

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМИТЕТ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ ПО РЫБОЛОВСТВУ

ФГУП «ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ИНСТИТУТ РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ» (ВНИРО)

На правах рукописи
УДК 597.593.4: 597-114.78

Пьянова Светлана Владимировна

**ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ
ПИЛЕНГАСА *Mugil soiuu Basilewsky, 1855*,
АККЛИМАТИЗИРОВАННОГО В ВОДОЕМАХ
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ.**

Специальность 03.00.10 – Ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва, 2002

Работа выполнена в ФГУП "Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии" (ВНИРО)

Научный руководитель: доктор биологических наук
Е.В. Микодина

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Г.И. Рубан
кандидат биологических наук
Н.Г. Емельянова

Ведущее учреждение: кафедра биоэкологии и ихтиологии Московской государственной технологической академии

Защита состоится "20" декабря 2002 г. в 11 часов на заседании Специализированного Совета Д 307.004.01 при Всероссийском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)

Автореферат разослан "19" ноября 2002 г.

Ученый секретарь

Специализированного Совета, канд. биол. наук

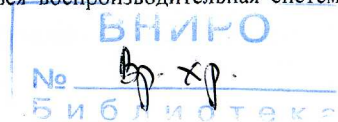
Т.Б. Агафонова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Строение различных звеньев репродуктивной системы рыб, в том числе их половых желез - одна из значимых проблем ихтиологии. Исследования закономерностей гаметогенеза и строения половых клеток рыб, необходимы как для решения задач рыборазведения, так и сохранения естественных популяций ценных промысловых рыб и приобретают особую важность в современных изменяющихся экологических условиях среды их обитания. Эти работы крайне важны для рыб - акклиматизантов, обитающих в новых для них водоемах и климатических зонах, где являются объектами разведения, выращивания и промысла.

В водоемах России имеется несколько видов рыб - акклиматизантов, ставших объектами отечественного рыбного хозяйства, и в их числе дальневосточная кефаль пиленгас (*Mugil soiuy Bastilewsky, 1855*). Этот вид к концу 80-х - началу 90-х годов прошлого века широко освоил водоемы южных морей Европейской части России и натурализовался в новых условиях обитания. Высокая численность вновь сформированной популяции этого вида позволила ему стать в Азово-Черноморском бассейне одним из промысловых объектов (Воловик, 2001), ОДУ которого по России на 2002-2005 гг. составляет 3, 5 тыс. т.

В соответствии с теорией акклиматизации А. Ф. Каревич (1998) у рыб-акклиматизантов формируются адаптации к новым условиям обитания, что находит отражение в строении и функционировании их системы воспроизводства. Дополнительный вклад вносят различные неблагоприятные факторы среды, которые отрицательно сказываются на строении половых желез (Кошелев, 1968; Никольский, 1974; Попова, 1977; Романов, 1990; Лукин, Кашулин, 1991; Белова и др., 1993; Решетников, 1994, 1995; Савваитова и др., 1995; Акимова, Рубан, 1996; Корниенко и др., 1998; Белова и др., 1998; Павлов и др., 1999; Емельянова и др., 2000; Рубан, 1999; Белова и др., 2001). Современная экологическая ситуация в Азовском и Черном морях неблагоприятна для гидробионтов, и особенно, для новых в этих водоемах видов рыб. Наиболее уязвимой мишенью, подверженной воздействию неблагоприятных факторов среды, может оказаться воспроизводительная система.



Ранняя диагностика различных нарушений в строении половых желез и клеток рыб возможна с использованием примененного нами гистологического метода.

Ряд аспектов гаметогенеза пиленгаса из дальневосточных водоемов, а также ареала вселения, были предметом исследования на разных этапах его акклиматизации (Куликова и др., 1993; Моисеева, 1985, 1987, 1994; Моисеева, Любомудров, 1997), однако у молодежи эти проблемы не изучали. После натурализации вселенца, особенности протекания оо- и сперматогенеза пиленгаса практически не известны, в том числе в российских территориальных водах Азовского моря и причерноморских лиманов, различающихся по гидрохимическим условиям. Особое значение эти работы приобретают в настоящее время в период интенсивного воздействия промысла на самовоспроизводящуюся популяцию интродуцента пиленгаса.

Цель и задачи работы. Цель работы – выявление особенностей репродуктивной системы у пиленгаса из дальневосточных водоемов и различных регионов ареала акклиматизации в связи с адаптацией к новым условиям обитания на фоне интенсивной промысловой эксплуатации.

Для ее достижения были поставлены следующие задачи:

1. провести анализ имеющихся данных литературы по биологии размножения, строению половых желез пиленгаса из естественного ареала и водоемов вселения за период, предшествующий началу наших исследований;
2. исследовать анатомию и морфофизиологические показатели гонад и печени у самок и самцов пиленгаса из российских и украинских вод Черного и Азовского морей;
3. изучить гистологическое строение половых клеток самцов и самок, в том числе молодежи, пиленгаса из Азово-Черноморского бассейна в разные периоды полового цикла;
4. сравнить строение гонад и половых клеток особей из естественного дальневосточного ареала и водоемов акклиматизации в современный период;
5. выявить особенности роста и созревания вителлогенных ооцитов и уточнить характер нереста пиленгаса в ареале акклиматизации;

6. оценить наличие и количество аномалий органов и тела у разновозрастного пиленгаса из разных районов обитания;
7. проанализировать связь между патологиями строения тела и внутренних органов с состоянием экологии среды обитания в ареале акклиматизации.

Научная новизна. Впервые описано формирование и строение половых желез у неполовозрелых самок и самцов черноморского пиленгаса (сеголетки, годовики, двухгодовики). Проведено сравнение особенностей строения гонад разных стадий зрелости и половых клеток у самок и самцов пиленгаса из естественных водоемов и ареала акклиматизации в период активного промыслового освоения этого вида в Азово-Черноморском бассейне. Установлено, что в ареале акклиматизации у пиленгаса более крупные ооциты и выше плодовитость. Впервые описано наличие гигантских ядрышек в ооцитах периода цитоплазматического роста пиленгаса из различных районов обитания, охарактеризованы тип нереста и гермафродитизма пиленгаса. Выявлено, что аномалии семенников и печени, а также тела имеются у пиленгаса во всех регионах обитания, однако в Азово-Черноморском бассейне их количество наибольшее.

Практическое значение. Настоящая работа является частью мониторинговых исследований биологии пиленгаса в ареале интродукции. Ее результаты положены в основу банка данных по репродуктивной биологии пиленгаса в Азово-Черноморском бассейне. Полученные нами результаты позволяют точнее определять стадию зрелости гонад самцов и самок, что особенно важно при искусственном воспроизводстве пиленгаса. Выявленные аномалии строения его тела и органов следует использовать в качестве индикаторов оценки здоровья популяции вселенца в сложных экологических условиях Азово-Черноморского бассейна.

Апробация работы. Основные положения диссертационной работы доложены на национальных и международных научных форумах: 9-й Международной конференции по болезням рыб и моллюсков (Греция, о. Родос, 1999); IV Чешской ихтиологической конференции (Чехия, г. Водняны, 2000), Международной конференции "Aqua 2000" (Франция, г. Ницца, 2000), Международной конференции по биологическим основам устойчивого развития прибрежных морских экосистем (г. Мурманск, 2001), Межрегиональной конференции "Морфологические и

физиологические особенности гидробионтов" (Москва, 2002). Материалы диссертации были использованы в годовых отчетах ВНИРО за 1998-2001 гг.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 9 работ.

Объем и структура текста. Диссертация содержит 194 страниц машинописного текста, 40 рисунков, 30 таблиц. Она состоит из введения, обзора литературы, материала и методов исследования, результатов исследования, выводов и списка литературы. Список цитируемой литературы включает 386 названий, из которых 29 работ на иностранных языках.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.

В главе приведены сведения по биологии дальневосточной кефали пиленгаса: экологии, распространению в современный период, миграциям, питанию, росту, созреванию, нересту и плодовитости. Дан анализ литературных данных об истории акклиматизации пиленгаса из водоемов Дальнего Востока в водоемы европейской части России (Казанский, 1966, 1971, 1997; Казанский, Старушенко, 1980, 1984; Семенов, 1992) и о его натурализации в новых условиях Азово-Черноморского бассейна (Глубоков, 1994; Микодина, 1994; Орлов, 1997; Пряхин, 1997; Воловик, Пряхин, 1997, 2000; Воловик, 1998; Воловик, 2001; Смирнов и др., 2000). Большое внимание в обзоре уделено изученным особенностям развития и функционирования воспроизводительной системы пиленгаса (Казанский, 1968; Шкарина и др., 1990; Моисеева и др., 1987; Моисеева, Любомудров, 1997), а также последствиям воздействия антропогенных факторов на рыб в целом, их органы и системы, а также ткани и клетки.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ ИССЛЕДОВАНИЙ.

Выбор мест исследования был обусловлен необходимостью сравнительного анализа морфофизиологических показателей и строения воспроизводительной системы пиленгаса в нативном ареале и регионе акклиматизации. В ареале акклиматизации с целью изучения особенностей строения половых клеток и гонад у пиленгаса материал был собран в Кизилташской системе лиманов Черного моря с мая по октябрь 1995-2002 гг., в Геленджикской бухте Черного моря в июне 1999 г, в Судакской (июнь-июль 1996, 1998 гг.) и Канакской бухтах (июнь 2000-2001 гг.) южного побережья Крыма, в Керченском проливе у г. Тамань (май 2000 г.), а также в

юго-западной части Азовского моря в период траловой учетной съемки пиленгаса на ПТР «Денеб» в июне 2001 г. Ихтиопланктонные съемки проводили ежегодно с мая по июль на всей акватории Кизилташских лиманов. Кроме этого, материал собирали в пресноводном водоеме-охладителе Курской АЭС в марте 1998 г., куда пиленгас был завезен из черноморских лиманов с целью биомелиорации.

В нативном ареале материалы были собраны в устьевых и эстуарных участках рек Барабашевка (май 2000), Раздольная и Рязановка Приморского края (апрель 2001) и бухте Юго-Западная западного побережья Татарского пролива, расположенной на юге Хабаровского края вблизи г. Советская Гавань (июль 2000). Всего исследовано 1688 экземпляров рыб, в том числе 1324 штук молоди и 362 половозрелых особи.

В работе использованы общепринятые методы биологического анализа рыб (Правдин, 1966), метод морфофизиологических индикаторов (Шварц, Смирнов, Добринский, 1968). Содержание тяжелых и переходных металлов определяли методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии (Методические указания..., 1981). Определение стадий зрелости гонад пиленгаса проводили по схемам, предложенным для кефалевых рыб (Моисеева, Могильная, Старушенко, 1987; Моисеева, Любомудров, 1997). Анатомию семенников пиленгаса описывали согласно 8-балльной шкале, предложенной для тихоокеанских лососей (Пукова и др., 2002; Методические указания..., 2002). Аномалии строения тела и органов разновозрастных особей пиленгаса регистрировали визуально и фотографировали фотоаппаратом Canon 300.

Для гистологического анализа образцы гонад пиленгаса (1-2 см³) фиксировали в 4%-ом растворе формальдегида. Гистологическую обработку материала проводили по стандартным методикам (Ромейс, 1953; Роскин, Левинсон, 1957). Микрофотографии с гистологических срезов гонад делали с помощью микроскопов с автоматической фотокамерой Leica DM LS Olympus CH-2 при увеличении окуляра 10х и объективов 4, 10, 20, 40 и 100х. Для гистологических исследований было использовано 260 разновозрастных рыб с гонадами различных стадий зрелости. Средние диаметры ооцитов, их ядер и ядрышек измеряли с помощью окуляр-микрометра. Полученные результаты обработаны статистически (Плохинский, 1970).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ.

Глава 3. Репродуктивная система пиленгаса из разных регионов обитания.

3.1. Морфофизиологические показатели.

В мае-июле в Азово-Черноморском бассейне половозрелый пиленгас представлен в основном созревающими и отнерестившимися особями. Доля последних возрастает к концу июля от 20 до 40%. В Азовском море – у представителей обоих полов этот показатель несколько выше (табл. 1).

Таблица 1. Средний гонадосоматический индекс (%) самок и самцов пиленгаса из разных районов Азово-Черноморского бассейна и естественного ареала.

Район вылова	Встречаемость, %	ГСИ, %			
		созревающие особи		отнерестившиеся особи	
		самки	самцы	самки	самцы
Черное море					
бухта Канаки	96	22,0	7,8±1,0	1,8±0,3	4,1±0,4
бухта Судакская	74	25,0±9,2*	12,3±1,9	2,7±0,5	-
л. Кизилташские	76	14,5±3,9*	9,7±3,4	2,1±0,3	1,4±0,4
б. Геленджикская	94	21,7±3,4	14,3±0,3	0,93	-
средняя		20,8±5,5*	11,0±1,65*	1,9±0,4*	2,8±0,4*
Керченский пролив					
г. Тамань	80	12,2	11,3	1,23	-
юго-западная часть Азовского моря					
45,9-46,4° с.ш.- 35,3-36,7° в.д.	88	26,4± 3,5*	12,7± 2,5*	5,9±0,7*	0,8
Дальний Восток					
Приморье	3	35,2	-	-	-

Примечания: прочерк означает отсутствие данных, *- различия достоверны с вероятностью 0,01.

Обращает на себя внимание вариабельность ГСИ, как у созревающих, так и у отнерестившихся самок. В целом по бассейну наиболее высокий гонадосоматический индекс и другие морфофизиологические показатели (длина, масса, коэффициент упитанности, индекс печени), отмечены у созревающих особей из Азовского моря.

В Приморье с апреля по июнь за 2 года исследований половозрелый пиленгас практически не встречен. Размерные и морфофизиологические показатели пиленгаса (длина, масса, коэффициент упитанности, гонадосоматический индекс) одного

физиологического состояния из разных районов естественного ареала также различаются. Так в Приморском крае, у особей из р. Раздольной в 2001 г. в конце апреля, они оказались выше, чем у рыб той же стадии зрелости как из близлежащей р. Барабашевка в конце июня, а также из бухты Юго-Западная Татарского пролива в середине июля 2000 г. Созревающие самки пиленгаса из различных районов обитания по степени убывания средней величины ГСИ располагаются следующим образом: Приморье - Азовское море - побережье Крыма - северо-восточное побережье Черного моря (Табл. 1). Это свидетельствует о морфофизиологической вариабельности пиленгаса не только в обширном регионе акклиматизации, но и в разных районах нативного ареала.

3.2. Размеры ооцитов и икринок, плодовитость и сроки нереста пиленгаса.

У черноморского пиленгаса, отловленного в мае, в яичниках как III, так и IV стадий зрелости, когда большинство половых клеток находятся в периоде трофоплазматического роста, имеются вителлогенные ооциты разного размера. Л.С. Овен (1976), изучавшая размерный состав ооцитов в гонадах порционно нерестящихся черноморских рыб, выделяла среди них 3 группы клеток: крупные, средние и мелкие. В яичниках пиленгаса периода трофоплазматического роста нами также выделены 3 размерные группы половых клеток. Доля крупных вителлогенных ооцитов в яичниках у черноморского пиленгаса составляет 60,9%, средних -18,6%, мелких -20,5%, а их средний диаметр, измеренный после фиксации в 4%-ном формальдегиде, соответственно, равен 1050,5 мкм, 725,9 мкм и 389,9 мкм. В отличие от этого, у дальневосточного пиленгаса в конце июня в яичниках нами обнаружено только две группы половых клеток. Крупные имеют диаметр 707,9 мкм, мелкие – 236,1 мкм. Соответственно, доля первых равна 95,4%, вторых – 4,6%. Судя по размерному составу ооцитов (Овен, 1976), пиленгас относится к порционно созревающим видам. В разное время нерестового периода в яичниках пиленгаса другие авторы также находили две или три порции вителлогенных ооцитов (Казанский, Старушенко, 1980, 1984; Микодина, 1994). Наличие двух, а не трех групп ооцитов у приморского пиленгаса, вероятно, можно объяснить тем, что в конце июня первая порция икры уже выметана.

Полученные нами в начале периода нереста данные позволяют заключить, что у черноморского пиленгаса формируется три порции ооцитов. Кроме того, особенности протекания заключительного этапа созревания ооцитов пиленгаса (Глубоков и др., 1991), состоящего из нескольких фаз (слияние жировых капель, миграция ядра к анимальному полюсу, гомогенизация желтка и гидратация ооцита), позволяют считать, что у пиленгаса зрелые яйцеклетки овулируют асинхронно. Таким образом, пиленгас следует относить к видам с прерывистым типом созревания ооцитов и асинхронным прерывистым выметом овулирующих яйцеклеток многочисленными порциями.

Размеры вителлогенных ооцитов в яичниках IV стадии зрелости, по нашим данным, у черноморского пиленгаса в среднем значительно крупнее (на 342 мкм), чем у дальневосточного (табл.2). Масса самок азово-черноморского пиленгаса, его индивидуальная и относительная плодовитость также превышают соответствующие показатели дальневосточных рыб. Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) черноморского пиленгаса на 22% больше, чем у дальневосточного.

Таблица 2. Репродуктивные показатели пиленгаса в ареале акклиматизации и нативных водоемах в 2000-2001 гг.

Район вылова	Т, °С	Кол-во рыб	Масса самок, кг	ИАП, млн. шт.	ОП, шт./г	Диаметр лидирующих ооцитов, мкм	
Дальний Восток, р. Барабашевка	16-18	23	0,96±0,10	1,339±0,238	1174,6	707,97	
Азово-Черноморский бассейн	Кизилташские лиманы	16-24	1181	1,63±0,16	1,628±0,028 *	1017,5*	1050,22±11,32
	Побережье Крыма	21-25	104	2,36±0,21	-	-	-
	Азовское море	23-25	50	3,56±0,23	-	-	-

*- данные достоверны с вероятностью > 0,05.

Нерест пиленгаса в Кизилташской системе черноморских лиманов, по нашим наблюдениям, происходит с середины апреля по первую декаду июля (Норвилло, Пьянова, 2001), а в Приморье отмечен в мае - конце июня (Дехник, 1951; Пьянова и др., 2001). Для пиленгаса крымского побережья указывают конец мая - середину июля (Чесалина, 1997, 2000), в Молочном лимане и прилегающей части Азовского

моря - начало мая - начало июля (Чесалина, 2000; Чесалина и др., 2001). Выявленные нами сроки вступления в нерест пиленгаса из черноморских лиманов (апрель) более ранние, чем в других районах Азово-Черноморского бассейна, а также Приморье: май (Звягина, 1961) или конец июня-июль (Ильина, 1951; Казанский, 1968; Мизюркина, Мизюркин, 1983; Мизюркина, 1984; Шкарина, Курдяева, 1990). Таким образом, период нереста пиленгаса в ареале акклиматизации начинается на 1-1,5 мес. раньше, за счет чего длится дольше, чем в нативных водоемах. Это определяется более теплым климатом в южных морях России и ранним прогревом вод в Азово-Черноморском бассейне, особенно в мелководных лиманах. Однако в районах этого бассейна с более высокой температурой нерестовый период вновь сокращается за счет более быстрого созревания очередных порций ооцитов.

Гидратация пелагической икры пиленгаса происходит в теле самки на завершающем этапе созревания, во внешней среде дополнительного набухания не происходит, или оно незначительно. Оптимальной соленостью для эмбрионального развития икры считают 22-25‰ (Булли, 1994), при которой вся икра сохраняет положительную плавучесть и выживает наибольшее число эмбрионов. Ее плавучесть обеспечивается, в основном за счет жировой капли, размер которой в ареале вселения увеличен по сравнению с таковой в нативном ареале (Булли, 1994; Пряхин, Воловик, 1997; Чесалина, 2000).

Таблица 3. Размер развивающихся икринок пиленгаса в разных районах обитания.

Район вылова	Диаметр икринок, мм	Соленость, ‰	Автор
Черное море	0,87	10-17,8	Чесалина и др., 2001
лиман Донузлав	1,01	18	Чесалина, 2000
Кизилташские лиманы	1,01 0,93-1,09	17-21	Наши данные
Азовское море	0,68	10-12	Чесалина и др., 2001
Молочный лиман	1,01	17	Чесалина, 2000
Дальний Восток	0,83-1,05	32	Дехник, 1951; Мизюркина, 1984

Размер развивающихся икринок пиленгаса в разных районах ареала варьирует (табл. 3). В Кизилташской системе лиманов северокавказского побережья они крупнее, чем

в воде Приморских заливов и сходны с диаметром икринок в лиманах Молочном и Донузлав. В остальных районах Азово-Черноморского бассейна они мельче, чем на Дальнем Востоке. Таким образом, размер икринок обусловлен как соленостью воды, в которой дозревают самки и происходит развитие икры, так и массой и плодовитостью самок. Это приводит к вариации икринок по размерам.

3.3. Особенности гаметогенеза пиленгаса.

Ряд аспектов гаметогенеза пиленгаса из дальневосточных водоемов (Казанский и др., 1968; Шкарина, Курдяева, Мизюркина, 1990), из лиманов Черного моря (Казанский, Старушенко, 1984), а также в течение выращивания маточного стада (Моисеева, 1987; Моисеева, Могильная, Старушенко, 1987), были описаны исследователями. Однако после натурализации вселенца, особенности протекания его гаметогенеза изучали только у самцов (Моисеева, Любомудров, 1997).

Развитие и особенности строения половых желез и клеток у пиленгаса из Азовского моря, а также причерноморских лиманов российского побережья, различающихся по гидрохимическим условиям, неизвестны. Поскольку пиленгас достигает половой зрелости в Азово-Черноморском бассейне на один год раньше (Пряхин, 1996), чем в ареале происхождения, остается невыясненным цитологический механизм ускорения созревания.

3.3.1. Оогенез и гистологическое строение яичников.

Полученные нами результаты позволили дополнить и расширить имеющиеся данные описанием цитологических изменений яичников пиленгаса в процессе роста и созревания гонад из различных районов ареала акклиматизации и дальневосточных водоемов. При гистологическом изучении строения яичников пиленгаса в различных регионах Азово-Черноморского бассейна и Приморья обнаружены некоторые неизвестные ранее особенности, позволяющие им размножаться в широком диапазоне абиотических факторов.

Начальные этапы развития гонад изучали у рыб из Кизилташской системы лиманов Черного моря. Установлено, что у мальков массой 0,19-0, 88г при длине 1,96-4,15 см половые железы не определяются ни визуально, ни гистологически. Впервые они обнаруживаются гистологически у сеголеток средней массой 2, 92г при

длине около 6 см, при этом визуально они еще не различимы (Норвилло, Пьянова, 2001). У этих рыб обнаружены половые клетки только самок – оогонии и ооциты ранней профазы мейоза (мейоциты). Сперматогонии в гонадах мальков в этот период не выявляются. В отличие от пиленгаса, у аборигенных кефалей сингиля и остроноса оогонии впервые появляются значительно позже – только у годовиков массой 50-90 г (Моисеева, Могильная, Писаревская, 1988) и двухлеток массой 100г (Могильная, Моисеева, 1985). Очевидно, цитологическая дифференцировка половых желез у самок акклиматизанта пиленгаса осуществляется более чем на год раньше по сравнению с аборигенными кефалями и дальневосточным пиленгасом, что связано с его переселением из более холодных условий.

Известно, что в пресных водах пиленгас не только растет, но и формирует полноценные гонады, однако никогда не нерестится (Abraham et al., 1966). Вымет его половых продуктов в этих условиях возможен лишь после стимуляции завершающих этапов созревания гормональными индукторами. Развитие половых желез в пресных водах изучено крайне мало. Нами показано, что у двухгодовиков пиленгаса, выращенных в холодной пресной воде в водоеме-охладителе Курской АЭС, половые железы только 60% рыб достигли II стадии зрелости. Из них 33, 3% оказались самками, 26, 7% - самцами, остальные оставались ювенильными (Mikodina, Pjanova, 2001). Температурный режим в период выращивания пиленгаса был холоднее, чем в водоемах юга России, и близок к таковому в нативных водоемах. Таким образом, при выращивании в пресной воде в условиях средней полосы России темп развития гонад пиленгаса замедлен. Аналогичные данные получены в отношении лобана из прудов Средиземноморья (Abraham et al., 1966).

Динамика изменений ооцитов из яичников разных стадий зрелости у самок пиленгаса из Азово-Черноморского бассейна (Рис. 1) показывает, что при развитии гонад происходит не только увеличение размеров ооцитов, но и разброс их диаметров на каждой стадии зрелости не перекрывается между собой, что определяется разнообразием условий развития.

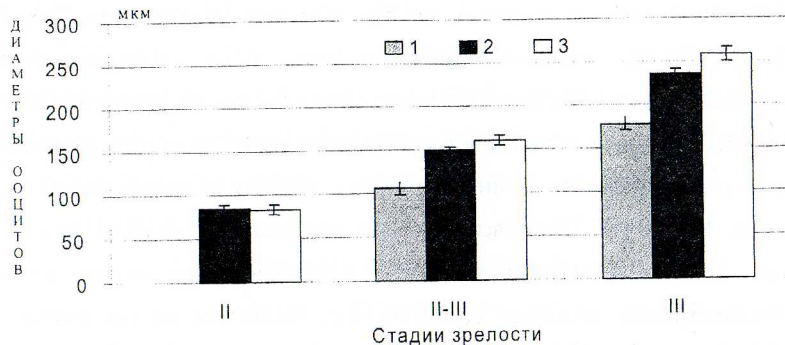


Рис. 1. Динамика изменений диаметров созревающих ооцитов из яичников разных стадий зрелости у самок пиленгаса Азово-Черноморского бассейна в 1995-2001 гг.: 1-Крым, 1995-2000 г., 2- Кизилташские лиманы, 1995-200 г., 3-Азовское море, 2001г.

Анализ размеров ооцитов одного качественного состояния незадолго до вымета, но еще не гидратированных, выявил их необычайно широкую вариабельность (Табл. 4), связанную, по-видимому, не только с разным временем поимки созревающих самок, но и реализацией ими в различных районах ареала в течение сезона размножения разных порций сформированных ооцитов.

Таблица 4. Диаметры зрелых негидратированных ооцитов и сроки нереста пиленгаса в Азово-Черноморского бассейне.

район вылова	год	срок вылова	диаметр ооцитов	сроки нереста
Азовское море	2001	середина июня	555,04±16,41	конец мая-июнь
Крымское побережье	1998	июнь	445,56±38,64	май-июль
Кизилташские лиманы	2000	середина мая	267,46±5,74	апрель-июль

различия достоверны с вероятностью > 0,05

Следовательно, при вымете очередных порций размеры ооцитов существенно уменьшаются из-за уменьшения пластического резерва самок. Вероятно, именно поэтому у дальневосточных, более мелких самок пиленгаса формируется только две порции ооцитов, из которых вторая не выметывается, а резорбируется.

Данные о размерном составе ооцитов в яичниках зрелых самок пиленгаса и времени поимки нерестовых самок позволяют предположить, что азовоморские самки к середине июня уже выметали первую порцию икры (рис. 2), а самки из крымских бухт и кизилташских лиманов - по две порции.

Выявленная нами широкая вариабельность размеров вителлогенных ооцитов у пиленгаса связана, по-видимому, не только с разным временем поимки созревающих самок, но и реализацией ими в различных районах ареала в течение сезона размножения разных порций сформированных ооцитов.

Вопрос о типе икротетания черноморских кефалей и пиленгаса остается дискуссионным. Присутствие весной в уловах самок с гонадами VI II-III стадии зрелости во многих районах Черного моря, также как и данные о размерных группах ооцитов в яичниках IV стадии зрелости (см. раздел 3.3), свидетельствует о возможности неоднократного икротетания в течение одного нерестового сезона. На эту закономерность посленерестового состояния яичников и характера нереста у других видов рыб указывал еще В.А. Мейен (1939). Поскольку вителлогенез у кефалей осуществляется довольно быстро, в течение 1-1,5 мес. (Виленская, 1980), то после нереста в апреле или мае происходит дозревание следующей группы ооцитов трофоплазматического роста и, соответственно, осуществляется повторный нерест самок в конце июня-июле. Экологическая ситуация в эти месяцы благоприятна для нереста кефалей, о чем свидетельствует первый пик нереста аборигенной кефали



Рис. 2. Размерный состав ооцитов пиленгаса из Канакской бухты Черного моря в яичниках IV стадии зрелости, 1996г.

лобана в это время (Апекин и др., 1976; Апекин, Виленская, 1978; Гнатченко, 1979; Виленская, 1980; Куликова, 1981). В условиях Азово-Черноморского бассейна младшие генерации вителлогенных ооцитов реализуются, а на Дальнем Востоке, вероятно, она не выметывается из-за отсутствия комплекса подходящих экологических факторов, в первую очередь



Рис. 3. Яичник VI-III стадии зрелости пиленгаса из Азовского моря, 2001 г, ув. 20x10; стрелки – запустевшие фолликулы.

температуры, при условии обитания пиленгаса у северных границ ареала семейства кефалевых. О порционности икротетания пиленгаса свидетельствует и выявленное нами присутствие в яичниках отнерестившихся самок не только запустевших фолликулов и цитоплазматических ооцитов, но и клеток в фазах вакуолизации и первоначального накопления желтка (рис. 3). Аналогичные данные известны для черноморских лобана и сингиля (Гнатченко, 1981; Куликова, 1981; Куликова, Лошакова, 1982), однако ранее считали, что вторая порция в яичниках этих видов резорбируется. В тропических и субтропических зонах других районов Мирового океана кефали исходно имеют порционный тип икротетания (Stenger, 1959; Abraham, 1964). Следовательно, растянутость нерестового периода у самок пиленгаса достигается порционностью икротетания на базе асинхронности роста ооцитов в период вителлогенеза. Таким образом, наши исследования подтверждают предположение Б.Н. Казанского с соавторами (1968, 1984) о многопорционности нереста дальневосточного пиленгаса в Черном и Азовском морях и являются следствием особенностей зоогеографического распространения кефалевых из тропической области Индо-Вост. Пацифики.

3.3.2. Аномалии ооцитов.

У самок пиленгаса из разных районов современного ареала обитания в ооцитах периода цитоплазматического роста среднее число ядрышек варьирует от 1,53 до 5,58 штук (Mikodina, Pjanova, 2001).

Ядрышки в ооцитах рыб обычно небольшие – около 3 мкм, как правило, их размеры не измеряют. Наряду с обычными, мелкими, в ооцитах пиленгаса этого периода развития нами обнаружены гигантские ядрышки. Впервые они были выявлены у самок пиленгаса, пойманных вблизи Крымского побережья Черного моря, начиная с 1996 г., а в 1997 г. – из Кизилташских лиманов. Ранее они

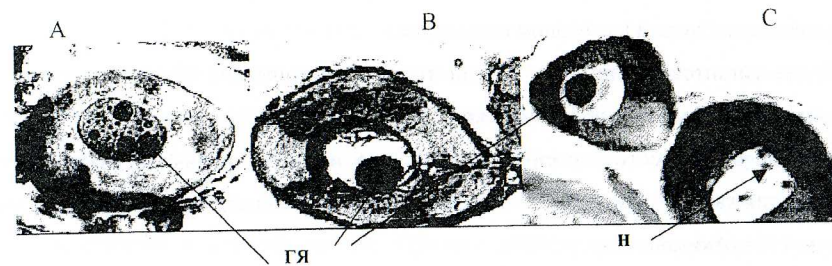


Рис. 4. Ооциты II ступени цитоплазматического роста в яичниках самок пиленгаса с нормальными (Н) и гигантскими ядрышками (ГЯ): А – Крымское побережье, 2001г, В – Азовское море, 2001г, С – Татарский пролив, 2000 г.

отсутствовали. Диаметр и среднее количество гигантских ядрышек варьирует от 6,03 мкм и 2,52 шт. (в водоеме-охладителе Курской АЭС) до 9,19 мкм и 1,16 шт. (в бухте Канаки). Исследователь морфологии яйцеклеток В.Н. Иванков (2000) ни у одного из 56 изученных им видов рыб, включая пиленгаса, не упоминает о таких ядрышках, нет их и на приведенных им микрофотографиях. Однако для ооцитов кефалевых рыб ядрышки таких размеров известны. Так, в центре ядра ооцитов начала цитоплазматического роста черноморского сингиля *Liza aurata* (R.) было описано присутствие лишь одного большого ядрышка (Куликова, Лошакова, 1982). Одно, крупное ядрышко характерно и для ооцитов периода мейотических преобразований осетровых (Райкова, 1968) и некоторых других видов рыб (Петрова, 1956).

Гигантские ядрышки в ооцитах периода цитоплазматического роста у пиленгаса из различных районов ареала обитания в исследуемый нами период встречались повсеместно (рис. 4). Причины появления

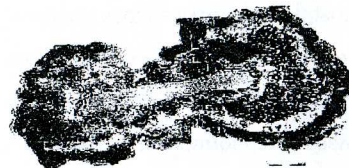


Рис. 5. Амитоз трофоплазматического ооцита у пиленгаса из р. Раздольной, 2001 г, увеличение 10x40.

множественных гигантских ядрышек и их роль в ооцитах пиленгаса неясны. Есть мнение, что это связано с нарушениями гаметогенеза в неблагоприятных условиях, как, например, у молоди белого толстолобика из водоема – охладителя Чернобыльской АЭС (Макеева и др., 1994). Возможно также, что появление

гигантских ядрышек (запасаемых РНК-матриц) - адаптация, связанная с похолоданием климата в северном полушарии.

Кроме гигантских ядрышек, среди трофоплазматических ооцитов в гонадах пиленгаса из р. Раздольной Приморского края встречались редкие амитозы (рис.5). Описанные особенности строения ооцитов, по нашему мнению, нельзя назвать нормой, так как они изменяют естественный ход гаметогенеза на клеточном уровне (Сакун, 1954; Акимова и др., 1987).

3.3.3. Особенности сперматогенеза пиленгаса.

Впервые состояние половых желез, годичный цикл и шкала зрелости самцов пиленгаса из ареала акклиматизации изучены Е. Б. Моисеевой и А. К. Любомудровым (1997). Однако ими были использованы половозрелые самцы с гонадами разных стадий зрелости, выловленные в одном регионе. Развитие семенников у особей на разных этапах онтогенеза, в частности у молодежи не изучено. Нами исследованы особенности строения семенников у самцов разного размера не только из различных регионов ареала акклиматизации, но и из нативных водоемов. Полученные нами результаты в целом совпадают с описанными в литературе цитологическими особенностями сперматогенеза, возрастом первого созревания пиленгаса и продолжительностью нереста самцов в ареале акклиматизации и в водоемах происхождения (Казанский и др., 1968, Шкарина и др., 1989). Однако нами установлено, что среди годовиков пиленгаса массой 28 г и длиной 13 см самцы еще не выявляются. Впервые семенники обнаружены у двухгодовиков, однако в это время среди мужских половых клеток присутствуют редкие ооциты периода цитоплазматического роста (рис. 6). Ранее многими исследователями отмечалось наличие ооцитов в семенниках половозрелого пиленгаса из Приморья (Казанский, 1968 Шкарина и др., 1989) и Азово-Черноморского бассейна (Казанский, Старушенко, 1980, 1984; Моисеева, Могильная, Старушенко, 1987), а также у других видов кефалей в различных регионах Мирового океана (Stenger, 1959; Moe, 1966; Gardolei et al.,

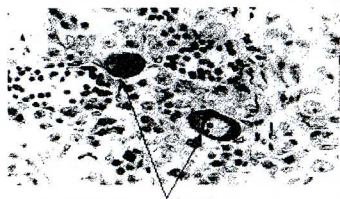


Рис.6. Семенники пиленгаса из водоема-охладителя Курской АЭС с ооцитами ранней профазы мейоза; стрелками указаны ооциты.

1969; Bruslé, Bruslé, 1975), Они встречаются у 45.7% самцов (Моисеева, Любомудров, 1997), на основании чего пиленгаса стали относить к видам с частичным гермафродитизмом. Отсутствие самцов у годовиков пиленгаса и обнаружение гермафродитных гонад у двухгодовиков позволяет констатировать у пиленгаса наличие ювенильного протогинического гермафродитизма, при котором изначально все особи являются самками, а в дальнейшем их гонады переопределяются в сторону самцов. Протогинический гермафродитизм присущ также горбуше (Персов, 1975) и европейскому угрю (Безденежных и др., 1983). Как способ определения пола, он, по-видимому, является у рыб исходным типом для функционального гермафродитизма (окуневидные) и гиногенеза (серебряный карась), позволяющим регулировать соотношение полов, как в теплых, так и суровых условиях существования.

Глава 4. АНОМАЛИИ СТРОЕНИЯ ТЕЛА И ОРГАНОВ У ПИЛЕНГАСА.

В последние годы у разных видов рыб из естественных водоемов возросла встречаемость аномалий - фенотипов (Кирпичников, 1987) в строении тела и особенно гонад, что связывают с возрастанием антропогенной нагрузки на водоемы (Белова и др., 1993; Селюков и др., 1994; Савваитова и др., 1995; Павлов и др., 1999; Шарова, Лукин, 2000). У пиленгаса из разных регионов обитания нами также были отмечены анатомические отклонения в строении яичников и семенников:

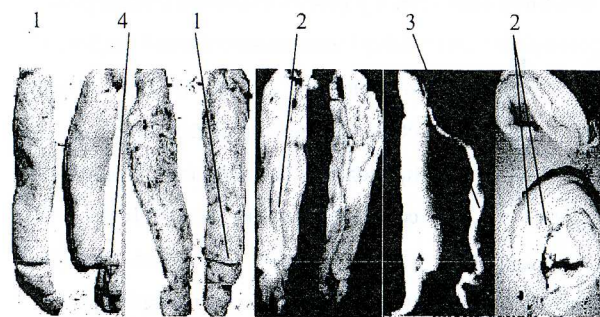


Рис. 7 . Аномалии морфологии гонад пиленгаса из различных районов вылова : 1- перетяжки гонады, 2 - добавочные доли, 3- недоразвитие одной из гонад, 4- перехлест.

уменьшение в размерах или отсутствие одной гонады, кровоизлияния, наличие мелких и средних долей, перетяжки в разных участках, винтообразные перехлесты всей гонады, сжатие тела гонады с боков (Рис. 7).

Однако аномалии гонад встречаются реже, чем аномалии печени и других органов, что может объясняться большей устойчивостью репродуктивной системы (Микодина, 1994; Глубоков, Микодина, 1996, 1997). Из выше перечисленных фенотипов репродуктивный потенциал снижают только перетяжки, перехлесты гонад вокруг своей оси и перекручивание семявыносящего протока, поскольку создают механические препятствия для выведения половых продуктов и уменьшают объем генеративной ткани (Воронина, 1974; Савваитова и др., 1998; Белова и др., 1998; Павлов и др., 1999; Таликина и др., 1999; Микодина и др., 2001; Пукова и др., 2001).

Аномалии строения тела и органов отмечались у пиленгаса из Кизилташской системы лиманов Черного моря и до начала наших исследований (Mikodina et al., 1999; Mikodina et al., 2000). Это, кроме фенотипов гонад, обнаруженных нами, различные нарушения строения тела и внутренних органов: искривление позвоночника, патологии окраски печени, кровоизлияния и опухоли печени, ожирение луковицы аорты, патологии желчного пузыря, опухоли желудка, патологии селезенки, которые отмечались и в период проведения наших исследований. Например, у сеголетков в 1998-2002 гг. средняя доля искривленных особей составляла около 10% при вариациях в разные годы от 6,5 % до 14,5%. В 1998-2000 гг. доля рыб с патологией печени у пиленгаса из системы Кизилташских

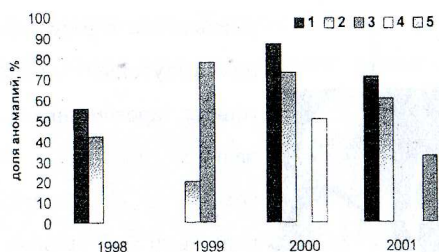


Рис. 8. Общее число аномалий строения тела и внутренних органов у особей пиленгаса из различных районов обитания в 1998-2001 гг.: 1-Крым, 2- Кизилташские лиманы, 3- Геленджик, 4- Сов. Гавань, 5- р. Раздольная.

лиманов варьировала от 11,1 до 50,0 %, а у рыб из крымского побережья – была несколько ниже: 10,5-41,8%. Изменение окраски печени обусловлено жировой дистрофией, что приводит к увеличению и печеночно-соматического индекса (ПСИ) у рыб IV-V стадий зрелости. Этот показатель был также выше у пиленгаса в Кизилташских лиманах - 1,69-3,24%, а у особей крымского побережья Черного моря он

варьировал от 0,88 до 1,68%. У дальневосточного пиленгаса, кроме того, обнаружены нарушения формы пилорических придатков желудка в виде их дихотомии. Общее число аномалий тела и органов у пиленгаса в различных районах вылова показано на рис. 8.

4.1. Содержание тяжелых и переходных металлов в среде обитания и теле пиленгаса.

С целью выявления причин возникновения аномалий органов и тела у черноморского пиленгаса изучено содержание тяжелых и переходных металлов в воде Кизилташской системы лиманов как места нагула и нереста пиленгаса, а также прилегающей к ним прибрежной акватории моря. В 1996 г. концентрации меди, свинца и железа превышали предельно-допустимую величину (ПДК) на 39-244%, 47% и 264% соответственно. В воде Анапской бухты в период нерестовой миграции пиленгаса концентрации свинца превышает ПДК на 21%, медь – на 55%. Видимо, на качество воды влияет мелкий каботажный пассажирский транспорт. В воде Новороссийской бухты отмечено повышенное содержание свинца (на 82%), что связано с влиянием расположенного здесь нефтяного порта. Однако, в 1997 г. концентрации металлов в исследованных участках акватории не выходили за пределы ПДК, что свидетельствует о межгодовых флуктуациях наличия загрязняющих веществ. Наибольшее содержание металлов в воде характерно для весенне-летнего периода, осенью оно было в пределах нормы.

В органах и тканях пиленгаса количество тяжелых и переходных металлов, по нашим данным 1996 г., не превышало предельно-допустимые концентрации, которые, однако, приняты только для продовольственного сырья и пищевых продуктов. Вместе с тем указывается, что в печени пиленгаса, пойманного в Керченском проливе, содержание меди и свинца было выше медицинско-допустимого уровня соответственно в 1,9 и 1,25 раза (Авдеева, 1988; Авдеева и др., 1993).

Полученные нами данные по содержанию тяжелых и переходных металлов в среде обитания пиленгаса и в печени указывают на одну из реальных причин высокой частоты встречаемости аномалий у этого вида в новых условиях обитания. Превышение содержания железа в печени пиленгаса на порядок среднего уровня

других промысловых рыб Мирового океана (Морозов, Петухов, 1986) ведет к интоксикации рыб и нарушению физиологических процессов, во многих из которых железо выступает как ко-фактор.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

Обнаруженные нами изменения в воспроизводительной системе пиленгаса при его акклиматизации в новых условиях носят приспособительный характер.

Основные представители семейства кефалевых распространены в тропических и субтропических водах. Азово-Черноморские кефали и пиленгас обитают на северных окраинах ареала семейства. Для рыб низких широт северного полушария характерно раннее половое созревание и порционность нереста, в отличие от высоких широт, где они поздно созревают и одновременно размножаются (Никольский, 1974). Именно такие адаптации имеются у пиленгаса Дальнего Востока, где самки созревают относительно поздно, а в их яичниках происходит сокращение порций ооцитов до двух, из которых выметывается только одна. Акклиматизация пиленгаса в более теплых водах Азово-Черноморского бассейна привела к увеличению размеров рыб, абсолютной плодовитости самок, сокращению на один год возраста достижения половозрелости, более раннему началу и большей продолжительности нереста с выметом трех порций икры в условиях более длинного вегетационного периода. Наличие у пиленгаса протогинического гермафродитизма, как у горбуши и европейского угря, по-видимому, является приспособлением для поддержания соотношения полов и численности в условиях высоких широт.

ВЫВОДЫ

1. Размеры производителей, абсолютная индивидуальная плодовитость и диаметры дефинитивных ооцитов у самок пиленгаса из ареала акклиматизации больше, чем из дальневосточных водоемов.
2. Темп оогенеза у пиленгаса в ареале акклиматизации на его начальных и завершающих этапах выше, чем в нативных водоемах, что определяет ускорение наступления периода половозрелости в новых условиях обитания. Темп развития гонад пиленгаса в холодной воде водоемов средней полосы России замедлен по сравнению с тепловодными условиями Азовского и Черного морей.

3. Размерная вариабельность и цитологическая разнокачественность ооцитов пиленгаса в период вителлогенеза, особенности нереста и гистологическое состояние яичников в разные периоды нерестового сезона позволяют заключить, что в ареале акклиматизации этот вид является порционно нерестящимся.
4. В ядрах ооцитов периода цитоплазматического роста пиленгаса, обитающего в нативном ареале и регионе акклиматизации, обнаружены гигантские ядрышки, которых не было до 1996 г.
5. Для пиленгаса из разных регионов обитания характерно наличие особей, преимущественно самцов, с аномалиями в строении гонад, и, особенно, внутренних органов и тела, а доля таких рыб выше в ареале акклиматизации.
6. Отсутствие самцов среди сеголеток и годовиков пиленгаса и наличие ооцитов в семенниках у двухгодовиков свидетельствуют о наличии у пиленгаса ювенильного протогинического гермафродитизма.
7. Выявленные особенности строения и функционирования репродуктивной системы пиленгаса имеют приспособительный характер как в нативном ареале, так и в Азово-Черноморском бассейне - регионе акклиматизации.

Благодарности.

Автор приносит большую благодарность своему научному руководителю д.б.н. Е.В. Микодиной за всестороннюю помощь во время работы над диссертацией. Сердечно благодарю за участие в сборе материала коллег из: ВНИРО - к.б.н. Глубокова А.И., к.б.н. Норвилло Г.В., к.б.н. Смирнова Б.П., к.б.н. Сторожук Н.Г., Королева А.Л., Наволоцкого В.А., Бурканову Т.И., Ключареву Н.Г.; АО МАРИНПО - к.т.н. Кузнецова В.В.; МГПУ - Зайцеву О.В.; АзНИИРХа - к.б.н. Л. Г. Баландину, к.б.н. Рекова Ю.И. и Беседина В.Б.; Можайского ЭРЗ – главного рыбоведа Точилину Т. Г., а также коллектив КНВКХ во главе с директором Карбачем В.А.

Список работ, опубликованных по теме диссертации.

1. Mikodina E.V., Glubokov A. I., Ryanova S.V., Kuznetsov V.V. 1999. Skeleton and organ abnormalities in the Black sea acclimatized Haarder Mugil so-iuy (Bas.) // Abstr. EAFP Ninth International Conference on Diseases of Fish and Shellfish. Rhodes, Greece, 19th-24th September 1999. P-43.

2. Mikodina E.V., Glubokov A. I., Pyanova S.V., Kuznetsov V.V. 2000. On some abnormalities of Haarder *Mugil so-iuy* (Bas.) in the Black Sea // Abstr. Int. Conf. "Aqua 2000", May 2-6, Nice, France. P. 474.
3. Норвилло Г.В., Пьянова С.В. 2001. Размножение пиленгаса в системе Кизилташских лиманов на северо-западном побережье Черного моря // Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем. Тезисы докладов (Мурманск, 25-28 апреля 2001г.) Апатиты. С. 172-174.
4. Пьянова С.В., Бурканова Т.И., Ключарева Н.Г., Кузнецов В.В. 2001. Некоторые данные по биологии пиленгаса *Mugil so-iuy* (Bas.) из Черного моря и дальневосточных водоемов // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Краснодар. С. 131-133.
5. Mikodina E.V., Pjanova S.V. 2001. Ovaries histological structure of the Haarder *Mugil so-iuy* juveniles during its growth in fresh waters // Pond aquaculture in central and Eastern Europe in the 21th century. Vodnany, Czech Republic, May 2-4. P.26.
6. Микодина Е.В., Пьянова С.В., Сторожук Н.Г. 2002. Тератогения у пиленгаса *Mugil so-iuy* (Bas.) из самовоспроизводящейся морской популяции. // Труды ВНИРО. Т. CXLI. 325-336 с.
7. Смирнов Б.П., Наволоцкий В.А., Сторожук Н.Г., Пьянова С.В. 2002. Биологические показатели и состояние яичников черноморского акклиматизанта пиленгаса при выращивании в водоеме-охладителе Курской АЭС // Труды ВНИРО. Т. CXLI. С. 336-351.
8. Смирнов Б.П., Пьянова С.В., Наволоцкий В.А., Сторожук Н.Г.. 2002. Вселение пиленгаса черноморского бассейна в центральную часть европейской России // Труды ВНИРО. Т. CXLI. С. 351-366.
9. Симаков Ю.Г., Микодина Е.В., Наволоцкий В.А., Пьянова Е.В., Точилина Т.Г. 2002. Зоны цитодифференцировки в эпителии хрусталика глаза пиленгаса (*Mugil so-iuy* Bas.) и связь их размеров с аномалиями в других органах рыб // Материалы Межрегиональной конференции "Морфологические и физиологические особенности гидробионтов". М.: МГТА. С. 84-87.

16.08.02