

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

DOI 10.31029/vestdnc99/1

УДК 593.96-116(268.52)

МОРФОМЕТРИЯ ПОЛОВЫХ ЖЕЛЕЗ И КЛЕТочный СОСТАВ ПОЛОВЫХ ТРУБОЧЕК САМОК ГОЛОТУРИИ *MOLPADIA BOREALIS* M. SARS, 1859 КАРСКОГО МОРЯ

А. В. Гарбуль (Анциферова)¹, ORCID: 0000-0001-8507-7477

Е. А. Гарбуль², ORCID: 0000-0003-3245-3058

А. А. Греков³, ORCID: 0000-0002-2422-635X

¹ФГАОУ ВО «Мурманский арктический университет», Мурманск, Россия,

²ФГБУН Мурманский морской биологический институт Российской академии наук,
«ММБИ РАН», Мурманск, Россия,

³Полярный филиал ФГБНУ «ВНИРО» (ПИНРО им. Н.М. Книповича),
Мурманск, Россия

MORPHOMETRY OF THE GONADS AND CELLULAR COMPOSITION OF GONADAL TUBULES IN FEMALE HOLOTHURIAN *MOLPADIA BOREALIS* M. SARS, 1859 FROM THE KARA SEA

A. V. Garbul (Antsiferova)¹, ORCID: 0000-0001-8507-7477

E. A. Garbul², ORCID: 0000-0003-3245-3058

A. A. Grekov³, ORCID: 0000-0002-2422-635X

¹Murmansk Arctic University, Murmansk, Russia,

² Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences
(MMBI RAS), Murmansk, Russia,

³Polar Branch of FSBSI «VNIRO» («PINRO» named after N.M. Knipovich),
Murmansk, Russia

Аннотация. Работа посвящена изучению состояния и клеточного состава половых желез самок арктической голотурии (*Molpadia borealis*) Карского моря в осенний период. Выявлено, что яичники образованы двумя категориями половых трубочек – тонкими диаметром от 0,1 до 0,2 мм и толстыми – 0,3–0,5 мм, которые различаются по количественному составу ооцитов разных фаз развития. Стенка половых трубочек тонкая – 7–17 мкм, их просвет в основном заполняют ооциты диаметром 165–195 мкм, 230–250 мкм и 260–270 мкм, вдоль стенки трубочек располагаются половые клетки, имеющие размеры от 50 до 95 мкм, и отдельные ооциты диаметром 130 мкм. Ядро развивающихся ооцитов содержит одно периферическое ядрышко, которое в ходе оогенеза увеличивает свои размеры. Резорбции подвергаются гаметы диаметром от 165 мкм. У самок голотурии на всех станциях отбора проб в гонадах происходили завершающие процессы созревания части ооцитов, и гонады находились в преднерестовом состоянии и состоянии нерестовой готовности. Плодовитость низкая, составляет 150–200 тыс. клеток на гонаду, а в пересчете на зрелые ооциты, готовые к вымету, размером от 230 мкм до 270 мкм – 75 тыс. клеток.

Abstract. This study describes the morphology and cellular composition of ovaries in the Arctic holothurian *Molpadia borealis* from the Kara Sea during autumn. All analyzed specimens were female. The gonads consisted of thin (0.1–0.2 mm) and thick (0.3–0.5 mm) tubules, which varied in their proportions of developing oocytes. The tubule wall was thin (7–17 µm). The lumen was predominantly filled with large oocytes (165–195 µm, 230–250 µm, and 260–270 µm in diameter), while smaller germ cells (50–95 µm) and individual ~130 µm oocytes lined the periphery. Developing oocytes featured a single peripheral nucleolus that enlarged during oogenesis. Gametes ≥165 µm showed signs of resorption. At all stations, a portion of oocytes was in final maturation, indicating a pre-spawning or spawning-ready condition. Total fecundity was low, estimated at 150,000–200,000 cells per gonad, of which approximately 75,000 were mature oocytes (230–270 µm) ready for release.

Ключевые слова: голотурия, мольпадия, размножение, гонада, гонадный индекс, гаметы, Карское море.

Keywords: *Molpadia borealis* M. Sars; 1859, breeding, gonads, gonads index, gametes, Kara Sea.

Введение

Голотурия *Molpadia borealis* M. Sars, 1859 относится к типу Echinodermata, классу Holothuroidea и семейству Molpadiidae. Мольпадии образуют плотные поселения в морях Северного Ледовитого океана и обитают на глубинах от 40 до 2000 м [1].

В литературе содержится большое количество информации о репродуктивных циклах промысловых голотурий [2–7]. На этом фоне, глубоководная арктическая голотурия *Molpadia borealis* является практически не изученной. В настоящее время существует единственная работа [8], где рассматривается ультраструктура гамет мольпадии boreальной Карского моря.

Цель настоящей работы – исследовать морфологию и состояние половых желез самок *M. borealis* Карского моря в начале осени (конец августа – начало сентября).

Для достижения указанной цели поставлен ряд задач: изучить особенности строения гонад самок и клеточный состав гонадных трубочек; провести количественную оценку содержания в гонадах клеток разных стадий развития; рассчитать абсолютную индивидуальную плодовитость.

Материалы и методы исследований

Образцы *M. borealis* отобраны в научном рейсе на НИС «Дальние Зеленцы» Мурманского морского биологического института (ММБИ) в Карском море с помощью конвенционного промыслового трала (чертеж 2387) с глубины 40–60 м в период с 23 августа по 5 сентября 2019 г. из шести различных районов (рис. 1).

Для исследования материал в лабораторию доставляли в 4 %-ном р-ре формалина. У голотурий измеряли длину кожно-мускульного мешка (КММ), его массу, вес гонад, подсчитывали сумму гонадных трубочек, определяли их длину и диаметр.

Индекс гонад, выраженный в процентах, определяли по формуле:

$$\text{ГИ} = g/P \times 100 \quad (g - \text{масса гонад}, P - \text{масса КММ}).$$



Рис. 1. Карта-схема отбора проб голотурии *M. borealis* в Карском море

Для оценки состояния половых желез применяли морфометрический анализ. У самок отбирали десять гонадных трубочек и с помощью бинокля МБС-10 изучали три сегмента по 1 см (основание, средний и концевой отделы половых трубочек), где подсчитывали количество ооцитов разных фаз развития. Диаметр половых клеток измеряли окуляр-микроскопом.

Для гистологического анализа получали парафиновые срезы толщиной 5–7 мкм. Окрашенные гематоксилином и эозином срезы заключали в консервирующую среду. Препараты просматривали и анализировали под микроскопом Olympus CX23 LEDRFS1 при увеличениях 10×4, 10×10 и 10×40 с цифровой камерой и программным обеспечением ADF.

Индивидуальную абсолютную плодовитость рассчитывали по формуле:

$N = n \times l$ (n – среднее количество всех половых клеток в сегменте (1 см), l – длина одной половой трубочки).

Далее находили среднее значение половых клеток в 10 гонадных трубочках и определяли индивидуальную абсолютную плодовитость (F) половой железы в целом: $F = L \times M$ (L – среднее количество половых клеток в 10 трубочках, M – количество всех трубочек гонады).

Результаты исследований

Арктические голотурии *M. borealis* раздельнополые животные, но половой диморфизм не выражен, поэтому по внешнему виду особи пол определить невозможно. При обработке материала выявлено, что самок в пробах было в пять раз больше, чем самцов, гермафродитные особи не обнаружены.

Половая система довольно просто устроена, оплодотворение наружное, половые продукты выбрасываются в воду. У мольпадии одиночная гонада, состоящая из различного количества половых трубочек (рис. 2).



Рис. 2. Яичник самки (а) и семенник самца (б) голотурии *M. Borealis*.

Авторское фото

Масса КММ исследуемых образцов находилась в диапазоне от 9,51 до 17,54 г, при этом самки значительно тяжелее самцов. Количество трубочек в гонадах сильно варьирует (длина КММ от 112,00 до 161,00 мм, масса половых желез от 1,20 до 5,55 г) от 31 до 76 штук.

Половые трубочки гонады различаются по длине и диаметру. Мужские – имеют перетяжки различной формы и утолщения, диаметр трубочек от 1,00 до 2,00 мм.

Диаметр гонадных трубочек самок имеет диапазон от 1,00 до 5,00 мм. Длина трубочек тоже различна: 3,00–33,00 мм – короткие трубочки, длинные – 47,00–192,00 мм. Встречаются половые трубочки с двумя-тремя ответвлениями. Ветвление может быть как от середины трубочки, так и от ее концевой участка.

Яичники самок образованы тонкими и толстыми половыми трубочками диаметром 0,1–0,2 мм и 0,3–0,5 мм соответственно. Толстые трубочки образуют большую часть половых желез.

Изменения репродуктивной активности прослеживались как в тонких, так и в толстых половых трубочках гонад самок (рис. 3). Клеточный состав половых трубочек самок на различных участках одной трубочки не имеет существенных различий.

Стенка тонких половых трубочек неровная, ее толщина от 7 до 17 мкм, в некоторых участках до 20 мкм. Вдоль стенки трубочек (см. рис. 3) располагаются пристеночные ооциты размером 53–84 мкм с базофильной цитоплазмой и ооциты диаметром 130 мкм с зернистой ооплазмой, ядрами диаметром 58 мкм, содержащими одно ядрышко 11–12 мкм. В просвете половых трубочек находятся крупные половые клетки диаметром от 167 до 245 мкм, ооциты имеют вакуолизированную цитоплазму, видна картина резорбции гамет.

Толстые половые трубочки (см. рис. 3) имеют толщину стенки от 7 до 15 мкм, отдельные ее участки достигают 20–23 мкм. Пристеночные ооциты диаметром 52–56 мкм и 65–92 мкм имеют базофильно окрашенную цитоплазму. Просвет трубочек заполнен крупными половыми клетками диаметром 154–195 мкм, 230–255 мкм и 260–270 мкм. Ооциты промежуточных размеров имеют зернистую, вакуолизированную цитоплазму (вакуоли 6–7 мкм), размеры ядер – 52–76 мкм с одним крупным ядрышком 23 мкм, расположенным у кариолеммы. Наблюдается резорбция крупных и средних ооцитов, фагоцитирующие

клетки имеют размеры 4–5 мкм. В яичниках обнаруживаются гаметы разных фаз развития: пристеночные – диаметром 50–56 мкм, 60–80 мкм, 85–95 мкм и 130 мкм, а также свободнолежащие половые клетки размерами 165–175 мкм, 180–195 мкм, 230–250 мкм и 260–270 мкм. Процентное содержание различных категорий ооцитов в трубочках разного диаметра представлено на рис. 4.

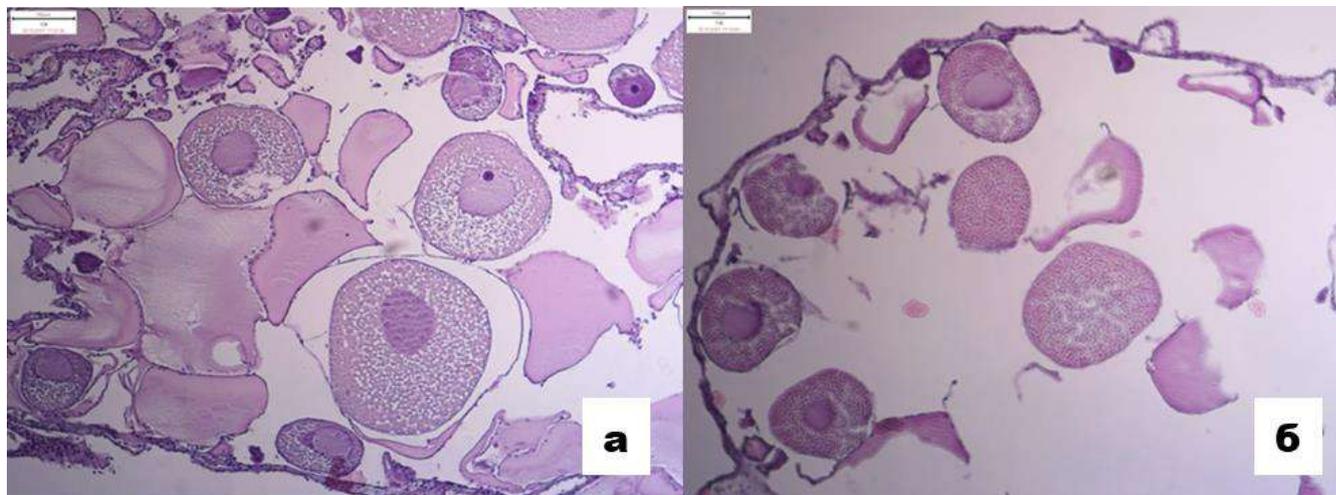


Рис. 3. Тонкие половые трубочки (а) и толстые половые трубочки (б) гонад самок голотурии *M. borealis* (окраска гематоксилин-эозин, увеличение 10×10). Авторское фото

В конце августа и начале сентября ГИ имеет следующие значения: от 11,85 до 20,44% (масса яичников 1,2–2,44 г) и от 21,76 до 33,28 % (масса гонад 3,09–4,44 г) и достигал максимальной величины – 55,56% при массе гонады 5,55 г.

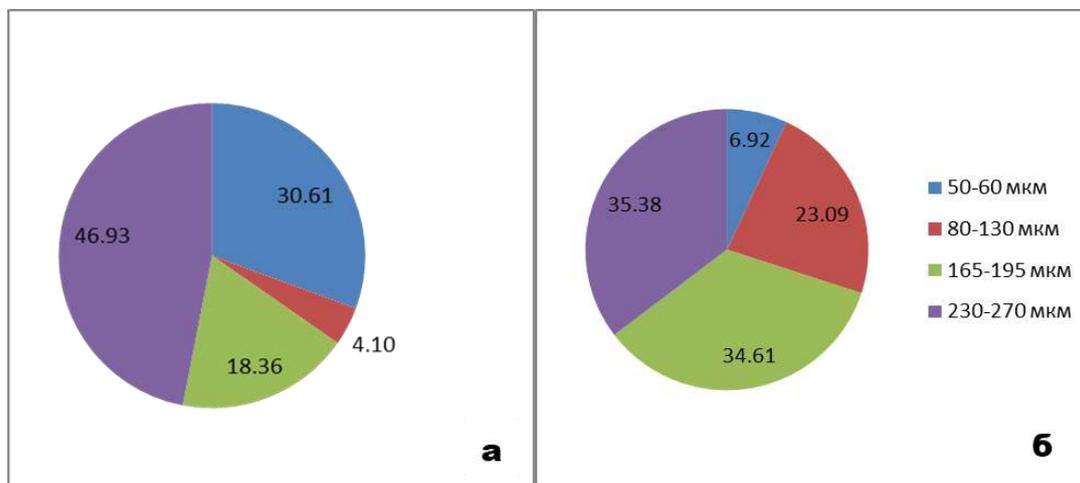


Рис. 4. Содержание ооцитов разных фаз развития в тонких (а) и в толстых половых трубках (б) в гонадах самок голотурии *M. borealis*, %

Плодовитость у самок с массой КММ от 9,51 до 17,54 г низкая, составляет 150–200 тыс. клеток на гонаду, а в пересчете на зрелые ооциты диаметром 230–270 мкм, готовые к вымету – 75 тыс. клеток.

Обсуждение результатов

Диапазон размеров яиц голотурий разных видов варьирует, у *Synaptula vitata* диаметр яйца – 50 мкм [3], а у *Psychropotes longicaudata* – 4400 мкм [9].

У всех голотурий яйцеклетки окружены желточной и студенистой оболочками. Ультраструктурный анализ яиц *M. borealis* показал, что толщина студенистой оболочки 7 мкм, и она пронизана микроворсинками. В ооплазме находятся желточные и липидные включения, в кортексе отсутствуют органеллы, но присутствуют кортикальные гранулы диаметром 1 мкм [8].

Голотурии с диаметром яиц 100–200 мкм имеют планктотрофную личинку и высокую плодовитость (миллионы и десятки миллионов яиц) [10]. Крупные яйцеклетки диаметром более 700 мкм имеют виды с лецитотрофной личинкой или прямым развитием и низкой плодовитостью (сотни – тысячи яиц) [10; 11].

На основании проведенных исследований установлено, что размер зрелых яиц у *M. borealis* – 230–270 мкм, что согласуется с ранее полученными данными [8]: диаметр зрелых яйцеклеток составляет около 300 мкм и свидетельствует о том, что у мольпадии boreальной непрямо развитие с планктотрофной личинкой.

В ядрах ооцитов голотурий насчитывается различное количество ядрышек, которые могут занимать как центральное, так и краевое расположение. Например, у дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicas* в ядрах ооцитов содержится всего одно ядрышко, у *Chirodota laevis* – 1–2 ядрышка, у *Eupentacta fraudatrix* ооцит содержит 20–30 ядрышек [12], у баренцевоморской кукумарии *Cucumaria frondosa* – 9–14 ядрышек [2]. У двух первых видов в развитии отмечена планктотрофная личинка, а у двух последних – лецитотрофная. Гистологические наблюдения показали, что ядра ооцитов арктической голотурии *M. borealis* имеют единственное периферическое ядрышко, которое в ходе оогенеза увеличивается в размерах. Таким образом, у голотурий с лецитотрофной стратегией в оогенезе формируются множественные ядрышки, а с планктотрофной – 1–2 ядрышка [10].

В цикле половозрелых иглокожих различные исследователи находят разное число стадий. Стадии развития гонад мольпадии оценивали по шкале, предложенной ранее А.В. Анциферовой [2] для репродуктивного цикла голотурии *C. frondosa* Баренцева моря. Границы стадий определяются условно и перекрываются. Например, в гонаде, готовой к нерестовому периоду, могут происходить процессы размножения и роста половых клеток. Оценка состояния половых желез в популяции основывается на том, что большинство особей имеет гонады на данной конкретной стадии [13].

В осенний период у самок голотурии *M. borealis* со всех станций отбора проб в гонадах происходили завершающие процессы созревания части ооцитов, и яичники находились на стадиях созревания (преднерестовом состоянии) и зрелости (нерестовой готовности). Полученные результаты совпадают с более ранними исследованиями [8].

Индукторы нереста голотурий обсуждаются достаточно широко во многих литературных источниках, но до сих пор полной ясности в данном вопросе нет. Среди триггеров нереста выделяют температуру воды [7; 14], изменение длины светового дня [15; 16], обилие фитопланктона [2; 5; 6; 17; 18; 19] и наличие спермы и феромонов в воде [13].

Карское море обычно освобождается ото льда на 2–3 летне-осенних месяца (август – октябрь). На это время года приходится гидрологическая весна и лето в верхнем 10–15-метровом слое, благодаря формированию подповерхностного пикноклина со значительными вертикальными градиентами температуры и солености, создаются условия для развития плотных концентраций планктона [20].

На наш взгляд, размножение арктической голотурии *M. borealis*, имеющей планктонное потомство, связано с прогреванием поверхностных слоев воды и созданием оптимальных условий для развития планктона, служащего пищей для растущей личинки.

Плодовитость – основная характеристика репродуктивной биологии вида.

Под индивидуальной плодовитостью голотурий понимают общее количество половых клеток, выпущенное в воду за сезон размножения, приходящуюся в среднем на одну половозрелую особь.

Невысокая плодовитость мольпадии boreальной компенсируется наличием планктонной личинки, что повышает результативность размножения и способствует успешному расселению потомства.

Заключение

В результате проведенных исследований установлено, что яичники голотурии *M. borealis* образованы двумя категориями половых трубочек – толстыми диаметром от 0,3 до 0,5 мм и тонкими – 0,1–0,2 мм, которые различаются по количественному составу ооцитов разных стадий развития.

В начале осени в половых железах самок обнаружены пристеночные ооциты размерами от 50 до 130 мкм и свободнолежащие гаметы диаметром 165–270 мкм. Зрелые ооциты, предназначенные для вымета, имеют размеры от 230 до 270 мкм. Ядро развивающихся ооцитов содержит единственное ядрышко, прилегающее к ядерной мембране. Процессы резорбции отмечены в крупных половых клетках и ооцитах, имеющих промежуточные размеры. Исследованные яичники самок находились в преднерестовом и нерестовом состояниях.

Плодовитость низкая – 150–200 тыс. клеток на гонаду.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Madsen F.J., Hansen B.* Echinodermata: Holothurioidea // Mar. Invert. Scandinavia, 1994. Vol. 9. P. 1–143.
2. *Анциферова А.В.* Репродуктивная биология промысловой голотурии *Cucumaria frondosa* (Gunnerus, 1776) Баренцева моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск: МГТУ, 2007. 23 с.
3. *Гудимова Е.Н.* Голотурия *Cucumaria frondosa* (Gunner, 1776) // Промышленные и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные в Баренцевом и Белом морях / КНЦ РАН. Апатиты, 1998. С. 453–528.
4. *Green J.D.* The annual reproductive cycle of the apodus holothurian *Leptosynapta tenuis*: a bimodal breeding season // Biol. Bull. 1978. Vol. 154. P. 68–78.
5. *Hamel J.-F., Himmelman J.H., Dufresne L.* Gametogenesis and spawning of the sea cucumber *Psolus fabricii* (Duben and Koren) // Biol. Bull. 1993. Vol. 184, N 2. P. 125–143.
6. *Hamel J.-F., Mercier A.* Spawning of the sea cucumber *Cucumaria frondosa* in the St. Lawrence Estuary, eastern Canada // SPC Beche-de-mer Information Bulletin. 1995. Vol. 7. P. 7–18.
7. *Tanaka Y.* Seasonal changes occurring in the gonad of *Stichopus japonicus* // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1958. Vol. 9. P. 29–36.
8. *Дроздов А.Л., Рогачева А.В., Тюрин С.А.* Ультраструктура гамет арктической голотурии *M. Sars, 1859* (Holothuroidea: Molpadiidae) // Биология моря. 2012. Т. 38, № 3. С. 244–248.
9. *Sewel M.A., Yong C.M.* Are echinoderm egg size distributions bimodal? // Biol. Bull. 1997. Vol. 193. P. 297–305.
10. *Касьянов В.Л.* Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. Л.: Наука, 1989. 179 с.
11. *Дроздов А.Л., Касьянов В.Л.* Размеры и форма гамет у иглокожих // Онтогенез. 1985. Т. 16, № 1. С. 49–59.
12. *Низовская Г.П., Арронет В.Н.* Особенности морфологических изменений ядерных структур в оогенезе голотурий // Цитология. 1975. Т. 17, № 3. С. 238–243.
13. *Касьянов В.Л., Медведева Л.А., Яковлев Ю.М., Яковлев С.Н.* Размножение иглокожих и двустворчатых моллюсков. М.: Наука, 1980. 207 с.
14. *Conand C.* Reproductive biology of the holothurians from the major communities of the New Caledonia lagoon // Mar. Biol. 1993. Vol. 116. P. 439–450.
15. *Cameron J.L., Fankboner P.V.* Reproductive biology of the commercial sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson) (Echinodermata: Holothuroidea). I Reproductive periodicity and spawning behavior // Can. J. Zool. 1986. Vol. 64. P. 168–175.
16. *Oganessian S.A., Grigorjev G.V.* Reproductive cycle of the holothuroid *Cucumaria frondosa* in the Barents Sea // Echinoderms : San Francisco. Balkema, Rotterdam, 1998. P. 489–492.
17. *Coady L.W.* Aspect of the reproductive biology of *Cucumaria frondosa* (Gunnerus, 1776) and *Psolus fabricii* (Duben et Koren, 1846) (Echinodermata: Holothuroidea) in the shallow waters of the Avalon Peninsula, Newfoundland. Canada, 1973. P. 110.
18. *Himmelman J.H.* Phytoplankton as a stimulus for spawning in three marine invertebrate // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1975. Vol. 20. P. 199–214.
19. *Jordan A.J.* On the ecology and behaviour of *Cucumaria frondosa* (Echinodermata: Holothuroidea) at Lamoine Beach, Maine. Ph. D. Thesis. Univ. Maine. Orono. 1972. P. 75.
20. Экосистема Карского моря / под общ. ред. Б.Ф. Прищелы. Мурманск: ПИНРО, 2008. 261 с.

Поступила в редакцию 24.04.2025 г.

Принята к печати 24.12.2025 г.

Гарбуль (Анциферова) Анна Викторовна, кандидат биологических наук, доцент кафедры микробиологии и биохимии, Мурманский арктический университет; e-mail: anna.cucumaria@yandex.ru

Anna V. Garbul (Antsiferova), Candidate of Biology, associate professor of Department of Microbiology and Biochemistry, Murmansk Arctic University; e-mail: anna.cucumaria@yandex.ru

Гарбуль Евгений Алексеевич, научный сотрудник, Мурманский морской биологический институт; e-mail: garbul@mmbi.info

Evgeniy A. Garbul, research fellow, Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences; e-mail: garbul@mmbi.info

Греков Андрей Анатольевич, кандидат биологических наук, доцент; специалист, Полярный филиал ФГБНУ «ВНИРО» (ПИНРО им. Н.М. Книповича); e-mail: longlines@rambler.ru

Andrey A. Grekov, Candidate of Biology, associate professor, specialist, Polar Branch of FSBSI «VNIRO» («PINRO» named after N.M. Knipovich); e-mail: longlines@rambler.ru