1.ТЕМА:Воспроизводительная система рыб.

1.Дифференциация полов. Морфология половой системы рыб

2.Особенности овогенеза и сперматогенеза рыб

3.Шкала зрелости гонад самцов и самок

4. Оплодотворение

5. Внутриутробное развитие у рыб

Дифференциация полов 2

Половая дифференциация у рыб - явление уникальное. Рыбы обладают очень пластичной системой репродукции, которая позволила им занять практически все существующие на Земле водоемы. В соответствии с биологической необходимостью рыбы могут изменять половую принадлежность отдельных особей. **У рыб нет единообразной хромосомной системы полового детерминизма (определение пола),** как, например, у человека (XX-, XY-хромосомы. т. е. системы половых гетерохромосом). Точнее, как вариант она встречается в классе рыб, например **у рыбца**. Самки рыбца в диплоидном наборе имеют две одинаковые половые хромосомы (XX), самцы рыбца имеют две разные половые хромосомы (XY).

У других видов, например **японского угря**, картина прямо противоположная: у самца имеется пара одинаковых половых хромосом (ZZ), а у самки -две разные половые хромосомы (WZ). Кроме того, есть виды, у которых у одного из полов половая хромосома непарная. Так, например, **самка фундулюса** имеет парные половые хромосомы (XX), а

3.У основных объектов рыборазведения -- карповых, лососевых, представителей осетровых рыб -половых хромосом нет. У этих рыб половой детерминизм имеет **полихромосомную основу**, т. е. гены, кодирующие первичные и вторичные половые признаки, рассредоточены по другим соматическим хромосомам.

Такие резкие различия **полового генно-хромосомного детерминизма** у рыб едва ли связаны с филогенезом, так как они встречаются в пределах **одного семейства и даже в пределах одного вида** (последнее характерно для разных популяций угрей и пециллий).

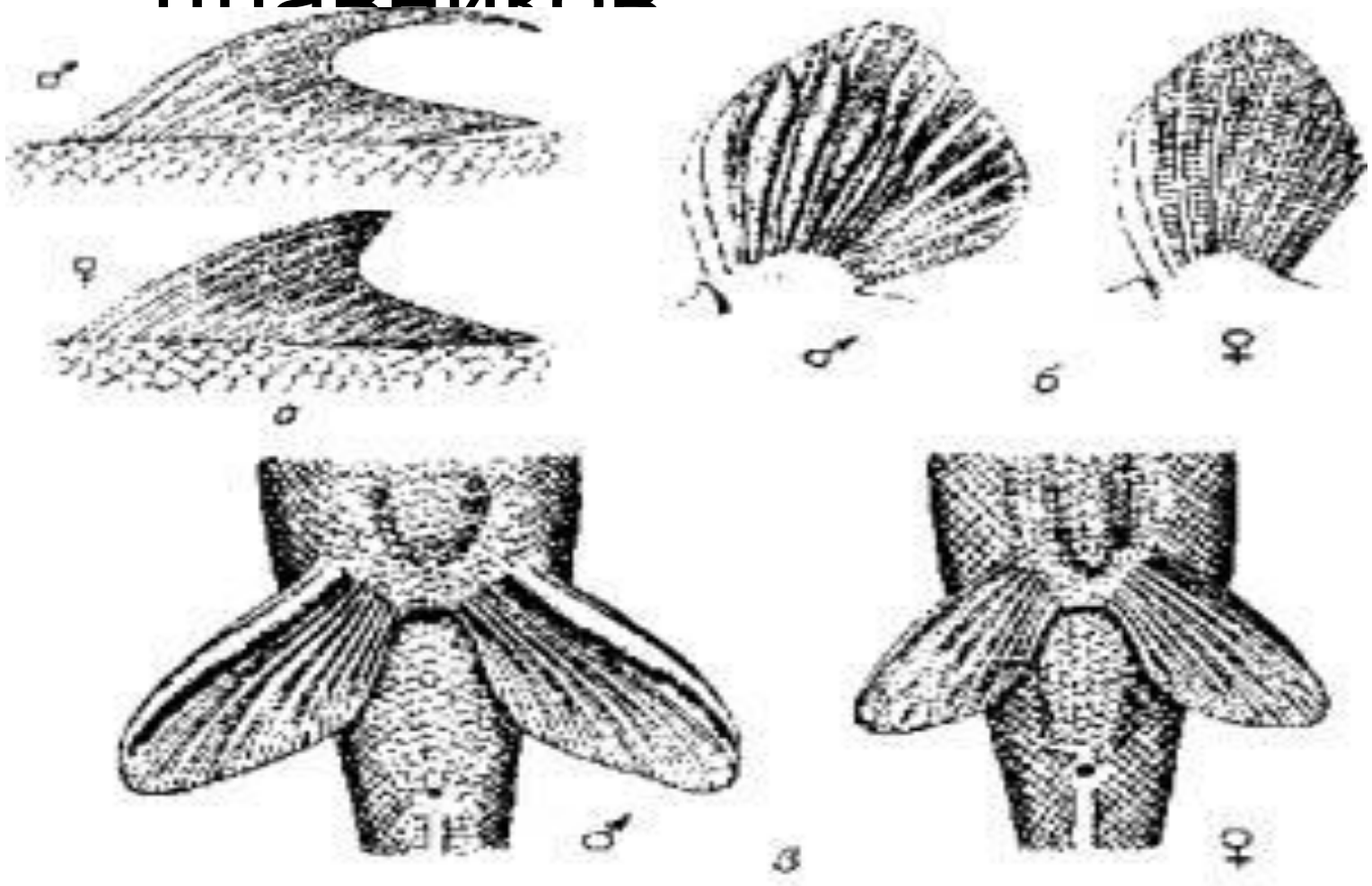
Неопределенность с половой принадлежностью остается и в онтогенезе. Чаще всего у молоди нет половых различий до момента полового созревания. При этом даже **гистологические исследования гонад не проясняют ситуации с полом.**

4.У рыб первичные половые клетки способны развиваться как по женскому, так и по мужскому пути. Многим видам рыб свойствен **ювенальный гермафродитизм,** т. е. параллельное развитие и мужских, и женских гонад и соответственно половых клеток, одни из которых впоследствии отмирают.
У рыб известно явление **проандрии и прототинии**, когда на раннем этапе онтогенеза рыбы развиваются мужские гонады, а на последующем - женские. Как нормальное физиологическое явление у рыб встречается **несколько типов функционального гермафродитизма**. Особенно много примеров этого явления у окуневых рыб. Есть виды окуней, которые первую половину репродуктивного периода являются самками, а вторую- самцами. При этом рыбы имеют и первичные, и вторичные половые признаки с нормальным ово- или сперматогенезом и соответствующим полу нерестовым поведением.
И уж совсем необычно выглядит истинный **суточный транссексуализм у морских окуней.** В течение суток одна и та же особь многократно меняет свою половую принадлежность, выметывает или икру, или молоки.
Самооплодотворение здесь маловероятно, но возможно.

5.Вторичные половые признаки рыб

Вторичные половые признаки рыб, которые особенно ярко проявляются **в период нереста**, имеют важное практическое значение в рыбоводстве при сортировке рыб по половому признаку.
Например, **у лососей** признаком самцов являются более яркая окраска и изменения опорно-двигательного аппарата - искривление челюстей, появление горба.
У **самца колюшки** перед нерестом брюшко окрашивается в алый цвет.
Самцы многих морских бычков перед нерестом становятся абсолютно черными.
У карповых (вобла, язь) на голове и теле самцов в преднерестовый период появляется "жемчужная сыпь" - роговые образования белесого цвета.
Появление брачного наряда у рыб определяется гормональными перестройками в этот период жизни. Значение его специалисты трактуют по-разному. Брачная окраска в нерестовый период может выполнять защитную роль. У лососевых брачный наряд маскирует рыб, делает их менее заметными на галечном грунте в прозрачной воде. В других случаях нерестовая окраска имеет сигнальное значение (горбуша, кета).

6.Определение пола по форме анального отверстия и форме плавников



Вторичные половые признаки рыб: а-спинные плавники Labeo dero; б-грудные плавники тибетского гольца; в - брюшные плавники линя

У живородящих пициллид половой диморфизм довольно рано проявляется в особом строении анального плавника самцов, выполняющего роль совокупительного органа. У акул такую же роль выполняет придаток брюшного плавника.

Половое поведение рыб перед нерестом

7.Важным половым признаком может служить половое поведение рыб перед нерестом. Это может быть **преследование самцом самки** (карп, щука и др.) или более сложное поведение **- устройство гнезда** (лабиринтовые), охрана территории. После нереста у многих видов рыб наблюдаются **элементы родительского поведения**: вентиляция икры, инкубация икры в ротовой полости, охрана молоди (тиляпия). Конечно, какими бы сложными формами поведения рыбы не обладали в период размножения, все они являются результатом врожденных стереотипических поведенческих актов. **Половое поведение проявляется при изменении гормонального статуса рыб в ответ на действие внешней среды.** Половая доминанта формируется под влиянием усиления функции гипоталамо-гипофизарно-гонадо-адреналовой системы.

8.Регулирование пола с помощью стероидных гармонов

Управление половым детерминизмом при искусственном разведении рыб имеет большое практическое значение. Особенно полезным этот прием может быть при разведении ценных рыб - осетровых, лососевых. Здесь желательно иметь большое поголовье самок и ограниченное количество самцов, однако половые признаки у этих видов проявляются довольно поздно, когда уже затрачено много средств и времени.

Регулировать пол в искусственных условиях выращивания удается при помощи стероидных гормонов. Андрогены и эстрогены не разрушаются в желудочно-кишечном тракте. Поэтому они добавляются в корма. Включения **метилтестостерона** в рацион личинок тиляпии в количестве 30-50 мг/кг приводит к тому, что в стаде половозрелых рыб самцы составляют 95-100 %. При добавлении в рацион форели этого же гормона (3 мг/кг) все особи превращались в самцов. При добавлении в рацион гормона **эстрадиола** (20 мг/кг корма) у лососей формировалось полностью (на 100 %) женское гомосексуальное стадо. Такой же "феминистический" эффект получали у тиляпии при помощи **этинилэстрадиола** в количестве 50 мг/кг корма.

Таким образом, гормональная регуляция пола у рыб при помощи синтетических или природных стероидов может претендовать на самостоятельный технологический прием в рыбоводстве.

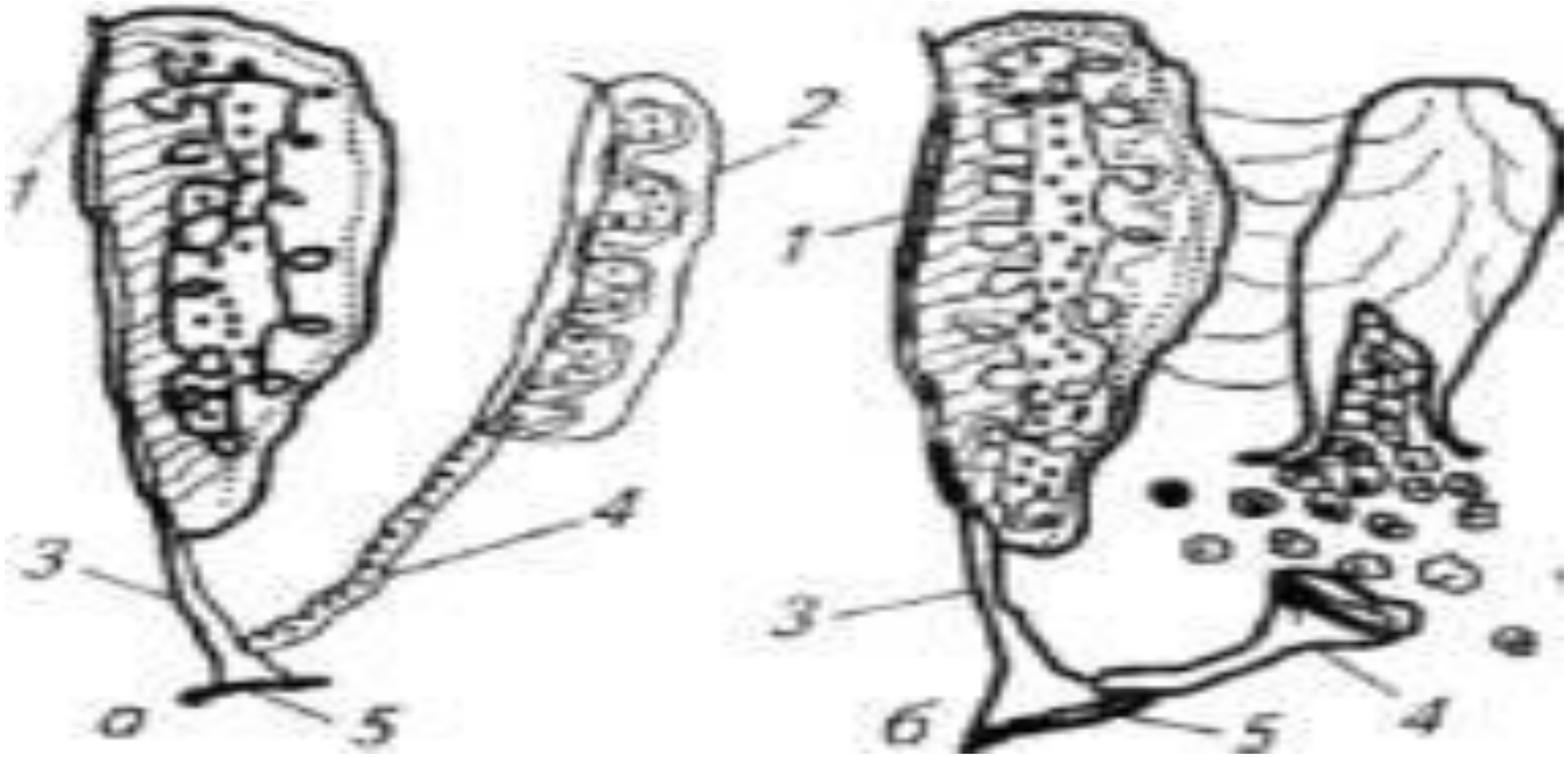
9.Морфология половой системы рыб

Развитие мочеполовой системы в эволюции рыб привело к обособлению половых протоков от выделительных:

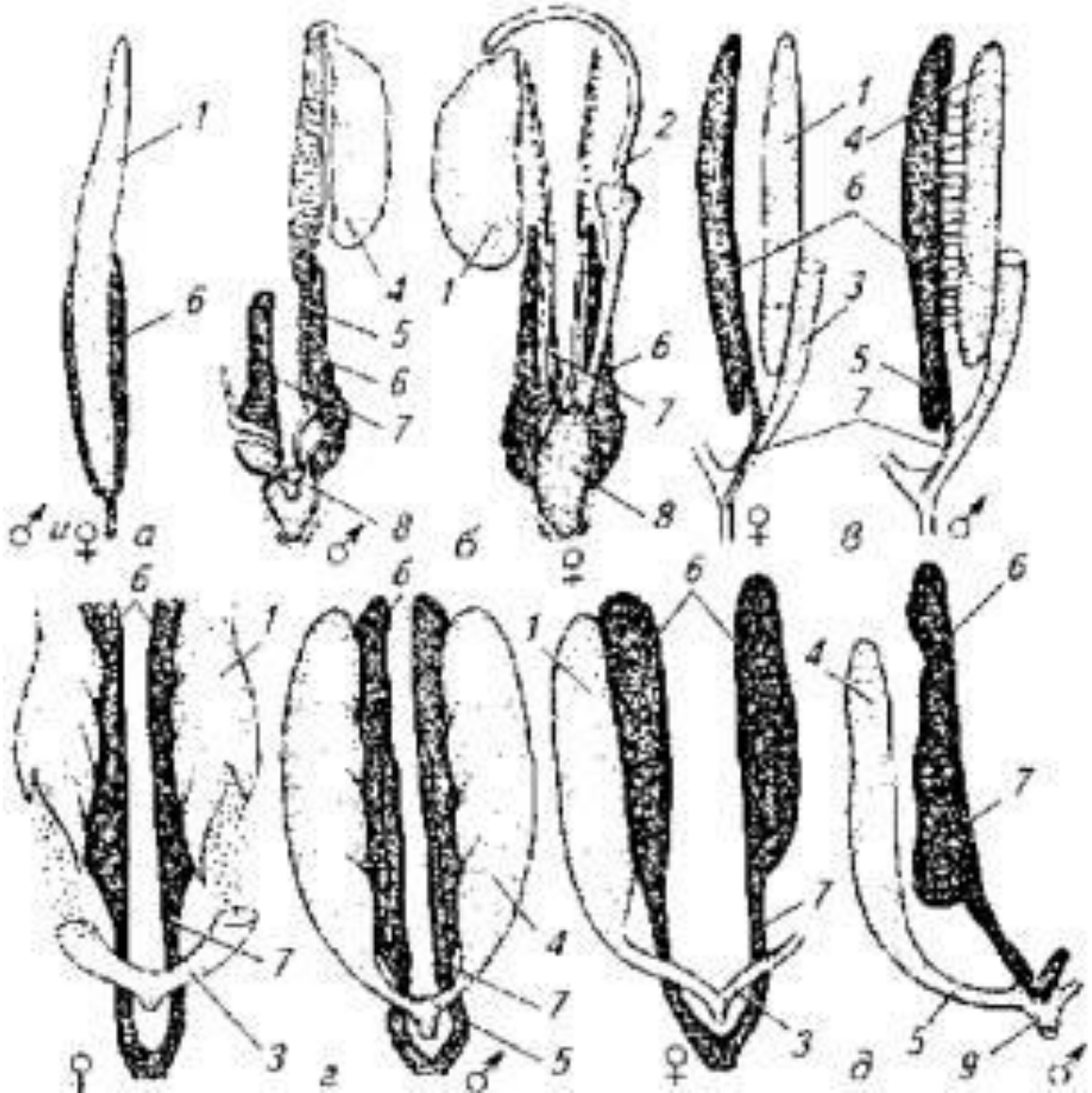
- 1**) У круглоротых специальных половых протоков нет. Устроены наиболее просто, половая железа непарная, расположена над кишечником** Из разрывающейся половой железы половые продукты выпадают в полость тела, из неё через половые поры в мочеполовой синус, а затем через мочеполовое отверстие выводятся наружу;
- 2**) У хрящевых рыб половая система связана с выделительной**. У самок большинства видов яйца выводятся из яичников по мюллеровым каналам, выполняющим роль яйцеводов и открывающимся в клоаку; вольфов канал является мочеточником. У самцов вольфов канал служит семяпроводом и через мочеполовой сосочек также открывается в клоаку; У хрящевых рыб (акул, скатов), которые рождают живых детенышей или откладывают оплодотворенные яйца, строение половых органов довольно

11.Схема семяизвержения и овуляции у костистых рыб

а -самка; 6- самец; 1- почка; 2-гонады; 3 - мочеточник; 4 - семяпровод и воронка яйцевода; 5 - клоаки



10.Морфология половой системы рыб



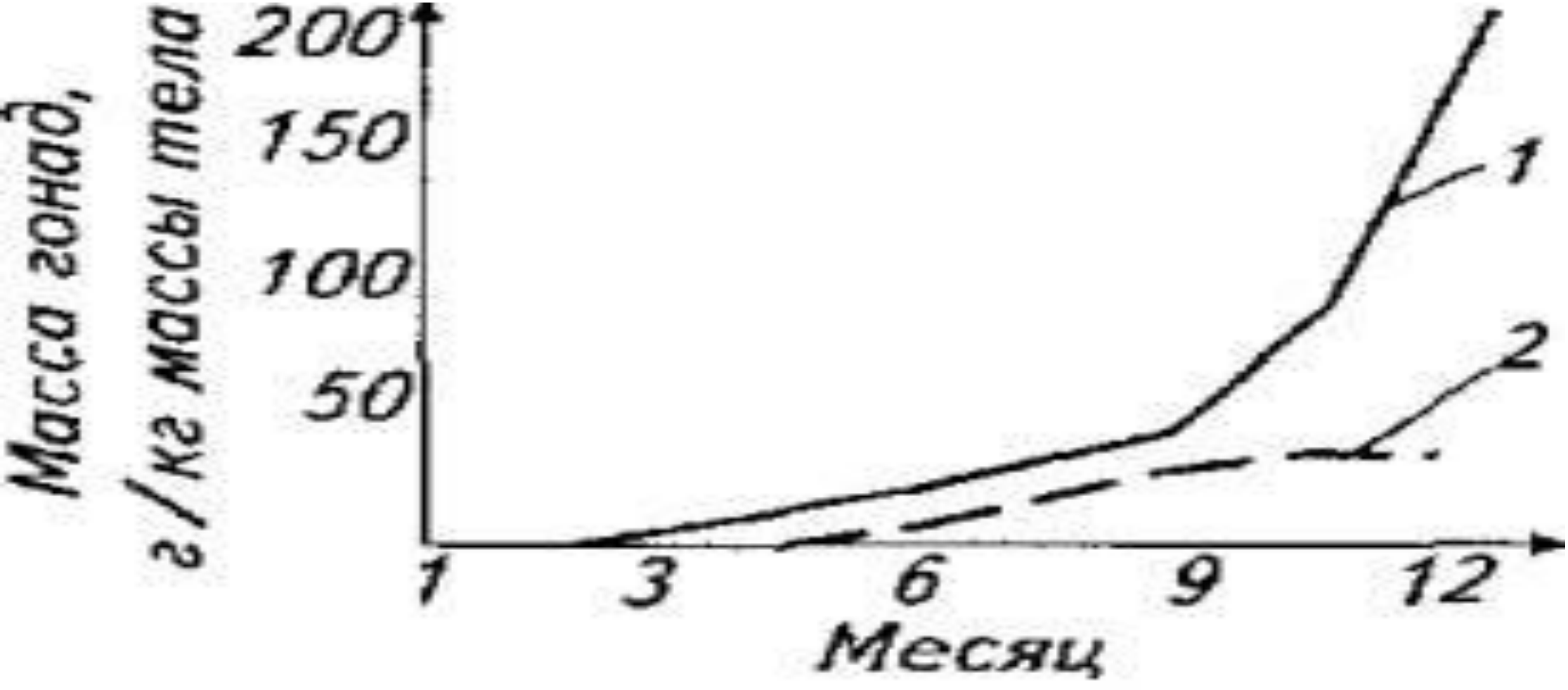
А-минога; б- акула; в- осетр; г - лосось; д - карп; 1- яичник; 2 - яйцевод: 3 - вторичный яйцевод; 4 - семенник; 1 - семяпровод; 6- почка; 7- мочеточник; 8 - клоака; 9 - мочеполовой синус

11.К моменту полового созревания рыб масса их гонад (семенников и ястыков) возрастает в результате деления половых клеток. До определенного момента гонады самцов и самок не различаются по массе. Однако в последний период перед нерестом происходит активное **накопление питательных веществ в ястыках** и поэтому разница в массе ястыков и семенников перед нерестом становится весьма существенной **У некоторых рыб с внутренним оплодотворением бывает асинхронное созревание самок и самцов**. В этом случае совокупление приводит к тому, что сперма хранится в половых путях самки до времени овуляции, когда и происходит оплодотворение икринок.

Чаще масса икры превосходит массу спермы при одинаковой живой массе самцов и самок .

В тропическом поясе у многократно нерестующих рыб масса выметанной икры может превысить массу тела самой самки.

12.Изменение массы гонад в течении года (г/кг/) массы тела



13.Масса зрелых гонад,%

Вид рыб	Самки	Самцы
Белый толстолобик	10-15	0,4-0,5
Карп	10-25	2-9
Радужная форель	10-15	5-8
Треска	До 30	До 30

14.Плодовитость рыб

Вид рыб	Плодовитость за сезон, икринок	Возраст половой зрелости, лет	Периодичность икрометания, годы
Белуга	2400000	16-20	5
Севрюга	200000	9-11	3
Стерлядь	25000	3-4	2
Карп	800000	4-5	1
Язь	80000	3-4	1
Уклея	250000	3-4	1
Окунь	1 50000	2-3	1
Бычок-кругляк	800	1	1

Плодовитость рыб связана с величиной икринок. Так, у акулы диаметр яйца достигает нескольких сантиметров, причем самки могут вынашивать всего одно яйцо. У костистых рыб при величине икринки менее 1 мм их общее количество достигает нескольких миллионов. Высокая плодовитость рыб характерна для **пелагического икрометания** (пелагофильные виды рыб). При этом луна-рыба выметывает до 300 млн икринок, мойва -до 60 млн, треска -до 10 млн, белый амур и толстолобики - до 1 млн икринок.

15.Объем спермы (мл)у разных видов рыб

Вид рыб	Объем спермы, мл
Щука (8 эякулятов)	6
Форель (20 эякулятов)	77
Толстолобик	25
Осетровые	До 1000

Спермин, полученные непосредственно из гонад, не имеют активности. Они приобретают подвижность при смешении с секретами придаточных желез, причем она возрастает при попадании спермиев в воду.

16.Высока плодовитость и у фитофильных рыб, откладывающих икру на растительность. Например, достигает 1,5 млн икринок, а плотвы леща, красноперки - 200 тыс. икринок.
Плодовитость рыб, **пр**оявляющих в той или иной форме заботу о потомстве, значительно ниже. В ряде случаев (крупные акулы) их плодовитость составляет всего 1 икринку (яйцо) в год.
Плодовитость рыб в значительной мере определяется и абиотическими факторами, среди которых прежде всего следует назвать обеспеченность кормом, размер популяции, температурный режим водоема.
Отмечена зависимость плодовитости и **от гидрохимического режима водоема.** Так, летние заморы, загрязненность водоема органическими веществами и хозяйственно-бытовыми стоками снижают плодовитость рыб.
Количество мужских клеток также различно. У некоторых видов рыб масса спермы за сезон достигает массы семенников. Общее количество спермы за нерестовый сезон у разных видов рыб различно (при искусственном разведении рыбы) и колеблется в очень широких пределах - от нескольких миллилитров до 1 л и более у крупных особей осетровых рыб . **При этом чем больше объем эякулята, тем меньше концентрация клеток в семенной жидкости.**

17.Оплодотворение

- **У рыб слияние половых клеток происходит, как правило, в воде, т. е. является наружным.**
  Однако в классе **рыб отмечено и внутреннее оплодотворение** разной степени сложности. Внутреннее оплодотворение характерно для хрящевых и некоторых представителей костистых рыб**: морского окуня, бельдюги и большинства карпозубообразных (гуппи, гамбузия, меченосцы и др.).**
  При наружном оплодотворении половые клетки выметываются в воду, где сохраняют свою жизнеспособность ограниченное время - от нескольких минут до нескольких секунд (белый толстолобик). Спермии **рыб не обладают таксисом**, т. е. способностью искать икринки. Однако под микроскопом в препарате "висящая капля" хорошо просматриваются колебательные движения сперматозоидов, которые позволяют им перемещаться на 0,5-1,5 см. При контакте с водной средой активность спермиев повышается. Однако оплодотворение у рыб в воде имеет вероятностный характер.

18Морфология сперматозоидов

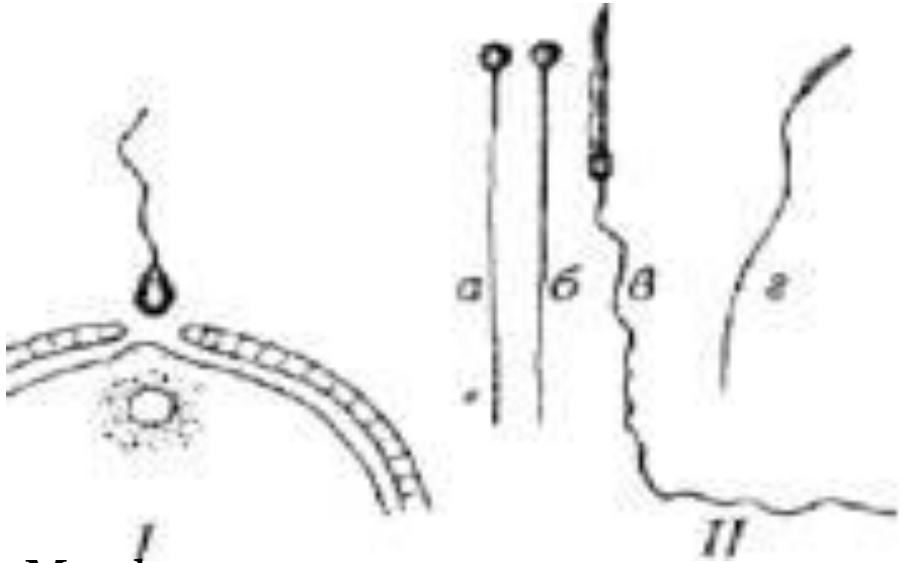


Рис. . Проникновение спермия в яйцеклетку при оплодотворении (I)-спермии разных видов рыб (II):
а- щуки; 6- окуня; в -ската колючего; г - ската мраморного

Морфология сперматозоидов имеет видовую специфику (рис.).
Сперма рыб при хранении в условиях низких температур (жидкий азот) сохраняет высокую (70-90 %) оплодотворяющую способность. Однако предельные сроки ее хранения для разных видов рыб различны (в днях): семга -365, сельдь- 180, карп- 19, форель -7.
Хранение охлажденной до 4 ЊС спермы допустимо в течение нескольких часов. Сперматозоид проникает в икринку через микропиле .Через другие многочисленные поры икринки диффундирует вода, которая вызывает сильное набухание кортикальных оболочек. **В результате гидратации образуется перивителлиновое пространство, защищающее зародыш от повреждающих воздействий внешней среды.**

19.Дальнейший онтогенез рыб имеет несколько вариантов развития. Так, у речного угря, камбалы, луны-рыбы и некоторых других видов развитие происходит **с метаморфозом**, причем личиночная стадия может быть очень продолжительной. Например, **у угря она длится три года** и происходит постадийно. Личинки угря подвергаются сложным превращениям. У только что вылупившихся личинок тело прозрачно и сжато с боков, большой рот с длинными зубами. Молодые личинки угря поднимаются со дна к поверхности моря. За это время они сильно изменяют свою внешность, превращаясь в **лептоцефалов**. На этой стадии развития личинка имеет маленькую голову с небольшим ртом и глазами.
По завершении дрейфа к берегам Европы лептоцефалы трансформируются в **"стеклянных" угрей**. На этой стадии метаморфоза угорь имеет цилиндрическое прозрачное тело. При входе в русло рек "стеклянные" угри уменьшаются в размерах, приобретают пигментацию тела. Таким образом, в метаморфозе угря выделяются, по крайней мере, **4 стадии развития.**
Интересно, что только **на четвертой стадии метаморфоза происходит половая детерминация рыбы**. Молодь, поднимающаяся вверх по течению реки, превращается в самок. Молодь, которая задерживается в устье реки, превращается в самцов.
У большинства рыб развитие раннего онтогенеза проще и короче по времени. У карповых, окуневых, сомовых икра развивается в течение нескольких дней. У наваги этот процесс занимает 3- 4 мес, у лососей - до 6 мес. Огромное влияние на продолжительность инкубации икры оказывает температура воды

20.Влияние температуры на продолжительность инкубации

Вид рыб	Температура, ьС	Число суток	Сумма градусо-дней
Салака	12	8,0	95
	18	4,5	81
Карп	16	6,0	96
	21	3,0	63
Форель	2,0	200,0	400
	7,0	65,0	455

Развитие икры требует времени и определенного количества теплоты. При повышении температуры инкубационной среды развитие икры происходит быстрее. Однако очевидно и другое. Для каждого вида рыб существует собственный температурный коридор.

21.Периоды онтогенеза костистой рыбы

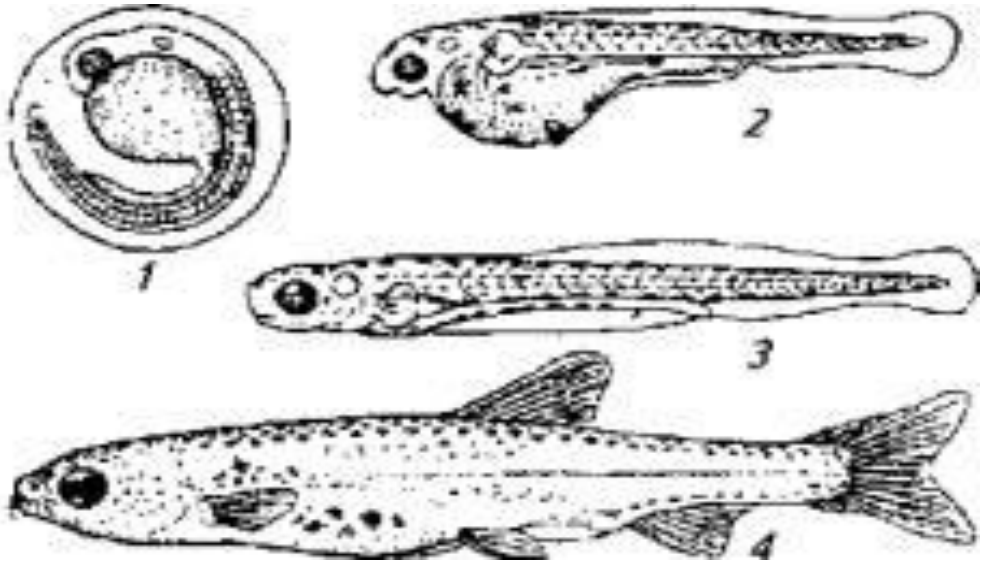


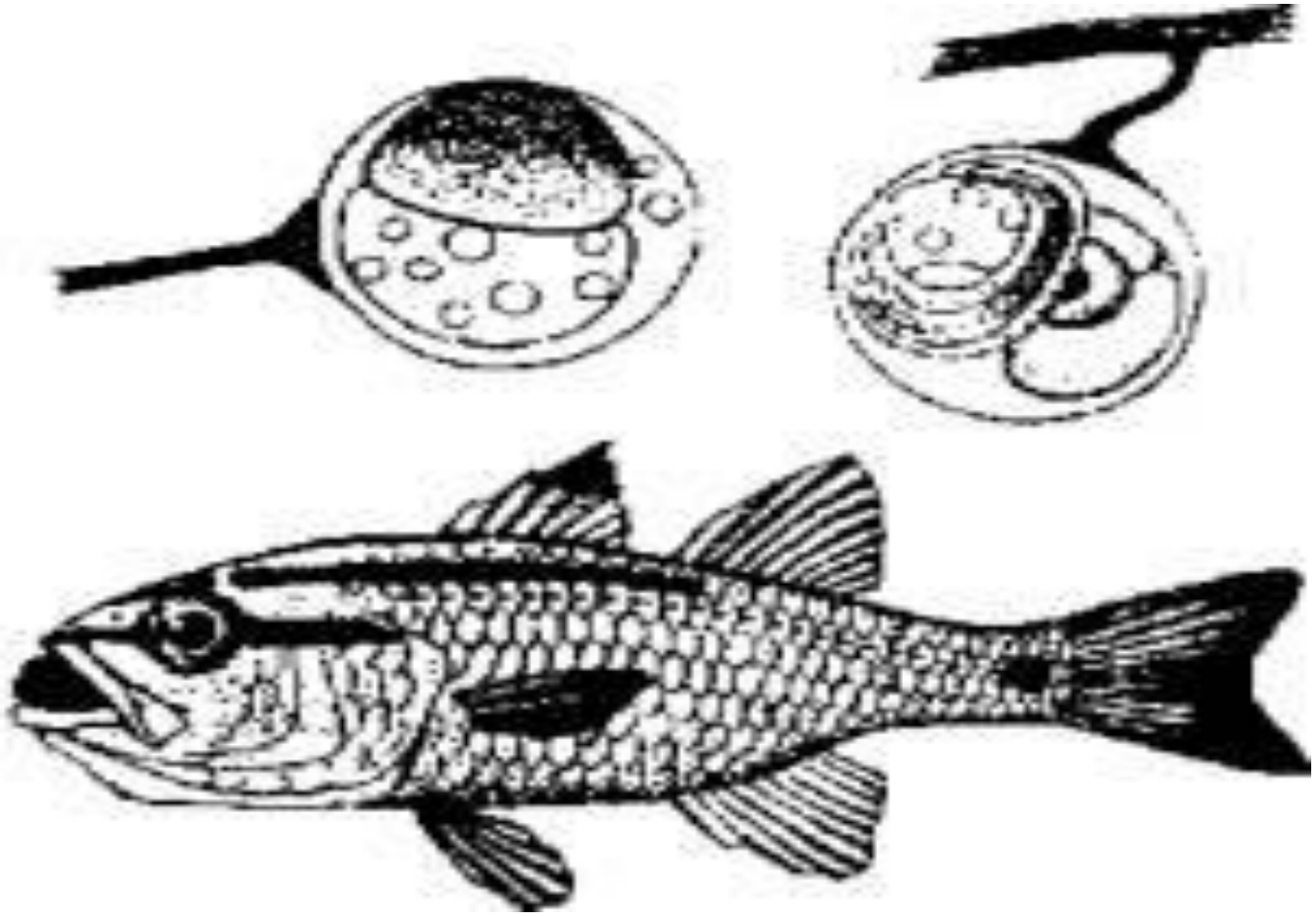
Рис. Периоды раннего онтогенеза костистой рыбы:
1- икринка; 2- предличинка; 3 - личинка; 4- малек

Эмбриональный период начинается с момента оплодотворения и заканчивается переходом на экзогенное питание. Он может быть подразделен на два подпериода: собственно эмбриональный, предполагающий дробление и органогенез, и предличиночный (выклюнувшийся эмбрион питается за счет желтка).
Личиночный период отличается активным питанием молоди при незавершенном органогенезе. На этом этапе развития тело у рыбы прозрачно, внутренние органы не сформированы, плавников нет.
Мальковый период характеризуется наличием всех плавников, появлением чешуи, кожной пигментации. При движении рыбка совершает сложные движения за счет не только изгибания тела, но и использования

22.Внутриутробное развитие рыб

- **Внутриутробное развитие при внутреннем оплодотворении у рыб имеет различную степень совершенства.**
  Например, у некоторых сомов сразу после внутреннего оплодотворения происходит **выметывание оплодотворенных икринок.**
  Для черноморской бельдюги характерно живорождение. Желток ее икринки очень маленький, поэтому эмбрион вынужден питаться за счет резорбции других половых клеток. К моменту "родов" молодь этого вида рыб хорошо развита и способна активно питаться.
  У пециллий, гуппи, молинезий эмбрион образует **псевдоплаценту**, через которую получает из крови матери кислород и питательные вещества.
  У рыб есть примеры, когда "беременность" развивается в ротовой полости. Так, многие представители семейства Apogonidae, обитающие в тропиках, вынашивают икру в ротовой полости, **где между икринкой и слизистой оболочкой формируется своеобразная плацента.** Причем у некоторых рыб "беременность" развивался в ротовой полости у самца .
  У некоторых барбусов местом плодоношения является желудок, у некоторых сомов - брюшная стенка .

23.Самец Apogon semilineatus с икрой в ротовой полости; вверху показана "плацентарная связь" икринки со слизистой оболочкой рта



24Разновидности плодоношения

Разновидности плодоношения:
1, 2-развитие икры в желудке барбуса; 3, 4- развитие икры на брюхе аспредо

25.Плацентарная связь не относится к поздним эволюционным приобретениям. Доказательством этого служит широкая распространенность внутреннего плодоношения у исторически древних групп ихтиофауны - селяхий .

У рыбы цитомагастера внутриутробное развитие настолько затягивается, что к моменту рождения молодь мужского пола становится половозрелой.

Особенно высокого совершенства **внутриутробное развитие достигает у акул.** У этих примитивных с точки зрения эволюционного развития и сложно организованных с точки зрения физиологии рыб внутреннее оплодотворение**, примитивная матка и довольно совершенная плацентарная связь.**

Плацентарная связь эмбриона с организмом матери у акул была обнаружена еще древними. Так, в IV в. до н. э. **Аристотель в своем гениальном труде "История животных"** описывает особенность внутриутробного развития у куньей акулы, обитающей в Средиземном море.

Динамика образования плаценты такова. После внутреннего оплодотворения зигота делится, оставаясь в яйцеводе самки. После формирования желточного мешка на его поверхности образуются особые складки и выросты, которые проникают в складки слизистой оболочки стенки яйцевода. Позднее желточный мешок зародыша срастается с яйцеводом. Так образуется детское место - плацента, через которое происходит объединение кровеносных систем матери и плода. Через плаценту зародыш получает из крови матери все необходимые для дальнейшего развития питательные вещества и освобождается от конечных продуктов обмена веществ. Часть яйцевода, которую занимает зародыш, видоизменяется и превращается в подобие матки. Плод развивается в матке и появляется на свет хорошо приспособленным к самостоятельной жизни.

Продолжительность плодоношения у Разных видов акул и скатов различна. Например, у колючей акулы она составляет 22 мес.