

В.П.Курдяева

**НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О ГАМЕТОГЕНЕЗЕ
И ПОЛОВОМ ЦИКЛЕ ЧЕРНОГО АМУРСКОГО ЛЕЩА
(MEGALOBrama TERMINALIS (RICH.))**

Черный амурский лещ (*Megalobrama terminalis* (Rich.)) – представитель специфической китайской фауны, встречающийся в наших водах (бассейн Амура, оз. Ханка) крайне редко. Биология черного леща остается совершенно неизученной, а имеющиеся отрывочные сведения по этому вопросу относятся к 50-м гг. (Никольский, 1956; Васнецов, 1957; Куликова, 1958).

Увеличение численности черного леща в настоящее время может быть достигнуто путем искусственного разведения. Причем высокие гастрономические качества и ряд особенностей биологии (сравнительно высокий темп роста, характер питания) позволяют считать его весьма перспективным объектом товарного выращивания. На перспективность черного леща как объекта акклиматизации в южных водоемах страны в свое время указывал Г.В.Никольский (1956).

Имеющийся в нашем распоряжении материал по особенностям функционирования воспроизводительной системы черного леща, несмотря на ограниченность в объеме, расширяет сведения о специфике размножения этого вида, необходимые для разработки методов управления процессом созревания и получения зрелых половых продуктов, позволяет уточнить статус черного леща в системе карповых рыб.

В настоящей работе рассматривается состояние яичников и семенников молоди и половозрелых особей черного леща, отловленных в южной части оз. Ханка (район сопки Лузанова) в 1973–1974 гг. при помощи ставных сетей с размером ячеей 36 мм.

Для гистологического изучения зафиксированные в жидкости Буэна пробы яичников и семенников (по 25 проб) обработаны по общепринятой методике (Ромейс, 1953). Для изучения характера роста ооцитов с помощью окулярмикрометра под микроскопом МБР-1 (ув. об. 8х, ок. 10х) измерено около 1000 резервных клеток (ооциты протоплазматического роста) и около 100 ооцитов, находящихся в разных фазах трофоплазматического роста. Процентный состав последних подсчитывали на произвольно выбранной площади гистологического среза. Цифровой материал обработан на ЭВМ «Минск-32». При описании фаз развития ооцитов в работе использована схема периодизации оогенеза Б.Н.Казанского (1956).

Для более полной характеристики полового цикла нами проанализирован биостатистический материал по этому виду, собранный наблюдателями ТИНРО на оз. Ханка в 1956–1959 гг. (274 экз.): данные по

стадиям зрелости и коэффициентам зрелости гонад. Кроме того, в работе используется информация о размерном составе яйцеклеток из яичника текущей самки черного леща, отловленной нами 19 июня 1991 г. на оз. Ханка в районе о.Соснового. В последнем случае измерения проведены под микроскопом МБС-10 на свежем и фиксированном в 4 %-ном формалине материале. Также приведена информация о состоянии яичников самки, отловленной в феврале 1995 г.

Результаты исследования

В яичниках изученных нами рыб, имеющих длину (l) от 17 до 30 см и массу от 81 до 560 г, отловленных в мае–августе, содержались только резервные половые клетки – оогонии, ооциты ранних этапов профазы мейоза и ооциты протоплазматического роста, т.е. комплекс половых клеток, характерный для неполовозрелых рыб. Диаметр ооцитов старшей генерации (здесь – ооциты протоплазматического роста) в яичниках у одной и той же особи варьировал в широких пределах. По изменению значений среднего квадратичного отклонения (σ) и коэффициента вариации (CV) видно, что асинхронность в росте резервных ооцитов до наступления половой зрелости постепенно увеличивается с ростом рыбы в длину (табл. 1). У половозрелых рыб (в наших сборах минимальная длина половозрелой самки 30,5 см, в сборах в 50-е гг. – 27 см) показатели σ и CV ооцитов протоплазматического роста или резервных значительно выше в результате перехода части из них в фазу заверщенного протоплазматического роста. При этом сохраняется и тот набор размерных групп ооцитов протоплазматического роста, которые присутствуют в яичниках неполовозрелых рыб (табл. 2).

Таблица 1
Размерный состав ооцитов протоплазматического роста
в яичниках неполовозрелых рыб

Table 1
Size composition of oocytes of protoplasmatic growth in larvae
of immature fishes

Длина рыб, см	Диаметр ооцитов, мкм				Количество, шт.	
	Варьирование	$M \pm m$	σ	CV	клеток	рыб
17,0	20,7–78,8	46,8±1,7	12,9	27,6	54	1
20,0–22,5	26,4–112,2	53,4±2,5	16,7	31,5	58	2
26,0–27,0	19,8–125,4	52,9±2,0	19,0	36,0	173	2
28,0–29,5	29,0–157,7	64,2±3,8	29,3	45,5	120	2

Таблица 2
Размерный состав ооцитов протоплазматического роста
в яичниках половозрелых рыб

Table 2
Size composition of oocytes of protoplasmatic growth (reserve) in larvae
of mature fishes

Длина рыб, см	Диаметр ооцитов, мкм				Количество, шт.	
	Варьирование	$M \pm m$	σ	CV	клеток	рыб
31,5–32,0	24,9–227,5	88,3±5,2	46,3	52,2	165	2
33,0–36,0	20,7–199,5	98,7±5,1	41,4	44,6	153	2
37,0–38,0	20,7–257,3	91,3±4,2	43,1	46,7	210	2
42,0	20,7–257,3	99,3±6,1	39,9	40,2	43	1

Максимальный диаметр ооцитов у неполовозрелых особей изменяется от 78,3 до 157,7 мкм, преобладают ооциты диаметром от 40 до 60 мкм (рис. 1). Размерный состав ооцитов протоплазматического роста у половозрелых рыб, отловленных в июле–сентябре, характеризуется следующими особенностями. Количество наиболее молодых ооцитов диаметром 20–40 мкм (рис. 2) варьирует у разных рыб от 3 до 30 % (рис. 3), причем минимальное их количество отмечено в августе, в июле и сентябре оно было выше. Эти изменения, происходящие в количественном составе ооцитов, указывают на одновременно происходящие процессы роста и пополнения резервных ооцитов в отмеченные месяцы. У половозрелых рыб, пойманных в одно и то же время (в августе), процентное соотношение ооцитов протоплазматического роста разных размерных групп различно. У одних – основу половых клеток составляют ооциты диаметром от 40 до 100 мкм (90 %), у других – ооциты более крупного размера, от 100 до 160 мкм (70 %). Характерно, что доля ооцитов, завершающих этапы протоплазматического роста, диаметром 160–257 мкм (при таких размерах отмечен переход ооцитов к трофоплазматическому росту) в исследуемый период времени (май–сентябрь) невелика – от 1 до 7 %. По-видимому, типичной II стадии зрелости в цикле развития яичников, когда основу половых клеток составляют ооциты завершеного протоплазматического роста, как это наблюдается у одновременно нерестящихся видов, у черного леща нет.

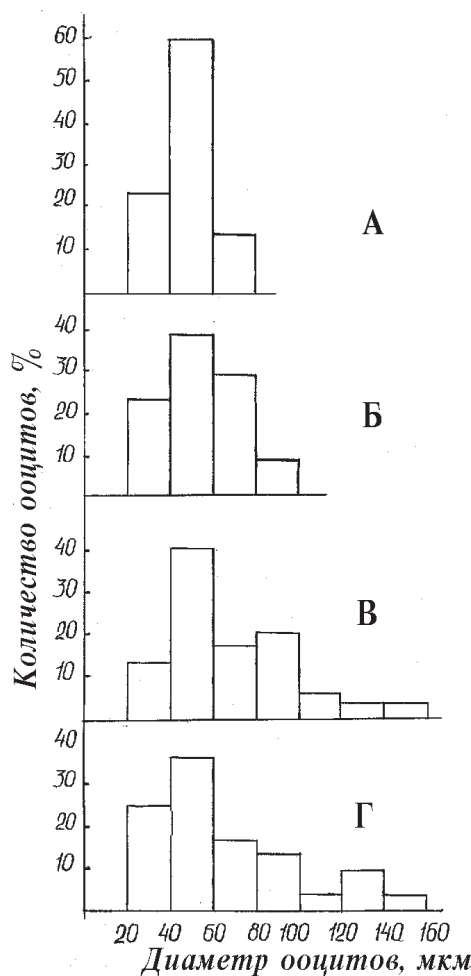


Рис. 1. Распределение ооцитов протоплазматического роста по диаметру у неполовозрелых рыб: **А** – длина рыбы (L) 17,0 см, май; **Б** – 26 см, август; **В** – 28,0 см, май; **Г** – 30,0 см, июль

Fig. 1. Distribution in diameter size of oocytes of protoplasmatic growth in immature fishes: **A** – length of fish 17,0 cm, May; **B** – 26,0 cm, August; **V** – 28,0 cm, May; **Г** – 30,0 cm, July

Формирование фонда половых клеток к предстоящему нерестовому сезону у самок черного леща происходит следующим образом. В конце июля в яичниках самок отнерестившихся и впервые вступающих в нерестовое стадо старшая генерация ооцитов находится в фазе начала вакуолизации цитоплазмы (фаза D₁, рис. 4, А). Ооциты в данной фазе роста имеют тонкую яйцевую оболочку, в которой различаются желточная оболочка, фолликулярная оболочка с редкими уплощенными клетками и соединительнотканная тека. Хорошо различима бесструктурная

мембрана, расположенная на границе между фолликулярной оболочкой и соединительнотканной текой фолликула. Высота желточной, фолликулярной оболочек и бесструктурной мембраны примерно одинакова (по 1,6 мкм). Нужно отметить, что бесструктурная мембрана в ооцитах у этого вида хорошо выражена уже на завершающих этапах протоплазматического роста. В яичниках одной и той же самки диаметр ооцитов начальной фазы вакуолизации цитоплазмы варьировал от 182,5 до 249,0 мкм, CV – 9 %. Подсчет относительного процентного содержания ооцитов на произвольно выбранной площади среза показал, что количество ооцитов старшей генерации (фаза D₁) по отношению к резервным клеткам (ооциты протоплазматического роста) – 2–3 % (рис. 4, Б). По соотношению клеток резервного фонда и ооцитов, вступивших в трофоплазматический рост, яичники в этот период года находились на переходной стадии зрелости – II – II–III. У рыб, принимавших участие в нересте в данный сезон, в ткани яичников содержались атретические фолликулы.

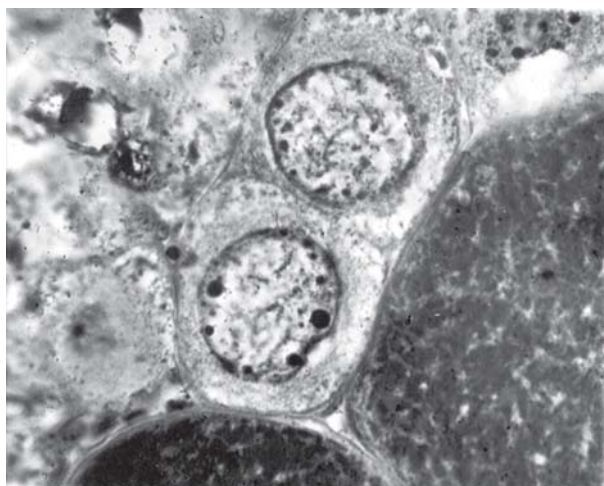


Рис. 2. Ооциты ранних этапов протоплазматического роста (в центре рисунка). Ув. об. 90 х, ок. 10 х

Fig. 2. Oocytes of protoplasmatic growth early stages (in the centre of photo)

Во второй половине августа у одних рыб ооциты старшей генерации были представлены фазой D₁, в яичниках у других, кроме того, присутствовали отдельные более продвинутые в развитии ооциты с 2–3 рядами цитоплазматических вакуолей по периферии; диаметр последних достигал 357 мкм. Преобладали ооциты резервного фонда.

У самки, отловленной в третьей декаде сентября, диаметр ооцитов трофоплазматического роста (в одном и том же яичнике) варьировал от 249 до 514 мкм. При этом отмечены картины резорбции наиболее крупных ооцитов старшей генерации (фазы вакуолизации цитоплазмы), а также аномального развития ооцитов. На рис. 5 показан ооцит черного леща, яйцевая оболочка которого имеет три впячивания, напоминающих микропиле. Формирование нескольких микропиллярных отверстий, как известно (Гинзбург, 1968), не характерно для костистых рыб и в данном случае должно быть отнесено к аномалиям. Несмотря на сравнительно крупные размеры, количество ооцитов трофоплазматического роста по отношению к резервным у рыб, пойманных в сентябре, составляло не более 3 % и, следовательно, окончательного формирования фонда половых клеток к предстоящему нересту в следующем году, вероятно, не происходит, а яичники остаются на начальной III стадии зрелости.

В третьей декаде мая, т.е. спустя около восьми месяцев (октябрь–май), состояние яичников заметно меняется, теперь это типичная III ста-

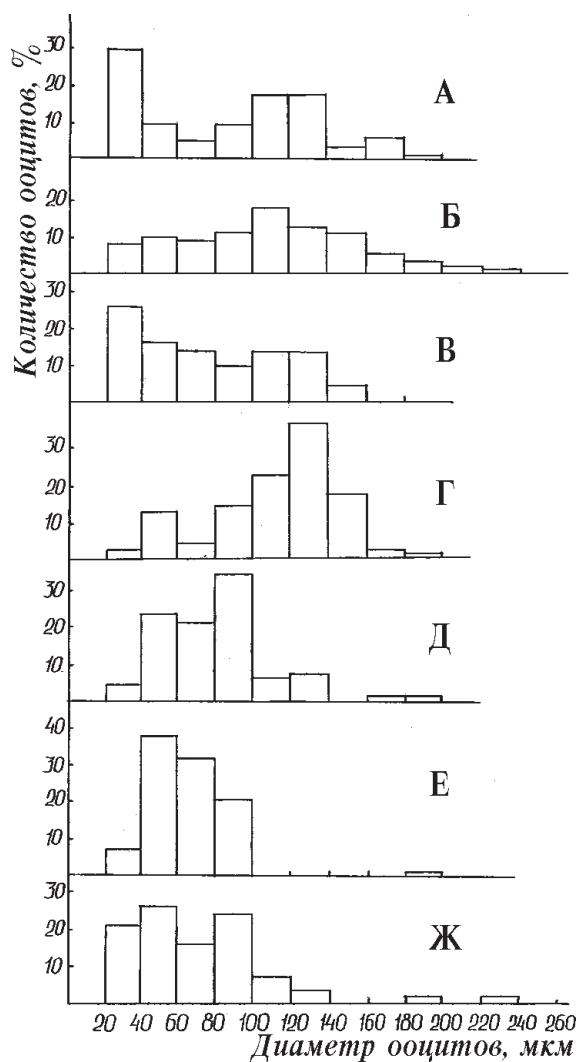
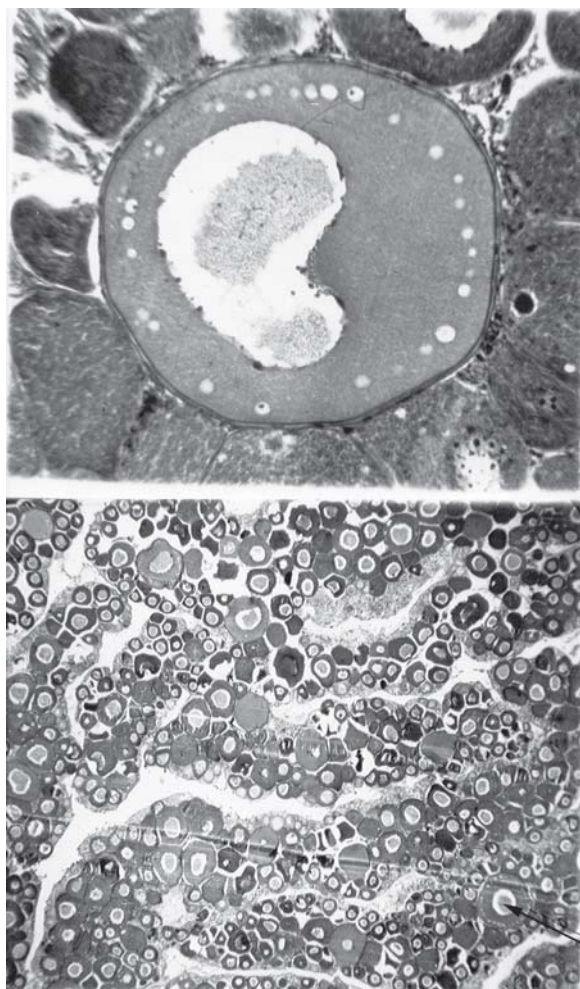


Рис. 3. Распределение ооцитов протоплазматического роста по диаметру в яичниках половозрелых рыб в разные месяцы: **А** – длина рыбы 35,0 см, июль; **Б** – 38,0 см, июль; **В** – 31,0 см, июль; **Г** – 33,0 см, август; **Д** – 33,0 см, август; **Е** – 36,0 см, август; **Ж** – 37,0 см, сентябрь

Fig. 3. Distribution in diameter of oocytes of protoplasmatic growth in mature fish ovaries in different months: **A** – length of fish 35,0 cm, July; **Б** – 38,0 cm, July; **В** – 31,0 cm, July; **Г** – 33,0 cm, August; **Д** – 33,0 cm, August; **Е** – 36,0 cm, August; **Ж** – 37,0 cm, September

дия зрелости (рис. 6, А). Количественно преобладают ооциты трофоплазматического роста диаметром от 274 до 548 мкм (CV 13,3 %). Старшая генерация половых клеток представлена ооцитами в фазе первоначального накопления желтка (фаза D₄), которые имеют разные размеры и морфологическое состояние (рис. 6, Б, В). В самых больших крупные цитоплазматические вакуоли концентрируются в основном, в периферическом участке, хотя отдельные из них рассеяны и по всей остальной цитоплазме. Между крупными вакуолями возникают очень мелкие, которые занимают в ооцитах указанного размера широкий периферический участок цитоплазмы (фаза D₂), появляясь также и в околоядерной области. В области концентрации мелких вакуолей (видимо, и в них) происходит образование мелких гранул желтка. Желток начинает накапливаться в направлении от периферии к центру ооцита, хотя отдельные мелкие гранулы появляются и в центральных участках цитоплазмы (рис. 6, Б). К моменту появления первых желточных гранул желточная оболочка утолщается, высота ее увеличивается до 3 мкм и в ней появляется тонкая радиальная исчерченность. На внешней поверхности желточной оболочки возникает узкая вторичная оболочка высотой не более 0,7 мкм. Хорошо выражена бесструктурная мембрана (рис. 6, Г). Ядра фоллику-

лярных клеток имеют овальную и округлую форму, наблюдается размножение фолликулярных клеток. В плоскости среза через ооцит диаметром 498 мкм насчитывалось около 200 фолликулярных клеток, среди которых одна–две клетки были в состоянии митоза (рис. 6, Г). Границы делящихся клеток отчетливы. Они имеют правильную шарообразную форму, диаметр – до 10 мкм. Ядро обычно находится в состоянии метафазы, четко различимы нити веретена, ширина метафазной пластинки 4,4 мкм. Одновременно желточные зерна появляются и в ооцитах меньшего размера, в цитоплазме которых крупные вакуоли занимают лишь периферический участок (рис. 6, В). В этих ооцитах мельчайшие гранулы желтка концентрируются в кортикальном участке цитоплазмы между вакуолями и желточной оболочкой ооцита, здесь же располагаются мелкие вакуоли. Таким образом, ход процесса вакуолизации и первоначального накопления желтка в оогенезе черного леща отстает от классической схемы оогенеза, разработанной Б.Н.Казанским для карповых рыб (1956). Прежде всего это касается фазы полной вакуолизации (D_3), которая у этого вида отсутствует, а процессы вакуолизации цитоплазмы и накопления желтка на определенном этапе идут параллельно.



На рис. 7 (А) показан размерный состав ооцитов трофоплазматического роста в яичниках у самки на III стадии зрелости. Несмотря на различия в размерах и морфологическом состоянии, распределение имеет четкий пик, объединяющий ооциты формирующейся первой порции икры. Таким образом, уже на III стадии зрелости яичников идет обособление группы ооцитов, которые будут служить основой для обеспечения нерестового сезона.

Рис. 4. Ооцит в фазе начала вакуолизации цитоплазмы (А). Ув. об. 40 х, ок. 7 х. Яичник черного леща на стадии II–III, конец июля (Б). Основная масса половых клеток – ооциты трофоплазматического роста. Единично встречаются ооциты в фазе D_1 . Ув. об. 3,5 х, ок. 7 х

Fig. 4. Oocytes of cytoplasm vacuolation start (A). Ovary of black amur bream at II–III stages, late July (B). The main mass of sexual cells – oocytes of trophoplasmatic growth. Single oocytes are found in D_1 phase

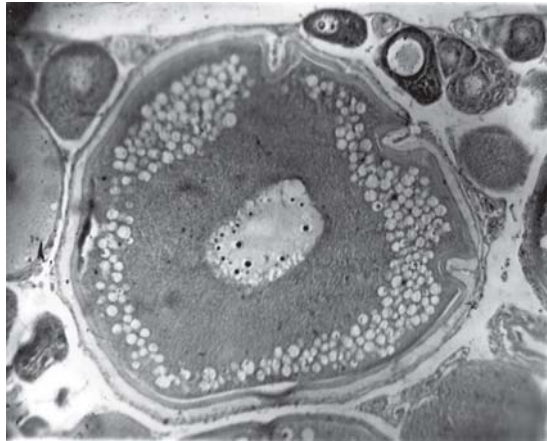
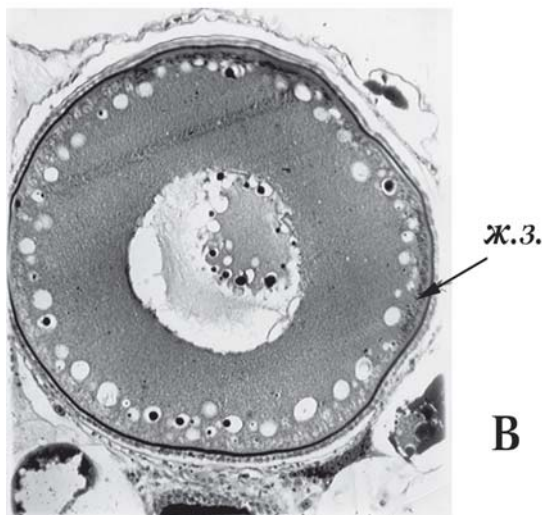
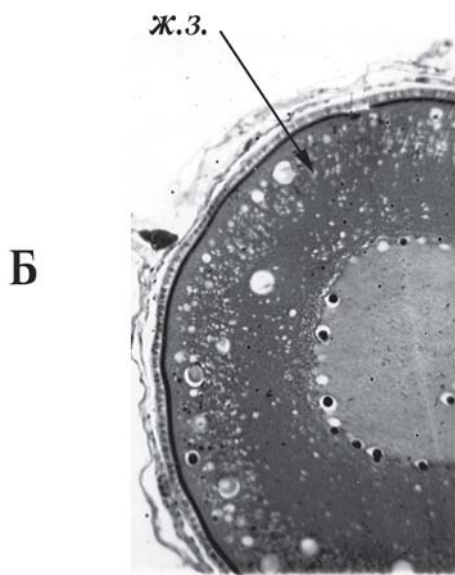
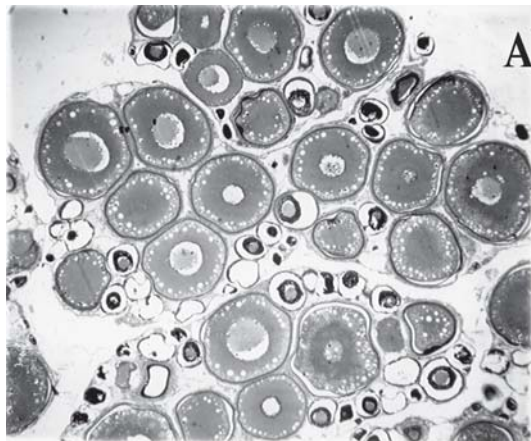


Рис. 5. Ооцит в фазе вакуолизации цитоплазмы. Аномальное формирование микропиларных отверстий. Сентябрь. Ув. об. 20 х, ок. 7 х

Fig. 5. Oocytes of cytoplasm vacuolation phase. Abnormal formation of micropylar openings. September

В третьей декаде июня в яичниках самки, выметавшей часть икры, о чем свидетельствует наличие в ткани многочисленных запустевших фолликулов, еще не подверженных процессу разрушения, содержались, помимо ооцитов резервного фонда, ооциты в разных фазах трофоплазматического роста: ооциты в фазах начала вакуолизации цитоплазмы диаметром от 157,7 до 282,2 мкм, первоначального накопления желтка диаметром от 332 до 481,5 мкм, наполненные желтком диаметром от 464,8 до 866,5 мкм (CV 28,3 %). По составу ооцитов и наличию запустевших фолликулов яичники находились на стадии зрелости VI–IV. Значительная вариабельность в размерах ооцитов, по сравнению с III стадией, набор ооцитов в разных фазах трофоплазматического роста, помимо уже выметанных, явное свидетельство тому, что вплоть до завершения IV стадии зрелости в яичниках продолжается подток ооцитов из резервного фонда в формирующийся фонд ооцитов, предназначенных для реализации. Аналогичный характер формирования потенциальной плодовитости отмечен для ряда других представителей подсемейства Cultrinae В.Н.Иванковым (1985). Как видно из размерного состава, в каждой фазе трофоплазматического роста диаметр ооцитов варьирует в сравнительно широких пределах, тогда как крайние значения диаметра ооцитов смежных фаз в ряде случаев перекрываются. Так, у самки на стадии VI–IV минимальный диаметр ооцитов, наполненных желтком (465 мкм), оказался ниже, чем максимальный диаметр ооцитов в фазе первоначального накопления желтка (481,5 мкм). По-видимому, у черного леща существует неравномерность в скорости прохождения оогенеза разноразмерными ооцитами, приводящая к тому, что созревание и вымет ооцитов происходят ускоренно, но при этом должна сохраняться разнокачественность их размерного состава, следствием которой может оказаться неравномерный рост молоди на первом году жизни. Среди ооцитов, наполненных желтком, присутствовали ооциты со смещенным от центра ядром (фаза E–F) диаметром 730–830 мкм, в то же время в ооцитах несколько большего размера (866,5 мкм) оно находилось в центре. Таким образом, и на этапе подготовки к овуляции проявляется особенность, отмеченная выше.

В наиболее крупных ооцитах, наполненных желтком (диаметр 866,5 мкм, фаза E), высота желточной оболочки 5 мкм, вторичной, или хориона, – 13 мкм, фолликулярной – 6–7 мкм. Клетки фолликулярной оболочки плотно прилегают к поверхности вторичной оболочки. Бесструктурная мембрана на данном этапе развития ооцита сильно утончается и при исследовании в световом микроскопе не выражена. Вторичная оболоч-



ка в одних участках ооцита имеет вид тонких плотно расположенных ворсинок, в других — представляет собой однородную студенистую массу, пронизанную вакуолями (рис. 8). В ряде случаев можно наблюдать, как одно состояние вторичной оболочки переходит в другое. При азановой методике вторичная оболочка окрашивается в яркий синий цвет там, где она имеет однородное строение, и в красный — там, где ворсинчатое строение.

Распределение ооцитов трофоплазматического роста по диаметру в яичниках на VI–IV стадии зрелости показано на рис. 7 (Б). Характер вариационной кривой аналогичен таковой в яичниках горбушки *Erythroculter oxucephalus* (Bleeker) на той же стадии зрелости (Курдяева, 1982).

У самцов черного леща длиной 17,0–19,5 см, массой 95–126 г семенные каналцы не сформированы. В генеративной ткани присутствуют только крупные сперматогонии диаметром до 22 мкм. У рыб длиной 27,5–29,5 см, массой 400–640 г семенники находятся на II стадии зрелости. У части рыб той же длины, отловленных в конце мая, наблюдалось массовое митотическое размножение сперматогониев, которые составляют в этот период года основу половых клеток, а из половых клеток старшей генерации присутствуют сперматоциты. По составу половых клеток половозрелые самцы в указанное время находились на III стадии зрелости.

Рис. 6. Яичник черного леща на III стадии зрелости, конец мая: **А** — общий вид яичника (ув. об. 3,5 х, ок. 7 х); **Б, В** — ооциты в фазе первоначального



б.м.
м.ф.
ж.о.
Г

накопления желтка, видны вакуоли и мелкие гранулы желтка в цитоплазме (ув. **Б** – об. 40 х, ок. 10 х, **В** – об. 20 х, ок. 10 х); **Г** – яйцевая оболочка ооцита в фазе D₄, видны желточная, фолликулярная оболочки, бесструктурная мембрана и соединительнотканная тека фолликула, вторичная оболочка не выражена (ув. об. 90 х, ок. 10 х); ж.з. – желточные зерна; ж.о. – желточная оболочка; б.м. – бесструктурная мембрана; м.ф. – митоз фолликулярной клетки

Fig. 6. Black amur bream ovary at the III stage of maturity, late May: **А** –

general view of ovary; **Б, В** – oocytes in phase of primary yolk accumulation vacuoles and small yolk granules in cytoplasm are seen; **Г** – oocyte egg membrane in D₄ phase, yolk and follicular membranes, structural membrane and connective – tissue theca of follicular are seen. The secondary mambrane isn't expressed

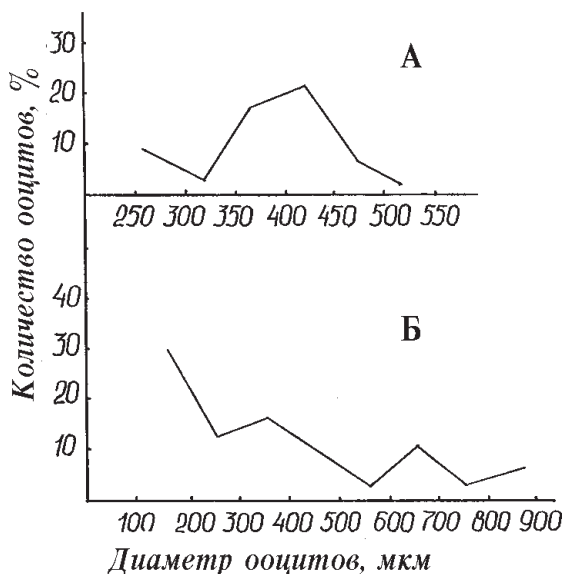


Рис. 7. Распределение ооцитов трофоплазматического роста в яичнике (**А**) на III стадии зрелости, конец мая; **Б** – на VI–IV стадии зрелости, конец июня

Fig. 7. Oocytes of protoplasmatic growth distribution in ovary (**А**) at the III stage of maturity, late May; **Б** – at the VI–IV stage of maturity, late June

В середине июня в семенниках половозрелых самцов проходит интенсивный сперматогенез. В цистах семенных канальцев содержатся сперматоциты I и II порядка, обнаруживаются сравнительно большие группы сперматид и сперматозоиды. Постепенно в канальцах располагаются сперматогонии. В конце июня исследуемые самцы имеют семенники в состоянии функциональной зрелости: сперматозоиды занимают просветы канальцев и выходят в выводной проток, в пристенном участке канальцев продолжается сперматогенез (рис. 9). В течение I–II декады июля семенники находятся в состоянии полувывоя. У одних самцов в этот период еще имеются цисты со сперматоцитами и сперматидами, у других, кроме сперматозоидов, встречаются только сперматогонии. В конце июля – начале августа в семенных канальцах присутствуют группы резорбирующихся половых клеток, невыведенные оставшиеся после нереста сперматозоиды. Отме-

чается размножение сперматогониев. В то же время в середине августа еще встречались самцы, в семенниках у которых скопления сперматозоидов были довольно значительны. Во второй половине сентября состояние семенников аналогично таковому в конце мая (II–III стадия зрелости). Отмечается массовое размножение сперматогониев.

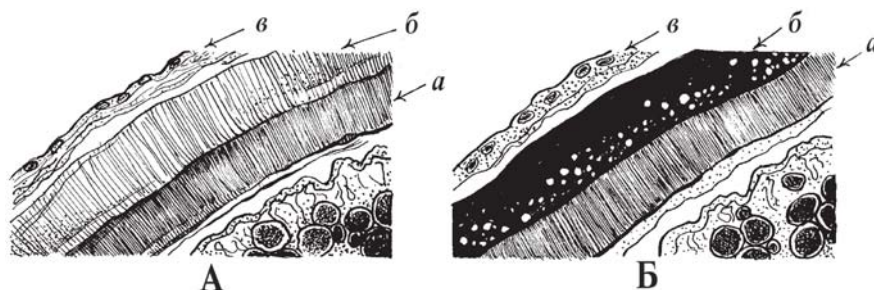


Рис. 8. Яйцевая оболочка дефинитивного ооцита (вторичная оболочка в двух (А, Б) состояниях): а – желточная оболочка, б – вторичная оболочка, в – фолликулярная оболочка

Fig. 8. Egg membrane of definitive oocyte (secondary membrane in two (A, B) states): а – yolk membrane; б – secondary; в – follicular membrane

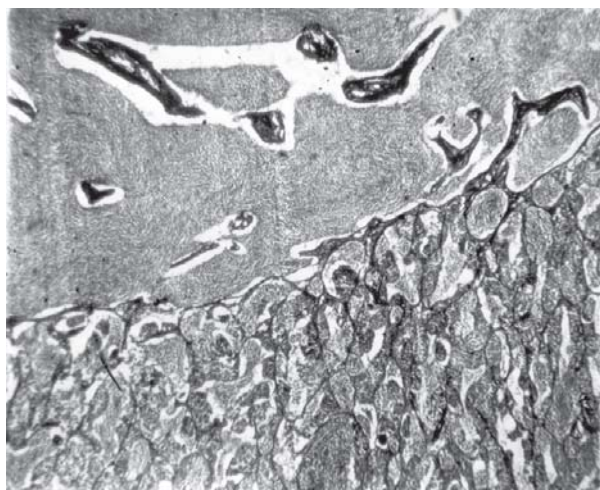


Рис. 9. Семенник черного леща в конце июня. Выводной проток заполнен сперматозоидами. В семенных канальцах идет сперматогенез. Ув. об. 20 х, ок. 7 х

Fig. 9. Black amur bream testis in late June. Efferent duct is filled with spermatozoa. Spermatogenesis occurs in efferent ductules

Данные об изменении коэффициента зрелости гонад черного леща в течение 1956–1959 гг. показывают, что в начале мая самки и самцы далеки от зрелости. Коэффициент зрелости яичников в этот период года не более 1,5–2,5 % (II, III стадии зрелости). Максимальные значения этого показателя (12–13 %) характерны для второй половины июня. Согласно записям в журнале измерения рыб, в 1959 г. уже 14 июня в уловах встречались самки и самцы на V стадии зрелости, а также особи с частично выметанными половыми продуктами на VI–IV стадии. В последнем случае (VI–IV стадия зрелости) коэффициент зрелости яичников варьировал от 2 до 6 %. Отнерестившиеся самки появляются в уловах начиная с конца июня. Аналогичные стадии зрелости гонад отмечаются и в первой декаде июля. В середине июля у отдельных самок яичники также находятся на VI–IV стадии зрелости (коэффициент зрелости 5–6 %). В то же время встречена самка со сравнительно высоким значением этого показателя, составившим 8,4 %. Со второй декады

июля в уловах начинают преобладать отнерестившиеся самки (коэффициент зрелости 1,1–2,6 %). В первой половине августа преобладает II стадия зрелости гонад. В середине августа еще встречаются самки с остаточной икрой. Коэффициент зрелости яичников в августе варьирует от 0,8 до 3,6 %. Данные по визуальной оценке зрелости гонад осенью и в начале зимы отсутствуют. Отловленная нами в конце февраля 1995 г. в Астраханском заливе оз. Ханка самка черного леща имела яичники на начальной III стадии зрелости.

Ниже приводим данные о размерном составе икры в яичниках текущей самки черного леща, отловленной 19 июня 1991 г. в районе о.Соснового на оз. Ханка. По визуальным наблюдениям, в яичниках содержалась зрелая овулировавшая икра диаметром от 1,3 до 1,9 мм и незрелая икра диаметром от 0,3 до 1,4 мм (рис. 10). Таким образом, бимодальное распределение ооцитов по диаметру, ранее отмеченное нами в яичниках у горбушки (Курдяева, 1982), верхогляда *Erythroulter erythropterus* (Bas.) (Курдяева, 1998), наблюдается и у черного леща. В отдельно взятых навесках (0,5 г) содержалось 418 шт. зрелых и значительно больше (1213 шт.) незрелых икринок. Коэффициент зрелости яичников имел сравнительно невысокое значение (3,7 %), и, следовательно, основная масса икры уже была выметана самкой.

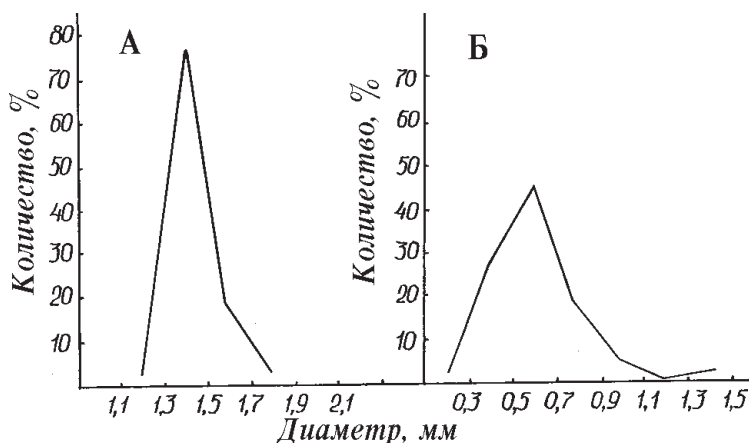


Рис. 10. Размерный состав икры в яичниках текущей самки черного леща: **А** – зрелая овулировавшая икра; **Б** – незрелая икра (19 июня 1991 г., о.Сосновый)

Fig. 10. Size composition of eggs in ovaries of spawned female of black amur bream: **A** – mature ovulatory eggs; **B** – immature eggs (June, 19, 1991, Sosnoviy Island)

Как отмечалось выше, литературные сведения по биологии черного леща, и в частности о его размножении, очень ограничены. Известно, что нерест черного леща, так же как и белого *Parabramis pekinensis* (Bas.), происходит в русле реки (Никольский, 1956). При этом, вероятно, подразумевалось, что оба вида откладывают икру в толщу воды. В оз. Ханка, по сообщениям рыбаков, белый и черный лещи нерестятся только в районе мыса Калугина, где постоянно имеется течение (Никольский, 1956). Гистологическое исследование подтвердило эти сведения лишь в отношении белого леща, у которого яйцеклетка имеет только желточную оболочку, хорион отсутствует (Макеева и др., 1965; наши данные). Подобное строение яичевой оболочки, как известно, характерно для пелагической икры. Строение яичевой оболочки черного леща, в отличие от белого, аналогично ряду других представителей подсемейства Cultrinae (монгольский краснопер *Erythroculter mongolicus* (Bas.), горбушка, уклей *Culter alburnus* (Bas.), корейская востробрюшка *Hemiculter eigenmanni*

(Jordan et Metz., мелкочешуйный желтопер *Plagiognathops microlepis* (Bleeker)), у которых в ходе оогенеза формируется вторичная яйцевая оболочка сходного строения. Сходство в строении вторичных яйцевых оболочек, с одной стороны, подтверждает систематическую принадлежность черного леща, с другой – позволяет предположить, что перечисленные виды рыб нерестятся в сходных экологических условиях. По данным Г.В.Никольского (1956), Т.В.Поповой (1951) и нашим наблюдениям, один из представителей указанного подсемейства – уклей *Culter alburnus* (Bas.), – имеющий подобный тип строения яйцевой оболочки (Иванков, Курдяева, 1973; Курдяева, 1998), откладывает икру на мягкую водную растительность, в частности на рдесты. А.П.Макеева и С.Г.Соин (1961) предполагают, что монгольский краснопер нерестится на растительном субстрате. Наблюдения за нерестом монгольского краснопера в одном из рукавов дельты р.Халхингол показали, что игры производителей происходят на быстром течении у затопленных паводками водами кустов высшей растительности (Экология..., 1985). В то же время Г.В.Никольский (1956) отмечает, основываясь, как подчеркивалось выше, на опросных данных, что монгольский краснопер, горбушка, а также верхогляд, имеющий иной тип строения яйцевой оболочки, нерестятся на песчаных косах. При разработке экологической классификации рыб амурского комплекса последнее обстоятельство, вероятно, взято за основу для занесения таких видов, как горбушка и некоторые другие представители подсемейства *Cultrinae*, в псаммофильную группу рыб, а поскольку уточненной экологической классификации с привлечением данных последних лет, касающихся вопросов размножения амурских видов, не существует, имеющаяся классификация (Крыжановский, 1948) до сих пор служит основой при решении экологических вопросов.

Подчеркивая значение морфологического строения яйцевых оболочек в систематике рыб, следует отметить, что если строение вторичной яйцевой оболочки, в данном случае у черного амурского леща, может служить систематическим признаком, позволяющим установить принадлежность его к подсемейству *Cultrinae* в пределах сем. *Syrprinidae*, то особенность развития бесструктурной мембраны на определенных этапах трофоплазматического роста ооцитов у этого вида (фазы вакуолизации цитоплазмы и первоначального накопления желтка) может служить, на наш взгляд, видовым признаком в пределах указанного подсемейства.

По характеру оогенеза на этапе трофоплазматического роста ооцитов черный лещ в общих чертах сходен с другими представителями подсемейства. Это касается прежде всего характера локализации двух типов вакуолей (крупных и мелких), различающихся морфологически и имеющих разную химическую природу, параллельно идущих процессов вакуолизации цитоплазмы и первоначального накопления желтка. Здесь мы не касаемся более тонких деталей оогенеза (высота яйцевых оболочек, размеры вакуолей, зерен желтка и др.), которые имеют, естественно, видовую специфику.

Рост резервных ооцитов у черного леща носит ярко выраженный асинхронный характер. Тот же характер роста сохраняется и на этапе формирования ооцитов к предстоящему нерестовому сезону. Асинхронный рост в конечном счете приводит к формированию двух обособленных групп ооцитов, размерный состав которых в математическом выражении дает бимодальное распределение. Тот же характер роста ооци-

тов свойствен горбушке (Курдяева, 1982) и ряду других видов подсемейства Cultrinae. После вымета первой (основной) порции икры яичники переходят на VI–IV стадию зрелости, которая характерна порционно нерестящимся видам рыб.

В половом цикле черного леща самой продолжительной является начальная III стадия зрелости. Интенсивный процесс накопления желтка в ооцитах, процессы формирования и созревания половых продуктов у самцов происходят незадолго до нереста летом: во второй половине мая – первой половине июня. Время нереста, по данным наблюдателей ТИНРО (1956–1959 гг.), нашим и литературным данным (Никольский, 1956), приходится на вторую половину июня – первую половину июля. Таким образом, черный лещ относится, как и другие представители подсемейства Cultrinae, к видам с летним нерестом.

В заключение следует отметить, что сведения, полученные Г.В.Никольским (1956), о том, что черный лещ, как и белый, нерестится только в районе мыса Калугина, где постоянно имеется течение, неверны, так как материал, добытый нами у о.Соснового и сопки Лузанова, показывает, что места нереста черного леща имеются и в других районах озера.

Литература

- Васнецов В.В.** Опыт анализа роста рыб реки Амура // Тр. Амур. ихтиол. эксп. 1945–1949 гг. – 1957. – Т. 4. – С. 7–42.
- Гинзбург А.С.** Оплодотворение у рыб и проблема полиспермии. – М.: Наука, 1968. – 358 с.
- Иванков В.Н.** Плодовитость рыб. – Владивосток: ДВГУ, 1985. – 87 с.
- Иванков В.Н., Курдяева В.П.** Систематические различия и экологическое значение строения оболочек яйцеклеток рыб // Вопр. ихтиол. – 1973. – Т. 13, вып. 6 (83). – С. 1035–1045.
- Казанский Б.Н.** Овогенез и адаптации, связанные с размножением у рыб: Дис.... докт. биол. наук. – Ленинград: ЛГУ, 1956.
- Крыжановский С.Г.** Экологические группы рыб и закономерности их развития // Изв. ТИНРО. – 1948. – Т. 27. – С. 4–114.
- Куликова Н.П.** Возрастной состав и темп роста амурских лещей *Parabramis pekinensis* (Basilewsky) и *Megalobrama terminalis* (Richardson) // Тр. Амур. ихтиол. эксп. 1945–1949 гг. – 1958. – Т. 4. – С. 133–140.
- Курдяева В.П.** Оогенез горбушки *Erythroculter oxucephalus* (Bleeker) оз.Ханка // Биол. науки. – 1982. – № 11. – С. 42–49.
- Курдяева В.П.** Закономерности размножения верхогляда *Erythroculter erythropterus* (Basilewsky) и уклея *Culter alburnus* (Basilewsky) в озере Ханка // Изв. ТИНРО. – 1998. – Т. 123. – С. 319–342.
- Макеева А.П., Попова Т.В., Потапова Т.Л.** Созревание и размножение некоторых промысловых пелагофильных рыб Амура // Вопр. ихтиол. – 1965. – Т. 5, вып. 1 (34). – С. 97–100.
- Макеева А.П., Соин С.Г.** Некоторые материалы о размножении монгольского краснопера *Erythroculter mongolicus* (Basilewsky) // Вопр. ихтиол. – 1961. – Т. 1, вып. 1 (18). – С. 149–156.
- Никольский Г.В.** Рыбы бассейна Амура. – М.: Изд-во АН СССР, 1956. – 550 с.
- Попова Т.В.** Некоторые данные о развитии уклея *Culter alburnus* (Bas.) // Тр. Амур. ихтиол. эксп. – 1951. – Т. 2. – С. 240–250.
- Ромейс Б.** Микроскопическая техника. – М.: ИЛ, 1953. – 717 с.
- Экология и хозяйственное значение рыб МНР.** – М.: Наука, 1985. – 199 с.

Поступила в редакцию 26.04.99 г.