

© А.Г. СЕЛЮКОВ, Л.А. ШУМАН, И.С. НЕКРАСОВ

ags-bios@yandex.ru, leonidshuman@yandex.ru, innok373@mail.ru

УДК 597.5:591.8:574.24

СОСТОЯНИЕ ГОНАД У ЛОСОСЕВИДНЫХ РЫБ В СУБАРКТИЧЕСКИХ ОЗЕРАХ ЯМАЛА И ГЫДАНА

АННОТАЦИЯ. Исследовано состояние гонад у арктического гольца и сига в тундровых озерах Субарктики Гыданского полуострова и полуострова Ямал. Использована методика тотального учета ооцитов с применением лазерного сканирующего микроскопа. Установлено, что, несмотря на слабое развитие кормовой базы, высокую инвазию гельминтами и очень короткий нагульный период, у исследованных рыб отсутствуют нарушения гаметогенеза; однако часть половозрелых самок пропускает очередной нерест. Выявлена быстросозревающая (1+) озерная форма сибирской ряпушки (Ямал).

SUMMARY. The state of gonads in Arctic char and coregonids in the lakes of the Subarctic tundra of Gydan and Yamal peninsulas is investigated. There is used a technique of total accounting of oocytes using a laser scanning microscope. Despite the weak development of fodder base, high infestation by helminthes and a very short period of feeding, the studied fishes have no violations of gametogenesis, but some mature females pass the next spawning period. There is rapidly maturing (1+) lake form of siberian cisco detected (Yamal).

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА. Ямал, Гыданский полуостров, тундровые озера, арктический голец, сиговые рыбы, гаметогенез.

KEY WORDS. Yamal, Gydan peninsula, tundra lakes, Arctic char, coregonids, gametogenesis.

Конечным звеном трофической цепи арктических водоемов являются лососевидные рыбы, представленные арктическим гольцом (р. *Salvelinus*) и сиговыми (р. *Coregonus*). Именно лососевидные рыбы определяют характерный облик Циркумполярной подобласти и всей Голарктики [1], [2]. Половое созревание, плодовитость и особенности половых циклов являются важными индикаторами репродуктивной потенции *in situ*, по которому оцениваются перспективы его существования. Между тем, лососевидные рыбы отличаются высокой чувствительностью и, одновременно, низкой устойчивостью к загрязнениям и другим антропогенным воздействиям.

Озера тундровой зоны характеризуются низкой минерализацией вод, малым содержанием растворенного органического вещества и других биогенных элементов, в частности, азота общего и углерода общего. Основной источник питания тундровых озер — атмосферные осадки и воды, образующиеся при сезонном оттаивании многолетнемерзлых пород. Ряд основных гидрохимических показателей приведен в таблице. В литературе отмечается низкая кормовая база

и столь же невысокая рыбопродуктивность субарктических озер этого района Сибири — 1.85 кг/га [3].

Цель. Исследование гаметогенеза и репродукционного потенциала лососевидных рыб в экстремальных условиях тундровых озер Субарктики Гыданского полуострова и полуострова Ямал.

Таблица

Основные ионы и рН в воде озер тундровой зоны [4]

рН	Ca	Mg	Na	K	SO ₄	Cl	Sr	Al
	мкг/л						мкг/л	
6.37±0.55 5.30-7.71	3.02±1.43 0.72-7.77	1.22±0.95 0.24-5.86	2.06±3.31 0.93-18.6	0.99±0.81 0.20-4.04	0.64±1.07 0.22-6.24	2.21±6.75 0.61-38.8	19.8±27.6 3.3-125	17.5±88 1.9-366
Fe	Mn	Cr	Cu	Ni	Zn	Cd	Co	Pb
мкг/л								
10.4±110 1.4-384	0.96±4.6 0.13-18.9	0.49±3.36 <0.05-10.9	1.29±1.44 0.52-5.38	1.10±1.91 <0.2-8.28	0.74±1.14 0.3-4.1	0.09±0.04 <0.05-0.13	<0.2	4.8±5.9 <0.05-26

В числителе: медиана ±среднеквадратичное отклонение, в знаменателе — пределы.

Материал и методы. Сбор ихтиологического материала проводили с 16 по 26 августа 2011 г. в озерах Гыданского полуострова и полуострова Ямал. Исследовали арктического гольца, чира и сига-пыжьяна в оз. Гольцовое (Гыданский п-ов), сибирскую ряпушку и сига-пыжьяна — в оз. Лангтибейто (п-ов Ямал). Гистологический анализ гонад проводили в лаборатории реконструкции биосистем биологического факультета по стандартным методикам [5]. Семенники и яичники этих видов фиксировали в смесях Буэна, Карнуа и 4% нейтральном формалине. После дегидратации в спиртах возрастающей концентрации и заливки в парафин на установке ЕС-350 («Micom»), срезы толщиной 5 мкм готовили на автоматизированном роторном микротоме НМ 355S («Micom»), окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну и заключали в среду «Bio Mount» («Bio Optica») на аппарате для заключения препаратов Tissue-Tek GLC550 («Sakuga»). Препараты анализировали при увеличениях ×100, ×200, ×400, ×1000 на микроскопе «AxioImager A1» («Zeiss») с использованием лицензионного программного обеспечения AxioVision 4.7.1. и фотографировали с применением видеокамеры AxioCam MRC5 и программного обеспечения

Пространственную локализацию и соотношение половых клеток в яичниках гольца (5 экз.), сига-пыжьяна (18 экз.), чира (5 экз.) и ряпушки (11 экз.) оценивали на толстых (до 800 мкм) срезах, окрашенных эозином и акридиновым оранжевым с применением конфокального лазерного сканирующего микроскопа LSM-510META («Zeiss»). Сканирование проводилось гелиевым лазером ($\lambda=543$ нм) и гелий-аргоновым лазером ($\lambda=488$ нм) с фильтрами, пропускающими свет $\lambda \geq 560$ нм и $\lambda=505-520$ нм, соответственно. С использованием

ПО LSM-510 строили 3D модели участков яичников, при помощи которых рассчитывали истинное соотношение ооцитов разных размерных групп, после чего определяли долю (%) половых клеток каждой генерации в исследуемом участке. Всего с применением разных методов микрофотографирования было исследовано 18 экз. гольца, 46 — сига-пыжьяна, 10 — чира и 38 — сибирской ряпушки.

Результаты.

Оз. Гольцовое (Гыданский п-ов)

Водоем олиготрофного типа площадью около 300 га расположен на севере Гыданского полуострова (бассейн оз. Периптавето) и имеет овальную форму, вытянутую с северо-запада на юго-восток. У северо-западного берега из озера вытекает протока, впадающая в пойменное озеро бассейна р. Есяха. Северо-западный, частью южный и восточный берега пологие, в основном отвесные, до 10 м, размываемые. Грунты на мелководье песчаные, на глубине с небольшой примесью ила. У всех берегов хорошо выражена песчаная литораль, занимающая значительную площадь. Средняя глубина в озере составляет 3.5 м, максимальная — до 22 м. Прибрежно-водная растительность отсутствует, за исключением протоки. Характерно наличие погруженной растительности на глубинах от 2 м до 3.5 м, что, скорее всего, связано с сильным волнением и перемешиванием грунтов на литорали.

Арктический голец (*Salvelinus alpinus*). Гонады половозрелых особей обоего пола находились на II и III стадиях зрелости. Старшая генерация в яичниках представлена вителлогенными ооцитами (рис. 1а), среди которых присутствовали опустевшие фолликулы от прошлого нереста (рис. 1б). В значительном количестве встречались половые клетки очередных генераций — превителлогенные ооциты разных размерных групп (рис. 1в, г), — в совокупности составляющие репродукционный потенциал данного вида. При этом отклонений в яичниках не выявлено; данный факт также установлен для семенников (рис. 1 д, е). Следует отметить, почти у всех особей высокая инвазированность гельминтами, что наряду с низкими кормовыми возможностями водоема и коротким периодом летнего нагула ограничивает посленерестовое восстановление репродуктивной системы.

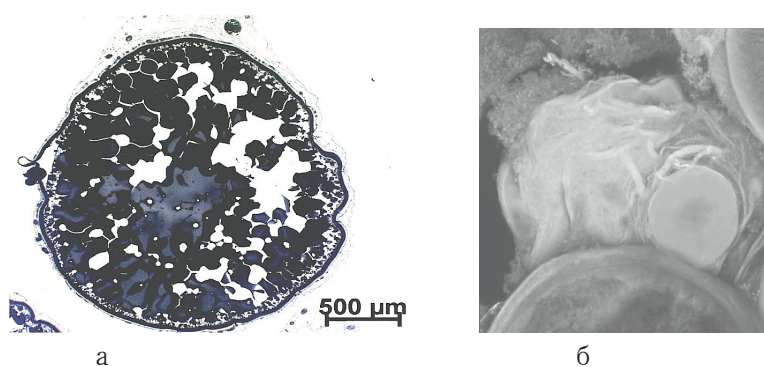
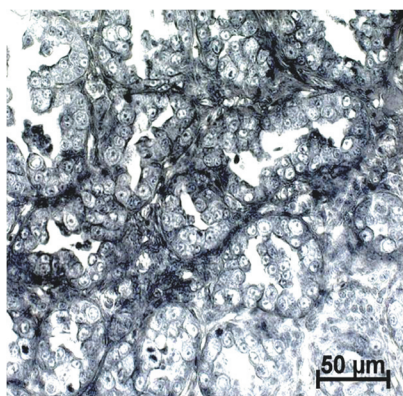
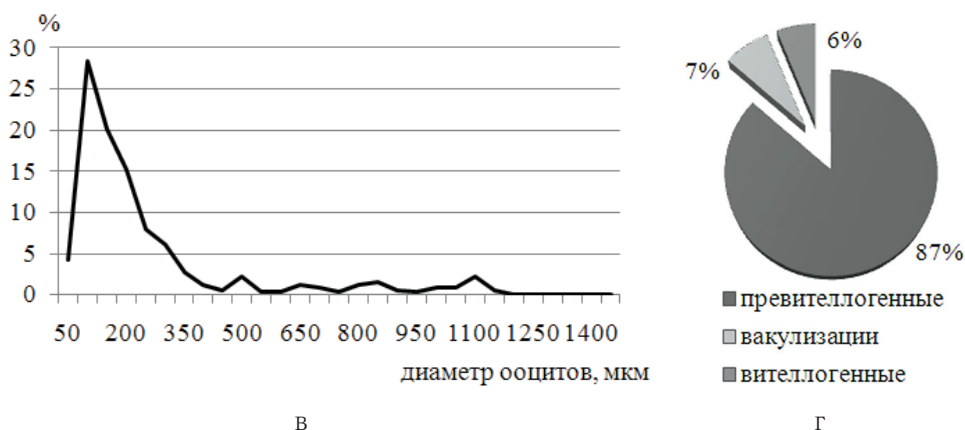
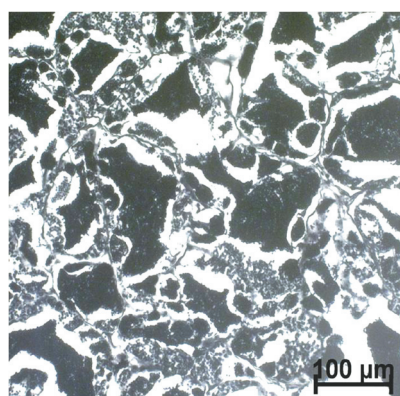


Рис. 1 (а, б). Состояние гонад у гольца в оз. Гольцовое:

а — ооцит фазы интенсивного накопления желтка; б — опустевший фолликул от прошлогоднего нереста



д



е

Рис. 1 (в, г, д, е). Состояние гонад у гольца в оз. Гольцовое:

в — размерный ряд ооцитов в яичниках гольца; г — соотношение половых клеток разных генераций, превителлогенные ооциты составляют основную массу половых клеток; участки семенников гольца на II (д) и III (е) стадиях зрелости

Сиг-ныжьян (Coregonus lavaretus pidschian). Практически все отловленные особи были половозрелыми и готовились к предстоящему нересту. В яичниках III стадии зрелости старшей генерацией половых клеток были ооциты фазы накопления желтка (рис. 2а), однако доля ооцитов периода превителлогенеза многократно превышала остальные генерации (рис. 2б, в), что свидетельствует о высоком репродукционном потенциале данного вида. У части самок отмечены резорбирующиеся ооциты фазы накопления желтка (рис. 2г), вследствие чего ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы становились старшей генерацией (рис. 2д). Такие особи уже не смогут принять участие в предстоящем нересте и пропустят очередной нерестовый сезон. Очевидной причиной этой аномалии также может являться высокий паразитарный

пресс. В просветах семенных канальцев семенников III стадии зрелости накапливались сперматиды и спермии (рис. 2е).

В целом, вид успешно осваивает водоем, и даже при слабом наполнении кишечника низкая жирность и развитые гонады отражают интенсивную конверсию питательных веществ на половое созревание.

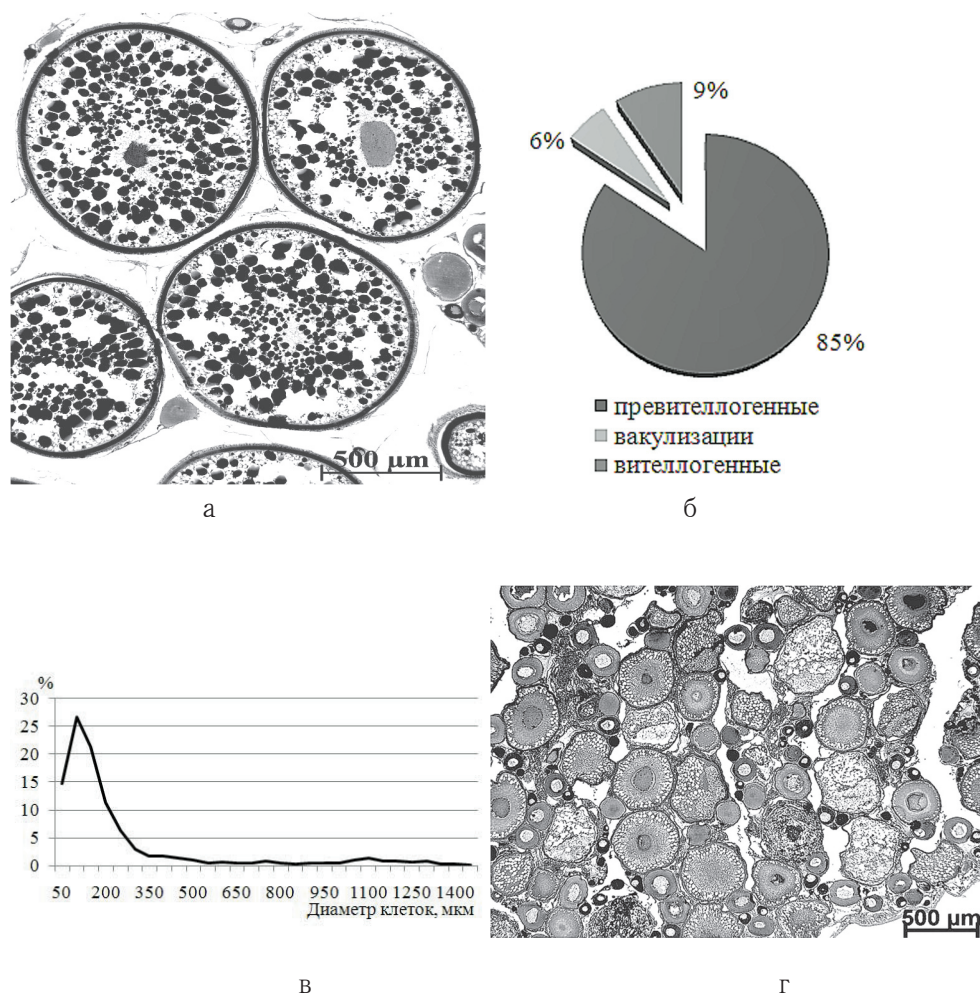


Рис. 2. Состояние гонад сига-пыжьяна в оз. Гольцовое: а — вителлогенные ооциты в яичниках III стадии зрелости; б — соотношение половых клеток разных генераций в яичниках; в — размерный ряд ооцитов в яичниках сига-пыжьяна; г — резорбция ооцитов фазы накопления желтка

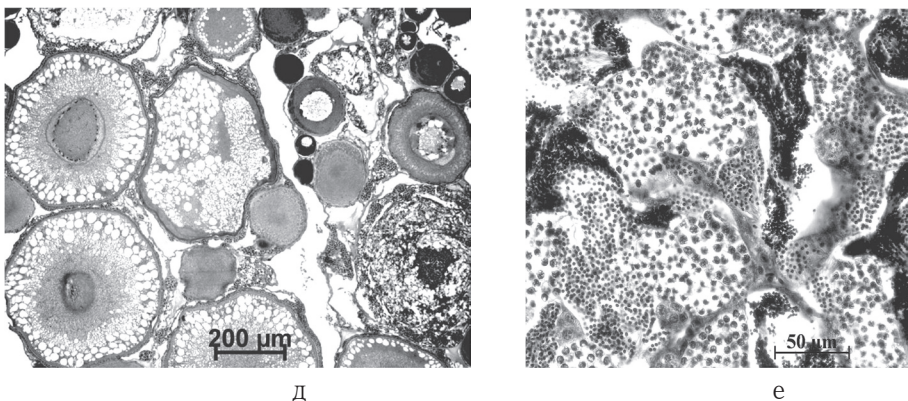


Рис. 2. Состояние гонад сига-пыжьяна в оз. Гольцовое:
 д — то же крупным планом; е — половые клетки разных стадий в семенниках III стадии зрелости, хорошо видны массы спермиев в просветах канальцев

Чир (Coregonus nasus). В наших уловах чир представлен 4+-8-летними особями, гонады которых были слабо развиты. Яичники находились на II и в начале III стадии зрелости, старшей генерацией половых клеток были соответственно превителлогенные ооциты (рис. 3а) и, значительно реже, ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы и накопления мелкозернистого желтка (рис. 3б). Среди превителлогенных ооцитов отмечены гнезда ооцитов ранней профазы мейоза, что свидетельствовало о продолжающемся формировании половых клеток резервного фонда.

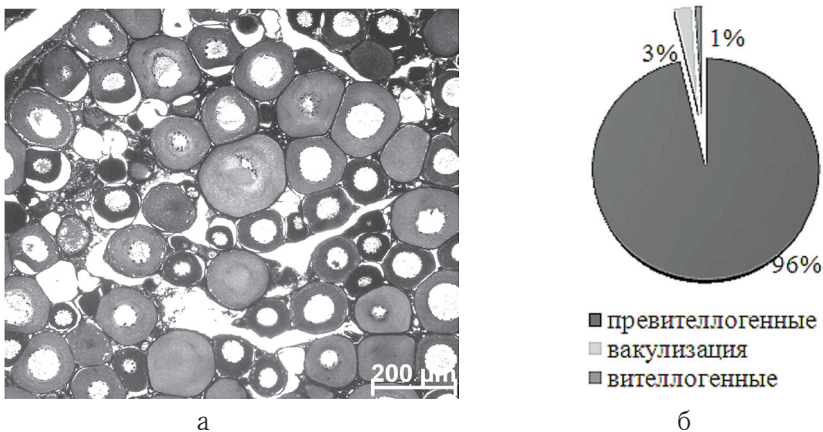


Рис. 3. Яичники чира в оз. Гольцовое:
 а — участок яичника чира II стадии зрелости и б — соотношение ооцитов разных генераций в яичниках II и начальной III стадиях

Гонады самцов находились на II стадии зрелости. Нарушения репродуктивной системы у этого вида отсутствовали. В данном водоеме у чира отмечено позднее половое созревание и низкая упитанность, что могло усиливаться значительным паразитарным прессом.

Полученные данные по состоянию ихтиофауны в оз. Гольцовое позволяют сделать заключение о низких кормовых возможностях водоема тундровой зоны Гыданского полуострова [3], [6], [7]. Отмеченная высокая инвазированность исследованных рыб при укороченном периоде нагула отразилась на размерно-весовых показателях, темпе гаметогенеза и медленном восстановлении репродуктивной системы половозрелых особей в посленерестовый период. Отклонений в структуре гонад и составе половых клеток нами не выявлено.

Оз. Лангтибейто (п-ов Ямал).

Оз. Лангтибейто расположено на севере полуострова Ямал. Оно имеет округлую форму и площадь около 700 га. У западного берега из озера вытекает протока, впадающая в реку. Южный и частично западный берега отвесные, размываемые водой. Северный и восточный берега низкие. Западный берег — низкий с севера от протоки, залит водой и заросший прибрежно-водной растительностью. В остальных частях озера высшая водная растительность отсутствует. У всех берегов выражена песчаная литораль. Средняя глубина составляет около 3 м, максимальная — до 6 м. Участки с максимальными глубинами находятся у высокого юго-западного берега. Грунты на мелководье песчаные, очень плотные, на глубине с небольшой примесью ила. Вдоль западного берега на север от протоки у берега — большое количество нанесенного растительного детрита. Вода очень мутная из-за большого количества взвеси и постоянно ветрового перемешивания.

Ихтиофауна этого водоема типична для тундровых озер Ямала: озерная ряпушка, сиг-пыжьян, чир, налим, девятиглая колюшка. Доминирующим видом в составе ихтиофауны является сибирская ряпушка, субдоминантом — сиг-пыжьян. В оз. Лангтибейто был выявлен сиг, по морфотипу напоминающий гибридную форму между сигом-пыжьяном и чиром.

Сибирская ряпушка (*Coregonus sardinella*). Средний возраст исследованных рыб составлял 4-5 лет. Практически все изученные особи должны были отнереститься в предстоящем нерестовом сезоне. Яичники находились при завершении III стадии зрелости, а гонадосоматический индекс достигал 18-22% (рис. 4а). У самок старшая генерация половых клеток завершала вителлогенез, а между ними локализовались гнезда превителлогенных ооцитов (рис. 4б). Соотношение ооцитов разных генераций приведено на рис. 4в. Все исследованные особи были половозрелыми, и только у отдельных экземпляров отмечены некоторые отклонения в репродуктивной системе, не выходящие за пределы нормы. Наполнение кишечника и жирность рыб были низкими, что обусловлено слабой кормовой базой.

Кроме обычной ряпушки, созревающей в 3-5 лет, в оз. Лангтибейто нами выявлена мелкая форма, достигающая половой зрелости уже в 1+. У таких особей яичники находились на III стадии зрелости (рис. 4г), ооциты старшей генерации находились в фазе интенсивного накопления желтка.

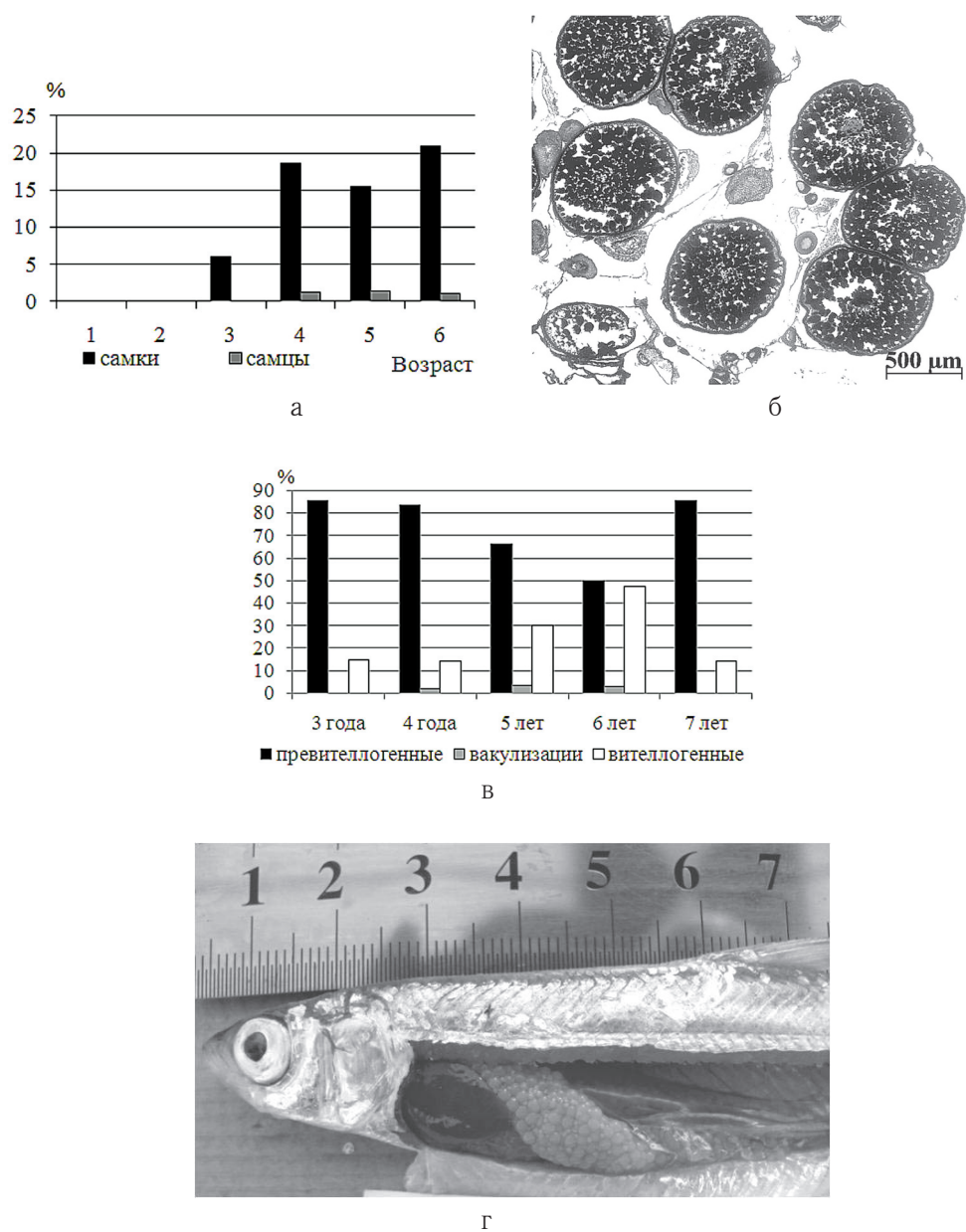


Рис. 4. Гонадогенез сибирской ряпушки в оз. Лангтибейто
 а — гонадосоматический индекс самок и самцов ряпушки;
 б — участок яичника III стадии зрелости с ооцитами фазы интенсивного вителлогенеза, между которыми распределяются превителлогенные ооциты очередных генераций;
 в — соотношение ооцитов разных генераций в яичниках разновозрастных особей;
 г — мелкая ранозревающая особь сибирской ряпушки (возраст 1+).

Таким образом, сибирская ряпушка в оз. Лангтйейто представлена двумя группировками: первая и наиболее многочисленная имела длину по Смитту 260-280 мм, вторая, быстросозревающая, не превышала 110-135 мм, что не является типичным для водоемов Крайнего Севера.

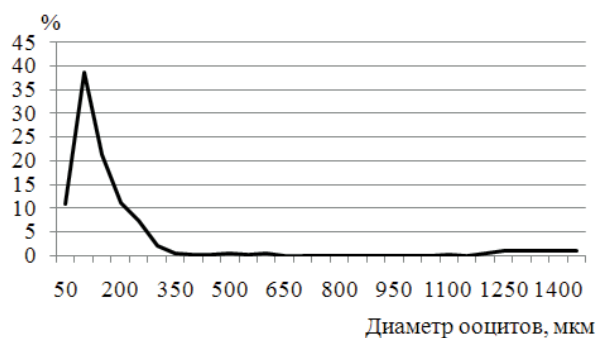
Сиг-пыжьян (Coregonus lavaretus pidschian). Морфотип этого вида в оз. Лангтйейто не совсем обычен (рис. 5а), и отмеченная «горбатость» позволяет предположить возможность гибридизации с другими представителями сиговых рыб [8]. Часть самок этого вида были неполовозрелыми, яичники остальных находились на III стадии зрелости, в которых старшей генерацией являлись вителлогенные ооциты. Однако и у этого вида превителлогенные ооциты составляли основную массу половых клеток (рис. 5 б,в). Гонады большинства самцов также были на III стадии зрелости — в семенных канальцах накапливались сперматиды и спермии.



а



б



в

Рис. 5. Сиг-пыжьян из оз. Лангтйейто
 а — половозрелая особь сига-пыжьяна необычной формы;
 б — соотношение половых клеток разных генераций в яичниках половозрелых особей;
 в — размерный ряд ооцитов у готовящихся к нересту рыб

Заключение. Резюмируя полученные данные, отметим, что у гольца и сига рыб в исследованных озерах севера Гыданского и Ямальского полуостровов нарушений в состоянии гонад не выявлено. Спецификой половых циклов является пропуск частью половозрелых особей очередного нереста [3], вызванный кратким нагульным периодом и слаборазвитой кормовой базой, снижающими возможность репарации репродуктивной системы в посленерестовый период и пополнение фонда половых клеток, предназначенных для нереста. Обусловленный суровыми климатическими условиями столь же длительный характер репарационных процессов в посленерестовый период ранее установлен у муксуна и пеляди в Обь-Иртышском бассейне [9], [10], [11], [12]. Кроме того, у исследованных рыб в большей (пелядь, чир, сибирская ряпушка) или меньшей (голец, сиг-пыжьян) степени на внутренних органах и в кишечнике, реже — в гонадах, присутствуют паразиты на разных стадиях развития. Паразитарный фактор в условиях низкой кормовой обеспеченности в тундровых озерах ухудшает общее состояние рыб, снижает жирность, размерно-весовые и репродукционные показатели, сокращает продолжительность репродуктивной активности и жизненного цикла. Вместе с тем, основа репродукционного потенциала — устойчивое пополнение резервного фонда половых клеток и значительный объем превителлогенных ооцитов — и в этих напряженных условиях остается стабильной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.-Л.: АН СССР, 1949. Т. III. С. 1195-1315.
2. Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
3. Попов П.А. Характеристика ихтиофауны водоемов Гыданского полуострова // Вестник ТГУ. Биология. Томск, 2011. № 3 (15). С. 127-138.
4. Отчет о научном исследовании «Качество вод в условиях антропогенных нагрузок и изменения климата в регионах Западной Сибири». № 11. G34.31.0036. 2010 г. 235 с.
5. Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др. Гистология для ихтиологов: Опыт и советы. М.: ВНИРО, 2009. 112 с.
6. Полимский В.Н. К лимнологии озер Гыданского полуострова // Известия ГосНИОРХ. Л., 1971. Т. 75. С. 32-46.
7. Гундризер В.А., Залозный Н.А., Осипова Н.Н., Попов П.А., Рузанова А.И. Материалы по изучению гидробионтов р. Танама и их роль в питании некоторых видов рыб // Вопросы биологии. Томск: НИИББ при ТГУ, 1977. С. 14-19.
8. Балдина С.Н., Гордон Н.Ю., Политов Д.В. Генетическая дифференциация муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) и родственных видов сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) Сибири по мтДНК // Генетика. 2008. Т. 44. № 7. С. 896-905.
9. Селюков А.Г. Оогенез и половые циклы самок пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) озера Ендырь (бассейн Оби) // Вопр. ихтиологии. 1986. Т. 26. Вып. 2. С. 294-302.
10. Селюков А.Г. Репродуктивная система сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) как индикатор состояния экосистемы Оби. I. Половые циклы пеляди *Coregonus peled* // Вопр. ихтиологии. 2002а. Т. 42. № 1. С. 85-92.
11. Селюков А.Г. Репродуктивная система сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) как индикатор состояния экосистемы Оби. II. Половые циклы муксуна *Coregonus muksun* // Вопр. ихтиологии. 2002б. Т. 42. № 2. С. 225-235.
12. Селюков А.Г. Морфофункциональный статус рыб Обь-Иртышского бассейна в современных условиях. Монография. Тюмень: ТюмГУ, 2007. 184 с.