

ЛЕНИНГРАДСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА И ОРДЕНА ТРУДОВОГО
КРАСНОГО ЗНАМЕНИ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени А. А. ЖДАНОВА

На правах рукописи

СЕЛЮКОВ
Александр Германович

УДК 597.08.591.1.8

ООГЕНЕЗ И ОВАРИАЛЬНЫЕ ЦИКЛЫ ОЗЕРНОЙ ПЕЛЯДИ
Coregonus peled (Gmelin)
В ЕСТЕСТВЕННОМ АРЕАЛЕ И В УСЛОВИЯХ
ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

03.00.10 - иктиология

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Ленинград - 1987

Работа выполнена в лаборатории экспериментальной ихтиологии Биологического научно-исследовательского института ЛГУ и кафедре ихтиологии и гидробиологии Ленинградского ордена Ленина и ордена Трудового Красного Знамени государственного университета имени А. А. Жданова.

Научные руководители: доктор биологических наук

Г. М. Персов

кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
Д. А. Чмилевский

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор И. А. Баранникова
кандидат биологических наук
А. Г. Конрадт

Ведущая организация - кафедра ихтиологии Московского
государственного университета
им. М. В. Ломоносова

Защита с часов
на заседании дите
диссертаций еских
наук при Ле А. Жданова
(199164, Ле
С диссе
А. М. Горьког
Авторед

Ученый
специализи
доктор биос

Общая характеристика работы

Актуальность работы. Интенсивное освоение Западно-Сибирского региона, снижение численности естественных популяций сиговых рыб вследствие их усиленной эксплуатации и возросших масштабов нефтяных загрязнений требует оперативного решения проблемы рационального использования биологических ресурсов внутренних водоемов края, которая не может быть успешно разрешена без создания товарных хозяйств по разведению этих ценных рыб. В свою очередь, без знания особенностей развития воспроизводительной системы разводимых видов невозможно оценивать их репродуктивные потенции, успешно проводить работы по формированию маточных стад. Изучение гонадо- и гаметогенеза, выявление диапазона их адаптационной пластичности в раннем онтогенезе рыб, в течение которого осуществляется дифференцировка пола и закладываются основы потенциальной плодовитости, определяется актуальностью разработки вопросов, связанных с проблемой размножения рыб и становится необходимым для создания способов управления начальными этапами индивидуального развития.

Отличительной чертой репродуктивной системы рыб является ее высокая адаптационная пластичность, которая проявляется в различных экологических условиях /Мейен, 1944; Казанский, 1956, 1975; Баранникова, 1975, 1984; Кузьмин, 1975; Кошелев, 1978, 1984 и др./ и, в свою очередь, обусловлена видоспецифичностью полового цикла. Выявление чувствительных и устойчивых к действию различных экологических факторов фаз гаметогенеза, на которых возможна длительная задержка в развитии гонад у рыб при половом созревании, а также в ходе их сезонных циклических изменений имеет важное значение для проведения работ по регуляции этих процессов. Знание этого необходимо также для прогнозирования возможных направлений изменения продолжительности отдельных фаз оогенеза при акклиматизации и искусственном разведении рыб за пределами ареала. Сравнительный анализ репродуктивной функции рыб из естественных популяций и у интродуцированных позволяет оценивать результаты и предвидеть перспективы акклиматизации, предоставляет возможность приблизиться к пониманию механизмов адаптационной пластичности их воспроизводительной системы. Как и остальные сиговые, пелдь отличается высокой экологической пластичностью. Вместе с тем, данные по гаметогенезу этого вида из различных географических зон ограничены

ВНИРО
№ _____
Библиотека

фрагментарными сведениями по оогенезу и отсутствием достаточно подробной информации по овариальным циклам пеляди из естественно-го ареала и районов интродукции.

Цель работы. Изучение особенностей развития гонад и выявление диапазона экологической пластичности в оогенезе и овариальных циклах у пеляди - представителя рыб с единовременным осенне-зимним икротетанием, являющимся важным объектом промысла, разведения и акклиматизации.

Основные задачи. Для достижения поставленной цели необходимо было решить три основные задачи:

1. Изучить морфологические особенности половых клеток в оогенезе пеляди и проанализировать экологическую пластичность состояния ооцитов в пределах периодов преевителлогенеза и вителлогенеза.
2. Исследовать ранний гаметогенез и дифференцировку пола у пеляди в различных условиях содержания.
3. Сравнить особенности полового созревания и характер овариальных циклов озерной пеляди в естественном ареале (оз. Ендёрь бассейн р. Оби) и у интродуцированной на Северо-Запад РСФСР ("Ропша". Ленинградская область).

Научная новизна. Впервые изучены наиболее ранние стадии гаметогенеза пеляди и показаны особенности распределения половых клеток у личинок в постэмбриональный период. Продемонстрирована зависимость сроков анатомической и цитологической дифференцировки пола, формы звания фонда ооцитов и корреляции между ростом рыб и уровнем развития яичников от экологических условий. Впервые на основании детального сравнительного анализа оогенеза и овариальных циклов пеляди из водоемов естественного ареала и Северо-Западной зоны РСФСР дана оценка относительной экологической пластичности различных фаз развития ооцитов и ее роли в варьировании сроков полового созревания и полового цикла самок пеляди. Показано, что изменение темпов созревания самок пеляди обусловлено пластичностью процессов, происходящих не только в преевителлогенный, но также в оогониальный и начальный трофоплазматический периоды оогенеза. Сокращением продолжительности, главным образом, фаз вакуолизации у пеляди в новом ареале достигается ее созревание в двухлетнем возрасте.

Практическое значение. Результаты настоящей работы могут быть использованы в условиях прудовых сиговых хозяйств различных географических зон страны, в которых регулированием температурного

режима и кормовой базы можно управлять сроками наступления цитологической дифференцировки пола и формировать величину фонда половых клеток. Созданием в прудах определенной кормовой базы можно регулировать темп вителлогенеза как при половом созревании, так и в ходе овариального цикла половозрелых рыб. Знание особенностей раннего гаметогенеза и характера половых циклов пеляди в естественном ареале и районах акклиматизации является основой для совершенствования и разработки принципиально новых форм искусственного разведения сиговых рыб (гиногенез, массовая стерилизация молоди и др.). Выявление корреляции между ростом рыб и темпом гаметогенеза позволяет производить оперативную оценку состояния гонад у разновозрастной молоди пеляди. Результаты проведенного исследования могут быть использованы для прогнозирования отклонений, возникающих при акклиматизации пеляди в новых регионах.

Материалы настоящей работы используются при чтении курса лекций по экологической физиологии гидробионтов на кафедре ихтиологии и гидробиологии ЛГУ, в курсах лекций по экологии и биогеографии в Пермском университете и по эмбриологии рыб на кафедре гидробиологии и ихтиологии Тюменского государственного университета.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 7 работ.

Апробация работы. Основные положения диссертации доложены на II региональном совещании гидробиологов Урала (Пермь, 1983), на конференции молодых ученых ЛГУ, посвященной 40-летию Победы (апрель, 1985), на III Всесоюзном совещании по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб (Тюмень, 1985), на VII Всесоюзном совещании эмбриологов (Ленинград, 1986), на научных семинарах кафедры ихтиологии и гидробиологии ЛГУ, лаборатории экспериментальной ихтиологии БиНИИ, кафедры гидробиологии и ихтиологии Тюменского государственного университета.

Структура и объем работы. Диссертация общим объемом 237 страниц состоит из введения, глав, характеризующих материал и методы исследования и физико-географические особенности водоемов, трех глав собственных результатов с обзором литературы и обсуждением в каждой, выводов и практических рекомендаций. Работа изложена на 134 страницах машинописного текста, содержит 131 иллюстрацию, в том числе 17 таблиц, 26 графиков и схем и 88 микрофотографий. Список использованной литературы составляет 323 источника, в том числе 75 иностранных.

Глава I. Материал и методика

Материал собирали в естественном ареале пеляди - оз. Ендырь-Согомский (подзона заболоченной низины Приобь), в сиговом питомнике (ТСП) на юге Тюменской области (заболоченная многоозерная южнотаежная равнина) и в местах интродукции этого вида в Ленинградской области - ЦЭС "Ропша" (жнотаежная подзона Прибалтийской многоозерной равнины).

Сборы ичинок у неполовозрелых и достигших половой зрелости самок пеляди на оз. Ендырь проводили во все сезоны годового цикла в 1981-1984 гг. (215 экз.) и ЦЭС "Ропша" - в 1983-1985 годах (109 экз.). Для изучения развития гонад и формирования фонда половых клеток у личинок, мальков и сеголеток пеляди в нагульном пруду Тюменского сигового питомника было собрано 63 особи (1984 г.), в "Ропше" - 330 экз. (1983-1985 гг.). В "Ропше" молодь пеляди росла в нагульных прудах в садке, установленном в холодноводном пруду (опытная партия).

Материал обрабатывали согласно общепринятым ихтиологическим /Правдин, 1966/, гистологическим /Роскин, 1951; Ромейс, 1953/ и гистохимическим /Пирс, 1962; Кисели, 1962; Лилли, 1969/ методикам. В качестве фиксаторов использовали смеси Буэна, Карнуа, Чиаццио и 10% нейтральный формалин. Срезы окрашивали железным гематоксилином и азан по Гейденгайну, для обнаружения нуклеиновых кислот использовали реакцию Фельгена и окраску по Унна, для полисахаридов - ШИК-реакцию, липиды выявляли суданом III и суданом черным Б.

Пространственно-временное распределение первичных половых клеток (ППК) и гониев анализировали на серийных продольных и поперечных срезах личинок и мальков. При уточнении локализации половых клеток в качестве ориентира были выбраны туловищные миомеры. При изучении особенностей формирования фонда половых клеток у сеголеток пеляди, выращиваемых в различных условиях, рассчитывали соотношение (в %) разных стадий развития половых клеток на срезах обеих гонад у трех-семи особей для каждого срока фиксации. Чтобы избежать ошибки, возникающей при учете разноразмерных клеток на гистологических препаратах, были вычислены поправочные коэффициенты для оогониев, ооцитов ранней профазы мейоза и периода превителлогенеза.

Связь между уровнем развития ичинок /Смирнов, 1983/ - диаметром старшей генерации, - и размерами рыб оценивали по коэффициенту корреляции Брава-Пирсона /Терентьев, Ростова, 1977/.

Для более детальной характеристики ичинок III стадии зрелости были введены три подстадии: IIIa - ооциты старшей генерации (ОСГ) находятся в фазе вакуолизации цитоплазмы; IIIб - в цитоплазме ОСГ отмечаются мелкие желточные гранулы (фаза накопления мелкочернистого желтка); IIIв - в вителлогенных ооцитах появляются скопления крупных желточных гранул (фаза интенсивного накопления желтка).

Для анализа соотношения (в %) вителлогенных ооцитов разных фаз развития их подсчитывали на серийных поперечных срезах среднего участка ичинок, по толщине в 4-5 раз превышающего диаметр наиболее крупных ооцитов.

Темп вителлогенеза для вителлогенных ооцитов оценивали по формуле:

$$\frac{\Delta V - \Delta V_0}{\Delta V_0 \cdot \Delta T} \cdot 100\%$$

где ΔV_0 и ΔV - средние значения разности объемов ооцитов и их ядер в начальной и конечной точке наблюдений; ΔT - временной интервал (сутки).

В работе было использовано 742 экземпляра пеляди, гонады 507 особей послужили материалом для гистологических и гистохимических исследований. Данные биологического анализа и измерений на гистологических препаратах обрабатывали статистически.

Глава 2. Особенности морфологии половых клеток пеляди

Описание морфологии ППК у рыб выполнено преимущественно на осетровых, лососевых и карповых /Персов, 1966, 1975; Вивьен, 1968; Турдаков, 1969; Robertson, 1953; Lebrun a.o., 1982 и др./ . Такая крупная группа лососевидных рыб, как сиговые, выделяемая в последнее время в ранг семейства /Решетников, 1980/, оказалась слабо изученной в этом отношении. За исключением отрывочных данных /Леманова, 1965; Гоголева, 1983/, не было обнаружено других сведений о морфологии ППК у сиговых рыб.

У пеляди первичные половые клетки имеют крупные размеры ($D = 13,9 \pm 0,1$ мкм, $d = 9,4 \pm 0,1$ мкм). В ядрах присутствуют одно-два пиронинофильных ядрышка, вокруг которых располагаются хромосомы. В перинуклеарной области отмечается слабая базофилия, а перед вступлением ППК в митотический цикл базофильной становится вся цитоплазма.

На этапе вылулления у предличинки пеляди все половые клетки представлены ППК, находящимися в состоянии миграции в область за-

чатка гонад. Они встречаются под вольфовыми протоками на протяжении 7-40 туловищных миомеров. Среднее количество ПНК составляло $26,7 \pm 2,4$ (10-42), а их наибольшее число (78,1%) приходилось на участок от 13 до 26 миомера. По завершении концентрации основной массы ПНК и их перехода к митотическим делениям половые клетки локализовались в области 10-38 миомеров. Их наибольшее количество (81%) было сосредоточено между 13 и 24 миомерами. Максимальное количество гониальных клеток (81,5%) отмечали в участке с 13 по 22 миомер; при этом в краниальном отделе гонад присутствовали одиночные ПНК. Характер распределения половых клеток в гонадах пеляди на ранних этапах оогенеза показан на рис.1.

В ядрах оогониев отмечается от одного-двух до трех-четырех ядрышек; цитоплазма оогониев слабо базофильна. В ооцитах стадии лептотены первичное ядрышко расположено в центре ядра или несколько эксцентрично. В цитоплазме ооцитов данной стадии обнаруживается незначительное скопление базофильных частиц.

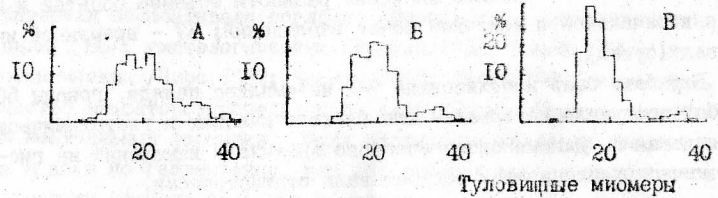


Рис.1. Динамика распределения половых клеток у личинок и мальков пеляди

- А - при вылуплении; Б - при вступлении ПНК в митозы;
- В - после завершения концентрации и перехода к митозам большей части ПНК.

В ядрах ооцитов стадии зиготены на противоположном от "синаптического клубка" полюсе отмечаются глыбки гетерохроматина, выявляемые реакцией Фельгена. В пахитене объем гетерохроматического тельца (экстра-ДНК) увеличивался. Авторы, описавшие ооциты данной стадии у сиговых /Лапицкий, 1949; Кузьмин, 1967, 1969; Кузьмин, Крупкин, 1976; Михайличенко, 1983/, гетерохроматическое тельце не отмечали, хотя его описывали у других видов рыб и амфибий /Чмилевский, 1971; Чмилевский, Райкова, 1976; Chouinard, 1963; Gall, 1969; Vlad, 1976 и др./ . В ядрах ооцитов, вступающих в стадию диплотены, глыбки гетерохроматина распределя-

ются под ядерной оболочкой и в контакте с ними начинают формироваться краевые ядрышки.

В течение периода превителлогенеза отмечается последовательное изменение структуры цитоплазмы, отражающее уровень цитоморфологической дифференцировки половых клеток. Такие изменения соответствовали размерам ооцитов, на основании чего были выделены три размерные группы.

Превителлогенные ооциты первой размерной группы диаметром от 18-19 до 32, $1 \pm 0,5$ мкм характеризуются светлой гомогенной цитоплазмой, в ядре имеется первичное ядрышко и начинают появляться краевые. Цитоплазма ооцитов второй размерной группы (32, $1 \pm 0,5$ - 104, $0 \pm 0,7$ мкм) имеет отчетливо выраженную зернистую структуру. В зимний период в ней формируются участки, дающие более интенсивную окраску на РНК, характер конфигурации которых отличается значительной вариабельностью. По мере дальнейшего роста половых клеток - третья размерная группа (104, $0 \pm 0,7$ - 172, $0 \pm 2,1$ мкм) периода превителлогенеза, - их цитоплазма вновь становится гомогенной и в ней формируется "желточное ядро". В зимний период в ооцитах третьей размерной группы появляется слабо выраженная сетчатость цитоплазмы.

Таким образом, у пеляди ооциты I и 3 размерных групп по морфологическим особенностям цитоплазмы соответствуют ооцитам I и 4, а второй - 2 и 3 ступеней протоплазматического роста у других лососевидных рыб /Персов, 1966; Кузнецов, 1975, 1986; Мурза, Христофоров, 1982, 1984 и др./.

У пеляди в цитоплазме превителлогенных ооцитов во все сезоны года присутствуют жировые капли, количество которых возрастает в конце лета. Возможно, их появление связано с повышением уровня липидного обмена в организме в тот период, когда у рыб умеренных и высоких широт он максимален /Шатуновский, 1980/.

Выявлено варьирование размеров превителлогенных ооцитов, вступающих в фазу вакуолизации цитоплазмы в разное время года: в зимне-весенний период кортикальные вакуоли появляются в более крупных ооцитах, чем в летний. Несколько раньше или почти одновременно с ними в перинуклеарной цитоплазме начинает формироваться кольцо липидных капель. Разновременность появления липидных капель и кортикальных вакуолей показана также у омуля /Смирнова-Залуни, 1971/, что, вероятно, отражает относительную незави-

симость этих процессов и свидетельствует о пластичности начальных этапов периода вителлогенеза у сиговых рыб.

Глава 3. Развитие половых желез у сеголеток пеллди в различных условиях выращивания

Рядом исследователей показано, что сроки дифференцировки пола у лососевидных рыб находятся в определенной связи с температурой воды /Магомедов и др., 1979; Захарова, Чмилевский, 1984; Lebrun a. o., 1982 и др./. При этом анатомическая дифференцировка пола, как правило, предшествует цитологической /Персов, 1982; Леманова, 1965; Статова, Томнатик, 1970/.

В условиях ТГИ (температура воды 18-22°C, плотность посадки 23,8 тыс.шт./га) у пеллди в 54 суток при средней массе 0,9±0,03 г на латеральной поверхности гонад формировались впячивания (борозды) - признак анатомической дифференцировки по типу яичников. Цитологическая дифференцировка пола - появление ооцитов стадии лептотены и зиготены, - начиналась в возрасте от 54 до 70 суток.

Молодь, выращиваемая при температуре воды 17-20°C, низкой плотности посадки (2,5 тыс.шт./га) и, следовательно, в более благоприятных условиях нагула в "Ропше", имела более высокий темп роста - в 55 суток рыбы достигали 3,3±0,10 г. У таких особей отмечали почти одновременное прохождение анатомической и цитологической дифференцировки пола в женском направлении.

У сеголеток опытной партии, содержащихся в течение всего вегетационного периода в садке ("Ропша") при малом количестве корма и температуре воды 9-13°C, ПНК переходили к митозам только в 30-33 суток, хотя их концентрация еще не завершилась. В 59 суток у мальков в гонадах отмечали только оогонии, а у наиболее крупной особи (0,11 г) начиналась анатомическая дифференцировка по типу яичников. В возрасте 87 суток в гонадах самок массой 0,15±0,04 г появлялись ооциты стадии лептотены и зиготены. Начало цитологической дифференцировки пола у большинства особей отмечали в 103 суток и более (август).

Таким образом, если сроки анатомической дифференцировки гонад более тесно связаны с возрастом, то наступление цитологической дифференцировки пола в большей степени зависит от условий выращивания и массы рыб.

У молоди пеллди фонд половых клеток - совокупность оогониев,

Таблица. Показатели состояния яичников у сеголеток пеллди из различных условий выращивания в конце периода нагула (сентябрь, 1984 г.)

Место сбора	Возраст, сутки	Длина, мм	Масса, г	Общ. кол-во половых клеток на срезе	Оогонии		Превит. ранней фазы		Д. зод. старшей генерации, %
					Мит. фазы	Инд. фазы	Мит. фазы	Инд. фазы	
					%	%	%	%	г. л. D
Тменский сиговый питомник	138	101±3,7	10,6±1,24	131,7±12,5	31,1	44,7	24,2	137,0±4,5	+0,421
		(12)X	(12)	(3)	0,53			(8)	(8)
нагуль-ный пруд	148	196±1,6	96,8±3,9	231,7±40,1	33,0	34,8	27,2	122,3±2,01	+0,651
		(9)	(9)	(5)	1,21			(7)	(7)
"Ропша" садок	152	52±2,0	1,4±0,2	75,9±20,1	43,6	45,5	10,9	149,1±2,0	+0,100
		(8)	(8)	(3)	1,13			(5)	(5)

X - Во всех вариантах P > 0,05, что связано с малой выборкой.
XII - в скобках указано число рыб.

ооцитов ранней профазы мейоза и периода превителлогенеза, - формировался в течение летних месяцев, а в конце периода нагула уровень развития личинок у сеголеток из различных условий выращивания значительно различался (табл.). Гонады однолетних самок из "Ропши", имевших высокий темп роста, были наиболее развитыми, чем у молоди из сравниваемых вариантов - относительно большое количество половых клеток всех генераций и крупные размеры ОСГ. Возрастание митотического индекса с 0,87% в августе до 1,21% - в сентябре, очевидно, объясняется формированием новой генерации половых клеток. У этих рыб обнаруживается также положительная корреляция между длиной тела и размерами ОСГ ($r_{1,p}$). У сеголеток из Томенского питомника с низким темпом роста личинки были менее развитыми, отмечена и низкая корреляция размеров тела с уровнем развития гонад. Самки опытной партии с самым низким темпом роста имели и наименее развитые личинки - половые клетки представлены преимущественно оогониями и ооцитами ранней профазы мейоза, а корреляция между длиной тела и средним диаметром ооцитов старшей генерации не прослеживается: +0,10. У тугорослых особей (14 экз.) из нагульного пруда в "Ропше" массой 8,3±0,3 г в возрасте 158 суток (октябрь, 1985 г.) коэффициент корреляции составлял +0,13.

Таким образом, у сеголеток пеляди с низким темпом роста из разных географических зон отмечалось медленное развитие гонад, незначительное количество половых клеток всех генераций, а корреляция размеров тела и уровня развития личинок была слабо выражена или отсутствовала.

Глава 4. Половое созревание и овариальные циклы озёрной пеляди

В естественном ареале самки пеляди достигают половой зрелости в 2+-6+ /Бурмакин, 1953; Москаленко, 1955; Дормидонтов, 1969, 1974; Полимский, 1971; Крохалевский, 1983 и др./; в водоемах вселения возраст достижения половой зрелости может сокращаться и самки созревают в 1+-3+ /Кузьмин, 1963, 1967, 1975; Мухачев, 1965; Карасев, 1960 и др./.

В озере Ендырь у годовалых самок пеляди личинки находились во II стадии зрелости - О С Г были во 2 размерной группе превителлогенеза. У части двухлеток (1+) в конце нагульного периода наиболее крупные ооциты вступали в фазу вакуолизации цитоплазмы, а в двухгодовалом возрасте в них начиналось накопление желтка. У трех-

леток в августе происходил интенсивный вителлогенез и в ноябре-декабре эти самки вступали в нерестовое стадо. Большая часть пеляди в маточном водоеме достигала половой зрелости в четырехлетнем (3+) возрасте. Увеличение продолжительности полового созревания происходило за счет удлинения периода превителлогенеза с 12-13 (у рыб, созревающих в 2+) до 23 месяцев. При этом ОСГ вступали в фазу вакуолизации цитоплазмы в течение лета предшествующего году нереста. То же отмечалось и для обской полупроходной пеляди /Крохалевский, 1983/. Незначительное число самок созревает в 4+, что вызывается замедлением развития ооцитов периода превителлогенеза и фазы вакуолизации цитоплазмы.

У самок пеляди из "Ропши", отличавшихся высоким темпом роста на первом году, в годовалом возрасте (май) ОСГ вступали в фазу вакуолизации цитоплазмы; в летний период в них интенсивно накапливался желток и в октябре ооциты достигали дефинитивных размеров. Такие двухлетки созревали в декабре. Наиболее рано созревающим самкам ендырской пеляди по уровню развития личинок соответствовали особи ропшинского стада, созревающие в 2+. У них в течение второго вегетационного периода ОСГ вступали в фазу вакуолизации цитоплазмы. Если переход в данное состояние происходил в начале лета, то осенью в цитоплазме ОСГ у двухлеток (1+) появлялись глубокие желтки; если этот переход приходился на осенний период, то в течение зимы ооциты оставались в фазе вакуолизации, а накоплению желтка приступали весной при размерах 212-340 мкм. Интенсивный вителлогенез происходил в течение всего лета и в декабре трехлетки (2+) достигали половой зрелости.

У части одно- и двухлетних самок в "Ропше" отмечали задержку в развитии личинок на этапе цитологической дифференцировки. Очевидно, такие самки могут созревать не ранее четырехлетнего (3+) возраста.

Таким образом, у наиболее рано созревающих самок пеляди в "Ропше" (в 1+) ускорение полового созревания, по сравнению с рыбами, созревающими в 2+, достигалось за счет сокращения продолжительности превителлогенеза с 12-13 месяцев до 10 и фазы вакуолизации - с 5-9 до 1,5-2 месяцев. У таких самок длительность превителлогенеза составляет 60,6% (от общей продолжительности превителлогенеза и вителлогенеза периодов), фазы вакуолизации - 12,1%, а накопления желтка - 27,3%. Как в естественном ареале, так и в "Ропше" у рыб, созревающих в 2+, происходит относительное сокращение

превителлогенеза (42,8-46,4%), вследствие увеличения длительности фаз вакуолизации (16,1-35,7%) и накопления желтка (21,4-37,5%). У самок, созревающих в 3+, относительная длительность превителлогенеза увеличивается до 56,1%, а фаз вакуолизации и накопления желтка снижается соответственно до 24,4% и 19,5%.

В состоянии яичников пеляди из "Ропши" в ходе овариального цикла отмечены существенные различия с таковыми у самок естественной популяции как сразу после нереста, так и в течение зимнего периода, а также во время летнего нагула.

У ендырской пеляди после нереста (ноябрь) яичники переходили в VI-II, а у большей части - в VI-IIIa стадии зрелости. Старшая генерация у первых - ооциты 3 размерной группы периода превителлогенеза, у вторых - фазы вакуолизации цитоплазмы. Переход "выбывших" яичников в VI-II стадии зрелости отмечался и у других сигонных /Иванова, 1974, 1980; Кузьмин, Крупкин, 1976; Халатян, 1985/.

После искусственного получения икры у пеляди в "Ропше" старшей генерацией половых клеток в яичниках были ооциты фазы вакуолизации (стадия VI-IIIa), а в цитоплазме части ОСГ у некоторых особей уже отмечались желточные зерна - VI-IIIb стадия зрелости. Такая вариабельность в состоянии вителлогенных ооцитов в яичниках после нереста свидетельствовала о некоторой асинхронности в период формирования фонда половых клеток, предназначенных к вымету в предстоящий нерестовый сезон.

В течение зимнего периода в яичниках пеляди осуществлялась резорбция опустевших фолликулов и неовулировавших яйцеклеток, одновременно происходило развитие ОСГ. В феврале у одних самок пеляди естественной популяции 16,4% вителлогенных ооцитов составляли половые клетки, приступившие к накоплению мелкозернистого желтка; в яичниках других рыб ОСГ находились в самом начале фазы вакуолизации цитоплазмы. Старшей генерацией половых клеток у ропшинской пеляди были ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы и только в некоторых (5,4%) отмечались желточные гранулы. По-видимому, низкий темп вителлогенеза у самок пеляди из "Ропши" обусловлен неблагоприятными условиями зимовки - не только низкими температурами воды, но и отсутствием корма, - тогда как ендырская пелядь продолжала питаться и зимой.

В начале вегетационного периода у самок в оз. Ендырь (конец мая) и у рыб из зимовального пруда в "Ропше" (конец апреля) относительное количество ооцитов фазы накопления желтка возрастало

соответственно до 42,7% и 35,0%. Вместе с тем, длительный период низких температур в естественном ареале обуславливает большую продолжительность резорбционных процессов в яичниках - до августа. У самок ендырской пеляди наиболее интенсивный вителлогенез отмечался в конце лета (рис. 2) и относительное количество ооцитов фазы интенсивного накопления желтка в это время увеличивалось до 94,1%.

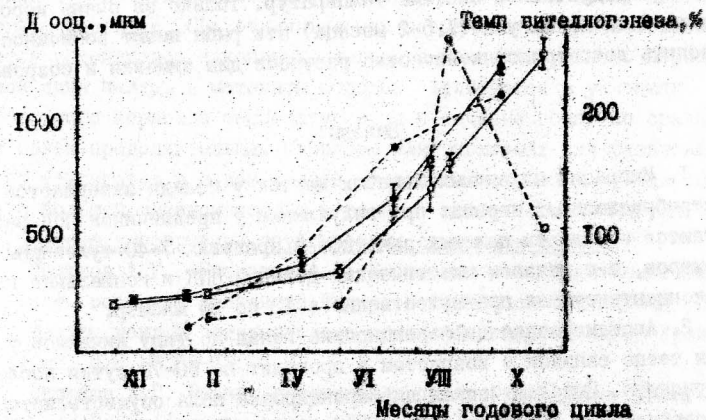


Рис. 2. Размеры ооцитов старшей генерации (—) и темп вителлогенеза (---) в овариальном цикле пеляди оз. Ендырь (o) и в "Ропше" (e)

В яичниках пеляди из "Ропши" при повышении температуры воды в начале лета (май-июнь) завершались восстановительные процессы и уже в июле интенсивно проходил вителлогенез. К октябрю количество ооцитов фазы интенсивного накопления желтка достигало 90%, фазы вакуолизации цитоплазмы - 9,9%, а в цитоплазме некоторых (0,1%) отмечались мелкие желточные гранулы. В конце ноября в оз. Ендырь и в начале-середине декабря в условиях "Ропши" самки переходили в нерестовое состояние.

Таким образом, если у пеляди в естественном ареале в зимний период резорбционные процессы в яичниках замедлены, то у "ропшинской", кроме того, значительно замедляется ход вителлогенеза. Напротив, с наступлением вегетационного периода (в условиях Северо-Запада РСФСР на месяц раньше, чем в естественном ареале) у рыб из "Ропши" быстрее проходят восстановительные процессы, а интенсив-

ный вителлогенез осуществляется в течение всего периода нагула. У ендырской пеляди регенерационные процессы в яичниках продолжают более длительное время, а наиболее интенсивный вителлогенез начинается в конце лета, когда ОСГ быстро достигают таких же размеров, как у самок в "Ропше". Такой характер вителлогенеза, по-видимому, обусловлен особенностями экологии размножения сиговых в водоемах высоких широт с продолжительным периодом неблагоприятных для развития репродуктивной системы температур. Только за очень короткий период летнего нагула (1,5-2 месяца) эти рыбы имеют возможность накопить достаточное количество ресурсов для зимовки и созревания.

Выводы

1. Миграция первичных половых клеток у пеляди завершается в постэмбриональный период: при выдуплении у предличинок ПНК располагаются в области половых зачатков в пределах 7-40 туловищных миомеров, а с началом митотических делений ПНК и гониальные клетки концентрируются преимущественно с 13 по 24 миомер.

2. Анатомическая дифференцировка гонад по типу яичников у пеляди тесно связана с возрастом и проходит на 50-70 сутки после выдупления. Цитологическая дифференцировка пола осуществляется одновременно с анатомической у рыб с высоким и замедляется на 1-2 месяца у особей с низким темпом роста.

3. В ходе превителлогенеза в ооцитах пеляди изменяется степень базофилии цитоплазмы, что отражает уровень их цитоморфологической дифференцировки; "зоны накопления РНК" являются сезонными образованиями - формируются в зимний период и исчезают в летний.

4. Приуроченность образования липидных включений в цитоплазме ооцитов к летнему периоду и отсутствие строгой последовательности в появлении зоны липидных капель и кортикальных вакуолей в ооплазме свидетельствует об экологической пластичности начального этапа вителлогенеза у этого вида.

5. Условия выращивания влияют на темп роста превителлогенных ооцитов, величину и состав фонда половых клеток у сеголеток пеляди, вызывая увеличение этих показателей при повышении температуры воды и удлинении вегетационного периода. У сеголеток с высоким темпом роста уровень развития яичников находится в тесной связи с размерами тела, корреляция между этими показателями у медленно-растущих особей отсутствует.

6. Возраст полового созревания самок озёрной пеляди в естественном ареале обусловлен вариабельностью превителлогенеза - от 12-13 до 23 месяцев, - и фазы вакуолизации цитоплазмы (5-10 месяцев). Ускорение созревания интродуцированной пеляди в двухлетнем (I+) возрасте связано с сокращением превителлогенеза до 9 и фазы вакуолизации цитоплазмы - до 1,5-2 месяцев.

7. Для овариального цикла ендырской пеляди характерна большая длительность восстановительных процессов в яичниках после нереста, медленное развитие ОСГ; отличительной особенностью вителлогенеза является интенсивное накопление желтка в конце нагульного периода. Половой цикл пеляди в маточном водоеме реализуется в условиях значительного перепада температур воды в течение года, по сравнению с более продолжительным периодом благоприятных для развития ооцитов температур в новом ареале, где вителлогенез у пеляди происходит с большей интенсивностью в течение всего периода нагула.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Селюков А.Г., Уканов А.Л. Биологическая характеристика и особенности оогенеза пеляди оз. Ендырь в летне-осенний период 1981 года // Тезисы докл. II регионального совещания гидробиологов Урала. Пермь, 1983. Ч. II. С. 62-63.

2. Селюков А.Г. Ранний гаметогенез пеляди *Coregonus peled (Gmelin)* // Вестн. Ленингр. ун-та. 1985. №17. С. 26-32.

3. Селюков А.Г. Оогенез и овариальные циклы пеляди в естественном ареале и в условиях Ленинградской области // Тезисы докл. III Всесоюз. совещ. по биологии и биотехн. разведен. сиговых рыб. Тюмень, 1985. С. 144-147.

4. Селюков А.Г., Чмилевский Д.А. Первичные половые клетки и дифференцировка пола в раннем оогенезе пеляди // Тезисы докл. III Всесоюз. совещ. по биологии и биотехн. развед. сиговых рыб. Тюмень, 1985. С. 148-150.

5. Селюков А.Г. Оогенез и половые циклы самок пеляди *Coregonus peled (Gmelin)* озера Ендырь (бассейн Оби) // Вопр. ихтиологии. 1986. Т. 26, вып. 2. С. 294-302.

6. Селюков А.Г., Чмилевский Д.А. Динамика распределения первичных половых клеток и особенности дифференцировки пола у пеляди // Тезисы докл. VII Всесоюз. совещ. эмбриологов. Ленинград, 1986. С. 29.

7. Мостовская В.А., Селюков А.Г., Полякова Л.А. Гиногенез и репродуктивная система у пеляди // Об. научн. трудов ГосНИОЖ. 1986. Вып. 253. С. 131-133.

Селюков