

*На правах рукописи*

ИСАКОВ Павел Владимирович

**СИГОВЫЕ РЫБЫ В ОБСКОЙ ГУБЕ: ПОЛОВЫЕ ЦИКЛЫ,  
СОСТОЯНИЕ ЖИЗНЕННО-ВАЖНЫХ ОРГАНОВ**

03.00.16 - экология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Борок 2009

Работа выполнена в отделе эколого-сырьевых исследований ФГУП «Госрыбцентр» и в Центре экологических исследований и реконструкции биосистем Тюменского государственного университета.

**Научный руководитель:** кандидат биологических наук, доцент  
**Селюков Александр Германович**

**Официальные оппоненты:** доктор биологических наук, профессор  
**Решетников Юрий Степанович**

кандидат биологических наук, старший  
научный сотрудник  
**Богданова Вера Александровна**

**Ведущая организация:** Институт экологии растений и животных  
Уральского отделения РАН

Защита диссертации состоится « 9 » июня 2009 г. в 14<sup>00</sup> час. на заседании диссертационного совета ДМ 002.036.01 при Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по адресу: 152742, п. Борок Некоузского р-на, Ярославской обл. Тел./факс: (08547) 24042.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН.

Автореферат разослан « 7 » мая 2009 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

Л.Г. Корнева

## 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность проблемы.** Промышленное освоение Урала и Западной Сибири сопровождается возрастающим загрязнением речных бассейнов. Трансформация природной среды Полярного Урала, превращение Ямала и акватории Обской губы в обширную газоконденсатную провинцию многократно усилит техногенный пресс на северные экосистемы.

Рыбы, как представители высшего трофического уровня пресноводных экосистем, характеризуются продолжительным жизненным циклом, в течение которого аккумулируют разнообразные ксенобиотики. Их угнетающее воздействие на функциональные системы организма ведет к сокращению численности, снижению доли старших возрастов и замене длиннопериодических ценных видов рыб на короткоцикловые малоценные (Решетников и др., 1982 и др.). В связи с этим необходима адекватная оценка морфофункционального состояния экологически значимых и хозяйственно ценных видов с целью своевременного предупреждения кризисных явлений (Моисеенко, Яковлев, 1990; Решетников и др., 1999 и др.).

Поддержание численности вида на приемлемом уровне обеспечивается устойчивым функционированием и высокой надежностью генеративной системы в различных экологических условиях (Персов, 1972, 1975; Кошелев, 1984; Чмилевский, 1997, 2000 и др.). Наиболее чувствительными к токсикантам и наименее резистентными в Обь-Иртышском бассейне являются сиговые рыбы. Большая их часть в течение зимовального периода концентрируется в Обской губе, а ряпушка обитает в ней постоянно. Ритмы половых циклов и продуктивность сиговых рыб обусловлены их функциональным состоянием, экологическими условиями эстуария Оби. Кроме того, гонады, жабры и печень часто используются в качестве биоиндикаторов гидрохимического режима водных экосистем (Черняев, Стрекозов, 1990; Моисеенко и др., 1991; Решетников, 1994, 2001; Савваитова и др., 1995; Чеботарева и др., 1996, 1997; Лукин, 2000; Селюков, 2007 и др.).

**Цель** настоящей работы заключалась в оценке состояния репродуктивной системы сиговых рыб при созревании и в ходе половых циклов, характеристике печени и жаберного аппарата этих видов в условиях напряженного гидрологического режима и хронического много факторного загрязнения в период зимовки в Обской губе и анадромной миграции.

Для достижения цели необходимо было решить следующие **задачи**:

1. Изучить особенности гаметогенеза муксуна (*Coregonus muksun*) в условиях зимовки в Обской губе и при анадромной миграции.
2. Исследовать характер половых циклов муксуна с двух- и трехлетней периодичностью с учетом посленерестовой реабилитации половых желез и формирования половых клеток резервного фонда.
3. Оценить состояние гонад у неполовозрелых и фертильных особей зимующих в Обской губе пеляди (*C. peled*), чира (*C. nasus*), ряпушки (*C. sardinella*) и при анадромной миграции - у пеляди и чира.
4. Проанализировать характер и степень патоморфологических изменений в жаберном аппарате и печени муксуна, ряпушки, пеляди и чира в период зимовки в Обской губе и анадромной миграции.

**Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Продолжительность паводка в пойме Нижней Оби определяет условия нагула, темп роста и полового созревания муксуна, пеляди и чира, а в последующий период зимовки в Обской губе эти виды по состоянию гонад подразделяются на рыб с отсроченным половым созреванием, вступающих в нерестовое стадо и пропускающих очередной нерест.
2. Продолжительное восстановление генеративной функции и формирование резервного фонда половых клеток в посленерестовый период у самок муксуна ведет к двух- или трехлетнему овариальному циклу. У самцов этого вида, самок и самцов других сиговых рыб реализуется одно- или двухлетний половой цикл.
3. В условиях зимовки в Обской губе, нагульной и нерестовой миграциях в Нижнюю и Среднюю Обь патоморфологические изменения в органах сиговых рыб возрастают в направлении гонады-печень-жабры.

**Научная новизна.** Впервые с использованием гистологических методов проанализировано состояние гонад, жаберного аппарата и печени у зимующих в Обской губе муксуна, ряпушки, пеляди и чира. Описан гаметогенез и показана полоспецифическая обусловленность формирования половых клеток резервного фонда в зимний период. Обоснована целесообразность чередования двух- и трехлетнего овариального цикла муксуна. Выявлены структурно-функциональные особенности жаберного аппарата и печени зимующих сиговых рыб разного возраста в контексте состояния их половых желез. Проанализированы патоморфологические

изменения гонад, жаберного аппарата и печени у сиговых рыб на некоторых этапах годового биологического цикла.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Полученные данные позволили охарактеризовать ранее неизвестные аспекты в ходе созревания, динамики половых циклов и ритмах формирования клеток резервного фонда у сиговых рыб с различной экологической спецификой в течение зимовального периода. Совокупное рассмотрение половых желез, жабр и печени на переломных этапах годового биологического цикла предоставило возможность комплексной оценки организма в условиях флуктуирующего гидрологического режима и многофакторного загрязнения Оби. Проведенный анализ предоставляет важный материал для обоснования целесообразности переноса промысла сиговых рыб в Обскую губу, что позволит снизить неоправданно высокое давление на производителей в период нерестовой миграции, распределив его равномерно на все возрастные группы промыслового размера. Выполненная впервые и до начала интенсивного освоения газовых месторождений в Обской губе, данная работа станет фоновой для последующих сравнительных исследований. Полученный материал может быть использован при разработке региональной (бассейновой) системы экологического мониторинга. Результаты проведенных исследований включены в курсы лекций «Экологическая физиология рыб», «Ранний онтогенез рыб» на кафедре зоологии и ихтиологии Тюменского государственного университета, кафедре водных биоресурсов и аквакультуры Тюменской государственной сельскохозяйственной академии.

**Апробация работы.** Материалы диссертации докладывались и обсуждались на: VII, VIII, IX Intern. Symposium on the Biology and Management of Coregonid Fishes (USA. An Arbor, 1999; Finland, Rovaniemi, 2002; Poland. Olsztyn 2005); VI Всероссийском научно-производственном совещании «Биология, биотехника разведения и промышленного выращивания сиговых рыб» (Тюмень, 2001); конференции молодых ученых «Актуальные вопросы АПК» (Тюмень, 2001); XII конференции молодых ученых (Борок, 2002); Всероссийской научно-практической конференции «Окружающая среда» (Тюмень, 2002); Международных Форумах по проблемам науки, техники и образования (Москва 2003, 2004); международной научной конференции «Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных» (Саранск,

2005); научно-практической конференции: «Пресноводная аквакультура: состояние, тенденции и перспективы развития» (Тюмень, 2008); докладывались на заседаниях кафедры водных биоресурсов и аквакультуры Тюменской сельскохозяйственной академии, отдела эколого-сырьевых исследований ФГУП «Госрыбцентр»; на научно-методологических семинарах Центра экологических исследований и реконструкции биосистем Тюменского государственного университета (2006-2007 гг.).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 16 основных работ, из них статей в изданиях, рекомендованных ВАК РФ - 2 («Вопросы ихтиологии», «Вестник Тюменского университета»).

**Структура и объем работы.** Диссертация изложена на 221 странице и включает разделы: введение, 6 глав, выводы, список литературы и 13 приложений. Список литературы включает 283 источника, из них 21 на иностранных языках. Работа содержит 17 таблиц, 16 из которых - в приложении и 53 рисунка, из которых 23 графика и диаграммы, 5 схем и 189 микрофотографий.

**Благодарности.** Выражаю глубокую благодарность своему научному руководителю Александру Германовичу Селюкову за помощь в выборе направления исследований, советы и наставления, руководство работой на основных этапах ее выполнения; всем сотрудникам отдела эколого-сырьевых исследований ФГУП Госрыбцентр, совместно с которыми на протяжении многих лет в полевых условиях отбирался материал для исследований, и особенно С.И. Степанову, А.Ю. Филатову, Н.С. Князевой.

## **Глава 1. Обзор литературы**

Представлены литературные данные, касающиеся климатических и гидрологических особенностей Нижней Оби и Обской губы, как водоемов обитания сиговых рыб. Приводятся сведения о составе гидробионтов и современном гидрохимическом режиме, оказывающем на них значительное воздействие. Особое внимание уделяется биологии исследованных видов и описанию состояния репродуктивной системы, жаберного аппарата и печени у рыб в условиях интенсивного загрязнения водных экосистем.

## **Глава 2. Материал и методы исследования**

Сбор материала проводили в различных участках р. Оби и Обской губы. В период зимовки в Обской губе разновозрастных особей муксуна и ряпушки

отлавливали в районе пос. Яптик-Сале в декабре-феврале 1996-2005 гг. В конце зимовального периода муксуна, пелядь и чира отлавливали у пос. Новый Порт (май, 1998-2002), а при анадромной миграции в устье Оби - у пос. Ямбура (июнь, 1999-2005). Во время нерестовой миграции в Среднюю Обь в августе и сентябре вели отлов производителей муксуна (1999, 2001), а пеляди и чира - в уральском притоке р. Ляпин (сентябрь-октябрь, 1993).

Рыб исследовали по общепринятым ихтиологическим методикам (Правдин, 1966) на месте сбора; измеряли длину тела по Смиту и до конца чешуйного покрова, общую массу и массу тушки (с точностью до 1,0 г), массу гонад и печени (с точностью до 0,1 г). Возраст определяли по чешуе, за завершение годового кольца принимали зону выклинивания склеритов.

Рассчитывали гонадосоматический индекс (ГСП), гепатосоматический индекс (ГепСИ), удельную скорость роста (Мина, Клевезаль, 1976). Определяли соотношение размерно-возрастных групп сиговых по годам.

Гистологическая часть работы выполнена по стандартным методикам (Ромейс, 1953; Лилли, 1969). Участки гонад, печени и жабр фиксировали в смеси Буэна, яичники III и IV стадий зрелости дофиксировали в смеси Серра. Гистологические срезы толщиной 5-6 мкм, приготовленные на микротоме МС-2, окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну или азан по Гейденгайну. С использованием видеокамеры AxioCam MRc5 на микроскопе «AxioImager A1» («Zeiss») и программного обеспечения AxioVision Release 4.6.3 фотографировали препараты при увеличении: ок.: 10х; об.: 4х, 10х, 20х, 40\* и ЮОх.

При характеристике стадий зрелости сиговых рыб была использована периодизация гаметогенеза (Сакун, Буцкая, 1968; Кузьмин, 1975). Для установления динамики формирования резервного фонда половых клеток определяли соотношение (%) оогониев и ооцитов ранней профазы мейоза (орпм); ооциты периода превителлогенеза оценивали с учетом их цитоморфологических особенностей в разные сезоны года, подразделяя на 3 размерные группы (Селюков, 1987).

Жаберный аппарат и печень характеризовали, в соответствии с их описанием (Кокуричева, 1974, 1975, 1976; Краснодембская и др., 1980; Матей, 1986а, 1990; Моисеенко, Лукин, 1999), у тех особей, которых отбирали для детального изучения состояния половых желез.

Данные биологического анализа и измерений на гистологических препаратах обрабатывали статистически. Вычисляли средние значения ( $\bar{X}$ ),

стандартную ошибку, 95% доверительный интервал (Плохинский, 1970; Терентьев, Ростова, 1977).

В общей сложности массовые промеры были проведены на 63914 экземплярах муксуна, ряпушки, пеляди и чира, из которых 4194 особи подвергались общему биоанализу. Для гистологических исследований были отобраны 349 самок и 276 самцов этих видов.

### **Глава 3. Гаметогенез муксуна при созревании и в ходе половых циклов в условиях флуктуирующего водного режима Оби**

Основным природным экологическим фактором, определяющим условия обитания ихтиофауны Оби, является динамика гидрологического режима, вызывающего изменение условий воспроизводства рыб, их кормовой базы и в целом - рыбопродуктивность бассейна. Многолетний мониторинг биологических показателей сиговых рыб показал, что наиболее благоприятные условия складываются в годы средней водности с продолжительным периодом залития поймы Нижней Оби.

С 1996 по 2003 гг. в Обь-Иртышском бассейне наблюдались средние и высокие уровни водности, продолжительное стояние воды в пойме, положительно отразившиеся на приростах массы и численности генераций рыб. Напротив, в 2004-2005 гг. снижение уровня, холодная длительная весна, позднее залитие соров и кратковременные паводки сократили нагульный период молоди сиговых рыб. По сравнению с предыдущим периодом, удельная скорость весового роста снизилась у пеляди на 31%, у муксуна и чира на 36 и 41% соответственно. В значительно меньшей степени маловодье отразилось на ряпушке (18%), почти постоянно обитающей в Обской губе.

Среди сиговых рыб Обь-Иртышского бассейна, особенно чутко реагирующим на динамику гидрологического и гидрохимического режимов, отличающимся продолжительным жизненным циклом и сложной структурой стада, совершающим длительные нерестовые миграции и большую часть жизни проводящим в Обской губе, является муксун. Именно этот вид выбран в качестве опорного при характеристике половых циклов сиговых рыб, состояния их внутренних органов в экстремальных условиях.

САМКИ. Неполовозрелые особи. Условия нагула отражаются на характере гаметогенеза рыб и темпе полового созревания. По состоянию половых желез исследованных самок муксуна в Обской губе и в начале анадромной миграции разделили на 3 группы: с гонадами II, IIIа и IIIб стадий



зрелости. В яичниках самок 1 группы общее количество пре вителлогенных ооцитов в зимний период не превышало 7% от общего числа половых клеток, достигая к завершению зимовки 15%. Сокращение числа оогониев и ранних мейоцитов при одновременном возрастании доли превителлогенных ооцитов подтверждает их рост в условиях арктической зимы при отсутствии пополнения - оогониальные митозы у самок не отмечаются.

Замедление развития гонад у части обского муксуна (до 30%) ведет к увеличению продолжительности превителлогенеза с 6-7 до 8-9 лет.

Гонады не созревающих в текущем году самок 2 группы отличаются малым числом ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы (ОФВ), значительной долей молодых превителлогенных ооцитов и высокой вариабельностью половых клеток резервного фонда - оогониев и ранних мейоцитов (рис. 1 а,б). К предстоящему нерестовому сезону такие особи созреть не успеют - это самки с «замедленным» вителлогенезом (т.н. «растянутое» созревание). Подобное состояние гонад у 10-12-летних рыб свидетельствует о низком темпе вителлогенеза, ведущем к о т с р о ч е н н о м у половому созреванию - их доля в наших сборах достигала 15%.

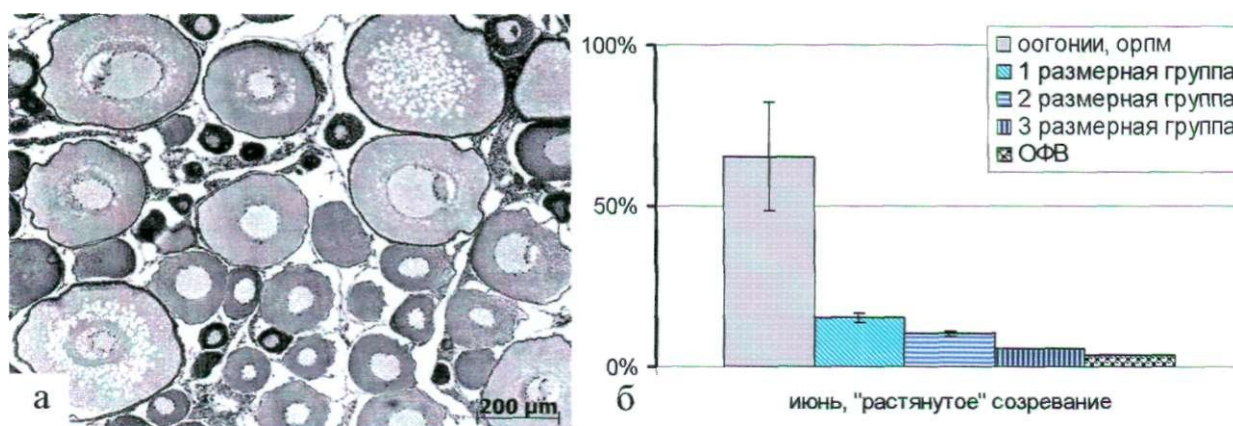


Рис. 1. Состояние яичника (а) и соотношение половых клеток разных генераций (б) у самок муксуна с растянутым половым созреванием (июнь)

У созревающих самок 2 группы, потенциально готовых к нересту в текущем году, в конце зимовального периода диаметр вителлогенных ооцитов составлял  $419,1 \pm 31,8$  мкм, в некоторых из которых появлялись мелкие желточные гранулы. Половые клетки резервного фонда - оогонии и ранние мейоциты - в этот период достаточно редки (рис. 2 а,б). Такой характер гаметогенеза мы рассматриваем в качестве «нормального».

Патологических изменений в состоянии гонад у самок этой группы не было выявлено.

Таким образом, у неполовозрелых особей в период зимовки в Обской губе темп развития гонад и пополнение фонда половых клеток замедлены, тогда как при анадромной миграции в устье Оби такие рыбы отчетливо разделяются на самок с отсроченным половым созреванием и особей, созревающих в текущем году.

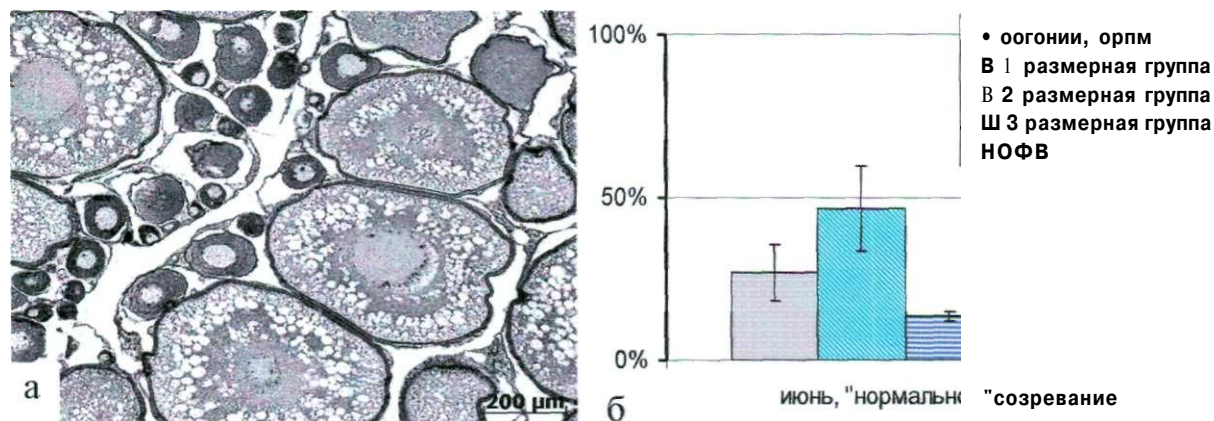


Рис. 2. Состояние яичника (а) и соотношение половых клеток у муксуна с «нормальным» ритмом полового созревания (июнь)

У самок 3 группы (с «замедленным» темпом гаметогенеза) с декабря по июнь оопиты старшей генерации (ОСГ) находятся в фазе интенсивного накопления желтка. К моменту анадромной миграции в устье Оби вителлогенез у таких особей проходил уже более года, а его большая продолжительность, в сравнении с вителлогенезом у самок с обычными сроками полового созревания, позволила накопить значительные трофические резервы - диаметр вителлогенных ооцитов превышает 600 мкм. За время зимовки возрастает количество ОСГ и сокращается число оогониев и ранних мейоцитов.

Разный темп вителлогенеза и сроки его прохождения - от 14-16 до 20-24 месяцев у разных рыб - ведут к разнокачественности производителей по степени развития репродуктивной системы, что в дальнейшем проявляется в различной продолжительности отдельных фаз оогенеза при половом цикле.

**Фертильные самки.** В зимний период в яичниках большинства особей присутствовали не полностью резорбировавшиеся опустевшие фолликулы, ОСГ находились в различных фазах вителлогенеза; эти самки пропустили последний нерестовый сезон.

В яичниках части фертильных самок (15%) в это время неоднократно отмечалась дегенерация половых клеток, обусловленная неблагоприятным гидрохимическим фоном. В периферических участках гонад резорбцией были захвачены не только ОФВ, но и часть превителлогенных ооцитов, выявлялись картины отмешивания ооплазмы, кариолизис, оорексис. Последствием подобных аномалий становится пропуск очередного нереста и/или низкая конечная плодовитость.

При анадромной миграции у пропущавших очередной нерестовой сезон самок ОСГ было немного, и они находились в фазе вакуолизации цитоплазмы (294-376 мкм). В сильно разросшейся и интенсивно васкуляризованной строме располагались гнезда оогониев и ранних мейоцитов. С учетом уже пропущенного нерестового сезона и невозможности таких самок созреть в текущем году, следует считать, что половой цикл у них растягивается на три года. У тех особей, которые пропустили два нерестовых сезона, к началу третьего лета после предыдущего нереста в ОСГ (от 570 до 750 мкм) формировались крупные желточные гранулы, а корреляция размеров таких ооцитов с массой гонад и ГСИ составляла +0,78 и +0,86. Очередные поколения половых клеток были представлены превителлогенными ооцитами, между которыми отмечались многочисленные гнезда оогониев. Т.е. за посленерестовый период произошла репарация гонад и пополнение резервного фонда половых клеток.

У самок муксуна с двухлетним овариальным циклом к началу лета в год следующего нереста ОФВ достигали 500-570 мкм и занимали весь объем гонады. Очередными генерациями были превителлогенные ооциты, но половые клетки резервного фонда отсутствовали.

У мигрирующих на нерест в Среднюю Обь самок (9+...13+) в сентябре яичники находились при завершении Шв стадии зрелости, диаметр ОСГ составлял 1430-1640 мкм. Завершалось формирование индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП), варьирующей от 38,7 тыс. икринок у впервые созревающих до 92,8 тыс. - у старшевозрастных производителей. В яичниках большинства особей встречались атретические тела, являющиеся результатом резорбции некоторой части вителлогенных ооцитов.

Таким образом, дифференцировка самок обского муксуна по степени готовности к двух- или трехлетнему нерестовому циклу происходит еще в преднерестовый период и отчасти обусловлена различным числом половых клеток резервного фонда. Пониженный уровень репарационной активности и

незначительное количество половых клеток для формирования плодовитости к последующему нерестовому сезону инициируют трехлетний половой цикл. В дополнительный год формируется конечная плодовитость и накапливается оогониальный фонд. В течение зимовки его пополнения не отмечено, происходит только рост половых клеток. Реализуется стратегия чередования двух- и трехлетнего овариального циклов.

**САМЦЫ.** Не половозрелые самцы муксуна к концу зимовального периода разделяются на две группировки: не созревающие к нересту текущего года (3+...8+) и созревающие (7+...9+).

У первых (2+...4+) семенники интенсивно васкуляризованы, крупные сперматогонии располагались отдельными группами. В этот период у пятилетних особей отмечались сперматогониальные митозы, начинали формироваться семенные канальцы. Во время анадромной миграции в устье Оби в июне у 6...9-летних самцов (55-65% всех самцов муксуна) половые клетки были представлены сперматогониями А-типа.

В семенниках созревающих особей отмечались цисты со сперматогониями, сперматоцитами I и II порядков, реже - со сперматидами. Накопление сперматогониев продолжалось в зимний период - отмечались их митозы. Такие рыбы созреют в текущем году, так как резервный фонд половых клеток практически сформирован.

Таким образом, у части обского муксуна происходит задержка полового созревания, что снижает продукционные свойства обской популяции. При этом пополнение фонда сперматогониев осуществляется и в зимний период.

**Половозрелые особи.** Основная масса половых клеток у самцов муксуна во время зимовки представлена сперматогониями, клоны которых формируются в стенках семенных канальцев. Наличие некоторого количества сперматоцитов свидетельствует о начале «волны сперматогенеза» уже в период зимовки. При анадромной миграции в устье Оби в семенниках таких рыб появлялись цисты со сперматоцитами I, II порядков и сперматидами, и такие самцы в текущем году идут на нерест.

Во время нерестовой миграции в Среднюю Обь в гонадах части самцов преобладали сперматоциты I и II порядков, у других - сперматиды, и накапливались массы спермиев. Изредка выявлялись дегенерирующие сперматоциты. Многочисленные группы сперматоцитов и сперматид находились в цистах, где интенсивно протекали процессы сперматогенеза, и фонд зрелых половых клеток непрерывно пополнялся.

Высокий уровень загрязнения Средней Оби нефтепродуктами не оказывал явного воздействия на морфологию половых клеток мигрирующих на нерест самцов муксуна. По-видимому, причинами этого могут быть определенная видовая селективность при формировании нерестового стада и сравнительно непродолжительное пребывание муксуна в зоне загрязнений.

#### **Глава 4. Состояние репродуктивной системы ряпушки, пеляди и чира в период зимовки и анадромной миграции**

**РЯП УШКА . САМКИ (3+...5+).** Старшей генерацией половых клеток в гонадах неполовозрелых рыб в декабре-феврале были превителлогенные ооциты 2 и 3 размерных групп. Присутствовавшие в яичниках оогонии многочисленны, но их переход в раннюю профазу мейоза не происходил. Оогониальных митозов в период зимовки у данных самок также не выявлялось.

В яичниках половозрелых особей (VI-II стадии) в массе присутствовали опустевшие фолликулы и превителлогенные ооциты; ОСГ находились в начале фазы вакуолизации цитоплазмы.

Судя по состоянию яичников в период зимовки, полное восстановление гонад происходило в течение летнего сезона, одновременно формировался фонд ооцитов, составлявших конечную плодовитость. Такие самки должны были вступать в нерестовое стадо на следующий после нереста год.

Некоторая часть самок пропускала очередной нерест, в зимний период старшей генерацией половых клеток были ооциты фазы накопления мелкозернистого желтка, между которыми отмечались резорбирующиеся фолликулы, оставшиеся от нереста позапрошлого сезона.

**САМЦЫ.** В зимний период у неполовозрелых самцов протекал интенсивный сперматогенез. Основную массу гонад составляли цисты со сперматогониями Б-типа, в меньшем количестве - со сперматоцитами I и II порядков. В семенниках одних фертильных особей в декабре-феврале половые клетки были представлены сперматогониями, ампулы других заняты не полностью выметанными спермиями, а в стенках семенных канальцев присутствовали сперматогонии обоих типов. У части самцов (до 30%) в гонадах IV стадии ампулы заполнены зрелыми спермиями или семенники оказывались выбойными лишь наполовину. Такой характер сперматогенеза объясняется свойством ряпушки нереститься в эстуариях и заливах полярных

морей в зимний период (Москаленко, 1971), что показано на самцах этого вида как «аборигена» Обской губы.

*ПЕЛЯДЬ. САМКИ.* По окончании зимовки и в начале анадромной миграции из Обской губы в мае-июне 3...8-годовалые особи представлены неполовозрелыми (в т.ч. с задержкой созревания), фертильными и пропускавшими предстоящий нерестовый сезон самками.

В яичниках неполовозрелых рыб превителлогенные ооциты составляли основную массу половых клеток. У самок, вступавших в текущем году в нерестовое стадо, ОСГ находились в фазе вакуолизации цитоплазмы (300-320 мкм). В гонадах пропускавших нерест рыб в массе присутствовали опустевшие фолликулы, а редкие ОСГ вступали в фазу вакуолизации цитоплазмы. Доля таких самок варьировала в пределах 14-28%.

Таким образом, в период анадромной миграции у самок пеляди репарационные процессы в яичниках замедлены, вителлогенез в ОСГ и формирование очередных поколений проходят на низком уровне.

*САМЦЫ.* В начале миграции из Обской губы в семенниках неполовозрелых особей, составлявших до 20-27%) анадромных самцов, присутствовали исключительно сперматогонии. Среди фертильных рыб 92-95% особей должны будут нереститься в текущем году, 35-40% которых впервые вступают в нерестовое стадо. В семенниках половозрелых рыб отмечалось незначительное количество крупных сперматогониев А-типа и множество мелких, функционально активных Б-типа. В конце зимовального периода в семенниках части особей пеляди происходило интенсивное пополнение сперматогониального фонда.

Во время нерестовой миграции созревшие 5+...6+-летки составляют до 50% всех мужских особей.

Таким образом, в гонадах самцов обской полупроходной пеляди в течение зимовального периода присутствовали сперматогонии разных типов; волна сперматогенеза приходится на начало анадромной миграции в устье Оби, что свидетельствует о сравнительно медленном протекании гаметогенеза во время зимовки.

*ЧИР. САМКИ.* В конце зимовального периода (май) и при анадромной миграции в устье Оби (июнь) в яичниках фертильных рыб старшей генерацией были вителлогенные ооциты с многочисленными желточными гранулами. Период вителлогенеза растягивается на два года: фаза вакуолизации цитоплазмы 4...9 мес, накопления желтка - 14...16 мес.

После нереста восстановительные процессы продолжают в течение зимнего и последующего нагульного периодов. Одновременно с резорбцией опустевших фолликулов протекает оогенез. В течение 6-7 мес. после нереста ОСГ находятся в фазе вакуолизации цитоплазмы; через 10-12 мес. - накопления желтка. Повторный нерест у этих рыб будет проходить через год, следовательно, половой цикл продолжается 2 года.

**САМЦЫ.** В постнерестовый период репарационные процессы в семенниках проходят на низком уровне. В начале анадромной миграции половые клетки представлены сперматогониями А- и Б-типов. Некоторые отличия между неполовозрелыми и фертильными особями заключались в большей степени развития семенных канальцев у последних. У самцов этого вида вступление семенников в период «волны сперматогенеза» проходит в более поздние сроки. Отметим также, что у чира во время зимовки сперматогониальных митозов нами не отмечалось.

Таким образом, у коротко- (ряпушка), средне- (пелядь) и длиннопериодического (чир) видов сиговых рыб в экстремальный период - зимовка в Обской губе - установлены некоторые особенности в характере созревания и половых циклов. Самкам этих видов свойственно некоторое замедление оогенеза в превителлогенный период, более продолжительное у чира и в меньшей степени у пеляди, а часть особей в ходе овариальных циклов обязательно пропускает очередной нерестовый сезон по причине пониженной репарационной активности репродуктивной системы. Формирование очередной генерации половых клеток резервного фонда у изученных рыб в период зимовки не происходит.

Патологические изменения воспроизводительной системы встречаются редко и приходится на время пребывания пеляди в Нижней Оби (нерестовая миграция), а у чира - в начале анадромной миграции после зимовки в Обской губе. Поскольку чир - бентофаг, риск интоксикации через кормовые объекты из загрязненных грунтов у него весьма велик, что и может являться причиной аномалий в репродуктивной системе.

Для самцов описанных видов варибельность в состоянии гонад проявляется в большей степени. В семенниках пеляди в период зимовки формируется сперматогониальный фонд, а волна сперматогенеза приходится на начало летнего нагула. У ряпушки и чира динамика сперматогенеза в период зимовки отклоняется в ту и другую стороны: накопление сперматогониев и более быстрое восстановление генеративной функции у

ряпушки, а у части особей - длительное пребывание семенников в IV стадии зрелости; затянутые процессы постнерестового восстановления гонад у чира с замедленным формированием сперматогониального фонда только в начале летнего нагула.

### **Глава 5. Состояние жаберного аппарата и печени сиговых рыб в период зимовки, нагульной и нерестовой миграций**

В напряженных подледных условиях Обской губы, где сиговые рыбы ежегодно проводят до 7-8 месяцев, экологическая обстановка ухудшается выносом загрязненных вод Оби, а к концу зимовального периода усугубляется расширяющейся заморной зоной. По содержанию нефтепродуктов вода Обской губы относится к «слабо загрязненной». Их количество возрастает вверх по течению, и в Средней Оби, куда производители муксуна и пеляди мигрируют на нерест, отмечается «умеренное» и «сильное» загрязнение воды (Обзор..., 1997-2003).

Исследовали морфофункциональное состояние жаберного аппарата и печени, ответственных за сохранение гомеостаза организма, развитие репродуктивной функции при созревании и ее восстановление в ходе половых циклов в экстремальных условиях подледного периода.

**МУКСУН. ЖАБРЫ.** В период зимовки в Обской губе (декабрь-февраль) у *неполовозрелых самок* отмечены незначительные отклонения в структуре жаберных филламентов - повышенная гиперемия, срастание апикальных участков респираторных ламелл, - к началу анадромной миграции в мае-июне встречавшиеся у большинства особей (до 70%). Выявленные патологии различной степени тяжести затрагивали незначительную площадь жаберного эпителия. У *фертильных* самок, в ооцитах которых протекал вителлогенез, патологические изменения жаберного эпителия отмечались в течение всего зимовального периода. То же, но в большей степени было выявлено у пропускавших нерест особей.

В этот период годового цикла у всех *неполовозрелых* самцов установлены патоморфологические изменения разной степени, но у *фертильных* рыб они встречались реже или совсем не выявлялись.

В составе *нерестового* стада муксуна (август-сентябрь) у одних рыб отклонений в жаберном эпителии не просматривалось, у других, количественно приближавшихся к первым, наблюдались патологии респираторных ламелл, нарастание эпителиальных слоев афферентной области, срастание ламелл апикальными участками; образовывались зоны



гемостаза, ведущие к лизису участки жаберных лепестков (рис. 3 а). Выявленные картины отражают реакцию организма на токсикогенный фон Средней Оби.

**ПЕЧЕНЬ.** В период зимовки отклонений в печени *неполовозрелых самок* (S+...8+) не отмечали; у 40% особей выявлялись гепатоциты со «светлыми» и «темными» ядрами, в печени остальных - только со «светлыми», как морфологическим эквивалентом повышенной биосинтетической активности. При завершении зимнего периода у созревающих рыб установлены дегенеративные изменения гепатоцитов.

При зимовке *фертильных* особей с яичниками в Шб стадии печень отличалась умеренной или повышенной гиперемией и высоким жиронакоплением. Отклонений не отмечали. Не было их установлено и при анадромной миграции в Обь. Ядра гепатоцитов таких самок «светлые», функционально активные.

У *пропускавших* очередной нерест самок в печени преобладали «темноядерные» гепатоциты с многочисленными липидными каплями, но патологий в структуре этих клеток также не выявлялось.

В печени зимующих *самцов* нарушений не фиксировали; при анадромной миграции у части особей наблюдали дегенерацию преимущественно «темноядерных» гепатоцитов (рис. 3 б).

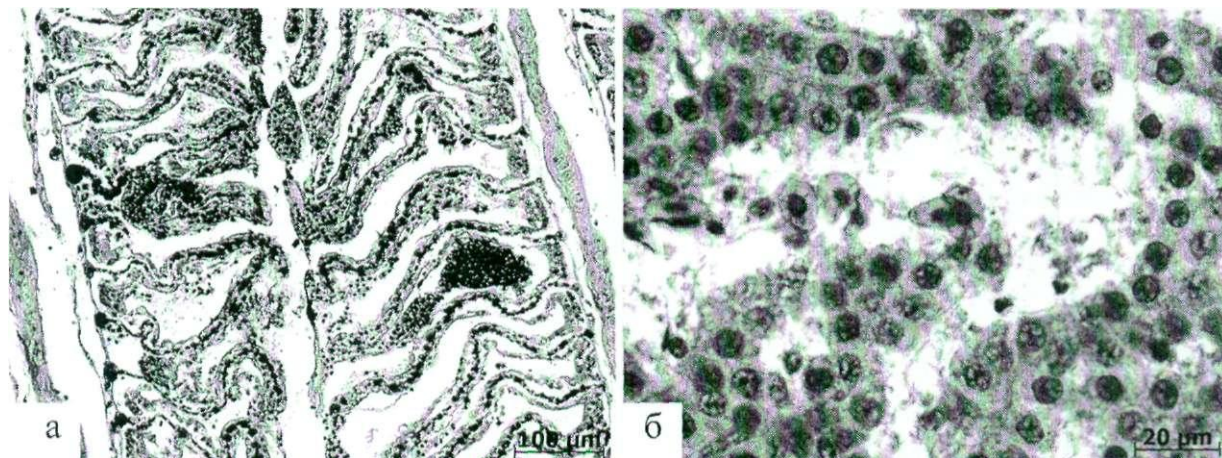


Рис. 3. Состояние жаберного аппарата и печени муксуна:

- а - срастание жаберных лепестков с образованием зон гемостаза и дегенерации; самка 10+, сентябрь;
- б - участок дегенерации ткани печени; самец 11+, июнь.

В ходе нерестовой миграции в августе-сентябре в печени самок наблюдали сокращение жировых запасов и увеличение количества

«светлоядерных» гепатоцитов. Количество жировых включений у самцов значительно выше, а ядра у гепатоцитов были «темными» и «светлыми» (таблица). В этот период у производителей муксуна отмечена кавернозность печени, как следствие дегенерации гепатоцитов.

Таблица

Морфофункциональные показатели печени и цитометрия гепатоцитов производителей муксуна в период нерестовой миграции (Средняя Обь)

| Параметры   | Самки                                 |                                      | Самцы                                 |                                      |
|---|---------------------------------------|--------------------------------------|---------------------------------------|--------------------------------------|
|   | Июль-август<br>11+-13+<br>(12 экз.)   | Сентябрь<br>9+-13+<br>(15 экз.)      | Июль-август,<br>9+-13+<br>(7 экз.)    | Сентябрь<br>8+-13+<br>(19 экз.)      |
| Длина по Смитсу, мм<br>(CV, %)                        | 545,3 ± 8,5<br>518-610<br>(5,4)       | 524,9 ± 5,8<br>490-560<br>(4,3)      | 531,1 ± 9,6<br>485-556<br>(4,8)       | 500,3 ± 13,2<br>360-621<br>(11,5)    |
| Масса, г<br>(CV, о/о)                                 | 2374,3 ± 139,1<br>1714-3326<br>(20,3) | 1963,3 ± 74,1<br>1333-2374<br>(14,6) | 2050,9 ± 126,2<br>1690-2650<br>(16,3) | 1690,3 ± 52,9<br>1250-2200<br>(13,7) |
| Масса печени, г<br>(CV, %)                            | 30,5 ± 2,2<br>16-40<br>(24,7)         | 27,0 ± 1,2<br>22-33<br>(13,6)        | 19,1 ± 2,1<br>14-30<br>(28,8)         | 19,1 ± 1,8<br>12,0-34,2<br>(34,9)    |
| ГепСИ, %<br>(CV, %)                                   | 1,6 ± 0,0<br>1,46-1,83<br>(6,9)       | 1,3 ± 0,0<br>1,15-1,53<br>(8,3)      | 1,4 ± 0,03<br>1,4-1,6<br>(5,4)        | 1,3 ± 0,1<br>0,6-1,4<br>(20,1)       |
| Диаметр "светлоядерных" гепатоцитов, мкм<br>(CV, о/о) | 11,0 ± 0,5<br>9-14<br>(15,2)          | 10,4 ± 0,4<br>9-12<br>(11,8)         | 12,7 ± 0,4<br>12-15<br>(8,8)          | 13,0 ± 0,4<br>12-15<br>(10,5)        |
| Ядерно-плазматическое отношение, %<br>(CV, %)         | 23,8 ± 4,0<br>8,5-42,1<br>(55,2)      | 25,8 ± 4,1<br>14,3-42,1<br>(48,2)    | 12,3 ± 1,1<br>6,8-14,3<br>(23,4)      | 10,9 ± 1,0<br>5,6-14,3<br>(34,2)     |
| Диаметр "темноядерных" гепатоцитов, мкм<br>(CV, %)    | 11,5 ± 0,2<br>9-12<br>(16,1)          | 11,4 ± 0,5<br>8-13<br>(9,6)          | 13,1 ± 0,8<br>11-15<br>(10,1)         | 12,0 ± 0,3<br>11-13<br>(12,3)        |
| Ядерно-плазматическое отношение, %<br>(CV, %)         | 25,5 ± 3,2<br>12,0-24,2<br>(24,2)     | 23,2 ± 6,1<br>15,5-39,5<br>(33,5)    | 11,9 ± 2,3<br>6,5-15,3<br>(25,3)      | 11,2 ± 1,5<br>4,6-13,1<br>(32,5)     |

**РЯПУШКА. ЖАБРЫ.** Наибольшие концентрации этого вида в декабре-январе наблюдались в районе пос. Яптик-Сале. У половозрелых самок и самцов серьезные отклонения в жаберном эпителии отсутствовали, но часто встречались гиперемированные участки филламентов, гиперплазия респираторных клеток и реже - срастание ламелл.

**ПЕЧЕНЬ** у *неполовозрелых* и *созревающих* самок с большим количеством жира. «Светлоядерные» и «темноядерные» гепатоциты отмечали у первых, в печени фертильных преобладали «светлоядерные». У самцов наблюдали повышенную гиперемию органа, в цитоплазме клеток много жировых включений, периодически отмечали картины дегенерации гепатоцитов.

Состояние исследованных органов у ряпушки в период зимовки в Обской губе свидетельствует о стабильном морфофункциональном статусе и высокой активности протекающих в этот период биосинтетических процессах, способствующих эффективной репарации репродуктивной системы и потенциальной готовности к очередному половому циклу.

**ПЕЛЯДЬ . ЖАБРЫ.** На исходе зимовки и во время анадромной миграции у особей обоего пола в структуре жаберного эпителия отмечались отклонения различной степени и формы: отслоение эпителия ламелл и отек с накоплением экссудата. У самок с гонадами II стадии жаберные лепестки срастались с образованием крупных кровеносных лакун. Реже и с меньшими проявлениями отклонения встречались у *фертильных* самок и самцов. При нерестовой миграции у части производителей обоих полов выявлено множество кровоизлияний, очаговый стаз крови в жаберных лепестках приводят к угнетению дыхательной функции.

**ПЕЧЕНЬ.** По окончании зимовального периода у *неполовозрелых* и *фертильных* рыб в печени отмечено большое количество жира, на месте дегенерации гепатоцитов образовывались каверны. У половины фертильных самок, мигрирующих в устье Оби, в печени присутствовали паразиты, наблюдалась дегенерация гепатоцитов. У части самцов (до 20%) также отмечались очаги деструкции с разложением клеток и образованием рубцов, каверн; у остальных особей в это время отклонений не выявлялось.

В ходе нерестовой миграции у производителей в интенсивно гиперемированной печени присутствовали «светло-» и «темноядерные» гепатоциты, на месте дегенерировавших клеток появлялись каверны.

Таким образом, у речной пеляди в период зимовки в Обской губе, анадромной и нерестовой миграциях отчетливо проявляются

патоморфологические изменения в жаберном аппарате, что может быть вызвано напряженным гидрохимическим режимом; в меньшей степени, но достаточно постоянно отклонения выявлялись в печени.

**ЧИР. ЖАБРЫ.** В конце зимнего периода жаберный эпителий у чира несколько напоминает его структуру у пеляди, и хотя отклонения менее значительные, они присутствуют у всех изученных рыб. У *неполовозрелых* самок отмечали булавовидность респираторных ламелл, их слипание, гиперплазию и десквамацию жаберного эпителия. Отклонения в развитии жаберного аппарата у *половозрелых* самок и самцов были незначительны. У самцов также отмечались отслоения эпителия респираторных ламелл, а на всем протяжении филамента - повышенное количество слизистых клеток.

При анадромной миграции у вступающих в нерестовое стадо самок с яичниками Шб стадии жаберный аппарат был с незначительными отклонениями (слабая булавовидность ламелл), в большом количестве в эпителии филаментов присутствовали слизистые клетки - следствие реакции организма на гидрохимический фон Оби. В жабрах самцов подобные аномалии проявлялись в меньшей степени, изредка выявляли срастание ламелл и деструкцию ядер клеток афферентной зоны в апикальных участках филаментов.

**ПЕЧЕНЬ.** В конце зимнего периода (май) и при миграции в устье Оби у *неполовозрелых* самок в умеренно гиперемированной печени соотношение гепатоцитов было смещено в сторону «темноядерных», а у *фертильных* - «светлоядерных»; изредка отмечалось расслоение органа у *неполовозрелых* рыб. У *неполовозрелых* самцов в печени отмечались жировые запасы, соотношение гепатоцитов с темными и светлыми ядрами соответствовало соотношению этих клеток у самок.

Во время нерестовой миграции (р. Ляпин) в жабрах рыб клетки эпителия филаментов располагались рыхло, ламеллы были интенсивно гиперемированы, но патологических изменений в них не выявляли.

Печень большинства изученных особей слабо гиперемирована. У ряда рыб отмечалось интенсивное накопление липидных капель в цитоплазме гепатоцитов, отмечены участки их дегенерации.

Таким образом, если у *неполовозрелых* самок этого вида в конце зимовального периода в Обской губе и при анадромной миграции в жаберном аппарате выявлялись определенные отклонения, то у *фертильных* самок и самцов нарушения в жаберном эпителии редки и незначительны. В

печени патоморфологические изменения также в большей степени проявляются у неполовозрелых самок, тогда как у половозрелых особей и самцов разного возраста отклонения менее выражены. При нерестовой миграции, в период наивысшей мобилизации организма, в жаберном аппарате чира отклонений не выявлялось (р. Ляпин - сравнительно чистый уральский приток Нижней Оби), но в печени производителей заметны некоторые нарушения, отчетливо проявляющиеся у самок.

Общее заключение по данной главе сводится к тому, что среди сиговых рыб, зимующих в Обской губе, наиболее неповрежденным видом является ряпушка, характеризующаяся коротким жизненным циклом; более устойчивыми к антропогенному воздействию - чир и пелядь, а наибольшее количество патоморфологических изменений в жаберном аппарате и печени установлено у длинноциклового муксуна.

Эстуарий Оби следует рассматривать как один из важнейших водоемов в гидроэкосистеме Обь-Иртышского бассейна; необходимость пребывания большинства видов сиговых рыб в Обской губе, в разное время года и в разных участках на определенных этапах годового цикла, диктуется необходимостью выживания, нагула, восстановления репродуктивной системы и в целом - реабилитации организма.

## ВЫВОДЫ

1. Многолетняя динамика паводкового режима в Оби определяет условия нагула и темп роста сиговых рыб, изменение длительности периодов и фаз гаметогенеза, сроков полового созревания которых в наибольшей степени проявляется у муксуна и в меньшей - у ряпушки.
2. При завершении зимовки в Обской губе и начале анадромной миграции самки и самцы сиговых рыб по состоянию половых желез отчетливо подразделяются на рыб с отсроченным половым созреванием, потенциально готовых к нересту и пропускающих очередной нерестовый сезон, соотношение которых варьирует в разные годы.
3. Явление пропуска нереста самками сиговых рыб отражает низкий темп восстановительных процессов в течение продолжительного зимнего периода и летнего нагула, и необходимость пополнения оогониального фонда в течение дополнительного годового цикла в летний период.
4. Начало формирования сперматогониального фонда у муксуна приходится на период зимовки, у пеляди - на его окончание, пролиферативной активности сперматогониев у зимующего чира не установлено. В семенниках ряпушки в течение всего зимовального периода частично опустевшие или заполненные спермиями семенные каналцы свидетельствуют о «растянутом» нересте.
5. Установленные незначительные патологии половых желез сиговых рыб являются показателем повышенной устойчивости их репродуктивной системы к токсикогенному фону Оби и Обской губы. Аномалии отмечаются у неполовозрелых и пропускающих нерест особей, а нерестовые стада составляют наиболее резистентные производители.
6. Степень проявления и частота встречаемости патологических изменений морфофункциональных характеристик жаберного аппарата свойственны всем изученным сиговым рыбам, и возрастает в ряду: ряпушка-чир-пелядь-муксун. Для пеляди и муксуна выявленные патологии могут быть вызваны более продолжительным пребыванием в загрязненных водах Средней Оби в ходе нерестовой миграции.
7. Незначительные патоморфологические изменения печени у сиговых рыб во время зимовки в Обской губе несколько увеличиваются во время анадромной миграции у потенциально готовых к нересту самок.

**Список работ, опубликованных по теме диссертации**

1. Matkovsky A.K., Isakov P.V., Mukhachev I.S, Selyukov A.G. Growth, size-age structure and population size of *Coregonus peled* in Lake Pyakuto, Northern Tyumen Region, European Russia, and the rational use its stock // VII Intern. Sympos. on the Biology and Management of Coregonid Fishes. An Arbor (USA). 1999. P.64.
2. Селюков А.Г., Исаков Е.В. Состояние репродуктивной системы обского муксуна в ходе овариальных циклов // Матер. 6 Всеросс. научно-производств. совещ. «Биология, биотехника разведения и промышленного выращивания сиговых рыб». Тюмень.2001. С.158-160.
3. Isakov P.V., Selyukov A.G. Overwintering period in the reproductive cycle of the Ob muksun // VIII Intern. Sympos. on the Biology and Management of Coregonid Fishes. Rovaniemi (Finland). 2002. P.21.
4. Исаков П.В. Репродуктивная система самок обского муксуна в ходе овариальных циклов // Тез. докл. конф. молодых ученых: «Актуальные вопросы АПК». Тюмень. 2002. С.90-93.
5. Исаков П.В. Влияние загрязненных нефтью донных грунтов на структуру органов и тканей карпа *Cyprinus carpio* (Linnaeus) // Тез. докл. XII конф. молодых ученых «Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия». Борок. 2002. С. 124.
6. Михайлова Л.В., Исаков П.В., Исаченко-Боме Е.А., Князева Н.С., Коваленко А.И., Петухова Г.А., Рыбина Г.Е., Филатов А.Ю. Современное состояние экосистемы реки Туры // Матер. Всеросс. науч.-практич. конф. по окружающей среде. Тюмень. 2002. С. 132-136.
7. Исаков П.В., Селюков А.Г., Коев А.В. Состояние печени и жаберного аппарата у муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) в условиях современного загрязнения р. Оби // Тр. Междунар. Форума по проблемам науки, техники и образования. Москва. 2003. С. 148-149.
8. Исаков П.В., Селюков А.Г. Половое созревание и половые циклы обского муксуна *Coregonus muksun* (Coregonidae, Salmoniformes) // Тр. Междунар. Форума по проблемам науки, техники и образования. Москва. 2003. С.149-150.
9. Селюков А.Г., Вторушин М.Н., Исаков П.В., Коев А.В. Патоморфологические изменения некоторых органов рыб реки Туры на примере плотвы - *Rutilus rutilus lacustris* (Pallas) // Вестник Тюменского университета. Тюмень. 2003. С.40-52.

10. Исаков П.В., Коршунов А.В., Евстигнеев С.В., Михайлова Л.В. Влияние 2-метил-1,3-диоксана на рыб // Сб. научн. тр. «Аграрная наука на современном этапе». Тюмень. 2004. С.52-54.
11. Селюков А.Г., Беспоместных Г.И., Исаков П.В. Видоспецифическая резистентность молоди сиговых рыб (*Coregonidae*) к нефтяному загрязнению // Тр. Междунар. Форума по проблемам науки, техники и образования. Москва. 2004. Т.3. С.62-63.
12. Исаков П.В., Селюков А.Г. Состояние яичников и особенности овариальных циклов муксуна *Coregonus muksun* (*Coregonidae*, *Salmoniformes*) в период зимовки в Обской губе // Вопр. ихтиологии. 2005. Т.45. №2. С.242-250.
13. Исаков П.В., Селюков А.Г. Морфофункциональные аномалии печени и жаберного аппарата сиговых рыб в условиях интенсивного загрязнения Обской губы // Матер. Междунар. научн. конф. «Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных». Саранск. 2005. С.88-91.
14. Isakov P.V. The effects of pollution on the condition of the liver and gills of coregonid fishes in the Ob River // IX Intern. Sympos. on the Biology and Management of Coregonid Fishes. Olsztyn (Poland). 2005. P. 142.
15. Matkovsky A.K., Yankova N.V., Isakov P.V., Tunev V.E., Stepanov S.I., Terentyev I.A. The influence of the Ob and Taz Rivers hydrological regime on the rate of growth of Coregonid fishes // IX Intern. Sympos. on the Biology and Management of Coregonid Fishes. Olsztyn (Poland). 2005. P. 143.
16. Жедулев В.О., Исаков П.В., Крохалевский В.Р. О необходимости и перспективах развития искусственного воспроизводства сиговых рыб на территории Ямало-Ненецкого автономного округа // Науч.-практич. конф. «Пресноводная аквакультура: состояние, тенденции и перспективы развития». Тюмень. 2008. С.35-37.