

СОСТОЯНИЕ ГОНАД САМОК АМУРСКОГО ОСЕТРА *ACIPENSER SCHRENCKII* BRANDT ИЗ РЕКИ АМУР В СВЯЗИ С ОЦЕНКОЙ ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНОЙ СПОСОБНОСТИ

© 2022 г. В.А. Беляев¹, К.Е. Фёдоров², А.В. Новосадова¹

¹ – Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного
хозяйства и океанографии (ВНИРО), Москва, 105187

² – Биологический научно-исследовательский институт
Санкт-Петербургского государственного университета (СПбГУ БиНИИ),
Санкт-Петербург, Петергоф, 198504
E-mail: novosadova@vniro.ru

Поступила в редакцию 4.05.2022 г.

В работе приведена биологическая характеристика самок амурского осетра, выловленных в русле р. Амур: показатели длины и массы тела самок, масса и стадии зрелости их гонад, размерно-массовая характеристика ооцитов, показатели индивидуальной абсолютной и относительной плодовитости. Представлены результаты гистологического исследования гонад. Отмечены дегенеративные изменения в строении воспроизводительной системы, снижающие эффективность естественного воспроизводства.

Ключевые слова: амурский осётр *Acipenser schrenckii*, русло р. Амур, половозрелые самки, длина, масса, стадии зрелости гонад, плодовитость, ооциты трофоплазматического роста, дегенерация желтковых ооцитов.

ВВЕДЕНИЕ

Под воздействием антропогенных факторов произошло грандиозное по своим масштабам сокращение ареала и численности всех видов осетровых рыб (Цепкин, Соколов, 1979). Многие из них находятся под угрозой исчезновения.

На территории дальневосточного региона обитают три вида осетровых рыб: калуга *Huso dauricus*, амурский осётр *Acipenser schrenckii* и сахалинский осётр *Acipenser mikadoi*. Наиболее многочисленным из этих трёх видов в уловах всегда был амурский осётр, его вылов которого в 1891 г. был 610 т, что составило 21,2% уловов жилых форм рыб Амура (Крюков, 1894). В настоящее время из-за крайне низкой численности осетровые запрещены к промыслу, однако представляют значительный потенци-

ал как особо ценные виды. Кроме того, в рамках национального проекта по сохранению генофонда осетровых предпринимаются серьёзные усилия по восстановлению запасов осетровых, в том числе и амурского осетра. Для этих целей на рыболовных предприятиях создаются маточные стада для их искусственного воспроизводства (Хованский, Антипова, 2008; Рачек, Свирский, 2008; Кошелев и др., 2009; Рачек, Амвросов, 2018).

В связи с необходимостью воспроизводства и для оценки состояния популяций амурских осетровых мониторинг состояния их репродуктивной системы приобретает существенное значение.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследования послужили 16 особей амурского осетра *Acipenser*

schrenckii, выловленные период с 25 мая по 9 июня 2000 г. в русле р. Амур в районе пос. Нижняя Гавань.

Биологический анализ рыб проводили по общепринятой методике (Правдин, 1966). У рыб измеряли длину от начала рыла до конца хвостовой лопасти (АВ), длину тела по Смитту – от вершины рыла до окончания средних лучей хвостового плавника (АС), определяли массу тела. Стадии зрелости гонад оценивали по шкале, разработанной В.З. Трусовым (1964). Индивидуальную абсолютную плодовитость (ИАП) и индивидуальную относительную плодовитость (ИОП) самок амурского осетра определяли весовым методом.

Выделенные из стромы гонады 50 ооцитов старшей генерации выкладывали в одну линию вплотную на линейке и таким образом определяли средний диаметр одного ооцита. После этого их взвешивали на торсионных весах и рассчитывали средний вес одного ооцита.

Половые железы рыб, пойманных в естественной среде, фиксировали в жидкости Буэна (Ромейс, 1954) и обрабатывали гистологически согласно общепринятым методикам (Микодина и др., 2009). При приготовлении гистологических препаратов для каждой особи получали серийные срезы толщиной 5 мкм и окрашивали их железным гематоксилином по Гейденгайну.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Длина отловленных для исследования рыб варьировала от 124 до 202 см, а масса тела – от 7 до 41 кг (см. таблицу). Все отловленные особи амурского осетра оказались самками, причем только у двух из них гонады находились в III стадии зрелости (ГСИ 8,1 и 15,0%), а у остальных – в IV ст. зрелости (ГСИ от 10,9 до 28,6%, составляя в среднем – $19,9 \pm 1,6\%$). Ооциты у двух самок, с гона-

дами III стадии зрелости априори имели заметно меньшие размеры (2,3–2,4 мм) и массу (7,1–8,5 мг) в сравнении с ооцитами зрелых самок.

Индивидуальная относительная плодовитость составила в среднем $13,47 \pm 0,94$ и варьировала в пределах от 8,1 до 18,1 икринок на грамм массы тела. Показатель индивидуальной абсолютной плодовитости исследованных нами самок амурского осетра составил в среднем $280,51 \pm 42,32$ тыс. икринок и варьировал в диапазоне 88,8–644,9 тыс. икринок, что подтверждает опубликованные ранее данные о высокой вариабельности данного признака (Кошелев, 2013).

С увеличением длины и массы самок амурского осетра отмечена тенденция повышения абсолютной плодовитости (рис. 1), это типично для многих видов рыб, в том числе и осетровых (Соколов, 1965; Распопов, Дубинин, 1990; Алимов, Богуцкая, 2003; Шатуновский, 2006).

Цитологический анализ ооцитов старшей генерации. У всех самок осетра ооциты старшей генерации были заполнены гранулами желтка, однако в гонадах III ст. зрелости ещё шло интенсивное желтконопление (рис. 2а), тогда как в яичниках IV ст. зрелости они находились в фазах завершённого трофоплазматического роста (рис. 2б) или поляризации.

У разных самок близкие к дефинитивным размерам желтковые ооциты мало различались морфологически. Отличия касались, главным образом, степени смещения и формы ядер, а также организации ядрышкового аппарата. На поверхности ооцитов можно было различить пять слоёв покровных оболочек (рис. 2в). Снаружи они были заключены в соединительнотканную оболочку или теку (1–2 мкм), включающую в себя сеть мельчайших кровеносных сосудов. Под ней располагалась уже

Таблица. Размеры и продуктивность самок амурского осетра (n=16)

Показатель	Lim: min - max	M±m	Cv, %
Длина АВ, см	124–202	153,13±6,26	16,35
Длина АС, см	108–180	137,81±5,92	17,18
Масса, кг	7–41	22,13±2,94	53,12
Масса гонад, кг	1,2–8,9	3,88±0,62	62,36
ГСИ, % *	10,9–28,6	19,93±1,74	31,47
Средний диаметр ооцитов, мм *	2,8–3,5	3,05±0,06	7,69
Средний вес ооцитов, мг *	13,5–16,6	14,83±0,31	7,80
Индивидуальная абсолютная плодовитость, (Q, тыс. икр) *	88,8–644,9	280,51±42,32	58,43
Индивидуальная относительная плодовитость, (Q/г, икр/г) *	8,1–18,1	13,47±0,94	26,92

Примечание * – при вычислении этих статистических параметров учитывались показатели самок только с гонадами на IV стадии зрелости (n=14).

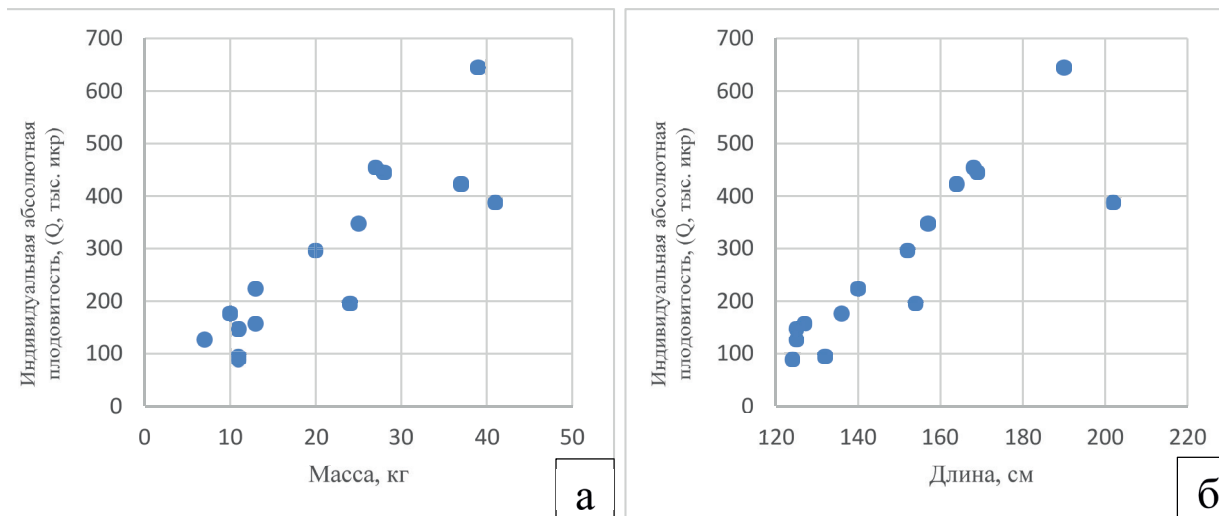


Рис. 1. Зависимость индивидуальной абсолютной плодовитости самок амурского осетра от массы (а) и длины (б).

уплощенная фолликулярная оболочка – гранулёза (2–4 мкм.). Фолликулярный эпителий покрывал гомогенную по структуре и наиболее мощную из всех студенистую оболочку (35–50 мкм.). Ниже располагалась двухслойная радиальноисчерченная, собственная оболочка ооцитов, чётко разделяющаяся на *zona radiata externa* (25–30 мкм.) и *zona radiata interna* (15–25 мкм.). Наиболее

периферический слой цитоплазмы был заполнен кортикальными альвеолами, содержащих в своём составе осмотически активные полисахаридные соединения, участвующие в формировании перевителлинового пространства яйцеклеток после их оплодотворения. Под слоем кортикальных альвеол располагался слой пигментных гранул, а ещё глубже – мелкие гранулы желтка.

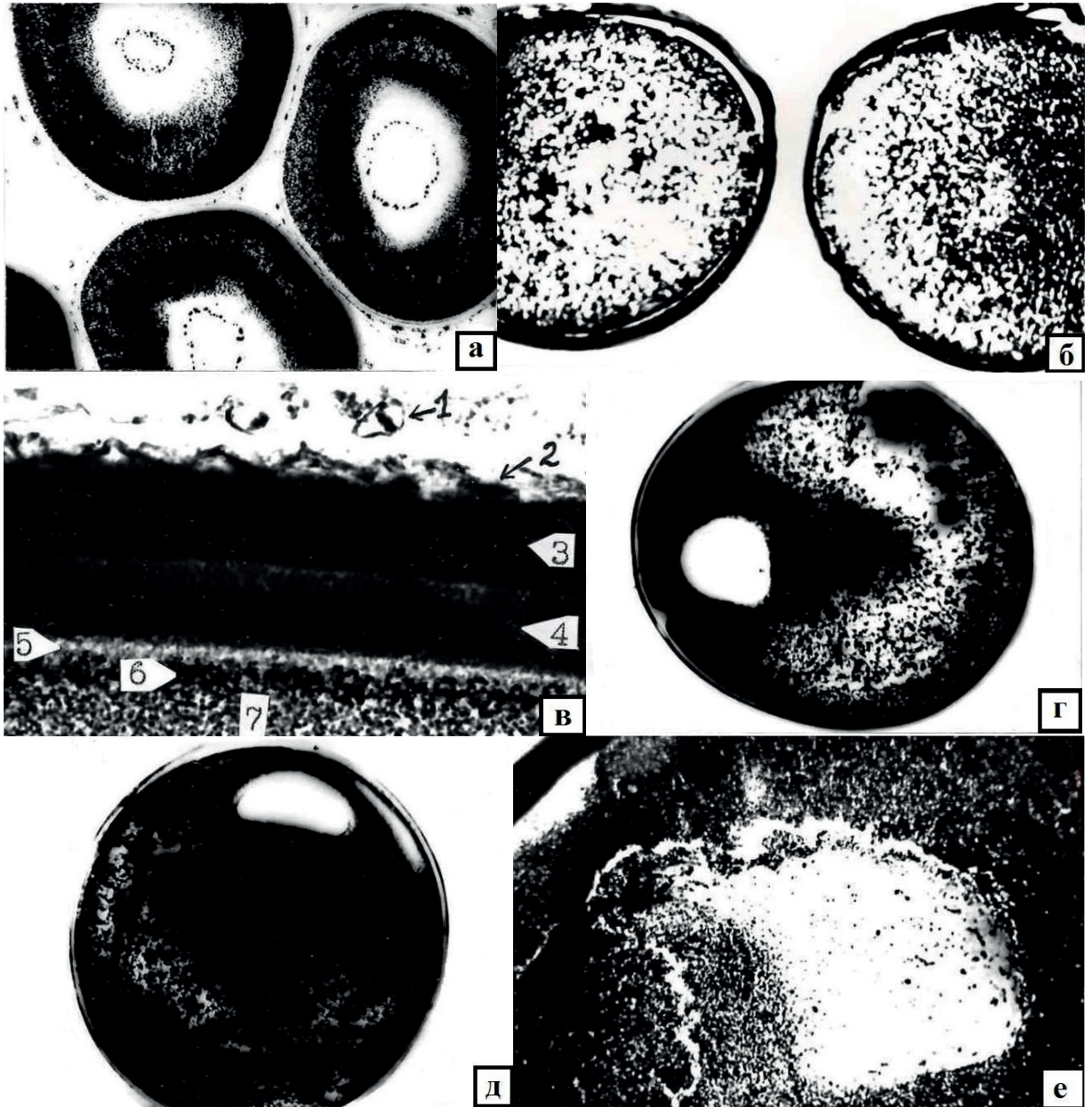


Рис. 2. Гистоструктура ооцитов старшей генерации у самок амурского осетра: а – яичник III стадии зрелости, ооциты находятся в фазе интенсивного накопления желтка (ув. $3,5 \times 10$); б – желтковые ооциты имеют дефинитивные размеры (ув. $3,5 \times 5$); в – покровные оболочки близко-го к зрелости ооцита амурского осетра: 1 – тека, 2 – фолликулярная оболочка, 3 – студенистая оболочка, 4 – двухслойная радиальноисчерченная оболочка, 5 – слой кортикальных альвеол, 6 – слой гранул пигмента, 7 – мелкозернистый желток (ув. 40×10); г – поляризация завершившего вителлогенез ооцита, в ядре не различимы ядрышки и хромосомы (ув. $3,5 \times 5$); д – изменение конфигурации зародышевого пузырька на периферии близко к созреванию ооцита осетра (ув. $3,5 \times 5$); е – начало разрушения кариолеммы и излияния содержимого ядра в цитоплазму на анимальном полюсе ооцита (ув. 10×10).

Наблюдался выраженный градиент в укрупнении гранул желтка от анимального к вегетативному полюсу ооцита. На начальном этапе миграции (до по-

ловины радиуса клетки) ядро имеет округлую или овальную форму, кариоплазма почти хромофобна, хромосомы и ядрышки не различимы (рис. 2г).

С продвижением к периферии конфигурация ядер меняется. Скопление свободной от желтка цитоплазмы по одну сторону от ядра может вызывать его деформацию. На заключительных этапах поляризации ядро вытягивается вдоль оболочки (рис. 2д). В наиболее развитых ооцитах происходит слияние и укрупнение ядрышек и начинается излияние содержимого ядра в цитоплазму (рис. 2е). Ни у одной из самок осетра не отмечали полного слияния кардио- и цитоплазмы, формирования цитастеров и деления созревания.

У двух самок осетра с гонадами в III ст. зрелости в ооцитах старшей генерации шёл интенсивный вителлогенез, и желточные гранулы ещё не заполняли перинуклеарный слой цитоплазмы (рис. 3а). В отличие от завершивших вителлогенез ооцитов, в ядрах этих клеток имелось множество пристенно расположенных ядрышек, а хромосомы имели вид «ламповых щёток». Фолликулярный эпителий был утолщён (6–10 мкм.), соединительнотканная тека была пронизана сетью утолщённых капилляров (рис. 3б).

Такое морфофункциональное состояние ядра и оболочек свидетельствовало об активности процессов образования и накопления в цитоплазме ооцита массы экзо- и эндогенного желтка.

Ооциты следующей генерации. В зрелых яичниках осетра следующая (после нерестового фонда) генерация половых клеток была представлена превителлогенными ооцитами. На гистологических препаратах гонад эти клетки встречались очень редко (по 2–3 ооцита). По размерам и строению цитоплазмы их можно было разделить на две группы. В меньших по размеру ооцитах (200–230 мкм.) в среднем и отчасти периферическом слое мелкозер-

нистой и в целом слабо окрашенной цитоплазмы выявлялась характерная ажурная сеть более интенсивно окрашенных нитевидных структур – зон концентрации РНК-содержащих белоксинтезирующих органоидов (рис. 3в). В овальных по форме ядрах клеток (диаметром 70–90 мкм.) более крупные ядрышки располагались вплотную к оболочке, а множество мелких – в толще карิโอплазмы.

В ооцитах диаметром от 250 до 470 мкм. в средних слоях цитоплазмы обнаруживали уже не фрагменты тёмной РНК-содержащей цитоплазмы, а скопления очень мелких вакуолей, иными словами, мы наблюдали начало вакуолизации (рис. 3г).

Дегенерация желтковых ооцитов. Начальные фазы дегенерации значительного количества наполненных желтком ооцитов были обнаружены только у одной самки осетра IV стадии зрелости. Процесс дегенерации сопровождался ослаблением внутриклеточного тургора и образованием глубоких впячиваний покровных оболочек внутри ооцита (рис. 3д). Характерно, что при этом не изменялась ни толщина, ни их взаиморасположение. Вероятно, за счёт излияния содержимого разрушенных кортикальных альвеол происходило частичное оводнение желтка. Это видно из того, что у некоторых ооцитов процесс дегенерации переходил в следующую фазу, в ходе которой нарушалась целостность яйцевых оболочек, и частично гомогенизированное содержимое клеток изливалось наружу, заполняя межклеточное пространство (рис. 3е). На этом этапе происходило также разрушение ядра (зародышевого пузырька): его деформация, деструкция ядрышек, разрыв кариолеммы и объединение кардио- и цитоплазмы. Такой способ элиминации готовых к созреванию ооцитов

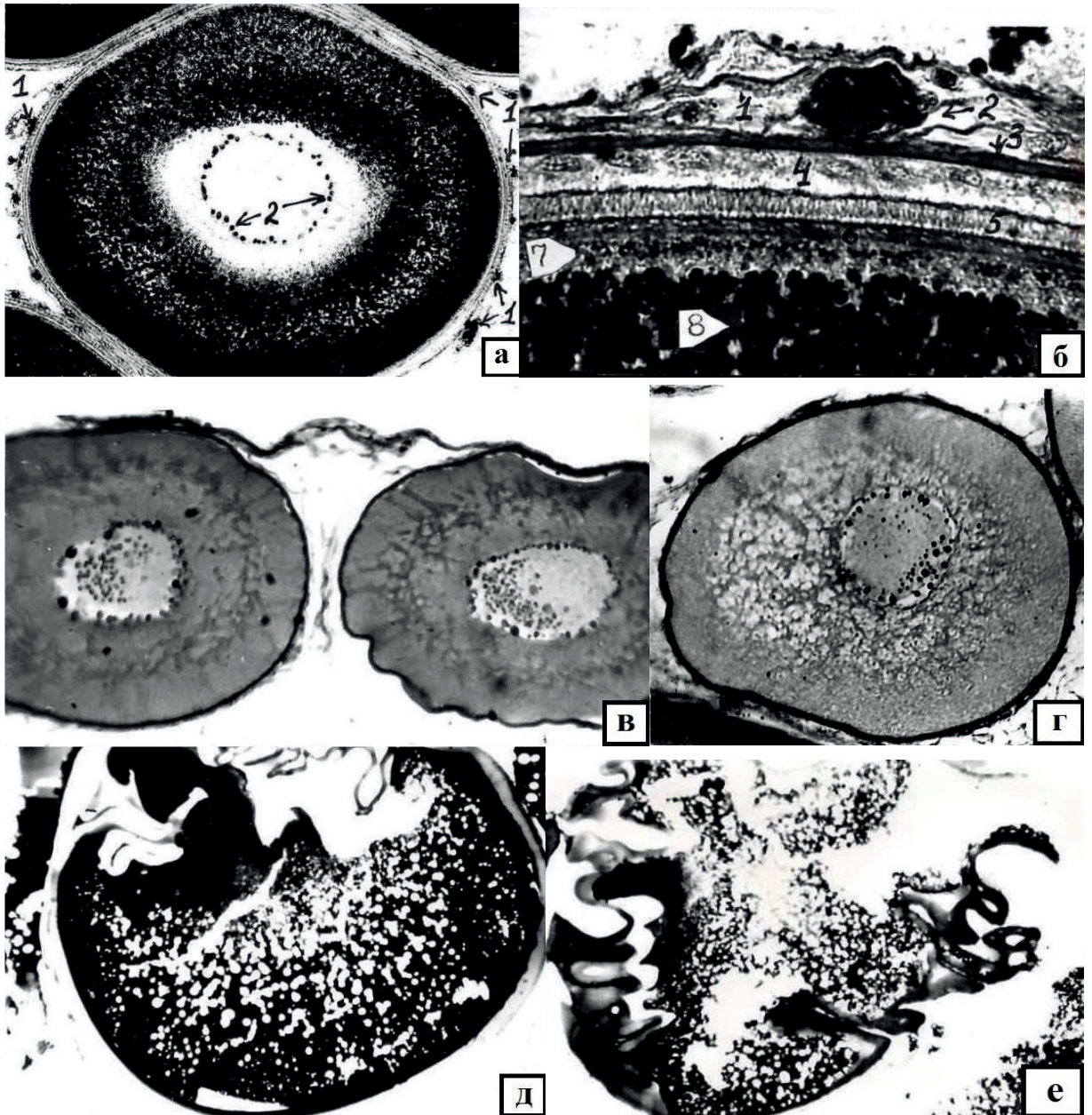


Рис. 3. Изменения ооцитов амурского осетра: а – яичник III стадии зрелости, ооцит в фазе интенсивного вителлогенеза, хорошо видны увеличенные капилляры соединительнотканной оболочки (1) и многочисленные пристенно расположенные ядрышки (2) в ядре ооцита (ув. 8×7); б – покровные оболочки ооцита, находящегося в состоянии активного желткакопления: 1 – тека фолликула, 2 – увеличенный кровеносный сосуд, 3 – базальная мембрана, 4 – утолщенный фолликулярный эпителий (гранулёза), 5 – zona radiata externa, 6 – zona radiata interna, 7 – зерна пигмента, 8 – гранулы желтка (ув. 90×10); в – ооциты следующей генерации в состоянии цитоплазматического роста. В цитоплазме хорошо видна более темная ажурная сеть богатых РНК зон скопления белоксинтезирующих органоидов клетки. В ядре, кроме более крупных пристеночно расположенных, имеется множество мелких ядрышек (ув. 20×10); г – ооцит цитоплазматического роста в яичнике близкого к зрелости осетра в среднем и перинуклеарном слоях цитоплазмы видно множество мелких вакуолей (ув. 10×10); д – хорошо видно начало образования складчатости оболочек ооцита в области мелкозернистого желтка (ув. $3,5\times 7$); е – тот же яичник, через разорванные оболочки лопнувшего ооцита протоплазма изливается в полость яичника (ув. $3,5\times 7$).

осетра существенно отличается от процесса резорбции ещё не завершивших вителлогенез ооцитов, который, как известно (Фалеева, 1967, 1979) происходит при активном участии фолликулярного эпителия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, как показал гистологический анализ половых желез, у большинства проходных самок амурского осетра, выловленных в конце мая-начале июня в русле реки Амур в районе пос. Нижняя Гавань, предназначенные к очередному вымету ооциты находились на завершающих этапах вителлогенеза или в состоянии поляризации. Наиболее крупные клетки следующей генерации были близки к завершению цитоплазматического роста.

У двух самок процесс трофоплазматического роста был ещё далёк от завершения: желтковые ооциты были меньше дефинитивного размера, ядра клеток занимали центральное положение, были окружены небольшим слоем свободной от желтка цитоплазмы и содержали некоторое количество ядрышек, фолликулярный эпителий был утолщён, тека – васкуляризована. Хотя они были выловлены одновременно со зрелыми анадромными мигрантами, эти рыбы находились в ином физиологическом состоянии и не могли участвовать в предстоящем нересте, нерест этих рыб мог состояться не раньше осени или на следующий год. Остается неясным, совершали ли они совместно с другими рыбами нерестовую миграцию или находились до этого в реке.

Ещё одна самка не могла реализовать свои репродуктивные функции в полном объёме в связи с разрушением значительной части (а в последующем, вероятно, и всей массы) готовых к вымету ооцитов. В связи с завершением

вителлогенеза и изменением функционального состояния фолликула, дегенерация ооцитов происходила без фагоцитарной активности фолликулярных клеток. Отсутствие подробной информации об условиях, складывающихся по ходу нерестовой миграции производителей и в течение их пребывания на нерестилищах, не позволяет установить точную причину такого нарушения функции половых желез.

При сравнении размерно-возрастных и репродуктивных показателей этой и остальных изучаемых самок амурского осетра, нами отмечено, что диаметр и вес желтковых ооцитов у данной самки были в пределах вариации этих показателей. Относительный вес яичника был наименьшим для гонад IV ст. зрелости (ГСИ=10,9). Это могло быть следствием разрушения значительного числа ооцитов и выведения из яичника попавшей в овариальную полость массы желтка. Данная самка имела наименьшую из всех рыб длину тела (АС=108, АВ=124 см), однако по массе тела не уступала четырём другим производителям. По состоянию яичника этой рыбы трудно судить, является ли она рекрутом или повторно нерестующей особью, поскольку очевидные следы предыдущего нереста отсутствовали. Если эта самка является рекрутом, то нарушения в развитии её гонад, как это нередко бывает у впервые созревающих рыб, может быть связано с её недостаточной физиологической готовностью к реализации репродуктивной функции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г. Закономерности связи плодовитости с массой тела и скоростью роста // Журнал общей биологии. 2003. Т. 64. № 2. С. 112–127.

Кошелев В.Н. Нерестовые миграции амурского осетра *Acipenser schrenckii*. Струк-

тура нерестовой части популяции и состояние гонад слагающих её особей // Вопросы ихтиологии. 2013. Т. 53. № 2. С.211–221.

Кошелев В.Н., Евтешина Т.В., Ефимов А.Б., Антипова О.Н. Современное состояние искусственного воспроизводства амурских осетровых и меры по его интенсификации // Вопросы рыболовства. 2009. Т.10. № 3 (39). С. 545–553.

Крюков Н.А. Некоторые данные о положении рыболовства в Приамурском крае // Записки Приамурского отдела Императорского русского географического общества. СПб, 1894. Т.1. Вып. 1. 87 с.

Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др. Гистология для ихтиологов: Опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО, 2009. 112с.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.

Распопов В.М., Дубинин В.И. Плодовитость озимой и яровой рас Волго-Каспийской белуги // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30. Вып. 2. С. 338–341.

Рачек Е.И., Амвросов Д.Ю. Оценка производителей амурского осетра *Acipenser schrenckii* из садкового хозяйства в процессе многолетней эксплуатации // Известия ТИНРО. 2018. Т. 192. С. 202–213.

Рачек Е.И., Свирский В.Г. Процесс формирования domestцированных продукционных стад амурского осетра *Acipenser schrenckii* Brandt и калуги *Huso dauricus* (Georgi) в тепловодном хозяйстве Приморья // Породы и одомашненные формы осетровых рыб (Acipenseridae). Москва.: Столичная типография, 2008. С. 120–149.

Ромейс Б. Микроскопическая техника. М.: Иностранная литература, 1954. 648 с.

Соколов Л.И. Созревание и плодовитость сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt реки Лены // Вопросы ихтиологии. 1965. Т. 5. Вып. 1 (34). С. 70–81.

Трусов В.З. Некоторые особенности созревания и шкала зрелости половых желез осетра // Труды ВНИРО. 1964. Т 56. С. 69–78.

Фалеева Т.И. Биологическое значение и функциональный механизм атрезии овариальных фолликулов у рыб // Обмен веществ и биохимия рыб. М., 1967. С. 59–64.

Фалеева Т.И. Сравнительный и экспериментальный анализ нарушений оогенеза у рыб. Дисс... канд. биол. наук.Л.: ЛГУ, 1979. 268 с.

Хованский И.Е., Антипова О.Н. Искусственное воспроизводство осетровых в Хабаровском крае и Еврейской автономной области: история, современное состояние и перспективы развития // Современное состояние водных биологических ресурсов: Материалы научной конференции, посвященной 70-летию С.М. Коновалова. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2008. С. 811–817.

Цепкин Е.А., Соколов Л.И. Об изменении ареалов и структуры популяций осетровых южных морей СССР // Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоёмах СССР. М., 1979. С. 209–216.

Шатуновский М.И. Некоторые закономерности возрастной и географической изменчивости плодовитости у рыб // Известия РАН. 2006. Серия биологическая. № 2. С. 244–247.

**CONDITION OF AMUR STURGEON FEMALE GONADS
ACIPENSER SCHRENCKII BRANDT FROM AMUR RIVER
IN CONNECTION WITH EVALUATION OF REPRODUCIBILITY**

© 2022 г. V.A. Belyaev¹, K.E. Fedorov², A.V. Novosadova¹

1 – *Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), Moscow, 105187*

2 – *Sankt-Petersburg State University (PSbSU), Peterhof, 198504*

The work presents the biological characteristics of the females of the Amur sturgeon caught in the Amur River: indicators of the length and body weight of females, the mass and stages of maturity of their gonads, the dimensional mass characteristic of oocytes, indicators of individual absolute and relative fertility. The results of histological examination of gonads are presented. Degenerative changes in the structure of the reproductive system were noted, reducing the effectiveness of natural reproduction.

Keywords: Amur sturgeon *Acipenser schrenckii*, Amur river channel, mature females, length, mass, gonadal maturity stages, fertility, trophoplasmic growth oocytes, oocyte degeneration.