

УДК 597.08.591.5.6

М. М. Шихшабеков¹, Н. И. Рабазанов¹, Е. В. Федоненко², Н. М. Абдуллаева¹,
О. Н. Маренков²

**ОСОБЕННОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА РЫБ НА ПРИМЕРЕ РОДА *RUTILUS*
В ВОДОЕМАХ ЮЖНЫХ ШИРОТ**

¹Дагестанский государственный университет

367000, Россия, Республика Дагестан, Махачкала, ул. Гаджиева, д. 43-а.

²Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара,

49050, Украина, г. Днепропетровск, пр. Гагарина, 72

e-mail: gidrobs@yandex.ru

Проведен анализ современного состояния популяций плотвы Запорожского водохранилища Украины и воблы Терских систем Дагестана. Показана структура и возрастной состав нерестовых стад рыб, размерно-весовые показатели особей, посчитана индивидуальная абсолютная плодовитость для разных возрастных групп и гонадосоматический индекс половых желез для всех периодов года. Проведен гистологический анализ половых желез плотвы и воблы на разных этапах гонадогенеза. Установлена асинхронность развития ооцитов в летний период.

Особь локальных популяций рыб, выловленных в экологически неблагоприятных водоемах, достоверно отстают в росте и имеют низкие репродуктивные показатели по сравнению с рыбами, обитающими в чистых водоемах. Указанные отличия являются результатом физиолого-экологических изменений в организме рыб под воздействием факторов антропогенного загрязнения. В процессе созревания половых желез у самок воблы и плотвы развитие ооцитов происходит асинхронно, что, скорее всего, вызвано влиянием гидроэкологических условий (температурой и уровнем режимом) в летний период. Развитие ооцитов выравнивалось в осенне-весенний период перед началом нереста.

Появление карликовой формы воблы в водоемах Терской системы объясняется ухудшением экологических условий, вызванные реконструкционными работами.

Ключевые слова: плотва, вобла, Запорожское водохранилище, Терек, индивидуальная абсолютная плодовитость, гонадосоматический индекс, ооциты.

М. М. Шихшабеков¹, Н. И. Рабазанов¹, О. В. Федоненко², Н. М. Абдуллаева¹,
О. М. Маренков²

**ОСОБЛИВОСТІ ВІДТВОРЕННЯ РИБ НА ПРИКЛАДІ РОДУ *RUTILUS* У
ВОДОЙМАХ ПІВДЕННИХ ШИРОТ**

¹Дагестанський державний університет, м. Махачкала

²Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара,

e-mail: gidrobs@yandex.ru

Проведено аналіз сучасного стану популяцій плітки Запорізького водосховища України та вобли Терських систем Дагестану. Показана структура та віковий склад



нерестових стад риб, розмірно-вагові показники особин, розраховано індивідуальну абсолютну плодючість для різних вікових груп та гонадосоматичний індекс статевих залоз для всіх періодів року. Проведено гістологічний аналіз статевих залоз плітки та вобли на різних етапах гонадогенезу. Встановлено асинхронність розвитку ооцитів в літній період.

Особини локальних популяцій риб, виловлених в екологічно несприятливих водоймах, достовірно відстають у рості і мають низькі репродуктивні показники в порівнянні з рибами, що мешкають в чистих водоймах. Зазначені відмінності є результатом фізіолого-екологічних змін в організмі риб під впливом факторів антропогенного забруднення. У процесі дозрівання статевих залоз у самок вобли і плотви розвиток ооцитів відбувається асинхронно, що, швидше за все, викликано впливом гідроекологічних умов (температурою і рівневим режимом) в літній період. Розвиток ооцитів вирівнювалося в осінньо-весняний період перед початком нересту.

Поява карликової форми вобли у водоймах Терської системи пояснюється погіршенням екологічних умов, викликані реконструкційними роботами.

Ключові слова: плітка, вобла, Запорізьке водосховище, Терек, індивідуальна абсолютна плодючість, гонадосоматичний індекс, ооцити.

M. M. Shihshabekov¹, N. I. Rabazanov², E. V. Fedonenko², N. M. Abdullayeva¹, O. N. Marenkov¹

FISH REPRODUCTION IN WATER BODIES OF THE EQUATORIAL LATITUDES (THE CASE OF THE GENUS *RUTILUS*)

¹*Dagestan State University, Makhachkala*

²*Oles Gonchar Dnepropetrovsk National University, Dnepropetrovsk*

e-mail: gidrobs@yandex.ru

The analysis of the current state of roach populations in reservoirs of Zaporizhia, Ukraine and Terek systems, Dagestan was done. We showed the structure and age pattern of the spawning stocks of fish, size and weight indices, calculated the individual absolute fecundity for different age groups and gonadosomatic index of sex glands for all periods of the year. A histological analysis of the gonads of European and Caspian roach at different stages of gonads genesis was performed. We also set the asynchronous development of oocytes in summer.

Individuals of local fish populations, caught from environmentally unfriendly waters, were significantly behind in growth and have low reproductive rates compared with fish that inhabit clear waters. These differences are the result of physiological and environmental changes in fish under the influence of factors of anthropogenic pollution. In the process of gonad maturation in female European and Caspian roach the ovocyte development occurs asynchronously, which is likely due to the influence of hydro-ecological conditions (temperature and water level regime) in summer. The development of ovocytes was normalized in autumn and spring period before the spawning.

The appearance of the dwarf form of roach in reservoirs of aquatic Terek system could be explained by environmental degradation caused by the reconstruction works.

Key words: Roach, Caspian roach, the Zaporozhian Reservoir, Terek, individual absolute fecundity, gonadosomatic index, oocytes.

ВВЕДЕНИЕ

В результате многофакторного антропогенного воздействия на экосистемы южных водоемов и в частности Запорожского водохранилища Украины и Терской систем Дагестана за последние 20 лет наблюдаются изменения практически на всех биоценологических уровнях. В структуре биоценозов доминирующее положение стали занимать эврибионтные виды с большим потенциалом приспособлений к трансформированным условиям водной среды (Екологічний..., 2009; Шихшабеков, Рабазанов и др., 2009; Федоненко, 2010; Федоненко и др., 2012; Шихшабеков, Гаджимурадов, 2012). В структуре рыбных сообществ закономерно уменьшилось количество реофильных видов рыб, и увеличилась численность лимнофильных видов (Федоненко и др., 2011; Шихшабеков, Рабазанов и др., 2009). На сегодняшний день они доминируют в контрольных и промысловых орудиях лова. В свою очередь установлено, что современное экологическое состояние многих водоемов южных широт и уменьшение в них эффективных площадей нерестилищ, вызывает ухудшение условий воспроизводства многих ценных промысловых видов рыб (Моніторингові дослідження..., 2011; Шихшабеков, Гаджимурадов, 2012; Шихшабеков, 1968).

Анализ литературных данных показывает, что экология размножения некоторых видов рыб в условиях Днепровских водохранилищ и придаточных водоемах Терека изучена не в полном объеме (Бугай, 1977; Владимиров и др., 1963; Рейнгард и др., 1961; Шихшабеков, Гаджимурадов, 2012). Остается открытым вопрос влияния хозяйственной деятельности человека на некоторые жизненные циклы рыб, и в первую очередь на состояние и функционирование их репродуктивной системы (Шихшабеков др., 2009; Федоненко, Маренков, 2013).

Исследование половых желез рыб имеет не только теоретический интерес, но и ценное прикладное значение. Определение периодов и фаз развития половых клеток (гаметогенез) и стадий развития половых желез (гонадогенез) используются для разработки шкалы зрелости гонад, которая необходима для решения ряда практических вопросов рыбохозяйственного значения (Шихшабеков, Рабазанов, 2009).

Целью настоящих научных исследований было сравнительное изучение нерестовой популяции и особенностей воспроизводства плотвы обыкновенной (*Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758) в условиях Запорожского водохранилища и каспийской воблы (*Rutilus rutilus caspicus* Linnaeus, 1758) дельтовых водоемов Терека.



Подобные исследования дают возможность создать базу данных количественных и качественных показателей развития половых желез рыб в исследуемых водоемах, на основании которой будут разрабатываться и корректироваться режимы рационального использования рыбных ресурсов и мероприятия по воспроизводству промысловых запасов рыб.

В данной работе отражены лишь отдельные результаты наших комплексных исследований проводимых в водоемах с нарушенным экологическим режимом.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для исследований послужили половозрелые особи двух подвидов из рода *Rutilus*: каспийская вобла и обыкновенная плотва. Исследования проводились на акватории Запорожского водохранилища на двух контрольно-наблюдательных пунктах: в нижнем участке водохранилища и в Самарском заливе, а также на трех пунктах Терских водоемов: Аракумский, Нижне-Терский и Аграханский заливы. Научно-исследовательские обловы проводили на основании разрешений, выданных Государственным агентством рыбного хозяйства Украины (№ ДКРГ 044, 045, 2010 г., № ДКРГ 035, 036, 2011 г.) и Главным управлением охраны, использования и воспроизводства водных живых ресурсов и регулирования рыболовства в Днепропетровской области (№0001, 0002; 2012–2013 гг.) в рамках выделенных квот, а также по тематике кафедры экологии Дагестанского государственного университета «Воспроизводство и рациональное использование рыбных ресурсов Дагестанской части Каспия». Лов рыбы производили стандартным набором сетей согласно классических ихтиологических методик (Методика збору..., 1998; Правдин, 1966). Гистологические исследования рыб проводились при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках гранта № 13–04–90927 «Комплексная диагностика состояния рыб с использованием гистологических методов анализа в условиях антропогенного загрязнения водоемов».

Биологический анализ рыб проводился согласно общепринятым ихтиологическим методикам (Методи гідроекологічних досліджень..., 2006; Правдин, 1966). Для определения показателей плодовитости отбирали навеску икры массой в 1 г в среднем участке ястыка на четвертой стадии зрелости гонад. Икру предварительно взвешивали, навеску икры фиксировали раствором формалина. Далее рассчитывали абсолютную индивидуальную плодовитость рыб (Исследования размножения..., 1981; Методи гідроекологічних досліджень..., 2006; Методика збору..., 1998). Возраст рыб определяли по методике И. И. Чутуновой (1959).

Для исследования репродуктивного потенциала популяции воблы и плотвы яичники их самок отбирали на разных стадиях зрелости. Стадию зрелости гонад определяли как визуально, так и при помощи гистологического

анализа. Пробы гонад фиксировали в растворе Буэна с дальнейшей обработкой согласно общепринятых гистологических методов (Микодина и др., 2009). Для изготовления срезов использовали микротом санный «МС–2» и микротом «МЗП–01 Техном». Срезы гонад окрашивали гематоксилин-эозином и по Маллори (Микодина и др., 2009). Микрофотографии гистологических препаратов делали при помощи цифровой камеры «Sciencelab T500 5.17M», которая подключалась к оптическому микроскопу «Биолам 70». Описание срезов производили по Л. В. Чепурновой (1991) и М. М. Шихшабековым (2009).

Статистическую обработку материалов выполняли с использованием пакетов прикладных программ для персональных компьютеров Microsoft Excel и STATISTICA.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Плотва (*R. rutilus* Linnaeus, 1758) – важный промысловый вид в водохранилищах Днепровского каскада. Во время создания и становления Запорожского водохранилища плотва считалась малоценной рыбой и второстепенным объектом промысла – ее уловы находились на уровне 8,8% от общих уловов (Екологічний стан біоценозів..., 2009). Тугорослая речная форма плотвы, которая водилась в районе днепровских порогов, характеризовалась мелкими размерами и средняя длина особей достигала 15–20 см (Кесслер, 1860). Промысловое значение плотвы выросло после акклиматизационных работ по вселению днепровской тарани (*Rutilus rutilus heckeli* Nordmann, 1840), которая обладала более высокими темпами роста (Біологічне різноманіття України..., 2008). После адаптации тарани к условиям водохранилища, она образовала гибридные формы с эндемичной популяцией плотвы.

Вобла (*R. rutilus caspicus* Linnaeus, 1758) – подвид полупроходных рыб рода *Rutilus*, обитающий в прибрежной зоне почти по всей акватории Северного Каспия. Размножается в дельтовых водоемах Терека, является важным объектом промысла на внутренних водоемах России. На сегодняшний день в водоемах Терской системы после их реконструкции промысловое значение воблы очень сильно изменилось – в уловах она попадает в единичных экземплярах, поэтому ее статистический учет не ведется.

На сегодняшний день наблюдается снижение объемов промысловых уловов как плотвы в Запорожском водохранилище, так и воблы в водоемах Терской системы. Это вызвало необходимость изучения современного состояния их популяций, а также поиска путей повышения эффективности их рыбохозяйственного использования.

Наши исследования показывают, что в контрольных орудиях лова возрастной состав популяции плотвы, насчитывает 11 классов, в предыдущие годы – 9-10. Хотя и наблюдается тенденция к постепенному смещению возрастного состава популяции этих видов в сторону накопления старших возрастных групп, все же возрастной вариационный ряд достаточно упрощен с



доминированием младших возрастных групп. У воблы возрастной ряд был более упрощен и насчитывал 7 классов. На возрастную структуру воздействует интенсивность промысла, в результате чего из водоема полностью изымаются старшие возрастные группы, в связи с этим популяции становятся маловозрастными. По половой принадлежности возрастные группы распределялись следующим образом: у плотвы – самки – от 3-х до 12 лет, самцы – от 2-х до 12 лет, а у воблы – самки и самцы – от 2-х до 8 лет. Ядро исследуемых популяций плотвы составляли особи 5-6 лет – 63,3%, воблы – 4-5 лет – 77,4%.

Среднестатистическая длина промысловых особей плотвы составляла $20,8 \pm 0,17$ см, масса – $212,1 \pm 8,88$ г, а у воблы – $19,2 \pm 0,10$ см и $160,2 \pm 4,62$ г. При этом, у самок линейные и весовые показатели были выше на 10 % и 33% соответственно. У плотвы, также как и у воблы, заметно выражен половой диморфизм: самцы по длине на 8–12 % мельче, чем одновозрастные самки и в нерестовый период приобретают брачный наряд в виде продольных рядов бугорков на чешуйном покрове, на поверхности анального и брюшных плавников. В возрасте 5 лет разница в показателях ежегодного прироста массы между разновозрастными особями составляет 70%. С увеличением возраста разница в темпах роста между самками и самцами сокращается, но фактические показатели длины и массы тела у самок остаются высокими по сравнению с одновозрастными самцами.

За период исследования коэффициент упитанности плотвы Запорожского водохранилища по Фультону существенно не менялся и составил $2,2 \pm 0,02$ единиц. Коэффициент упитанности и жирность (3–4 бала) свидетельствуют о благоприятных условиях нагула плотвы. У воблы терских водоемов эти показатели за последние годы сильно изменились в связи с ухудшением экологических условий и появлением карликовой формы воблы (Шихшабеков, Рабазанов и др., 2009).

Исследования показывают, – что локальные популяции плотвы, которые она образует на разных участках Запорожского водохранилища и карликовая форма воблы в водоемах дельты Терека имеют существенные морфофизиологические отличия (Есипова и др., 2005; Федоненко, Есипова, 2007; Шихшабеков, 1968). У одновозрастных особей плотвы, которые обитают в Самарском заливе, средняя масса на 25–30% ниже, чем масса особей нижнего участка Запорожского водохранилища. Отмечено, что у карликовой формы воблы половая зрелость наступает в возрасте 2 года и при более низких размерах – длина тела 10–12 см и масса 18–20 г.

Исследования кормовой базы показали, что плотва на всех участках водохранилища в одинаковой степени обеспечена кормом. Поэтому причина торможения роста рыб в Самарском заливе не связана с кормовым фактором. Многолетние исследования (Федоненко и др., 2011, 2012) подтверждают, что

тугорослость плотвы вызвана гидроэкологическими факторами, а именно повышенным содержанием в воде тяжелых металлов (меди, марганца, никеля и т.д.). Интенсивное накопление тяжелых металлов в организме плотвы вызывает некоторые нарушения в процессах метаболизма пластических веществ, что негативно сказывается на показателях роста и развития рыб. Известно, что некоторые тяжелые металлы способны вызывать функциональные нарушения органов кроветворения и размножения, и, как следствие этого, торможение процессов гемопоэза и гаметогенеза (Екологічний стан біоценозів..., 2009).

Другим показателем экологического состояния водной среды являются индексы жизненно важных органов рыб. Отмечено, что физиологическое состояние рыб, которые обитают в неблагоприятных участках водоемов, характеризуется низкими показателями упитанности (по сравнению с чистыми водоемами на 5–10%), пониженным гепатосоматическим индексом (на 18–20%, при $p < 0,05$) и относительной массой селезенки (на 20–25%, при $p < 0,05$). Относительная масса сердца, наоборот, была выше на 9–22%. Подобные показатели являются проявлением адаптационных механизмов плотвы к обитанию в условиях антропогенного загрязнения водоемов. У воблы же все эти показатели снижены за счет сокращения темпа роста, вызванного адаптациями к изменениям окружающей среды и связанного с нарушением уровневого режима водоемов.

Соотношение самцов и самок в нерестовой популяции плотвы и воблы составляет 1:1. Половозрелые самки в основной массе встречаются в возрасте 3 лет, самцы – 2 лет. Репродуктивным ядром популяции плотвы, как в предыдущие годы, были особи 4–6 лет, а воблы 3–5 лет. В нерестовой популяции доминировали самки в возрасте 5–6 лет, и самцы – 5 лет. Отмечено, особенно у воблы, наличие в нересте мелких двухгодовалых самок и одногодовалых половозрелых самцов (до 0,4%), которые группами собирались возле крупных самок. В водоемах дельты Терека после их реконструкции появилась карликовая форма воблы с присущими ей низкими воспроизводительными способностями: длина тела у половозрелых особей 10–12 см при массе 20–25 г.

Относительная масса гонад в среднем составляет 20% от общей массы тела самок плотвы, которые принимают участие в нересте. Максимальный показатель зрелости у самок рыб достигал до 33,1 % на IV стадии зрелости яичников. Этот показатель у самцов значительно ниже. Наименьший вес гонад был отмечен у самок при длине тела 18 см и составлял 20 г, наибольший вес – у самки при длине тела 32 см и составил 160 г. Размеры икринок у самок разного возраста колеблются от 0,9 до 1,7 мм, но данный факт статистически не достоверен ($p < 0,05$). Диаметр одной икринки в среднем составляет 1,5 мм.



Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) плотвы разных возрастных групп колеблется в пределах от 21,3 (в возрасте 3-х лет) до 120,2 тыс. икринок, а в среднем равнялась $73,2 \pm 15,8$ тыс. икринок (табл. 1). У воблы эти показатели намного ниже и колеблются от 3,8 до 65,1 тыс. икринок при размерах самок от 10 до 29,1 см. В целом показатель плодовитости держится на уровне предыдущих годов, но на 8–10% ниже из-за участия в нересте особей трехлетнего возраста. По сравнению с плодовитостью плотвы, которая заселяла район Запорожского водохранилища до его создания, ее плодовитость увеличилась практически в два раза (Екологічний стан біоценозів..., 2009).

Таблица 1. Показатели индивидуальной абсолютной плодовитости разновозрастных групп плотвы Запорожского водохранилища и воблы Терской системы

Показатель и ИАП, тыс. икр.	Возраст самок, лет											Среднее значени е
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
плотва	-	21, 3	33, 6	50, 4	68, 8	78, 2	85, 4	89, 2	91, 3	101, 4	120, 2	73,2
вобла	3, 8	6,4	9,8	24, 5	43, 4	55, 1	65, 1	-	-	-	-	32,8

При сравнении репродуктивных показателей плотвы разных по экологии участков Запорожского водохранилища установлено, что у плотвы с Самарского залива относительная масса гонад на 30 % ниже (разница достоверна при $p < 0,05$), чем у плотвы нижнего участка водохранилища, но показатели ИАП находятся приблизительно на одном и том же уровне.

У воблы в дельтовых водоемах Терека чрезмерно низкий показатель ИАП, объясняется наличием карликовой формы с низкими биологическими показателями: производительные способности, темпы роста, раннее наступление половой зрелости и др.

У плотвы Самарского залива наблюдается тенденция к увеличению численности икринок при уменьшении их объема, что является типичной адаптацией к неблагоприятным условиям существования вида.

Среди карповых рыб самый ранний нерест при низкой температуре воды и за короткий период времени (менее месяца) характерен для плотвы и воблы. Их нерест, как в Запорожском водохранилище, так и в дельтовых водоемах Терека протекает дружно, единовременно, но с несколькими подходами производителей к нерестилищам в зависимости от наличия подходящего нерестового субстрата, уровня режима и от температуры воды. Начинается нерест плотвы и воблы с первой декады апреля при температуре воды $9-12^{\circ}\text{C}$ и длится меньше месяца (около 3-х недель). Плотва и вобла - типичные

фитолимнофилы и откладывают икру на затопленной водной и наземной растительности, на мелководных участках, в прибрежной зоне.

Известно, что среди пресноводных карповых рыб наблюдается большая неоднородность по характеру развития половых клеток и функционирования половых желез. Так, вобла и плотва относятся к группе рыб с синхронным ростом ооцитов, единовременным типом икрометания и кратковременным нерестом. По особенностям оогенеза самки воблы и плотвы относятся к I группе – зимующие в IV стадии зрелости яичников.

Во второй декаде апреля самки рыб на IV стадии зрелости обладали достаточно высоким гонадосоматическим индексом (ГСИ), который в среднем составлял $29,4 \pm 6,85\%$. Стоит отметить, что на протяжении последних дней перед нерестом у самок наблюдалось повышение ГСИ с $28,4\%$ до максимальной величины – $31,5\%$, после чего происходил их массовый нерест. Заканчивается нерестовый период в первой декаде мая (рис. 1).

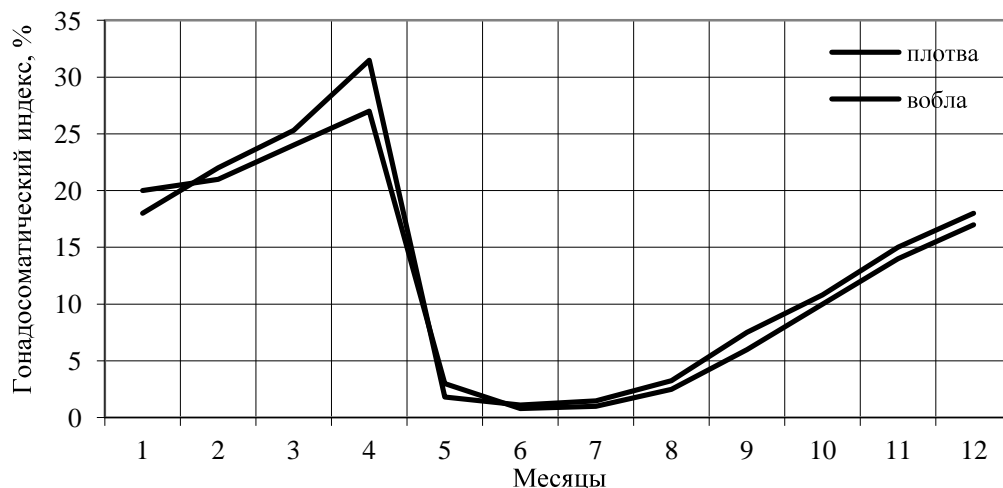


Рис. 1. Динамика показателей гонадосоматического индекса (ГСИ) плотвы и воблы в течении года.

После нереста половые железы самок переходили на VI-II стадии зрелости, содержали пустые фолликулярные оболочки и единичные ооциты, которые подвергались резорбции. В этот период величина ГСИ принимала минимальные значения и в среднем составляла у плотвы $1,1-2,3\%$, у воблы $1,5-2,8\%$. После массового нереста плотва и вобла практически не встречалась в контрольных орудиях лова, а те особи, которые попадались в сети, были ослабленными. Позже их самки и самцы переходили на нагул, в это время их коэффициент упитанности и показатели жирности постепенно возрастали, а по завершении резорбционных процессов показатели зрелости достигали минимальных величин. Но при активном развитии гонад с увеличением ГСИ наблюдалось некоторое снижение упитанности и жирности рыб, что связано с использованием запасенных веществ на процесс оогенеза.

В зависимости от температуры воды резорбционные процессы в яичниках воблы и плотвы длятся около 1–1,5 месяца. После резорбции фолликулярных оболочек и остаточных икринок яичники переходят во II стадию зрелости, типичную для видов рыб с единовременным икрометанием. В этот период коэффициент зрелости минимальный 0,5–1,2.

В середине лета ооциты находились в фазе однослойного фолликула – фаза «С» и имели диаметр 110–195 мкм. Переход новой генерации ооцитов в период трофоплазматического роста в исследуемых водоемах начинается в конце июля – начале августа. Процесс вакуолизации цитоплазмы происходил асинхронно и продолжался у одних самок до конца августа, у других – до конца сентября (рис. 2).

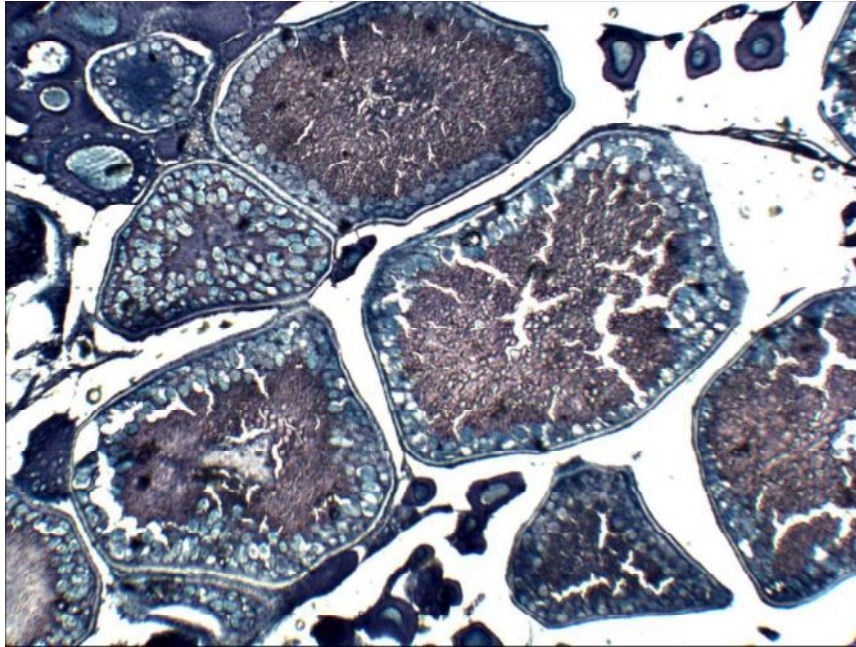


Рис. 2. Асинхронное развитие икры (середина августа) (ув. об. 7х х ок. 8х) – ооциты одновременно находятся на разных стадиях развития

Асинхронность развития гонад самок в летний период, скорее всего, может быть вызвана повышением температуры воды из-за аномально жаркого лета в июле–августе. Такое созревание ооцитов можно рассматривать как пример адаптации репродуктивной системы рыб к изменениям условий окружающей среды, особенно к колебаниям температурного и уровня режима водоемов.

С середины лета до начала осени половые железы переходили в III стадию развития (проходя фазы развития ооцитов «D₁»–«D₃»), росли и накапливали желток (рис. 3–4), ГСИ увеличивался с 3,35 до 10,8 %. Во время протекания фазы «D₁» ооциты имели диаметр 220–270 мкм. В яйцеклетках по периферии появлялся один ряд вакуолей, они были выстроены в цепочку, их размеры находились в диапазоне от 4,5 до 8,8 мкм. Через некоторое время в ооцитах появлялся второй ряд вакуолей и клетки переходили в фазу «D₂».

Заканчивалась фаза заполнением периферической половины цитоплазмы ооцита 2–3 рядами вакуолей (рис. 3).

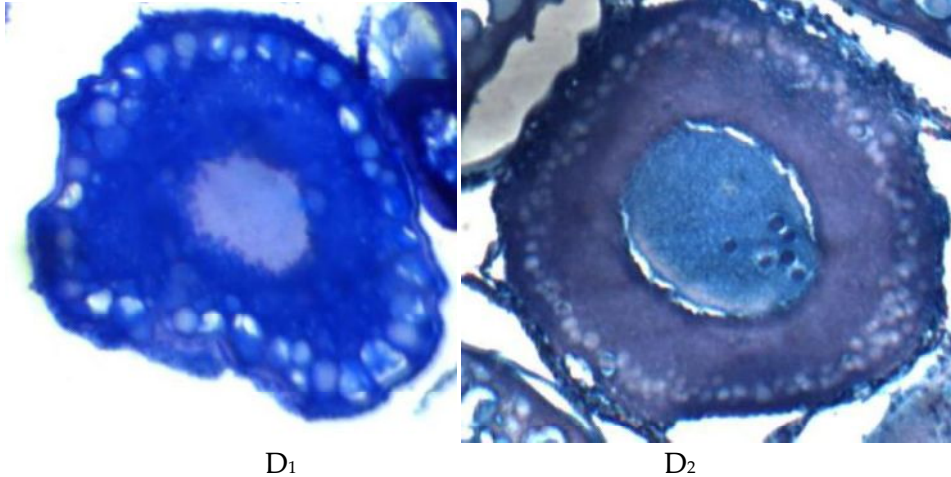


Рис. 3. Фазы «D₁» и «D₂» третьей стадии развития гонад. (ув. об. 7х х ок. 10х) – по периферии ооцита видны ряды вакуолей.

С увеличением количества вакуолей отмечалось их укрупнение, их диаметр достигал 10–26 (в среднем 16,0) мкм. Далее вакуоли появлялись во внутренней зоне цитоплазмы и занимали почти всю эту зону вплоть до ядра (рис. 4). Диаметр вакуолей почти не менялся. В этот период диаметр половых клеток достигал 380–450 мкм.

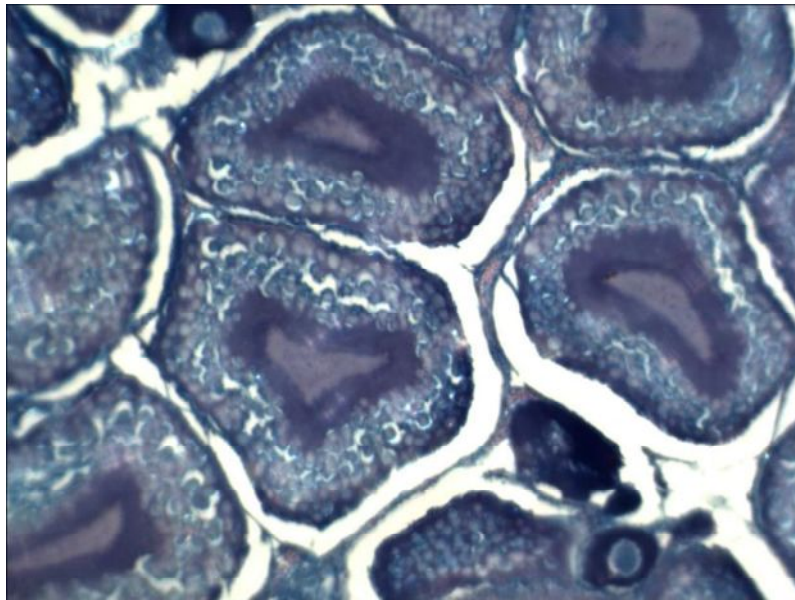


Рис. 4. Фаза «D₃» (ув. об. 7х х ок. 8х) – наружная половина ооцита заполнена вакуолями

Далее желточная оболочка постепенно утолщалась. Между внутренними и наружными вакуолями образовывался желток (фаза «E₁»). Желток продолжал заполнять внутреннюю зону яйцеклетки, а также межвакуолярные

пространства наружных рядов вакуолей, которые оттеснялись к периферии. Далее желток заполнял весь ооцит (фаза «Ез») (рис. 5). Диаметр ооцитов – $720 \pm 94,5$ мкм.

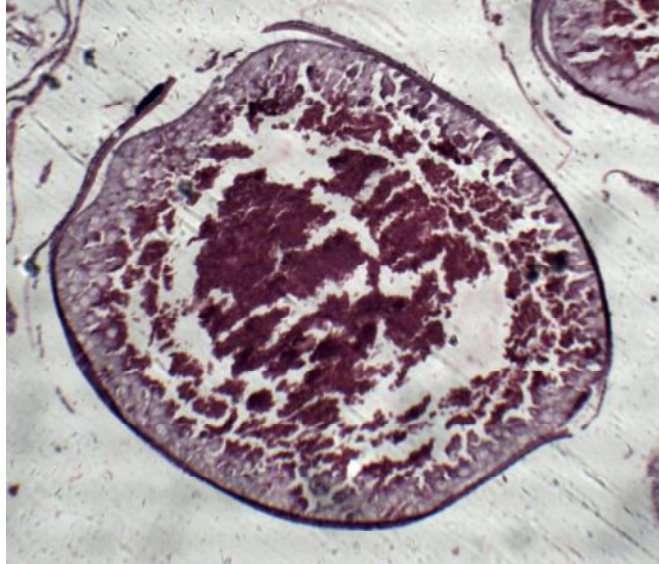


Рис. 5. Зрелая яйцеклетка, фаза «Ез» (ув. об. 7х х ок. 4х) желток заполняет весь ооцит, кроме кортикального слоя, где располагаются ряды альвеол

Начиная с конца октября – начала ноября, гонады вступали в IV стадию зрелости, в клетках происходил интенсивный вителлогенез, а показатель ГСИ находился в пределах от 15 до 21 %.

В начале зимы половые железы самок содержали, кроме ооцитов в фазе активного вителлогенеза, клетки в фазе начала накопления желтка, а также ооциты младших генераций. Во время завершения процесса накопления желтка наблюдалось слияние глыбок желтка в более крупные образования. Лишь следующей весной перед началом нереста ооциты, находящиеся в фазах трофоплазматического роста, выравнивались в своем развитии и переходили в фазу «F». Яйцеклетки достигали дефинитивных размеров, у них наблюдалось микропиле с замыкающей клеткой. После чего яйцеклетки могут быть овулированы при наличии благоприятных условий нереста.

Сперматогенез у воблы и плотвы протекает в июле. По особенностям прохождения этого процесса данные виды рыб относятся ко второй группе – сперматогенез завершается только весной, зимуют самцы с семенниками во II – III стадии зрелости.

Выводы

1. Из-за активного промысла нерестовая популяция плотвы и воблы имеет ограниченный возрастной ряд и представлена у плотвы особями от 2 до 12 лет, у воблы от 2 до 8 лет. По половой принадлежности возрастные группы распределялись следующим образом: самки плотвы – от 3-х до 12 лет, самцы –

от 2-х до 12 лет, а у воблы самки и самцы от 2 до 8 лет. Ядро популяции плотвы составляли особи 5-6 лет – 63,3%, а у воблы – 4-5 лет – около 77,4%. У плотвы наблюдается незначительное смещение возрастного ряда в сторону накопления старших возрастных групп, но их численность остается низкой – на уровне 0,5%. У воблы наоборот – сокращается на 4 ряда, что объясняется интенсивным выловом ее из водоемов дельты Терек.

2. По особенностям оогенеза самки воблы и плотвы относятся к первой группе – зимующие с яичниками в IV стадии зрелости. По особенностям сперматогенеза – ко второй группе – зимующие с семенниками во II – III стадии зрелости.

3. В нерестовой популяции плотвы и воблы соотношение самцов и самок составляет 1:1. Половозрелые самки встречаются в возрасте 3 лет, самцы – 2 лет. Карликовые формы рыб созревают на год раньше. Репродуктивным ядром популяции, как в предыдущие годы, были особи 4 – 6 лет. В нерестовой популяции доминировали самки в возрасте 5 – 6 лет, и самцы – 5 лет. У воблы эти показатели составили: самки – 3 – 5 лет, самцы – 2 – 5 лет.

4. Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) плотвы разных возрастных групп колеблется в пределах от 21,3 (в возрасте 3-х лет) до 120,2 тыс. икринок, а в среднем равнялась $73,2 \pm 15,8$ тыс. икринок. Плодовитость воблы имеет большую амплитуду колебания (от 2,8 до 65,1 тыс. икринок) с довольно низкой минимальной величиной характерной для мелкой воблы.

5. Особи локальных популяций рыб, выловленных в экологически неблагоприятных водоемах, достоверно отстают в росте и имеют низкие репродуктивные показатели по сравнению с рыбами, обитающими в чистых водоемах. Указанные отличия являются результатом физиолого-экологических изменений в организме рыб под воздействием факторов антропогенного загрязнения.

6. В процессе созревания половых желез у самок воблы и плотвы развитие ооцитов происходит асинхронно, что, скорее всего, вызвано влиянием гидроэкологических условий (температурой и уровневим режимом) в летний период. Развитие ооцитов выравнивалось в осенне-весенний период перед началом нереста.

7. Появление карликовой формы воблы в водоемах Терской системы объясняется ухудшением экологических условий, вызванные реконструкционными работами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Круглороті (*Cyclostomata*). Риби (*Pisces*) / За загальн. ред. проф. О.Є. Пахомова. – Д.: Вид-во Дніпропетр. ун-ту, 2008. – 304 с.

Бугай К.С. Размножение рыб в низовьях Днепра / К.С. Бугай. – Киев, 1977. – 213 с.



- Владимиров В. И. Размножение рыб в условиях зарегулированного стока реки / В. И. Владимиров, П. Г. Сухойван, К. С. Бугай. – Киев. АН УССР, 1963. – 394 с.
- Екологічний стан біоценозів Запорізького водосховища в сучасних умовах / О. В. Федоненко, Н. Б. Єсіпова, Т. С. Шарамок та ін. – Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетр. ун-ту, 2008. – 232 с.
- Есіпова Н. Б. Эколого-физиологическая характеристика рыб, обитающих в зоне антропогенного загрязнения / Н. Б. Есіпова, Т. С. Шарамок, Е. В. Федоненко // Наукові записки. Серія біологія. – 2005. – № 3 (26). – С. 150–152.
- Исследования размножения и развития рыб: методическое пособие / под ред. Б. В. Кошелева, М. В. Гулидова. – М.: Наука, 1981. – 224 с.
- Кесслер К. Ф. Путешествие с зоологической целью к северному берегу Черного моря из Крыма в 1858 году / К.Ф. Кесслер. – К.: Изд-во Киев. ун-та, 1860. – 248 с.
- Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / [О. М. Арсан, О. А. Давидов, Т. А. Дяченко та ін.], за ред. В. Д. Романенка. – К.: Логос, 2006. – 408 с.
- Методика збору і обробки іхтіологічних і гідробіологічних матеріалів з метою визначення лімітів промислового вилучення риби з великих водосховищ і лиманів України / С. П. Озінковська, В. М. Єрко, Г. Д. Коханова [та ін.] – К.: ІРТ УААН, 1998. – 47 с.
- Микодина Е. В. Гистология для ихтиологов: Опыт и советы / Е. В. Микодина, М. А. Седова, Д. А. Чмилевский, А. Е. Микулин, С. В. Пьянова, О. Г. Полуэктова. – М.: Изд-во ВНИРО. – 2009. – 112 с.
- Моніторингові дослідження промислових іхтіоценозів Запорізького (Дніпровського) водосховища з обґрунтуванням заходів щодо раціонального ведення рибного промислу та відтворення рибних ресурсів: Звіт про НДР / Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара. – № ДР 0111U009044 – Д., 2011. – 55 с.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных) / И.Ф. Правдин. – М.: Пищ. пром-сть, 1966. – 376 с.
- Рейнгард Л. В. Сравнительная характеристика годового цикла развития гонад главных промысловых рыб озера им. Ленина / Л. В. Рейнгард, Т. Н. Забудько-Рейнгард, Т. К. Трудова // Мат-лы итог. конф. ДГУ: – Д.: ДГУ, 1961. – С. 51–52.
- Федоненко Е. В. Основные аспекты антропогенного влияния на ихтиофауну Запорожского водохранилища / Е. В. Федоненко, Н. Б. Есіпова // Вісник ОНУ. – 2007. – Т. 12, вип. 5. – С. 88–92.
- Федоненко О. В. Сучасний промисловий іхтіокомплекс Запорізького водосховища та його характеристика / О. В. Федоненко, Н. Б. Єсіпова // Рибе господарство. – 2004. – Вип. 63. – С. 242–245.
- Федоненко О. В. Вплив антропогенних факторів на стан промислової іхтіофауни Запорізького водосховища: автореф. дис. д.б.н.: 03.00.16: захищена 19.03.2010 р. / Олена Вікторівна Федоненко. – Одеса: ОНУ, 2010. – 36 с.

- Федоненко О. В. Гістологічна характеристика розвитку гонад самок плітки *Rutilus rutilus* (L.) Запорізького водосховища // О. В. Федоненко, О. М. Маренков // Вісник Запорізького національного університету: Збірник наукових праць. Біологічні науки. – Запоріжжя: Запорізький національний університет, №1, 2013. – с. 77 – 84
- Федоненко О. В. Сучасний стан рибних ресурсів Запорізького водосховища / О. В. Федоненко, Н. Б. Єсіпова, О. М. Маренков // Рибогосподарська наука України №4 / 2011. – с. 52 – 56
- Федоненко О. В. Фізіолого-біохімічні показники плітки (*Rutilus rutilus* L.) як індикатори стану Запорізького водосховища / О. В. Федоненко, Н. Б. Єсіпова, Т. В. Ананьєва // Вісник ОНУ. – 2012. – С. 62 – 65.
- Чепурнова Л. В. Закономерности функций гонад, размножения и состояния популяций рыб бассейна Днестра в условиях гидростроительства / Л. В. Чепурнова. – Кишенев, издательство «Штиинца». – 1991. – 161 с.
- Чугунова И. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. (Методическое пособие по ихтиологии) / И. И. Чугунова. – М.: Изд-во АН СССР, 1959. – 164 с.
- Шихшабеков М. М. Морфо-экологические исследования размножения рыб в водоемах с нарушенным экологическим режимом. Монография / М. М. Шихшабеков, Н. И. Рабазанов. Изд-во «Юнити-дана» – Москва, 2009. – 327с.
- Шихшабеков М. М. О биологии размножения некоторых полупроходных рыб в реконструированных водоемах дельты Терека / М. М. Шихшабеков, Г. Ш. Гаджимурадов // Проблемы региональной экологии. М., 2012, №3. – с. 87 – 92
- Шихшабеков М. М. Функциональные основы размножения рыб в водоемах Терской системы / М. М. Шихшабеков, Н. И. Рабазанов и др. // Матер. XI Международной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа», Казань, 2009, с 383 – 385.
- Шихшабеков М. М. Некоторые данные по экологии нереста воблы, леща и сазана в Аракумских водоемах Дагестана / М. М. Шихшабеков // Вопросы ихтиологии, 1968, Т.9, вып. 5, с .806 – 817.

REFERENCES

- Biological diversity of Ukraine. Dnipropetrovsk region. Cyclostomes (Cyclostomata). Fishes (Pisces)* (2008). Pakhomov O. E. (Ed.). Dnipropetrovsk: Dnipropetr. Univ. Press.
- Buhay, K. S. (1977). *Reproduction of fish in the lower reaches of the Dnieper*. Kiev.
- Vladimirov, V. I., Sukhoyvan, P. G., Buhay, K. S. (1963). *Breeding fish in a regulated flow of the river*. Kiev: Acad. Sc. USSR.



Fedonenko, O. V. Esipova, N. B., Sharamok, T.S. et al. (2008). *Ecological state of biocenosis of the Zaporozhian Reservoir under current conditions*. Dnipropetrovsk: Dnipropetr. Univ. Press.

Esipova, N. B., Sharamok, T. S., Fedonenko, O. V. (2005). Eco-physiological characteristics of fish found in the area of anthropogenic pollution. *Scientific Reports. Series biology*. 3 (26), 150–152.

Research and development of fish breeding: methodical manual (1981). Koshelev, B. V. & Gulidova, M. (Eds.). Moscow: Nauka.

Kessler, C. F. (1860). *Journey with the zoological order to the northern Black Sea coast of Crimea in 1858*. Kiev: Publishing House of Kiev University Press.

Arsan, O. M., Davidov, O. A., Diachenko, T. A. (2006). *Methods of hydroecological research of surface water*. Kiev: Logos.

Ozinkovska, S. P., Erko, V. M., Kokhanova, G. D. et al. (1998). *Methods of collecting and processing ichthyological and hydrobiological materials in order to determine the limits of the industrial extraction of fish from large reservoirs and estuaries Ukraine*. Kiev.

Mikodina, E. V., Sedova, M. A., Chmilevsky, D. A., Mikulin, A. E. Pyanova, S.V., Poluektova, O. G. (2009). *Histology for ichthyologists: Experiences and Tips*. Moscow.

Monitoring research of industrial ichthyocenosis of the Zaporozhian (Dnipro) reservoir basis for the rational management of fisheries and fish stocks play: Research Report (2011).
Dnepropetrovsk: Oles Gonchar Dnepropetrovsk National University.

Pravdin, I. F. (1966). *Manual for fish study (Preferably Freshwater)*. Moscow: Food Industry.

Reinhard, L.V., Zabud'ko-Reinhard, T. N., Trudova, T. K. (1961). *Comparative characteristics of the annual cycle of gonad development of major commercial fish in Lenin Lake*. Proceed. Conf. Dnepropetrovsk: Dnepropetrovsk National University.

Fedonenko, E.V., Esipova, N. B. (2007). Main aspects of anthropogenic influence on the fish fauna of the Zaporozhye Reservoir. *Bulletin of ONU*. 12 (5), 88 – 92.

Fedonenko, O. V., Esipova, N. B. (2004). Modern industrial ichthyocenosis of the Zaporozhye Reservoir and its characteristics. *Fish industry*. 63, 242-245.

Fedonenko, O. V. (2010). *The influence of anthropogenic factors on the industrial fish fauna of the Zaporozhye Reservoir. Thesis of Doctoral Dissertation*. Odessa: Odessa National University.

Fedonenko, O. V. Marenkov, O. N. (2013). Histological characterization of the gonads of female roach *Rutilus rutilus* (L.) of the Zaporozhye Reservoir. *Bulletin of Zaporizhzhya National University. Biological Sciences*. 1, 77–84.

Fedonenko, O. V. Esipova, N. B., Marenkov, O. M. (2011). The current state of fishery resources of the Zaporozhian Reservoir. *Fishery science of Ukraine*, 4, 52–56.



- Fedonenko, O. V., Esipova N. B., Ananyeva, T. V. (2012). Physiological and biochemical parameters of roach (*Rutilus rutilus* L.) as indicators of Zaporozhye Reservoir. *Bulletin of ONU*, 62 – 65.
- Chepurnova, L.V. (1991). *Patterns of gonad function, reproduction, and the state of fish stocks in the Dniester River basin under conditions of hydrological construction*. Kishinev: Shtiintsa.
- Chugunova, I. I. (1959). *Guidelines on the age and growth of fish. (Methodical manual for ichthyology)*. Moscow: Publishing House of the Acad. Sc. USSR.
- Shihshabekov, M. M., Rabazanov, N. I. (2009). *Morphological and ecological studies of reproduction fish in ponds with a disturbed ecological regime. Monograph*. Moscow: Publishing house «Unity-Dana».
- Shihshabekov, M. M., Gadzhimuradov, G. S. (2012). About breeding biology of some semi-migratory fish in the reconstructed Terek River delta. *Problems of regional ecology*. 3, 87–92.
- Shihshabekov, M. M., Rabazanov, N. I. et al. (2009). The functional basis of reproduction fish in the waters of the Terek. *Proceed. XI International Conference of Biodiversity of the Caucasus*. Kazan.
- Shihshabekov, M. M. (1968). Some data on the ecology of the spawning of roach, bream and carp in Arakumskih Dagestan ponds. *Journal of Ichthyology*, 9 (5), 806 – 817.

Поступила в редакцию 17.10.2013

Как цитировать:

Шихшабеков, М.М., Рабазанов, Н.И., Федоненко, Е.В., Абдуллаева, Н.М., Маренков, О.Н. (2013). Особенности воспроизводства рыб на примере рода *Rutilus* в водоемах южных широт. *Биологический вестник Мелитопольского государственного педагогического университета имени Богдана Хмельницкого*, 3 (3), 203-221. **crossref** [http://dx.doi.org/10.7905/bbmspu.v0i3\(6\).544](http://dx.doi.org/10.7905/bbmspu.v0i3(6).544)

© Шихшабеков, Рабазанов, Федоненко, Абдуллаева, Маренков, 2013

Users are permitted to copy, use, distribute, transmit, and display the work publicly and to make and distribute derivative works, in any digital medium for any responsible purpose, subject to proper attribution of authorship.



This work is licensed under a [Creative Commons Attribution 3.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/).