

В. В. Залепухин

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ РАБОЧАЯ ПЛОДОВИТОСТЬ КАК ХАРАКТЕРИСТИКА ЭНДОГЕННОЙ РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТИ РЫБ

Введение

В отечественной литературе известен ряд работ, в которых рабочая плодовитость сопоставляется с морфологическими характеристиками, биохимическим составом и качеством икры рыб [1–6], но выполнены они для видов, созревающих и нерестящихся в естественных условиях. Как ни странно, но анализ взаимозависимостей между индивидуальной рабочей плодовитостью (ИРП) самок и различными характеристиками получаемой икры и физиологическим состоянием рыб для искусственного воспроизводства не проводился, за исключением наших исследований [7–9]. Только в одной работе встречается упоминание о том, что рыбохозяйственные признаки различных пород карпа обнаружили высокую степень корреляции с рабочей плодовитостью самок [10].

В рамках разрабатываемой в течение ряда лет концепции эндогенной разнокачественности **целью** работы был анализ взаимосвязей ИРП с биометрическими показателями производителей, их физиологическим состоянием, биохимическим составом овулировавшей икры и рыбопродуктивными показателями инкубации при искусственном разведении карповых рыб

Основные методы исследований описаны нами в [7].

Результаты исследований и их обсуждение

В жизненном цикле рыб наиболее важными являются периоды размножения, обеспечивающие воспроизводство популяций и сохранение видов, регулирующие их численность и биологическую продуктивность. Формирование плодовитости у рыб начинается в раннем онтогенезе после завершения дифференциации гонад – в возрасте нескольких месяцев после вылупления из икры. В результате митотических делений оогониев и их последующего развития у личинок и мальков образуется резервный фонд половых клеток, который составляет *потенциальную плодовитость* рыб [11, 12].

В экологии принято различать *индивидуальную, популяционную и видовую плодовитость*. Их значения складываются главным образом под влиянием абиотических факторов, среди которых важнейшими являются температура и обеспеченность пищей, соответственно изменения этих показателей отражают приспособительные реакции рыб на изменение условий среды обитания. У полициклических видов (размножающихся несколько раз в жизни) происходит постоянное пополнение фонда половых клеток – это означает, что потенциальная плодовитость формируется практически заново в начале каждого нового цикла развития ооцитов [11]. Развитие воспроизводительной системы и формирование плодовитости у рыб описаны достаточно подробно с применением гистологических, цитологических и электронно-микроскопических методов [11, 13–16].

Для многих видов определены закономерности оогенеза и сперматогенеза, описаны стадии зрелости гонад (СЗГ), которые позволяют определить состояние половых клеток старшей генерации. Во многих работах показано, что яйцеклетки на разных стадиях созревания отличаются по структуре и расположению ядра и ядрышек, по цвету и прозрачности икринок, по биохимическому составу и интенсивности дыхания. В ряде источников приведены данные по микроскопическому строению ооцитов при их созревании и различных вариантах перезревания [17, 18]. Возможность асинхронного созревания и субпорционного выметывания яйцеклеток вытекает из биологической неоднородности ооцитов, заключительные фазы развития которых совпадают с переходом самок в нерестовое состояние (IV СЗГ), завершаясь овуляцией и выметом зрелых яиц (V СЗГ).

После классических работ Г. В. Никольского [12] и Б. В. Кошелева [15] принято считать, что порционность икрометания и растянутость периода размножения у рыб представляют собой адаптации, связанные с уменьшением внутривидовой конкуренции при слабой обеспеченности молоди пищей или направленные на сохранение популяций при неблагоприятных абиотических условиях нереста. Г. В. Никольский [12] отмечает, что в процессе исторического развития в зависимости от изменений условий обитания может иметь место переход от единовременного

нереста к порционному и наоборот. Так, растянутость периода размножения характерна прежде всего для рыб тропиков и субтропиков, а в Арктике количество порционно нерестующих видов очень мало. Аналогичные данные для рыб Черного моря получены Л. С. Овен [19], выявившей только 1 вид с единовременным нерестом из 38 изученных. Различные варианты соотношения единовременного и порционного нереста для рыб пресноводных водоемов проанализированы В. Н. Жукинским [20].

В условиях искусственного воспроизводства учитывается ИРП – количество икры, полученной от одной самки после введения извне гонадотропных гормонов, стимулирующих созревание и овуляцию. В силу различных сроков созревания отдельных порций ооцитов после гормонального стимулирования редко удаётся отцедить всю икру, находящуюся в гонадах. Индивидуальная рабочая плодовитость не остаётся постоянной от сезона к сезону: она зависит от условий содержания, состояния естественной кормовой базы прудов и кормления в вегетационный период, температурного режима и погодных условий в преднерестовый период и др. [21]. На неё оказывают влияние и сугубо технологические факторы: своевременная пересадка из зимовальных прудов на нерест, бережное обращение с производителями и отсутствие травматизации в период инъектирования [22, 23]. При созревании и овуляции после экзогенного стимулирования созревания половых продуктов изменения в ооцитах в целом соответствуют таковым при естественном нересте, отличия связаны с морфологическими изменениями, выявляемыми лишь методами электронной микроскопии [24].

В природных условиях согласованное взаимодействие всех звеньев нейрогуморальной регуляции, связанных системой обратных связей, формирует нерестовое поведение половозрелых рыб, завершаемое икротетанием и оплодотворением икры. Однако при тесной согласованности созревание ооцитов и их овуляция представляют собой отличающиеся процессы. Их гормонозависимые периоды различаются по продолжительности, а синхронность созревания и овуляции нарушается при ухудшении нерестовых условий в естественных водоемах или при несвоевременном применении экзогенного стимулирования [20, 25].

Наши основные выводы, касающиеся роли ИРП самок карповых рыб при искусственном воспроизводстве, могут быть сформулированы так:

1. При искусственном разведении величина ИРП зависит:

- от состояния гонад перед инъектированием, и прежде всего от асинхронности созревания и субпорционности выметывания ооцитов, наличия воспалительных процессов или тромбов в гонадах;
- от состояния нейрогуморальной системы рыбы-реципиента и ее ответной реакции на введение внешних гормонов-стимуляторов;
- завершенности мейотических преобразований в ооцитах и уровня накопления жизненно важных веществ в них;
- от технологических причин, связанных со своевременностью отцеживания икры после инъекций, травматизацией самок и др.

2. Несмотря на использование методов экзогенной стимуляции созревания, карп и пестрый толстолобик сохраняют такие общебиологические закономерности, как рост плодовитости с возрастом и основными биологическими характеристиками самок – длиной и массой, о чем свидетельствуют достоверные коэффициенты корреляции [9].

3. Икра различного качества (недозрелая, зрелая, перезрелая) может быть получена от самок с *различной индивидуальной плодовитостью*.

4. Корреляционный анализ позволил выявить существование сильных и достоверных взаимосвязей этого признака с основными рыбоводными показателями развивающейся икры: увеличение рабочей плодовитости ведет к улучшению показателей инкубации (процентов оплодотворения, нормально развивающихся эмбрионов и выхода предличинок, а также длины вылупляющихся предличинок), что особенно ярко выражено у растительноядных рыб (табл. 1).

Таблица 1

Рыбоводный показатель инкубации	Сазан	Белый амур	Пестрый толстолобик
Процент оплодотворения	+0,540	+0,720	+0,543
Процент нормально развивающихся эмбрионов	+0,253	+0,580	+0,496
Процент выхода предличинок	+0,140	+0,555	+0,412
Длина предличинок при вылуплении	+0,559	+0,561	+0,488

Примечание. Во всех корреляционных таблицах при $n = 35-41$ $p_{0,05} > 0,33$; $p_{0,01} > 0,42$.

Сильные положительные корреляции с рыбоводными показателями инкубации отмечены не только для ИРП, но и для относительной рабочей плодовитости, рассчитанной на 1 кг массы самки (табл. 2).

Таблица 2

Рыбоводный показатель	Сазан	Белый амур	Пестрый толстолобик
Процент оплодотворения	+0,461	+0,690	+0,439
Процент нормально развивающихся эмбрионов	+0,407	+0,495	+0,091
Процент выхода предличинок	+0,358	+0,480	-0,023
Длина предличинок при вылуплении	+0,372	+0,585	+0,439

Приведенные данные подтверждают необходимость отбора в селекционных целях наиболее высокоплодовитых самок сазана, белого амура и пестрого толстолобика, икра которых имеет лучшие рыбоводные показатели в условиях искусственного воспроизводства. На наш взгляд, такие сильные корреляции являются свидетельством большого значения однородности ооцитов, синхронности их созревания и дружной нерастянутой овуляции – это лишний раз подчеркивает особую роль состояния гонад перед инъектированием. В свою очередь, уменьшение вариабельности размеров ооцитов может указывать на более или менее равномерное распределение эссенциальных веществ в гонадах, и тотальная овуляция под действием экзогенного стимулирования созревания может охватить максимальное количество яйцеклеток. Дружная единовременная овуляция, по-видимому, является следствием лучшей подготовленности ооцитов к ней, с одной стороны, и оптимальным ответом нейрогуморальной системы на внешнее стимулирование, с другой. Поэтому максимальная ИРП связана с определенной степенью зрелости ооцитов, которые характеризуются завершенностью мейотических преобразований в них и достаточным уровнем накопления структурных и энергетических веществ.

5. На примере карпа и пестрого толстолобика нами показано, что под воздействием экзогенной стимуляции с ростом ИРП размеры и масса овулировавших яйцеклеток увеличиваются, хотя в литературе достаточно часто отмечается обратное явление: у многих видов с ростом абсолютной плодовитости рыб размеры и масса икринок уменьшаются [1]. У этих видов с ростом рабочей плодовитости самок достаточно четко снижается плотность овулировавших икринок [8].

6. При благоприятных условиях преднерестового содержания у зеркального карпа, постоянно содержащегося в прудах, выявляются четкие взаимосвязи рабочей плодовитости с накоплением белков, липидов и гликогена в овулировавшей икре и позитивными изменениями фракционного состава липидов, важными для оплодотворения и нормального развития эмбрионов. У сазана, завозимого с предустьевого взморья Каспия и имеющего признаки истощения в преднерестовый период, рост рабочей плодовитости сопровождается уменьшением содержания сухого вещества и белка при практически равном количестве липидов, увеличении обводненности и содержания минеральных веществ.

7. При анализе физиологического состояния самок карпа и пестрого толстолобика в период, максимально приближенный к моменту овуляции, среди 15 параметров крови наиболее четкие позитивные взаимосвязи проявляются между ИРП и системой эритронов (гемоглобина и эритроцитов), что отражает необходимость обеспечения максимального количества созревающих ооцитов кислородом и эссенциальными соединениями, выведения продуктов обмена веществ из гонад (рис. 1 и 2 – на примере карпа). У обоих видов выявлена положительная взаимосвязь величины ИРП с концентрацией холестерина в сыворотке крови (рис. 3 и 4). Противоположные тенденции существуют для коллоидоустойчивости сывороточных белков и уровня кальция в сыворотке крови [26].

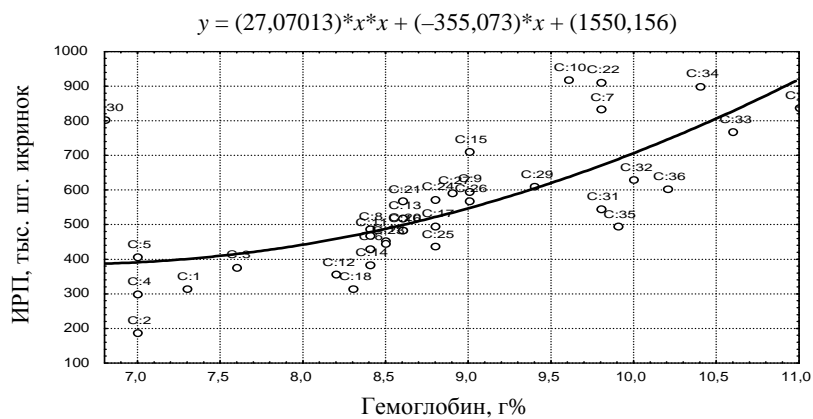


Рис. 1. Связь ИРП и уровня гемоглобина в крови самок карпа ($R = 0,71$ при $p < 0,01$)

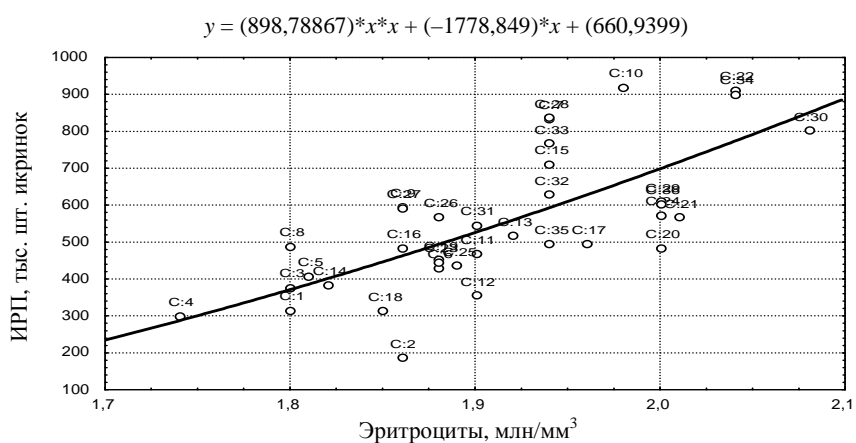


Рис. 2. Связь между ИРП и количеством эритроцитов в крови карпа ($R = 0,70$ при $p < 0,01$)

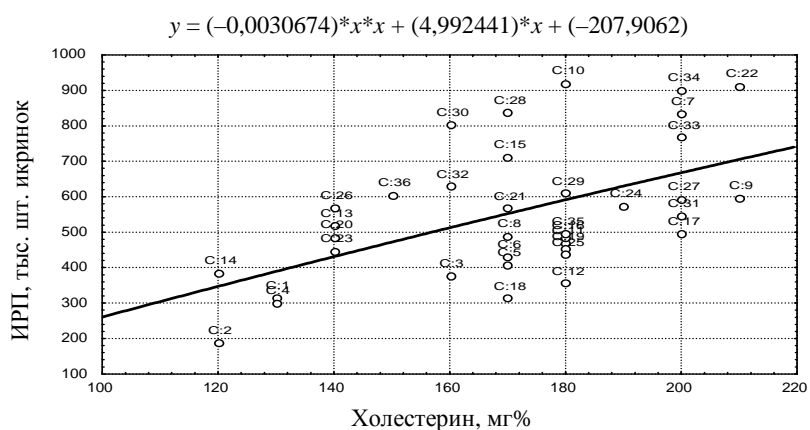


Рис. 3. Связь между ИРП и уровнем холестерина в сыворотке крови карпа ($R = 0,54$ при $p < 0,05$)

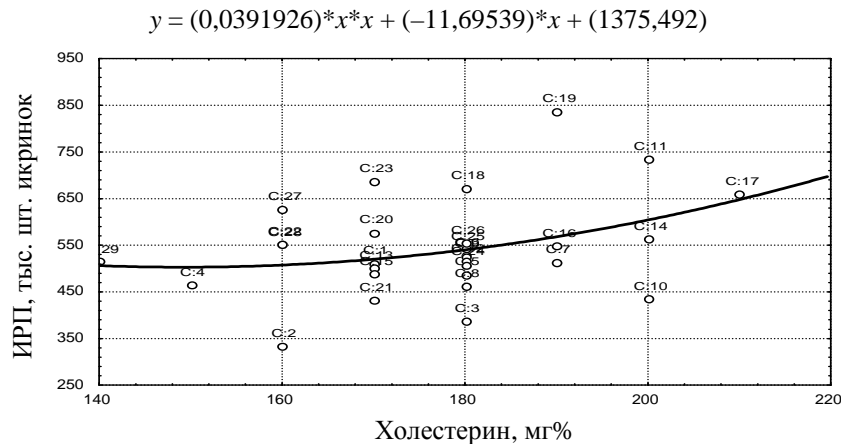


Рис. 4. Зависимость между ИРП и содержанием холестерина в сыворотке крови самок пестрого толстолобика ($R = 0,34$ при $p > 0,05$)

8. Длина и выживаемость личинок карповых рыб также связаны положительными достоверными связями с величиной ИРП, о чем свидетельствуют и коэффициенты корреляции, и графики нелинейной регрессии [7].

Совокупность полученных данных показывает, что в условиях искусственного воспроизводства оптимальным является не порционное, а единовременное получение всей массы овулировавшей икры. Ее качество определяется главным образом своевременностью отцеживания созревших ооцитов после овуляции. Рост величины ИРП при этом позитивно сказывается и на ходе инкубации, и на размерах и выживаемости личинок.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Анохина Л. Е. О связи плодовитости, жирности, изменчивости размеров икринок у сельдевых // Тр. Совещания по динамике численности рыб. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – С. 47–54.
2. Анохина Л. Е. О связи жирности самок салаки с качеством их половых продуктов // Зоологический журнал. – 1964. – Т. 43, № 12. – С. 1822–1825.
3. Кривобок М. Н., Тарковская О. И. Физиологическая характеристика салаки *Clupea harengus membras* L. различной плодовитости // Вопросы ихтиологии. – 1962. – Т. 2, вып. 3. – С. 441–451.
4. Белянина Т. Н. О связи жирности самок, плодовитости и качества икры у беломорской корюшки *Osmerus eperlanus dentex natio dvinensis* Smit // Вопросы ихтиологии. – 1964. – Т. 4, вып. 3. – С. 477–482.
5. Брюзгин В. Л. К вопросу о связи упитанности, жирности, плодовитости и качества половых продуктов у рыб // Гидробиологический журнал. – 1974. – Т. 10, № 3. – С. 96–101.
6. Лалин Ю. Е., Юровицкий Ю. Г. О внутривидовых закономерностях созревания и динамики плодовитости у рыб // Журнал общей биологии. – 1959. – Т. 20, № 6. – С. 439–446.
7. Залепухин В. В. Концепция эндогенной разнокачественности в условиях искусственного воспроизводства карповых рыб: моногр. – Волгоград: Волгоград. науч. изд-во, 2006. – 320 с.
8. Стрельников В. В., Залепухин В. В. Значение рабочей плодовитости для формирования водных биологических ресурсов за счет искусственного разведения // Тр. Кубан. гос. аграр. ун-та. – Краснодар, 2007. – Вып. 2 (5) – С. 139–146.
9. Стрельников В. В., Залепухин В. В. Взаимосвязи рабочей плодовитости карповых рыб с биохимическим составом овулировавшей икры // Тр. Кубан. гос. аграр. ун-та. – Краснодар, 2007. – Вып. 3 (7). – С. 82–88.
10. Евтихиева Н. Ю. О корреляции признаков у пород карпа // Аквакультура и интегрированные технологии: проблемы и возможности: сб. науч. тр. ГНУ ВНИИР и РГАУ, 2005. – С. 143–149.
11. Макеева А. П. Эмбриология рыб. – М.: Изд-во МГУ, 1992. – 216 с.
12. Никольский Г. В. Экология рыб. – М.: Высш. шк., 1974. – 357 с.
13. Емельянова Н. Г. Оогенез белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* Val. в прудовых условиях Узбекистана: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М.: МГУ, 1980. – 23 с.
14. Иванков В. Н. Репродуктивная биология рыб. – Владивосток: Изд-во Дальневост. гос. ун-та, 2001. – 224 с.
15. Кошелев Б. В. Экология размножения рыб. – М.: Наука, 1984. – 307 с.
16. Сакун О. Ф., Буцкая Н. А. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. – Мурманск: Главрыбвод, 1968. – 47 с.

17. Дуварова А. С. Преодолюционные изменения ооцитов и созревание самок некоторых карповых рыб в связи с их искусственным воспроизводством: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М.: МГУ, 1983. – 23 с.
18. Макеева А. П., Емельянова Н. Г., Веригин Б. В. О качестве икры, продуцируемой дальневосточными растительноядными рыбами *Hurophthalmichthys molitrix* Val., *Aristichthys nobilis* Rich., *Stenopharyngodon idella* Val. в условиях их заводского воспроизводства // Вопросы ихтиологии. – 1987. – Т. 27, вып. 5. – С. 809–822.
19. Овен Л. С. Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб. – Киев: Наук. думка, 1976. – 132 с.
20. Жукинский В. Н. Субпорционность созревания, перезревания и выметывания икры в связи с исследованием ее разнокачественности // Разнокачественность онтогенеза у рыб. – Киев: Наук. думка, 1981. – С. 7–36.
21. Жукинский В. Н., Вовк П. С., Алексеенко В. Р. Повышение эффективности заводского разведения карпа и растительноядных рыб путем рационального использования производителей и их половых продуктов (научно-методические рекомендации). – Киев: Наук. думка, 1984. – 44 с.
22. Мартышев Ф. Г. Прудовое рыбоводство. – М.: Высш. шк., 1973. – 428 с.
23. Руководство по биотехнике разведения и выращивания растительноядных рыб / В. К. Виноградов, Л. В. Ерохина, Д. А. Панов и др. – М.: ВНИИПРХ, 1975. – 100 с.
24. Воробьева Э. И., Рубцов В. В., Марков К. П. Влияние внешних факторов на микроструктуру оболочек икры рыб. – М.: Наука, 1986. – 108 с.
25. Баранникова И. А. Механизмы гормональной регуляции функции половых желез у рыб в норме и при нарушениях // Биологические основы рыбоводства: Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. – М.: Наука, 1984. – С. 178–218.
26. Стрельников В. В., Залепухин В. В. Взаимосвязи рабочей плодовитости с физиолого-биохимическими параметрами крови карповых рыб при искусственном разведении // Тр. Кубан. гос. аграр. ун-та. – Краснодар, 2007. – Вып. 2 (5). – С. 83–90.

Статья поступила в редакцию 30.01.2009

**PERSONAL OPERATION FERTILITY
AS A PARAMETER
OF FISH ENDOGENOUS HETEROGENEITY**

V. V. Zalepukhin

Some facts about the significance of fish fertility in the conditions of natural and artificial reproduction are given in the paper. The author's own conclusions about the relations between personal operation fertility and breeders' characteristics, their physiological state, biochemical composition of maturing spawn and period of incubation, are stated.

Key words: personal operation fertility, carp, natural and artificial reproduction.