

**МИНИСТЕРСТВО ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

**ФЕДЕРАЛЬНАЯ СЛУЖБА ПО НАДЗОРУ В СФЕРЕ
ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ**

**ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПРИРОДНЫЙ
БИОСФЕРНЫЙ ЗАПОВЕДНИК «ХАНКАЙСКИЙ»**

**ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ ВОДНО-БОЛОТНЫХ
УГОДИЙ МЕЖДУНАРОДНОГО ЗНАЧЕНИЯ:
ОЗЕРО ХАНКА**

ТРУДЫ

Второй международной научно-практической конференции

**10-11 июня 2006 г.
г. Спасск-Дальний, Россия**

**ВЛАДИВОСТОК
2006**

УДК 594(571.63+51)

Проблемы сохранения водно-болотных угодий международного значения: озеро Ханка : Труды Второй международной научно-практической конференции. — Владивосток: ООО РИЦ «Идея», 2006. — 207 с.
ISBN 5-91162-002-2

В настоящем сборнике представлены материалы Второй международной научно-практической конференции «Проблемы сохранения водно-болотных угодий международного значения: озеро Ханка». В них рассмотрены различные аспекты изучения водорослей, грибов, растений и животных, как в российском, так и китайском секторах Приханкайской низменности и на прилежащих территориях. Приведены данные по истории и перспективам развития заповедных территорий бассейна Ханки, их роли в экологическом просвещении и сохранении природной среды региона.

The problems of preservation of Wetlands of international meaning: Khanka Lake : The Proceedings of the Second International science-practical Conference. — Vladivostok, 2006. — 207 p.

In the present collection are given the materials of the Second International science-practical Conference «The problems of preservation of Wetlands of international meaning: Khanka Lake». In them considered the various aspects of studying of algae, mushrooms, plants and animals, as in Russian, and Chinese sectors of Prikhankayskaya lowland and on adjacent territories. Are given the data along history and prospects of development of reserved territories of pool of Khanka, their role at ecological enlightenment and preservation of the natural environment of region.

Редакционная коллегия:

к.б.н., доцент Ю.Н. Глущенко (ответственный редактор),
В.В. Герштейн

Утверждено к печати Научно-техническим советом государственного природного биосферного заповедника «Ханкайский»

ISBN 5-91162-002-2

© ГПБЗ «Ханкайский», 2006

ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ УКЛЕЕПОДОБНЫХ (*CULTRINAE, CYPRINIDAE*) ОЗЕРА ХАНКА

М.Е. Шаповалов, В.П. Курдяева

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр
(ТИНРО-Центр), г. Владивосток

Рассмотрены вопросы размножения уклевидных и близких к ним подсемейств рыб озера Ханка. Показано, что оогенез и половые циклы *Cultrinae* имеют характерные только для этих рыб особенности. Показано, что по морфологии оогенеза и половому циклу мелкочешуйный желтопер *Plagiognathops microlepis* (Bleeker, 1871) близок к *Cultrinae*.

Впервые название *Cultrinae* (уклевидные) было применено С.Г. Крыжановским (1947, 1949). В группу *Cultrinae* (*Xenocypris*, *Hemiculter*) он объединяет “Амурские роды мелких беловатых рыб с брюшным килем и пелагической икрой”. Г.В. Никольский (1954, 1955, 1974) возводит *Cultrinae* в ранг подсемейства, включая все роды рыб Амура (8–9), характеризующихся трехрядными зубами, пелагической икрой, обычно гладкой колючкой D, и отсутствием усиков – *Erythroculter*, *Culter*, *Hemiculter*, *Megalobrama*, *Parabramis*, *Xenocypris*, *Plagiognathops*, *Elopichthys*, включающие 11 видов. Некоторые исследователи предлагают свой взгляд на состав *Cultrinae* в системе *Cyprinidae* (Banarescu, 1967, 1972; Howes, 1981; Богущая, 1988; и др.). Последняя ревизия оставляет в нем 5 родов, названия некоторых подверглись изменениям. Четыре вида вошли в другие подсемейства (табл. 1).

Виды уклевидных характеризуются рядом общих морфологических признаков: трехрядными глоточными зубами, наличием гладкой колючки в D (у некоторых родов колючки нет). Никогда не бывает усиков. У многих рыб этой группы имеется непокрытый или покрытый чешуей киль на брюхе, хотя имеются и виды без килей. Среди уклевидных есть ценные промысловые виды (верхогляд, монгольский краснопер, лещи, желтощек), а так же виды, обладающие высокой численностью и имеющие большое значение в промысле (горбушка) и как объект питания ценных видов рыб (востробрюшки).

В настоящее время имеется ряд публикаций, более или менее детально освещающих отдельные стороны размножения уклевидных (Иванков, 1982, 1985; Курдяева, 1982, 1998, 2000, 2002; и др.).

**Современная систематика подсемейства *Cultrinae* и близких подсемейств
(Богуцкая, Насека, 1996).**

Подсемейство	Род	Вид
<i>Cultrinae</i>	<i>Chanodichthys</i>	Верхогляд – <i>C. erythropterus</i> (Basilewsky, 1855)
		Монгольский краснопер – <i>C. mongolicus</i> (Basilewsky, 1855)
		Горбушка – <i>C. dabryi</i> (Bleeker, 1871)
	<i>Culter</i>	Уклея – <i>C. alburnus</i> Basilewsky, 1855
	<i>Hemiculter</i>	Корейская востробрюшка – <i>H. leucisculus</i> (Basilewsky, 1855)
		Уссурийская востробрюшка – <i>H. lucidus</i> (Dybowski, 1872)
	<i>Megalobrama</i>	Черный амурский лещ – <i>M. mantschuricus</i> (Basilewsky, 1855)
<i>Parabramis</i>	Белый амурский лещ – <i>P. pekinensis</i> (Basilewsky, 1855)	
<i>Xenocyprinae</i>	<i>Xenocypris</i>	Подуст-чернобрюшка – <i>X. argentea</i> (Basilewsky, 1855)
	<i>Plagiognathops</i>	Мелкочешуйный желтопер – <i>P. microlepis</i> (Bleeker, 1871)
<i>Leuciscinae</i>	<i>Elopichthys</i>	Желтощек – <i>E. bambusa</i> (Richardson, 1845)
<i>Rasborinae</i>	<i>Obsariichthys</i>	Амурский троегуб – <i>O. uncistrostris amurensis</i> Berg, 1863*

* Никольским (1971) для *Cultrinae* упоминается только род.

Эти материалы, куда вошли и наши оригинальные исследования, легли в основу настоящего сообщения, цель которого – установить черты сходства и различия в биологии размножения видов, объединенных Г.В. Никольским (1950, 1956) в подсемейство *Cultrinae* с попыткой оценки правомочности выделения из данного подсемейства мелкочешуйного желтопера, подуста-чернобрюшки, троегуба и желтощека.

Материал и методика

В настоящей работе приведен анализ современной литературы по вопросам размножения уклееподобных озера Ханка и, как сравнительный материал — по р. Амур. Часть этих работ была опубликована авторами этой статьи ранее, и в них же были приведены подробные описания использованных материалов и методик их обработки. Существенные данные по биологии размножения, в частности редких видов (белого и черного амурских лещей, мелкочешуйного желтопера) были взяты из сборов ТИНРО, выполнявшихся в 40–50-е годы 20-го столетия на оз. Ханка (архивные материалы). Значительный объем материалов был собран лабораторией ресурсов континентальных водоемов и рыб эстуарных систем ФГУП «ТИНРО-Центр» в период проведения мониторинговых работ на оз. Ханка (1990–2005 гг.) с участием авторов статьи.

Результаты исследования

1. Возраст наступления половой зрелости

Возраст наступления половой зрелости уклееподобных в оз. Ханка и р. Амур приведен в табл. 2.

Таблица 2

Возраст и длина (AD, см) наступления половой зрелости уклееподобных в бассейне Амура (А), Китае (К) и оз. Ханка (Х) по нашим, архивным и литературным данным

Вид	Возраст, г							AD Мах, см	Возр. Мах, лет	Данные
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+			
Востробрюшка уссурийская	10 А 9,5 Х							17 18	6+	Никольский, 1956; Курдяева и др., 2002
Востробрюшка корейская	10,5Х							21 20	6+	Никольский, 1956; Курдяева и др., 2002
Троегуб	10 А							18	5+	Никольский, 1956
Подуст- чер- нобрюшка		13 А 23,1-А						27 28,8	6+ 6+	Никольский, 1956; Таразанов, 1998
Уклей		20 А 17,5 Х 16	25 А					33 34 41	6+ 10+	Никольский, 1956; Курдяева, 1998; наши данные
Горбушка		23 А 16,5 Х	23 Х					34 41 42,5	7+ 8+ 11+	Никольский, 1956; Курдяева, 1982; наши данные
Лещ белый		23,5 А		25 Х		32 А		55 53	15+ 12+ 9+	Никольский, 1956; Макеева и др., 1965; Рачек, 1998; наши данные
Лещ черный		40 К 27 Х			30 Х			60 58	10+ 12+	Никольский, 1956; Васильева, Макеева, 2003; наши данные
Краснопер монгольский		25,5 Х		30 А				60 54	9+ 10+	Никольский, 1956; наши данные
Мелкочешуй- ный желтопер			28 А 27 Х					70 51	13+	Никольский, 1956; Курдяева, Шкарина, 1998; наши данные
Верхогляд					40 А		60 А	100 127	14+ 14+ 14+	Никольский, 1956; Макеева и др., 1965; Константинов, 1958 Курдяева, 1998; наши данные
Желтощек			50 А	60 А				200		Никольский, 1956; Васнецов, 1958

* Текущий самец 17,5 см (AD) отловлен авторами в период нереста у р. Спасовка в 1999 г.

Для многих уклееподобных озера Ханка характерна ранняя половозрелость, несмотря на существенные видовые отличия в предельных размерах (табл. 2). Большинство видов впервые созревают по достижении половины максимального размера в возрасте 3+ лет. Только один вид — верхогляд — данной

закономерности не подчиняется. Часть особей этого вида впервые созревает в возрасте 3+, достигнув не более $\frac{1}{4}$ максимальной длины (Шаповалов и др., 2004). По внешним признакам у верхогляда при средней длине 21 см в возрасте 2+ гонады находятся на I стадии зрелости, при средней длине 26 см – на II стадии.

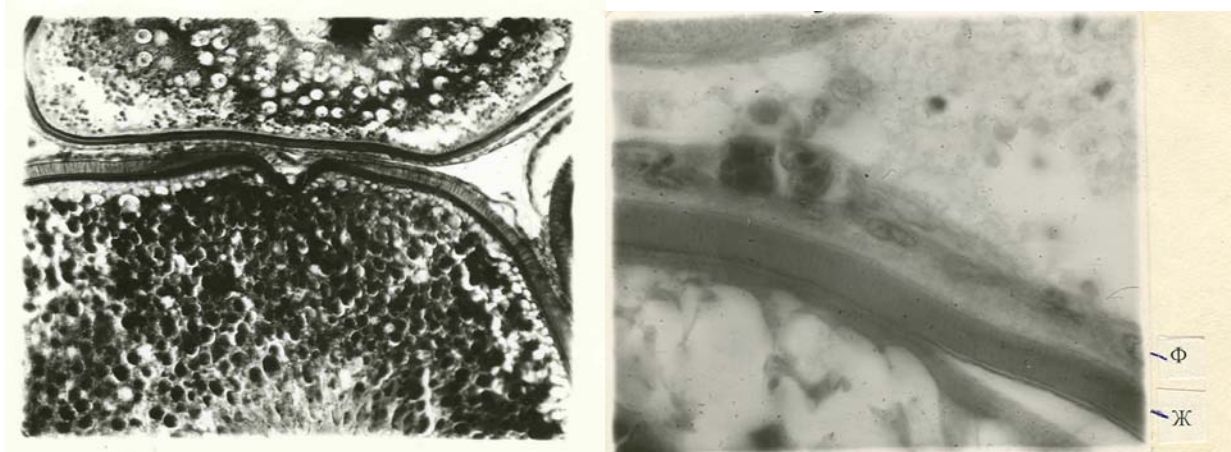
Гистологические исследования показывают, что процесс развития яичников происходит настолько быстро, что в яичниках среди основной массы ооцитов ювенильной фазы развития (фаза В по Мейену, 1939) появляются ооциты в фазе однослойного фолликула (фаза С) и начальной стадии вакуолизации цитоплазмы (фаза D₁ по Казанскому, 1956). Подобное состояние яичников можно рассматривать как стадия зрелости I–II–III. Данную картину наблюдали у особей верхогляда при длине 29–33 см (Курдяева, 1998), хотя другие особи той же длины имели гонады на I стадии зрелости.

Надо отметить, что подобная особенность характерна для других уклееподобных. Например, у самок мелкочешуйного желтопера при размерах от 18 до 25 см в яичниках присутствует комплекс половых клеток, характерный для ювенальных особей. Морфологическим критерием перехода яичников на II стадию зрелости у желтопера (длина самок 25–27 см) служит появление в яичниках ооцитов на завершающих этапах протоплазматического роста фазы С (Курдяева, Шкарина, 1998). Созревание самок мелкочешуйного желтопера отмечается при длине 27,0–32,5 см. У рыб указанных размеров, отловленных в начале июля, августе и октябре, в яичниках обнаружены одиночные ооциты начальной фазы трофоплазматического роста (D₁), тогда как основную массу составляют ооциты протоплазматического роста.

Если судить по размерам самок, при которых осуществляется переход яичников из ювенального состояния на II стадию зрелости и по размерам, при которых в яичниках появляются первые ооциты ранних стадий трофоплазматического роста (фаза D₁, III стадия), то видно, что стадия зрелости II у этих рыб в цикле развития яичников кратковременна. То же характерно и для самцов (Курдяева, 2002). Описанное состояние яичников наблюдалось и у черного леща (Курдяева, 2000).

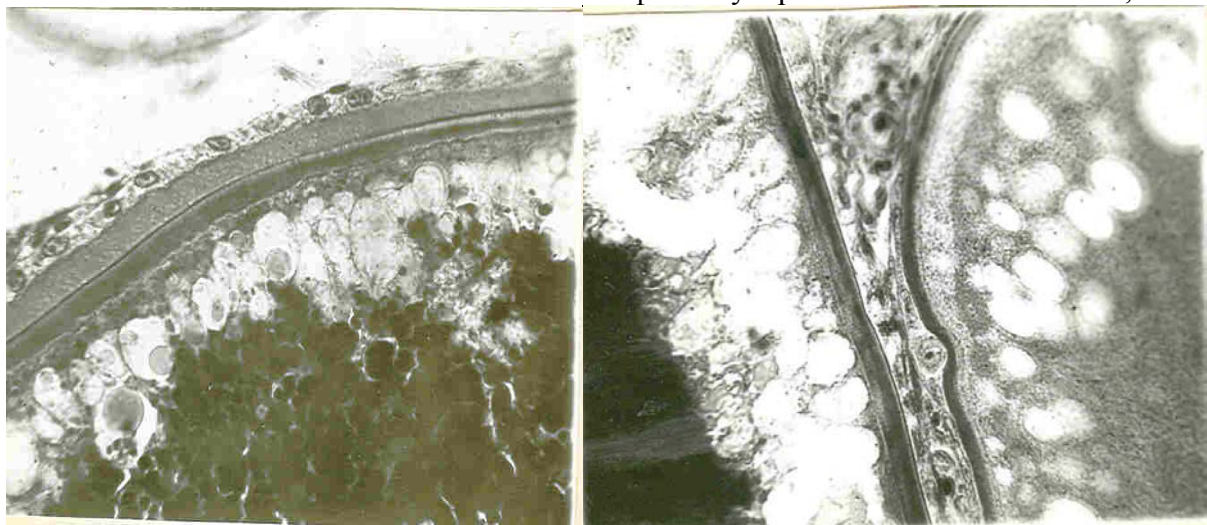
С особенностью развития половых клеток связана ранняя половозрелость, отмеченная у самок верхогляда и существующая разнокачественность – одни самки длиной 23–25 см в период нереста имеют гонады на ювенальной стадии развития, другие – на IV стадии. По нашим данным верхогляд оз. Ханка созревает в диапазоне длины от 22 (редко меньше) до 50 см и в возрасте 3+ — 6+ лет. Наблюдателями ТИНРО в 40-х годах 20-го века отмечалось, что часть популя-

ции верхогляда длиной 28–40 см (средняя 29 см), отловленных у р. Спасовка и у р. Сунгача в конце июня 1947 г. была представлена зрелыми особями на IV–V и V стадиях зрелости (Курдяева, 1998). Анализ размерного состава нерестующей части популяции показал, что имеется две четко разграниченные группы половозрелых рыб – 22–40 см и 40 см и более (рис. 1).



А. Ооцит горбушки. Ув. 20 об., 10 ок.

Б. Ооцит верхогляда. Ж – желточная оболочка
Ф – фолликулярная оболочка. Ув. 90 об., 15 ок.



В. Ооцит корейской вострорюшки.
Ув. 90 об., 7 ок.

Г. Ооцит уссурийской вострорюшки
Ув. 90 об., 7 ок.

Рис. 1. Строение яйцевых оболочек у ряда видов уклееподобных

Показано (Шаповалов и др., 2004), что для верхогляда в озере Ханка характерно наличие «тугорослых» особей, чья доля на нерестилищах составляет 16–21 %. Если допустить, что указанная выше закономерность созревания рыбы при достижении половины максимальной длины верна и для верхогляда, то максимальная длина рыбы, созревшей при длине 22–25 см, будет 45–50 см, а созревшей в 40–50 см — 80–100 см? Становится неясным, достигнут ли особи верхогляда, созревающие при длине 23–25 см, предельных размеров 100–120 см

или предельная длина их не превысит 50 см. Данный вопрос требует дополнительных исследований.

Размерный состав ооцитов протоплазматического роста у неполовозрелых и половозрелых самок уклееподобных представлен в табл. 3.

Таблица 3

Размеры ооцитов протоплазматического роста на разных стадиях зрелости рыб подсемейства *Cultrinae* (Курдяева, 1982, 1998, 2000, 2002)

Размерный состав ооцитов протоплазматического роста (резервные ооциты) у неполовозрелых рыб					
Вид	Длина AD, см	Диаметр ооцитов, мкм			
		Min	M	Max	CV
Верхогляд	16–34	19,8	57,5	290,5	40,1
Уклей	10,7–18,0	16,6	73,8	207,5	44,6
Горбушка	7–11	21,4	43,4	74,2	33,2
Лещ черный	17,0–29,5	19,8	54,3	157,7	36,6
Размерный состав ооцитов протоплазматического роста (резервные ооциты) у половозрелых рыб					
Верхогляд	34–68	18,2	115,3	240,7	47,6
Уклей	22–26	23,1	102,5	282,8	52,2
Горбушка	24–38	24,9	95,9	232,4	42,8
Лещ черный	31,5–42,0	20,7	94,4	257,3	46
Уссурийская востробрюшка	12–18	16,6	94,2	199,2	41,5
Размерный состав ооцитов трофоплазматического роста у половозрелых рыб					
Верхогляд	34–68	207,5	307,3	738,7	14,5
Уклей	19–28	182,6	418,7	1004,3	16,4
Лещ черный		150	515	880	
Уссурийская востробрюшка	12,4–17,0	124,5	300,7	664	17,7

У ювенальных рыб старшая генерация половых клеток – ооциты протоплазматического (малого) роста со средним диаметром 43,4–73,8 мк. У половозрелых рыб средние значения диаметра ооцитов протоплазматического роста возрастают в 2–3 раза и пределы их варьирования сходны в разные периоды года.

Таким образом, для уклееподобных в связи с ранней половозрелостью характерна многовозрастная структура половозрелой части стада. Учитывая предельный возраст, половозрелая часть стада верхогляда в Ханке представлена 12 возрастными категориями, востробрюшек – шестью. Неполовозрелая часть представлена 1–2 возрастными группами.

Возраст массового полового созревания неодинаков. По-видимому, у востробрюшек он наступает раньше, у верхогляда – позже. Верхогляд оз. Ханка в массе созревает по достижении длины 40 см в возрасте 4+ лет. При длине 40–50 см неполовозрелые рыбы встречаются единично. В целом же виды уклееподоб-

ных можно разделить на коротко- и среднецикловых. Короткоцикловыми считаются востробрюшки, троегуб и подуст-чернобрюшка. Желтощека, по видимому, можно отнести к длинноцикловым видам, однако данных о его предельном возрасте мы не имеем.

2. Специфика окраски яиц

Окраска яйцеклеток у рыб подсемейства *Cultrinae* имеет свои особенности. По нашим данным, у большинства типичных уклееподобных цвет яиц варьирует от белесого (горбушка) до ярко голубого (мелкочешуйный желтопер (Курдяева, Шкарина, 1998), белый лещ (Никольский, 1956)). У верхогляда, монгольского краснопера, черного леща цвет зрелых гонад серо-голубой. У троегуба – зеленоватый, как и у других пелагофилов, серый цвет яиц характерен для подуста-чернобрюшки (Никольский, 1956).

3. Строение яйцевых оболочек

Известно, что строение яйцевых оболочек может служить важным диагностическим признаком (Иванков, Курдяева, 1973; Дроздов, Иванков, 2000; и др.). Современные исследования и наши наблюдения показывают, что у рыб подсемейства *Cultrinae* существует два основных типа строения яйцевых оболочек: у субстратофилов в оогенезе формируется вторичная яйцевая оболочка, у пелагофилов таковая отсутствует. К первой группе относятся монгольский краснопер, горбушка, уклея, корейская востробрюшка, черный лещ, мелкочешуйный желтопер. Ко второй – верхогляд, белый лещ, уссурийская востробрюшка, подуст-чернобрюшка, желтощек, троегуб.

Характерной особенностью является то, что строение вторичной яйцевой оболочки у всех субстратофилов, в том числе у черного леща и мелкочешуйного желтопера имеет абсолютное сходство. На гистологических срезах она выглядит двояко: или имеет вид тонких густо расположенных ворсинок, или имеет студнеобразное бесформенное строение. Нередко можно наблюдать на срезе через один и тот же ооцит, как одно состояние переходит в другое. Двойственное строение вторичной оболочки у уклееподобных с клейкой икрой позволяет дать ей название ворсинчато-студенистой; ранее ее называли студенистой (Иванков, Курдяева, 1973) или ворсинчатой (Иванков, 1985). По сравнению с типичными фитофилами (амурский сазан, карась), имеющими сравнительно тонкую вторичную оболочку (Иванков, Курдяева, 1973), вторичная оболочка субстратофилов у уклееподобных значительно более развита. У горбушки на срезах она иногда достигает 29 мкм (Курдяева, 1982), у черного леща – 13 мкм (Курдяева, 2000). В

процентах от диаметра ооцита толщина хориона + желточная оболочка составляет у горбушки – 3,5 %, у корейской востробрюшки – 2,1 %, у укляя – 2,3 %, у монгольского краснопера – 3,4 % (Иванков, Курдяева, 1973).

Что касается пелагофилов, то у них имеется только первичная или желточная оболочка, а вторичная отсутствует, что не дает возможности оценивать принадлежность к тому или иному подсемейству. При этом толщина желточной оболочки у уклееподобных (включая пелагофилов) составляет 0,5–0,9 % от диаметра ооцита (Иванков, Курдяева, 1973).

Следует обратить внимание на специфику строения яйцевой оболочки у черного леща. В отличие от других, родственных ему видов, в процессе оогенеза в ооцитах от фазы завершеного протоплазматического роста (фаза С по Мейену, 1939) или превителлогенеза (Казанский, 1956) до фазы начала накопления желтка (фаза D₄) (Казанский, 1956) очень четко выражена бесструктурная мембрана, расположенная на границе между первичной и вторичной оболочками. Ее высота достигает здесь 1,6 мкм. Подобный развитый, хорошо видный морфологический признак можно рассматривать как видовой, свойственный в пределах подсемейства только черному лещу. В дальнейшем, в процессе роста ооцита бесструктурная мембрана утончается и становится невидимой в световой микроскоп, как у большинства видов рыб. Фрагменты строения яйцевых оболочек у ряда видов уклееподобных показаны на рис. 1.

4. Морфология ооцитов на начальных этапах трофоплазматического роста. Специфика вакуолизации цитоплазмы и первоначального отложения желтка (фазы D₂, D₄ по Б.Н. Казанскому (1956))

Сразу отметим, что фаза D₃ или полной вакуолизации (Казанский, 1956), когда вакуоли заполняют всю цитоплазму до ядра не характерна для уклееподобных (Курдяева, 1982, 2002). Желточные зерна появляются в цитоплазме при незавершенной вакуолизации и даже в ооцитах, имеющих лишь один ряд крупных периферических (полисахаридных) вакуолей. Последнее чаще наблюдается в так называемых догоняющих ооцитах, когда отдельные фазы роста (например, фаза D₂ – вакуоли достигают центральной части цитоплазмы) выпадают, а ооцит не достигает своего дефинитивного размера (гетерохронный рост).

Именно в период вакуолизации цитоплазмы и первоначального отложения желтка наиболее ярко проявляется специфика вида, тогда как в ооцитах заполненных желтком различия менее выражены.

Размеры, форма, характер расположения вакуолей, место появления желточных зерен, их форма в фазах D₂ и D₄ у разных видов уклееподобных имеют

видовую специфику. Тонкости внутреннего строения ооцитов на данном этапе точно описать невозможно, здесь нужна наглядность. Можно лишь констатировать, что абсолютного сходства нет ни у одного вида. Общее заключается в направленности процесса вакуолизации и накопления желтка – от периферии к центру, как у других видов карповых, а так же в том, что после возникновения крупных периферических полисахаридных вакуолей появляются мелкие вакуоли иной природы, в которых накапливается желток (рис. 2).

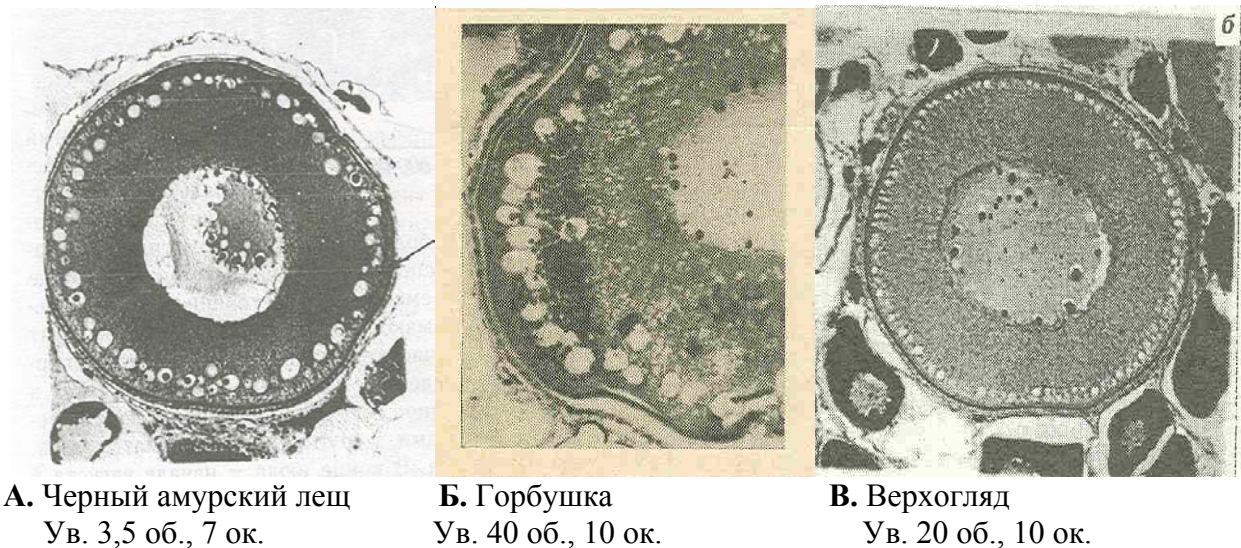


Рис. 2. Морфология ооцитов на начальных этапах трофоплазматического роста

Среди уклееподобных по морфологии оогенеза явно выделяется подуст-чернобрюшка. Одной из основных особенностей этого вида является характер вакуолизации цитоплазмы и первоначального накопления желтка (Курдяева, Шкарина, 1998).

5. Специфика протоплазматического роста ооцитов (фазы В, С, по В.А. Мейену (1939))

Протоплазматический рост ооцитов редко рассматривается исследователями, так как считается, что здесь нет специфики, морфология однообразна. Нами проанализирована динамика протоплазматического роста ооцитов у ювенильных, впервые созревающих и половозрелых особей типичных представителей уклееподобных – горбушки, уклея, монгольского краснопера, верхогляда, ханкайской востробрюшки. Результаты исследования динамики протоплазматического роста уклееподобных приведены в табл. 3.

Характерным для рассматриваемых видов является то, что типичная II стадия зрелости яичников, когда ооциты завершено протоплазматического роста (фаза С по Мейену, 1939) преобладают, как это отмечается у рыб с синхрон-

ным ростом ооцитов и единовременным икрометанием, не наблюдается. Идет постепенное вычленение этих ооцитов (отдельные вырываются в росте) и вскоре появляются ооциты, вступившие в следующую фазу – D₁ (начала вакуолизации цитоплазмы, один ряд периферических вакуолей). Подобное состояние яичников можно обозначить как стадия зрелости I–II–III, т.е. налицо асинхронный характер роста ооцитов при переходе яичников из I во II и далее в III стадию зрелости (Курдяева, 2000).

В течение года средний диаметр ооцитов протоплазматического роста (или резервных) у половозрелых уклееподобных рыб остается постоянной величиной. Таким образом, 9 мес в году гонады у этих рыб находятся в состоянии покоя (II–III). В период активного гаметогенеза и посленерестового восстановления гонад асинхронно возобновляется пополнение самих резервных ооцитов, их рост и переход к трофоплазматическому росту.

6. Специфика трофоплазматического роста

В.Н. Иванков (1982, 1985) отмечает, что у рыб из подсемейства Cultrinae, в отличие от других, формирование плодовитости происходит вплоть до завершения IV стадии зрелости, т.е. идет постоянное пополнение ооцитов трофоплазматического роста за счет резервных. По нашим наблюдениям, переход ооцитов из фазы завершеного протоплазматического роста (фаза C) в фазу начала вакуолизации цитоплазмы (фаза D₁), т.е. к трофоплазматическому росту может происходить и в дальнейшем, захватывая и начало нереста.

Для типичных представителей уклееподобных характерен ярко выраженный асинхронный рост ооцитов, формирующих потенциальную плодовитость вида. Максимальный коэффициент вариации для ооцитов всех фаз трофоплазматического роста в одном яичнике достигает 28–30 % (Курдяева, 1982) (табл. 3).

7. Характер нереста

Данные литературы о характере нереста уклееподобных противоречивы. Одни исследователи считают, что такие виды как верхогляд, монгольский краснопер, уклей, горбушка, уссурийская и корейская востробрюшки являются порционно нерестующими и насчитывают у них до трех и более порций икры (Никольский, 1956; Иванков, 1982). Другие (Макеева и др., 1965) сообщают, что верхогляд и белый лещ в Амуре нерестятся единовременно, хотя отмечают, что некоторая асинхронность в росте ооцитов имеется.

Результаты наших исследований показывают, что для типичных представителей Cultrinae характерен потенциально двухпорционный нерест. Графики

распределения икры по диаметру на заверенной IV стадии зрелости яичников обычно у них имеют бимодальный характер. Первая, основная порция икры содержит до 85 % яйцеклеток (Иванков, 1985). Для них характерны переходные состояния яичников – II–III, III–IV, IV–V, VI–IV, VI–III как у порционно нерестящихся видов.

У подуста-чернобрюшки график распределения икры по диаметру в яичниках на IV стадии зрелости имеет одну вершину, что дает основание считать его единовременно нерестующим. У черного леща в яичниках на V стадии содержатся зрелые (прозрачные) и незрелые яйцеклетки; то же у верхогляда (на V стадии). Однако у молодых самок верхогляда в яичниках содержится лишь одна порция икры (графики одновершинны). У мелкочешуйного желтопера в яичниках на III стадии распределение икры по диаметру так же дает одну вершину, содержащую однако только 84 % ооцитов, и, по мнению авторов (Курдяева, Шкарина, 1998), она будет являться основой первой порции икры.

8. Места и сроки нереста уклееподобных

Сроки нереста уклееподобных в бассейне Амура и оз. Ханка практически совпадают и приурочены к прогреву вод до 19–22 °С, что несомненно указывает на южное происхождение группы. Пелагофилы в р. Амур нерестятся в русле и притоках. В оз. Ханка нерест пелагофилов и субстратофилов происходит на косах около устьев рек, либо на мысах, где существуют течения. Так, в частности, горбушка, монгольский краснопер и верхогляд нерестятся на западном побережье у о. Сосновый в районе устья р. Комиссаровки, а у восточного берега – в районе устья р. Спасовка. По устным сообщениям рыбаков нерест верхогляда происходит и в южной части озера на мысах Калугина и Спасском. Основные места нереста черного и белого лещей в озере – мыс Калугина, хотя текущие особи черного леща встречались нам в районе о. Сосновый и в Платоновском заливе (северо-западная зона озера).

Ранее нами (Курдяева, 2000) обсуждался вопрос правомочности отнесения уклееподобных – субстратофилов к псаммофильной группе (Крыжановский, 1951). По наблюдениям многих современных исследователей эти виды являются фитофилами, так как откладывают икру на растительность (Попова, 1951; Никольский, 1956; Макеева, Соин, 1961; Макеева, 1972; Экология ..., 1985).

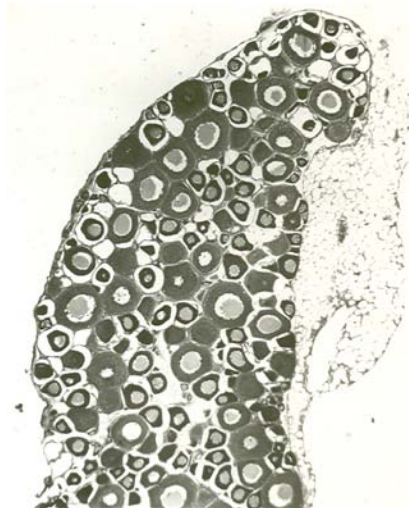
В то же время личинки этих рыб обладают свойствами как фитофильных рыб, так и пелагофильных. На примере уклея (Попова, 1951) показано, что ряд признаков роднит его с фитофильными рыбами: клейкость оболочки, маленькое превителлиновое пространство, сравнительно позднее вылупление эмбрио-

на из оболочки, наличие органов приклеивания, позднее начало самостоятельного питания, позднее рассасывание желточного мешка.

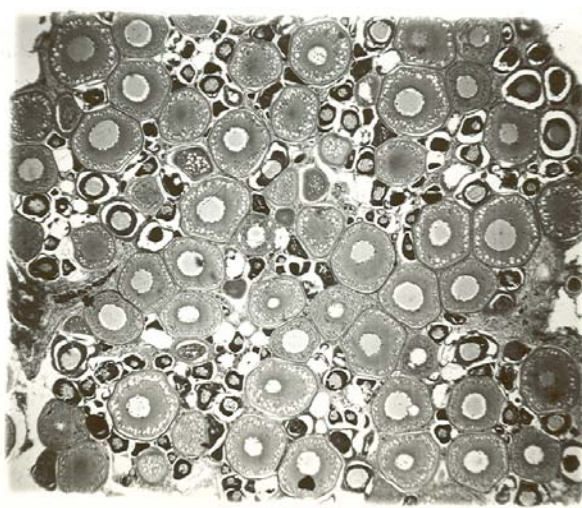
Характерными признаками, сближающими укля с пелагофильными рыбами являются особенности закладки меланина и расположение меланофоров и их позднее появление, а так же слабое развитие кровеносной системы.

9. Годичный цикл развития яичников у половозрелых самок *Cultrinae*

В годовом цикле развития яичников у верхогляда, горбушки, укля, монгольского краснопера, ханкайской и корейской востробрюшек преобладает начальная III стадия зрелости (II–III, реже III), длящаяся осень, зиму и весну следующего года вплоть до середины мая (рис. 3, А, Б). Коэффициент зрелости яичников в этот период достигает не более 2 %. С середины мая после прогрева воды в оз. Ханка до 15 °С рост ооцитов возобновляется. В короткие сроки (к концу мая) яичники переходят на стадию III–IV, а затем и на IV (рис. 3, В).



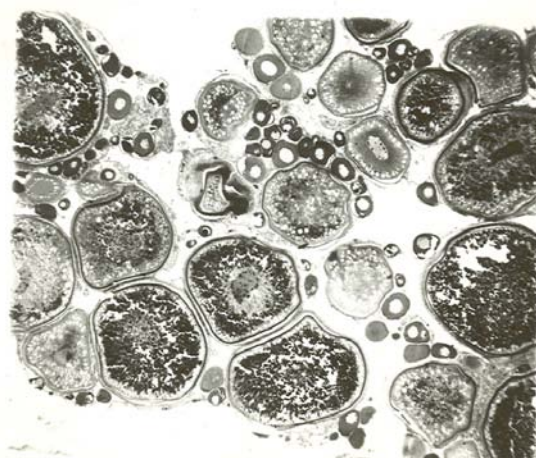
А. Яичник уссурийской востробрюшки, II стадия зрелости. Ув. 20 об., 20 ок.



Б. Яичник укля, III стадия зрелости. Ув. 3,5 об., 7 ок.



В. Яичник горбушки, IV стадия зрелости. Ув. 20 об., 10 ок.



Г. Яичник горбушки, VI – IV стадия зрелости. Ув. 3,5 об., 7 ок.

Рис. 3. Годичный цикл развития яичников уклееподобных

Таким образом, IV стадия оказывается весьма краткой в цикле развития яичников. Коэффициент зрелости (КЗ) на IV стадии достигает максимального значения уклея — 17,3–18,7 %, у верхогляда — 4–11 %, у горбушки — до 11,3 %, у уссурийской востробрюшки — 11–13 %, у корейской востробрюшки — 8,5 %.

У перечисленных видов нерест начинается с 20-х чисел июня, хотя в отдельные годы может начинаться в середине июня. Индивидуальный нерест краток за счет быстрого созревания икры в основной (первой) порции. Отнерестившиеся особи появляются уже в конце июня (рис. 3, Г). Растяннутость нерестового периода обусловлена не дружным нерестом особей в популяциях, что наблюдается у уклея, горбушки, востробрюшек, нерест которых продолжается до 20-х чисел июля.

Половой цикл подуста-чернобрюшки и мелкочешуйного желтопера отличается тем, что уже осенью яичники этих видов находятся на III стадии зрелости. КЗ этих видов (3 %) выше, чем у других видов в этот период. Нерестовый период у подуста-чернобрюшки начинается раньше (текучих рыб наблюдали 13 июня, то же отмечает Г.В. Никольский (1956)). У мелкочешуйного желтопера сроки начала нереста те же, что и у других уклееподобных: конец июня — начало июля (отнерестившаяся самка отмечена 20 июня), половой цикл этого вида во многом схож с таковым горбушки (Курдяева, Шкарина, 1998) и других *Cultrinae*. У черного амурского леща так же отмечается продолжительное нахождение яичников на начальной III стадии зрелости. Сроки нереста типичны для уклееподобных — середина июня — июль. Половой цикл белого леща подобен таковому черного.

10. Годичный цикл развития семенников

Годичный цикл развития семенников у изученных нами видов рыб подсемейства *Cultrinae* можно разделить на несколько периодов (по: Курдяева, 2002):

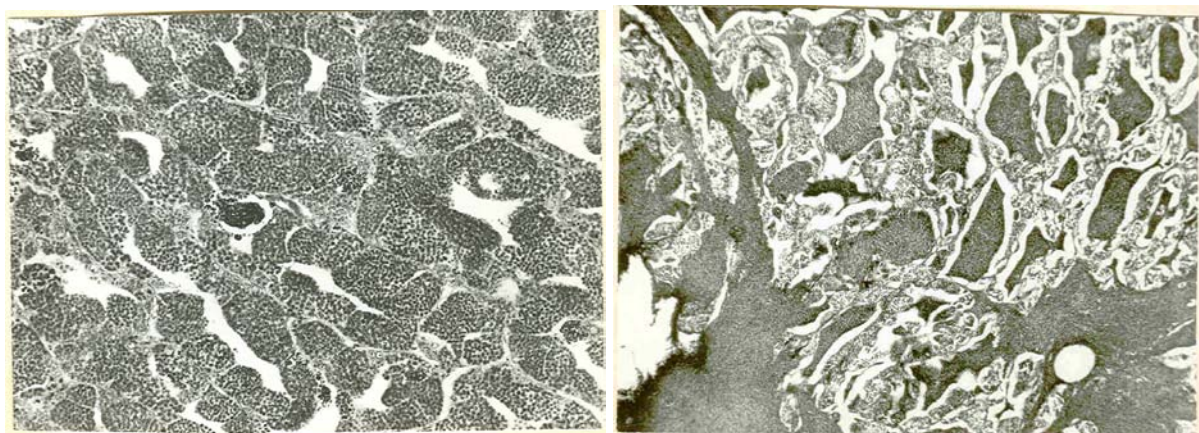
1. Восстановительный — а) вторая половина июля — август; температура воды в оз. Ханка 22–24 °С; процесс резорбции и фагоцитоза сперматоцитов, сперматид, сперматозоидов, оставшихся после окончания нереста; половые клетки проходят периоды размножения, частично роста (сперматогонии, сперматоциты I порядка); преобладает процесс резорбции; VI–II, II, II–III стадии зрелости; б) сентябрь — середина октября; температура воды в оз. Ханка 16–8 °С; те же процессы, преобладает процесс размножения сперматогоний; II–III, III стадии зрелости;

2. Период покоя — конец октября — начало мая; температура воды в оз. Ханка 0–+4 °С; клеточный состав аналогичен таковому в октябре; блокирова-

ние функциональной активности семенников под действием низких температур;

3. Преднерестовый — вторая половина мая — первая половина июня; температура воды в оз. Ханка 17–19 °С; половые клетки проходят периоды размножения, роста, созревания, формирования; III, III–IV, IV стадии зрелости (рис. 4, А);

4. Нерестовый — вторая половина июня — июль; температура воды в оз. Ханка 21–23 °С; созревание половых клеток, формирование сперматозоидов, выведение половых продуктов, в конце периода — процессы резорбции половых клеток и размножение сперматогоний. IV–V, V, VI–IV, V–VI, VI стадии зрелости (рис. 4, Б).



А. Семенник уклея, III стадия зрелости.
Ув. 20 об., 7 ок.

Б. Семенник белого амурского леща, VI–IV стадия зрелости. Ув. 20 об., 7 ок.

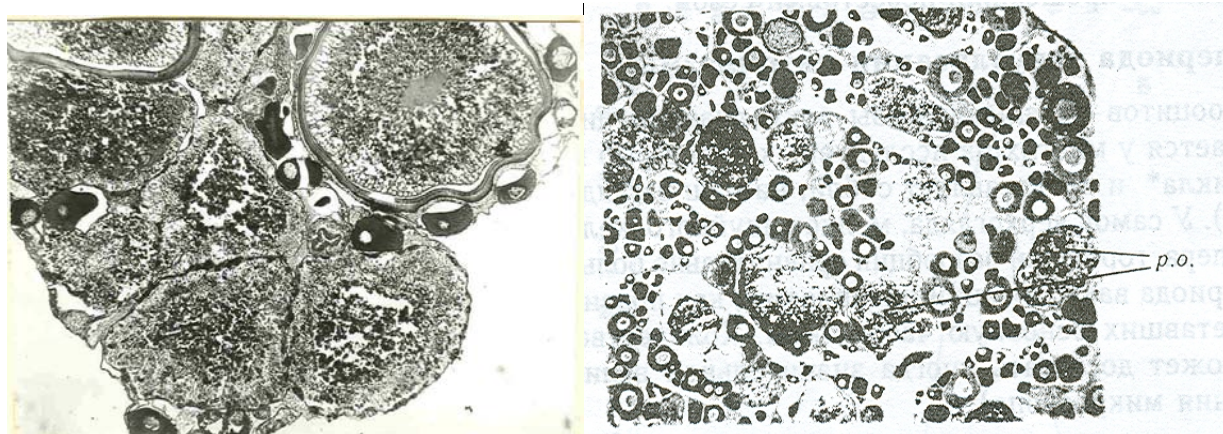
Рис. 4. Годичный цикл развития семенников уклееподобных

В годовом цикле развития семенников у верхогляда, горбушки, монгольского краснопера, черного леща, уклея, востробрюшек преобладает начальная III (II–III) стадия зрелости, продолжающаяся с осени и до середины мая следующего года. Характер сперматогенеза и половых циклов самцов перечисленных видов аналогичен таковому у сырты *Vimba vimba* L (Буцкая, 1955). К началу нереста сперматогенез у них завершается только в части цист, остальные дозревают в период нереста. Таким образом, самцы уклееподобных являются порционно нерестящимися (Курдяева, Шкарина, 1988; Курдяева, 2002).

11. О резорбции ооцитов

В половом цикле уклееподобных отмечается такое явление как резорбция ооцитов. Выделяют очаговый, рассеянный и массовый типы резорбции ооцитов. Очаговая резорбция наблюдается редко (группы резорбирующихся ооцитов протоплазматического роста встречены в яичниках уссурийской востробрюшки).

Рассеянная резорбция характерна для начальной фазы (D_1) трофоплазматического роста и может встречаться в разные месяцы года. Массовая резорбция всех ооцитов трофоплазматического роста в яичниках на IV стадии явление редкое. Отмечено у отдельных самок уссурийской востробрюшки, горбушки (рис. 5, А).



А. Яичник горбушки. Резорбция ооцитов старшей генерации на IV стадии зрелости. Ув. 3,5 об., 15 ок.

Б. Яичник монгольского краснопера. Резорбция остаточных желтковых ооцитов; *p.o.* – резорбирующиеся ооциты. Ув. 3,5 об., 7 ок.

Рис. 5. Резорбция ооцитов уклееподобных

Характерным для типичных уклееподобных является резорбция так называемых «догоняющих» ооцитов, образующих последнюю (вторую) порцию икры (Курдяева, Шаповалов, 2002). Данный вывод подтверждается и другими авторами (Семенченко, Переводчикова, 2005).

Иной вывод делает В.Н. Иванков (1982, 1985). По его данным наблюдаемое им сокращение плодовитости отмечается на IV–V стадии зрелости, т.е. происходит резорбция части ооцитов, закончивших трофоплазматический рост, т.е. дефинитивных.

12. Посленерестовая регенерация гонад

У большинства видов уклееподобных посленерестовый восстановительный период приходится на самое теплое время года – вторую половину июля – август. Этот процесс протекает быстро вследствие высоких температур, ускоряющих процесс. Так, уже со второй половины августа появляются особи с яичниками на II–III стадии зрелости (Курдяева, 1998; Курдяева, Шкарина, 1998; и др.). С этого момента начинается повторный цикл развития гонад. Но он блокируется низкими температурами. У самцов резорбция остаточных семенных клеток происходит более длительное время (отмечена в семенниках в сентябре, октябре и ноябре) (Курдяева, 2002).

Заключение

Рассматриваемые нами виды подсемейства *Cultrinae* имеют много общих черт, касающихся их репродуктивной биологии. Основную массу составляют среднецикловые рыбы с продолжительностью жизни 8–14 лет. Есть несколько короткоцикловых видов, обладающих в оз. Ханка высокой численностью. В большинстве случаев половое созревание происходит при достижении половины максимальной длины. При этом для оз. Ханка часто отмечается более ранний возраст созревания.

В популяции верхогляда в оз. Ханка, по-видимому, существует некий внутривидовой механизм, обуславливающий наличие тугорослой (а возможно и «скороспелой») формы как адаптации, направленной на сохранение численности и более полного освоения экологического пространства.

Для оценки систематических отношений большое значение имеет строение ооцитов и принцип формирования плодовитости, как наиболее консервативные признаки, в большой степени отражающие филогенетические отношения в родственных группах (Иванков, 1987). При этом даже цвет икры может иметь значение (Гавренков, Свиридов, 2003). Анализ наших и литературных данных показывает, что в основном цвет икры уклееподобных варьирует от голубого до серо- и бледно-голубого (белесого). Цвет икры подуста-чернобрюшки иной — типичный серый (Курдяева, Шкарина, 1998).

Строение яйцевых оболочек – один из важных систематических признаков (Иванов, 1956; Иванков, Курдяева, 1973; Дроздов, Иванков, 2000; и др.). Среди уклееподобных распространено два типа икрометания – пелагическое и на субстрат. У субстратофильных *Cultrinae* в оогенезе формируется вторичная оболочка – хорион, у пелагофильных она отсутствует. Наличие мощной вторичной ворсинчато-студенистой оболочки является специфическим признаком уклееподобных (Иванков, Курдяева, 1973). Именно такой тип строения вторичной оболочки характерен для мелкочешуйного желтопера.

Отсутствие вторичной оболочки у ооцитов пелагофильных уклееподобных рыб (в том числе подуста-челнобрюшки) в данном случае не является систематическим признаком. Морфология ооцитов на начальных этапах трофоплазматического роста различна и, как правило, видоспецифична, но не может рассматриваться как таксономический признак уровня подсемейства.

Протоплазматический рост ооцитов рассматриваемых видов не показывает какой-либо специфичности. Для всех уклееподобных, включая мелкочешуйного желтопера на этом этапе характерен асинхронный рост ооцитов, что является причиной отсутствия типичной для других карповых II стадии зрелости, а со-

стояние гонад оценивается как стадия зрелости I–II–III. В этом отношении подуст-чернобрюшка явно отличается: его гонады уже осенью находятся на III стадии зрелости и КЗ выше, чем у *Cultrinae*.

Дальнейшее развитие ооцитов обладает рядом особенностей, характерных только для уклееподобных. Формирование потенциальной плодовитости в этой группе рыб идет асинхронно вплоть до конца нерестового периода. Своеобразный принцип формирования конечной плодовитости был известен и ранее (Иванков, 1985), однако позднейшие исследования позволили получить более полное представление об этом важнейшем процессе.

По В.Н. Иванкову (1985) максимальный уровень потенциальной плодовитости у уклееподобных устанавливается к IV стадии зрелости, а конечный уровень определяется уже к IV–V стадии за счет резорбции части желтковых ооцитов. Наши исследования (Курдяева, Шаповалов, 2002) показывают несколько иную картину формирования плодовитости уклееподобных. У многих из них в период, предшествующий нересту, когда яичники проходят путь развития со II–III по завершённую IV и IV–V стадию зрелости, отмечается, в основном, рассеянная резорбция отдельных ооцитов, которая не должна приводить к значительному уменьшению их количества, и, следовательно, к существенному сокращению потенциальной плодовитости.

На уровень конечной плодовитости у них непосредственное влияние оказывает дополнительная "догоняющая" группа ооцитов, которая непрерывно пополняется за счет резервного фонда вплоть до начала нереста, о чем свидетельствует значительная вариабельность диаметра ооцитов у текущих самок и которая, на наш взгляд является механизмом, регулирующим численность ооцитов в первой основной порции. Именно в "догоняющей" группе наблюдается, как правило, резорбция ооцитов. У верхогляда, по-видимому, у монгольского краснопера, мелкочешуйного желтопера, эта группа не реализуется в виде второй порции икры, а те ооциты, которые не смогли по каким-то причинам "перетечь" в первую основную порцию, после ее вымета подвергаются резорбции. Возможно, подобный принцип формирования ооцитов характерен и для других видов, входящих в группу уклееподобных, однако, мы не исключаем, что у таких видов как горбушка, уклея, востробрюшки дополнительная группа ооцитов может реализоваться как вторая порция. Согласуются с нашим мнением и выводы других авторов (Семенченко, Переводчикова, 2005).

В исследуемой группе рыб только у подуста-чернобрюшки конечная плодовитость формируется подобно единовременно нерестующим рыбам. Несмотря на то, что на ранних стадиях у него отмечается асинхронный рост ооцитов, к

моменту нереста формируется лишь одна группа ооцитов. В отличие от других уклееподобных, у этого вида более продолжительная IV стадия зрелости. Так же отличается характер вакуолизации цитоплазмы и первоначального накопления желтка, значительно более высокий КЗ гонад – до 30 % (Курдяева, Шкарина, 1998). Для сравнения, у уклея этот показатель редко достигает 18,0 %, у верхогляда — 11,0 % (Курдяева, 1998), у горбушки – 8,6 % (Курдяева, 1982).

В годовом цикле развития яичников у типичных уклееподобных (верхогляда, горбушки, уклея, монгольского краснопера, ханкайской и корейской востробрюшек) преобладает начальная III стадия зрелости (II–III, реже III), длящаяся почти 9 мес (с осени до середины мая). Коэффициент зрелости яичников в этот период достигает не более 2 %. С середины мая после прогрева воды в оз. Ханка до 15 °С рост ооцитов возобновляется. В короткие сроки (к концу мая) яичники переходят на стадию III–IV, а затем и на IV. Таким образом, IV стадия оказывается весьма краткой в цикле развития яичников. Отмечено (Курдяева и др., 2002), что в водоемах с более высокими температурами воды нерест уклееподобных (востробрюшек) начинается раньше.

Переход семенников в состояние функциональной зрелости у рыб подсемейства Cultrinae происходит до полного завершения сперматогенеза в семенных канальцах (Курдяева, 2002), что характерно для порционно нерестующих рыб. У изученных видов подсемейства Cultrinae в годовом цикле развития семенников наиболее продолжительны II–III и III стадии зрелости, тогда как IV, V, VI стадии зрелости кратковременны. Длительное участие самцов уклееподобных видов в нересте обеспечивается двумя путями: порционным созреванием и выведением половых продуктов, но, на наш взгляд, в большей степени одновременным созреванием особей в популяции. За счет последнего обстоятельства нерестовый период этих видов может растягиваться на 1,0–1,5 мес. Индивидуальный нерест самцов весьма краток и находится в связи со скоростью прохождения сперматогенеза, который быстро завершается как в центральных, так и в периферических участках семенника.

Процесс посленерестовой регенерации гонад протекает довольно быстро. После нереста (июнь–июль) уже во второй половине августа появляются особи с яичниками на II–III стадии зрелости. С этого момента начинается повторный цикл развития гонад. У самцов резорбция остаточных семенных клеток происходит более длительное время (отмечены в семенниках в сентябре, октябре и ноябре). Характерно, что после окончания нереста в семенниках могут оставаться довольно значительные скопления сперматозоидов, кроме того, еще некоторое время, по-видимому, может происходить дозревание половых продуктов,

т.е. наблюдается тенденция к «избыточному функционированию», характерная для самцов и других видов рыб (Трудаков, 1972).

Выводы

Таким образом, подсемейство *Cultrinae* является довольно обособленной группой рыб, отличающейся от остальных карповых рядом характерных черт строения половых клеток и формирования плодовитости. В систематическом плане состав этой группы остается не до конца понятным. В данной работе мы рассматривали эту группу в том составе, который был предложен Г.В. Никольским (1950, 1956). В более поздних работах число родов уклееподобных было сокращено (Banarescu, 1967). И хотя выделение некоторых родов в другие подсемейства обосновывается внешнеморфологическими, остеологическими и даже миологическими признаками (Богущая, 1988; Богущая, Насека, 1996), имеющиеся материалы по биологии размножения этих видов вызывают некоторые сомнения в полноте и правильности некоторых изменений систематического положения отдельных родов. Так, сравнительный анализ биологии размножения типичных *Cultrinae* с одной стороны и выделенных в род *Xenosyrininae* (Banarescu, 1967) мелкочешуйного желтопера и подуста-чернобрюшки показал, что по строению ооцитов и особенностям формирования плодовитости последние два вида заметно отличаются. Так, для гонад мелкочешуйного желтопера характерны все типичные признаки уклееподобных – принципа вакуолизации цитоплазмы и накопления желтка, наличие вторичной студенисто-ворсинчатой оболочки ооцитов, характерное для субстратофильных *Cultrinae*, наличие двух порций (основной и «догоняющей») в ходе созревания ооцитов.

Подуст-чернобрюшка, наоборот, практически по всем основным параметрам биологии размножения отличается от *Cultrinae*. Для него характерно более длительное пребывание гонад на III и более длительная IV стадия зрелости, и, хотя на ранних стадиях развитие ооцитов идет асинхронно, к моменту нереста формируется только одна порция ооцитов. При этом особенности принципа вакуолизации цитоплазмы и накопления желтка так же заметно отличаются.

Таким образом, по-видимому, только морфологических признаков (в частности, отсутствия киля на брюхе), недостаточно для выделения из *Cultrinae* мелкочешуйного желтопера и объединение его в одно подсемейство с подустом-чернобрюшкой (выделение которого из уклееподобных, на наш взгляд, действительно обосновано).

Что касается таких видов, как желтощек и троегуб, то ввиду того, что эти виды встречаются в озере Ханка редко, собственных материалов по строению

ооцитов и формированию плодовитости у нас практически нет. Анализ двух препаратов гонад неполовозрелых самок желтощека показал асинхронность роста ооцитов на стадии протоплазматического роста, что характерно для укееподобных. Но этих данных явно недостаточно. Не освещены вопросы оогенеза этих видов и в известной нам литературе. По нашему мнению морфологически (форма тела) и по типу нереста (пелагофилы) они не показывают каких-то особенностей, характерных только для Cultrinae, в связи с чем на данный момент отнесение их к другим подсемействам, по-видимому, оправдано.

ЛИТЕРАТУРА

- Богущая Н.Г. Объем и морфологические особенности подсемейства Leuciscinae карповых рыб (Cyprinidae) // Тр. ЗИН АН СССР. 1988. Т. 181. С. 96–113.
- Богущая Н.Г., Насека А.М. Круглоротые и рыбы бассейна оз. Ханка. СПб.: ЗИН РАН, 1996. 89 с.
- Васильева Е.Д., Макеева А.П. Таксономический статус черного амурского леща и некоторые замечания по поводу проблем таксономии родов *Megalobrama* и *Sinibrama* (Cyprinidae, Cultrinae) // Вопр. ихтиол. 2003. Т. 43, № 5. С. 607–623.
- Васнецов В.В. Опыт анализа роста рыб реки Амура // Тр. Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949 гг. М.: МГУ, 1958. С. 7–40.
- Гавренков Ю.И., Свиридов В.В. Экология размножения дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* в бассейнах рек Приморья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2001. Вып. 1. С. 296–304.
- Дроздов А.Л., Иванков В.Н. Морфология гамет животных. Значение для систематики и филогении. М.: Круглый год, 2000. 460 с.
- Иванков В.Н. Особенности формирования плодовитости у рыб подсемейства Cultrinae // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1982. № 6. С. 38–40.
- Иванков В.Н. Плодовитость рыб. Владивосток: ДВГУ, 1985. 87 с.
- Иванков В.Н. Особенности морфологии овогенеза у рыб различных систематических групп // Межвузовский тематический сборник. Владивосток, 1976. С. 21–33.
- 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. Л.: ЛГУ, 1956. 340 с.
- Константинов К.Г. Возраст и темп роста амурского верхогляда — *Erythroculter erythropterus* (Basilewsky) // Тр. Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949 гг. М.: МГУ, 1958. С. 103–114.
- Крыжановский С.Г. Система семейства карповых рыб (Cyprinidae) // Зоол. журн. 1947. Т. 26, вып. 1. С. 53–64.
- Крыжановский С.Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (Cyprinoudei и Siluroidei) // Тр. Ин-та морфол. живот. АН СССР. 1949. Вып. 1. С. 5–332.
- Крыжановский С.Г., Смирнов А.И., Соин С.Г. Материалы по развитию рыб р. Амура // Тр. Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949 гг. М.: МГУ, 1951. Т. 2. С. 5–222.
- Курдяева В.П. Оогенез горбушки (*Erythroculter oxucephalus* Bleeker) озера Ханка // Биологические 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.

- Курдяева В.П. Некоторые данные о гаметогенезе и половом цикле черного амурского леща (*Megalobrama terminalis* (Rich.)) // Изв. ТИНРО. 2000. Т. 127. С. 440–452.
- Курдяева В.П., Шкарина Т.В. К биологии мелкочешуйного желтопера *Plagiognathops microlepis* (Bleeker) и подуста-чернобрюшки *Xenocypris macrolepis* Bleeker озера Ханка // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 123. С. 299–318.
- Курдяева В.П. Половые циклы и характер нереста самцов некоторых видов рыб подсемейства *Cultrinae* оз. Ханка // Изв. ТИНРО. 2002. Т. 131. С. 381–389.
- Курдяева В.П., Шаповалов М.Е. О резорбции ооцитов и нарушениях в развитии воспроизводительной системы у представителей подсемейства *Cultrinae* (сем. *Cyprinidae*) // Изв. ТИНРО. 2002. Т. 131. С. 390–408.
- Курдяева В.П., Шаповалов М.Е., Рачек Е.И. К биологии и диагностике уссурийской (*Hemiculter lucidus* (Dybowski, 1872)) и корейской (*H. leuciskulus* (Basilewsky, 1855)) востробрюшек из оз. Ханка и водоема-охладителя приморской ГРЭС // Изв. ТИНРО. 2002. Т. 131. С. 208–227.
- Макеева А.П., Попова Г.В., Потапова Т.Л. Созревание и размножение некоторых промысловых пелагофильных рыб Амура // Вопр. ихтиол. 1965. Т. 5, вып. 1(34). С. 97–110.
- Мейен В.А. К вопросу о годовом цикле изменений яичников костистых рыб // Изв. АН СССР, сер. биол. 1939. № 4. С. 389–420.
- Никольский Г.В. Частная ихтиология. 1-е изд. М.: Советская наука, 1950. 436 с.
- Никольский Г.В. О происхождении китайского автохтонного равнинного комплекса в ихтиофауне // Памяти академика Л.С. Берга. М., Л.: Изд. АН СССР, 1955. С. 443–448.
- Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд. АН СССР, 1956. 551 с.
- Рачек Е.И. Первый опыт искусственного воспроизводства и выращивания в садке белого амурского леща (*Parabramis pekinensis*) // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 123. С. 407–408.
- Семенченко Н.Н., Переводчикова Т.О. Абсолютная плодовитость и характер созревания яичников верхогляда *Chanodichthys erythropterus* Basilewsky, 1855 (Pisces, *Cyprinidae*, *Cultrinae*) реки Амур // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2005. Вып. 3. С. 557–565.
- Таразанов В.И. Особенности формирования ихтиофауны в условиях эвтрофирования водоема-охладителя Приморской ГРЭС // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 123. С. 343–355.
- Трудаков М.Г. Воспроизводительная система самцов рыб. Фрунзе: Илим, 1972. 280 с.
- Шаповалов М.Е., Борисовец Е.Э., Борилко О.В. Структура популяции верхогляда *Chanodichthys erythropterus* (Basilewsky, 1855) в озере Ханка // Биоразнообразие рыб пресных вод реки Амур и сопредельных территорий. Хабаровск: Магеллан, 2004. С. 154–161.
- Экология и хозяйственное значение рыб МНР / Ред. М.И. Шатуновский. М.: Наука, 1985. 208 с.
- Banarescu P. Studies on the systematics of *Cultrinae* (Pisces, *Cyprinidae*) with description of a new genus // Rev. Roum. Biol. – Zool. 1967. Vol. 12, № 5. P. 297–308.
- Howes G.J. Anatomy and phylogeny of the Chinese Major Carps *Ctenopharyngodon* Steind., 1866 and *Hypophthalmichthys* Blkr., 1860 // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.). 1981. Vol. 41, № 1. P. 1–52.

Features of duplication *Cultrinae* (*Cyprinidae*) of Khanka Lake

M.E. Shapovalov, V.P. Kurdyeva

Pacific Scientific Research Fisheries Center (TINRO-Center), Vladivostok, Russia

Questions of duplication of *Cultrinae* and close to them subfamily fishes of Khanka Lake are considered. It is shown, that oogenesis and sexual cycles *Cultrinae* have characteristic only for these fishes of feature. It is shown, that on morphology of oogenesis and to a sexual cycle *Plagiognathops microlepis* (Bleeker, 1871) it is close to *Cultrinae*.