

**ХЛОПОВА**

**Анна Владимировна**

**МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕПРОДУКТИВНОЙ  
СИСТЕМЫ ГОРЧАКОВ (Cyprinidae, Acheilognathinae) И ПЕСКАРЕЙ-  
ЛЕНЕЙ (Cyprinidae, Gobioninae) БАССЕЙНА РЕКИ АМУР**

03.00.25 – гистология, цитология, клеточная биология

03.00.10 – ихтиология

**АВТОРЕФЕРАТ**

**диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук**

**Работа выполнена в Институте биологии моря им. А.В. Жирмунского  
Дальневосточного отделения Российской академии наук и в Хабаровском  
филиале Федерального государственного унитарного предприятия  
«Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр»**

**Научные руководители:**

доктор биологических наук, старший научный сотрудник  
**Вараксин Анатолий Алексеевич**

кандидат биологических наук  
**Питрук Дмитрий Леонидович**

**Официальные оппоненты:**

доктор биологических наук, профессор  
**Максимович Александр Александрович**

доктор биологических наук, профессор  
**Иванков Вячеслав Николаевич**

**Ведущая организация:**

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Защита состоится “24” декабря 2009 года в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 005.008.01 при Институте биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН по адресу: 690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17.  
e-mail: [inmarbio@mail.primorye.ru](mailto:inmarbio@mail.primorye.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН (690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17).  
Отзывы просим присылать на e-mail: [mvaschenko@mail.ru](mailto:mvaschenko@mail.ru)

Автореферат разослан “21” ноября 2009 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

*Ващенко*

М.А. Ващенко

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность проблемы.** Большая часть исследований по биологии размножения рыб реки Амур выполнена на промысловых видах (сазан, верхогляд, желтощек, карась серебряный, косатка-скрипун и др.). Горчаки и пескари-лени являются массовыми видами ихтиофауны бассейна реки Амур и составляют значимую долю в питании других рыб. Тем не менее, биология размножения этих рыб до настоящего времени остаются крайне слабо изученной. Сравнительно больше известно о репродуктивной биологии европейского обыкновенного горчака *Rhodeus amarus* и глазчатого горчака *Rhodeus ocellatus* (Asahina, Hanyu, 1983, 1991; Aldridge, 1999; Smith et al., 2004; Kitamura, 2006). У горчаков и пескарей-леней во время нереста проявляются специфические морфологические, физиологические и поведенческие адаптации для откладывания икры. Так, у них развивается яйцеклад, длинный, трубчатой формы орган, позволяющий им откладывать икру в мантийную полость, а именно на жабры пресноводных двустворчатых моллюсков. В соответствии с предложенной Крыжановским (Крыжановский, 1948, 1949; Крыжановский и др., 1951) классификацией рыб, по экологическим особенностям размножения выделяют остракофильную группу рыб. К этой группе принадлежат рыбы, откладывающие икру в мантийную полость двустворчатых моллюсков при помощи яйцеклада, и развитие эмбрионов и личинок остракофильных рыб приспособлено к условиям жизни в такой своеобразной среде. Зародыши, живущие внутри моллюсков около одного месяца, получают при этом необходимые для жизнедеятельности кислород, питание и защиту от неблагоприятных условий окружающей среды. Они покидают моллюсков как активно плавающие личинки, способные к самостоятельному существованию.

Отрывочные литературные данные по особенностям биологии горчаков и пескарей-леней датируются серединой прошлого века и основываются лишь на полевых исследованиях Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949 гг. (Никольский, 1956). К настоящему времени имеется очень скудная информация об основных биологических характеристиках и времени полового созревания этих рыб. Сведения о гистологическом строении и функциональном значении репродуктивных органов горчаков и пескарей-леней отсутствуют. Кроме того, не рассматривался вопрос о видовой специфичности и характере их взаимоотношений

с двустворчатыми моллюсками. Познание репродуктивной биологии этих видов рыб представляет большой интерес для понимания эволюции размножения и анализа проблемы видообразования остракофильной группы рыб. Это определяет актуальность проблемы и требует всестороннего изучения.

**Цель и задачи исследования.** Целью настоящей работы является описание морфологических особенностей репродуктивных органов, развития половых клеток и установление характера взаимоотношений колючих горчаков (*Acanthorhodeus asmussii*, *Acanthorhodeus chankaensis*), обыкновенных горчаков (*Rhodeus sericeus*, *Rhodeus amurensis*) и пескарей-леней (*Sarcocheilichthys czerskii*, *Sarcocheilichthys lacustris*) из бассейна реки Амур с двустворчатыми моллюсками.

Для выполнения поставленной цели необходимо было решить следующие задачи:

- 1) определить время наступления половой зрелости и среднюю индивидуальную абсолютную плодовитость исследуемых видов;
- 2) описать морфологическое строение яйцеклада и его динамику в течение репродуктивного цикла;
- 3) изучить особенности развития и строения половых клеток у горчаков и пескарей-леней;
- 4) установить характер взаимоотношений горчаков и пескарей-леней с двустворчатыми моллюсками.

**Научная новизна.** Впервые получены данные по особенностям репродуктивной биологии 4 видов горчаков и 2 видов пескарей-леней бассейна реки Амур. Определены время наступления половой зрелости и размерно-возрастные характеристики этих рыб. Впервые исследована организация половой системы и гистологическое строение яйцеклада у этих видов рыб. У амурского колючего горчака *A. asmussii* описаны изменения в строении яйцеклада в течение годового репродуктивного цикла, а у пескаря-губача Черского *S. czerskii* – в течение нереста.

Выявлено, что у всех исследуемых видов рыб одновременно происходит развитие нескольких генераций половых клеток, что приводит к порционному созреванию и вымету ооцитов. Впервые проанализировано строение яйцевых оболочек. Показано, что у обыкновенных и колючих горчаков ооциты имеют тонкую лучистую оболочку, что характерно для рыб, откладывающих икру в

мантийную полость двустворчатых моллюсков. Ооциты пескарей-леней имеют более развитую лучистую оболочку. Это связано с тем, что пескари-лени могут откладывать икру не только в мантийную полость моллюсков, но и прятать ее между камнями. Хорион участвует в прикреплении икринок к внутренним полужабрам моллюсков. У исследованных горчаков и пескарей-леней установлены индивидуальная абсолютная плодовитость и количество выметываемых порций икры.

Впервые показано, что самки амурского горчака *R. amurensis*, амурского обыкновенного горчака *R. sericeus*, амурского колючего горчака *A. asmussii* откладывают икру в мантийную полость перловиц *Nodularia amurensis*, *N. middendorffi*, *N. schrencki* и беззубок: *Anemina shadini* и *Sinanodonta likharevi*, а пескаря-леня *S. lacustris* – только в перловиц *N. amurensis*, *N. middendorffi* и *N. schrencki*.

На основании полученных сведений взаимоотношения между горчаками и моллюсками характеризуются как облигатные, а между пескарями-ленями и моллюсками – как факультативные.

**Теоретическое и практическое значение работы.** Представленные сведения об организации половой системы, гистологическом строении яйцеклада, его развитии и инволюции в течение годового репродуктивного цикла, развитии и строении ооцитов горчаков и пескарей-леней и установлении характера их взаимоотношений с двустворчатыми моллюсками значительно расширяют представления об особенностях размножения этой группы рыб. Результаты наших исследований являются важными составляющими компонентами в познании репродуктивной биологии рыб, механизмов регулирования колебаний численности остракофильной группы рыб, эволюции размножения и видообразования. Полученные данные по репродуктивной биологии горчаков и пескарей-леней могут быть использованы при комплексных исследованиях ихтиофауны реки Амур и включены в программу общих и специализированных курсов по репродуктивной биологии рыб для высших учебных заведений.

**Апробация работы.** Материалы диссертационной работы были доложены на межрегиональной научно-практической конференции “Природные ресурсы и экологические проблемы Дальнего Востока” (Хабаровск, 2007), VIII региональной

конференции по актуальным проблемам экологии, биологии и биотехнологии (Владивосток, 2008), X краевом конкурсе молодых ученых Хабаровского края в 2008 году (секция “Науки о жизни и Земле”), X съезде Гидробиологического общества при РАН (Владивосток, 2009), 10<sup>th</sup> International Congress on Medical and Applied Malacology (Busan, Korea, 2009), ежегодной научной конференции ИБМ ДВО РАН (2006).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 12 работ, из них 2 статьи в журналах из списка, рекомендованного ВАК РФ.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация изложена на 149 страницах машинописного текста и включает в себя введение, обзор литературы, характеристику методов исследования, изложение собственных результатов, выводы и список литературы (208 источников, из которых 86 на русском и 122 на иностранных языках). Диссертация иллюстрирована 38 рисунками и 14 таблицами.

**Благодарности.** Выражаю глубокую и искреннюю благодарность и уважение моим научным руководителям д.б.н., ведущему научному сотруднику ИБМ ДВО РАН А.А. Вараксину и к.б.н. Д.Л. Питруку за неоценимую помощь на всех этапах планирования и выполнения работы и анализа полученных результатов. Выражаю признательность к.б.н. Е.А. Пименовой за практическую помощь и сотрудникам лаборатории цитофизиологии ИБМ ДВО РАН за моральную поддержку. За всестороннюю поддержку при сборе и определении видовой принадлежности рыб и за доступ к собранной им коллекции рыб выражаю глубокую благодарность директору Хабаровского филиала (Хф) ТИНРО-центра Г.В. Новомодному, а сотрудникам лаборатории биоресурсов реки Амур Хф ТИНРО-центра – за помощь в сборе материала. Благодарю старшего научного сотрудника лаборатории пресноводных сообществ БПИ ДВО РАН к.б.н. Е.М. Саенко за установление видовой принадлежности моллюсков, сотрудника Института биологии внутренних вод РАН Д.П. Карбанова – за любезно предоставленный материал и младшего научного сотрудник Хф ТИНРО-центра С.Е. Кульбачного – за помощь в освоении ихтиологических и статистических методик обработки полученного материала.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Объекты исследования.** В работе изучали особенности репродуктивной биологии 6 видов рыб – типичных представителей бассейна р. Амур (Никольский, 1953, 1956). Сбор материала был проведен в 2004–2008 гг. Отлов производили мордушками, накидной, ставной, сплавными сетями с шагом ячеи 10–40 мм на территории Хабаровского края в протоках Амурская, Вырга (п. Тахта), Синдинская и Актар (п. Синда), Хохлацкая; в озерах Болонь, Большой и Малый Кизи, Кади, Удыль; в р. Кия (п. Переяславка); в основном русле р. Амур у п. Сусанино и г. Николаевск-на-Амуре; в системе проток и заливов Большого Уссурийского острова (Атлас Нижнего Амура, 1994; Атлас Хабаровского края, 2003). В Приморском крае рыб ловили в оз. Ханка, реках Богатая и Раздольная, в Еврейской автономной области – в р. Тунгуска, протоках Головинская, Крестовая, Петровская. На территории Монгольской Народной Республики отлов производили в реках Балдж-Гол, Барх-Гол и оз. Буйр-Нуур. Все выше перечисленные водоемы составляют бассейн Нижнего, Среднего и Верхнего Амура (Амур от истока до устья..., 2008). После транспортировки рыб некоторое время содержали в аквариумах с аэрируемой пресной водой. Систематическое положение устанавливали по работам Богущкой, Насеки (2004) и Vogutskaya et al. (2008). Количество исследованных рыб обоих полов, а также самок, взятых на гистологический анализ, приведено в таблице 1.

Таблица 1. Исследованные виды рыб

№ п/п	Вид	Кол-во самок, экз.	Кол-во самцов, экз.	Всего, экз.
1	<i>Acanthorhodeus asmussii</i>	77	86	163
2	<i>Acanthorhodeus chankaensis</i>	45	12	57
3	<i>Rhodeus sericeus</i>	65	37	102
4	<i>Rhodeus amurensis</i>	91	40	131
5	<i>Sarcocheilichthys lacustris</i>	10	10	20
6	<i>Sarcocheilichthys czerskii</i>	33	20	53
Всего:		321	205	526

Моллюски были собраны в Амурской, Малышевской, Синдинской, Хохлацкой протоках, заливах Большого Уссурийского острова, р. Амур у с. Вятское на территории Хабаровского края (табл. 2). Систематическое положение

устанавливали по следующим работам: Москвичева, 1973; Затравкин, Богатов, 1987; Богатов, Старобогатов, 1996; Богатов, Саенко, 2003; Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий, 2004; Богатов, 2007.

Таблица 2. Исследованные виды двустворчатых моллюсков

№ п/п	Вид	Количество, экз.
1	<i>Anemina shadini</i> Moskviceva, 1973	35
2	<i>Nodularia amurensis</i> (Mousson, 1887)	132
3	<i>Nodularia middendorffi</i> (Westerlund, 1890)	51
4	<i>Nodularia schrencki</i> (Westerlund, 1897)	20
5	<i>Sinanodonta likharevi</i> Moskviceva, 1973	20
Всего:		258

**Ихтиологические методы.** Сбор и обработку материала осуществляли по общепринятым методикам (Чугунова, 1959; Правдин, 1966). Длину тела по Смитту (АС) измеряли с точностью до 0,5 мм. Определяли массу тела, среднюю индивидуальную абсолютную плодовитость у 25 самок каждого вида, кроме пескаря-леня *S. lacustris*, где  $n=10$  (Спановская, Григораш, 1976; Иванков, 1985; Лисовенко, Андрианов, 1991). Для вычисления возраста у каждой особи была взята чешуя, расположенная выше боковой линии под спинным плавником. Выбирали наиболее сохранившуюся чешую с не обломанным краем и не разрушенным центром. Количество годовых колец считали по передней части чешуи.

**Морфологические методы.** Строение половой системы изучали методом препарирования нефиксированных и фиксированных животных. Для гистологического анализа гонады и яйцеклады фиксировали в жидкости Буэна и 4% растворе формалина (Ромейс, 1954). Материал обезвоживали в этаноле возрастающих концентраций и заливали в парафин. Срезы толщиной 5–6 мкм окрашивали красителем трихроммиллиганом (Numason, 1979), гематоксилином по Эрлиху с докрасиванием эозином, по методу Маллори (Меркулов, 1969) и пикро-Маллори (Mc Farlane, 1944). Диаметр яйцеклада и конического органа, толщину наружного, внутреннего эпителиального и соединительнотканного слоев, диаметр



ооцитов измеряли на гистологических препаратах с помощью окулярного микрометра МОВ–1–15<sup>х</sup>.

**Статистические методы.** Математическая обработка данных проведена с использованием пакета программ Microsoft Excel–2000 и Statistica 6.0 по общепринятым методикам (Боровиков, 2001). Определяли среднюю арифметическую, стандартную ошибку средней арифметической, стандартное отклонение, критерии существенности различий (пределы варьирования). Препараты просматривали на световом микроскопе Leica DM 4500 В, оборудованным цифровой камерой Leica DFC 300 FX.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Возрастная структура.** У исследованных нами видов рыб, относящихся к трем родам (*Acanthorhodeus* – колючие горчаки, *Rhodeus* – обыкновенные горчаки, *Sarcocheilichthys* – пескари-лени), половая зрелость наступает на первом–втором году жизни. У обыкновенных горчаков половая зрелость наступает на первом году жизни. Так, амурский горчак *R. amurensis* созревает в возрасте 0+, а не на втором году жизни, как указано в работе Вронского (1967). Половозрелыми большинство особей европейского обыкновенного горчака *R. amarus* становятся на втором году жизни, единичные особи – на первом году (Лебедев и др., 1969; Koutrakis et al., 2003; Smith et al., 2004; Tarkan et al., 2005). Установлено, что ханкайский колючий горчак *A. chankaensis* созревает на первом году жизни. Амурский колючий горчак *A. asmussii* достигает половой зрелости на втором году жизни, а не на третьем, как упомянуто в работе Никольского (1956). Пескарь-лень *S. lacustris* достигает половой зрелости, по нашим данным, на втором году жизни, а не на третьем–четвертом как отмечал ранее Никольский (1956). Половой зрелости пескарь-губач Черского *S. czerskii* достигает на первом году жизни, а не на втором (Никольский, 1956; Атлас пресноводных рыб России, 2002), или, по мнению других авторов, на третьем году жизни (Новиков и др., 2002). Это, очевидно, связано с тем, что на протяжении последних 30–50 лет в бассейне реки Амур наблюдается снижение его среднего уровня вследствие введения в строй Зейской и Бурейской гидроэлектростанций, усиление влияния техногенной нагрузки на водоем (стоки промышленных и сельскохозяйственных предприятий), увеличение

прогреваемости в летний период (Эколого-экономические проблемы бассейна реки Амур..., 2007; Семенченко, 2008). Более раннее созревание рыб связывают с ускорением темпа роста, за счет этого рыбы достигают размеров, при которых их половое созревание происходит в более раннем возрасте (Семенченко, 2005).

**Гистологическое строение яйцевода.** Строение половой системы у исследованных нами видов горчаков и пескарей-леней имеет значительное сходство. Задние доли гонад продолжают в парные яйцеводы, концы которых, соединяясь, открываются в основание яйцевода – конический орган. В него же открываются мочеточники. От задних долей гонад отходит соединительнотканная перетяжка к каудальной части задней камеры плавательного пузыря. Яйцевод у самок всех исследованных видов располагается между анальным плавником и анальным отверстием (рис. 1).

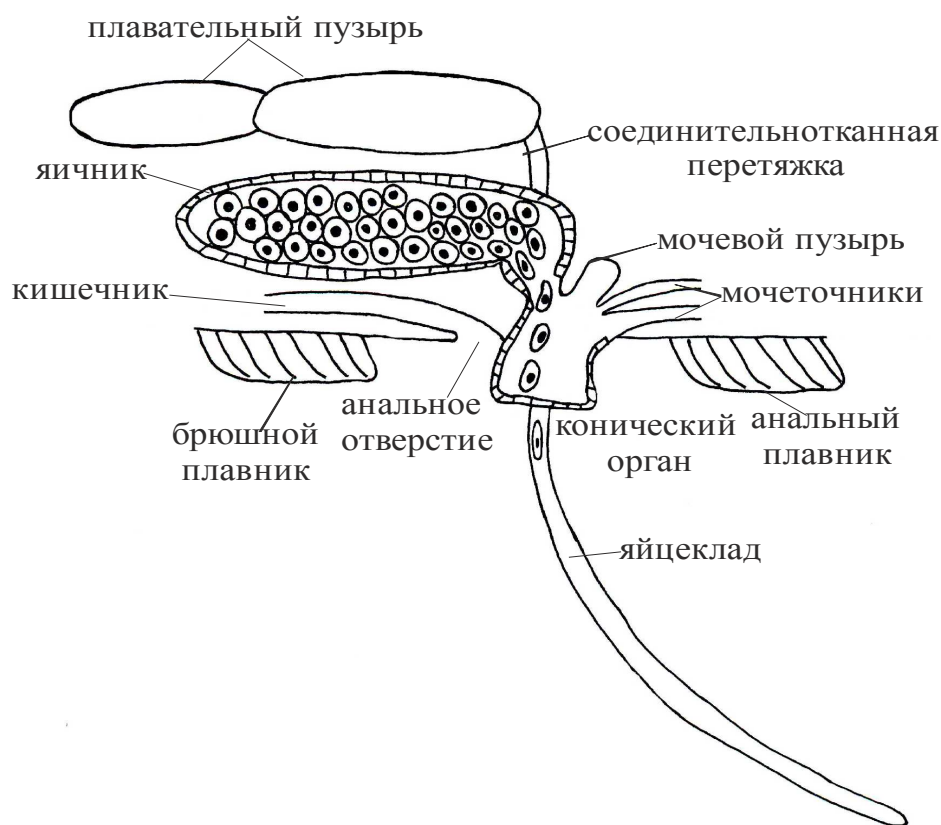


Рис. 1. Схема строения половой системы самки амурского колючего горчака *A. asmussii*.

У горчаков и пескарей-леней конический орган имеет сходное, с небольшими отличиями, гистологическое строение. Снаружи он покрыт многослойным неороговевающим эпителием (рис. 2). У амурского колючего горчака *A. asmussii* наружный слой эпителия образован двумя типами клеток:

одним рядом базальных эпителиоцитов и 10–12 рядами клеток овальной, либо округлой формы. Наружный эпителий остальных трех видов горчаков сформирован тремя типами клеток: одним рядом базальных эпителиоцитов, 3–14 рядами клеток овальной или округлой формы и 1–3 рядами уплощенных клеток с небольшим количеством гранулярного вещества в цитоплазме. У самок всех исследованных видов в верхних рядах наружного эпителия конического органа имеются многочисленные слизистые клетки, секрет которых способствует проникновению яйцеклада в выводной сифон моллюска во время откладывания икры. У пескаря-леня наружный эпителиальный слой образован двумя типами клеток: одним рядом базальных эпителиоцитов и 10–12 рядами клеток овальной формы, а у пескаря-губача Черского – 1–2 и 10–19 рядов клеток. Слизистые клетки в верхних рядах наружного эпителиального слоя у пескаря-леня многочисленны, у пескаря-губача Черского они единичны.



Рис. 2. Поперечный срез конического органа ханкайского колючего горчака *A. chankaensis*. Обозначения: *вэс* – внутренний эпителиальный слой; *кв* – коллагеновые волокна; *кв* – кровеносные сосуды; *мв* – мышечные волокна; *мс* – мышечный слой; *нэс* – наружный эпителиальный слой; *пяз* – полость яйцеклада; *стс* – соединительнотканый слой. Окраска по пикро-Маллори.

Соединительнотканый слой представлен рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью. В нижней части слоя отдельными пучками лежат мышечные волокна. У всех исследуемых видов собственно мышечный слой располагается в нижней части соединительнотканного слоя. Только у пескаря-леня *S. lacustris* по окружности конического органа отмечено два

мышечных слоя – один в нижней, а другой в верхней части соединительнотканного слоя. Волнообразно изогнутые коллагеновые волокна в соединительнотканном слое, идущие по всей окружности конического органа, располагаются в различных направлениях, а также идут по контуру складок к их вершинам. На границе наружного эпителиального и среднего соединительнотканного слоев коллагеновые волокна формируют плотно упакованное кольцо. В складках, у их основания, во всей толще соединительнотканного слоя, отмечена сеть кровеносных сосудов разного диаметра. Развитая сеть кровеносных сосудов, расположение коллагеновых волокон в соединительнотканном слое конического органа способствует его стабильному положению во время нереста.

Внутренняя поверхность конического органа у самок всех видов выстлана эпителиальными клетками переходного типа. В зависимости от степени готовности животного к нересту, базальный слой у большинства видов представлен 2–6 рядами, а у амурского колючего горчака *A. asmussii* 2–8 рядами эпителиоцитов овальной формы. Верхний слой клеток состоит из клеток грушевидной формы с 1–2 ядрами, а после растяжения стенки яйцеклада они приобретает уплощенную форму. В верхней части внутреннего эпителиального слоя отмечены бокаловидные слизистые клетки, защищающие слой от вредного действия мочи. Секрет этих клеток также способствует перемещению ооцитов по яйцекладу. Наибольшее количество слизистых клеток отмечено у обоих видов пескарей-леней (20–50 клеток на одну складку) и у амурского горчака *R. amurensis* 30–50 клеток, соответственно. Слизистые клетки в количестве 10–40 штук на одну складку имеются у амурского колючего горчака *A. asmussii*. В верхней части внутреннего эпителиального слоя ханкайского колючего горчака *A. chankaensis* отмечено минимальное количество бокаловидных слизистых клеток (10–25). Складки, образованные внутренним эпителиальным и соединительнотканном слоем у колючих горчаков *A. chankaensis* и *A. asmussii* имеют одинаковую форму; они невысокие, трапециевидные, иногда вытянутые. В коническом органе амурского обыкновенного горчака *R. sericeus* и двух видов пескарей-леней отмечено несколько форм складок: вытянутые, раздвоенные и разветвленные на концах, невысокие, широкие у основания. У амурского горчака *R. amurensis* складки невысокие, широкие у основания. По бокам конического органа в продольном

направлении располагаются крупные пучки мышечных волокон. Таким образом, конический орган является органом, обеспечивающим временное хранилище яйцеклеток и подготовку их к выбросу.

Снаружи стенка яйцеклада горчаков и пескарей-леней покрыта многослойным неороговевающим эпителием (рис. 3). У большинства исследуемых видов наружный эпителиальный слой образован тремя типами клеток: 1–2 ряда базальных эпителиоцитов цилиндрической формы, 3–15 рядов клеток овальной, округлой формы и 1–3 ряда плоских клеток с небольшим количеством гранулярного вещества в цитоплазме. У пескаря-леня *S. lacustris* эпителий формируют два типа клеток: 1 ряд базальных эпителиоцитов и 6–8 рядов овальной формы клеток. В проксимальном отделе яйцеклада у колючих горчаков *A. asmussii* и *A. chankaensis* в верхних рядах наружного эпителиального слоя отмечены немногочисленные слизистые клетки. У обыкновенных горчаков *R. sericeus* и *R. amurensis* слизистые клетки имеются в медиальном и дистальном отделах яйцеклада. Единичные слизистые клетки в верхних рядах наружного эпителиального слоя у пескаря-леня *S. lacustris* отмечены в медиальном и дистальном отделах, а у пескаря-губача Черского *S. czerskii* только в проксимальном отделе яйцеклада. Секрет слизистых клеток, очевидно, способствует продвижению яйцеклада во время нереста в выводной сифон моллюска.

Соединительнотканый слой яйцеклада представлен рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью. Мышечный слой, имеющийся в нижней части соединительнотканного слоя конического органа, здесь отсутствует. Волнообразно изогнутые коллагеновые волокна в соединительнотканном слое, идущие по всей окружности яйцеклада, располагаются в различных направлениях, а также идут по складкам к их вершинам. На границе наружного эпителиального и среднего соединительнотканного слоев коллагеновые волокна формируют плотно упакованное кольцо. В толще соединительнотканного слоя и в складках отмечена сеть кровеносных сосудов разного диаметра. Развитая сеть кровеносных сосудов, расположение коллагеновых волокон в соединительнотканном слое яйцеклада способствует его стабильному положению во время нереста. Одиночные меланоциты с короткими и длинными ветвящимися отростками, а также их

скопления, имеются в соединительнотканном слое всех видов горчаков, в яйцекладах пескарей-леней они не обнаружены.

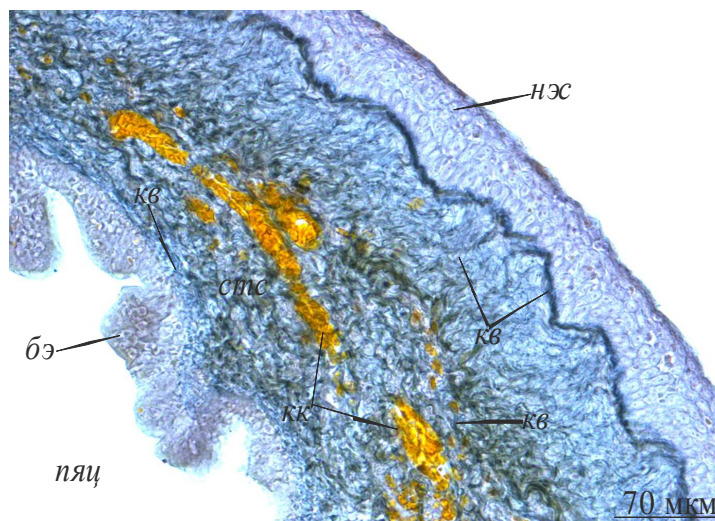


Рис. 3. Стенка яйцеклада амурского обыкновенного горчака *R. sericeus*. Обозначения: бэ – базальные эпителиоциты; кв – коллагеновые волокна; кк – клетки крови; нэс – наружный эпителиальный слой; пяз – полость яйцеклада; стс – соединительнотканый слой. Окраска трихроммиллиганом.

Внутренняя поверхность яйцеклада у самок всех видов выстлана эпителиальными клетками переходного типа. Базальный слой, в зависимости от степени готовности животного к нересту, представлен 1–8 рядами клеток овальной формы. После растяжения стенки яйцеклада верхний слой клеток грушевидной формы приобретает плоскую форму. Бокаловидные слизистые клетки, отмеченные во внутреннем эпителиальном слое конического органа, здесь отсутствуют. Соединительнотканый и внутренний эпителиальные слои у самок всех видов формируют невысокие, широкие у основания складки, количество которых увеличивается в дистальном направлении.

**Оогенез.** В половой железе одновременно происходит развитие нескольких генераций ооцитов, что приводит к порционному созреванию и вымету асинхронно развивающихся яйцеклеток. Наличие ооцитов разных генераций было описано ранее в яичнике глазчатого горчака *R. ocellatus* (Asahina et al., 1980). У исследованных нами видов в гонадах ооцит сверху покрыт фолликулярными клетками, а яйцевые оболочки представлены лучистой оболочкой и хорионом.

Икра рыб, не подвергающаяся сильному влиянию механических воздействий (пелагическая икра, икра рыб, откладываемая в различные убежища, или



инкрустированная песчинками), имеет тонкую лучистую оболочку (камбалы, тресковые, амурский лжепескарь) (Иванков, Курдяева, 1973; Макеева, 1976). По нашим данным, наличие тонкой лучистой оболочки у обыкновенных и колючих горчаков, очевидно, связано с тем, что они откладывают свою икру в мантийную полость двустворчатых пресноводных моллюсков, где она хорошо защищена (рис. 4). Наличие более толстой лучистой оболочки у пескарей-леней, по-видимому, связано с тем, что они могут откладывать икру не только в мантийную полость моллюсков, но и прятать ее между камнями (Хлопова, Вараксин, 2009) (рис. 5). Тем самым они увеличивают выживаемость потомства. Такой способ размножения отмечен у близких видов этого рода (Никольский, 1956). У рыб, которые откладывают икру в места, где она подвержена большему воздействию механических факторов (донный грунт, прибрежная зона), лучистая оболочка значительно толще. Это необходимо для защиты икры от неблагоприятных воздействий, которым она подвергается во время инкубации (лососи, некоторые сельди, пескари и наваги) (Иванков, Курдяева, 1973; Иванков, 2001). Таким образом, толщина лучистой оболочки определяется, прежде всего, экологией нереста.

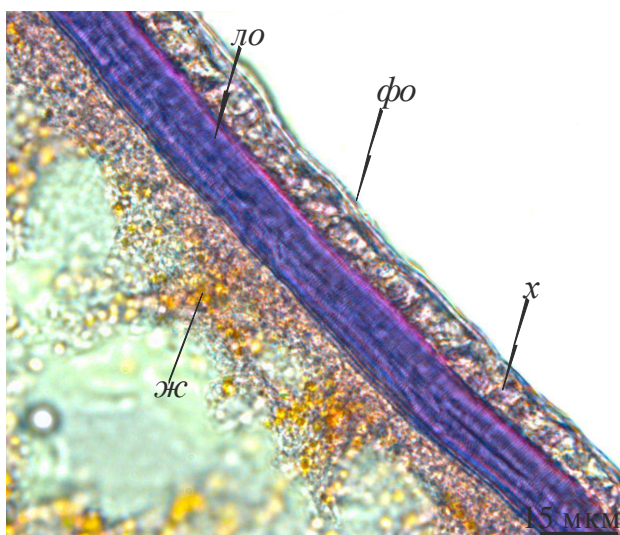


Рис. 4. Оболочки ооцита пескаря-леня *S. lacustris*. Обозначения: жс – желток; ло – лучистая оболочка; фо – фолликулярная оболочка; х – хорион. Окраска трихроммиллиганом.

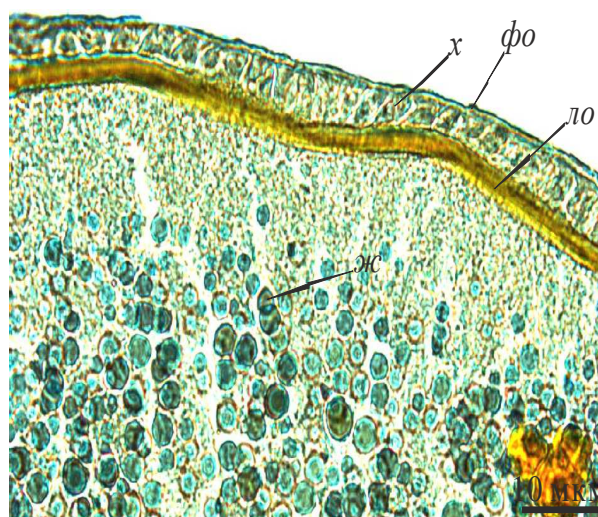


Рис. 5. Оболочки ооцита амурского горчака *R. amurensis*. Обозначения: жс – желток; ло – лучистая оболочка; фо – фолликулярная оболочка; х – хорион. Окраска по пикро-Маллори.

Утончение лучистой оболочки отмечается в тех случаях, когда защитную функцию берет на себя хорошо развитый хорион (Дроздов, Иванков, 2000). Строение вторичной оболочки, наряду с другими признаками половой клетки, указывает на систематическую принадлежность вида. Развитие вторичной оболочки у икры является важной адаптацией, обусловленной спецификой нереста (Сакун, Буцкая, 1968; Макеева, 1992; Дроздов, Иванков, 2000). Вторичная оболочка из-за присутствия кислых мукополисахаридов, в частности, гиалуроновой кислоты, обладает клейкостью и служит для прикрепления икринки к субстрату. Содержащиеся в ней кислые мукополисахариды, гидратируясь в воде, вызывают сильное утолщение хориона и образование поверхностного клейкого слоя. Наличие хориона ранее было отмечено у глазчатого *R. ocellatus* и колючего горчака *A. asmussi* (Иванков, Курдяева, 1973; Макеева, Микодина, 1977; Макеева, Емельянова, 1989).

Прикрепление икринок обыкновенных горчаков *R. sericeus* и *R. amurensis* к жабрам двустворчатых моллюсков связано с особенностями строения оболочки в базальной, расширенной части икринки, где она соприкасается с жабрами моллюска. В базальной части ооцитов этих видов хорион формирует плотный студенистый слой. Известно, что у глазчатого горчака *R. ocellatus* икринки имеют грушевидную форму, в базальной части хорион во время набухания обводняется и становится клейким (Yokote, 1958; Макеева, 1976, 1992). Ооциты исследуемых видов колючих горчаков *A. asmussii* и *A. chankaensis* имеют овальную форму, хорион однородный по строению и имеет столбчатую, бугорчатую структуру. Наличие хориона у пескаря-леня *S. lacustris* опровергает данные некоторых авторов (Спановской, 1953; Никольского, 1956; Бэнэреску, Налбант, 1968), которые ошибочно относили икру этого вида к пелагической икре. Наши результаты свидетельствуют в пользу того, что и у пескаря-леня *S. lacustris*, и у пескаря-губача Черского *S. czerskii* формируется хорион с выраженной гребневидной структурой.

**Порционность и плодовитость.** Икра у самок обыкновенных *R. sericeus* и *R. amurensis* и колючих горчаков *A. asmussii* и *A. chankaensis*, созревает тремя-четырьмя большими порциями, но откладывается, судя по числу икринок в яйцекладе и на жабрах моллюсков, микропорциями. Колючие горчаки выметывают 4 порции икры, а обыкновенные горчаки – 3 порции. Количество икринок в



микропорции, выметываемой самкой за один раз, у всех видов горчаков приблизительно одинаково и составляет от 4 до 8 ооцитов. Известно, что у европейского обыкновенного горчака *R. amarus* нерест также порционный и многократный, с 1–6 икринками в микропорции (Przybylski, García-Berthou, 2004; Reichard et al., 2004, 2009; Smith et al., 2004; Tarkan et al., 2005; Van Damme et al., 2007). Порционный и многократный нерест типичен для глазчатого горчака *R. ocellatus*, в одной микропорции которого содержится 1–16 икринок (Yokote, 1958; Макеева, 1976; Zhang et al., 2002). У пескарей-леней вымет икры происходит тремя большими порциями (Хлопова, Вараксин, 2009). Порционность нереста является приспособлением к сохранению пополнения популяции при нестабильных условиях нереста и более полному освоению кормовых ресурсов для молоди при длительном вегетационном сезоне.

Индивидуальная абсолютная плодовитость колючих горчаков *A. chankaensis* и *A. asmussii* составляет  $1910,1 \pm 135,9$  и  $2623,2 \pm 141,3$  икринок, соответственно. Таким образом, индивидуальная плодовитость амурского колючего горчака, по нашим данным, в 2–2,5 раза выше, чем указано в работе Никольского (1956). Среди обыкновенных горчаков, меньшая индивидуальная плодовитость обнаружена у амурского горчака *R. amurensis*  $296,4 \pm 15,2$  икринок, у амурского обыкновенного горчака *R. sericeus* –  $445,7 \pm 43,6$  икринок. По последним имеющимся в литературе сведениям, индивидуальная плодовитость амурского обыкновенного горчака *R. sericeus* из бассейна реки Амур составляла 257 икринок (Солдатов, 1915 – цит. по: Никольский, 1956). Жульков и Никифоров (1988), проводя исследования на нерестилищах среднего течения р. Тымь (Сахалин), показали, что индивидуальная плодовитость *R. sericeus* составляла 285 икринок. Таким образом, плодовитость амурского обыкновенного горчака из бассейна реки Амур больше, чем у горчаков, обитающих в р. Тымь. По данным разных авторов, индивидуальная плодовитость европейского обыкновенного горчака *R. amarus* варьирует от 40 до 480 икринок (Лебедев и др., 1969; Haranghy et al., 1977; Smith et al., 2000a, 2004; Koutrakis et al., 2003), а глазчатого горчака *R. ocellatus* – от 50 до 276 икринок (Yokote, 1958). У пескарей-леней большая индивидуальная плодовитость характерна для пескаря-леня *S. lacustris*, она составляет  $7240,3 \pm 178,7$ , а у пескаря-губача Черского *S. czerskii* –  $620,1 \pm 68,5$  икринок (Хлопова и др., 2008; Хлопова, Вараксин, 2009).

**Изменения в гистологическом строении яйцеклада в течение нереста.** В течение нереста в развитии яйцеклада амурского колючего горчака *A. asmussii* и пескаря-губача Черского *S. czerskii* отмечены сходные этапы (Хлопова, Вараксин, 2008, 2009). Длина яйцеклада постепенно увеличивается, достигает максимальных размеров – в это время происходит откладывание икры, после нереста его длина уменьшается, и яйцеклад редуцируется до исходного состояния. Мы полагаем, что во время нереста поддержание стабильного положения яйцеклада горчаков и пескарей-леней обеспечивается, во-первых, поступлением тканевой жидкости в полости, формирующиеся в соединительнотканном слое яйцеклада; во-вторых, развитой сетью максимально расширенных кровеносных сосудов в складках, образованных внутренним эпителиальным и соединительнотканым слоями и, в-третьих, наличием многочисленных инвагинаций, образованных наружным эпителиальным слоем. Наличие подобных многочисленных инвагинаций было отмечено ранее у глазчатого горчака *R. ocellatus* (Shirai, 1962, 1964).

Наружный эпителиальный слой пескаря-губача Черского *S. czerskii* формирует невысокие инвагинации во внутреннюю полость яйцеклада. Инвагинации, образованные наружным эпителиальным слоем со стороны внешней среды, у глазчатого *R. ocellatus* и амурского колючего *A. asmussii* горчаков отсутствовали (Shirai, 1962; Хлопова, Вараксин, 2008). Наличие коллагеновых волокон в соединительнотканном слое, выполняющих механическую функцию, очевидно, также необходимо для поддержания стабильного положения яйцеклада во время нереста. Уплотнение эпителиоцитов внутреннего эпителиального слоя яйцеклада и наличие в коническом органе слизистых клеток способствует свободному проталкиванию зрелой икры. Совокупность всех этих признаков указывает на готовность животного к началу нереста. С этого момента самка начинает откладывать микропорциями икру. У всех видов горчаков и пескарей-леней соединительнотканная перетяжка, связывающая заднюю камеру плавательного пузыря и заднюю часть гонад, помогает продвижению яйцеклада в выводной сифон моллюска при откладывании икры. До окончания откладывания икры яйцеклад будет находиться в вытянутом положении. Икринки прикрепляются к жабрам моллюска, а самка быстро убирает пустой яйцеклад. По окончании нереста инвагинации наружного эпителиального слоя исчезают;

соединительнотканый слой становится более компактным вследствие сужения кровеносных сосудов и выхода тканевой жидкости. Эпителиоциты внутреннего эпителиального слоя увеличиваются в размере, выявляемые ранее единичные плоские клетки становятся более многочисленными.

**Взаимоотношения с моллюсками.** Обыкновенные горчаки *R. sericeus* и *R. amurensis* откладывают икру в перловиц *Nodularia amurensis*, *N. middendorffi*, *N. schrencki* и беззубку *S. likharevi*, амурский колючий горчак *A. asmussii* – в перловиц *N. amurensis*, *N. middendorffi*, *N. schrencki* и беззубок: *Anemina shadini*, *Sinanodonta likharevi* (рис. 6, 7). Пескарь-лень *S. lacustris* откладывает икру только в перловиц *N. amurensis*, *N. middendorffi* и *N. schrencki*.

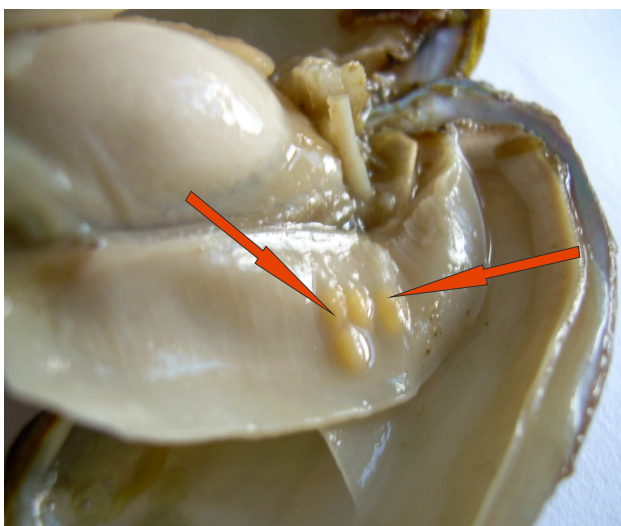


Рис. 6. Инкапсулированные икринки амурского горчака *R. amurensis* во внутренних полужабрах перловицы *Nodularia amurensis*.

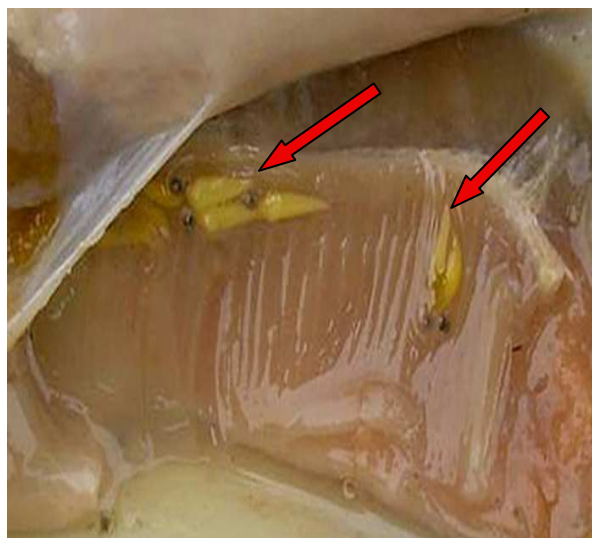


Рис. 7. Инкапсулированные предличинки амурского обыкновенного горчака *R. sericeus* во внутренних полужабрах перловицы *Nodularia middendorffi*.

Найденные нами на жабрах двустворчатых моллюсков предличинки амурского обыкновенного горчака *R. sericeus* имеют два симметричных выроста переднего отдела желточного мешка, а амурского горчака *R. amurensis* – три выроста желточного мешка: передний и два боковых крыловидных выроста. Желточный мешок колючих горчаков не имеет подобных выростов, но их тело полностью покрыто эпидермальными чешуйками с направленными назад вершинами. Наличие этих образований способствует удержанию предличинок во внутренних полужабрах моллюсков (Саенко, Хлопова, 2009; Sayenko, Khloпова,

2009). Европейский обыкновенный горчак *R. amarus* имеет два симметричных крыловидных выроста, но они меньше по размерам (Крыжановский и др., 1951). Ранее Макеева (1976) отмечала, что личинки глазчатого горчака *R. ocellatus* крепятся к внутренним полужабрам моллюсков с помощью четырех выростов желточного мешка – переднего, нижнего и двух боковых. Предличинки пескарля *S. lacustris* крепятся к жаберным филаментам двустворчатых моллюсков с помощью развитых грудных плавников (Sayenko, Khloпова, 2009).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наше исследование показало, что половое созревание у колючих горчаков (*A. asmussii*, *A. chankaensis*), обыкновенных горчаков (*R. sericeus*, *R. amurensis*) и пескарей-леней (*S. czerskii*, *S. lacustris*) происходит на год раньше, чем это было указано в немногочисленной литературе прошлого века. У горчаков и пескарей-леней конический орган имеет сходное, с небольшими отличиями, гистологическое строение. Снаружи он покрыт многослойным неороговевающим эпителием. В верхних рядах наружного эпителия имеются многочисленные слизистые клетки, секрет которых способствует проникновению яйцеклада в выводной сифон моллюска во время откладывания икры. Волнообразно изогнутые коллагеновые волокна в соединительнотканном слое, идущие по всей окружности конического органа, располагаются в различных направлениях, а также идут по складкам к их вершинам. На границе наружного эпителиального и среднего соединительнотканного слоев коллагеновые волокна формируют плотно упакованную кольцевидную структуру. Развитая сеть кровеносных сосудов и расположение коллагеновых волокон в соединительнотканном слое конического органа способствуют его стабильному положению во время нереста. Внутренняя поверхность конического органа у самок всех видов выстлана эпителиальными клетками переходного типа. В верхней части внутреннего эпителиального слоя отмечены бокаловидные слизистые клетки, секрет которых предохраняет эпителий от вредного действия мочи и способствует продвижению ооцитов в яйцеклад. По бокам конического органа в продольном направлении располагаются крупные пучки мышечных волокон, поддерживающие его стабильное положение во время

откладывания икры. Таким образом, конический орган является органом, обеспечивающим временное хранилище яйцеклеток и подготовку их к выбросу.

Снаружи стенка яйцеклада горчаков и пескарей-леней покрыта многослойным неороговевающим эпителием. Секрет слизистых клеток, расположенных в верхних рядах наружного эпителия, способствует свободному поступлению яйцеклада в выводной сифон моллюска во время откладывания икры. Мышечный слой, располагающийся в нижней части соединительнотканного слоя конического органа, здесь отсутствует. Волнообразно изогнутые коллагеновые волокна в соединительнотканном слое, идущие по всей окружности яйцеклада, располагаются в различных направлениях, а также идут по контуру складок к их вершинам. На границе наружного эпителиального и среднего соединительнотканного слоев коллагеновые волокна формируют плотно упакованное кольцо. Развитая сеть кровеносных сосудов и расположение коллагеновых волокон в соединительнотканном слое яйцеклада способствуют его стабильному положению во время нереста. Внутренняя поверхность яйцеклада у самок всех видов выстлана эпителиальными клетками переходного типа. Бокаловидные слизистые клетки, отмеченные во внутреннем эпителиальном слое конического органа, здесь отсутствуют.

Наличие тонкой лучистой оболочки у ооцитов обыкновенных и колючих горчаков и более толстой лучистой оболочки у ооцитов пескарей-леней, по-видимому, определяется, прежде всего, экологией нереста. Хорион обеспечивает прикрепление икринки к внутренним полужабрам моллюсков. Наличие икринок и предличинок горчаков и пескаря-леня с характерными приспособительными устройствами в мантийной полости моллюсков, подтверждает их тесные отношения с моллюсками. Симбиотические взаимоотношения между горчаками и моллюсками можно охарактеризовать как облигатные, а между пескарями-ленями и моллюсками – как факультативные.

## ВЫВОДЫ

1. У исследованных видов, относящихся к трем родам (*Acanthorhodeus* – колючие горчаки, *Rhodeus* – обыкновенные горчаки, *Sarcocheilichthys* – пескари-лени), половая зрелость наступает на первом–втором году жизни.

2. Яйцеклад у горчаков и пескарей-леней имеет сходное гистологическое строение. Снаружи он покрыт многослойным неороговевающим эпителием. Соединительнотканый слой представлен рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью. В нем располагается большое количество разнонаправленных волнообразно изогнутых коллагеновых волокон, а в его периферических участках коллагеновые волокна формируют плотно упакованную сеть. Характерной особенностью строения соединительнотканного слоя яйцеклада во время нереста является наличие развитой сети кровеносных сосудов и крупных полостей, заполненных тканевой жидкостью. Внутренний эпителиальный слой сформирован клетками переходного типа и секреторными клетками.

3. В яичнике всех исследованных нами рыб одновременно происходит развитие 3–4 генераций половых клеток, что приводит к порционному нересту. У обыкновенных горчаков *Rhodeus amurensis* и *Rhodeus sericeus* в базальной части икринки хорион формирует плотный студенистый слой, участвующий в ее прикреплении к жабрам двустворчатых моллюсков. Ооциты колючих горчаков *Acanthorhodeus asmussii* и *Acanthorhodeus chankaensis* имеют хорион бугорчатой формы. Хорион пескарей-леней *Sarcocheilichthys lacustris* и *Sarcocheilichthys czerskii* имеет гребневидную структуру. Лучистая оболочка у ооцитов всех видов подсемейства *Acheilognathinae* тонкая. У ооцитов пескарей-леней лучистая оболочка толстая. Это обусловлено тем, что горчаки откладывают икру только в двустворчатых моллюсков, а пескари-лени – в моллюсков и между камней.

4. Индивидуальная абсолютная плодовитость у амурского горчака *Rhodeus amurensis* составляет  $296,4 \pm 15,2$ , а у амурского обыкновенного горчака *Rhodeus sericeus* –  $445,7 \pm 43,6$  икринок. Она выше у ханкайского *Acanthorhodeus chankaensis* и амурского *Acanthorhodeus asmussii* колючих горчаков –  $1910,1 \pm 135,9$  и  $2623,3 \pm 141,3$  икринок, а у пескаря-губача Черского *Sarcocheilichthys czerskii* и пескаря-лени *Sarcocheilichthys lacustris* –  $620,1 \pm 68,5$  и  $7240,3 \pm 1798,7$  икринок соответственно.

5. Икринки и предличинки амурского горчака *Rhodeus amurensis*, амурского обыкновенного горчака *Rhodeus sericeus*, амурского колючего горчака *Acanthorhodeus asmussii* и пескаря-лени *Sarcocheilichthys lacustris* локализованы преимущественно в левых внутренних полужабрах двустворчатых моллюсков.

Горчаки откладывают икру в перловиц *Nodularia amurensis*, *N. middendorffi*, *N. schrencki* и беззубок: *Anemina shadini* и *Sinanodonta likharevi*, а пескарь-лень *Sarcocheilichthys lacustris* – только в перловиц *Nodularia amurensis*, *N. middendorffi* и *N. schrencki*.

6. Симбиотические отношения между горчаками и двустворчатыми моллюсками являются облигатными, а между пескарями-ленями и моллюсками – факультативными.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### *Публикации в рецензируемых журналах:*

1. Хлопова А.В., Варакин А.А. Гистологическое строение яйцеклада колючего горчака *Acheilognathus asmussii* (Cyprinidae: Acheilognathinae) // Зоологический журнал. 2008. Т. 87, № 7. С. 813–818.

2. Хлопова А.В., Варакин А.А. Особенности биологии размножения пескаря-лентя (*Sarcocheilichthys sinensis*) и пескаря-губача Черского (*Sarcocheilichthys czerskii*) // Зоологический журнал. 2009. Т. 88, № 8. С. 960–967.

### *Публикации в материалах конференций:*

1. Хлопова А.В. Особенности репродуктивной биологии остракофильных видов рыб // Материалы международной научной конференции “Ихтиологические исследования на внутренних водоемах”. Саранск: Мордовский гос. ун-т, 2007. С. 179–181.

2. Хлопова А.В. Особенности биологии нереста остракофильных и канцерофильных видов рыб // Материалы межрегиональной научно-практической конференции “Природные ресурсы и экологические проблемы Дальнего Востока”. Хабаровск: Изд-во ДВГГУ, 2007. С. 177–179.

3. Хлопова А.В. Специализированная репродуктивная структура для нереста у колючего горчака *Acanthorhodeus asmussii* // Материалы XIII международной молодежной школы-конференции “Биология внутренних вод”. Борок, 2007. С. 72–73.

4. Хлопова А.В., Новомодный Г.В., Саенко Е.М. Репродуктивная экология остракофильной группы рыб бассейна реки Амур // Материалы международной

научной конференции “Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 4”. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2008. С. 174.

5. Хлопова А.В. Гистологическое строение гонад и яйцекладов у самок горчаков (Cyprinidae: Acheilognathinae) // Материалы международной научной конференции “Инновации в науке и образовании–2008”. Калининград: КГТУ, 2008. С. 48–51.

6. Хлопова А.В. Некоторые данные по биологии размножения обыкновенного амурского горчака *Rhodeus sericeus* (Cyprinidae, Acheilognathinae) из водоемов Монголии // Материалы Всероссийской школы-конференции “Экосистемы малых рек: биоразнообразие, биология, охрана”. Борок: Принтхаус, 2008. С. 316–318.

7. Хлопова А.В., Кульбачный С.Е., Вараксин А.А. Некоторые данные по биологии размножения пескаря-леня (*Sarcocheilichthys sinensis*) и пескаря-губача Черского (*Sarcocheilichthys nigripinnis*) (Cyprinidae, Gobioninae) из бассейна реки Амур // Материалы Всероссийской школы-конференции “Экосистемы малых рек: биоразнообразие, биология, охрана”. Борок: Принтхаус, 2008. С. 313–316.

8. Хлопова А.В., Вараксин А.А., Новомодный Г.В. Некоторые данные по биологии размножения обыкновенного колючего горчака (*Acanthorhodeus macropterus*) и ханкайского колючего горчака (*Acanthorhodeus chankaensis*) (Cyprinidae: Acheilognathinae) из бассейна реки Амур // Материалы VIII региональной конференции по актуальным проблемам экологии, биологии и биотехнологии студентов, аспирантов вузов и научных организаций Дальнего Востока России. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 2008. С. 148–151.

9. Саенко Е.М., Хлопова А.В. Новые данные по репродуктивным взаимоотношениям горчаков (Cyprinidae: Acheilognathinae) и перловиц (Unionidae: Nodulariinae) бассейна реки Амур // X съезд Гидробиологического общества при РАН: Тезисы докладов. Владивосток: Дальнаука, 2009. С. 349–350.

10. Sayenko E.M., Khloпова A.V. Some new data on reproductive interrelations between cyprinid fishes (Cyprinidae: Acheilognathinae) and freshwater bivalves (Unionidae) in the Amur river, Russia // Abst. of the 10<sup>th</sup> International Congress on Medical and Applied Malacology. Busan, Korea. 2009. P. 54.



ХЛОПОВА

Анна Владимировна

**МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕПРОДУКТИВНОЙ  
СИСТЕМЫ ГОРЧАКОВ (*Cyprinidae*, *Acheilognathinae*) И ПЕСКАРЕЙ-  
ЛЕНЕЙ (*Cyprinidae*, *Gobioninae*) БАССЕЙНА РЕКИ АМУР**

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук