

На правах рукописи

Рабазанов Нухкади Ибрагимович

**Функциональные изменения гаметогенеза
и полового цикла рыб в водоёмах
с нарушенным экологическим режимом**

Специальность: 03.02.08 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Махачкала 2010

Работа выполнена в Институте прикладной экологии Республики Дагестан и
на кафедре биологии и биоразнообразия
эколого-географического факультета
Дагестанского государственного университета

Научный консультант: доктор биологических наук, Заслуженный
деятель науки РД, почетный работник высшего
профессионального образования РФ,
проф. **Шихшабеков М.М.**

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, Заслуженный
работник рыбного хозяйства РФ,
проф. **Сокольский А.Ф.**
доктор биологических наук, ведущий научный
сотрудник кафедры общей экологии МГУ,
проф. **Булгаков Н.Г.**
доктор биологических наук,
проф. ДГУ **Магомаев Ф.М.**

Ведущая организация: Астраханский государственный
технический университет

Защита диссертации состоится "30" апреля 2010 г. в 16 ч. на заседании
Ученого Совета Д 212.053.03 в Дагестанском государственном университете
по адресу: 367025, г. Махачкала, ул. Дахадаева, 21.

E-mail: eco@mail.dgu.ru Тел/факс 872-2-67-46-51

С диссертацией можно ознакомиться в читальном зале библиотеки Даге-
станского государственного университета

Автореферат разослан "30" марта 2010 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
к.г.н., доцент



Ахмедова Г.А.

Общая характеристика работы

Актуальность проблемы. Дагестанский район Каспийского моря протяженностью более 530 км с многочисленными впадающими в него большими и малыми реками образует целые системы (Терская, Сулакская, Самурская), которые в недалеком прошлом являлись важными рыбопромысловыми районами. В прибрежных частях моря и дельтовых экосистемах обитают редкие и узкоареальные виды растений и животных, из которых некоторые занесены в Красные книги РФ и РД. Там же размножаются многие туводные, проходные и полупроходные рыбы.

Однако за последние 30-60 лет создалась сложная экологическая обстановка, вызванная зарегулированием стока рек с неустойчивыми режимами температуры и уровня воды, загрязнение которой наиболее заметно сказалось на таком важном биологическом процессе, как размножение рыб.

Анализ данных ихтиологических и рыбоводных исследований за последние 100 лет показал, что экология размножения многих ценных промысловых рыб изучена недостаточно, осталось неясным, как отразилась интенсивная хозяйственная деятельность человека на некоторых жизненных циклах рыб и, прежде всего, на состоянии и функционировании их репродуктивных систем.

Изучение половых желез рыб имеет не только теоретический интерес, но и большое прикладное значение. Определение фазы развития половых клеток и степени зрелости половых желез используются при составлении шкалы стадии зрелости гонад рыб, которые необходимы при решении ряда практических вопросов промыслового и рыбоводного значения. Анализ опубликованных литературных материалов показывает, что в изучении половых желез рыб до сих пор имеется ряд существенных пробелов. Так у большинства видов пока не изучены строение, характер развития половых клеток и функционирования половых желез, а имеющиеся сведения, относятся лишь к немногим периодам цикла зрелости. Для некоторых рыб приводятся данные, охватывающие весь годовой цикл, однако при этом эти данные носят сугубо односторонний характер, основываются или только на макроскопическом или сугубо на микроскопическом анализе. В настоящее время, многие исследователи предлагают при составлении определителей степени зрелости или как их называют промысловых шкал, использовать не только макро- и микроскопические данные гонад, но и учитывать физиологическое состояние организма рыб и экологические факторы, необходимые при прохождении жизненных циклов. Таким образом, для точного определения стадий зрелости половых желез рыб и выяснения особенностей их годичного цикломорфоза необходимо основываться на данных, полученных комплексными исследованиями в эколого-морфогистологическом и физиологическом направлениях, особенно в водоемах с измененным экологическим режимом, куда относятся исследуемые водоемы региона.

В подобных водоемах у популяции рыб резко изменяется структура, ухудшаются условия размножения, снижается продуктивность. В связи с этим необходима разработка мероприятий по сохранению видового состава, улучшению условий для их воспроизводства и повышению продуктивности популяции, что возможно только на основе глубокого понимания процессов, происходящих на разных уровнях, но, прежде всего, - в репродуктивных системах рыб.

Отсюда следует, насколько актуальны подобные исследования.

Актуальность исследований определяется также повышением, особенно за последние годы, интереса ученых к данной проблеме, сложностью и разнообразием

используемых методов исследований.

Цели и задачи исследования. Целью настоящей работы является изучение функциональных изменений гаметогенеза и полового цикла представителей различных таксономических групп рыб в водоемах с нарушенным экологическим режимом. Для достижения этой цели было необходимо решить следующие задачи:

1. Провести глубокий анализ состояния изученности проблемы размножения пресноводных и морских рыб, в частности, развитие половых клеток (гаметогенез), формирование и развитие половых желез (гонадогенез), прохождение годичных половых циклов и стадий зрелости, характер икротетания и особенности экологии нереста, в водоемах с нарушенным экологическим режимом;

2. Изучить экологию нереста и абиотические условия, необходимые для прохождения этого процесса у представителей различных таксономических групп рыб;

3. Выявить воздействие природных и антропогенных факторов на экологию нереста, гаметогенез, половые циклы и проявившиеся при этом адаптивные способности рыб к изменившимся условиям;

4. Систематизировать изученных рыб по эколого-физиологическим особенностям, морфологическим признакам и химико-технологическим показателям;

5. Исследование гаметогенеза (ово- и сперматогенеза) и гонадогенеза представителей различных таксономических и экологических групп рыб, особенности их протекания в конкретных экологических условиях водоемов, изменившихся в связи с природным и антропогенным воздействием;

6. Изучение адаптивных изменений, происходящих на разных уровнях жизни (на клеточном, органном, организменном, видовом и в экосистемном);

7. Выяснение причин, вызывающих массовую резорбцию икры у разных видов рыб, как при физиологической норме, так и при физиологической аномалии, вызванной нарушением экологических условий размножения, выявление характерных особенностей прохождения этого процесса, его биологической роли, видовой специфики;

8. Дать оценку физиологического состояния организмов рыб в различные периоды их полового цикла, выявить связь между жировым обменом в организме и половым созреванием;

9. Дать критический анализ некоторым работам, связанным с наступлением сроков половой зрелости, порционности икротетания, регулярности нереста, а также в отношении терминологии и обозначения периодов и фаз развития ооцитов;

10. Подготовить рекомендации и методические подходы, к проведению эколого-морфологических и гистофизиологических исследований водоемов с нарушенным экологическим режимом для практической работы.

Научная новизна

Впервые в условиях юга России, на примере водоемов Дагестанского района Каспия, проведены комплексные эколого – морфофизиологические исследования 21 видов рыб, представителей 8 таксономических групп, большая часть из которых промыслово-ценные и при этом выявлено, что интенсивная хозяйственная деятельность человека, осуществленная за последние годы, отрицательно отразилось на экологическом режиме водоемов, а это, в свою очередь – на количественном и качественном составе обитающих в них рыб, на экологии их размножения и на функционировании их репродуктивных систем.

Изучены закономерности развития половых клеток (ово- и сперматогенез); развитие и формирование гонад (гонадогенез), прохождение половых циклов и экология нереста не только ценных промысловых рыб, но и некоторых других видов, которые за последние годы потеряли свое промысловое значение или вообще не были охвачены промыслом по некоторым причинам (из-за низкой численности и пищевой ценности, трудности ведения промысла и др.). Впервые сделана попытка систематизировать рыб по основным эколого-физиологическим особенностям, морфологическим признакам и некоторым химико-технологическим показателям.

Проанализировали зависимость нереста от сроков и температурных условий, паводкового режима характер нерестового субстрата и сезонов размножения и прочих факторов водной среды; особенности гаметогенеза, типа икрометания, ритма размножения. Кроме того, нами рассмотрены некоторые морфо-физиологические особенности химико-технологических показателей (содержание жира, белка, воды в мышцах, гонадах и кишечнике, калорийность мяса и гонад, соотношения отдельных органов и др.).

Установлены параметры наиболее важных биологических показателей (экологические, морфологические и химико-технологические) рыб, необходимые при решении ряда ихтиологических и рыбоводных задач.

Впервые в условиях водоемов Дагестанской части Каспия выяснено, что вмешательство человека в природу как, например, строительство различных препятствий на пути нерестовых миграций рыб, колебание уровня режима (забор воды для орошения) и загрязнение вод токсичными веществами, вызвали ряд нарушений в экологии размножения рыб, приведшие к таким негативным явлениям как: массовая резорбция икры, неежегодность нереста (яловость самок), снижение их воспроизводительной способности, гибель молоди, часто и взрослых рыб.

Впервые обнаружена и подробно описана фронтальная резорбция зрелых яйцеклеток, вызванная неблагоприятными экологическими условиями, составлена схема поэтапной резорбции, необходимой для диагностики и прогноза воспроизводства рыб. Установлено также, что резорбция имеет большое биологическое значение в жизни рыб, как реакция, вырабатываемая ими при нарушении условий размножения.

Дана оценка физиологического состояния организма рыб и проявления их адаптивных способностей к условиям нестабильного гидрологического режима. Выявлена связь между жировым обменом и половым созреванием.

Установлено наличие разных морфо-биологических форм, появление в разных сочетаниях гибридных особей, выяснены причины их возникновения и адаптивных способностей к изменившимся экологическим условиям, вскрыто значение этих явлений. Дана оценка акклиматизационным работам, проведенным в прошлом, подтверждены имеющиеся недостатки в проведении этих работ и определены наиболее реальные пути их проведения в дальнейшем.

Полученные данные использованы для оценки изменений, происшедших в экосистеме водоемов после их реконструкции и зарегулирования. Они могут быть использованы как при проведении ихтиологических и рыбоводных исследований, так и при разработке природоохранных мероприятий, рациональной эксплуатации водоемов и их мониторинга.

Разработаны шкалы нереста и зрелости половых желез рыб для всех, изученных видов.

Разработаны мероприятия, направленные на улучшение экологического режима в естественных и реконструированных водоемах, на сокращение источников загрязнения вод, на ликвидацию последствий этого.

Предложены ряд практических мероприятий по развитию новых направлений в рыбоводстве и размещению рыбной отрасли, по организации и проведению акклиматизационных и природоохранных работ, по сохранению и рациональному использованию водоемов различного типа в рыбном хозяйстве.

Теоретическая и практическая ценность. Результаты исследований вносят существенный вклад в изучение размножения, развития и формирования половых клеток различных видов рыб в условиях водоемов, с нарушенным экологическим режимом

Практическое значение работы заключается в том, что в ней можно найти исходные данные для разведения ценных промысловых и освоения новых, пока еще не используемых промыслом многочисленных, но менее ценных видов рыб региона. Даются рекомендации по повышению эффективности воспроизводства и продуктивности популяций рыб, по использованию некоторых из них для искусственного разведения товарного рыбоводства, биологическому обоснованию сроков запрета промыслового лова, установлению лимитов лова на отдельные виды рыб и др.

Разработанные шкалы нереста и зрелости используются при решении ряда ихтиологических работ, а составленная схема резорбции – при прогнозе и диагностике воспроизводства рыб.

По результатам исследований разработаны практические рекомендации «Способы повышения эффективности воспроизводства промысловых рыб в естественных условиях и при искусственном разведении», используемые ихтиологами и рыбоводами при решении ряда рыбохозяйственных задач, которые была отмечена на Выставке достижений народного хозяйства (г. Москва в 2008 г) и дипломом правительства РД. По материалам исследований составлены монографии, учебные и научно-методические пособия для студентов, магистров и аспирантов ихтиологической и экологической специальности.

Апробация. Основное содержание и выводы диссертации докладывались и обсуждались на 18 конференциях и совещаниях, в том числе на VII - X Международных научных конференциях «Биологическое разнообразие Кавказа» (Нальчик, 2006. Дом-бай, 2005, Теберда, 2006, Грозный 2008, 2009), на Международном круглом столе в Махачкале 2006 год; на научно – практической конференции «Геоэкологические проблема Северного Кавказа», Махачкала, 2006 год; в материалах четвертой международной заочной научной конференции г. Элиста 2006 год; на Международной научно – практической конференции, посвященный 110-летию Касп. НИИРХ, 2007 года; на итоговых научных конференциях Дагестанского государственного университета и Института прикладной экологии Республики Дагестан (2003, 2004, 2005, 2006, 2007, 2008, 2009 гг.) и других Международных, Всероссийских и региональных конференциях.

Публикации. По теме диссертации соискателем опубликовано 45 научных трудов, в том числе 12 статей в журналах, рекомендованных ВАК РФ, 2 монографии: «Биологические ресурсы Дагестанской части Среднего Каспия», объемом 20,6 п. л. (Астрахань, 2006 г.), «Морфо-экологические исследования размножения рыб в водоемах с нарушенным экологическим режимом», объемом 16,5 п. л. (Москва, 2009 г).

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов и предложений, приложения и списка использованной литературы (397 наименований, из них 361 на русском языке), иллюстрирована 21 таблицами, 55 рисунками и приложениями на 27 страницах. Диссертация изложена на 321 страницах компьютерной верстки.

Содержание работы

Глава 1. Анализ состояния морфо-экологических исследований размножения рыб в водоемах с измененным экологическим режимом

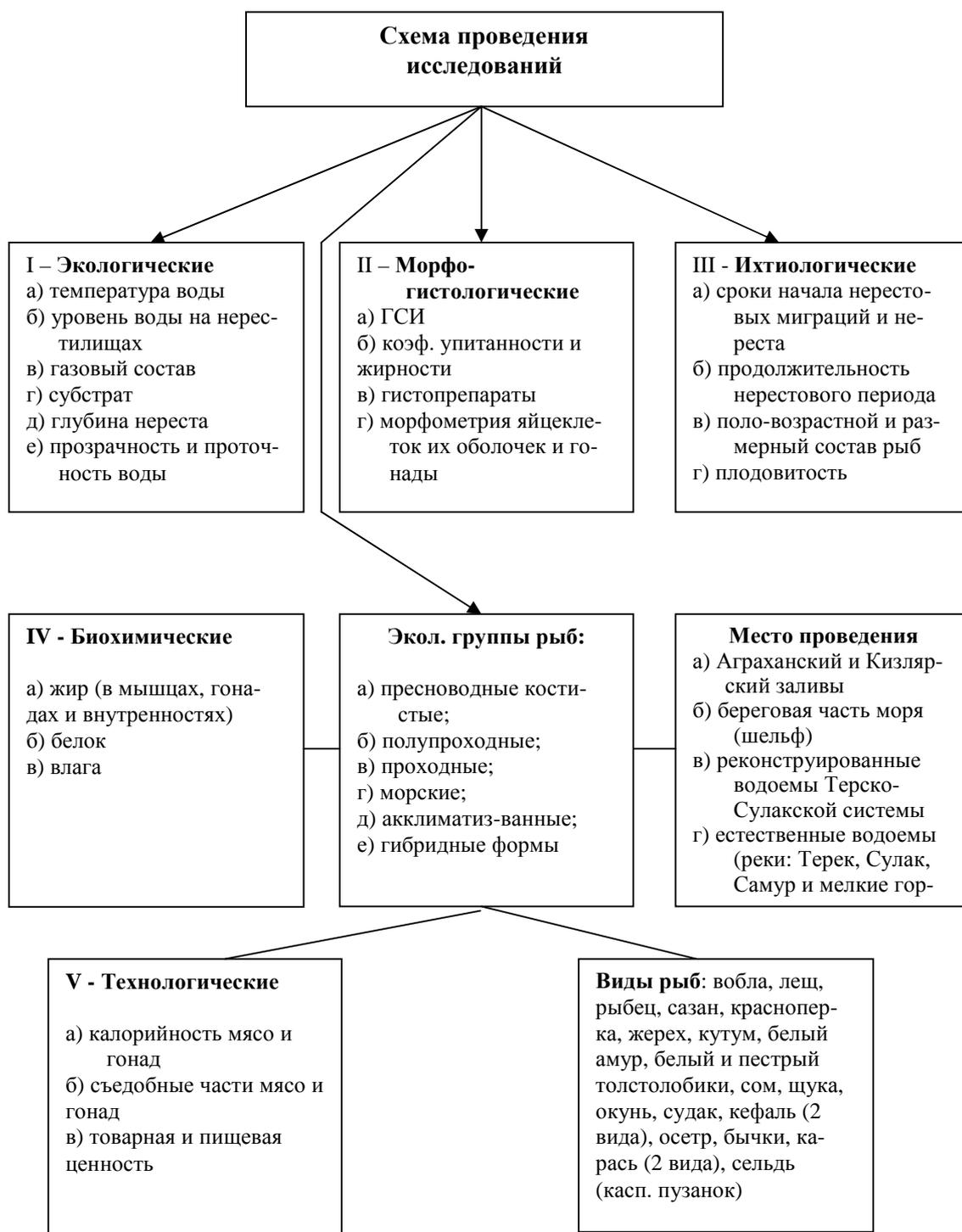
Анализ богатого литературного материала, накопленного за последние 100 лет по изучаемой проблеме в водоемах разных широт показал, что в прошлом исследования различных звеньев репродуктивного процесса у рыб в большей степени носили сугубо описательный характер, постепенно углубляясь и расширяясь, а в последнее время они проводятся уже широким фронтом, начиная от выяснения особенностей начальных моментов развития половых клеток и гонад до анализа закономерностей гаметогенеза, процессов созревания и овуляции. Эти исследования ведутся в большинстве случаев уже комплексно в эколого-морфофизиологическом аспекте.

Анализ имеющегося литературного материала по водоемам Северо-западной части Среднего Каспия указывает на отсутствие данных по многим видам рыб, по такому важному вопросу, как особенности развития и функционирования репродуктивных систем рыб – одному из важных разделов воспроизводства рыб (Шихшабеков, 1985, 1990).

Глава 2. Материал и методика исследований

Исследованиями были охвачены более 21 видов, подвидов, гибридных форм рыб, представителей более 10 семейств: карповые, окуневые, сомовые, щуковые, лососевые, осетровые, сельдевые, вьюновые, колюшковые, бычковые и другие. Были частично охвачены в исследованиях и представители некоторых других семейств: чукучановые, икталуровые, болиториевые, которые были завезены для товарного выращивания в искусственных водоемах (прудах). Исследовались также некоторые виды, интродуцированные из других водоемов – кефалевые (2 вида), растительноядные (3 вида), которые успешно акклиматизировались, охвачены промыслом, и численность их постепенно увеличивается. Таким образом, исследованиями были охвачены представители многих таксонов. Данные о собранных материалах, местах проведения исследований и их направлениях показаны на схеме.

При проведении ихтиологических наблюдений (преднерестовой миграции, нерестовый ход, нерест – начало и конец, установление места нереста и глубины нерестилищ, экологические условия нереста и т. д.), сбора и обработки материала по различным направлениям исследований (экологическое, морфогистологическое, биохимическое, ихтиологическое, технологическое и др.), пользовались всеми имеющимися методиками и руководствами в ихтиологической практике (Коблицкая, 1963; Правдин, 1966; Чугунова, 1959; Мейен, 1939; Иванков, 1987; Дрягин, 1949; Казанский, 1951; Ромейс, 1953; Роскин и Левинсон, 1967; Кривобок и Тарковская, 1957 и др.). Характер проведенных по различным направлениям исследований показан на схеме №1.



Для определения возраста и вычисления темпа роста собирали чешую с левого бока рыбы, над боковой линией, на уровне начала спинного плавника. Возраст устанавливали по чешуе, а у некоторых видов рыб (сом, окунь, линь и др.) и по костям, ушным отолитам или плавниковым лучам. Гонадосоматический индекс (ГСИ) вычисляли как отношение (в процентах) массы гонад к массе тела без внутренностей (порки), определяли упитанность (по Кларк, а иногда по Фультону), отношение в процентах массы тела к длине в кубе. В ежемесячных пробах определяли: содержание воды, жира и белка в мышцах, кишечнике и гонадах. Обработка проб проводилась по методике В.И. Белькевич, модифицированной лабораторией

физиологии рыб ВНИРО (Кривобок и Тарковская, 1962).

Брались икринки для измерения их диаметра и количества вакуолей в овоцитах (для изучения внешнего вида и внутренней структуры овоцитов). Собран и обработан гистологический материал половых желез для изучения гаметогенеза и половых циклов рыб, согласно общепринятым методикам (Роскин, Ромейс, 1953).

Описывая периоды и фазы роста половых клеток, стадии зрелости половых желез самок и самцов использовали обозначения и термины, принятые в ихтиологических исследованиях, но с некоторыми поправками и дополнениями (Шихшабеков, 2003).

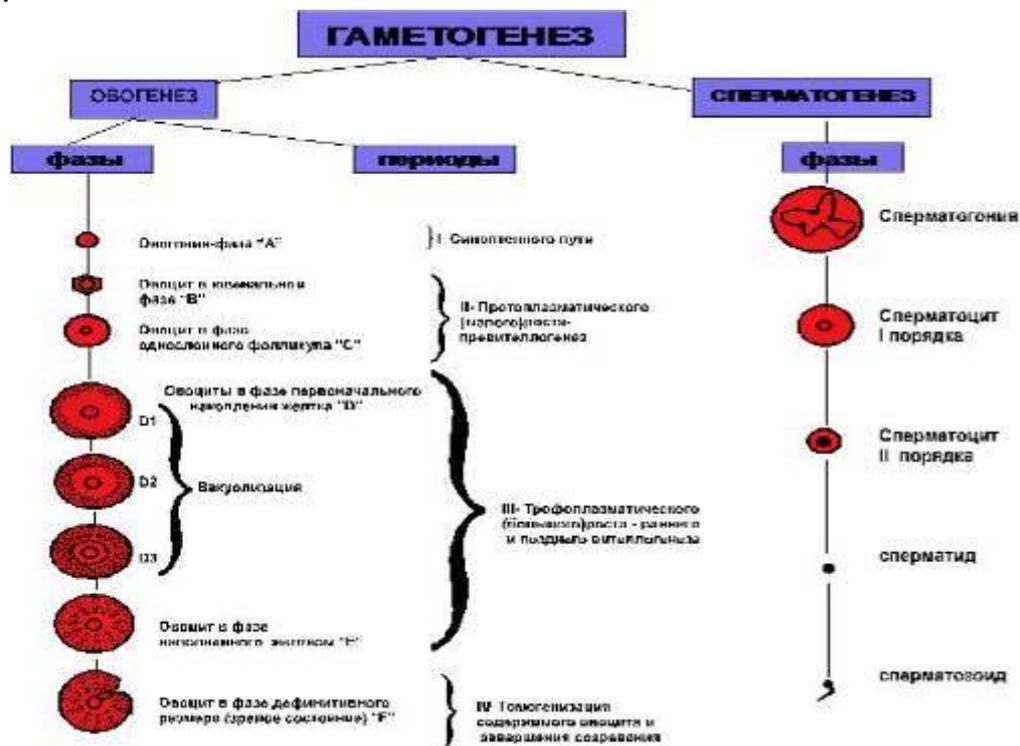


Схема гаметогенеза (ово- и сперматогенеза) по М.М. Шихшабекову (2003)

В сборе материала и в частичной его обработке оказывали большую помощь работники рыбоохраны, сотрудники Даг. филиала Касп.НИИРХа, научные сотрудники ПИБР ДНЦ РАН и Даггосуниверситета, а также аспиранты, студенты ДГУ и ДГСХА. Часть гистологических препаратов и материалы по экологии нереста рыб, собранные в 60-90 годы прошлого века, были представлены мне научным консультантом проф. кафедры экологии ДГУ М.М. Шихшабековым.

Глава 3. Размножение и развитие рыб

Размножение включает в себя такие начальные звенья естественного воспроизводства, как возраст полового созревания, рост и развитие половых клеток, развитие и формирование половых желез, плодовитость, половые циклы и нерест.

По характеру икреметания все изученные нами виды рыб в водоемах Дагестана и Дагестанской части Среднего Каспия отнесены к следующим типам: большинство изученных видов оказались с порционным типом, остальные с единовременным типом и 4 вида – отнесли к переходным формам.

По требованиям к экологическим (абиотическим факторам) условиям, необходимым для нереста, всех исследованных рыб мы разделили на следующие экологические группы (таблица 1).

Экологическая группировка рыб по особенностям нереста

Группа	Виды рыб	Характеристика нереста
I	Щука, окунь, кутум, вобла, жерех, бычок-кругляк и др.	Нерест ранний (март - апрель), кратковременный (менее одного месяца), при низкой температуре воды (до 10 °С).
II	Сазан, линь, красноперка, карась, сом, белый амур, толстолобик, кефалевые (сингиль, остронос) и др.	Нерест поздний (май-июль), растянуты (более 1,5 - 2 месяца), при высокой температуре воды (свыше 18 - 20 °С).
III	Рыбец, лещ, судак, осетровые (осетр), сельдевые (касп.пузанок) и др.	Нерест средний - эта группа рыб занимает среднее положение (апрель- май; от 1 до 1,5 месяца; от 12 до 16 °С).

По реакции на прочие факторы водной среды (проточность и прозрачность воды, содержание кислорода, наличие других газов) изученные виды рыб отнесены к следующим экологическим группам:

I – высокой степени требовательности к проточности и прозрачности воды, содержанию кислорода: рыбец, жерех, судак, шемая, кутум, лососевые, осетровые, сельдевые, кефалевые, некоторые бычковые и др. Для данной группы рыб вследствие зарегулирования стока рек, интенсивности зарастаемости их придаточных водоемов в весенне-летний и поздне-осенний периоды, когда происходит икрометание, факторы, обуславливающие их эффективный нерест, чаще оказываются значительно ниже оптимальных, поэтому численность их с каждым годом сокращается, а в промысловых уловах встречаются лишь их единичные экземпляры.

II – средней степени требовательности к прочим факторам среды: сазан, лещ, вобла, сом, щука и др. Численность некоторых видов из этой группы (вобла, сом) сохранилась, но все же уловы их снизились.

III – малой степени требовательности: серебряный карась, окунь, красноперка, густера, толстолобик, белый амур и др. Численность этих видов рыб увеличилась, в уловах они занимают ведущее место.

В зависимости от особенностей условий размножения и развития, и в первую очередь того местообитания, где происходит откладка икры, в фауне Каспийского бассейна выделяют следующие экологические группы рыб (таблица 2).

Таблица 2

Группы рыб по характеру нерестового субстрата

Группа	Виды рыб	Виды субстрата
I	Сазан, лещ, вобла, линь, окунь, красноперка, щука, кутум, сом	<i>Фитофилы</i>
II	Жерех, рыбец, осетровые, некоторые бычковые.	<i>Литофилы</i>
III	Белый амур, толстолобик, сельдевые (касп. пузанок), кефалевые и др.	<i>Пелагофилы</i>
IV	Некоторые пугловки	<i>Псаммофилы</i>
V	Каспийская пугловка, горчак, бычки (цуцик, бубырь)	<i>Остракофилы</i>
VI	Окунь, рыбец, кутум и др.	<i>Индифференты</i>
VII	Судак, трехиглая колюшка и др.	<i>Откладывающие в гнездах и охраняющие их</i>

Глава 4. Эколого-морфологические особенности размножения рыб

Отличаясь наибольшей примитивностью организации и располагаясь в основе филогенетического древа позвоночных, рыбы в большинстве случаев служат основным звеном при различных эволюционных и сравнительно-биологических построениях. Ответы на многие биологические вопросы не могут считаться удовлетворительными без учета особенностей этих своеобразных групп животных.

Наряду с большим видовым разнообразием, в их строении и образе жизни у них есть и ряд сходных черт, определяющихся их общим происхождением и приспособленностью к жизни в воде. К этим чертам относятся: жабры, служащие для дыхания растворенным в воде кислородом; конечности в виде плавников, необходимые для передвижения в водной среде; хвост, действующий как руль при поворотах; кожа с обильной слизью, снижающая трение при движении в воде; боковая линия («шестое чувство»), выполняющая многие функции и др.

Виды рыб, как и другие организмы, населяют определенные свойственные им различные местообитания, имеют свои особенности в прохождении и способах размножения.

Половые железы (яичник и семенник) являются сложными органами, значение которых проявляется в двух основных функциях: генеративной и эндокринной. Сложность их структуры обусловлена функциональной изменчивостью, зависящей от многих факторов, среди которых основными являются: возраст самки и самца, половые и видовые особенности годичной половой циклики, воспроизводительная способность, условия внешней среды и т. д. Результаты детального изучения закономерностей роста, развития и созревания половых продуктов (гаметогенез), формирования половых желез (гонадогенез) необходимы для решения многих практических вопросов. В свою очередь, при решении практических задач вскрываются общетеоретические вопросы, определяющие значение условий абиотического и биотического характера в развитии, формировании и созревании половых продуктов и становлении половой функции рыб. Процессы формирования и функционирования генеративной системы у рыб описаны многими авторами. Исследования ряда ученых (Кулаев, 1939; Мейен, 1949; Казанский, 1949, 1956; Трусков, 1949; Гербицкий, 1956; Сакун и Буцкая, 1963; Кошелев, 1968; и мн. др.) доказывают, насколько важно изучение гаметогенеза (ово- и сперматогенеза) и полового цикла для выявления взаимосвязи жизнедеятельности организма с условиями существования.

Подобные исследования представляются особенно необходимыми, когда речь идет о рыбоводных объектах, которых разводят в искусственных условиях. Без детального исследования гаметогенеза и полового цикла нельзя рассчитывать на успех работы по получению зрелых половых клеток, искусственному оплодотворению и инкубации икры в заводских условиях, а стало быть и по производству стандартной, жизнестойкой молоди, которая предназначена для пополнения естественных популяций или товарного выращивания в искусственных водоемах.

Глава 5. Гаметогенез рыб

5.1. Оогенез

Яйцеклетки рыб проходят сложный путь развития от оогоний до зрелой икринки, который принято делить на периоды и фазы (стадии) развития (Мейен, 1927; Казанский, 1949 и др.).

Весь процесс развития ооцита можно подразделить на три фазы. Первой фазе от оогонии до ооцита характерна регулярная последовательность процессов, про-

исходящих в ядре, которые известны под названием премейотических явлений. Рост ооцита в этой фазе протекает медленно и незаметно. В дальнейшем ооцит вступает во вторую фазу, которая протекает так же медленно и длится у некоторых видов рыб днями и неделями, а иногда и годами. Рост ооцита происходит в основном за счет синтеза протоплазмы. Желток появляется только в конце завершения этой фазы, поэтому она соответствует периоду превителлогенеза или протоплазматического роста. Третья фаза протекает быстро и за короткий период (в течение нескольких недель) ооцит достигает окончательного размера за счет интенсивного накопления желтка, поэтому эта фаза соответствует периоду вителлогенеза или периоду трофоплазматического (большого) роста.

Образование яйца происходит у различных групп животных по-разному в зависимости от помещения яйцеклеток в гонадах и от взаимоотношений между растущими ооцитами и окружающими элементами.

Таким образом, весь процесс оогенеза протекает в следующей последовательности: оогонии → ооциты премейотических ядерных преобразований → ооциты периода протоплазматического (малого) роста (ювенальная фаза и фаза однослойного фолликула) → ооциты различных фаз трофоплазматического (большого) роста (фаза вакуолизации D_1 - один ряд вакуолей по периферии ооцита; D_2 - два ряда вакуолей; D_3 - полная вакуолизация); фаза отложения жировых включений (E_1), фаза отложения глыбок желтка в цитоплазме (E_2), фаза ооцитов дефинитивных размеров (E_3), фаза зрелого ооцита, готово к овуляции (F).

По завершении процесса оогенеза все обменные процессы в яйце затормаживаются, ядро застывает на определенной стадии мейоза и яйцо ожидает проникновения спермия.

Особенности строения и кладки яиц у разных видов сильно отличаются. У костистых рыб, к которым относится подавляющее большинство изученных нами видов рыб, условия размножения и развития икры чрезвычайно многообразны.

Яйца икроточущих костистых рыб могут быть разделены на две большие группы: пелагические яйца, развивающиеся в толще воды, и донные, или демерсальные яйца. Пелагическими яйцами обладают преимущественно рыбы, нерестующиеся в море. Обычно эти яйца имеют небольшие размеры и развиваются в верхних слоях воды, реже встречаются крупные батипелагические яйца, развивающиеся на значительной глубине.

Среди рыб, обитающих в водоемах Терской системы по способу размножения и местам кладки икры мы установили следующие экологические группы: фитфильные (яйца приклеиваются к растениям), литофильные (икра откладывается на песчано-каменистом грунте), пелагофильные (развитие в толще воды), остальные псамофильные, остракофильные и др., которые встречаются в наших водоемах весьма редко.

Строение яйца осетровых в отличие от костистых рыб характеризуется четкой полярностью, проявляющейся в неравномерном распределении цитоплазмы, желточных и пигментных включений. Верхняя анимальная часть составляет менее одной трети яйца. Она ясно отличима от нижней вегетативной части яйца по своей пигментации. Анимальная часть яйца намного богаче цитоплазмой, чем вегетативная. Дробление яйца осетровых бывает полным, но неравномерным из-за неравномерного распределения желточных включений в обеих частях яйца. В зрелом яйце осетровых оболочки представлены мощной развитой двухслойной *Zona radiata* (у

многих костистых рыб она бывает однослойная) и наружной студенистой оболочкой, которую называют также ячеистой или сотовой.

Более характерная картина овогенеза на различных стадиях зрелости яичников в течение годового полового цикла иллюстрируют их микрофотографии, приготовленные на гистологических препаратах гонад самок. Каждой стадии зрелости характерен определенный комплекс половых клеток на разных фазах и периодах их развития.

Поэтому, изучая гистологическую картину половых желез, под микроскопом можно наиболее точно отметить стадии зрелости, чем при макроскопическом изучении - по внешним признакам гонад. По внешним признакам гонад не возможно определить начальную (I-стадия) стадию зрелости, не возможно также установить переходные (II—III, III—IV стадии) стадии зрелости. Общая картина овогенеза у всех изученных видов рыб, включительно до второй стадии, сходная, но отличается по времени начала и продолжительности каждой фазы развития половых клеток и стадии зрелости гонад, а также у рыб с разным типом икрометания.

Анализ яичников видов рыб с продолжительностью нерестового периода от нескольких дней (10-30 у щуки, окуня, кутума, жереха и воблы), до нескольких месяцев (2-3 у сазана, линя, красноперки), и занимающих промежуточное положение между этими двумя группами - сом, лещ, рыбец (1 - 1,5 месяца) показал, что у самок этих видов развивается и выметывается различное количество порций икры. Количество выметываемой порции икры определяется различием в характере развития ооцитов и наличием оптимальных условий для этого.

Проанализировав особенности развития половых клеток (овогенез), рост и формирование яичников (гонадогенез) в течение годового полового цикла у исследованных видов рыб, мы пришли к выводу о необходимости выделения пяти основных периодов в развитии половых клеток и формирования половых желез.

Каждый из этих периодов характеризуется специфическими процессами развития ооцитов, состоянием яичников и организма в целом и требует для своего прохождения определенных экологических условий. Характер прохождения овогенеза и стадий зрелости яичников показано на рис.1.

Первый период - ядерно-плазменное преобразование (превителлогенез). Он характерен только для неполовозрелых особей. Сюда входят: период синаптенного пути с ооганальной фазой (ооганальное деление); период протоплазматического роста с характерными для этого периода фазами развития ооцитов - ювенальная и однослойного фолликула. На гистологическом срезе яичника этого периода, который длится у разных видов рыб от 1-го до 2-х лет, наблюдаются половые клетки от оогонии до фазы однослойного фолликула что характерно для I и II стадии зрелости гонад; протекает этот период при разнообразных экологических условиях существования особей, под влиянием которых может сокращаться или удлиняться этот период, от чего зависит и скорость наступления половой зрелости рыб.

Так, например, длительность I и II стадии зрелости гонад леща в водоемах южных широт (Дагестана) составляет не более 2 - 3-х лет, тогда как в водоемах севера (Миккельское озеро) — 7 лет. Подобная же картина длительности прохождения этих стадий характерна и для других видов рыб (окунь, красноперка и др.), что наглядно иллюстрирует рисунок.

Второй период - трофоплазматический (большой) рост ооцитов. В течении этого периода происходит бурное накопление питательных веществ в половых

клетках (в виде желтка и жира); на гистологическом срезе яичника наблюдаются половые клетки на разных фазах развития, начиная от оогонии до фазы накопления желтка, характерного для I—II—III—IV стадий зрелости, но основная масса представлена ооцитами трофоплазматического роста, характерных для III и IV стадии зрелости яичников. Для этого периода требуются условия для интенсивного питания. Идет интенсивное накопление резервных веществ, используемых для роста ооцитов.

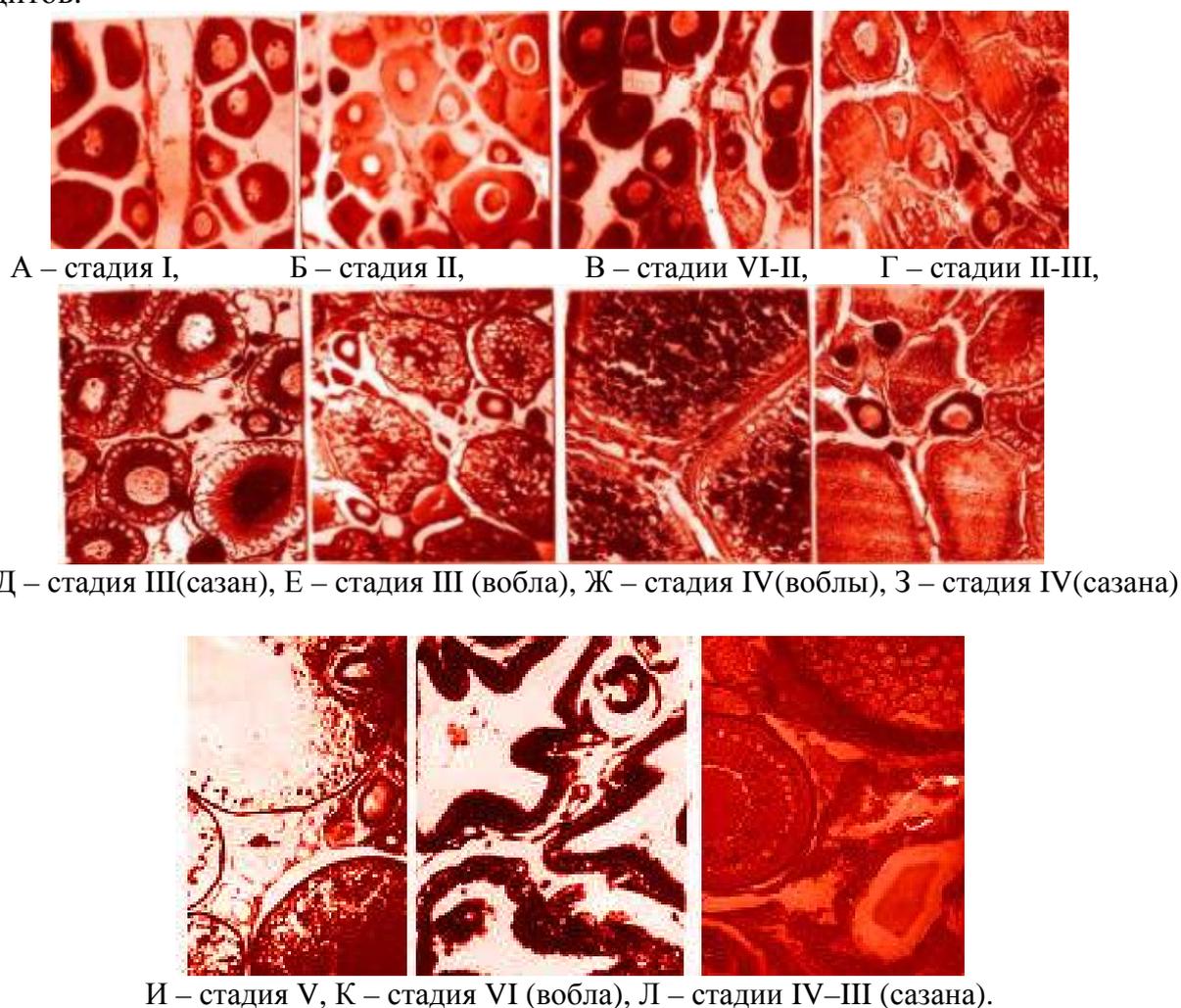


Рис. 1. Гистологические срезы яичников рыб (А, Б, В, Г, Д, Е, З, Ж, И, К, Л) с синхронным ростом ооцитов и единовременным типом икрометания; (Д, З, Л) – с асинхронным ростом ооцитов и порционным типом икрометания на различных стадиях. А – стадия I, Б – стадия II, В – стадии IV – II, Г – стадии II – III, Д – стадия III (сазан), Е – стадия III (вобла), Ж – стадия IV (воблы), З – стадия IV (сазана).

Третий период — предовуляционный, т.е., когда ооциты готовы к овуляции. Для этого периода характерно появление микропиле с замыкающей клеткой и другие структурные изменения внутри ооцита. Рост половых клеток в этот период не происходит, так как зрелые ооциты, формирующие порцию икры, достигли дефинитивного размера. Кроме зрелых ооцитов готовых к овуляции, на гистологическом срезе видны и ооциты младших генераций, характерные для I и II стадии зрелости. У порционно-нерестующих рыб картина яичника в третьем периоде отличается. Это связано с тем, что кроме зрелых ооцитов дефинитивного размера и младших генераций (трофоплазматического роста) на срезе яичника видны ооциты

на различных фазах трофоплазматического роста, из которых формируются последующие порции (например, у сазана не менее трех порций икры). Этот период характерен для V стадии зрелости. Для этого периода требуются наличие всех нерестовых (температура, насыщенность воды кислородом, проточность и прозрачность) факторов. При отсутствии любого из них - овуляция не происходит, зрелые ооциты резорбируются.

Четвертый период наступает после нереста. На гистологическом срезе яичника видны резорбирующиеся фолликулярные оболочки, остающиеся после овуляции созревших ооцитов, остаточные — единичные икринки со следами начавшегося процесса резорбции (кроме окуня), а также многочисленные ооциты младших генераций. Длительность прохождения данного периода зависит от многих факторов, которые обеспечивают интенсивный обмен веществ у самок и ускоренный процесс резорбции. При благоприятных условиях (высокая температура, достаточная пища) рост и развитие ооцитов протекает интенсивно, соответственно ускоренно протекает и дегенеративный процесс. Этот период характерен для VI-II стадии для видов рыб с единовременным типом икрометания и VI—III, VI-II - для видов рыб с порционным нерестом (VI—III - для сазана и VI-II - для красноперки и густера).

Пятый период - ядерно-плазменные преобразования - преви-теллогенез. Этот период характерен как для половозрелых самок в начале каждого последующего полового цикла (для полициклических видов рыб), так и для неполовозрелых (впервые созревающих) самок. Отличается этот период у половозрелых от неполовозрелых особей тем, что у первых он менее продолжителен (2-3 месяца) и в яичниках присутствуют следы предыдущего икрометания (фрагменты). У неполовозрелых особей в яичнике присутствуют ооциты всех фаз характерные для периода троплазматического роста, а у половозрелых (посленерестовая VI-II стадия) еще и резорбирующегося фолликула. Характер прохождения оогенеза, годовых половых циклов и стадий зрелости ярко иллюстрируются на рисунке (рис.1).

Знание условий каждого периода или фазы развития половых клеток и стадий зрелости гонад дает в руки исследователя ключ для регулирования многих происходящих процессов: зная время интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах, можно получить зрелую икру в разное время; учитывая особенности неравномерного развития ооцитов, можно получать несколько потомств от различного количества выметанных порций икры; изучив процесс резорбции можно устанавливать причину, вызвавшую этот процесс, и ожидаемые последствия.

5.2. Внутренняя структура ооцитов

Нами исследованы виды рыб различных систематических (семейства карповые, сомовые, сельдевые) и экологических групп: морские – сельдь; полупроходные – вобла, лещ, сазан; туводные – карась, красноперка и сом.

Вобла – *Rutilus rutilus caspicus* (рис. 2). При достижении ооцитами диаметра 260 - 280 мкм в них появляется слой периферических вакуолей (фаза «D₁»). Вакуоли вытянуты цепочкой в один ряд (рис. 5). Через определенное время образуется второй слой вакуоли, их диаметр в это время равен 8 - 14 (в среднем 11,3) мкм. По окружности насчитывается 24 - 38 вакуолей. В фазе «D₂», когда наружная половина ооцита заполнена 2 - 3 рядами вакуолей, диаметр половых клеток достигает 380 - 405 мкм.

Параллельно увеличению количества отмечается укрупнение вакуолей, диаметр которых достигает 11 - 16 (в среднем 15,1) мкм. Толщина желточной оболочки увеличивается до 3 - 5 мкм. Далее вакуоли начинают появляться во внутренней зоне цитоплазмы и занимают почти всю эту зону вплоть до ядра (фаза «D₃»). Диаметр вакуолей почти такой же, как в фазе «D₂».

Располагаются вакуоли в толще цитоплазмы равномерно. Диаметр ооцитов – 435 - 460 мкм. Вакуолей по окружности около 40. Желточная оболочка постепенно утолщается. Между внутренними и наружными вакуолями начинает образовываться желток (фаза «E₁»). Диаметр наружных вакуолей остается без изменений. Диаметр ооцитов в фазе «E₁» достигает 470 - 505 мкм. Желток начинает заполнять внутреннюю зону ооцита, а также межвакуолярные пространства наружных рядов вакуолей, которые оттесняются к периферии яйцеклетки. Это фаза «E₂». Диаметр ооцитов 570 - 590 мкм. Далее желток заполняет весь ооцит (фаза «E₃»). Диаметр ооцитов – 740 - 760 мкм. По завершении процесса накопления желтка отмечено слияние глыбок желтка в более крупные образования, яйцеклетки достигают дефинитивных размеров, появляется в ооцитах микропиле с замыкающей клеткой. В дальнейшем происходит слияние желтка, образование единой капли, а яйцеклетки могут быть овулированы при наличии благоприятных условиях нереста.

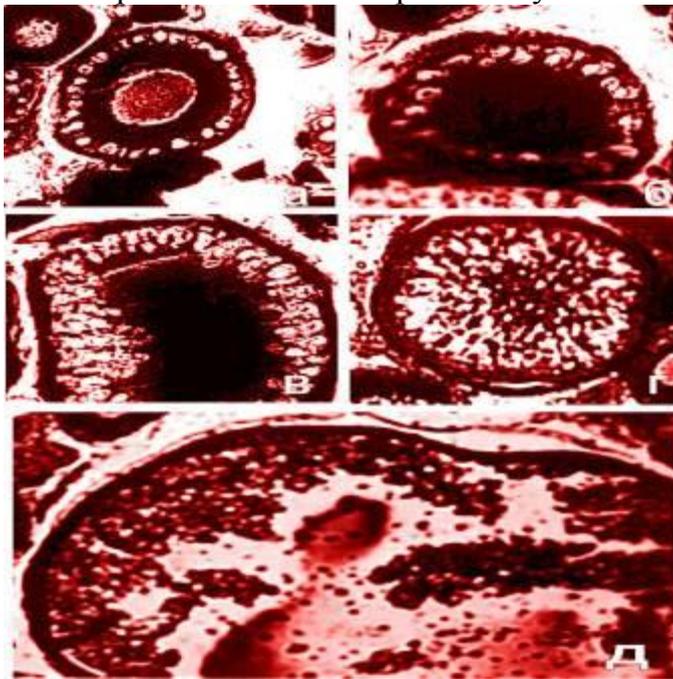


Рис. 2. Строение яйцеклетки воблы на различных фазах трофоплазматического роста:

- а) фаза «D₁» (ув. об. 7х ок. 10х) по периферии ооцита один ряд вакуоля;*
- б) фаза «D₂» (ув. об. 7х ок. 10х) по периферии ооцита два ряда вакуоля;*
- в) фаза «D₃» (ув. об. 7х ок. 10х) наружная половина ооцита заполнена вакуолями;*
- г) фаза «E₂» (ув. об. 7х ок. 10х) между внутренними и наружными вакуолями накоплен желток;*
- д) фаза «E₃» (ув. об. 7х ок. 16х) желток заполняет весь ооцит, кроме кортикального слоя, где располагаются 3 - 4 ряда альвеол.*

Сазан – *Cyhrinus carpio* (рис. 3.) В фазе начала вакуолизации (фаза «D₁») по периферии ооцита расположен один ряд вакуолей, диаметр которых равен 19 (9,8 - 33,3) мкм. Появляется вторичная оболочка, толщина которой равна 0,35 мкм. Диаметр ооцитов в фазе «D₁» равен 310 - 343 мкм. В фазе «D₂» равномерно расположенные в наружной части цитоплазмы, вакуоли диаметром 35,8 (28-49,9) мкм, рас-

положены в 2 - 3 ряда. Диаметр ооцитов равен 425- 440 мкм. В фазе «D₃», когда вакуоли заполняют всю цитоплазму, они расположены в 507 рядов, уменьшаются в размерах, их диаметр равен 23,8 (18-33) мкм. Диаметр ооцита равен 605 - 625 мкм. В фазе «E₁» желточные гранулы появляются первоначально на участках цитоплазмы между вакуолями. По длине радиуса насчитывается 6 - 8, по длине окружности – до 100 вакуолей. Желточные гранулы овальные и небольших размеров. Диаметр ооцита равен 690 - 705 мкм. В фазе «E₂» желток занимает половину ооцита, вакуоли смешаны по периферии и располагаются в 3 - 4 слоя. Диаметр ооцита равен 775 - 788 мкм. В фазе «E₃», когда ооцит полностью заполнен желтком, диаметр гранул которого колеблется от 3 до 5,3 мкм, в центре до 15,5 мкм по периферии, остаются 2 - 3 ряда кортикальных альвеол. Диаметр ооцита равен 1035 - 1045 мкм, толщина оболочки – 2 мкм.

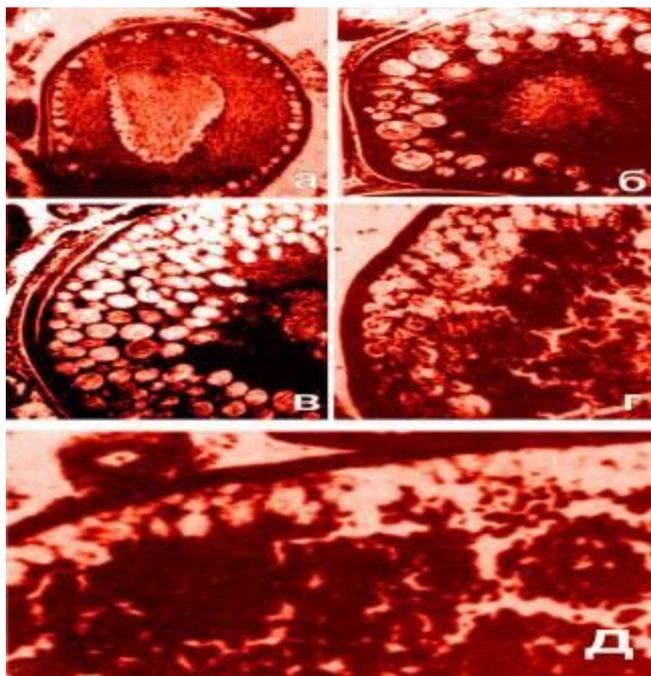


Рис. 3. Строение яйцеклетки сазана на различных фазах трофоплазматического роста:

- а) фаза «D₁» (ув. об. 7х ок. 10х) по периферии овоцита один ряд вакуоля;*
- б) фаза «D₂» (ув. об. 7х ок. 10х) по периферии овоцита два – три ряда вакуоля;*
- в) фаза «D₃» (ув. об. 7х ок. 10х) вся цитоплазма заполнена вакуолями они расположены 6 – 8 рядов;*
- г) фаза «E₂» (ув. об. 7х ок. 10х) желток занимает всю цитоплазму вакуоля смещены к периферии овоцита;*
- д) фаза «E₃» (ув. Об. 7х ок. 16х) желток заполняет весь овоцит, кроме кортикального слоя.*

Лещ – *Abramis brama orientalis* (рис. 4). Первые вакуоли в овоцитах леща появляются по периферии ооцита, в количестве от 26 до 32. К моменту формирования одного ряда вакуолей (диаметр их равен 8 - 23 мкм) диаметр ооцитов достигает 270 - 290 мкм. (фаза «D₁»). Вакуоли расположены цепочкой в кортикальном слое. Количество их почти такое же, как у воблы. Далее вакуоли занимают 2 и более рядов, ооциты находятся в фазе «D₂». Диаметр вакуоли несколько увеличивается (8 - 15 мкм). К моменту, когда вакуоли заполнят всю цитоплазму, ооциты переходят в фазу «D₃», диаметр их составляет 380 - 400 мкм. В ооцитах, кроме первоначально образовавшихся крупных вакуолей, расположенных в наружной части ооцитов, по-

является зона мелких вакуолей, расположенных во внутренней части вокруг ядра. Между наружной и внутренней зонами вакуолей начинает появляться глыбковидный желток. Далее желток становится более плотным. Незначительно увеличивается диаметр ооцитов, равный 410 - 425 мкм (фаза «E₁»). В фазе «E₂», когда желтком занята половина ооцита, вакуоли сдвигаются в кортикальную зону. Их диаметр уменьшается (в среднем на 10 мкм). Диаметр ооцитов равен 420 - 450 мкм. Ко времени, когда ооцит полностью заполнен желтком (фаза «E₃») и остается лишь 2 - 3 слоя кортикальных вакуолей без изменений в диаметре. Вакуоли по наружной окружности увеличились в количественном отношении более чем в 2 раза. Диаметр ооцитов достигает максимальных размеров (620 - 680 мкм), ооциты готовы к овуляции.

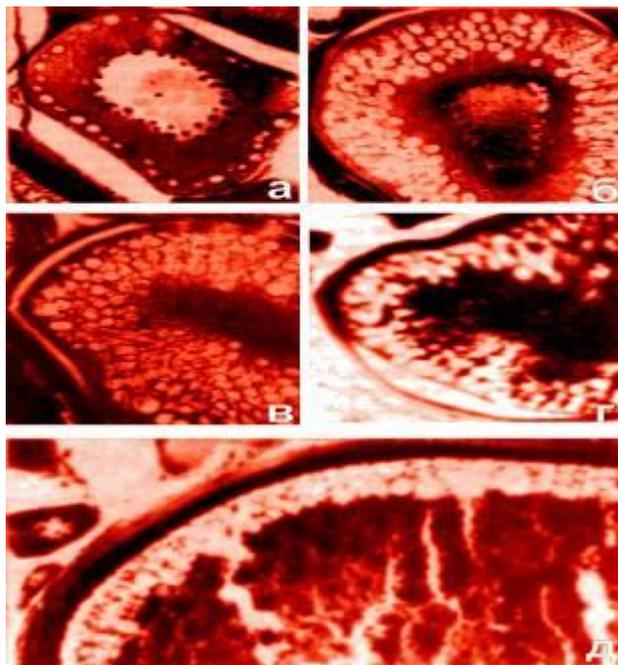


Рис. 4. Строение яйцеклетки леща на различных фазах трофоплазматического роста:
 а) фаза «D₁» (ув. об. 7х ок. 10х) по периферии 32 - 45 вакуолей расположены цепочкой в один ряд;
 б) фаза «D₂» (ув. об. 7х ок. 10х) - наружная половина овоцита заполнена вакуолями в 4 - 5 рядов;
 в) фаза «D₃» (ув. об. 7х ок. 10х) - наружная часть овоцита заполнена вакуолями и они занимают зону до ядра;
 г) фаза «E₁» (ув. об. 7х ок. 10х) желток начинает заполнять внутреннюю зону, а также межвакуолярные пространства наружных рядов, оттесняя к периферии яйцеклеток;
 д) фаза «E₃» (ув. об. 7х ок. 16х) желток заполняет весь овоцит. Идет слияние глыбок желтка. Кортикальные альвеолы уменьшаются в размерах.

Карась серебряный – *Carassius auratus gibelio* (рис. 5). В фазе начала вакуолизации (фаза «D₁») диаметр ооцита равен 290 - 310 мкм, по окружности ооцита появляется один ряд вакуолей, насчитывающих 30 - 31 шт. с диаметром каждой вакуоли 20,8 мкм с колебаниями 14,5 - 27 мкм, в следующей фазе («D₂») вакуоли расположены в 2 - 3 ряда. Диаметр их равен 19,6 (12,5 - 34) мкм. Диаметр ооцита увеличен и составляет 330 - 350 мкм, по длине окружности вакуолей насчитывается 36 - 40 шт. в фазе «D₃» вся цитопlasма занята вакуолями, диаметр которых достигает 33,6 мкм с колебаниями 25 - 42. Толщина вторичной оболочки – 1,6, желточной – 7,5 мкм, диаметр ооцитов равен 470 - 490 мкм.

В фазе «E₁» начинается желткообразование, между вакуолями появляются первые гранулы желтка. Они возникают почти одновременно, по всей толщине ооцита. Желточные гранулы по форме округлые. Вторичная оболочка, состоящая из 3-х слоев, радиально исчерчена. Диаметр ооцитов равен 620 - 640 мкм.

Ооциты в фазе «E₂» имеют диаметр 660 - 680 мкм. Диаметр вакуолей уменьшается и равен 29,9 (25 - 34) мкм. Отдельные части ооцита заняты желтком.

Ооцит в фазе «E₃» полностью заполнен желтком. Диаметр овоцита равен 1000 - 1100 мкм, вакуоли располагаются в кортикальном слое, они уменьшились в размерах – диаметр их составляет 9 - 20 мкм.

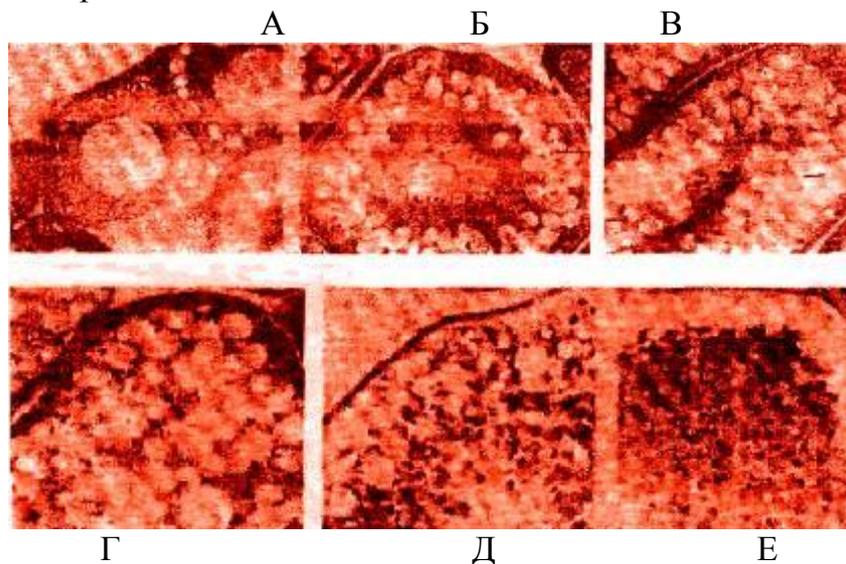


Рис. 5. Строение яйцеклетки серебряного карася в различных фазах трофоплазматического роста:

- а) фаза D₁ – вакуоли расположены в один ряд, их 40 – 45 шт.;
- б) фаза D₂ – вакуоли расположены в 2 – 3 ряда;
- в) фаза D₃ – цитоплазма ооцита полностью занята вакуолями;
- г) фаза E₁ – появились первые гранулы желтка между вакуолями;
- д) фаза E₂ - E₃-ооцит в основном занят желтком;
- е) фаза E₃ – ооцит полностью заполнен желтком (в разных увеличениях: 10,7*20.7*16)

Красноперка – Scardinius erithrophthalmus (рис. 6). При достижении овоцитами размеров 300 - 320 мкм, в фазе вакуолизации («D₁») в них обнаруживается расположенный цепочкой по периферии один ряд вакуолей диаметром 8 - 26 (в среднем 16,5) мкм.

В фазе «D₂» вокруг первоначально появившихся вакуолей возникают значительно более мелкие. Если диаметр первых в этой фазе равен 27,4 (19,6 - 36,4) мкм, то вторых – всего 7 (5,6 - 7,8) мкм, крупные расположены в 1 - 2 ряда, а мелкие – в 4 - 7 рядов. По окружности овоцита насчитывается всего 22 - 23 вакуоли, что в 2 раза меньше, чем в фазе «D₁». В фазе «D₃» мелкие вакуоли диаметром 6,4 (5,6 - 8,4) мкм заполняют почти весь овоцит. Их диаметр в это время равен 18 (14 - 24) мкм. По мере роста овоцитов между вакуолями появляются округлые глыбки желтка, что характерно для овоцитов в фазе «E₁». В фазе «E₂» желток располагается не только между крупными, но и на месте мелких вакуолей. Диаметр овоцита равен 430 - 450 мкм, диаметр крупных вакуолей – 16,9 (11,2 - 22,4) мкм. В фазе «E₃» желток заполняет весь овоцит, остается лишь 1-2 ряда кортикальных вакуолей, диаметр которых равен 11,4 (5,6 - 22,4) мкм.



Рис. 6. Строение яйцеклетки красноперки в различных фазах трофоплазматического роста:

- а) фаза Д₁;*
- б) фаза Д₂, – видна широкая зона вакуолей в нарушенной части ооцита;*
- в) фаза Е₁ – между вакуолями появились желточные гранулы;*
- г) фаза Е₂, –желток занимает почти половину цитоплазмы ооцита (ув. 7*20)*

В фазе «Е» отмечается округление гранул желтка и их слияние. Вторичная оболочка довольно мощная (7 мкм) и образует студенистый слой. Желточная оболочка дольки исчерпана. Диаметр овоцитов равен 760 - 800 мкм.

Сом обыкновенный – *Silurus glanis* (рис.7). При достижении овоцитами диаметра 400 - 440 мкм начинается трофоплазматический рост, то есть переход овоцитов в фазу начала мелких бесцветных вакуолей, диаметр которых равен 6,4 (3,8 - 9,0) мкм, что значительно меньше, чем у карповых. Вакуоли располагаются в цепочку по окружности овоцита и насчитывают около 120 шт.

В фазе «D₂» в цитоплазме овоцита появляется 5 - 6 рядов вакуолей, диаметр которых составляет 9,6 (7,7 - 11,5) мкм, фолликулярная оболочка начинает трансформироваться во вторичную, которая достигает толщины 35,8 мкм.

Далее, когда в цитоплазме обнаруживается 7 - 8 рядов вакуолей, в пограничной зоне (между вакуолями) появляются глыбки желтка, что характерно для овоцитов фазы «Е₁». Как видно, у сома фаза «D₃» отсутствует, и поэтому наблюдается переход овоцита из фазы «D₂» сразу же в фазу «Е₁». Диаметр овоцита – 600 - 700.

В фазе «Е₂» больше половины овоцита заполнено желтком. Вакуоли отесняются по оболочке; они мелкие (6,4 мкм), по окружности их количество уменьшается - 400 - 410 шт., диаметр овоцитов равен 900 - 925. В дальнейшем желток занимает весь овоцит, ядро смещено к анимальному полюсу. Вакуоли встречаются лишь отдельными экземплярами под желточной оболочкой.

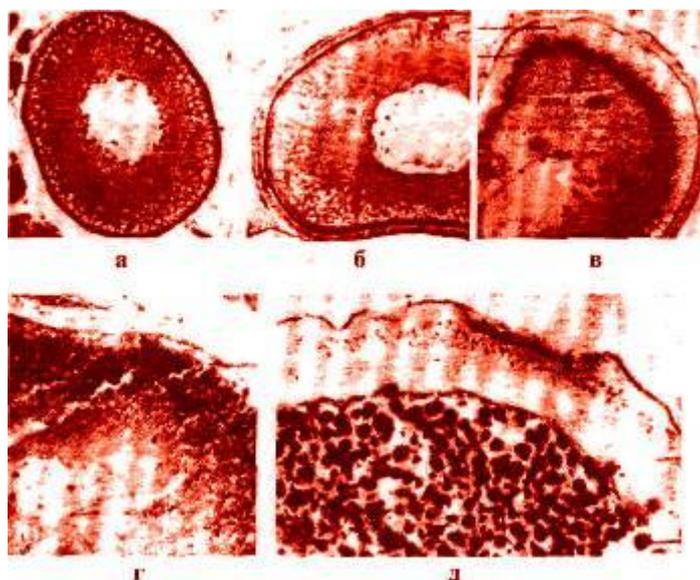


Рис. 7. Строение яйцеклетки сома в различных фазах трофоплазматического роста:

а) фаза D_1 – 1-2 ряда мелких вакуолей в кортикальной зоне ооцита;

б) фаза D_2 и D_3 ;

в) фаза E_1 – между вакуолями появляется желток;

г) фаза E_2 и E_3 – желток занял большую часть ооцита;

д) фаза E_4 – желток заполняет весь ооцит (ув. 1- 6,7*20)

Вакуолей по окружности овоцита – 170 шт. Диаметр овоцита – 560 - 635 мкм.

Эта картина характерна для овоцитов в фазе « E_3 », и диаметр их достиг максимальной величины – 1200 - 1400 мкм.

Каспийский пузанок (рис. 8). Диаметр овоцитов в период перехода в трофоплазматический рост – фаза начала вакуолизации (« D_1 ») – достигает 210 - 230 мкм, формируется один ряд вакуолей, располагающихся разорванной цепочкой с диаметром 14,8 (9 - 18) мкм.

В наружной части овоцита по окружности расположено до 23 вакуолей. В фазе « D_2 » вакуолей по-прежнему мало, но они крупные – 16,9 (10,2 - 21,8) мкм, по окружности их расположено около 35 шт., диаметр овоцитов – 300 - 315 мкм. Диаметр вакуолей в дальнейшем увеличивается, и к фазе « D_3 » составляет 20,7 (19 - 32) мкм, по окружности насчитывается до 26 вакуолей. Диаметр овоцитов равен 354 - 360. Вторичная оболочка пока отсутствует. Между вакуолями в кортикальном слое овоцита появляются гранулы желтка, что характерно для овоцита фазы « E_1 ». Вакуоли по-прежнему расположены в 2-3 ряда, они незначительно уменьшены в диаметре – 17,6 (11,5 - 28,2). По окружности их насчитывается до 39 шт. Диаметр овоцитов равен 370 - 390. Около половины овоцита заполнено желтком, вакуоли располагаются в три ряда и по окружности их насчитывается до 38 шт. Эта картина характерна для овоцита в фазе « E_2 ».

В дальнейшем желток заполняет весь овоцит, что характерно для овоцита фазы « E_3 ». Диаметр овоцитов на этой фазе равен 900 - 1005 мкм. Далее желток начинает сливаться в крупные глыбки – гомогенную массу, что характерно для овоцита фазы « F ».

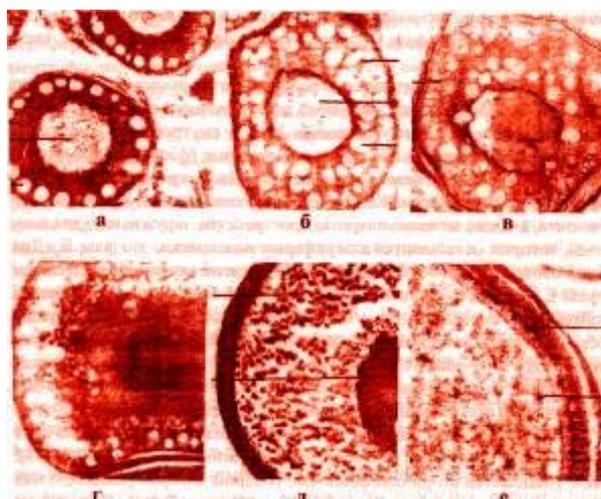


Рис. 8. Строение яйцеклетки сельди в различных фазах трофоплазматического роста: а) фаза D_1 ; б) фаза D_2 ; в) фаза E_1 ; г - д) фаза E_1 и E_2 , (ув. $7 \times 18,7 \times 20$)

Таким образом, по внутренней организации яйцеклеток в период их трофоплазматического (большого) роста отмечается четкая дифференциация не только на уровне крупных таксонов, как об этом неоднократно говорилось в литературе, но и на уровне вида внутри семейства. Результаты исследований показали, что яйцеклетки у всех семи изученных видов рыб (вобла, лещ, сазан, карась, красноперка, сом и сельдь) характеризуются признаками как общими для всех таксонов, так и свойственными только видам.

5.3. Строение и формирование яйцевых оболочек рыб

Мы изучали микроскопическое строение оболочек яйцеклеток (ооцитов) некоторых костистых (лещ, сом, щука и окунь) и осетровых (осетр, белуга, шип, севрюга и стерлядь) рыб.

Строение яйцевых оболочек рыб тесно связано с экологией их нереста. Наиболее просто устроена оболочка у рыб, выметывающих икру в толщу воды (например, чехонь и др.). Она представлена только одной оболочкой – *Zona radiata*. Сложнее построена оболочка у рыб с приклеивающейся икрой (у большинства видов рыб). Поверх *zona radiata* у этих видов рыб имеется еще и студенистая оболочка вторичного происхождения. В воде эта оболочка набухает и приклеивается к субстрату (кутум, сазан, линь и др.). Более сложно построены оболочки у осетровых (осетр, белуга, севрюга и др.), у них имеются две лучистые зоны – внутренняя и внешняя *zona radiata*, а также вторичная студенисто-ворсинчатая оболочка, приклеивающаяся к субстрату.

По завершении большого (трофоплазматического) роста окончательно формируется микропиле (отверстие в оболочках, через которое впоследствии проникает сперматозоид). У костистых рыб имеется только одно широкое воронкообразное микропиле, расположенное на анимальном полюсе ооцита. У осетровых на анимальном полюсе имеется несколько микропиле, которые представляют узкие ходы, их диаметр соответствует диаметру головки сперматозоида. Характерной особенностью большинства костистых рыб является миграция ядра к анимальному полюсу (до этого оно находилось в центре ооцита) в район расположения микропиле. С начала процесса созревания ядрышки исчезают, ядерная мембрана растворяется и содержимое ядра смешивается с цитоплазмой анимального полюса, образуя так называемую миксоплазму. После растворения ядерной мембраны в ооцитах

продолжаются мейотические процессы. Быстро завершается первое деление созревания, в результате ооцит I порядка делится на ооцит II порядка и первое полярное тельце. Полярное тельце отходит на территорию ооцита II порядка и остается под оболочками. После начинается второе деление созревания, которое останавливается на метафазе. В этом состоянии происходит овуляция – разрыв фолликула и выпадение ооцита в полость яичника или полость тела, а оттуда и в воду. В яичнике остается пустой фолликул, который постепенно резорбируется.

5.4. Морфо-гистологическое изучение семенников (сперматогенез)

Семенники всех изученных нами видов рыб парные и имеют вытянутую форму: расположены они в дорзальной полости тела. У окуня семенники перкоидного (радиального) типа. У остальных видов ацинозного (циприноидного) типа. У сома тоже ацинозного типа, но они имеют несколько необычный вид — лопасти с зазубренными краями. Семенники у всех видов рыб и на всех стадиях их зрелости по размерам (по величине гонадосоматического индекса - ГСИ) значительно меньше яичников.

Семенники циприноидного типа имеют своеобразное строение, которое резко отличается от перкоидного типа тем, что у первых семенные каналцы берут начало у поверхности гонады. Многократно ветвясь и извиваясь, они направляются к общему выводному протоку, расположенному в медиальной части семенника. На поперечном срезе в таких гонадах видны разной величины и формы округлые образования, которые представляют собой многочисленные попавшие на срез участки каналцев.

Семенники перкоидного типа (окунь) имеют на поперечном срезе трехгранную форму, слабо извитые каналцы радиально сходятся от периферии гонады к выводному протоку, расположенному в глубине половой железы, ближе к ее дорзальной поверхности.

Форма, величина (размеры) и цвет семенников меняются в зависимости от степени их развития. Для каждой стадии зрелости гонад характерно изменение как внешней формы и строения их, так и внутренней структуры. Поэтому необходимо определение стадии зрелости путем изучения макроскопии семенников и их микро-структуры.

Изучение сперматогенеза в целом, его начальных и завершающих стадий, а также особенностей формирования эякулятов, как правило, возможно при применении обычных гистологических методик. У крупных рыб, имеющих гонады значительных размеров, пробы семенников берут из трех отделов: переднего, среднего и заднего. У мелких видов следует фиксировать гонады самцов целиком. Такое взятие проб требуется вследствие того, что у ряда видов имеются градиенты зрелости на протяжении гонады, и, как правило, более зрелыми являются задние отделы семенника. Кроме того, это дает возможность определить, были ли выведены первые порции спермы по частичному опустошению ампул в хвостовом отделе гонады или нет.

Для понимания процессов, происходящих в семеннике в преднерестовый и нерестовый периоды, для выяснения путей, обеспечивающих краткость или растянутость нереста, следует изучать гистологические препараты, приготовленные из разных отделов семенника. Особое внимание нужно обратить на различия в составе половых клеток частей гонады между периферией и ближе к семяпроводу.

По литературным данным (Буцкая, 1955) у рыб и с одинаковым и с разным типом нереста сперматогенез может протекать как сходно, так и различно.

Даже при полном сходстве сперматогенеза изученных нами видов (вобла, кутум, сазан, сом, густера, линь и др.) у них имеются не только различия в типе нереста (краткий тип - у кутума, воблы, окуня, щуки и растянутый — у сома, леща, сазана, густеры, линя и красноперки), но и в местах и особенностях образования спермиальной жидкости и выведения эякулятов.

Существуют четыре функциональных типа семенников по способу образования спермиальной жидкости: 1) только в семяпроводе, что характерно для рыб с растянутым нерестом — сазан, линь, лещ и др.; 2) кроме семяпровода, в семенных канальцах за счет апокриновой секреции клеток фолликулярного эпителия - окунь и др.; 3) в семенных канальцах и семяпроводе за счет секреции липидов без разрушения клеток эпителия - щука; 4) кроме семяпровода, в семенных канальцах за счет эксудативных процессов - судак (Буцкая, 1975). Выявление таких особенностей возможно лишь при детальном изучении семенников.

Таким образом, морфо-физиологические исследования самцов, их гонад и половых продуктов в совокупности дают возможность понять взаимосвязь между особенностями организма и его воспроизводительной способностью с одной стороны, и экологией размножения — с другой. А детальное изучение этих вопросов у промысловых видов рыб обеспечивает возможность разработки биологического обоснования целого ряда звеньев рыбоводного процесса, учитывающего изменения экологических условий при искусственном воспроизводстве рыб во внутренних водоемах.

Известно, что для каждой стадии зрелости семенника характерен определенный комплекс половых клеток. Изучая картину гистологических срезов семенника под микроскопом, можно очень легко определить стадии зрелости гонад. Эта картина хорошо иллюстрирует микрофотографии, сделанные нами по гистологическим срезам семенника. Если на срезе семенника видны только первичные половые клетки - сперматогонии, представляющие собой крупные клетки со своеобразным строением, то подобные половые клетки характерны для неполовозрелых особей, у которых семенники имеют вид тонких прозрачных тяжей, по которым, учитывая только этот признак - внешний вид, невозможно установить пол. Следовательно, гонады находятся на ювенальной стадии, т.е. на первой стадии зрелости.

Если же на гистологическом срезе под микроскопом видны, кроме сперматогонии, и сперматоциты первого порядка (они занимают большей части поля зрения микроскопа), то такая картина гонад характерна для второй стадии зрелости. Семенники увеличены в размерах, они имеют вид плоских тяжей, становятся упругими и розоватого цвета.

Если в дальнейшем размеры семенника значительно увеличены, а на срезе видны, кроме сперматогонии и сперматоцитов первого порядка, еще и более мелкие половые клетки, так называемые сперматоциты второго порядка (их в поле зрения микроскопа большинства), то гонады находятся на третьей стадии зрелости.

Если семенники достигли максимальной величины приобрели молочно-белый цвет и при разрезании семенника скальпелем выступает капля густой спермы, а на гистологическом срезе видны, в основной массе, сперматиды, то такая картина характерна для IV стадии зрелости.

Когда же сперма приходит в текучее состояние и выделяется при слабом прикосновении или поглаживании в области брюшка, то гонады находятся в пятой стадии зрелости. Микроскопическая картина на срезе семенника сильно сходна с

четвертой стадии, но отличается тем, что сперматиды перешли в фазу сперматозоидов и они занимают все пространство семенных ампул, а иногда заметны просветы в виде белых пятен, что говорит о частичном выходе сперматозоидов при совершении нерестовых игр или по каким-то другим причинам.

Семенники имеют дряблый вид, уменьшены в размерах сильно, приобрели красный оттенок (признак прошедшего кровоизлияния), на срезе семенника под микроскопом видны опустевшие семенные ампулы, а также в некоторых семенных ампулах заметны оставшиеся сперматозоиды. У некоторых видов (сом, сазан и др.) на стенках семенных канальцев видно большое количество первичных половых клеток. Этот признак протекающего процесса сперматогенеза, говорит о том, что у этих видов рыб в процессе нереста и в посленерестовом периоде волна сперматогенеза не прекращается. Поэтому ряд стадий при повторном созревании может выпадать, поэтому VI стадия - выбой проходит у них незаметно. Кроме того, у этих 2-х видов рыб (сом, сазан) после наступления половой зрелости (в дальнейшем в любое время года) в семенных ампулах можно обнаружить сперматозоиды, а, следовательно, в любое время года от них можно получить сперму.

Характер сперматогенеза у рыб (сезонный ход развития, особенности выведения зрелых половых клеток) находится в тесной связи со спецификой овогенеза, типом икротетания и продолжительностью нерестового периода. Поэтому, как нам представляется, детальные исследования развития половых клеток у самцов не только дают возможность выяснить многие неясные вопросы в особенностях биологии размножения у целого ряда видов, но и помогут при решении вопросов, связанных с конкретизацией сроков нерестового периода и особенно его окончания, в получении полноценных молоков для целей искусственного разведения и т.д.

Таким образом, можно говорить, что морфологические, физиологические и гистологические исследования самцов, их гонад и половых продуктов в совокупности дают возможность понять взаимосвязь между особенностями организма, его воспроизводительной способностью – с одной стороны и экологией размножения – с другой. Кроме того, детальное изучение этих вопросов для промысловых видов рыб обеспечивает возможность разработки биологического обоснования целого ряда звеньев рыбоводного процесса, с учетом измененных экологических условий при искусственном воспроизводстве рыб во внутренних водоемах, а также при решении проблемы акклиматизации и введении в практику рыбоводства новых объектов.

По характеру изменений морфологических и физиологических показателей и особенностям сезонного цикломорфоза весь годичный половой цикл можно разделить на несколько этапов (табл. 3).

По степени сложности прохождения гаметогенеза, половых циклов и экологии нереста все изученные виды рыб мы разделили на пять специфических групп (табл.4).

Показатель зрелости – коэффициент зрелости или гонадосоматический индекс (ГСИ) имеет ярко выраженные видовые, половые и сезонные различия, но его величина меняется больше всего в зависимости от стадий зрелости гонад. С увеличением гонадосоматического индекса в связи с половым созреванием (рост овоцитов и формирование гонад за счет интенсивного накопления питательных веществ) уменьшаются показатели упитанности и наоборот.

Таблица 3.

**Динамика морфологических и физиологических показателей рыб
в течение годового полового цикла**

Периоды	Предзимний и зимний	Преднерестовый и нерестовый	Нагульный
Сроки	Октябрь - февраль	Март - июль	Июнь - сентябрь
Стадии зрелости яичников и семенников	III, III – IV и IV	IV, IV – V, V, VI –	VI – II, II и VI – III, III
Фазы развития половых клеток самок и самцов	Вакуолизация (D ₁ – D ₃) и первоначальное накопление желтка (E ₂); сперматоциты II порядка и сперматиды	Накопление желтка до достижения дефинитивных размеров (E – F); сперматиды и сперматозоиды	Протоплазматический рост (B – C), вакуолизации (D ₁ – D ₃), после нерестовые остатки (резорбирующиеся фолликулярные оболочки сперматогонии и сперматоциты II порядка
Величина ГСИ (гонадосоматического индекса)	самок 2,4 – 10,2; самцов 0,4 – 3,9	самок 8,2 – 38,5; самцов 0,8 – 14,4	самок 0,8 – 5,2; самцов 0,2 – 1,4
Упитанность, жирность, пищевые качества	Показатели незначительно снизились	Все эти показатели имеют минимальные величины	Показатели имеют максимальные величины

Таблица 4.

Группы рыб по степени сложности гаметогенеза, характеру прохождения годовых половых циклов и особенностям нереста

Группа	Виды рыб	Характеристика гаметогенеза
I	Щука, окунь, кутум, вобла, жерех, кефали, бычок-мартовик и др.	Строго синхронный рост ооцитов, единовременный тип икрометания, кратковременный нерест
II	Сазан, линь, карась, красноперка, белый амур, толстолобик и др.	Асинхронный рост ооцитов, порционный тип икрометания, растянутый нерест
III	Сом, рыбец, лещ, судак	Асинхронный рост ооцитов в период вitellogenеза, единовременный или порционный типы икрометания в разных водоемах. По растянутости нереста они занимают среднее положение между I и II группами

По величине гонадосоматического индекса можно в какой-то мере определить и стадии зрелости, но здесь надо учитывать и индивидуальные особенности особей. Эколого - морфологические исследования рыб выявили наличие тесной связи не только между половым созреванием и показателями упитанности и жирности, но и показателями зрелости или гонадосоматическим индексом (ГСИ). С ростом половых клеток увеличивается и величина гонадосоматического индекса. Эту связь между половым созреванием и гонадосоматическим индексом более ярко демонстрируют графики изменения показателя ГСИ самцов и самок на примере различных систематическом и в биологическом отношениях видов рыб из различных таксонов.

5.5. Половые циклы и ритмы размножения рыб

Сравнительные эколого-морфологические исследования половой цикличности у разных таксономических групп рыб дали нам возможность судить о формах адаптации в репродуктивной цикличности в прохождении полового цикла у видов рыб с различной экологией размножения. Удалось обнаружить многие особенности в прохождении и изменении половых циклов и ритма размножения рыб, которые ускользали из поля зрения предыдущих исследователей. Нами было показано, что у видов рыб с различным характером роста овоцитов (асинхронный или синхронный) имеются разные формы изменения полового цикла. Половая цикличность меняется во многих случаях без изменения ритма размножения, в результате изменения длительности прохождения отдельных стадий зрелости гонад в течение полового цикла. Причем эти изменения неодинаковы у видов рыб с разным сезонным ходом овогенеза, с разными сроками и календарной приуроченностью процесса интенсивного вителлогенеза в половых клетках.

Сравнительное изучение половых циклов у костистых рыб было начато еще в начале прошлого столетия такими отечественными учеными как Кулаев (1927, 1944); Мейен (1927, 1939); Дрягин (1939) и в последствии было продолжено Кошелевым (1959, 1960, 1963); Шихшабековым (1969, 1972, 1979) и др. .

Как показали наши наблюдения, в условиях неблагоприятного существования производителей изменения ритма размножения более существенны и продолжительны у видов рыб с синхронным развитием половых клеток и единовременным типом икрометания (вобла, кутум, щука, жерех, окунь) по сравнению с видами рыб имеющих неравномерный рост овоцитов и порционный нерест (сазан, линь, красноперка). Еще более интересно протекает половой цикл у рыб в водоемах с измененным экологическим режимом, где в одних случаях они являются единовременными, а в других порционно - нерестующими (сом, рыбец, лещ и судак). Отмечена также видовая и половая специфика прохождения половых циклов и стадий зрелости половых желез у различных таксономических групп рыб.

Глава 6. Эколого-физиологические закономерности размножения и развития рыб

Сообразно изменениям морфологических и физиологических показателей в организме рыб, а также с учетом особенностей прохождения гаметогенеза весь годичный половой цикл можно рассматривать по отдельным самостоятельным периодам, ясно разграничивающим все эти показатели и их особенности при сравнении между собой. Если это состояние схематизировать по отдельным сезонам года, то обнаруживается следующая сезонная картина физиологического состояния организма:

1. Весенне-летний сезон – это самый ответственный период жизни для всех изученных видов рыб с весенне-летним периодом нереста, который длится с начала марта по июль включительно. Половые железы самок и самцов в течение этого периода в начале находятся в IV, IV – V, а в конце - VI – II стадиях зрелости, и длится он например, у кутума и воблы с марта по апрель; у леща и рыбака – апрель – май; у сазана, линя, красноперки и других – май - июль. Половые клетки их к этому периоду достигают дефинитивных размеров, гонадосоматический индекс занимает максимальную величину, показатели упитанности и жирности – минимальны. Пищевые, а, следовательно, и товарные качества рыбы находятся на самом низком уровне. С наступлением благоприятных условий для нереста, главным образом

температуры, происходит овуляция. Это самый ответственный период для рыб с весеннее – летним нерестом, куда относятся большинство изученных видов рыб.

2. Летне - осенний сезон начинается для одних видов рыб сразу же по завершении нереста (у ранне - нерестующих рыб этот период наступает раньше, а у поздненерестующих – намного позднее), он еще называется посленерестовым или нагульным периодом. Половые железы находятся в посленерестовом состоянии (у кутума, воблы, леща, рыбца, линя и красноперки и др. – VI – II стадии, а у сазана, карася – VI – III стадии зрелости, с характерными для этих стадий зрелости фазами развития половых клеток и состоянием половых желез). Показатели упитанности и жирности к концу этого периода (периода нагула) достигают максимальных величин, в то же время гонадосоматический индекс имеет минимальную величину. Пищевые и товарные качества рыбы находятся на среднем уровне, а в конце этого периода эти показатели достигают самого высокого уровня.

3. Осеннее - зимний сезон – это самый продолжительный (сентябрь – февраль) и не менее ответственный период. Он характерен для многих видов рыб завершением периода нагула и началом интенсивного процесса трофоплазматического роста ооцитов (вителлогенез), который протекает у одних видов медленнее, у других более интенсивно. Так, у воблы, леща, кутума, сазана и др. он более интенсивно протекает в начале осеннего периода, а в конце осени перед зимовкой половые железы находятся в IV стадии зрелости, показатель зрелости достигает 70 %, и зимуют самки в этом состоянии. У других видов (линь, карась и др.) в конце осени яичники находятся в стадии II – III, оогенез замедляется, в ранний весенний период овогенез возобновляется и завершается вителлогенез. За короткий период яичники переходят в IV стадию зрелости (ооциты становятся зрелыми) и коэффициент зрелости достигает максимальной величины перед непосредственным нерестом. Таким образом, у первой группы период интенсивного вителлогенеза протекает в конце лета и длится всего 2 – 3 месяца, а второй группы он проходит в два этапа (осенью и весной) и длится более 7 – 8 месяцев. Показатель зрелости у первой группы достигает перед зимовкой около 70 % от максимального, а у второй группы он имеет значительно меньшую величину – 20 – 25 % от максимального; показатели упитанности и жирности за осенне-зимний период постепенно уменьшаются, т. к. в течение всего этого периода рыбы не питаются, а следовательно происходит уже не накопление жира, а перераспределение уже накопленного запасного жира внутри организма, т. е. запасные жиры организма рыб используются для роста и развития половых клеток, а также формирования гонад. Показатели пищевых и товарных качеств рыб и рыбной продукции в начале периода высокие, но в конце зимнего периода они значительно снижаются.

4. Зимне-весенний сезон – это период с конца февраля (у щуки, окуня, жереха, кутума и воблы) по апрель - май (у леща, судака, рыбца и др.), май-июнь (у сазана, сома, карася, красноперки и др.). Он заканчивается нерестом рыб. Гонады находятся в IV или IV – V стадиях, а в конце VI – II стадиях зрелости (у щуки, окуня, кутума, леща) или в III или III – IV стадиях у рыбца, карася, красноперки и др., которые быстро и за короткий период (несколько дней) и завершают вителлогенез, после чего происходит нерест, и гонады переходят в посленерестовое состояние.

Гонадосоматический индекс в этот период достигает максимальной величины, а показатели упитанности и жирности снижены до минимальных величин. Пищевые и товарные качества низкие.

Ориентируясь по данной сезонной схеме физиологического состояния видов, можно дать примерную оценку состояния воспроизводства, пищевой и товарной ценности рыб в течение года, что необходимо при установлении оптимальных сроков лова, получения высокотоварной продукции для рынка и проведения племенной работы в прудовом рыбоводстве с учетом видовых, возрастных и сезонных особенностей рыб.

Следует отметить, что между показателем упитанности самок и самцов многих видов рыб разница небольшая и составляет от 0,02 до 0,09 % за исключением некоторых видов (вобла, красноперка и др.), у которых разница в величине этого показателя у самок немного выше, чем у самцов: у воблы – 0,21 %, красноперки – 0,19 %. Минимальная величина коэффициента упитанности у всех видов рыб наблюдается в и преднерестовый и в нерестовый периоды.

Глава 7. Эколого-морфофизиологическая систематика рыб

На настоящем этапе систематика использует для классификации не только отдельные частные (морфологические, биохимические, экологические, физиологические и др.) признаки, характеризующие организмы, но и всю их совокупность. По подобному принципу выполнены настоящие комплексные исследования в эколого - морфофизиологическом направлении.

Эколого-морфофизиологическая систематика – это классификация или группировка рыб разных таксонов по многим характерным для каждого вида или подвида экологическим (факторы неживой и живой природы, воздействующие на рыб), морфологическим (изменчивость признаков), физиологическим (функциональная деятельность половых и других внутренних органов) особенностям и признакам, химико-технологическим (химический состав и питательная ценность рыб) показателям.

Эта классификация представлена в следующем:

1. Группировка рыб по экологическим особенностям:

- по типу ареалов распространения;
- по месту обитания;
- по происхождению;
- по приспособленности к различным условиям жизни;
- по срокам наступления половой зрелости;
- по срокам начала нереста и продолжительности нерестового периода;
- по температурному режиму размножения;
- по режиму размножения в сезоны года;
- по требовательности к уровенному режиму для нереста;
- по характеру нерестового субстрата;
- по температурным условиям, необходимым для овуляции и спермации;
- по требовательности к солевому режиму;
- по требовательности к содержанию кислорода, проточности и прозрачности воды.

2. Группировка рыб по морфологическим признакам:

- по форме и размерам тела;
- по типу икрметания;
- по показателям зрелости (величины гонадосоматического индекса – ГСИ);
- по особенностям овогенеза;
- по показателям плодовитости (абсолютная, относительная, рабочая плодови-

тость, коэффициент плодовитости);

- по особенностям сперматогенеза;
- по степени сложности гаметогенеза, характеру прохождения половых циклов и особенностей нереста.

3. Группировка рыб по физиологическим особенностям:

- по способу размножения;
- по характеру питания и др.;
- по упитанности и жирности тела;
- по содержанию жира;
- по содержанию протеина (белка);
- по содержанию воды.

4. Группировка рыб по химико-технологическим показателям:

- по пищевой ценности и товарным качествам;
- по калорийности мяса;
- по калорийности икры;
- по показателям съедобных частей тела.

Анализируя материалы по экологии, морфологии, физиологии и эколого-морфофизиологической систематике рыб, обитающих в данном регионе Каспийского бассейна, мы убедились в том, что подобная комплексная систематизация рыб до сих пор отсутствует. Существующая в учебниках и другой научной литературе экологическая группировка рыб (систематизация) проводилась, во-первых, на материалах исследований, накопленных в прошлом, собранных в иных и более благоприятных экологических условиях обитания рыб; во-вторых, эти исследования носили фрагментарный, по отдельным видам рыб и направлениям их исследований, характер, поэтому они не полностью раскрывали реальную картину экологии рыб и современное экологическое состояние биотопа и биоценоза (экосистемы), подвергшихся за последние 50–60 лет сильному антропогенному прессу.

Глава 8. Особенности развития половых клеток у рыб с различным типом икрометания и разной экологией размножения

Наши исследования по выяснению закономерностей развития половых клеток у рыб базировались на анализе весьма разнообразного материала. Мы анализировали виды рыб с различными способами выметывания икры, с различным типом икрометания, виды, относящиеся к различным морфо - экологическим группам, виды с различными сроками нереста и при различных температурных условиях их размножения, и по многим другим особенностям.

Проведенный нами анализ состояния половых желез у видов рыб с различной продолжительностью нерестового периода (от нескольких дней у щуки, окуня, воблы, кутума, жерева и др. до нескольких месяцев – у сазана, линя, красноперки и др.), показал, что у самок этих видов рыб развивается и выметывается различное количество порций икры.

Если в яичнике в течение периода трофоплазматического роста (периода большого роста) ооциты развиваются синхронно, то выметывается только одна порция икры - это единовременный тип икрометания. Если же в этот период протекает неравномерное развитие ооцитов, то тогда выметываются несколько порций икры, но только при наличии оптимальных экологических факторов - это пример типичного порционного икрометания. Однако у некоторых видов рыб (некоторые виды бычков и др.) наблюдается непрерывное развитие половых клеток, т. е. пер-

манентное развитие, и за половой сезон выметывает также несколько порций икры. Такой тип икрометания уже называется непрерывным. Специфика развития половых клеток и состояние яичников на разных стадиях зрелости гонад у видов рыб с единовременным (например, воблы) и порционным типом икрометания (сазан) представлены на рис. 1. Как видно на микрофотографиях яичников, на первой и второй стадиях зрелости ооциты у обоих видов представлены на одинаковой фазе (протоплазматического роста) развития и картина половых желез, как у воблы, так и у сазана, схожая. Но эта картина характерна только для неполовозрелых рыб, т. е. картина их яичников на I и II стадиях зрелости одинакова. После нереста у самок сазана, в отличие от воблы, яичники переходят не в стадию VI – II, а переходят сразу же в третью VI – III стадию зрелости и обозначают как стадия IV – III (рис. 1, Л). У воблы после нереста яичники переходят посленерестовую – VI–II стадию (рис. 1, В). По завершении резорбционных процессов (резорбируются остатки фолликулярных оболочек посленерестовые остатки и единичные остаточные икринки, не овулированные по какой-то причине), яичники воблы переходят во вторую стадию (рис. 1, Б).

Из многочисленных антропогенных факторов, негативно влияющих на размножение рыб (на начало нереста, продолжительность периода икрометания, температурные условия, прохождение процесса гаметогенеза (ово- и сперматогенез) и др.), мы изучали следующие:

- а) влияние зарегулирования стока рек в результате гидростроительства;
- б) влияние загрязненности вод, вызванной хозяйственной деятельностью человека.

8.1. Гидростроительство и его последствия

По территории Дагестана протекают многочисленные реки, из которых наиболее крупными и многоводными являются Терек, Сулак и Самур, каждая из которых вместе с их придаточными бассейнами формируют целые системы (Терско-Каспийская, Сулакско-Каспийская и Самурско-Каспийская), имеющие определенное рыбохозяйственное значение. Сток этих рек, начиная с 1957 года зарегулирован гидротехническими сооружениями. Так, Терек зарегулирован в двух местах: Каргалинской и Терско-Кумской плотинами; Сулак – каскадом 4-х и планируются еще 2 гидроэлектростанций; Самур – плотинами Самур-Дивичинского и Самур-Апшеронского каналов. Зарегулирован сток и некоторых малых рек – Уллучай и Акташ (в весенне-летний период полностью забирают воду для орошения).

Как показывают наши наблюдения и гистологические исследования гонад многочисленных видов рыб, а также анализ литературных данных по выяснению особенностей биологии размножения рыб в естественных и реконструированных водоемах различных широт с разной формой изменения гидрологического режима, созданием различных препятствий на пути нерестовых миграций рыб, нарушения гидрохимического режима, число пропускающих нерест особей в результате дегенерации зрелых половых клеток за последние годы значительно возросло (Иванова, 1953; Кошелев, 1960; Баранникова, 1962; 1968; Чепурнова, 1972, 1975; Шихшабеков, 1968, 1971; Шихшабеков, Бархалов, 2003; Шихшабеков, Рабазанов и др. 2006, 2007, 2008 и др.).

Проведенные нами эколого-морфологических исследований резорбционных процессов яичников рыб с разными типами икрометания показали, что, они протекают как нормальные физиологические процессы в разные периоды жизни самок.

Это резорбция части ооцитов протоплазматического (малого) роста (рис. 9, I); резорбция единичных невыметанных ооцитов в различных фазах трофоплазматического (большого) роста (рис. 9, II и III) – перед началом нового полового цикла (у видов рыб с единовременным нерестом, например, у воблы) или развитием и выметыванием очередной порции икры (у рыб с порционным нерестом, например, у сазана); резорбция опустевших фолликулов после процесса овуляции (рис. 9, IV) – переход яичников в исходное состояние перед началом нового полового цикла (стадия VI–II у воблы) и выметыванием очередной порции икры (стадия VI–III или VI–IV₂ у сазана).

С другой стороны как физиологическая аномалия наблюдается массовая резорбция зрелых ооцитов, вызванная неблагоприятными экологическими условиями воспроизводства (резкие колебания уровня и температуры воды, отсутствие субстрата и т. д.) в период нереста.

При исследовании этих процессов наряду с детальным гистологическим изучением гонад значительное внимание в нашей работе было уделено выяснению эколого-морфологических особенностей резорбционных процессов в яичниках самок в течение всего полового цикла у видов рыб с разной экологией нереста и различными типами развития половых клеток в реконструированных водоемах с измененным экологическим режимом. Резорбция овоцитов является одним из механизмов клеточного уровня, приводящих в соответствие состояние популяции и к изменению условия обитания. На основе этого механизма, некоторые виды терских рыб (сом, лещ, усач и др.) переходят от порционного к единовременному нересту. Если сказать точнее, то после вымета первой порции икры, последующие порции не выметываются, а подвергаются резорбции. Резорбционные процессы нами рассматриваются, с одной стороны, как нормальный физиологический процесс, обычно наблюдаемый в гонадах самок у всех видов рыб после нормального нереста, с другой стороны, - как аномальный физиологический процесс, вызванный неблагоприятными условиями существования самок в период нереста.

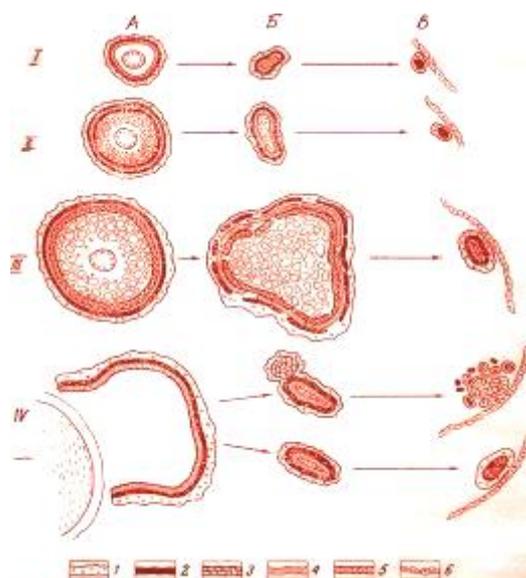


Рис. 9. Характер резорбционных процессов рыб: I – фаза периода малого (протоплазматического) роста ооцитов; II – III – фазы периода большого (трофоплазматического) роста ооцитов; IV – процесс резорбции опустевшего фолликула; А, Б, В – различные фазы резорбционного процесса

Картина резорбции, как при нормальном, так и аномальном процессах, показана на микрофотографиях яичников различных видов рыб, изученных нами (рис. 10).

Как нормальный физиологический процесс резорбцию мы наблюдали в яичниках отнерестившихся самок всех без исключения изученных видов рыб. В этом случае у отнерестившихся самок в яичниках наблюдается рассасывание лопнувших и опустевших фолликулов и отдельных невыметанных икринок, так называемой «остаточной икры».

Процесс естественной физиологической резорбции происходит и в период старости самок, когда у них замедляются воспроизводительные способности, что и было обнаружено у карпа И.М. Анисимовой (1956) и у сига Б.В. Кошелевым (1984).

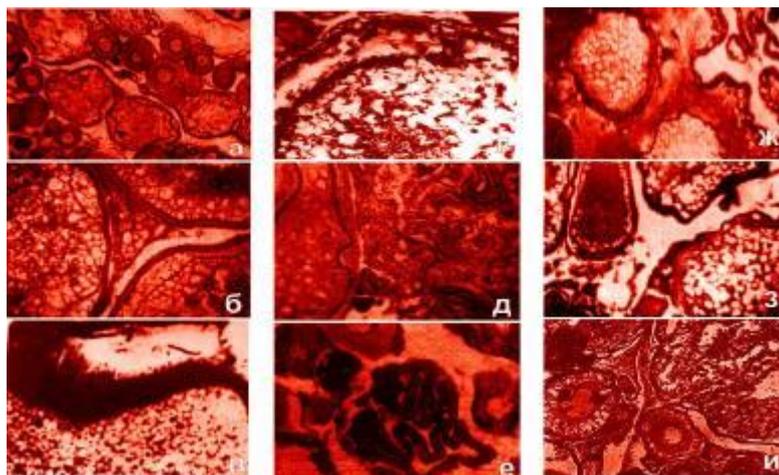


Рис. 10. Резорбционные процессы в яичниках рыб как после нормального нереста (в норме), так и при нарушении условий нереста - массовая (аномалия): а) картина массовой резорбции яичниках рыб; все зрелые ооциты охвачены резорбцией; характерна для рыб с единовременным типом икрометания (эти самки останутся яловыми); б) начало резорбции, охвачены ооциты этим процессом с его периферии; в) растворяется оболочка ооцита; г) постепенно с периферии к центру идет процесс фагоцитоза желтка; д) произошел полный фагоцитоз желтка, радиальная оболочка разрушается, но остатки их сохраняются длительное время (картина промежуточного этапа резорбции); е) конечные фазы резорбции; видны остатки в виде скопления пигментных клеток; ж) одновременно идет процесс резорбции фолликула и остаточных икринок (картина резорбции после нормального нереста); з) все зрелые ооциты подвержены процессу резорбции (картина массовой резорбции) и видны остатки резорбирующихся фолликулярных оболочек: самка выметала первую порцию, а ооциты, формирующие вторую порцию, резорбируются; и) массовая резорбция в яичнике сазана (порционно-нерестующего вида). У этой самки, наоборот первая порция подвержена резорбции, а нерестится она по-видимому за счет ооцитов второй порции.

С другой стороны, процесс резорбции может быть вызван отсутствием условий необходимых как для нормального развития половых клеток, так и для икрометания. Причем, по нашим наблюдениям, массовая резорбция икры происходит у видов рыб с разным типом икрометания по-разному и вызывается недостатком различных абиотических факторов: резкие изменения температуры, уровенный режим в водоеме, отсутствие нерестового субстрата и т. д. Так, массовая резорбция наблюдалась нами в водоемах Терской системы у воблы, рыбца, кутума и леща, выловленных в предплотинной части шлюзов, т. е. при наличии препятствий к нерестилищам; у сазана, линя, красноперки – при резких колебаниях уровня воды и тем-

пературы в нерестилищах в период начала их нереста; сазана и карпа при длительной задержке самок; после гипофизарной инъекции в нерестовиках (Шихшабеков, 1984) – при искусственном разведении.

Выяснение специфики резорбционных процессов и как естественного физиологического процесса и как процесса, спровоцированного неблагоприятными условиями для размножения, наряду с выяснением особенностей резорбционных процессов у видов рыб с разной экологией размножения с учетом различных экологических факторов, вызывающих дегенерацию икры, является необходимым для исследований видовых адаптационных возможностей различных звеньев репродуктивного цикла рыб, в связи с изменёнными условиями обитания. Поэтому процессы резорбции нас интересовали в следующем аспекте: чем они вызваны – причины, особенности и характер прохождения их при физиологической норме и аномалии; какова специфика резорбционных процессов у видов рыб с разным типом икротения и особенности влияния их на прохождение дальнейшего гаметогенеза; как устанавливать диагноз и прогнозировать последствия резорбционных процессов и их влияние на воспроизводство; биологическое значение этого процесса.

Учитывая особенности, характерные для рыб с порционным нерестом, можно решить и ряд практических рыбоводных задач: неоднократное использование в течение нерестового сезона производителей рыб и сокращение в несколько раз их количества; ликвидация односезонности работы рыбозаводов и нерестово-выростных хозяйств. Это достигается путем не менее 2–3-кратного использования производителей для получения от них искусственным путем икры и спермы соответственно и 2–3-кратного их инкубирования и увеличения в 2–3 раза количество потомства. Нами установлено, что резорбция – процесс необратимый, т. к. зрелые ооциты, подвергшиеся этому процессу, не могут быть в дальнейшем выделены ни при каких условиях, а, следовательно, такие самки остаются яловыми. Установлено также, что продолжительность резорбционных процессов не только носит видоспецифический характер, но зависит от температурных условий (чем выше температура воды, в период прохождения этого процесса, тем быстрее он завершается). В реконструированных водоемах, где часто нарушается уровенный режим, соответственно и температурный, резорбционный процесс может длиться 3 – 4 месяца. В этом случае может наблюдаться задержка в овогенезе и такие самки не успеют подготовиться к очередному половому сезону. Мы выяснили, что при этом они могут оставаться яловыми уже два года подряд.

Как мы наблюдали, процесс резорбции начинается, главным образом, с периферии ооцита и протекает этот процесс в следующей последовательности: клетки из плоских становятся цилиндрическими, происходит частичное их разрушение, затем желток растворяется, и он фагоцитируется клетками фолликулярного эпителия; радиальная оболочка разрушается, но отдельные фрагменты этой оболочки сохраняются иногда длительное время.

Если все зрелые икринки охвачены этим процессом, то это говорит о массовой резорбции, а если ооциты в конечных фазах резорбции единичны, то это говорит о том, что данная самка успеет подготовиться и участвовать в нересте в очередном нерестовом сезоне, а резорбции относятся к категории «остаточной икры», присутствующей в яичниках всех видов, кроме окуня, после благополучного нереста.

Наши исследования показали, что процесс резорбции опустевшего фолликула по сравнению с ооцитом целиком протекает несколько иначе и за сравнительно более короткий срок. Дегенерация опустевшего фолликула происходит в следующей последовательности: после овуляции икры фолликул сжимается, внутренняя полость его заполняется клетками фолликулярного эпителия, деформируется промежуточный соединительнотканый слой, покрывается сетью капилляров. Если кар-

тина резорбции икры и фолликула в общих чертах известна и подробно описана у многих видов рыб, то данные о продолжительности ее отдельных этапов и всего процесса в целом немногочисленны, а некоторые из них часто противоречивы. Так, по данным Франца (V. Franz, 1990), резорбция ооцитов у камбалы протекает в течение 3 – 6 месяцев, у воблы (Мейен, 1940) – 1 – 1,5 месяца, а по И. Фалеевой (1956) около года, у карпа - меньше 30 дней (Казанский, 1949). В работе В.З. Трусова (1947) указывается, что следы резорбции пустых фолликулов у судака уже не обнаруживаются через 1 – 1,5 месяца, тогда как резорбция ооцитов длится более 3 – 4 месяцев. И.Т. Негоновская (1961, 1964) для форели указывает срок резорбции ооцитов до 1,5 лет, леща Рыбинского водохранилища – 1,5 – 2 месяца (Володин, Межнин, Кузьмина, 1974).

Наблюдавшаяся нами морфологическая картина резорбции в общих чертах сходна с описанной в литературе для некоторых из этих же видов рыб, обитающих в иных экологических условиях. Однако для одних и тех же видов рыб разными авторами составлены совершенно различные схемы и выделены разные этапы хода резорбции. Одни авторы весь период резорбции делят на 4 этапа (Фалеева, 1965), другие - на 5 этапов (Володин и др., 1974) или на 3 этапа (Расулов, 1974; Шихшабеков, 1971 и др.).

Поэтапное изучение резорбционного процесса позволит не только определить причину, вызывающую это явление, но и диагностировать и прогнозировать его последствия. Так, начальный этап процесса резорбции – диагноз, т. е. самки, у которых обнаруживаются признаки начала резорбции в яичниках, остаются яловыми (не дают потомства). Конечный этап – прогноз, т. е. в зависимости от продолжительности процесса резорбции, когда обнаружен признак, можно точно установить, будут ли данные производители участвовать в очередном половом сезоне. Установленные диагноз и прогноз воспроизводства позволяют не только определить состояние воспроизводства рыб данного водоема, дать оценку состоянию их продуктивных способностей, определить участие производителей в нересте очередного сезона размножения, но и планировать лимит на уловы по видам рыб в разнотипных водоемах.

Проведенные исследования показали, что резорбции опустевших фолликулов и икры различаются как по характеру, так и по продолжительности этого процесса. Следы резорбционных процессов в яичниках некоторых видов рыб присутствуют в течение длительного времени, и это дает возможность не только судить о сроках икротетания, длительности прохождения полового цикла, но и отделить самок впервые нерестующих от самок с повторным половым циклом. У рыб с единовременным нерестом (вобла, кутум, лещ, рыбец) при массовой резорбции теряется полностью потомство текущего года, и самки остаются яловыми в течение года. Кроме того, новая волна оогенеза у них начинается только после полного завершения процессов резорбции, т. е. генеративные процессы начинаются только после завершения дегенеративных процессов. Этим самым можно дать точный прогноз – будут ли эти самки нереститься в следующем половом сезоне.

Длительность резорбционного процесса зависит от многих причин, но прежде всего от температурных условий (при более высокой температуре он протекает быстрее), поэтому, если процесс будет длиться дольше, то переход ооцитов в трофоплазматический рост может задержаться, а может и приостановиться, т. к. у рыб с единовременным типом икротетания этот процесс может протекать только по завершении резорбционных процессов, а следовательно, такие самки остаются яловыми и в следующем году, т. е. и второй год.

У рыб же с порционным нерестом (их в изучаемых водоемах большинство), если все зрелые ооциты, формирующие первую порцию икры (составляющие более

50 – 60 % из всех ооцитов, находящихся в фазе вителлогенеза), охвачены резорбцией, то потери исчисляются объемом одной (первой) порции икры, но нерест все же может происходить за счет уже второй порции. Нами наблюдались случаи, когда первая порция выметана, но вторая порция икры охвачена резорбцией (усач, белоглазка). Тогда потери потомства значительно меньше (около 30 %). В данном вопросе необычно, что у порционнно-нерестующих рыб могут проходить одновременно и те и другие процессы (генерация и дегенерация), поэтому для этих рыб массовая резорбция оказывает лишь частичное негативное влияние. Однако нами наблюдались случаи, когда и порционнно-нерестующие рыбы оставались яловыми, а многие из этих видов рыб (сазан, линь, красноперка и др.) при наличии больших потенциальных возможностей (в яичниках развиваются у них и созревают не менее 2 – 3-х порций икры), однако реализуются только частично, т.е. выметывают только одну порцию икры. Все это, прежде всего, связано с нарушением уровня и температурного режима в водоемах в течение всего нерестового периода для большинства изученных видов рыб. Учитывая данные особенности рыб с порционным нерестом можно решить ряд практических рыбоводных задач: неоднократно использовать в течении нерестового сезона производителей рыб и сократить в несколько раз их потребного количества; ликвидировать односезонность в работе рыбозаводов и нерестово-выростных хозяйств. Это достигается путем не менее 2 – 3-кратного использования самок и самцов для получения от них искусственным путем икры и спермы и 2–3-кратного их инкубирования. Является ли резорбция опасным или болезненным для самок рыб? Нет, этот процесс не является болезненным, а наоборот своего рода биологической адаптацией к неблагоприятным условиям среды. Резорбция – закономерный процесс для всех, без исключения видов рыб, наблюдаемый после нормального нереста. В данном случае этот процесс считается как нормальное физиологическое явление. Если же резорбция носит массовый характер и проявляется при нарушении условий нереста, то это явление считается физиологически аномальным.

8.2. Загрязнённость вод

Загрязнение вод в наших условиях происходит от различных соединений металлов (меди, цинка, хрома, никеля, свинца и др.), легко окисляемых органических веществ, нефтепродуктов, фенолов, пестицидов и других токсикантов, содержание которых в некоторых участках водоемов в отдельные годы в сотни и более раз превышало ПДК.

Мы проанализировали достаточно богатый литературный материал, опубликованный за последние три десятилетия, и получили тревожные данные о влиянии, оказываемом токсическими веществами на биологические ресурсы Каспия, в том числе и на биологические ресурсы его дагестанской части.

Пагубные последствия загрязнения Каспия изучены на примере рыб и каспийского тюленя (В.П. Иванов, А.Г. Панков, Т.А. Татаринцева, Е.А. Сокольская, Н.А. Захарова, Н.В. Попова, Сокольский А.Ф., и др), у которых обнаружено накопление хлорорганических пестицидов (ХОП) и полихлорбифенилов (ПХБ) во внутреннем жире, печени, почках, мозгах, икре, семенниках и других органах. Высокое содержание нефтепродуктов и других токсических веществ в воде приводит у осетровых к разложению мышц, ухудшению качества икры. По данным исследователей последних лет, содержание пестицидов в печени и в жировой ткани осетровых превышает допустимые уровни в 2 - 5 раз, содержание в печени кадмия, меди, ртути, никеля, свинца и других металлов в несколько раз превышает ПДК для пищевых продуктов.

В последние годы появилось значительное число публикаций о воздействии различных видов токсикантов на репродуктивную систему рыб, как костистых, так

и осетровых пород.

О неблагоприятном воздействии различных токсикантов на развитие и функционирование гонад самок стерляди говорится в работе А.А. Романова (1999), который обнаружил новообразования на яичниках, в несколько раз превосходящие по массе сами гонады.

Встречаются и такие патологии, когда на отдельных органах появляются опухоли, кисты и др. (Романов и др., 1990). Возникновение таких новообразований, по мнению этих авторов, связано с интоксикацией (воздействием канцерогенных веществ) при ухудшении общего физиологического состояния рыб и снижения иммунологической защиты. Новообразования отмечены и у самцов осетровых Каспия. Такие особи у русского осетра составляли в нерестовой стаде около 7 – 8 %. Иногда новообразования появляются на местах генеративной ткани железы после разрастания соединительных тканей, которые не дают развиваться половым клеткам.

Подобные разрастания обнаружены в семенниках более 22 % самцов сибирского осетра (Акимова и др., 1955), тилапии (Ворожин, 1974), белого толстолобика (Белов и др., 1993) в разных ситуациях (например, при воздействии радиоактивного стронция на гонады, в послеаварийный период в водоеме – охладителе Чернобыльской АЭС и т. д.).

С началом реформ (в 1985 г.), а впоследствии и с распадом СССР (1993 г.), особенно большие изменения произошли в рыбной отрасли не только Дагестана, но и Российского государства в целом. С 1990 г. Были приостановлены частично или полностью работы по воспроизводству биологических ресурсов Каспийского моря и их охране.

Десятки функционирующих и строящихся рыбозаводов, рыбопитомников, производящих ежегодно сотни миллионов личинок ценных видов рыб, необходимых как для пополнения запасов рыб Каспия, так и обеспечения ими товарных рыбоводных хозяйств, прекратили свою деятельность. Прекратилась широкомасштабная акклиматизационная и реакклиматизационная работа, обеспечивающая не только обогащение экосистемы Каспия более ценными видами рыб и кормовыми организмами, но и более высокопродуктивными породами как объектами прудового рыбоводства для товарных рыбоводных хозяйств Дагестана.

В условиях комплексного использования водных ресурсов Каспийского моря особенно остро встает вопрос о разработке научных основ управляемого рыбного хозяйства. Необходимо разработать систему мер, способных не только компенсировать потери, причиненные рыбному хозяйству в результате деятельности человека на реках бассейна, но и значительно увеличить репродуктивность моря. Требуется более глубокое изучение гидрологического, гидробиологического и гидрохимического режима моря, исследование его фауны и флоры путем проведения его комплексно, в эколого-морфофизиологическом направлении.

Заключение

Эколого-морфофизиологическими исследованиями особенностей гаметогенеза и нереста у видов рыб с различной экологией размножения определили не только видовую специфику в прохождении различных звеньев репродуктивного процесса, но и пути и формы их изменения в связи с различными условиями существования индивидуумов. Было показано, что различная степень асинхронности (неоднородности) развития ооцитов тесным образом связана с типом выметывания икры: синхронное развитие ооцитов в период вителлогенеза, - единовременное икрометание; прерывистая асинхронность развития ооцитов в период вителлогенеза – порционное икрометание; непрерывная асинхронность развития ооцитов в период малого и большого роста – многопорционное икрометание.

Установлено, что степень асинхронности развития ооцитов сокращается от южных к северным широтам. Обнаружено, что даже среди близкородственных видов рыб южной фауны встречаются виды с синхронным развитием ооцитов и единовременным нерестом и виды с непрерывной асинхронностью развития ооцитов и порционным икрометанием (например, белоглазка и лещ – из одного рода, но у них разные типы икрометания: у леща в водоемах юга – порционный тип, севера – единовременный, а у белоглазки в обоих случаях тип икрометания - единовременный).

Проведенные эколого - морфогистологические исследования позволили установить, что одни виды рыб хорошо адаптируются к изменившимся условиям среды и сохраняют высокие воспроизводительные способности, а у других эти качества менее выражены; одни виды очень требовательны к экологическим факторам, другие – безразличны; для одних видов рыб (вобла, кутум, жерех, окунь, щука) характерен единовременный тип икрометания, для других (сазан, карп, линь, карась и т. д.) – порционный тип икрометания. Эти особенности рыб необходимо учитывать при выборе объекта для разведения в искусственных условиях рыбоводства и при организации мероприятий по естественному воспроизводству.

По нашим данным, в изменившихся экологических условиях водоемов региона выгоднее разводить рыб с порционным типом икрометания, т. к. в половых железах у этих видов рыб ежегодно к нерестовому сезону развиваются и формируются не менее 2 – 3-х порций икры, соответственно они и выметывают при наличии благоприятных экологических условий икру в 2 – 3 приема с определенным (15 – 25 дней) интервалом. У рыб с единовременным типом икрометания за половой сезон развивается лишь только одна порция икры, которая выметывается за один прием. При сложившихся неблагоприятных экологических условиях (нарушения уровня и температурного режима, загрязнения и т. д.) у рыбы с единовременным типом икрометания, при отсутствии каких-либо нерестовых факторов (температура, субстрат, уровень воды и т. д.), икрометание вообще не происходит, а зрелые яйцеклетки, готовые к овуляции, полностью резорбируются и самки остаются в течение года яловыми. У порционно-нерестующих же рыб при нарушении условий размножения (отсутствие хотя бы одного из нерестовых факторов) резорбируются ооциты, формирующие первую порцию икры, но в дальнейшем при наступлении благоприятных условий, нерест у них все же происходит за счет формирующихся в это время в яичниках 2-й и 3-й порции икры. При этом потери в потомстве составляют лишь 55 – 60 %. Если же продолжительное время (в течение всего нерестового периода) благоприятные факторы для икрометания не наступают, то в этом случае резорбируется вся зрелая икра, и самка остается яловой в течение года. Как видно, у единовременно-нерестующих рыб при отсутствии нормальных условий для нереста все самки остаются яловыми в течение года, тогда как у порционно – нерестующих самок потери потомства частичные. У порционно-нерестующих рыб потенциальные возможности воспроизводительных систем и их реализации высокие, что связано с разновременным созреванием половых клеток и более продолжительным периодом икрометания. Учитывая данные особенности, характерные для рыб с порционным нерестом, их можно разводить в водоемах с нарушенным экологическим режимом, решая при этом ряд практических рыбоводных задач: неоднократное использование в течение нерестового сезона производителей рыб и сокращение в несколько раз их потребного количества; ликвидация однозональности в работе рыбоводных заводов и нерестово-выростных хозяйствах. Это достигается путем двух – трехкратного использования производителей для получения от них искусственным путем зрелых половых продуктов (икра и сперма) и 2–3-кратного их инкубирования.

Производителей этих видов рыб после получения от них половых продуктов,

составляющих первую порцию, выпускают в пруд, где имеются соответствующие условия для созревания последующей порции. Интервал между первым и вторым икрометанием в обычных условиях составляет около 20 дней, однако при работе с производителями в искусственных условиях этот интервал регулируется путем изменения температурного режима, что невозможно в естественных условиях обитания рыб. Так, если необходимо удлинить интервал между икрометанием, то производителей можно переместить в водоем, где температура воды ниже на 3 – 4⁰ нижнего температурного порога – нижнего предела, при котором происходит нерест. В условиях Дагестана нижний температурный порог нереста, например, для сазана и карпа – 17⁰С, а для растительноядных рыб – 20⁰С, а верхний температурный порог для них – 24 – 27⁰С. Эти температурные показатели определены нами для 12 видов наиболее ценных в промысловом отношении рыб.

Регулируя температурный режим, можно удлинить нерестовый период до 2,5 – 3 месяцев и тем самым обеспечить двух – трехкратный цикл размножения за один сезон работы рыбхозов. Таким образом, только используя рыб с порционным нерестом для разведения их как в искусственных, так и в природных условиях, можно обеспечить нормальное воспроизводство в ухудшившихся экологических условиях водоемов, которые сложились во внутренних водоемах Дагестана.

Эти и многие другие особенности развития ооцитов у рыб тесно связаны, прежде всего, с характером обменных процессов, т. е. с физиологическим состоянием самок, особенностями обменных процессов в течение полового цикла (Шульман, 1959; Шульман и др., 1970).

Процесс оогенеза у самок и сперматогенеза у самцов весьма различен и имеет свои особенности. Обнаружены и изучены у самок и самцов три типа сезонного развития половых клеток, связанных со временем интенсивного накопления питательных веществ в половых клетках и сроками размножения: первый тип – это когда процесс интенсивного вителлогенеза и сперматогенеза у некоторых видов рыб завершается осенью, самки и самцы зимуют со зрелыми продуктами; второй тип – процесс медленного вителлогенеза и сперматогенеза начинается перед зимовкой, но приостанавливается в течение зимнего периода, а ранней весной он опять продолжается в более интенсивной форме до начала размножения особей; третий тип – интенсивный вителлогенез и сперматогенез протекает быстро, в осенний период – непосредственно перед нерестом (у лососевых и сиговых рыб). По этим особенностям все изученные виды рыб нами систематизированы на отдельные экологические группы, о чем было сказано в предыдущем разделе.

Эколого-морфологическими исследованиями установлено, что в яичниках рыб всегда присутствуют резорбционные процессы на разном этапе их прохождения и разного характера. После каждого нереста постоянно можно обнаружить резорбирующиеся остатки фолликулярных оболочек и оставшуюся, не овулированную по какой-то причине зрелую икру. У видов рыб с асинхронным развитием ооцитов и порционным икрометанием процессы резорбции протекают одновременно с развитием очередной порции икры, т. е. в их яичниках протекают одновременно два процесса: генерация и дегенерация. У видов с синхронным развитием ооцитов и единовременным выметом икры резорбционные процессы протекают более длительно, и трофоплазматический рост ооцитов начинается только по их завершению, т. е. генеративный процесс начинается только по завершении дегенеративных процессов. Эколого-морфологический анализ резорбционных процессов дает возможность решить также и ряд практических вопросов: разграничить отнерестившихся самок от неотнерестившихся и установить, какой причиной вызван резорбционный процесс; определить количество выметанных за половой сезон порций; предсказать, будут ли данные самки нереститься в следующем году и др.

Определено также биологическое значение этого процесса, т.е. установлено, что он протекает болезненно для организма рыб и является важной адаптивной реакцией организма на изменившиеся условия среды. Описаны резорбционные процессы как нормальное физиологическое явление и как аномалия. Исследования показали также, что экологический эффект у разных видов рыб достигается разными путями: удлинение нерестового периода достигается за счет разного количества развивающихся и выметываемых порций икры или за счет неодновременного созревания разноразмерных и разновозрастных особей в нерестовом стаде; наиболее полное оплодотворение выметанной икры у разных экологических групп рыб достигается или путем сохранения разной по времени способности к оплодотворению икры и оплодотворяющей способности сперматозоидов, или за счет своеобразного поведения производителей во время нереста.

Эколого-морфологические исследования рыб с применением гистологических методов позволили изучить закономерности и выяснить некоторые особенности роста и развития половых клеток (овогенез и сперматогенез), изменения половых желез (гонадогенез) в течение годового полового цикла. Полученные результаты позволили разделить всех изученных рыб по эколого-морфологическим особенностям на следующие группы: по особенностям нереста, по температурным условиям, по субстрату, по требованиям к другим экологическим факторам (проточность и прозрачность воды, кислородный режим воды, содержание различных газов и др.), по особенностям оогенеза и сперматогенеза, по сложности прохождения гаметогенеза и др.

Эколого - физиологические и биохимические исследования этих видов рыб позволили также выявить половую и сезонную специфику в накоплении, перераспределении и расходовании запасного жира и белка в организме (мышцах, гонадах, кишечнике) рыб в процессе их полового созревания и установить связи между динамикой жира и белка в организме рыб, развитием и созреванием половых продуктов и подготовкой к процессу размножения.

Краткий анализ эколого-морфологических и физиологических процессов у исследованных видов рыб внутренних водоемов и морской части Северо-Западного Каспия (в Дагестанском секторе моря) позволяет выделить и охарактеризовать следующие периоды годового биологического цикла рыб: преднерестовый, включающий нерестовую миграцию; нерестовый; посленерестовый, включающий миграцию от мест нереста к местам нагула; нагульный; зимовальный, включающий зимовальную миграцию на местах зимовки рыб. У видов с разной экологией, сроками нереста и продолжительности нерестового периода, с разными особенностями гаметогенеза (особенности оо- и сперматогенеза) отдельные периоды годового цикла имеют свою специфику: по-разному выражены нерестовые, нагульные и кормовые миграции. Так, для туводных рыб – это короткие откочевки внутри водоема, для полупроходных, проходных и многих морских видов (осетровые, лососевые, некоторые карповые, окуневые, сельдевые и др.) – это сто, а иногда тысячемильные миграции; для европейского угря – миграции на десятки тысяч миль; одни виды питаются во время зимовки и перед нерестом (многие хищные рыбы), другие – нет. У одних видов рост, жиронакопление и созревание гонад разобщены во времени, у других в значительной степени совмещены.

У исследованных нами рыб наблюдается и большое разнообразие сезонных ритмов роста, развития репродуктивной системы. В течение большей части годового цикла обмен веществ половозрелых особей определяют процессы генеративного обмена; степень их влияния зависит от относительной массы гонад и источников пластических и энергетических веществ, необходимых для формирования гамет. У рыб с осенним нерестом (лососевые рыбы) созревание гонад проходит при интен-

сивном питании одновременно с процессами роста и жиронакопления; в свою очередь, жиронакопление предшествует интенсивному созреванию гонад.

У видов, не питающихся во время зимовки и перед нерестом, созревание половых продуктов происходит за счет внутренних (эндогенных) источников. Развитие половых продуктов у некоторых видов рыб продолжается в зимний период (у большинства морских видов и некоторых хищных пресноводных видов) за счет резорбции белков крови, соединительно-тканной и мышечной ткани.

У самцов и самок бурное развитие гонад происходит после зимовки во время преднерестовой миграции (вобла, лещ, красноперка, линь и др.). У видов бореального происхождения преднерестовый период начинается также с преднерестовой миграции; однако у них гонады почти полностью сформированы и преднерестовое питание выражено слабо; в это время начинается расходование жировых резервов, а затем и белка на обеспечение созревания гонад и энергетический обмен. Эта закономерность ясно выражена в динамике гонадосоматического индекса (ГСИ). Этот показатель к началу нереста у всех видов и полов рыб достигает максимального значения.

В течение посленерестового периода в организме рыб восстанавливается исходное содержание жира, и затем белка. После нереста рыбы нагуливаются, и в их организме происходит основной прирост пластических и энергетических веществ. Продолжительность нагула у рыб разной экологии и происхождения неодинакова. Нагульный период почти у всех видов в южных условиях обитания более продолжительный, чем у этих же видов рыб, обитающих в северных водоемах.

В условиях оптимальных летних температур (в водоемах нашего региона эта температура составляет 25 – 27 °С, а в отдельных местных озерах - 30 – 33 °С) происходит интенсивный линейный и весовой рост. Чем выше температура воды, тем интенсивнее питается рыба и больше набирает жировые запасы.

По мере снижения температур (октябрь - ноябрь) скорость белкового роста снижается, начинается интенсивное жиронакопление за счет перераспределения его внутри организма рыб. У осенне-нерестящихся рыб эти процессы протекают одновременно, и к нересту они подходят с максимальным содержанием органических веществ в организме. В течение зимовки (ноябрь до начала марта) генеративные процессы у рыб замедленны. Например, коэффициент зрелости у воблы в начале ноября составляет у самок в среднем 6,8 %, а в начале марта он достигает 14,6. Чем выше температуры в период зимовки, тем быстрее расходуются жировые резервы, тем в большей степени в энергетический обмен вовлекаются белки, что не совсем желательно.

Изучен химический состав (содержание воды, жира, белка и других веществ) тела рыб и их отдельных органов. Определены показатели (коэффициенты) упитанности и жирности каждого вида в нерестовый и нагульный (летний и зимний) периоды. Выявлены видовые, половые и сезонные особенности динамики этих показателей. Установлены закономерности между содержанием в теле и в отдельных органах воды, жира и белка у отдельных таксономических групп и видов. Систематизированы все изученные виды рыб по содержанию жира и белка в отдельные группы согласно существующей квалификации И.Н. Клейменова (1971). Большинство видов рыб Каспийского региона по жирности мяса отнесены к группе среднежирных. Выявлены некоторые видовые и сезонные особенности физиологического состояния разных экологических групп – пресноводных, проходных и морских рыб. Определены некоторые технологические показатели рыб – калорийность, товарность, пищевая и биологическая ценность мяса рыб и его съедобная часть, установлены закономерности и выявлены особенности этих показателей в конкретных условиях. Эти показатели необходимы для установления наиболее рациональных

сроков лова рыб, особенно при рыночной системе ведения рыбной отрасли, для точного установления пищевой и товарной ценности и определения реализационной цены каждого вида рыб, сроки их лова и реализации.

Исследованиями установлено, что между этими показателями также существует прямая связь. Жирные рыбы высококалорийны и в большинстве случаев они относятся к группе рыб с высокими пищевыми и товарными качествами. Как известно, пищевая ценность мяса рыб устанавливается по содержанию жира и белка, а следовательно, по этим показателям устанавливается и группа рыб по пищевой ценности, калорийности и соответственно товарности. У исследованных рыб съедобная часть мяса у разных видов колеблется от 40 до 76 %, а у каспийской миноги – до 90 % от общего веса тела. Этот показатель выше у тех видов рыб, которые содержат мало костей – осетровых, лососевых, сомовых и других.

Эколого-физиологические и биохимические показатели рыб необходимы не только для оценки пищевой и товарной ценности разных видов рыб, но и для оценки состояния кормовой базы и экологических условий водоемов, которые нужны при планировании ихтиологических, рыбоводных и акклиматизационных работ, а также для установления реализационной цены на рыбу и рыбопродукты. Изучая направления изменений, возникающих в пресноводном и морском ихтиоценозе в результате зарегулирования стока рек, загрязнения и других антропогенных воздействий, следует отметить трудность разделения эффектов, представляющих собой изменения, в пределах нормы реакции особей ведущих к изменению генотипов.

В связи с этим при анализе изменений указываются только общие тенденции – отрицательные, ведущие к снижению численности рыб, так и положительные – способность некоторых анадромных мигрантов адаптироваться в дельтовых водоемах и водохранилищах, сдвиг фаз гаметогенеза и сроков нереста, улучшение или ухудшение роста, изменения ряда морфологических признаков. Некоторые из этих положительных тенденций могут дать начало внутривидовой дифференциации, способствующей лучшему использованию возможностей ареала. Отрицательные тенденции проявляются в виде принципа – меньше размножающихся рыб – меньше половых клеток из-за резорбции ооцитов, меньше порции икры у рыб с порционным икрометанием (так, у сазана, линя, густеры формируются 2 – 3 порции икры, однако в условиях нашего региона выметывается одна и очень редко две порции икры), стали меньше порционники по сравнению с единовременниками (лещ, рыбец, сом в южных водоемах относятся к группе с порционным нерестом, однако, в конкретных условиях водоемов мы их отнесли к промежуточной группе, так как они выметывают только одну порцию икры и лишь около 6% самки выметывают две порции икры), меньше уловы по ценным видам (исчезли из уловов усачи, рыбец, лосось, белуга, стерлядь, белорыбица и др.), снизились уловы леща, воблы, сазана, сельдевых, но, в то же время увеличились уловы малоценных рыб – линь, карась, красноперка, окунь и др.

Что ожидается в дальнейшем при фатальной тенденции "минимизации" ихтиоценоза водоемов Терско-Сулакской системы и дагестанской части Каспийского шельфа? Дальнейшее сокращение нерестилищ, связанное с интенсивным забором вод этих рек для орошения и других нужд, с не прекращающимся забором гравия и песка из русла рек и песка из береговой части моря, продолжающееся катастрофическое загрязнение бытовыми, промышленными и сельскохозяйственными сбросами (загрязнители водной среды), при начавшемся повсеместно процессом освоения углеводородного сырья на шельфовых и особенно на внутривидовых участках моря, обязательно вызовет резкое снижения численности ценных видов и ухудшения их качественного состава, что может привести впоследствии к полному

биологическому регрессу ихтиоценоза не только Дагестанского района, но и всего Каспийского бассейна.

Изменение водной среды вызвало также и необходимость частичной реконструкции ихтиофауны водоемов Дагестанского региона. Так, успешно акклиматизированы в пресных водоемах дальневосточные растительноядные рыбы (белый амур, белый и пестрый толстолобики, а в Каспийском море – два вида кефалевых (сингиль и остронос). Была попытка акклиматизации дальневосточных лососевых рыб (кета, горбуша), но эта работа не дала положительного эффекта, так как условий для их размножения в данном регионе нет в связи с тем, что крупные реки (Терек, Сулак) перегорожены плотинами, засорены или заболочены.

Интенсивная хозяйственная деятельность человека, начатая в конце 50-х годов прошлого столетия, внесла глубокие негативные изменения в экосистеме, особенно береговой части Каспийского моря и в его придаточных водоемах. В создавшихся не совсем благоприятных условиях необходим совершенно иной подход к решению проблемы повышения воспроизводства рыбных богатств. Для этого, на наш взгляд, недостаточно только детального знания экологии размножения и развития ценных видов рыб в естественных водоемах, как мы считали до сих пор, а надо научиться искусственно формировать продуктивные экосистемы, привлекая для этих целей даже нетрадиционные для этого региона объекты разведения, способные адаптироваться в данных условиях, такие как, например, кефалевые рыбы.

В этом отношении в данном регионе Каспия - непочатый край работы, но проводилась она фрагментарно, а в последние годы прекращена полностью. В настоящее время высокопродуктивные виды рыб, такие как буффало (два вида – большеротый и малоротый), американский и канальный сомики, тилипия завозят с других континентов. Нашими отечественными учеными были искусственно выведены гибриды осетровых – (бестер и др.), но их используют только для товарного выращивания в прудах республики.

Таким образом, эколого-морфологические исследования размножения и развития рыб показали: изменения условий существования, в первую очередь влияют на характер роста половых клеток - наблюдаются заметные изменения в длительности фаз превителлогенеза (период протоплазматического роста ооцитов) и степени асинхронности половых клеток и темпа их развития в течение годового периода. Эти изменения тесным образом связаны с физиологическим состоянием организма рыб. Всё это отражается на количественном и качественном составе, на возрастной и половой структуре популяции и тем самым на скорости их воспроизводства.

Разработан проект «Способ повышения эффективности воспроизводства промысловых рыб в естественных условиях и при искусственном разведении». Его реализация дала бы возможность получения зрелой икры в разное время; возможность получения нескольких потомств от различного количества выметанных порций икры; получение объективной информации о времени и о количестве выметанных порций икры; возможность диагностирования причин, вызвавших резорбцию половых клеток самок с точным прогнозом последствий. По результатам исследования впервые составлен «Атлас рыб Дагестана и Средней части Каспия».

Разработанная схема резорбции икры может быть применена для диагностики и прогнозирования воспроизводства рыб. Разработаны шкалы нереста и зрелости половых продуктов, функционирования половых желез, физиологического состояния организма рыб, которые могут быть использованы при проведении ихтиологических и рыбоводных работ.

По результатам исследований предложены ряд практических мероприятий по развитию новых направлений в рыбоводстве и размещению рыбной отрасли, по ор-

ганизации и проведению акклиматизационных и природоохранных работ, по рациональному рыбохозяйственному использованию водоемов.

Для выяснения диапазона отношений развивающегося организма со средой мы предлагаем специалистам рыбной отрасли (ихтиологам, рыбоводам) увеличить объем эколого-морфологических и эколого-физиологических исследований, как в природной, так и в лабораторной обстановке. Все это в результате должно способствовать выявлению объективных причин колебания численности промысловых стад и обосновать мероприятия для восстановления, сохранения, рационального использования их. Тем самым рыбной отрасли, которая в последнее время переживает не лучшие времена, будет обеспечено успешное развитие.

Выводы

1. Проведен глубокий анализ состояния изученности проблемы размножения рыб, развитие половых клеток, развитие и формирование половых желез, прохождение годичных циклов и стадий зрелости ценных промысловых видов рыб в водоемах Дагестана и средней части Каспия. Установлено, что при изменении условий существования, у многих видов меняется характер икротетания ритм размножения, развития и формирования гонад, наблюдаются заметные изменения также и в длительности фаз превителлогенеза (период протоплазматического роста ооцитов) и еще больше периода вителлогенеза (трофоплазматического роста) степень асинхронности половых клеток и темп их развития в отдельные периоды жизни.

2. Установлено, что у видов с разной экологией - сроками нереста и продолжительности нерестового периода, с разными особенностями гаметогенеза (особенности оо- и сперматогенеза) отдельные периоды годового цикла имеют свою специфику: по-разному выражены нерестовые, нагульные и кормовые миграции: так, для туводных рыб – это короткие откочевки внутри водоема, для полупроходных, проходных и многих морских видов (осетровые, лососевые, некоторые карповые, окуневые, сельдевые и др.) – это сто, а иногда тысячемильные миграции.

3. Морфогистологические исследования половых желез позволили установить не только общие закономерности, но и выявить особенности гаметогенеза, прохождения половых циклов у видов рыб с различной экологией нереста, типами икротетания, ритмами размножения в водоемах различного типа (естественные, реконструированные и искусственные). При этом установлено также, что одни виды рыб хорошо адаптируются к изменившимся условиям среды и сохраняют высокие воспроизводительные способности, а у других эти качества менее выражены; одни виды очень требовательны к экологическим факторам, другие – безразличны; для одних видов рыб (вобла, кутум, жерех, окунь, щука) характерен единовременный тип икротетания, для других (сазан, карп, линь, карась и т. д.) – порционный тип икротетания. Эти особенности рыб необходимо учитывать при выборе объекта для разведения в искусственных условиях рыбоводства и при организации мероприятий по естественному воспроизводству.

3.1. Результаты исследований показали, что ухудшение экологических условий в водоемах региона, связанные с военными действиями и работой по нефтегазоразработкам, вызвало ряд глубоких негативных изменений в экологическом режиме водоемов и в биологии, обитающей там ихтиофауны: изменились сроки начала и продолжительности периода нереста (имеют большой диапазон колебаний), сократились площади нерестилищ.

3.2. Происходящие изменения в гидрологическом и гидрохимическом режимах водоемов оказали больше всего отрицательное воздействие на процесс размножения рыб. Нарушение водного режима больше всего сказалось на репродук-

тивной активности некоторых видов из-за чего одни из них полностью исчезли из промысловых уловов; у других – репродуктивные способности сильно снизились; у третьих эта способность сохранилась и промысловый улов их относительно высок; у четвертых она заметно повысилась и в составе ихтиофауны они прогрессируют, уловы их занимают ведущее место.

3.3. Изучение роста и развития половых клеток (гаметогенез) и формирование половых желез (гонадогенез) в годовом цикле показало, что у одних видов эти процессы более интенсивно протекают в конце нагульного периода, половые железы их переходят в стадию IV, а половые клетки – в фазу интенсивного вителлогенеза и зимуют в этом состоянии гонад, а у других видов эти процессы находятся в начальных фазах трофоплазматического роста – II – III стадии, а ранней весной начинается второй этап развития интенсивного вителлогенеза и половые железы переходят в стадию IV только весной.

3.4. Установлена, видо-половая и сезонная специфика в продолжительности и условиях, необходимых для прохождения каждой из этих стадий зрелости.

4. Выявлена видовая и половая специфика при оценке ГСИ – показателя зрелости. Абсолютная величина его варьирует в широких пределах. У самок этот показатель значительно больше, чем у самцов. Наиболее высок этот показатель у половозрелых рыб, находящихся на стадии IV, но минимален он по завершении нереста и при переходе гонад в стадию VI.

4.1. Изучением сезонной динамики морфологических (ГСИ) и физиологических (упитанность и жирность) показателей установлено, что они прямо зависят от физиологического состояния организма, половой деятельности и носят строго сезонный характер. С учетом этого нами разработана схема годовой динамики морфологических и физиологических показателей рыб по различным периодам: преднерестовый, нерестовый, нагульный и зимний, которая позволяет давать объективную оценку пищевым и товарным качествам рыб и установить рентабельные сроки лова.

5. Результаты комплексных исследований позволили разработать шкалы зрелости для каждого вида рыб, применительно к водоемам изучаемого региона. При их составлении учтены внешние (экстерьерные) признаки гонад, их микроструктура (интерьерные признаки), величина ГСИ, и все эти показатели увязаны с экологическими факторами и физиологическим состоянием организма каждого вида рыб.

5.1. Установлены основанные параметры экологических, морфологических, физиологических признаков и химико-технологических показателей.

6. Изучен химический состав (содержание воды, жира, белка) тела рыб и их отдельных органов в различные периоды – преднерестовый, нерестовый, нагульный. Выявлены видовые, половые и сезонные особенности динамики этих показателей. Определены некоторые технологические показатели – калорийность, товарность, пищевая и биологическая ценность мяса и его съедобная часть. Это необходимо для установления пищевой и товарной ценности рыб.

6.1. Эколого-физиологические и биохимические показатели необходимы также и для оценки состояния кормовой базы и экологических условий водоема, которые могут быть использованы при планировании и проведении ихтиологических, рыбоводных и акклиматизационных мероприятий, при реализации рыб и рыбопродуктов, что особенно необходимо при рыночной системе.

6.2. Эколого - физиологические и биохимические исследования этих видов рыб позволили также выявить половую и сезонную специфику в накоплении, перераспределении и расходовании запасного жира и белка в организме (мышцах, гонадах, кишечнике) рыб в процессе их полового созревания и установить связи между динамикой жира и белка в организме рыб, развитием и созреванием половых продуктов и подготовкой к процессу размножения.

6.3. Результаты исследований позволяют дать оценку физиологического состояния организма рыб в различные периоды их годового цикла и проявление адаптивных способностей к условиям нестабильного экологического режима.

7. Впервые в условиях Юга России, проведенные комплексные, эколого-морфофизиологические и химико-технологические исследования, позволили нам систематизировать изученных видов рыб на следующие группы:

а) экологическим особенностям, по: типу ареалов, месту обитания, приспособленности к различным условиям жизни; температурному, солевому, кислородному и уровенному режимам; характеру нерестового субстрата, глубине нереста, проточности и прозрачности воды и т.д.

б) морфологическим признакам, по: размерам и форме тела, типу икрометания, показателей зрелости и плодовитости, особенностям оогенеза и сперматогенеза, срокам наступления половой зрелости и др.

в) физиологическим особенностям, по: способам размножения, характеру питания, показателям упитанности и жирности.

г) химико-технологическим показателям, по: содержанию жира, белка и воды в теле, мышцах, гонадах и кишечнике; калорийности мяса, икры и молоки; показателям съедобных частей тела (мясо, гонад); соотношению отдельных частей и др.

8. Выяснено, что интенсивная хозяйственная деятельность человека в самых различных формах (зарегулирование стока рек, реконструкция водоемов, забор воды для различных хозяйственных нужд, загрязнение воды опасными отходами и сбросами) вызвали ряд нарушений в экологии размножения рыб.

8.1. Эколого-морфологическими исследованиями установлено, что в яичниках рыб всегда присутствуют резорбционные процессы на разном этапе их прохождения и разного характера. После каждого нереста постоянно можно обнаружить в яичниках резорбирующиеся остатки фолликулярных оболочек и оставшуюся у некоторых видов рыб, не овулированную по какой-то причине, зрелую икру. Установлены причины, вызывающие резорбцию, её последствия и биологическое значение. Разработанная схема резорбции икры может быть применена для диагностики и прогнозирования воспроизводства рыб.

8.2. Установлено, что резорбционные процессы обнаруживаются у всех видов рыб, после прохождения нормального процесса нереста – это нормальное физиологическое явление. Но мы наблюдали этот процесс в зрелых ооцитах у неотнерестившихся самок, который носит массовый характер, т.е. охвачены резорбцией все зрелые икринки, готовые к овуляции – это явление мы назвали физиологическим аномалиею.

8.3. При глубоком изучении резорбционного процесса нам удалось выявить следующие особенности: резорбция – процесс необратимый, т.е. икринки, охваченные резорбцией не способны к овуляции и не могут быть оплодотворены; скорость прохождения резорбции зависит от температурных условий (чем она выше, тем

быстрее протекает процесс); процесс резорбции начинается всегда с периферии ооцита.

8.4. Массовая резорбция в яичниках разных видов рыб неодинаково влияет на нормальный ход гаметогенеза. Гистологические исследования яичников показали, что у рыб с единовременным икрометанием, при массовой резорбции икры полностью теряется потомство текущего года и самки остаются яловыми на один год; у порционно нерестующих рыб не оказывает тормозящего влияния на вителлогенез – если резорбцией охвачена икра первой порции она резорбируется, но при наступлении, в последующем, благоприятных условий нерест происходит уже за счет ооцитов второй порции икры.

8.5. Установлено, что для предотвращения массовой резорбции икры требуется оптимизация уровня режима на местах нереста в течении всего периода икрометания, а для этого рекомендуем: регулировать подачу воды и создать соответствующий уровень и проточность воды на нерестилищах; при строительстве плотины или шлюза одновременно прорыть обводной канал для прохода рыб на места нереста; проведение мелиоративных работ на нерестилищах, создавать дополнительные искусственные нерестилища и т.д.

8.6. Анализ богатого литературного материала и результаты наших многолетних исследований показали, что источники загрязнения вод в регионе многочисленны, вызываемые ими негативные последствия разнообразны – это массовая гибель, ухудшение пищевых качеств, нарушение гаметогенеза и эмбриогенеза. Для уменьшения загрязнения водоемов рекомендуем: сократить сбросы за счет строительства новых очистных сооружений и ужесточить контроль, за загрязнителями и др.

9. Дана критическая оценка некоторым, имеющимся в литературе периодов наступления половой зрелости, продолжительности отдельных стадий зрелости и их обозначений, а также внесены поправки в существующие представления о порционности икрометания, о регулярности нереста, об особенностях прохождения и характере дегенеративных процессов у разных видов рыб.

По результатам исследований разработаны инновационные проекты «Способ прижизненного определения степени зрелости и пригодности к оплодотворению икры». «Эффективный способ разведения рыб», «Метод диагностики и прогнозирования воспроизводства рыб по состоянию репродуктивных систем и продуктов их деятельности», «Способ повышения эффективности воспроизводства промысловых рыб в естественных условиях и при искусственном разведении».

Результаты исследований частично вошли в основу при составлении монографий, учебных и учебно-методических пособий по ихтиологии, рыбоводству и экологии размножения рыб. Материалы исследований включены в лекции по ихтиологии и рыбоводству.

Список основных опубликованных работ по теме диссертации.

Монографии

1. Шихшабеков М.М., Карпюк М.И., Абдурахманов Г.М., Рабазанов Н.И. Биологические ресурсы Дагестанской части Среднего Каспия: Монография. – Астрахань: Изд-во Касп. НИИРХ, 2006. – С. 355.

2. Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И., Морфо-экологические исследования размножения рыб в водоемах с нарушенным экологическим режимом, Монография. Изд-во «Юнити - дана» - Москва, 2009.- 327с.

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И. Прошлое и настоящее рыбной отрасли Даг. сектора Каспия // Вестник АГТУ. 2006. № 6. С. 254-258
2. Рабазанов Н.И., Шихшабеков М.М. Значение эколого-систематических исследований рыб в связи с изменениями условий их обитания // Вестник АГТУ 2007. № 4 (39). – Астрахань: Изд. АГТУ. С.110-113.
3. Рабазанов Н.И. Шихшабеков М.М. Биоразнообразие и рыбные ресурсы Прикаспийского региона России // Юг России. №3. Мах., 2008. С. 84-87.
4. Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И., Бархалов Р.М. Новый вид из семейства Gasterosteidae (колюшковые) в ихтиофауне Каспийского бассейна // Юг России. 2007. № 4. С. 70-73.
5. Рабазанов Н.И. Эколого-систематические исследования размножения рыб в водоемах с нарушенным экологическим режимом // Проблемы региональной экологии, № 4. Москва, 2009. С. 26-30.
6. Рабазанов Н.И. К вопросу изучения экологии трехиглой колюшки Кизлярского залива // Естественные и технические науки, № 4(42), Москва, 2009. С.86-89.
7. Рабазанов Н.И. Особенности внутренней морфологии яйцеклеток некоторых рыб Дагестанской части Каспия // Естественные и технические науки, № 4(42), Москва, 2009. С.89-92.
8. Рабазанов Н.И. Резорбция икры как биоиндикатор состояния популяций рыб и среды их обитания // Естественные и технические науки, № 4(42), Москва, 2009. С.92-95
9. Шихшабеков М.М., Адуева Д.Р., Рабазанов Н.И. Особенности нереста кефалей в условиях Дагестанского сектора Каспия // Юг России. № 1, - Мах., 2009. С.38-41
10. Рабазанов Н.И., Шихшабеков М.М., Рамазанова Д.М., Набиев М.М., Шихшабекова Б.И., Адуева Д.Р., «Теоретическое и практическое значение результатов эколого-мофофизиологических исследований размножения рыб в водоемах с нарушенным экологическим режимом», «Юг России» № 3, Мах., 2009, С.62-65.
11. Рабазанов Н.И., Шихшабеков М.М., Адуева Д.Р., Гаджимурадов Г.Ш., Рамазанова Д.М., Набиев М.М., «Особенности половых циклов и стадии зрелости яичников рыб», «Юг России» № 3, Мах., 2009, С.65-67.
12. Рабазанов Н.И. «Пути и задачи сохранения биолог. ресурсов Дагестанской части Каспия», Проблемы региональной экологии, №6, М., 2009. С 253-256.

Статьи в других изданиях

1. Рабазанов Н.И., Шихшабеков М.М., Бархалов Р.М. Особенности функций семенников у рыб с различными типами икрометания // Мат-лы 9 Межд. конф. «Биологическое разнообразие Кавказа». – Махачкала, 2007. С.308-309.
 2. Рабазанов Н.И., Яровенко Ю.А., Джамирзоев Г.С., Мурзаканова Л.З., Абдурахманов Г.М. Systematic composition, rare and Protected species of Vertebrates in the Coastal Mahachkala-Kaspiysk Ecosystems // Biodiversity of the Caspian Sea and its Coastal Ecosystems. – Махачкала, №1, 2007. С.99-103.
 3. Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И. Мат-лы к изучению некоторых малоценных и сорных рыб в Дагестанской части Среднего Каспия // Мат-лы Межд. конференции «Биол. разнообразие Кавказа». – Теберда, 2005. С.443-447.
 4. Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И. Наиболее удачные акклиматизанты Каспия // Мат-лы Межд. конференции «Биологическое разнообразие Кавказа». – Теберда, 2005. С.447-449.
- Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И. Мат-лы к изучению Бычковых (Gobiidae) в Дагестанской части Среднего Каспия // Мат-лы Межд. конференции «Биологиче-

ское разнообразие Кавказа». – Теберда, 2005. С.449-454.

5. Шихшабеков М.М., Адуева Д.Р., Рабазанов Н.И. Биологические ресурсы Дагестанской части Среднего Каспия, их современное состояние и перспективы // Мат-лы Межд. конференции «Биологическое разнообразие Кавказа». – Теберда, 2005. С.454-457.

6. Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И. Состояние сельдевых рыб в Дагестанской части Среднего Каспия // Мат-лы Межд. конференции «Биологическое разнообразие Кавказа». – Теберда, 2005. С.457-462.

7. Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И. Акклиматизация – необходимый процесс для обогащения состава ихтиофауны водоемов Дагестана // Мат-лы Межд. конференции «Биологическое разнообразие Кавказа». – Теберда, 2005. С.558-562.

8. Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И. Задачи современных эколого-морф. и физиол. исслед. рыб // Межд. научная заочная конференция «Проблемы сохранения и рационального использования Прикаспия и сопредельных регионов». – Элиста, 2006. – С. 122–123.

9. Рабазанов Н.И., Шихшабеков М.М. Особенности овогенеза некоторых рыб р. Терек // Межд. научная заочная конференция «Проблемы сохранения и рационального использования Прикаспия и сопредельных регионов». – Элиста, 2006. С.122-124.

10. Рабазанов Н.И., Шихшабеков М.М., Бархалов Р.М., Рамазанова Д.М. Особенности внутр. морфологии яйцеклеток периода большого роста // Мат-лы. Межд. юбилейной конф. «Универ. экология». – Махачкала, 2006. С. 345-349.

11. Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И. Экология и природно-ресурсный потенциал Дагестанского Сектора Каспия // Мат-лы Межд. круглого стола «Аэрокосмический мониторинг Касп. моря и прибрежных экосистем при освоении морских нефтегазовых месторождений». – Махачкала, 2006. С.95-100.

12. Шихшабеков М.М., Абдурахманов Г.М., Рабазанов Н.И., Кадиев А.К. Ихтиофауна бассейнов рек Дагестана и сопредельной части Каспия: Научно-популярное издание. – Махачкала, 2007. С.127.

13. Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И., Адуева Д.Р. Причины, последствия и биологическое значение резорбционных процессов в яичниках рыб // Мат-лы докладов Межд. научно-практ. конф. «Проблемы изучения, сохранения и восстановления водных биол. ресурсов в 21 веке». – Астрахань, 2007. С. 125-127.

14. Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И. Экология некоторых бычковых в дагестанской части Среднего Каспия // Мат-лы научно-практ. конф. «Геоэкологические проблемы Сев. Кавказа», - Махачкала. ДГПУ, 2006. С.194-198.

15. Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И., Адуева Д.Р. Функциональные основы размножения терских рыб Дагестана // Мат-лы Межд. конференции «Биологическое разнообразие Кавказа». – Теберда, 2005. С. 127-129.

16. Шихшабеков М.М., Абдурахманов Г.М., Рабазанов Н.И. Атлас рыб Дагестана и сопредельной части Каспия, Махачкала, 2008. С.111.

17. Рабазанов Н.И., Шихшабеков М.М., Набиев М.М., Морфология яйцеклеток периода трофоплазматического роста некоторых рыб Каспия, Материалы Международной научно-практической конференции «Аридное землепользование - способы и технологии интенсификации», Москва, 2009, С. 199-201.

18. Рабазанов Н.И., Шихшабеков М.М., Основные этапы размножения рыб, Материалы Международной научно-практической конференции «Аридное землепользование - способы и технологии интенсификации», Москва, 2009, С.204-206.

19. Рабазанов Н.И., Шихшабеков М.М., Багомаев А.А., Экологическая характеристика водных позвоночных (на примере некоторых промыслово-ценных видов семейства карповых) Аграханского заказника, Материалы Всероссийской научно-

практической конференции «Водохозяйственный комплекс бассейна р. Терек: управление, мониторинг водных объектов, предотвращения вредного воздействия вод и задачи на перспективу», Грозный 2009, С. 225-239.

20. Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И., Адуева Д.Р., Багомаев А.А., Экологическое состояние крупных рек Дагестана (Сулак, Терек, Самур), Материалы Всероссийской научно-практической конференции «Водохозяйственный комплекс бассейна р. Терек: управление, мониторинг водных объектов, предотвращения вредного воздействия вод и задачи на перспективу», Грозный 2009, С. 114-117.

21. Рабазанов Н.И., Шихшабеков М.М., Бархалов Р.М., Гаджимурадов Г.Ш., Экологические особенности и биология малоценных и сорных рыб в водоемах западной части Каспия, Материалы XI международной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа», Магас, 2009, С.383-385.

22. Рабазанов Н.И., Шихшабеков М.М., Адуева Д.Р., Бархалов Р.М., Функциональные основы размножения рыб в водоемах Терской системы, Материалы XI международной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа», Магас, 2009, С.385-386.

23. Рабазанов Н.И., Шихшабеков М.М., Сельдевые рыбы в дагестанском секторе Каспия
Материалы XI международной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа», Магас, 2009, С.386-389.

24. Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И., Бархалов Р.М., Гаджимурадов Г.Ш., Набиев М.М., Шихшабекова Б.И., Рамазанова Д.М., Состояние морской аквакультуры в условиях раздела Каспия, Материалы XI международной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа», Магас, 2009, С. 404-406.

25. Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И., Бархалов Р.М., Гаджимурадов Г.Ш., Набиев М.М., Шихшабекова Б.И., Рамазанова Д.М., Семейство бычковые (Gobiidae) в условиях Среднего Каспия, Материалы XI международной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа», Магас, 2009, С 406-409.

26. Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И., Гаджимурадов Г.Ш., Эколого-физиологические исследования репродуктивных систем рыб Каспия, Материалы XI международной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа», Магас, 2009, С466-468.

27. Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И., Изучение порционности икротетания рыб в водоемах дагестанской части Каспия, Сборник научных трудов «Университетская экология», Мах., 2009, С238-240

28. Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И., Набиев М.М., Эколого-морфофизиологические исследования репродуктивных циклов рыб, Сборник научных трудов «Университетская экология», Мах., 2009, С.240-241.

29. Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И., Гаджимурадов Г.Ш., Адуева Д.Р., Рамазанова Д.М., Экология некоторых бычковых Среднего Каспия, Сборник научных трудов «Университетская экология», Мах., 2009, С241-243.

30. Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И., Гаджимурадов Г.Ш., Бархалов Р.М., Набиев М.М., Шихшабекова Б.И., Адуева Д.Р., Рамазанова Д.М., Оценка состояния воспроизводства рыбных запасов в период с 1960 по 2005 гг. (Дагестанский сектор) Каспийского моря, Сборник научных трудов «Университетская экология», Мах., 2009, С. 243-247.

31. Рабазанов Н.И., Шихшабеков М.М., Бархалов Р.М., Набиев М.М., Рамазанова Д.М., Эколого-морфофизиологические особенности репродуктивных циклов в условиях измененного экологического режима водоемов, Сборник научных трудов «Университетская экология», Мах., 2009, С. 303-305.

Подписано в печать 20.03.10. Формат 60x84 1/16.

Печать офсетная. Усл. п. л. 2,2. Тираж 100 экз.

Типография ИПЭ РД, г. Махачкала, Дахадаева, 21.

тел. 8-988-223-22-64, 8-903-477-55-64