

**РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ
РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ *ONCORHYNCHUS MYKISS*
И ОСОБЕННОСТИ ЕГО ПРОЯВЛЕНИЯ**

© 2024 г. В.Я. Никандров¹, Н.И. Шиндавина¹,
А.А. Зинченко¹, Ю.Н. Лукина² (spin: 3429-0446)

1 – Федеральный селекционно-генетический центр рыбоводства (ФСГЦР),
Россия, Ленинградская область, пос. Ропша, 188514

2 – Институт водных проблем Севера Карельского научного центра
Российской академии наук (КарНЦ РАН), Россия, Петрозаводск, 185030
E-mail: ziza988@gmail.com

Поступила в редакцию 9.02.2024 г.

Рассматривается репродуктивный потенциал радужной форели в условиях искусственного воспроизводства, включая сезонность и кратность созревания самок в течение года. Представлены различные гипотезы, объясняющие феномен бициклического нереста, среди которых условия содержания (продолжительность светового дня, температура) и длительная селекция на раннее созревание, дана оценка их состоятельности. Изложены собственные предположения причин потенциальной полициклическости радужной форели на основе анализа эволюции половых циклов рыб, которые заключаются в значительных резервах генетической изменчивости радужной форели по репродуктивным свойствам и генетической детерминации отдельных особей к проявлению этой особенности. Практическая значимость определяется выявлением теоретических предпосылок неоднократного созревания радужной форели в течение года, которые могут служить основой для практического применения феномена бициклическости в рыбоводстве.

Ключевые слова: аквакультура, радужная форель, бициклическое созревание, репродуктивный потенциал.

Радужная форель благодаря её адаптационным возможностям характеризуется высоким уровнем фенотипического разнообразия. Множество разновидностей радужной форели, обитающих в североамериканских реках и озёрах свидетельствует о высокой пластичности вида, его сложной внутривидовой структуре (Behnke, 1979).

Преобладающее число природных популяций радужной форели характеризуются весенним нерестом (Gall, Crandel, 1992). В процессе одомашнивания вида, путём селекции по срокам созревания и закреплением этого признака в ряду поколений, были созданы породы, отводки и линии, созревающие в разные месяцы в течение всего года (Lewis, 1944; Donaldson, Olson, 1955; Busack, Gall, 1980; Никандров, Шиндавина, 2006 и др.).

Ещё одним необычным проявлением репродуктивного потенциала радужной форели является увеличение кратности созревания рыб до двух раз в течение года – так называемый бициклический нерест форели. Этот достаточно редкий феномен можно наблюдать при искусственном разведении форели, когда часть рыб созревает с промежутком в шесть месяцев, в то время как остальные производители в этих же условиях сохраняют обычную кратность созревания.

Первое упоминание об этом прецеденте относится к 1955 г., когда на одной из рыбоводных ферм американского штата Калифорния обнаружили самок, которые созревали в январе и июле — два раза в год с промежутком в шесть месяцев. При этом температура воды в течение года менялась в довольно высоких

пределах: от 12° до 17°C. При перемещении двукратно созревающих самок в другие условия, где температура воды в отдельные месяцы снижалась до 3,0°C, все рыбы созревали один раз в году (Hume, 1955). Позже двукратное созревание форели было также отмечено на разных форелевых питомниках Японии, России и Чили. Отличительной особенностью для всех известных случаев двукратного созревания форели является то, что температура воды в течение всего периода выращивания не опускалась ниже 8°C (Hume, 1955; Aida et al., 1984; Low et al., 1986; Colihueque et al., 2015; Никандров, Шиндавина, 2006).

Результаты этих исследований свидетельствуют о высоком репродуктивном потенциале и значительных резервах генетической изменчивости радужной форели по репродуктивным свойствам. Однако, несмотря на значительный объём многолетних наблюдений и многоплановых исследований, выполненных как в России, так и за рубежом, вопрос о причинах проявления шестимесячного цикла созревания у радужной форели остается открытым.

Японские учёные предложили две гипотезы для объяснения этого феномена.

Первая состоит в том, что на стимуляцию гонад влияет фотопериод, т.к. температура воды обитания была почти постоянной в течение года. Было обнаружено, что период между концом февраля и концом марта являлся критическим, когда по концентрации гормонов и степени начала нового оогенеза происходило разделение самок на моно- и бициклических. Ускорение оогенеза у бициклических самок, по мнению авторов, могла вызвать слабая освещённость в короткие дни от ноября, когда происходил обычный осенний нерест, до февраля. Затем, с увеличением светового дня после февраля, у моноциклических самок происходило развитие гонад, а у бициклических самок оогенез уже получил развитие (Low et al., 1984, 1986).

Результаты наших исследований, полученных на племзаводе «Адлер», не согла-

суются с предложенной гипотезой. Самки с бициклическим нерестом были обнаружены среди всех четырёх пород радужной форели, содержащихся на племзаводе в: форели камлоопс, форели Адлер, форели Дональдсона и стальноголового лосося. Самки разных пород значительно различались по срокам созревания и условиям фотопериода, в которых происходили процессы начала и окончания гаметогенеза. Так, форель камлоопс начинала созревать в начале или середине сентября при продолжительном световом дне и постепенном его снижении, а овуляция у стальноголового лосося происходила в январе-феврале, при коротком световом дне и постепенном увеличении его продолжительности (Никандров, Шиндавина, 2006).

Вторая гипотеза японских учёных заключалась в том, что двукратное созревание форели являлось следствием длительной повторяющейся селекции на ранний сезон созревания. Форель появилась в Японии более 100 лет назад и нерестилась весной. После 30-летней селекции по срокам созревания в сезоне нерест сместился на осень. По мнению авторов, такая продолжительная селекция на раннее созревание могла вызвать более частый нерест у отдельных рыб (Low et al., 1986). Наши данные не подтверждают предложенную гипотезу, поскольку среди четырёх пород форели племзавода «Адлер» селекцию на ранний нерест осуществляли только при выведении породы Адлер, в то время как бициклические рыбы были обнаружены среди всех пород, созревающих в разные календарные сроки.

Известно, что в осенне-зимние месяцы, т.е. в период развития гонад после первого нереста рыб, который характеризуется началом превителлогенеза и увеличением числа половых клеток, температура воды оказывает решающее влияние на интенсивность процесса оогенеза (Мейен, 1944).

Косвенным подтверждением этому являются эксперименты Хьюма с переводом двукратно нерестящихся рыб в условия, где темпе-

ратура воды зимой снижалась до 4°C. В этом случае наблюдали возврат всех рыб к однократному нересту (Hume, 1955). Признавая роль температуры воды как ведущего сигнального фактора, следует подчеркнуть, что данные о созревании каждые полгода лишь части самок, свидетельствуют о генетической детерминации отдельных рыб к проявлению этой особенности.

Исходя из выявленной потенциальной полицикличности радужной форели, мы предположили, что причины изменения закономерной периодичности созревания следует искать в особенностях эволюции лососевых рыб.

Считается, что первые представители отряда лососеобразных рыб появились в водоёмах разных континентов в период от 24 до 5 млн лет до н.э. Вероятностный метод филогенетической реконструкции указывает на пресноводность предкового вида в корне семейства Salmonidae. В середине-конце миоцена в линиях тихоокеанских форелей и лососей шло формирование базовых филумов: у форелей – микижа и лосось Кларка, у лососей – кижуч, чавыча, нерка, кета и горбуша (Alexandrou et al., 2013; Глубоковский, 1995).

Результаты ихтиологических исследований, а также экспериментальные данные, свидетельствуют о том, что температурная, кислородная и особенно солевая зона адаптации лососевых и сиговых рыб значительно шире тех колебаний, которые имеются в водоёмах, заселённых в настоящее время этими рыбами (Привольнев, 1969). Можно полагать, что эта особенность является результатом сохранения когда-то выработанных приспособлений к условиям существования в воде с более высокой температурой и меньшим содержанием кислорода по сравнению с современными местами обитания. Происхождение лососевых уже давно связывают с полиплоидизацией (Svärdson, 1945; Ohno et al., 1968, 1969; Ohno, 1970). Тетраплоидной была, вероятно, предковая форма лососевых, возникшая в результате аутоплоидии или аллоплоидии близких видов,

имевших 50–52 акроцентрических хромосомы. Это тем более значимо, что полиплоиды нередко более пластичны и изменчивы, чем диплоидные формы, и способны к широкому формообразованию (Дорофеева, 1969).

Температурные адаптации, выработанные в ходе эволюции, непосредственно влияют на динамику гаметогенеза и отражаются на скорости и сроках полового созревания. Эволюция половых циклов рыб в зависимости от климатических условий обоснованная П.А. Дрягиным (1949) заключается в следующем.

– исходный первичный этап – круглогодичный нерест. Реализуется в условиях относительно равномерного тёплого климата с выметом яиц небольшими частями, при асинхронном развитии ооцитов в яичниках.

– порционное икрометание. Осуществляется в условиях тёплого климата, но с выраженной сезонностью. Вымет яиц совершается определёнными порциями, при асинхронном развитии ооцитов.

– единовременное икрометание. Происходит в условиях резко континентального климата и укороченного вегетационного периода. Вымет яиц совершается при синхронном развитии ооцитов один раз в течение года. Количество зрелых яйцеклеток увеличивается, а гонадо-соматический индекс является наиболее высоким.

Для нереста самцов характерны признаки первичного этапа: то есть постепенной отдачи сперматозоидов небольшими частями. При этом, так же как и у самок, гонадо-соматический индекс достигает максимальных значений у рыб с однократным нерестом.

Приведенная схема вероятного направления эволюции половых циклов у рыб не противоречит имеющимся данным о половых циклах других позвоночных животных: амфибий, рептилий, и даже птиц и млекопитающих.

Общие положения сводятся к тому, что в условиях равномерного климата отсутствует чёткая цикличность биологических процессов. Более того, периодичность размножения

не только принимает там полициклический характер, но более или менее приближается к физиологически возможной непрерывности. Этот феномен особенно ярко проявляется у многочисленных видов аквариумных рыб (Ильин, 1977; Кочетков, 1997).

Можно полагать, что круглогодичный нерест является первичной формой половых циклов рыб. Порционный и единовременный типы нереста – вторичные новообразования, связанные со сменой равномерного тёплого климата на климат с наличием более или менее длительных климатических сезонов, неблагоприятных для жизнедеятельности рыб.

Таким образом, первичная генетическая структура лососевидных рыб формировалась в условиях их обитания в пресных и тёплых водах. Исторический путь развития лососевых характеризовался неоднократными и существенными изменениями условий существования, однако, генетические системы, детерминирующие протекание репродуктивных функций, оказались более устойчивыми, консервативными по сравнению с генными комплексами, определяющими границы толерантности к факторам внешней среды. Оставаясь как бы в скрытом состоянии, они способны детерминировать скорость и сроки полового созревания в соответствии с новыми условиями обитания.

Можно предположить, что биоэнергетические механизмы регулирования соматического и генеративного роста являются отражением реализации генетически predetermined жизненной стратегии отдельных особей или экологических группировок. Вариации жизненных стратегий вида по своей природе являются эпигенетическими, т.е. определяются наследственной генетической программой и окружающей средой. При этом среда действует как переключатель, определяющий каналы развития, и жизненная стратегия может меняться на альтернативную в течение жизни индивидуума. Вместе с тем, эпигенетические изменения не предполагают смены последовательности в генетическом

коде (Медников, 1994; Павлов, Савваитова, 2008). В той связи бициклическое созревание можно рассматривать как рекапитуляцию, т.е. повторение у зародышей в процессе онтогенеза признаков их предков. При этом повторение предкового состояния может сохраняться только для отдельных эмбриональных структур или процессов, но не для всего организма в целом (Северцов, 1939). Размеры яйцеклеток и, следовательно, количество питательного материала, необходимое для развития эмбриона, видоспецифичны и исторически predetermined эволюцией разных видов (Анохин, 1975; Иорданский, 2017; Павлов, 2004).

Изложенные теоретические предпосылки неоднократного созревания форели в течение года могут служить основой для практического применения в рыбоводстве путём выведения специфических селекционных достижений для хозяйств, использующих подземные источники водоснабжения, или же водостоки с мало меняющимся температурным режимом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анохин П.К. Очерки по физиологии функциональных систем. М.: Медицина, 1975. 448 с.
- Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 1995. 341 с.
- Дорофеева Е.А. Морфологические основы систематики восточноевропейских лососей рода *Salmo*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград: из-во Зоол. ин-т, 1969. 20 с.
- Дрягин П. А. Половые циклы и нерест рыб // Изв. ВНИОРХ. 1949. Т. 28. С. 3–113.
- Ильин М. Н. Аквариумное рыбоводство. Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1977. 399 с.
- Иорданский Н.Н. Взаимоотношения онтогенеза и филогенеза. Эволюция жизни. М.: Юрайт, 2017. 412 с.
- Кочетов А.М. Настольная книга аквариумиста. М.: Арнадия, 1997. 480 с.
- Медников Б. М. Биология: формы и уровни жизни. Пособие для учащихся. М.: Просвещение, 1994. 415 с.

- Мейен В.А. Изменения полового цикла самок костистых рыб под влиянием экологических условий // Изв. АН СССР. Сер. Биол. 1944. №2. С. 65–76.
- Никандров В.Я., Шиндавина Н.И. Создание, совершенствование и поддержание селекционных достижений в племенных хозяйствах // В сб. «Породы радужной форели (*Oncorhynchus mykiss* W.). М.: ФГНУ «Росинформагротех». 2006. С. 110–315.
- Павлов Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб и её эволюционное значение: Автореф. дис. ... докт. биолог. наук. Москва: МГУ, 2004. 21 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. 2008. Т. 48. № 6. С. 810–824.
- Привольнев Т.И. Эколого-физиологические и рыбохозяйственные особенности радужной форели // Изв. ГосНИОРХ. 1969. Т. 68. С. 3–11.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М: Изд. АН СССР. 1939. 610 с.
- Aida K., Dakai K., Nomura M. et al. Reproductive activity of a twice-annually spawning strain of rainbow trout // Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. 1984. V. 50. P. 1165–1172.
- Alexandrou M.A., Swarts B.A., Maltzke N.J., Oakley T.H. Genome duplication and multiple evolutionary origins of complex migratory behavior in Salmonidae // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2013. V. 69. P. 514–523.
- Behnke R.J. The native trouts of the genus *Salmo* of western North America // Likewood, Co, 1979. 163 p.
- Busack G.A., Gall A.E. Ancestry of artificially propagated California rainbow trout strains // Calif. Fish. Game. 1980. V. 66. P. 17–24.
- Colihueque N., Estay F., Araneda C. Dynamics of biannual spawning behavior in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) from southern Chile // J. Appl. Ichthyol. 2015. V. 31. P. 529–532.
- Donaldson L.R., Olson P.R. Development of rainbow trout brood stock by selective breeding // Trans. Am. Fish. Soc. 1955. V. 85. P. 93–101.
- Gall G.A.E., Crandell P.A. The rainbow trout // Aquaculture. 1992. V.100. P. 1–10.
- Hume L.C. Rainbow trout spawn twice a year // Calif. Fish. Game. 1955. V. 41. P. 117.
- Lewis R.C. Selective breeding of rainbow trout at Hot Creek Hatchery // Calif. Fish. Game. 1944. V. 30. P. 95–97.
- Low S., Aida K., Hanui I. et al. Endocrine profiles in the females of a twice-annually spawning strain of rainbow trout // Aquaculture. 1984. V. 43. P. 13–22
- Low S.W., Aida K., Hanui J. et al. Endocrine profiles in the males of a twice-annually spawning strain of rainbow trout, *Salmo gairdneri* // Gen. and Comp. Endocrinol. 1986. V. 64. № 2. P. 212–219.
- Ohno S. The enormous diversity in genome sizes of fish as a reflection of nature's extensive experiments with gene duplication // Trans. Am. Fish. Soc. 1970. V. 99. P. 120–130.
- Ohno S., Wolf U., Atkin N. Evolution from fish to mammals by gene duplication. Hereditas. 1968. V. 59. № 1. P. 169–187.
- Ohno S., Muramoto J., Klein J., Atkin N. Diploid-tetraploid relationship in clupeoid and salmonid fishes of the Pacific // Chromosomes Today. 1969. № 2. P. 139–147.
- Svärdson G. Chromosome studies on Salmonidae // Swed. State Inst. Freshwater Fish. Res. Drottningholm: Rept. N. 23. 151 p.

AQUACULTURE AND ARTIFICIAL REPRODUCTION

**REPRODUCTIVE POTENTIAL OF THE
RAINBOW TROUT *ONCORHYNCHUS MYKISS*
AND FEATURES OF ITS MANIFESTATION**

© 2024 г. V.Ya. Nikandrov¹, N.I. Shindavina¹,
A.A. Zinchenko¹, J.N. Lukina²

*1 – Federal Selection and Genetic Center for Fish Farming,
Russia, Leningrad reg., Ropsha, 188514*

*2 – Northern Water Problems Institute of the Karelian Research Centre
of the Russian Academy of Sciences, Russia, Petrozavodsk, 185030*

The paper deals with reproduction potential features (including seasonal occurrence and frequency of female maturation during the year) of rainbow trout under fish farming. Several hypotheses explaining biannual spawning phenomenon are discussed; farming conditions (i.e. photoperiod duration and temperature) and long-term selection for early maturation are among of them. On the basis of fish sexual cycle evolution analysis, the authors suggest that the significant potential of genetic variability of rainbow trout reproductive features and genetic determination of some individuals to its appearance can be viewed as the reason of biannual spawning. Uncovering of theoretical backgrounds of multiple maturation of rainbow trout during the year can serve as a basis for practical use of biannual spawning phenomenon in fish farming.

Key words: aquaculture, rainbow trout, bicyclic maturation, reproductive potential.