

РЕПРОДУКТИВНАЯ СПОСОБНОСТЬ САМОК *GASTEROSTEUS ACULEATUS**LINNAEUS, 1758* СРЕДНЕГО ДНЕСТРА

Нина ФУЛГА, Ион ТОДЕРАШ, Дмитрий БУЛАТ,
Денис БУЛАТ, Надежда РАЙЛЯН

Институт зоологии АН Молдовы

В условиях Среднего Днестра самки трехиглой колюшки выметывают три порции икры. Овуляция четвертой генерации яйцеклеток текущего сезона размножения не происходит из-за отсутствия условий для завершения накопления в них трофических веществ. Перед выметом очередной генерации яйцеклеток величина гонадосоматического индекса достоверно уменьшается ($P \geq 0,95$), что свидетельствует об уменьшении относительной массы яичников и количества желтковых ооцитов, формирующих вторую и третью генерации яйцеклеток данного сезона размножения. Величина абсолютной плодовитости самок достоверно возрастает при увеличении длины и массы тела рыбы ($P \geq 0,95$), тогда как значения относительной плодовитости достоверно уменьшаются с увеличением возраста производителей ($P \geq 0,99$).

Ключевые слова: яйцеклетка, гонадосоматический индекс, плодовитость, стадия зрелости гонад.

POTENȚIALUL REPRODUCTIV AL FEMELELOR SPECIEI *GASTEROSTEUS ACULEATUS**LINNAEUS, 1758* DIN SECTORUL NISTRULUI MEDIAL

În condițiile Nistrului medial femelele mature de *ghidrin* depun în sezonul reproductiv trei porții de icre. A patra generație de oocite nu reușește să ovuleze ca rezultat al imposibilității de a acumula substanțe de rezervă în procesul creșterii trofoplasmatică. Pe parcursul depunerii fiecărei porții de icre valoarea indicelui gonadosomatic (IGS) scade semnificativ ($P \geq 0,95$), ceea ce indică la micșorarea în dinamică a greutatei relative a ovarelor, inclusiv a ovocitelor vitelogene ce formează a doua și a treia generație de icre în sezonul reproductiv. Valoarea prolificității absolute crește semnificativ odată cu majorarea lungimii și greutatei corporale ($P \geq 0,95$), pe când valoarea prolificității relative scade odată cu înaintarea în vârstă a reproducătorilor ($P \geq 0,99$).

Cuvinte-cheie: ovule, indice gonadosomatic, prolificitate, stadiu de dezvoltare a ovarelor.

REPRODUCTIVE CAPACITE OF *GASTEROSTEUS ACULEATUS LINNAEUS, 1758* FEMALES FROM MIDDLE NISTRU

In the context of middle Dniester the three-spined stickleback female spawn three portions of eggs. The ovulation of the fourth generation of eggs in the current breeding season does not occur due to the lack of conditions for the completion of trophic substances accumulation. Before sweeping the next generation oocytes the value of gonadosomatic index is significantly decreasing ($P \geq 0.95$), which indicates a decrease in the relative weight of the ovaries and in the number of yolk oocytes, forming the second and third generation of the eggs of the given breeding season. The value of absolute fecundity of females significantly increases with the length and weight of the fish's body ($P \geq 0.95$), while the value of the relative fertility significantly decreases with increasing of age of producers ($P \geq 0.99$).

Keywords: oocyte, gonadosomatic index, fertility, gonad age of maturity.

Введение

Трехиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus*) характеризуется широким ареалом распространения в прибрежных морских и пресных водах северного полушария бассейнов Атлантического, Северного Ледовитого и Тихого океанов. В Европе этот вид обитает в водоемах Белого моря, Кольского полуострова, Исландии, а также в Белом, Средиземном и Черном морях. Вдоль Тихоокеанского побережья встречается от Берингова пролива до Кореи, Курильских и Японских островов, а также в Новой Зеландии, на Американском побережье – от Аляски до Южной Калифорнии [1, с.45].

Колюшка является короткоциклическим видом с многопорционным нерестом [2, с.115; 3, с.339]. Обычно самки откладывают несколько порций икры [4, с.176], однако у особей из Белого моря наблюдается только одна генерация созревших икринок в течение нерестового сезона [5, с.275]. Как показал Wootton R.J. [6, с.828], самки в экспериментальных условиях могут нереститься до 15 и более раз в сезон.

Воспроизводству рыб и влиянию разнообразных факторов среды на различные звенья репродуктивного процесса уделяется достаточно много внимания. Но в ихтиологической литературе сведения

об особенностях гаметогенеза инвазивного вида, которым является *Gasterosteus aculeatus*, ограничены. Имеются некоторые данные о развитии половых клеток этого вида в работах Зюганова [7, с.45], Мосягина [8, с.4], а также полученные в процессе экспериментального исследования созревания *Gasterosteus aculeatus* в период зимовки [9, с.1-6]. Одним из важнейших признаков, характеризующих воспроизводительную способность популяции, является величина плодовитости, которая изменяется по мере роста рыб и зависит от их обеспеченности пищей. Литературные сведения касаются рыб Белого моря [10, с.275; 11, с.463; 12, с.24], а также речной и проходной колюшки из рек Дальнего Востока [13, с.212,216].

Целью нашего исследования являлось выявление характера развития половых клеток, определение количества порций откладываемой икры, а также величины абсолютной и относительной плодовитости за весь период годового репродуктивного цикла у самок *Gasterosteus aculeatus* из Среднего Днестра.

Материал и методика

Сбор ихтиологического материала проводился в течение 2014-2015 годов, с мая по июль, в среднем участке реки Днестр. Лов рыбы осуществляли мальковой волокушей на глубинах до 2 метров. В период нерестового сезона все 160 отловленных самок были подвергнуты общему биологическому анализу с определением линейно-весовых показателей, возраста и коэффициента упитанности по Кларк [14, с.17,68]. Гонадосоматический индекс (ГСИ) вычисляли по отношению веса гонад к весу вспоротых рыб [15, с.81]. Для определения абсолютной плодовитости (АП) у самок, идущих на нерестилища, из яичника отбирали навеску массой от 0,10 до 0,50 г и подсчитывали в ней количество икринок, затем полученное число умножали на массу яичников. Относительную плодовитость определяли отношением количества икринок на 1 г общей массы тела рыбы. Гонадосоматический индекс вычисляли как процентное отношение массы гонад к массе тушки.

Для гистологических исследований пробы гонад фиксировали в 4% формалине с последующей обработкой по общепринятой методике [16, с.119-188]. Срезы толщиной 7 мкм. окрашивали по методу Маллори [17, с.200]. Стадии зрелости гонад определяли по Мейену с уточнениями [18, с.5-9], а степень развития яичников – по классификации [19, с.63-120]. Измерение диаметра яйцеклеток, завершивших вителлогенез, и изготовление микрофотографий проводили с помощью микроскопа Axio Imager A2. Полученные данные обработаны статистически с использованием пакетов прикладных программ Microsoft Excel-2007 и STATISTICA 6,0 for Windows.

Результаты исследований и их обсуждение

Возрастной состав самок в нерестовой части популяции *Gasterosteus aculeatus* был представлен рыбами от 2-х до 4-годовалого возраста. Значительную часть от общего вылова составили 3-х и 4-годовалые особи. Длина самок в выборке варьировала от 4,2 до 6,5 см, а масса тела – от 1,7 до 6,0 г. Средние значения длины и массы тела самок нерестовой части популяции представлены для двух возрастных групп (табл.1).

Таблица 1

Биологическая характеристика самок *Gasterosteus aculeatus* среднего участка Днестра

Возраст, годы	Длина тела, см	Масса тела, гр	АП шт.	ОП шт\гр
3	4,98±0,13	2,52±0,30	590±32	234±9
4	5,84±0,16	3,96±0,57	738±17	186±6

Гистологический анализ гонад у самок *Gasterosteus aculeatus* указывает на высокую асинхронность в развитии ооцитов, что обуславливает широкий диапазон числа откладываемых порций икры. Самки в Среднем Днестре в течение нерестового сезона вымётывают три генерации яйцеклеток. У беломорской колюшки в яичниках содержится только одна размерная группа ооцитов [20, с.24; 21, с.175]. В реках Курильских островов в гонадах колюшки выделяют от одной до трех генераций половых клеток [22, с.176]. В экспериментальной работе Wootton R. J. [23, с.830] показал, что на количество нерестов в сезон существенное влияние оказывает кормовая база водоема. Вследствие недостаточной обеспеченности кормом в преднерестовый период, колюшки в реке Ухтолок (п-ов Камчатка) вымётывают только первую генерацию икры, несмотря на порционное икротомление самок в данном водоеме [24, с.217].

Первое икрометание у рыб в Среднем Днестре происходит в мае, при температуре воды $9,2^{\circ}\text{C}$. В те же календарные сроки начинается нерестовый сезон у *Gasterosteus aculeatus* в Финском заливе [25, с.4]. В начале второй декады мая в Днестре попадаются как самки, отметавшие икру, так и особи, гонады которых находятся в преднерестовом состоянии. В зависимости от степени зрелости яичников гонадосоматический индекс принимает разные значения (табл.2). У одних самок яичники содержат ооциты, старшая генерация которых завершили вителлогенез и переходят в фазу созревания. Их размеры, в среднем, достигают $1106 \pm 17,44$ мкм. Гонады этих самок соответствуют IV-V стадии зрелости. На данном этапе развития ооцитов в их цитоплазме происходит слияние жировых капель и крупных гранул желтка в однородную массу. Когда вода в Днестре достигает нерестовых температур (в данном случае во второй декаде мая), происходит завершение процесса созревания ооцитов, которые содержат единую жировую каплю и однородный желток (рис.1). Гонадосоматический индекс принимает максимальное значение (табл.1). Коэффициент упитанности рыб в мае составляет, в среднем, $1,20 \pm 0,15$.

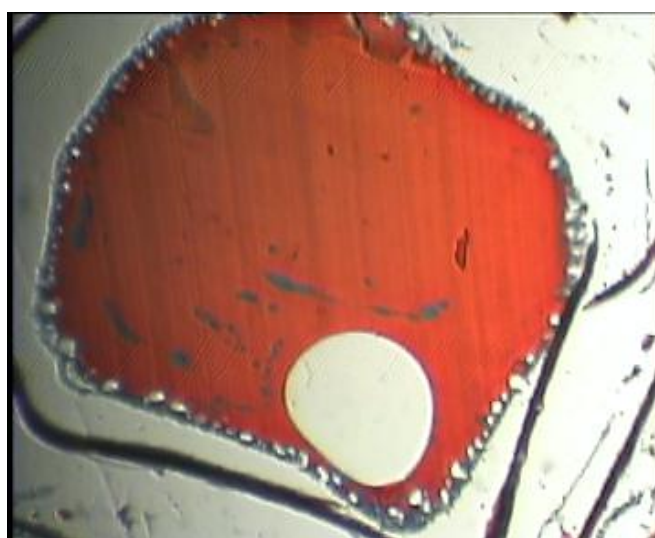


Рис.1. Ооцит в фазе созревания.

У другой группы самок в этот период уже произошел вымет первой генерации яйцеклеток. Их яичники переходят в VI-IV₂ стадию зрелости и содержат фолликулярные оболочки, невыметанные желтковые ооциты, а также половые клетки на разных фазах прото- и трофоплазматического роста. После нереста гонады содержат желтковые ооциты, старшая генерация которых находится в фазе интенсивного вителлогенеза. Средний размер их составляет $723 \pm 12,3$ мкм. Основная масса клеток второй генерации представлена ооцитами в фазах вакуолизации цитоплазмы. Вследствие этого величина гонадосоматического индекса значительно снижается (табл.2).

Таблица 2

Состояние гонад у половозрелых самок трехиглой колюшки в период репродуктивного цикла

Календарные сроки	Стадии зрелости	ГСИ%	Фазы развития ооцитов
Май II декада	IV-V VI-IV ₂	$41,5 \pm 2,40$ $26,45 \pm 0,68$	Переход ооцитов первой генерации в фазу созревания. Освободившиеся фолликулярные оболочки. Вителлогенез ооцитов второй генерации
Июнь II декада	IV ₂ -V VI-IV ₃	$29,48 \pm 1,06$ $20,36 \pm 1,28$	Переход ооцитов второй генерации в фазу созревания. Освободившиеся фолликулярные оболочки. Вителлогенез ооцитов третьей генерации.
Июль I декада	IV ₃ -V VI-IV ₄	$22,05 \pm 0,93$ $16,41 \pm 1,32$	Переход ооцитов второй генерации в фазу созревания. Вителлогенез ооцитов третьей генерации. Освободившиеся фолликулярные оболочки. Тотальная резорбция четвертой генерации яйцеклеток

На основании экспериментальной работы, С.Б. Подушка [26, с.3] выявил характерную особенность ооцитов, завершивших вакуолизацию, и указал на неоднородность вакуолей по их химической природе. Перед началом вителлогенеза вакуоли образуют два слоя: внутренний, прилегающий к ядру, представляет собой жировые включения, и наружный, содержащий полисахариды. Образование обоих типов вакуолей происходит одновременно. Полностью вакуолизованные яйцеклетки у колюшки из Днестра имеют в диаметре $452 \pm 12,2$ мкм.

Во второй декаде июня в контрольных уловах попадаются самки, отметавшие вторую порцию икры, и особи, в гонадах которых содержатся яйцеклетки периода созревания. Второе икротетание колюшки в Днестре отмечено при температуре воды 12°C . После вымета второй генерации яйцеклеток, яичники переходят в VI-IV₃ стадию зрелости. Растянутый нерест определяется не только неравномерностью созревания гонад, но и порционным икротетанием.

Данные, приведенные в таблице 2, показывают более низкое значение ГСИ перед выметом второй генерации яйцеклеток. Величина этого показателя у рыб с гонадами на IV₂-V стадии зрелости достоверно ниже ($P \geq 0,95$), чем у особей перед первым икротетанием. Коэффициент упитанности рыб в июне несколько ниже, чем в мае, и составляет, в среднем, $1,17 \pm 0,11$.

Вымет третьей генерации яйцеклеток начинается в первой декаде июля. При повышении температуры воды в Днестре до 15°C созревание ооцитов происходит в течение короткого промежутка времени за счет активизации накопления в них желтка. В результате третий за сезон нерест происходит через 18 дней после вымета икры второй генерации. В своих работах В.В. Зюганов [27, с.46] и С.Б. Подушка [28, с.4] отметили зависимость скорости созревания яйцеклеток колюшки от температуры воды и продолжительности светового дня. О прошедшем нересте свидетельствуют спавшиеся фолликулярные оболочки среди дегенерирующих ооцитов четвертой генерации. Признаками деструктивных изменений являются: набухание собственной оболочки ооцита, разрушение гранул желтка и слияние их содержимого в гомогенную массу, смещение и вакуолизация ядра (рис.2). Причиной нарушений в развитии половых клеток четвертой генерации может служить отсутствие гидрологических условий, необходимых для завершения процессов вителлогенеза и созревания яйцеклеток. Коэффициент упитанности рыб в июле снижается до $1,02 \pm 0,09$, но его величина не имеет достоверных различий ($P \leq 0,95$) по отношению к предыдущим значениям этого показателя в мае и июне.

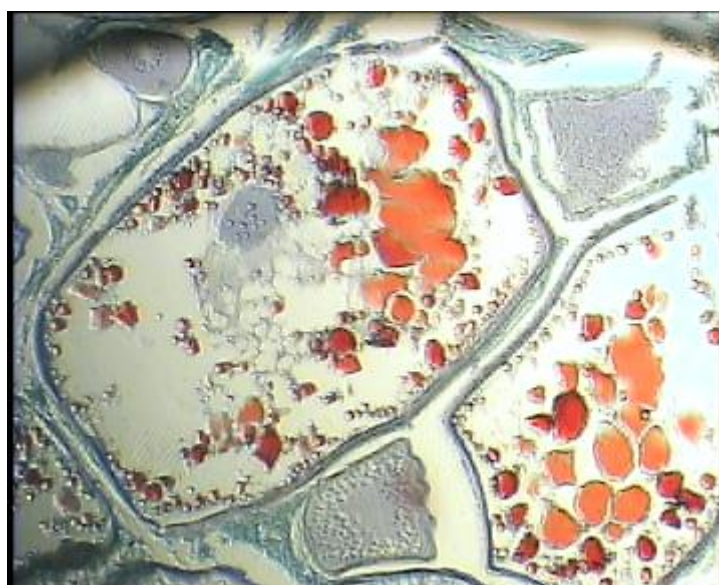


Рис.2. Дегенеративные изменения в ооцитах IV генерации.

В течение летних месяцев в гонадах колюшки нами выявлены резорбирующиеся вителлогенные ооциты у всех трех генераций (рис.3). Процесс резорбции проходит параллельно с развитием яйцеклеток, формирующих очередную порцию икры.

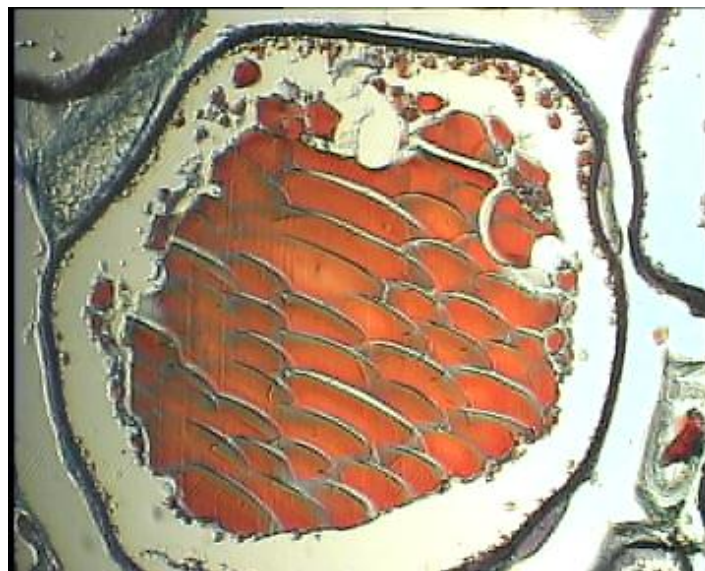


Рис.3. Желтковый ооцит в процессе резорбции.

Перед выметом третьей генерации ооцитов гонадосоматический индекс достоверно ниже ($P \geq 0,95$) в сравнении с таковым перед овуляцией первой и второй генераций яйцеклеток (табл.2). Это свидетельствует об уменьшении относительной массы яичников и количества желтковых ооцитов, формирующих вторую и третью генерацию яйцеклеток данного сезона размножения. Снижение числа половых клеток, завершивших трофоплазматический рост в последующих генерациях, установлено и у других инвазивных видов рыб [29, с.35].

После каждого очередного икротетания, на VI-IV₂, VI-IV₃ и VI-IV₄ стадиях зрелости гонад, наблюдается снижение величин ГСИ (табл.2). Это связано с тем, что в яичниках остаются, в основном, ооциты в фазах вакуолизации цитоплазмы и небольшое количество яйцеклеток в фазе интенсивного вителлогенеза.

Таким образом, в течение нерестового сезона (май-июль) динамика гонадосоматического индекса отражает три пика, указывая на формирование и овуляцию трех генераций яйцеклеток в предстоящий нерестовый сезон, а вителлогенные ооциты четвертой генерации подвергаются тотальной резорбции.

Средняя АП у четырехгодовалых самок достоверно выше, чем у трехгодовалых особей ($P \geq 0,95$) (табл.1). Известно, что плодовитость рыб закономерно возрастает с увеличением линейно-весовых показателей [30, с.73]. У колюшки из рек Курильских островов, при созревании трех генерации ооцитов, имеющей более высокие значения длины и массы тела, этот показатель выше и в среднем составляет 700-900 икринок [31, с.176]. Средняя ОП достоверно выше у трехгодовалых самок по сравнению с более крупными четырехгодовалыми особями ($P \geq 0,99$) (табл.1). В литературе имеются аналогичные сведения и для трехиглой колюшки из Кандалакшского залива Белого моря [32, с.22].

Выводы

1. В Среднем Днестре обитает трехиглая колюшка с асинхронным развитием ооцитов и трехкратным икротетанием. Овуляция четвертой генерации яйцеклеток текущего сезона размножения не происходит из-за отсутствия условий для завершения накопления в них трофических веществ, что является следствием их тотальной резорбции.
2. При повышении температуры воды в реке в июле до 15⁰С в ооцитах активизируются процессы желткообразования, что способствует их созреванию в течение короткого промежутка времени. В результате вымет яйцеклеток третьей генерации происходит через 18 дней после завершения самками икротетания второй генерации.
3. Перед выметом очередной генерации яйцеклеток величина гонадосоматического индекса достоверно уменьшается ($P \geq 0,95$), что свидетельствует об уменьшении относительной массы яичников и количества желтковых ооцитов, формирующих вторую и третью генерацию яйцеклеток данного сезона размножения.

4. Величина абсолютной плодовитости трехиглой колюшки достоверно возрастает при увеличении длины и массы тела рыбы ($P \geq 0,95$), тогда как значения относительной плодовитости достоверно уменьшаются с увеличением возраста производителей ($P \geq 0,99$).

Литература:

1. ЗЮГАНОВ, В.В. *Семейство колюшковых (Gasterostiedae) мировой фауны*. Ленинград: Наука, 1991. 261 с.
2. SOKOLOWSKA, E., KULCZYKOWSKA, E. Annual reproductive cycle in two free living populations of three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.): patterns of ovarian and testicular development. In: *Oceanologia*, 2006, vol. 48, no.1, p.103-124.
3. WOOTTON, R.J. The inter-spawning interval of the female three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. In: *J. Zool.*, 1974, vol. 172, p.331-342.
4. ПИЧУГИН, М.Ю., СИДОРОВ, Л.В., ГРИЦЕНКО, О.Ф. Биологические и морфологические особенности трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* Курильских островов. В: *Вопр. ихтиол.*, 2003, т. 43, № 2, с.169-177.
5. КУЗНЕЦОВ, В.В. *Белое море и биологические особенности его флоры и фауны*. Ленинград: Наука, 1960. 322 с.
6. WOOTTON, R.J. Effect of food limitation during the breeding season on the size, body components and egg production of female sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). In: *J. An. Ecol.*, 1977, vol. 46, no.3, p.823-834.
7. ЗЮГАНОВ, В.В. Указ. соч.
8. МОСЯГИНА, М.В., ОТСТАВНАЯ, Е.Г., ИВАНОВА, Т.С. Об особенностях оогенеза трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) Белого моря. В: *Тезисы докладов IX научной сессии морской биологической станции Санкт-Петербургского государственного университета*, 2008, с.4.
9. ПОДУШКА, С.Б. Некоторые особенности созревания в экспериментальных условиях самок трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L в период зимовки. В: *Вестник Ленингр. ун-та. Серия Биология*. 11 с. (Деп. в ВИНТИ, 1976, № 3444-76).
10. КУЗНЕЦОВ, В.В. Указ. соч.
11. МУХОМЕДИЯРОВ, Ф.Б. Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* Кандалакшского залива Белого моря. В: *Вопр. ихтиол.*, 1966, т.6, вып.3 (40), с.454-467.
12. ЕРШОВ, П.Н. О плодовитости трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 Кандалакшского залива Белого моря. В: *Вестник СПбГУ*, 2008, сер.3, вып.4, с.19-25.
13. ПИЧУГИН, М.Ю., ПАВЛОВ, Д.С., САВВАИТОВА, К.А. Жизненный цикл и структура популяций трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (сем. Gasterosteidae) в реках северо-западной Камчатки (на примере реки Ухтолок). В: *Вопр. ихтиол.*, 2008, т. 48, № 2, с.211-220.
14. ПРАВДИН, И.Ф. *Руководство по изучению рыб*. Москва, 1966. 376 с.
15. ВИЛЬСКИС, Р.С. (Ответственный редактор) *Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов*. Ч.II. Вильнюс: Мокслас, 1976, с.5-133.
16. ЕЛЕСЕЕВ, В.Г. (Под редакцией). *Основы гистологии и гистологической техники*. Москва: Медицина, 1967, 268 с.
17. РОСКИН, Г.И., ЛИВЕНСОН, Л.Б. *Микроскопическая техника*. Москва: Советская наука, 1957. 478 с.
18. САКУН, О.Ф., БУЦКАЯ, Н.Ф. *Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб*. Москва: Наука, 1963. 17 с.
19. КАЗАНСКИЙ, Б.Н. Особенности функции яичников у рыб с порционным икрометанием. В: *Труды лаборатории основ рыбоводства*. Т.2. Ленинград, 1949, с.64-121.
20. ЕРШОВ, П.Н. Указ. соч.
21. КУЗНЕЦОВ, В.В. Указ. соч.
22. ПИЧУГИН, М.Ю., СИДОРОВ, Л.В., ГРИЦЕНКО, О.Ф. Указ. соч.
23. WOOTTON, R.J. Op. cit.
24. ПИЧУГИН, М.Ю., СИДОРОВ, Л.В., ГРИЦЕНКО, О.Ф. Указ. соч.
25. ПОДУШКА, С.Б. Указ. соч.
26. ПОДУШКА С.Б. Указ. соч.
27. ЗЮГАНОВ, В.В. Указ. соч.
28. ПОДУШКА, С.Б. Указ. соч.
29. ТРАВКИНА, Г.Л. Особенности оогенеза и динамики развития ооцитов у ротана-головешки (*Percottus glenii* Dub.) В: *Труды Биол. НИИ СПбГУ*, 1997, вып. 44, с.29-38.
30. НИКОЛЬСКИЙ, Г.В. *Теория динамики стада рыб*. Москва: Наука, 1965. 378 с.
31. ПИЧУГИН, М.Ю., СИДОРОВ, Л.В., ГРИЦЕНКО, О.Ф. Указ. соч.
32. ЕРШОВ, П.Н. Указ. соч.

Работа выполнена по фундаментальному проекту Института зоологии 15.817.02.12F

Prezentat la 14.04.2016