

DOI 10.31029/vestdnc92/2

УДК 59.085/639.215

**МИКРОСТРУКТУРА ГОНАД КАСПИЙСКОГО РЫБЦА
(*VIMBA VIMBA PERSA*)
В СЕЗОННОМ ЦИКЛЕ ИХ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ
В УСЛОВИЯХ ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ СРЕДНЕГО КАСПИЯ**

У. Д. Зурхаева¹, ORCID 0000-0002-4433-0998
Н. И. Рабазанов^{1,2}, ORCID 0000-0001-7664-6308
З. М. Курбанов¹, ORCID 0000-0002-8632-3729
З. С. Курбанова¹, ORCID 0000-0001-7209-2029

¹Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского федерального
исследовательского центра РАН, Махачкала, Россия

²Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия,

**MICROSTRUCTURE OF THE GONADS OF THE CASPIAN VIMBA
(*VIMBA VIMBA PERSA*) IN SEASONAL CYCLE
OF THEIR FUNCTIONING
IN THE CONDITIONS OF THE WESTERN COAST
OF THE MIDDLE CASPIAN SEA**

U. D. Zurkhaeva¹, ORCID 0000-0002-4433-0998
N. I. Rabazanov^{1,2}, ORCID 0000-0001-7664-6308
Z. M. Kurbanov¹, ORCID 0000-0002-8632-3729
Z. S. Kurbanova¹, ORCID 0000-0001-7209-2029

¹Precaspian Institute of Biological Resources of the Daghestan Federal
Research Centre of the of RAS, Makhachkala, Russia,

²Daghestan State University, Makhachkala, Russia

Аннотация. В статье дается анализ сезонных изменений микроструктуры половых желез каспийского рыбца. Для уточнения сроков прохождения отдельных этапов развития ооцитов и детализации микроструктурных перестроек в цикле развития яйцеклеток необходимо было сопоставлять данные морфоэкологических наблюдений с данными микроскопических, гистологических исследований. Показаны количественные и качественные преобразования в ооцитах рыбы от генеративной до вегетативной стадии развития, включая процессы резорбции материала яйцеклетки. Рыбец после нереста из шестой стадии переходит не в третью стадию, как другие карповые, а во вторую, что способствует благополучной откладке первой генерации ооцитов. Откладка икры, резорбция невыметанных икринок и ранее опустевших фолликулов идут параллельно и эти процессы продолжают вплоть до завершения нереста. Установлено, что каспийский рыбец в условиях Каспия является единовременно нерестящейся рыбой. Генерация новых порций ооцитов начинается после завершения резорбции всех структур яичников.

Abstract. The article provides an analysis of seasonal changes in the microstructure of the genital glands of the Caspian vimba. To clarify the timing of passage of individual stages of oocyte development and to detail microstructural rearrangements in the egg development cycle it has been necessary to compare the data of the morphoecological observations with those of the microscopic, histological studies. Quantitative and qualitative transformations in fish oocytes are shown, starting from the generative to vegetative stages of development, including the processes of resorption of egg material. After spawning, the fish does not move from the sixth to the third stage, like other cyprinids, but to the second, which contributes to the successful deposition of the first generation of oocytes. Egg laying, resorption of unspawned eggs and previously empty follicles go on in parallel and these processes continue until the end of spawning. It is established that the Caspian vimba, in the conditions of the Caspian Sea, is the-same-time spawning fish. The generation of new portions of oocytes begins after the completion of resorption of all ovarian structures.

Ключевые слова: Каспийское море, каспийский рыбец, оогенез, синаптический путь, периодизация цикла развития, протоплазматический рост, трофоплазматический рост, фолликул.

Keywords: Caspian Sea, Caspian vimba, oogenesis, synaptic pathway, periodization of the development cycle, protoplasmic growth, trophoplasmic growth, follicle.

Введение

Исследованиям экологии нереста, гаметогенеза и половых циклов рыб, в особенности карповых, в ихтиологической литературе всегда уделялось большое внимание [1–12]. В начале 2000-х гг. в связи с изменением климата и влиянием антропогенных факторов (снижения уровня воды, сокращения нерестилищ, появления гребневика *Mnemiopsis leidy*, разработки углеводородов в морском шельфе и т.д.) воспроизводительная система рыб стала важным объектом изучения отечественных ученых [13–21].

Рассматривая оогенез рыб, исследователи предлагают различные способы периодизации цикла развития ооцитов. В.А. Мейен [4] предлагал придерживаться синаптенного пути развития яйцеклеток с двумя периодами – малого роста (фаза «В» и «С») и большого роста («D», «E», «F»), и кроме того, дополнительно к этим периодам В.З. Трусовым [22] предложено добавить четвертую – фазу подготовки к овуляции.

Б.В. Кошелев [1] предложил свою версию периодизации, состоящую из четырех периодов и дополнительного пятого периода ядерно-плазменных преобразований.

Авторы периодизаций оогенеза особое внимание уделяют периоду промейотических явлений, при этом ядро ооцит проходит несколько последовательных превращений, характерных для профазы мейоза; после их завершения метафазы не наступает, а яйцеклетка в таком состоянии может просуществовать иногда до 5–6 лет [23]. Ядрышки же в ядре, напротив, обнаруживают значительную метаболическую активность, участвуя в синтетических процессах и росте ооцита.

Второй период (трофоплазматический) роста ооцита характеризуется увеличением массы и размеров яйцеклетки, при котором активное участие принимает фолликулярный эпителий, являющийся производным соматических клеток, выполняющих вспомогательную функцию. Дальнейшая дифференцировка и специализация функций фолликулярных клеток привели к выполнению функций запуска в печени механизма синтеза стероидов, индуцирующих созревание яйцеклеток, синтеза материала межклеточного пространства, регуляции пиноцитоза, резорбции компонентов структур половой железы [24].

Продолжительность и сроки отдельных периодов у порционнно-нерестящихся и одновременно нерестящихся рыб отличаются коренным образом [4]. Одним из способов проявления эволюционной изменчивости процессов созревания является разная последовательность прохождения этапов овуляции. Такое различие при большом сходстве процессов развития ооцитов обозначается как гетерохрония [25]. К примеру, при созревании ооцитов линия или красноперки явление гетерохронии проявляется в том, что сначала наступает дезинтеграция зародышевого пузыря и только потом созревает кортикальный слой цитоплазмы [10, 25].

Исходя из этого для уточнения сроков прохождения отдельных этапов развития ооцитов и детализации микроструктурных перестроек в цикле развития яйцеклеток необходимо сопоставлять в каждом конкретном случае данные морфоэкологических наблюдений с данными микроскопических, гистологических исследований.

Материал и методы

Материал для исследований собран в различных районах дагестанского побережья Среднего Каспия во время экспедиционных поездок сотрудников лаборатории ихтиологии ДФИЦ РАН в течение весенне-летнего и осеннего сезонов 2022 г. Для изучения гаметогенеза ежемесячно вскрывали по 5–6 самок каспийского рыбца. После полного биологического анализа проводили вскрытие, извлекали гонады, определяли показатель зрелости (гонадосоматический индекс – ГСИ) согласно разработанным гистологическим методикам [17, 23, 26]. Из яичников готовили гистологические препараты толщиной 7–9 мкм, окрашивали гематоксилином Эрлиха с докраской эозином. Структурные компоненты гонад измеряли окулярным микрометром, микрофото готовили с помощью цифровой окулярной приставки.

Результаты исследования

Задачей настоящего исследования являлось выяснение комплекса микроструктурных особенностей гонад каспийского рыбца, обеспечивающих адаптацию воспроизводительной системы к меняющимся условиям западной части Среднего Каспия. Сбор материала для исследований был приурочен: 1) к началу нерестового хода рыбца; 2) нересту и миграции в море для нагула; 3) резорбции и физиологической регенерации гонад; 4) началу процесса активного оогенеза.

Нерестовый ход рыбца в 2022 г. начался в конце марта и продолжался до 20-х чисел апреля. Температура воды у дагестанского побережья Каспия в этот период колебалась от 9 до 15 °С.

Оогенез. В конце марта – начале апреля у изученных нами рыб гонады еще не достигли полного развития, размеры ооцитов в диаметре составили 0,3–0,5 мм, они представляли собой упругие образования, заполненные зрелой икрой IV стадии зрелости; гонадосоматический индекс был равен 13,5%. На гистологических препаратах среди ооцитов трофоплазматического роста с 3–4 слоями полупрозрачных фолликулярных клеток и гранул желтка обнаруживались ювенильные ооциты с эксцентрично расположенным ядром и небольшим количеством ядрышек (рис. 1).

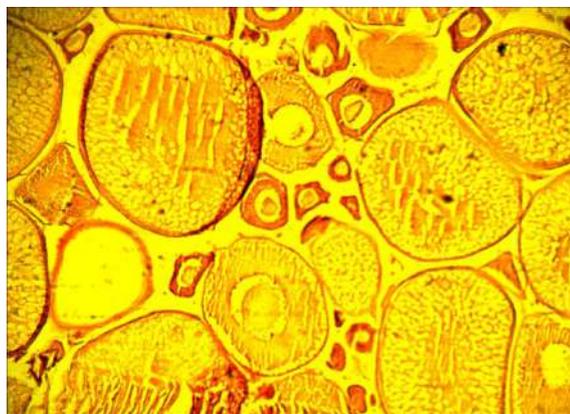


Рис. 1. Две генерации ооцитов. Гематоксилин-эозин. Увел. ×40

Таким образом, в яичнике, откуда еще не произошел выброс икры, произошла закладка и развитие второй генерации ооцитов, которая, вероятно, у рыб не успеет созреть и отнереститься. В середине – конце мая рост икринок продолжался и у некоторых текучих самок их размеры достигали 1,3–2 мм. Яичники были заполнены зрелой икрой. Гонадосоматический индекс был наибольшим во время наблюдений и составил 15,56%. В ооцитах, завершающих развитие, фолликулярные клетки расположены в 5–6 слоев, в межмолекулярных пространствах расположены темноокрашенные гранулы желтка. Плотность их локализации в перинуклеарном пространстве гораздо выше, чем в области цитолеммы. Ядра ооцитов округлой формы, в основном расположены эксцентрично. Кариоплазма полупрозрачная, деструктурирована, в фазе «Е» трофоплазматического роста впервые проявляются ядрышки, темные, контрастно окрашенные. Они занимают углубления на внутренней поверхности кариолеммы, их количество колеблется от 29 до 52 штук в одном ооците (см. таблицу). Цитоплазмы мало, она узкой светлой полосой окружает ядро (рис. 2).

В конце апреля – первых числах мая яичники рыбцов достигают максимальных размеров за все время наблюдений. ГСИ составил 15,65%. Цвет из темно-красного стал розовым, консистенция упругая, иногда мягкая. У большинства рыб в этот период нерест еще не прошел, яичники (V стадия) были текучими. На гистологических препаратах яйцеклетки с завершенным накоплением желтка были заполнены темно окрашенными гранулами желтка вперемежку с разорванными оболочками фолликулярных клеток. Светлоокрашенные, полупрозрачные ядра ооцитов (фаза «D», «E») расположены большей частью в анимальной зоне, изредка в центре. Ядрышки окрашены более темно, занимали периферию ядра, погружаясь в углубления внутренней поверхности кариолеммы.

Изменение размеров микроструктурных образований яичников терского рыба в различные сезоны 2022 г.

Дата и место проведения работ	Средняя длина рыбы, см	ГСИ, %	Среднее количество слоев фолликулярных клеток	Размеры ооцитов	Ядерно-плазменные отношения (троф.)	Ядерно-плазменные отношения (прото)	Среднее количество ядрышек (шт.)	Средний диаметр ядра (мкм)
8.04.2022 Самур	21,4	13,53	5,63	1003,2–1400,5/ 1201,5	0,93	1,52	32,62	18,5
29.04.2022 Избербаш	19,3	15,65	6,48	6166– 1075,3/845,5	0,74	1,703	49,21	16,06
20.05.2022 Крайновка	22,7	13,56	6,97	1011,8– 2415,7/1713,0	1,52	1,54	51,72	16,06
23.06.2022 Аграханский залив	19,8	4,49	–	197,4– 352,3/274,5	1,51	1,97	–	12,73
29.10.2022 Аграханский залив	20,3	6,75	3,74	810,0– 1129,7/969,5	1,06	1,75	13,43	13,10

В период 22–27 июня гонады всех изученных нами рыб находились в завершённом (посленерестовом) состоянии. На гистологических препаратах были видны остатки фолликулярных клеток и резорбированные остатки невыметанных половых клеток. Как и у воблы, у которой сходная биология размножения, у рыба непосредственно сразу после нереста обнаруживались примордиальные ооциты протоплазматического роста, а также ооциты с завершённым накоплением желтка, подвергшиеся резорбции. Таким образом, вторая порция ооцитов одновременно с выметом первой порции подверглась разрушению (резорбции) (рис. 3).

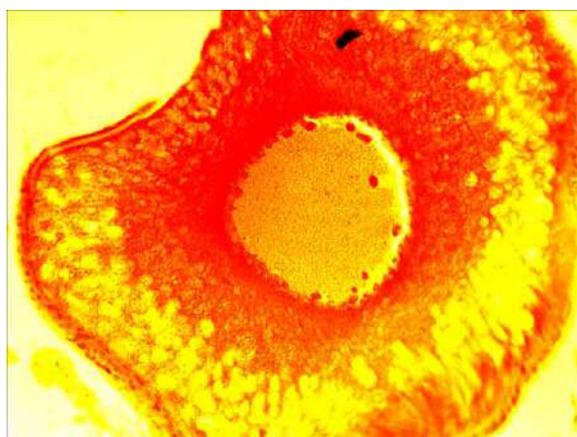


Рис. 2. Зародышевый пузырек (III стадия зрелости. Апрель).
Гематоксилин-эозин. Увел. $\times 40$

Посленерестовое затишье в функционировании гонад длится недолго. Через 1,5 месяца ГСИ составил 4,4%, они переходят во II–III стадии развития.

В 15–20-х числах августа в яичниках рыб обнаружены ооциты протоплазматического роста, приступившие к синаптенному пути развития (фазы «В» и «С»). Во время нереста в яичниках рыба началось формирование группы клеток, которые после ряда делений превращаются ооциты. Ядра ооцитов после последовательных превращений формируют зародышевый пузырек (рис. 3). В цитоплазме ооцита протекают синтетические процессы, которые в последующем стимулируют синтез желтка. В конце июня сформировалась новая генерация ранних ооцитов с тонкой сетью хроматина

и слабой базофильной реакцией. Ядро, превратившись в бесформенный зародышевый пузырек, перемещается из центра на периферию. Ядерные преобразования у рыбцов сопровождаются формированием складок на внешней стороне кариолеммы, служащих для увеличения поверхности соприкосновения ядра с цитоплазмой и ускорения обменных процессов. В течение июля произошло более чем двукратное увеличение количества ядрышек. Дальнейшее развитие (август) яйцеклеток привело к накоплению в перинуклеарной зоне цитоплазмы митохондрий и образованию митохондриального облака. У превителлогенных ооцитов очень мало цитоплазмы, она узкой светлой полосой окружает ядро. Увеличение объема цитоплазмы начинается в конце фазы С и в основном в фазе первоначального накопления желтка.

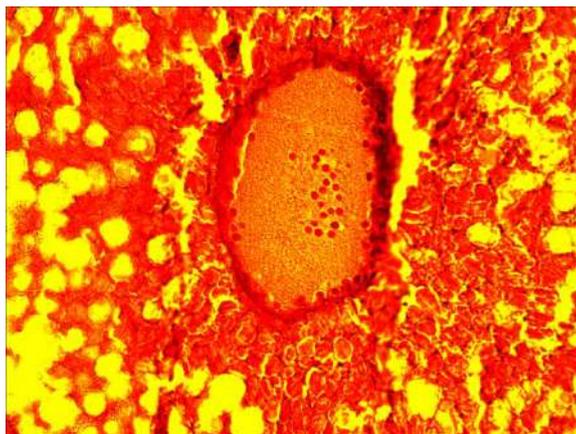


Рис. 3. Ядрышки в углублениях кариолеммы. Гематоксилин-эозин. Увел. $\times 56$

Сперматогенез. Сезонный цикл развития семенников терских рыбцов характеризуется тем, что к началу зимы гонады их находятся в III стадии развития. На гистологических срезах семенные каналцы заполнены мелкими клетками округлой формы в 4–5 мкм в диаметре. Они концентрируются в пристеночной области каналцев; среди них обнаруживаются клетки на различных фазах митотического деления (рис. 4).

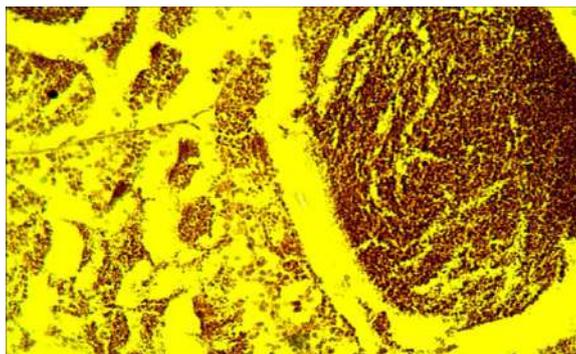


Рис. 4. Семенные каналцы в семеннике рыбца в текущем состоянии (V стадия). Гематоксилин-эозин. Увел. $\times 56$

В марте гонады (семенники) находились в IV стадии развития. На срезах семенные каналцы заполнены скоплениями крупных базофильных клеток в 6–8 мкм в диаметре с сетью интенсивно прокрашенных хроматиновых нитей. Это сперматоциты II порядка – одни из самых крупных клеток в структуре семенника.

В мае в каналцах формируются скопления мелких клеток – сперматид, образовавшихся в результате деления сперматоцитов II порядка. 20–30 мая обнаружены «текущие» самцы с гонадами, полностью готовыми к нересту.

Выводы

Проведенными нами исследованиями установлено, что у рыбака после нереста гонады из VI стадии переходят не в III, как другие карповые, а в VI–II, что способствует благополучной откладке первой генерации ооцитов.

Необходимо отметить, что откладка икры, а также резорбция не выметанных остаточных икринок и ранее опустевших фолликулов идут параллельно, и эти процессы продолжают вплоть до завершения нереста.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кошелев Б.В. Экология размножения рыб. М.: Наука, 1984. 308 с.
2. Кулаев С.И. Годовой цикл и шкала зрелости семенников половозрелой плотвы (*Rutilus rutilus* L.) // Зап. Большевск. биол. станции. 1939. Вып. 11. С. 3–38.
3. Мейен В.А. Годовой цикл изменений яичников воблы северного Каспия // Тр. ВНИРО. 1940. Т. 2. С. 99–114.
4. Мейен В.А. Изменения полового цикла самок костистых рыб под влиянием экологических условий // Изв. АН СССР. Сер. Биологическая. 1944. № 2. С. 65–76.
5. Овен Л.С. Особенности гаметогенеза у самцов морских костистых рыб с растянутым нерестом // Вопросы ихтиологии. 1977. Т. 17, №1(102). С. 51–63.
6. Сакун О.Ф. Половые клетки и функции половых желез у сырты (*Vimba vimba* L.) в норме и при нарушении условий размножения : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1959. 20 с.
7. Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. Определение стадии зрелости и изучения половых циклов рыб. Мурманск: изд-во Главрыбвод, 1963. 47 с.
8. Чепурнова Л.В. Нарушение оогенеза у рыбака при сокращении пути нерестовой миграции и зоны нерестиц на Днестре // Вопросы ихтиологии. 1966. Т. 6, № 1. С. 51–58.
9. Шихшабеков М.М. Некоторые данные по экологии нереста, воблы, леща и сазана в Аракумских водоемах Дагестана // Вопросы ихтиологии. 1969. Т. 9, № 5(58). С. 164–176.
10. Шихшабеков М.М. О биологии размножения кутума, жерева, рыбака и красноперки в водоемах Дагестана // Вопросы ихтиологии. 1979. Т. 19, № 3(116). С. 190–198.
11. Shandikov G.A., Faleeva T.I. Features of gametogenesis and sexual cycles of six notothenioid fishes from East Antarctica // Polar Biology. 1992. Vol. 11. P. 615–621.
12. Бархалов Р.М., Шихшабеков М.М., Стальмакова В.П. Особенности гаметогенеза рыб на примере семейства карповых // Успехи современного естествознания. 2003. № 10. С. 35.
13. Ефремова Е.В. Ранний гаметогенез сиговых рыб р. Согонуп в условиях искусственного содержания : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2013. 24 с.
14. Зелеников О.В. Гаметогенез тихоокеанских лососей. 1. Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* // Известия ТИНРО. 2023. № 203(3). С. 499–518.
15. Особенности половых циклов и стадий зрелости яичников рыб / Н.И. Рабазанов, М.М. Шихшабеков, Д.Р. Адуева, Г.Ш. Гаджимурадов, М.М. Набиев, Д.М. Рамазанова // Юг России: экология, развитие. 2009. № 3. С. 65–66.
16. Рабазанов Н.И. Функциональные изменения гаметогенеза и полового цикла рыб в водоемах с нарушенным экологическим режимом : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Махачкала, 2010. 51 с.
17. Морфогенез половых желез рыб / М.М. Шихшабеков, Г.М. Абдурахманов, А.А. Гаджиев, Р.М. Бархалов. Махачкала: ДГУ, 2003. 72 с.
18. Шихшабеков М.М., Бархалов Р.М. Гаметогенез, половые циклы и экология нереста рыб (на примере семейства Сургинidae) в водоемах Терской системы. Махачкала, 2004. 162 с.
19. Шихшабеков М.М., Устарбеков А.К., Гусейнов А.Д. Экология размножения рыб в водоемах западной части Среднего Каспия. Махачкала, 2005. С. 117–122.
20. Cerda J., Fabra M., Raldua D. Physiological and molecular basis of fish oocyte hydration. In The Fish Oocyte: From Basic Studies to Biotechnological Applications. (ed. P.J. Babin, J. Cerda, E. Lubzens). 2007. P. 349–396. Dordrecht, The Netherlands: Springer.
21. Zelennikov O.V. and Yurchak M.I. Gametogenesis of the Pacific salmon. 1. The state of gonads in juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, under the conditions of its natural and hatchery reproduction in the Sakhalin oblast // Journal of Ichthyology. 2019. N 59(6). P. 966–969.

22. Трусов В.З. Гистологический анализ так называемой IV стадии зрелости и яичников судака // Труды лаб. основ рыбоводства. 1947. Т. 1. С. 155–167.

23. Равен Х. Оогенез. М.: Мир, 1964. 308 с.

24. *Recouurt A.* Electronenmicroscopisch onderzoek naar de oogenese big *Limnaea stagnalis* L. Thesis. Utrecht. 1961. P. 14–22.

25. *Детлаф Т.А.* Влияние температуры воды в период созревания ооцитов и овуляции рыб: влияние температуры воды в период созревания ооцитов и овуляции рыб: влияние температуры воды в период созревания ооцитов и овуляции рыб // Труды ЦНИОРХ. 1970. Т. 2. С. 112–126.

26. *Шихшабеков М.М.* Методические указания по определению стадий зрелости гонад и половых продуктов некоторых промысловых рыб. М.: ВАСХНИЛ, 1980. С. 123.

Поступила в редакцию 15.12.2023 г.

Принята к печати 28.03.2024 г.

Зурхаева Умишанат Джамалдиновна, младший научный сотрудник, Прикаспийский институт биологических ресурсов ресурсов Дагестанского федерального исследовательского центра РАН; 367000, Республика Дагестан, Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45; e-mail: zurkhaeva81@mail.ru

Umshanat D. Zurkhaeva, junior researcher, Precaspian Institute of Biological Resources of the Daghestan Federal Research Centre of RAS; 45, M. Gadzhiev st., Makhachkala, Republic of Daghestan, 367000; e-mail: zurkhaeva81@mail.ru

Рабазанов Нухкади Ибрагимович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского федерального исследовательского центра РАН; 367000, Республика Дагестан, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45; зав. кафедрой ихтиологии, Дагестанский государственный университет; e-mail: rnuh@mail.ru

Nukhkadi I. Rabazanov, Doctor of Biology, main researcher, Precaspian Institute of Biological Resources of the Daghestan Federal Research Centre of RAS; head of Department of Ichthyology, Daghestan State University; 45, M. Gadzhiev st., Makhachkala, Republic of Daghestan, 367000; e-mail: rnuh@mail.ru

Курбанов Зияутдин Магомедзагирович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского федерального исследовательского центра РАН; 367000, Республика Дагестан, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45; e-mail: kurbanova.42@yandex.ru;

Ziyaytdin M. Kurbanov, Candidate of Biology, senior researcher, Precaspian Institute of Biological Resources of the Daghestan Federal Research Centre of of RAS; 45, M. Gadzhiev st., Makhachkala, Republic of Daghestan, 367000; e-mail: kurbanova.42@yandex.ru

Курбанова Зури Салмановна, старший лаборант, Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского федерального исследовательского центра РАН; 367000, Республика Дагестан, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45; e-mail: kurbanova.zuri@mail.ru

Zuri S. Kurbanova, senior laboratory assistant, Precaspian Institute of Biological Resources of the Daghestan Federal Research Centre of of RAS; 45, M. Gadzhiev st., Makhachkala, Republic of Daghestan, 367000; e-mail: kurbanova.zuri@mail.ru