biology. 2000. V. 57. Pp. 1429-1440.

Templeman W., Hodder V.M., Wells R. Sexual maturity and spawning in haddock, *Melanogrammus aeglefinus*, of the southern Grand Bank // ICNAF Res. Bull. 1978. V. 13. Pp. 53-66.

EXAMINATION OF SKIPPED SPAWNING IN THE BARENTS SEA HADDOCK MELANOGRAMMUS AEGLEFINUS WITH THE USE OF THE HISTOLOGICAL METHOD

© 2011 y. E.A. Filina

Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography, Murmansk

The paper presents results of histological examination of haddock ovaries and testis, collected in different areas of the Barents Sea in November-December 2000-2007 and in February 2008. It was revealed that some part of mature fish was not able to participate in following spawning. The fish skipping spawning are mainly young species at the age of 4+ to 6+. Dependence of skipped spawning in females on the level of fat deposition is shown. Portion of haddock females that skip spawning composed about 7% in a sample, obtained using fish random sampling method.

Key words: haddock, Barents Sea, skipped spawning, reabsorption, fatness.