

С А Н К Т - П Е Т Е Р Б У Р Г С К И Й
Г О С У Д А Р С Т В Е Н Н Ы Й У Н И В Е Р С И Т Е Т

На правах рукописи
УДК 597-115;597:636.082.12/.2

Б О Г Д А Н О В А
Вера Александровна



ГАМЕТОГЕНЕЗ У ГИНОГЕНЕТИЧЕСКИХ И ГИБРИДНЫХ
ФОРМ СИГОВЫХ РЫБ

03.00.10 - икhtiология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
1991

Работа выполнена в лаборатории ихтиологии Биологического научно-исследовательского института Санкт-Петербургского государственного университета.

Научные руководители: доктор биологических наук,
профессор-консультант
Б.Н.КАЗАНСКИЙ;
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
К.Е.БЕДРОВ

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Л.В.КАЙЛАНОВ;
кандидат биологических наук
А.В.НЕВЛОВ

Ведущее учреждение - Московский государственный университет им.М.В.Ломоносова

Защита состоится "12" сентября 1991 г. в "15" ча-
сов на заседании Специализированного совета Д.063.57.22 по за-
щите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологи-
ческих наук при Санкт-Петербургском государственном универси-
тете.

Адрес: 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9
Биолого-почвенный факультет, аудитория 133.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке
им.А.М.Горького Санкт-Петербургского государственного универ-
ситета.

Автореферат разослан "11" сентября 1991 г.

Ученый секретарь
Специализированного совета
кандидат биологических наук



А.Г.Десницкий

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Разработка новых форм ведения рыбного хозяйства и интенсификация аквакультуры делают необходимым совершенствование селекционных работ, среди которых важную роль могут сыграть генетические методы селекции и, в частности, индуцированный гиногенез и отдаленная гибридизация.

В последние годы индуцированный диплоидный гиногенез находит широкое применение в мировой практике селекционно-генетических работ в рыбоводстве. Метод позволяет значительно ускорить длительный и трудоемкий процесс создания генетически выравненных гомозиготных линий для последующих промышленных скрещиваний и получения эффекта гетерозиса, а также дает материал для исследования проблемы инбредной депрессии у рыб.

Целью отдаленной гибридизации является получение межвидовых гибридов, сочетающих ценные качества родительских видов. В настоящее время метод гибридизации применяется в основном для получения гибридов I-го поколения с целью товарного выращивания рыбы. Однако перспективным направлением является также селекция гибридов и создание новых синтетических ценных пород.

При разработке и совершенствовании этих форм искусственного разведения и воспроизводства становится важным изучение состояния репродуктивной системы рыб, их фертильности. Вопрос о репродуктивных свойствах гибридов, используемых в промышленных скрещиваниях, приобретает также особое значение в связи с задачами экологического мониторинга, поскольку при сохранении фертильности гибридов в рыбных хозяйствах может возникнуть опасность "загрязнения" генофонда чистых видов.

Цель работы - изучение гаметогенеза у пеляди гиногенетического происхождения и у межвидового гибрида пелчира - пелядь (*Coregonus peled gmel.*) ♀ x чир (*Coregonus nasus Pfl.*) ♂.

Задачи исследования:

1. Исследовать ранний гаметогенез и половое созревание пеляди первого гиногенетического поколения.
2. Сравнить развитие гонад и репродуктивные свойства пеляди в индивидуальных гиногенетических потомствах второго поколе-

ния гиногенеза.

3. Провести сравнительный анализ развития половых клеток и гонад в раннем онтогенезе пелчира и пеляди (как материнской формы).
4. Исследовать гаметогенез и репродуктивные свойства производителей пелчира.

Работа является составной частью исследования искусственного диплоидного гиногенеза у пеляди, выполняющегося совместно с сектором генетики и селекции сиговых рыб ГосНИОРХ по программе "Низкотемпературный генетический банк промысловых и редких видов рыб и водных беспозвоночных" и в соответствии с тематическим планом НИР БИНИИ ЛГУ на 1985-1990 гг. (№ гос. регистрации ОI.86.0081969).

Научная новизна работ. Пелядь гиногенетического происхождения представляет собой первый среди сиговых рыб объект искусственного гиногенетического воспроизводства. Показано, что в отличие от карпа, у которого индуцированный гиногенез резко снижает воспроизводительную способность, у пеляди в первом поколении гиногенеза в основном сохраняется фертильность, что, по-видимому, свидетельствует о видовой специфичности в реакции воспроизводительной системы рыб на гомозиготизацию при индуцированном гиногенезе. Впервые у гиногенетических потомков рыб изучен ранний гонадо- и гаметогенез. Выявлены различия в состоянии репродуктивной системы личинок пеляди индивидуальных гиногенетических потомств и поставлен вопрос о возможности ранней диагностики фертильности рыб в генетически выровненных линиях. Впервые проведен сравнительный анализ развития половых желез пеляди разных индивидуальных гиногенетических потомств второго поколения гиногенеза, установлена их дифференциальная чувствительность к гомозиготизации и возможность получения гиногенетических потомств с хорошими репродуктивными качествами. Описаны признаки инбредной депрессии гонадо- и гаметогенеза и, в частности, специфические нарушения, связанные с длительной блокировкой перехода ооцитов ранней профазы мейоза к протоплазматическому росту.

Выполнено одно из первых исследований гаметогенеза у межвидового гибрида сиговых рыб - пелчира, изучение его раннего гаметогенеза является оригинальным исследованием. Впервые получены сравнительные данные по морфологии и количеству первичных половых клеток у гибридов, установлены сроки дифференцировки пола, описаны начальные признаки отклонений в развитии яичников у молоди и нарушения в развитии гонад у гибридов старшего возраста. Установлены причины снижения плодовитости у большей части самки пелчира, а также бесплодия некоторых из них.

Определено соотношение полов в популяции пелчира и в индивидуальных гиногенетических потомствах второго поколения гиногенеза; его изменение рассматривается в связи с вопросом о генетическом определении пола у пеляди.

Практическая значимость работы. На основании полученных данных гиногенетическая пелядь признана перспективным объектом для продолжения селекционных работ. Показано, что генетически выравненные индивидуальные потомства гиногенетического происхождения различаются по репродуктивным свойствам, что необходимо учитывать в селекционной работе. Выявлены признаки, по которым, очевидно, возможна заблаговременная оценка репродуктивных потенций рыб в генетических линиях.

Показано сохранение фертильности у большей части самок и самцов пелчира. Это дает основание рассматривать данную гибридную форму как генетически опасную в аквакультуре сигов, использование которой в рыбных хозяйствах требует специального контроля, с целью предотвращения ее скрещивания с "чистыми" видами. Вместе с тем гибрид можно считать перспективным для выведения новых синтетических пород сигов.

Результаты исследования могут быть использованы для прогнозирования отклонений в развитии половых желез, возникающих при непланируемом и регулярном инбридинге и гибридизации в аквакультуре, а также при разработке учебных курсов по генетике, селекции и воспроизводству рыб.

Апробация работы и публикации. Материалы диссертации были изложены на Всесоюзной конференции по проблемам "Биологические

ресурсов внутренних водоемов Европейского Севера" (Петрозаводск, 1986); конференции молодых специалистов "Интенсификация рыбного хозяйства внутренних водоемов" (Ленинград, 1986), III Всесоюзном совещании по генетике, селекции и гибридизации рыб (Тарту, 1986); III Всесоюзном совещании по лососевидным рыбам (Тольятти, 1988); II Всесоюзной конференции "Экология, биологическая продуктивность и проблемы марикультуры Баренцева моря" (Мурманск, 1988) и внесены в банк генетических данных МРХ СССР.

Основные положения работы изложены в 10 публикациях.

Структура и объем диссертации. Работа изложена на 185 стр. машинописного текста и состоит из введения, трех глав, содержащих описание материалов и использованных методов исследования, результатов собственных наблюдений, обсуждения полученных данных, заключения, выводов и указателя литературы (206 отечественных и 89 иностранных источников). Текст иллюстрирован 31 таблицей, 61 микрофотографиями и 5 графиками и гистограммами.

Работа выполнена в лаборатории ихтиологии БИНИИ Санкт-Петербургского государственного университета.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Гиногенетические потомки пеляди и гибриды были получены и выращены сотрудниками секции генетики и селекции сиговых рыб и лаборатории озерного хозяйства на базах ГосНИОРХа.

Исследовали гонадо- и гаметогенез у пеляди двух поколений гиногенеза. Гиногенетические потомки первого поколения (G_1) были получены из икры, взятой от нескольких самок племенного стада. Гиногенетическая пелядь второго поколения была представлена индивидуальными потомствами ($ИП G_2$), полученными от первично гиногенетических самок.

Состояние воспроизводительной системы пеляди первого поколения гиногенеза исследовали у личинок в день вылупления и у рыб до и после нереста. Сравнительный анализ репродуктивной системы гиногенетических потомков пеляди второго поколения проведен на личинках шести индивидуальных гиногенетических потомств (гиногенетических линий) и у рыб трех оставленных для выращивания линий (табл. I).

В работе использованы данные ГосНИОРХ по плодовитости гиногенетических потомков пеляди и выживаемости сеголеток второго поколения гиногенеза.

Гаметогенез пелчира исследовали на гибридах первого поколения. Изучение развития гонад и формирования фонда половых клеток у личинок, мальков и сеголеток проводили параллельно у пелчира и его материнской формы, пеляди, содержащихся совместно. Развитие половых желез прослеживали до пятилетнего возраста. Объем исследованного материала приведен в табл. I.

Материал обрабатывали согласно общепринятым ихтиологическим (Правдин, 1965) и гистологическим (Ромейс, 1953; Роскин, 1961) методикам. Подсчет первичных половых клеток, ШПК, проводили на серийных поперечных срезах всей тушки личинок. Количество соотношение (в %) половых клеток разных стадий развития рассчитывали на срезах обеих частей гонад в 2-5 особей по формуле *M. Nøvergromvig* (1946). Динамику протоплазматического роста ооцитов в личинках сеголеток исследовали по методике О.Ф.Сакун и Е.В.Туревой-Преображенской (1989), используя классификацию ооцитов периода протоплазматического роста по размерным группам А.Т.Селжкова (1987).

Данные биологического анализа и измерений на гистологических препаратах обработаны на миниЭВМ по программам "Статистика", "t - Критерий Стьюдента", "Корреляционная матрица" и др.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

Состояние репродуктивной системы у пеляди первого поколения гиногенеза. Репродуктивная система у только что вылупившихся личинок гиногенетического происхождения, как и у пеляди племенного стада, находилась на стадии концентрации первичных половых клеток. Различий по числу ШПК и их морфологии обнаружено не было (табл. 2). Это позволило заключить, что повышенная гомозиготность, характерная для пеляди в I-ом поколении гиногенеза и температурное шокное воздействие на икру, необходимое для диплоидизации набора хромосом при индуцированном гиногенезе, не оказали заметного влияния на развитие половых

Таблица I

Объем исследованного материала (экз.)

I-ое поколение гиногенеза				2-ое поколение гиногенеза											
сутки	Возраст		№ индивиду- альных по- томств	Возраст											
	лет	лет		сутки				лет							
I	2	2+		I	52	62	80	96	100	0+	I	I+	2+		
	гиногенетическая пелядь		113	8						50*	19	10	5		
14	5	2I	215	5	13	20	9	15	21	(200) 50	5	8	-		
	контроль		152	7						(100) 29	-	5	-		
16	6	15	211	9											
			115	9											
			112	10											
			контроль	10	-	22	16	15	20	22					
гисбрид				пелчир, F ₁											
сутки				лет											
	I	40	5I	6I	75	100	110	140	I	I+	2+	3	4	4+	
оз. Муха (база "Сяберо")				база "Моторное" ЦЭС "Ропша"											
пелчир	10	20	20	7	15	23	20	20	181	12	6	49	12	19	9
ислядь	10	10	15	10	10	10	10	10	30						

Примечание: без скобок указано количество исследованных рыб с гистологической, в скобках - с визуальной оценкой гонад

клеток гиногенетических потомков в раннем онтогенезе.

Гиногенетическая пелядь не отличалась от племенной по темпу полового созревания. Большая часть рыб оказалась фертильной; самки не имели достоверных отличий от племенной пеляди по абсолютной и относительной рабочей плодовитости.

Гистологический анализ гонад созревающих самок показал, что в яичниках некоторых из них сохранялась асинхронность трофоплазматического роста ооцитов вплоть до начала нереста. В яичниках отнерестившихся самок находились крупные вителлогенные ооциты, значительно опережающие по уровню развития остальные ооциты старшей генерации. Некоторые из них находились на начальных стадиях резорбции. У части самок гиногенетического происхождения в гонадах проходила дегенерация большого количества ооцитов завершающих фаз оогенеза, что не наблюдалось у контрольных рыб. Данные особенности развития половых клеток могут быть причиной повышенной изменчивости диаметра овулировавших икринок и пониженной плодовитости, характерной для части самок гиногенетического стада (Полякова, 1985).

Таблица 2

Число ПНК у личинок племенной, гиногенетической пеляди и пелчира

Вариант	Число исследованных личинок	$\bar{X} \pm m_{\bar{x}}$	Количество ПНК min - max
1-ое поколение гиногенеза	14	23,6 \pm 2,48	7-36
2-ое поколение гиногенеза			
ИП С 215	5	27,4 \pm 3,65	18-35
ИП С 112	10	26,9 \pm 2,39	19-35
ИП С 113	8	53,1 \pm 2,51	40-69
ИП С 152	7	24,6 \pm 2,83	10-44
ИП С 115	9	33,8 \pm 3,10	27-60
ИП С 211	9	1,8 \pm 0,85	0-8

Вариант	Число исследованных личинок	$\bar{X} \pm$	Количество ППК
племенная пелядь	26	22,4 \pm 1,56	II-36
пелчир	10	34,4 \pm 3,20	3 \pm 4I

Некоторые гиногенетические самки оставались бесплодными в связи с развитием тестовариума и выраженной задержкой развития большей части половых клеток на ранней профазе мейоза.

Таким образом, хотя у подавляющего большинства пеляди первого поколения гиногенеза сохраняются фертильность, у части самок наблюдаются нарушения оогенеза, в той или иной степени снижающие их репродуктивные потенции, вплоть до полной потери фертильности, что, очевидно, является следствием инбредной депрессии.

Развитие половых желез у пеляди в индивидуальных гиногенетических потомствах второго поколения. Исследование только что вылупившихся личинок в шести индивидуальных гиногенетических потомствах показало сходство их размерно-весовых характеристик, в то время как состояние их половой системы различалось. У личинок из ИП G₂ II3 количество ППК оказалось существенно ($p < 0,001$) выше, а в ИП G₂ 2II — ниже, чем у контрольных и личинок других гиногенетических потомств (табл.2).

Ввиду малой численности и повышенной смертности личинок, для дальнейшего выращивания были оставлены только три, наиболее многочисленных, индивидуальных потомства (ИП G₂ II3, 2I5 и 152). Подращивание молоди проводили в выростных прудах ЦЭС "Гопша". Осенью сеголеток метили, и с этого времени все три потомства содержали совместно. У пеляди в ИП G₂ 2I5 исследовали развитие гонад в течение первого лета жизни; контролем служила одновозрастная пелядь племенного стада.

И н д и в и д у а л ь н о е п о т о м с т в о G₂ 2I5

Вывиаемость пеляди в потомстве была пониженной, у сеголеток она составила 43%. Исследование раннего гаметогенеза у рыб этой линии показало, что дифференцировка пола происходит в те же сроки, что и у племенной пеляди и заканчивается к

возрасту 80 суток. Вся молодь гиногенетического происхождения имела гонады, развивавшиеся как личинки; площадь поперечного сечения гонад ($0,6 \pm 0,11 \text{ мкм}^2$) была меньше, чем у контрольных сеголеток ($0,8 \pm 0,14 \text{ мкм}^2$), средний диаметр ооцитов старшей генерации варьировал в пределах от 76 мкм до 93 мкм (в контроле - 90-110 мкм). У значительной части особей (32%) в личинках II стадии зрелости присутствовало большое количество полных клеток ранних фаз оогенеза - гоний и ооцитов ранней профазы мейоза. Различия в уровне развития гонад у гиногенетической и племенной пеляди коррелировали с отставанием первой в росте. В возрасте 150 суток сеголетки этой линии отличались наименьшей среди других потомств массой, длиной тела и улитанностью; их гонады были менее развиты (табл.3).

В возрасте I и I+ исследованные рыбы имели значительную вариабельность размерно-весовых признаков. Двухлетние самки существенно различались между собой по состоянию половых желез (табл.3). У четырех из них отмечали задержку полового созревания; эти рыбы могли созревать не ранее четырехлетнего возраста.

Таблица 3

Характеристика пеляди в ИП G₂ и контроле

№ ИП G ₂	Возраст	Кол-во исследованных рыб	Масса тела, г	К ул.	ГСИ и стадия зрелости гонад		
					♀	♂	
ИП3	0+	50 (200)	0 (0)	$34,4 \pm 0,62$	1,02	0,02(П)	-
	I	19	0	$34,9 \pm 0,81$	0,92	0,1-0,2 (П)	-
	I+	10	0	$82,4 \pm 1,51$	1,11	5,1-5,8 (IV)	-
	2+	5	0	$184,0 \pm 9,26$	0,89	1,1-1,4 (VI)	-
ИП5	0+	49 (100)	1 (2)	$14,8 \pm 0,43$	0,94	0,02(П)	0,02; П
	I	5	0	$14,2 \pm 0,99$	0,89	0,1-0,3 (П)	-

№ III G ₂	Воз- раст	Кол-во иссле- дованных рыб		Масса тела, г	К уп.	ГОИ и стадия зрелости го- над	
		♀	♂			♀	♂
	I+	6	2	67,5±9,95	1,02	0,02(II) 1,6(IIIa) 7,5(IV)	0,02;II
I52	0+	28	I	29,2±0,72	1,14	0,02(I) 0,02(II)	0,02;II
	I+	4	I	53,6±6,43	1,10	0,0(I) 0,3(II)	0,02;II
контроль	0+	10	I2	23,0±0,19	0,99	0,02(II)	0,02;II

Значительная часть самок имела нарушения в развитии го-над, проявляющиеся в форме асимметрии желез (до 50% самок сеголеток), связанной с различиями в морфо-функциональном состоянии долей, а у некоторых особей — со стерильностью одной из них. В яичниках наблюдали дегенерацию ооцитов периода протоплазматического роста, а у двухлетней самки IIIa стадии зрелости — ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы.

В потомстве были обнаружены немногочисленные самцы (табл.3).

И н д и в и д у а л ь н о е п о т о м с т в о G₂ III

Линия отличалась высокой выживаемостью рыб (у сеголеток — 79%, в контроле — 70%). Все исследованные особи (234 экз.) оказались самками. Первые два года жизни пелядь этого потомства имела сравнительно высокий темп роста и упитанность (табл.3), низкую вариабельность размеров и массы тела у одно-взрастных рыб. Все самки созрели в возрасте I+; повторно созревающие (2+) имели высокую рабочую плодовитость (23,6±6,35 тыс.шт.икр.).

И н д и в и д у а л ь н о е п о т о м с т в о G₂ I52

Молодь имела низкую выживаемость (в возрасте 0+ — 33%). Сеголеты были сравнительно крупными (табл.3), у двухлетних самок масса тела варьировала от 36 г до 70 г. У половины из 28 изученных самок этой линии в возрасте 0+ яичники имели не

характерный для молодежи пеляди и других сигов комплекс половых клеток, среди которых отсутствовали ооциты периода протоплазматического роста. Генеративную часть гонад заполняли многочисленные гонии (от 30 до 53%) и ооциты ранней профазы мейоза. Среди ранних мейоцитов преобладали ооциты стадий зиготены (от 5,4 до 37%) или пахитены (от 20 до 59%), значительно меньше было ооцитов ранней диплотены (не более 1,7%). У части сеголе-ток отмечали задержку анатомической дифференцировки гонад. Самки с аналогичным состоянием половых желез были обнаружены также в выборке двухлетних рыб. Нарушения оогенеза в гонадах самок этой линии не коррелировали с массой тела рыб и у двух-летних особей оказались характерны для наиболее крупных особей (с массой 55 г и 70 г). Остальные исследованные самки этого потомства в возрасте 0+ и I+ имели половые железы во II стадии зрелости. Такое состояние яичников у двухлетних рыб свидетельствовало о задержке их полового созревания по крайней мере до 4-х летнего возраста.

Среди исследованных рыб линии были обнаружены 2 самца (табл.3).

Таким образом, темп развития половых желез у пеляди в различных индивидуальных гиногенетических потомствах отличался и коррелировал с другими показателями (выживаемостью, темпом роста), характеризующими морфо-физиологический статус молодежи различных линий. Очевидно, репродуктивная система гиногенетической пеляди в индивидуальных потомствах обладает дифференциальной чувствительностью к гомозиготизации, что, возможно, связано с индивидуальными генетическими особенностями самок-производительниц. Выявленные признаки угнетения развития половых желез, такие, как асимметрия гонал, дегенерация половых клеток в раннем онтогенезе, задержка полового созревания, как и высокая изменчивость темпа роста и развития половых желез в двух гиногенетических потомствах могут быть связаны с проявлением инбредной депрессии и повышенной чувствительностью рыб к условиям содержания. Особого внимания заслуживают

луктивает факт нарушения оогенеза, наблюдающийся у пеляди одной гиногенетической линии — III C₂ I52, связанный с задержкой развития половых клеток и блокировкой перехода сомитов ранней профазы мейоза к протоплазматическому росту. Описание аналогичных нарушений оогенеза у пеляди и других сигов нам не известны; очевидно, они имеют генетическую природу.

Среди исследованных гиногенетических потомств встречается линия (III C₂ I13) с хорошими приспособительными, в том числе: репродуктивными качествами рыб. Такое гиногенетическое потомство выделялось среди других несобойно большим количеством половых клеток у личинок. Это позволяет ставить вопрос о возможности использования высокой численности первичных гонциотов у личинок как маркера потенциальной приспособленности и фертильности рыб в генетически выравненных линиях.

Половой состав в индивидуальных гиногенетических потомствах C₂ различался (табл.3) и оказался существенно отличным от соотношения самок и самцов в двух гиногенетических поколениях первого поколения гиногенеза — I8 и 32% самцов (Полякова, 1987). Полученные данные свидетельствуют в пользу высказанного ранее предположения о популяционном полиморфизме у пеляди по генам, определяющим пол (Полякова, 1987).

Гаметогенез и половое созревание пелчира. Широко распространено представление о фертильности гибридов сигов. Между тем, немногочисленные специальные исследования позволяют заключить, что последствия гибридизации в этой группе рыб, даже при скрещивании внутривидовых форм, оказываются неоднозначными для репродуктивных потенций потомства (Шупаков, Харченко, 1954, 1956; Леманова, 1955, 1960, 1965; Нестеренко, 1962, 1964).

Сравнительный анализ развития половых желез в раннем онтогенезе у пеляди и пелчира показал сходство морфологий их половых клеток, а также сроков сексуализации гонад. Вместе с тем, в развитии половых желез гибридов имелся ряд особенностей.

У гибридных личинок было больше половых клеток, чем у пеляди (табл.2). В индифферентный период развития гонад у пелчи-

ра митотическое размножение гоний, вероятно, было более интенсивно, в связи с чем их количество перед началом дифференцировки пола у гибридов было значительно выше (50-275 клеток на срез), чем у пеляди (5-14 клеток на срез). Большое количество половых клеток наблюдали в гонадах, которые в дальнейшем развивались как самки. К возрасту 116 суток их количество на одном срезе яичника превышало 1000 (у пеляди - 180-340). У некоторых сеголеток пелчира не происходило образование яичниковых пластинок; их формирование затягивалось до трех- или четырехлетнего возраста.

Повышенная пролиферация гоний в раннем онтогенезе гибридных самок сопровождалась задержкой развития основной части половых клеток на стадии ранней профазы мейоза, к протоплазматическому росту приступали лишь отдельные ооциты. К осени первого года жизни у гибридных сеголеток количество ооцитов периода протоплазматического роста на гистологическом срезе гонады не превышало 0,02% от всей массы половых клеток, тогда как у пеляди того же возраста ооциты периода протоплазматического роста составляли от 34 до 70%.

В исследованной выборке годовалых пелчиров ($n = 181$ экз.), у 81% самок гонады содержали половые клетки ранних фаз оогенеза и единичные ооциты периода протоплазматического роста; у части рыб ооциты периода протоплазматического роста были более многочисленными, а типичная для сигов гистологическая картина яичников II стадии зрелости была характерна только для 2% самок. По мере роста гибридов в личниках увеличивалось число ооцитов, вступающих в период протоплазматического роста. У двухлетних самок ооциты старшей генерации переходили к трофоплазматическому росту. У самок четырехлетнего возраста основную часть генеративной ткани составляли ооциты периодов прото- и трофоплазматического роста. Почти все пятилетние самки созревали, хотя у единичных особей сохранялась задержка развития большей части половых клеток на стадии гоний и ооцитов ранней профазы мейоза. Можно предположить, что эта задержка может служить причи-

ной бесплодия некоторых гибридных самок.

Особенностью гаметогенеза пелчира явился гермафродитизм большинства самок. Впервые цисты с мужскими половыми клетками были обнаружены в гонадах двухлетних особей. Среди гибридов старшего возраста увеличивалось число самок с признаками гермафродитизма, и к половозрелому состоянию почти все самки пелчира оказывались гермафродитными. При созревании таких рыб в яичниках, наряду с ооцитами завершающих фаз оогенеза, в большем или меньшем количестве присутствовали цисты со зрелыми сперматозоидами. У некоторых особей масса семенниковой ткани оказывалась значительной; в этом случае наблюдалась дегенерация созревающих ооцитов, что приводило к бесплодию рыб.

Среди трехгодовалых пелчиров, отловленных на базе "Моторное" присутствовали самки (12%), в гонадах которых происходила дегенерация ооцитов периода трофо-, а у особи с гонадами II стадии зрелости, - протоплазматического роста. Дегенерацию ооцитов наблюдали в тестовариумах, в яичниках с задержкой оогенеза на ранней профазе мейоза и у рыб без таких нарушений в развитии половых желез. Возможно, что в данном случае нарушение оогенеза было вызвано неблагоприятными условиями содержания рыб.

В редких случаях гибриды пелчира оказывались стерильными, при этом в их гонадах отсутствовали половые клетки. Подобные аномалии наблюдали у некоторых особей в раннем онтогенезе и у одной особи четырехлетнего возраста.

Характерным для пелчира оказалось изменение соотношения полов в сторону преобладания самок - 2,7♀ : 1♂. Таким образом, соотношение самцов к самок у гибридов оказалось близким тому, что установлено у пелчиды в первом поколении гиногенеза (Полякова, 1987).

Сперматогенез у пелчира шел без видимых нарушений и завершался у впервые созревающих самцов в возрасте 2+ или позднее.

Таким образом, несмотря на то, что большинство особей пелчира становится фертильными, гибридный генотип определяет у многих из них различные формы нарушений развития половых желез,

прежде всего яичников, которые так или иначе могут приводить к задержке полового созревания, снижению плодовитости, увеличению межнервного интервала, бесплодию или стерильности.

Характерно, что наиболее типичными нарушениями в гамето-генезе пеллчира явились, встречающиеся и у гиногенетической пеллчиды увеличение фонда гоний, задержка развития основной части половых клеток на стадии гоний и ранней профазы мейоза и развитие тестоварнума.

Гистофизиологические картины яичников у гиногенетической пеллчиды и пеллчира не имели при этом полного сходства, поскольку в гонадах саголеток и двухлеток пеллчиды гиногенетического происхождения отсутствовали ооциты периода протоплазматического роста, в то время как у гибридов отдельные клетки-"выскочки" все-таки приступали к протоплазматическому росту. Это может свидетельствовать о различии механизмов того и другого эффекта у столь различных генетических форм. Тем не менее можно констатировать, что искусственные модификации генома позволили выявить возможность задержки в развитии половых клеток на обычно быстро проходящих стадиях профазы мейоза и существование значительного перехода ст премейотических преобразований к протоплазматическому росту ооцитов, что согласуется с представлением Г.М.Персова (1978) об "узловом принципе развития гонад" и позволяет распространить принципы эколого-гистофизиологической периодизации гаметогенеза на ранний оогенез рыб (Казанский, 1963, 1975). Не исключено также, что такая задержка может происходить в связи с нарушением процесса мейоза. Дальнейшие исследования этих вопросов могут оказаться важными в изучении механизмов генетической и эндокринной регуляции гаметогенеза у рыб.

ВЫВОДЫ

1. Возрастание уровня гомозиготизации у пеллчиды первого гиногенетического поколения в основном не повлияло на развитие ее половых желез; снижение репродуктивных потенций произошло у немногих рыб.

2. Индивидуальные потомства пеляди второго гиногенетического поколения различались по степени устойчивости репродуктивной системы рыб к гомозиготизации. Репродуктивные качества пеляди отдельных индивидуальных потомств положительно коррелировали с жизнеспособностью и темпом роста, характеризующими уровень их адаптационных возможностей.

3. У личинок пеляди индивидуального гиногенетического потомства, отличающегося от других повышенными приспособительными возможностями, было значительно больше первичных гоноцитов, что свидетельствует о возможности использования этого показателя для ранней диагностики адаптивности и фертильности рыб в генетически выравненных линиях.

4. Инбредная депрессия репродуктивной функции у пеляди гиногенетического происхождения выражалась в задержке развития половых клеток на ранней профазе мейоза, дегенерации ооцитов периодов прото- и трофоплазматического роста, а также асимметричном развитии и стерильности половых желез.

5. В некоторых индивидуальных потомствах пеляди второго поколения гиногенеза встречались немногочисленные самцы, что свидетельствует в пользу предположения о возможном популяционном полиморфизме у этого вида по генам, определяющим пол.

6. У пелчира наблюдается изменение в соотношении полов в сторону преобладания самок ($2,7\sigma : 1\sigma$).

7. У основной части самцов и самок пелчира происходит формирование зрелых половых клеток. Для развития гонад у самок пелчира характерны формирование большого фонда гониальных клеток, длительная задержка половых клеток на ранней профазе мейоза, гермафродитизм; у некоторых гибридов возможна дегенерация ооцитов периодов трофо-, редко-протоплазматического роста. Нарушения оогенеза могут снижать индивидуальную плодовитость или приводить к бесплодию части самок; в редких случаях гибриды оказываются стерильны - в их гонадах отсутствуют половые клетки.

8. Длительная задержка развития половых клеток на ранней про-

фазе мейоза, обнаруженная у пелчира и некоторых самок пеляди гиногенетического происхождения, является специфическим нарушением оогенеза у рыб с резко измененным геномом и имеют, очевидно, генетическую природу.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Мостовская В.А., Селюков А.Г., Полякova Л.А. Гиногенез и репродуктивная система у пеляди //Сб.научн.тр.ГосНИОРХ, 1986. Вып.253. С.131-138.

2. Мостовская В.А. Исследование раннего гаметогенеза у пеляди гиногенетического происхождения //III Всесоюзное совещание по генетике, селекции и гибридизации рыб: Тез.докл.-М., 1986. С.142-143.

3. Мостовская В.А., Полякова Л.А. Первичные половые клетки у личинок пеляди гиногенетического происхождения //Генетические методы селекции /Под ред.М.А.Андрияшевой. -Л., 1986. С.16-20.

4. Мостовская В.А. Искусственный гиногенез у пеляди и состояние репродуктивной системы у гиногенетических потомков //Экология, биологическая продуктивность и проблемы мариккультуры Баренцева моря: Тез.докл.II Всесоюзн.конф.- Мурманск, 1988. С.236-238.

5. Мостовская В.А. Воспроизводительная система сиговых рыб при межвидовой гибридизации //III Всесоюзн.совет.по лососевидным рыбам: Тез.докл.- Тольятти. 1988. С.207-208.

6. Мостовская В.А. Нарушения в оогенезе гибридов пеляди с чиром //Сб.научн.тр.ГосНИОРХ. 1988. Вып.287. С.42-43.

7. Полякова Л.А., Мостовская В.А. Оценка состояния воспроизводительной функции пеляди гиногенетического происхождения //Сб.научн.тр.ГосНИОРХ, 1988. Вып.288. С.46-47.

8. Мостовская В.А., Полякова Л.А. Репродуктивная система пеляди второго гиногенетического поколения //Сб.научн.тр. ГосНИОРХ. 1988. Вып.284. С.110-121.

9. Полякова Л.А., Мостовская В.А. Рыбоводно-биологическая оценка второго гиногенетического поколения пеляди (*Coregonus pallasii* Gmelin) //Сб.научн.тр.ГосНИОРХ. 1988. Вып.274. С.143-155.

10. Мостовская В.А. Особенности полового созревания у гибридов пелядь х чир //Бюл.науки. - 1990. - № 8(320). - С.123-131.