

## ОСОБЕННОСТИ ООГЕНЕЗА И УЛЬТРАСТРУКТУРА СПЕРМАТОЗОИДОВ РЫБ РОДОВ *PARASCORPAENA* И *SCORPAENOPSIS* (SCORPAENIDAE)

© 2021 г. Н. Г. Емельянова<sup>1</sup>, Д. А. Павлов<sup>1</sup>, \*

<sup>1</sup>Московский государственный университет, Москва, Россия

\*E-mail: dimi-pavlov@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.09.2020 г.

После доработки 29.09.2020 г.

Принята к публикации 02.10.2020 г.

Исследовали морфологию ооцитов и ультраструктуру сперматозоидов у представителей родов *Parascorpaena* и *Scorpaenopsis*. Ооциты *P. aurita* и *S. cirrosa* расположены на стебельках, отходящих от стромального стержня, локализуящегося в центральной части яичника. Ооциты завершающих фаз вителлогенеза имеют диаметр соответственно ~450 и 500 мкм. Оогенез асинхронный и непрерывный. Сперматозоиды четырёх видов (*P. aurita*, *P. mossambica*, *S. cirrosa*, *S. diabolus*) построены по единому плану: ширина головки несколько превышает её длину. Роды *Parascorpaena* (три вида) и *Scorpaenopsis* (четыре вида) различаются по трём из четырёх индексов, характеризующих форму головки и средней части сперматозоида, по величине углубления в основании ядра (20–25 против 0–12% длины головки) и по взаимному расположению проксимальной и дистальной центриолей (соответственно коаксиальное и ортогональное). Изрезанную форму углубления в основании ядра сперматозоида *P. aurita* можно рассматривать как апоморфию.

**Ключевые слова:** *Parascorpaena aurita*, *P. mossambica*, *Scorpaenopsis cirrosa*, *S. diabolus*, ооциты, сперматозоиды, ультраструктура.

**DOI:** 10.31857/S0042875221050052

Скорпеновидные рыбы (Scorpaenoidei) – одна из наименее изученных групп костистых рыб. Большинство видов являются ядовитыми. Представители подотряда – важные компоненты трофических цепей, а фармакологические свойства яда интенсивно исследуют (Smith, Wheeler, 2006; Santhanam, 2019). Эти рыбы являются объектами промышленного рыболовства (преимущественно виды рода *Sebastes*), локального потребления для пищевых целей и аквариумного бизнеса.

Таксономический состав подотряда неоднократно пересматривался (Ishida, 1994; Imamura, 2004; Smith, Wheeler, 2004; Smith et al., 2018). На основе проведённого недавно анализа большого числа морфологических и молекулярных признаков Synanceiidae и Scorpaenidae представляют собой монофилетические группы. Вторая группа (~370 видов), которую предложено интерпретировать как семейство (Smith et al., 2018), включает таксоны Caracanthidae, Scorpaenidae, Sebastidae и Setarchidae, обычно рассматриваемые в ранге семейств. Объединённое семейство Scorpaenidae включает рыб с контрастными морфологическими признаками и разными способами размножения: внешнее осеменение ооцитов (ovuliparity), внутреннее осеменение и выведение во внешнюю среду зигот (zygoparity), внутреннее осеменение и

выведение во внешнюю среду яиц на начальных стадиях развития (embryoparity), и живорождение (viviparity) (по: Wourms et al., 1988; Wourms, 1991). При этом эволюция отдельных групп остаётся неясной. В частности, исследования строения яичников и морфологии отолитов показали, что вариативность этих структур у разных видов сложно сопоставить с существующими филогенетическими схемами (Емельянова, Павлов, 2020; Павлов, 2021).

Для исследования адаптивной радиации видов и уточнения их таксономического положения может быть полезен анализ признаков, обычно не используемых в систематике. К таким признакам, характеризующим биологию размножения вида, относятся особенности развития половых клеток и ультраструктура гамет. До настоящего времени некоторые особенности размножения представителей подотряда Scorpaenoidei, включая строение мочеполовой системы и морфологию ооцитов, описаны у живородящих видов родов *Sebastes* и *Sebastes* (Moser, 1967; Takahashi et al., 1991; Wourms, 1991; Shaw et al., 2012), у *Helicolenus dactylopterus* – вида с внутренним осеменением и вымётыванием яиц на ранних стадиях (Коуа, Muñoz, 2007; Vila et al., 2007, 2010); у ряда видов с внешним осеменением: *Scorpaena notata* (Muñoz et al., 2002a, 2002b), *Scorpaenopsis possi*, *Sebastapistes*

*cyanostigma* (Pavlov, Emel'yanova, 2010; Павлов, Емельянова, 2018), *Dendrochirus zebra* (Pavlov, Emel'yanova, 2010; Павлов, Емельянова, 2019), *Paracentropogon longispinis*, *Trachicephalus uranoscopus*, *Synanceia horrida* (Kwik, 2011), *Inimicus sinensis* (Емельянова, Павлов, 2020), *Scorpaenopsis papuensis* (Емельянова, Павлов, 2021). Ультраструктура сперматозоидов скорпеновидных рыб описана у живородящего вида *Sebastiscus marmoratus* (Mattei, 1991), упомянутого выше *H. dactylopterus* (Vila et al., 2007, 2010), а также у некоторых видов с внешним осеменением: *Sc. notata* (Muñoz et al., 2002a), *Sc. porcus*, *Sc. scrofa* (Sàbat et al., 2009), *S. cyanostigma*, *Parascorpaena picta*, *D. zebra*, *S. horrida* (Павлов, Емельянова, 2018), *I. sinensis* (Емельянова, Павлов, 2020) и *S. papuensis* (Емельянова, Павлов, 2021).

Объекты настоящего исследования – сравнительно редко встречающиеся виды родов *Parascorpaena* и *Scorpaenopsis*. Представители этих родов обитают в Индо-Пацифике, включают соответственно 8 и 28 валидных видов (Froese, Pauly, 2020) и согласно современной систематике входят в подсемейство Scorpaeninae семейства Scorpaenidae (Smith et al., 2018; Fricke et al., 2020). В нашей работе рассматриваются по два вида из каждого рода: *P. aurita*, *P. mossambica*, *S. cirrosa* и *S. diabolus*. Эти виды ассоциированы с рифами. Особи *P. aurita* и *P. mossambica* достигают полной длины (*TL*) соответственно 15.0 и 12.0 см, распространены на глубине до 18 м (Lieske, Myers, 1994; Allen, Erdmann, 2012). Обитают в мелководных прибрежных лагунах, а также на заиленных рифах и среди крупной коралловой крошки (Kuiter, Topozuka, 2001; Froese, Pauly, 2020)<sup>1</sup>. Предельные размеры *S. cirrosa* и *S. diabolus* составляют соответственно *SL* 23.1 см (Randall, Eschmeyer, 2001) и *TL* 30.0 см (Lieske, Myers, 1994); первый вид встречается на глубине 3–91 м (Froese, Pauly, 2020), второй – 1–70 м (Masuda et al., 1984). Все четыре вида являются хищниками-засадчиками и ведут преимущественно одиночный образ жизни.

Цель работы – исследовать морфологию гонад, гистологию ооцитов и ультраструктуру сперматозоидов видов родов *Parascorpaena* и *Scorpaenopsis*.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала выполнен на базе Приморского отделения Российско-вьетнамского тропиче-

ского научно-исследовательского и технологического центра (г. Нячанг, Вьетнам) в апреле 2017 г. Особей *P. aurita*, *P. mossambica*, *S. cirrosa* и *S. diabolus* дайверы отлавливали в прибрежной зоне зал. Нячанг Южно-Китайского моря и живыми доставляли в лабораторию. Рыб фотографировали в аквариуме, наркотизировали (MS-222) и идентифицировали по определителям (Carpenter, Niem, 1999; Randall, Eschmeyer, 2001). Биологический анализ проведён на свежих экземплярах. У некоторых самцов измеряли длину (*K*) и ширину (*k*) наполненного мочевого пузыря с помощью электронного штангенциркуля. Объём мочевого пузыря (*V*) рассчитывали по формуле для сплюснутого сфероида:  $V = \pi/6 \times K^2 \times k$ .

Для анализа размерного состава ооцитов использовали фрагменты свежих гонад, помещённых в физиологический раствор. Изображения клеток получали с помощью микроскопа Nikon Eclipse E-200 и видеокамеры. Диаметр ооцитов измеряли с использованием программы ImageJ, ооциты диаметром <50 мкм не учитывали. Для световой микроскопии фрагменты яичников фиксировали в жидкости Буэна; дальнейшую гистологическую обработку проводили общепринятыми методами (Роскин, Левинсон, 1957).

Для электронной микроскопии зафиксированы фрагменты семенников самцов всех четырёх видов и фрагмент яичника самки *P. aurita*. Фиксатор – смесь 2.5%-ного раствора глутарового альдегида и 2%-ного параформальдегида на фосфатном буфере при pH 7.4 с добавлением хлористого натрия (2.5%). Постфиксацию осуществляли в 1%-ном растворе четырёхоксида осмия. Дальнейшую обработку для сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) и трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ) проводили по общепринятым методам (Уикли, 1975). Объекты для СЭМ напыляли сплавом золота с палладием и исследовали в сканирующем электронном микроскопе CamScan S-4 (“Cambridge Instruments”, Великобритания) при ускоряющем напряжении 20 кВ. Ультратонкие срезы просматривали в трансмиссионном электронном микроскопе JEM-1011 (“Jeol”, Япония) при ускоряющем напряжении 80 кВ. Для получения изображений использовали цифровую камеру ES-500W (“Gatan”, США) и программу Digital Micrograph.

Измерения сперматозоидов проведены по их изображениям, полученным с помощью СЭМ, за исключением углубления в основании ядра (ТЭМ), с использованием программы ImageJ в соответствии со схемой, приведённой ранее (Павлов, Емельянова, 2018). За длину головки (*HL*) и длину средней части (*MPL*) принимали расстояния вдоль продольной оси сперматозоида параллельной жгутику. Ширину головки (*HW*) и ширину средней части (*MPW*) измеряли вдоль перпендикулярных

<sup>1</sup> Недавно 10 особей *P. mossambica* *TL* 11.2–14.0 см описаны из прибрежной зоны (Visakhapatnam) Индии на каменистом участке глубиной 12 м, покрытом водной растительностью (Naganji et al., 2017). В работе упоминается наличие окулярных кожных придатков красноватого или жёлтого цвета, но эти характерные для вида шупальцеобразные структуры не рассматриваются в качестве диагностического признака и отсутствуют на рисунке, что позволяет усомниться в правильности определения вида.

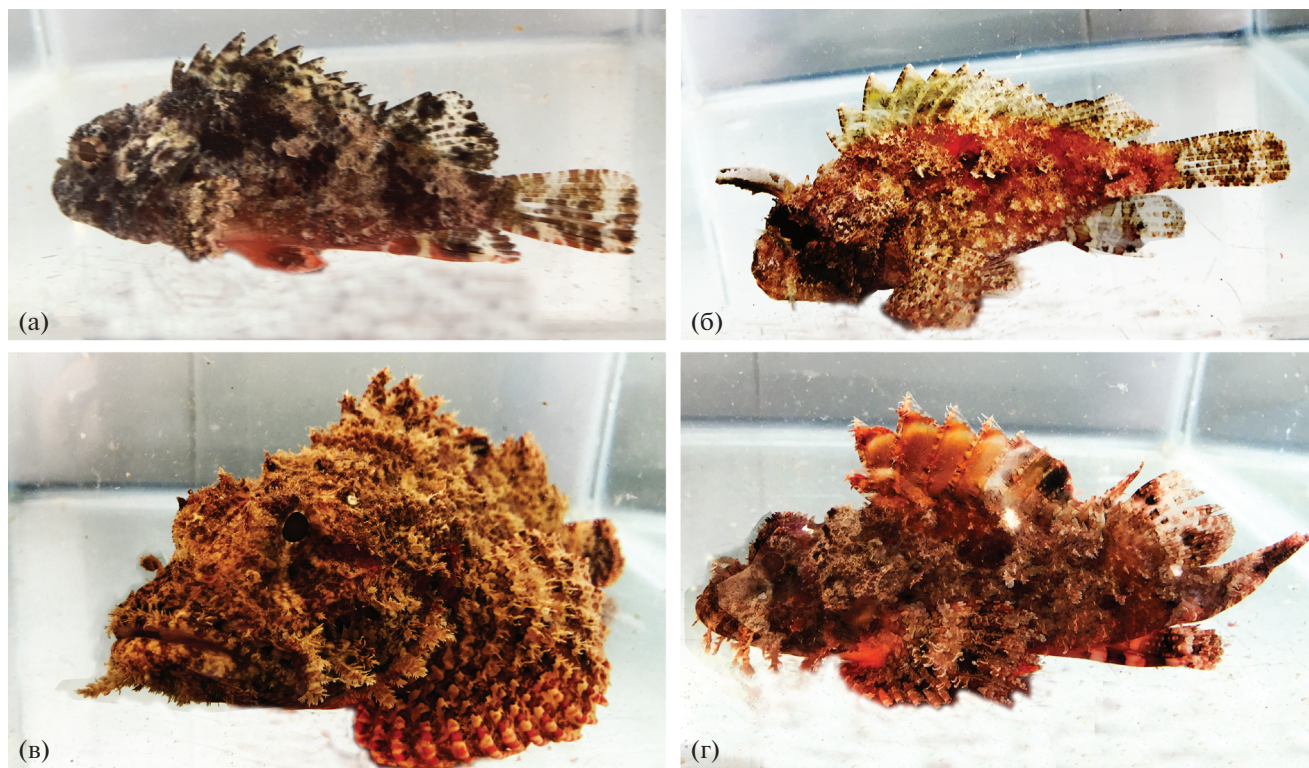


Рис. 1. Виды родов *Parascorpaena* и *Scorpaenopsis* в аквариуме: а – *P. aurita* самец TL 131 мм, б – *P. mossambica* самец TL 123 мм, в – *S. cirrosa* самка TL 178 мм, г – *S. diabolus* самец TL 146 мм.

осей. Для описания формы головки и средней части использовали четыре индекса:  $HL/HW$ ,  $MPW/MPL$ ,  $HL/MPL$ ,  $HW/MPW$ . Для оценки отличия распределения значений индексов сперматозоидов представителей родов *Parascorpaena* и *Scorpenopsis* от нормального использовали критерий Д'Агостино–Пирсона. При сравнении параметров сперматозоидов в обоих родах в зависимости от характера распределения значений использовали параметрический ( $t$ -критерий Стьюдента) или непараметрический (критерий Манна–Уитни) тесты в программе GraphPad Prism 5.03.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Биологические показатели.** Рыбы обладают защитной окраской и имеют кожные выросты на теле, имитирующие обрастания (рис. 1). Эти выросты в виде колеблющейся при перемещении тела бахромы в наибольшей степени выражены у видов рода *Scorpaenopsis*; у *S. cirrosa* они распределены по всему телу (рис. 1в), а у *S. diabolus* находятся главным образом на голове и грудных плавниках (рис. 1г). Особи *P. mossambica* имеют два подвижных щупальцеобразных супраокулярных кожных придатка, очевидно используемых для тактильной рецепции (рис. 1б).

Особи обоих полов отловлены лишь у *P. aurita* и *S. cirrosa*, два других вида представлены только самцами. Длина и масса самцов *P. aurita* и *S. cirrosa* превышали таковые самок, что особенно отчетливо выражено у второго вида (табл. 1). Гонады самок и самцов четырех видов находились на IV стадии зрелости. Левые и правые яичники и семенники полностью разделены, а яйцеводы, как и семяпроводы, сливаются непосредственно перед генитальным отверстием. У самцов семяпроводы лежат на поверхности гипертрофированного мочевого пузыря. Объем мочевого пузыря самцов имел следующие значения: *P. mossambica* TL 115 мм – 0.52 мл, *S. cirrosa* TL 189 и 224 мм – 0.54 и 3.97 мл, *S. diabolus* TL 163 мм – 2.46 мл.

**Морфология ооцитов.** Размерный состав ооцитов самок *P. aurita* и *S. cirrosa* свидетельствует о численном преобладании клеток наименьшего диаметра и наличии ооцитов промежуточного размера между превителлогенными и завершающими вителлогенез (рис. 2). Наиболее крупные ооциты достигали диаметра ~ 450 (*P. aurita*) или 500 (*S. cirrosa*) мкм и находились на завершающих фазах вителлогенеза. В яичнике яйцесносные пластинки отсутствуют. Ооциты находятся на стебельках, отходящих от стромального стержня, расположенного в центральной части яичника (рис. 3). Наиболее длинные стебельки имеют удаленные от

Таблица 1. Биологические показатели видов родов *Parascorpaena* и *Scorpaenopsis*

Вид	Пол	n, экз.	Длина, мм		Масса, г			ГСИ, %
			TL	SL	W	w	g	
<i>P. aurita</i>	Самки	4	127–139 134 (5)	107–115 111 (3)	42–63 53 (9)	36–55 48 (8)	0.77–1.53 1.00 (0.36)	1.47–2.81 2.12 (0.65)
	Самцы	8	131–155 144 (7)	110–126 119 (5)	53–89 70 (11)	50–83 65 (10)	0.02–0.10 0.06 (0.03)	0.03–0.15 0.09 (0.04)
<i>P. mossambica</i>	Самцы	2	115–123 119 (6)	90–101 96 (8)	36–42 39 (4)	33–38 36 (3)	0.02–0.04 0.03 (0.01)	0.06–0.11 0.08 (0.03)
<i>S. cirrosa</i>	Самки	2	112–178 145 (47)	91–150 121 (42)	29–103 66 (53)	26–95 61 (49)	0.41–1.11 0.76 (0.49)	1.17–1.55 1.36 (0.27)
	Самцы	2	189–224 207 (25)	154–185 170 (22)	110–227 169 (82)	106–219 163 (80)	0.07–0.15 0.11 (0.06)	0.07
<i>S. diabolus</i>	Самцы	2	146–163 155 (12)	121–134 128 (9)	55–65 60 (7)	52–61 56 (7)	0.02	0.03–0.04 0.04 (0.01)

**Примечание.** n – число рыб, TL – полная длина, SL – стандартная длина, W – масса тела, w – масса тела без внутренних органов, g – масса гонад, ГСИ – гонадосоматический индекс (ГСИ = g/w × 100); над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение, в скобках – среднее квадратическое отклонение.

Таблица 2. Морфологические параметры сперматозоидов у видов родов *Parascorpaena* и *Scorpaenopsis*

Параметр	Вид							
	<i>P. aurita</i> (n = 7)		<i>P. mossambica</i> (n = 12)		<i>S. cirrosa</i> (n = 13)		<i>S. diabolus</i> (n = 8)	
	M	σ	M	σ	M	σ	M	σ
Размер, мкм:								
– HL	1.73	0.14	1.86	0.13	1.73	0.08	1.67	0.06
– HW	2.01	0.11	2.05	0.04	1.90	0.07	1.84	0.07
– MPL	0.79	0.12	0.94	0.19	0.61	0.06	0.58	0.12
– MPW	1.43	0.13	1.85	0.16	1.42	0.14	1.30	0.08
– FIL	34.00	5.00			33.0	3.00	36.00	4.00
Индекс:								
– HL/HW	0.83	0.025	0.91	0.063	0.91	0.04	0.91	0.04
– MPW/MPL	1.83	0.24	2.08	0.62	2.66	0.51	2.32	0.49
– HL/MPL	2.22	0.30	2.04	0.34	2.87	0.34	2.79	0.43
– HW/MPW	1.47	0.07	1.12	0.097	1.36	0.16	1.43	0.12

**Примечание.** Здесь и в табл. 3: n – число измеренных сперматозоидов, M – среднее значение, σ – среднее квадратическое отклонение, HL – длина головки, HW – ширина головки, MPL – длина средней части, MPW – ширина средней части, FIL – длина жгутика.

стромального стержня ооциты конца периода вителлогенеза.

**Ультраструктура сперматозоидов.** Абсолютные размеры сперматозоидов и четыре индекса, характеризующие их форму, приведены в табл. 2.

*P. aurita.* Сперматозоид имеет головку округлой формы, хорошо развитую полукруглую сред-

нюю часть и жгутик. Ширина головки, как и у трёх других видов, несколько превышает её длину (табл. 2). Хроматиновый материал головки плотно упакован, но иногда встречаются небольшие полости со светлым матриксом. Углубление в основании ядра, в цитоплазме которого находится проксимальная центриоль и, реже, часть дисталь-

ной, составляет ~ 20% *HL*. Оно имеет неровную, несколько изрезанную форму и расположено в цитоплазме в центре основания ядра или несколько эксцентрично (рис. 4а). Центриоли локализованы коаксиально (рис. 4б) или, значительно реже, могут находиться под углом друг к другу. Цитоплазматический канал, в котором лежит начальная часть жгутика, отходящего от дистальной центриоли (базального тельца), имеет расширение каплевидной формы. На плазмалемме этого расширения находятся электроплотные частицы (рис. 4а, 4б). Эти частицы отсутствуют на плазмалемме остальной более узкой части канала. На продольных срезах средней части 7–12 (в среднем 9) ( $n = 13$ ) сечений митохондрий. Митохондрии имеют округлую или овальную форму и матрикс средней плотности (рис. 4в). Аксонема жгутика построена по классической схеме и состоит из девяти дуплетов периферических микротрубочек и двух центральных:  $(9 \times 2) + 2$ . Все микротрубочки электропрозрачны. Аксонема окружена цитоплазматическим чехлом, имеющим неодинаковую ширину в разных участках жгутика (рис. 4г). Аналогичное строение имеют жгутики трёх остальных видов.

*P. mossambica*. Отличия от предыдущего вида состоят в следующем. Углубление в основании ядра имеет ровную овальную форму, глубина его составляет ~25% *HL* (рис. 4д). В цитоплазме углубления коаксиально расположены проксимальная центриоль, а также большая часть дистальной. Так же, как и у *P. aurita*, цитоплазматический канал в месте отхождения жгутика имеет расширение каплевидной формы с электроплотными частицами на плазмалемме (рис. 4д, 4е). В цитоплазме средней части 7–16 (11) ( $n = 17$ ) сечений митохондрий. В просветах семенных канальцев наряду со сперматозоидами присутствуют сперматиды (рис. 4е). Сперматиды обнаружены и у других трёх видов.

*S. cirrosa*. В плотно упакованном хроматине головки сперматозоида иногда встречаются небольшие полости со светлым матриксом. Углубление в основании ядра выражено очень слабо (~9% *HL*), и таким образом центриольный комплекс лежит в цитоплазме средней части (рис. 4ж). Проксимальная и дистальная центриоли расположены ортогонально по отношению друг к другу: проксимальная центриоль торцом обращена к боковой части дистальной (рис. 4з). Цитоплазматический канал, в котором расположена начальная часть жгутика, имеет каплевидную форму, но значительно уже, чем у описанных выше видов рода *Parascorpaena* (рис. 4ж). Электроплотные частицы на плазмалемме отсутствуют. В цитоплазме средней части 5–11 (7) ( $n = 11$ ) сечений митохондрий.

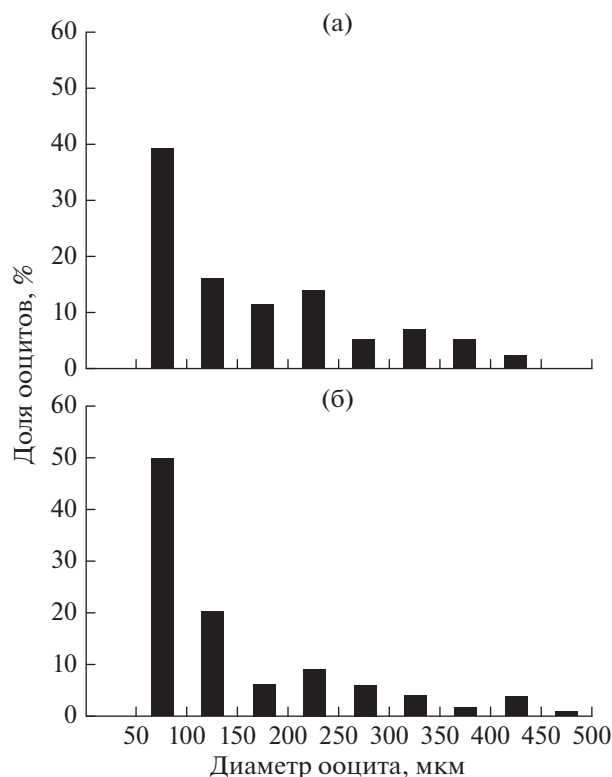
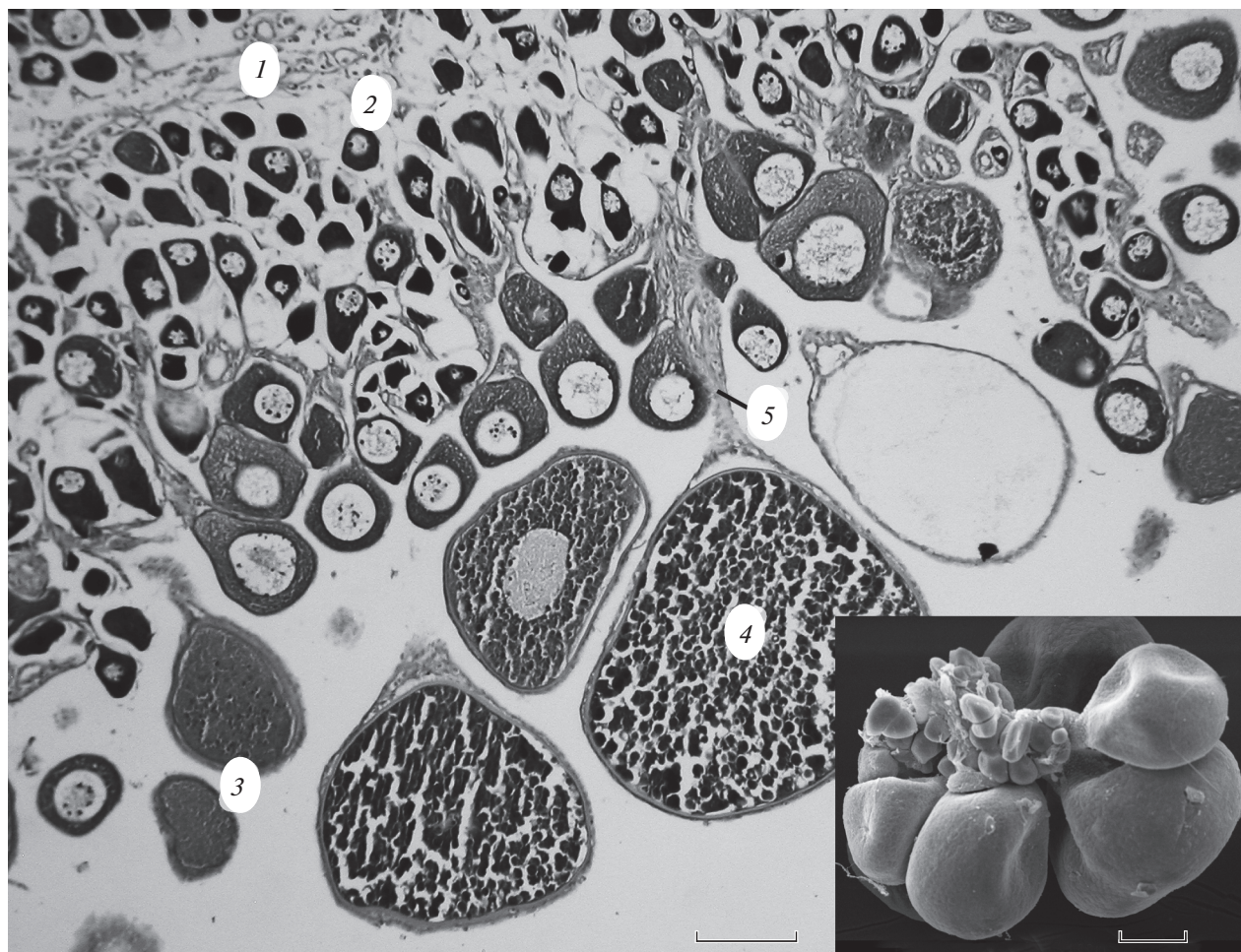


Рис. 2. Распределение ооцитов по диаметру в гонадах IV стадии зрелости: а – *Parascorpaena aurita* TL 136 мм, гонадосоматический индекс (ГСИ) 1.47%, число ооцитов ( $n = 174$ ); б – *Scorpaenopsis cirrosa* TL 178 мм, ГСИ 1.17%,  $n = 135$ .

*S. diabolus*. Углубление в основании ядра выражено слабо (~12% *HL*). Центриоли в центриольном комплексе расположены ортогонально (рис. 4и, 4к). Цитоплазматический канал в месте отхождения жгутика, как и у представителей рода *Parascorpaena*, имеет приблизительно такой же величины расширение с электроплотными частицами на плазмалемме (рис. 4к, 4л). В цитоплазме средней части 5–13 (9) ( $n = 13$ ) сечений митохондрий.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Максимальная длина самцов *P. aurita* и *P. mossambica* в наших сборах несколько превышает известные предельные размеры (Froese, Pauly, 2020): TL 15.5 против 15.0 см и 12.3 против 12.0 см. У самцов исследованных видов обнаружен гипертрофированный мочевой пузырь. Увеличенный объём мочевого пузыря, обычно содержащего сперматозоиды, отмечен у самцов ряда видов скорпеновидных рыб с внешним осеменением. Предполагается, что содержимое мочевого пузыря может использоваться в процессе осеменения (Pavlov, Emel'yanova, 2010; Павлов, Емельянова, 2019; Емельянова, Павлов, 2020, 2021).

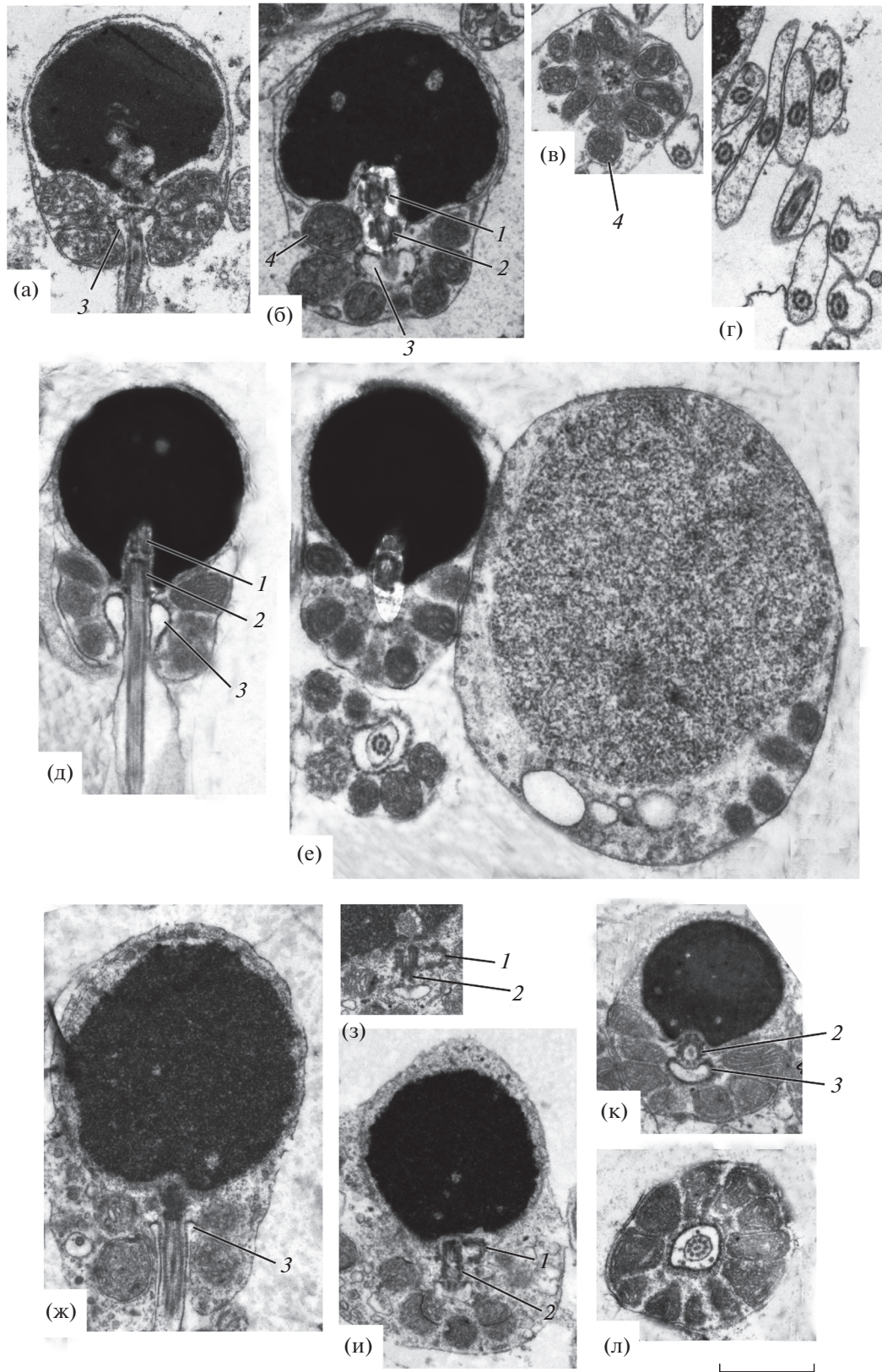


**Рис. 3.** Фрагменты яичника самки *Scorpaenopsis cirrosa* (TL 178 мм, стадия зрелости IV, ГСИ 1.17%) и стромального стержня с ооцитами *Parascorpaena aurita* (на врезке, сканирующая электронная микроскопия): 1 – строма, 2 – превителлогенный ооцит, 3 – вителлогенные ооциты в процессе накопления желточных включений, 4 – заполненный желтком ооцит, 5 – стебельк. Масштаб: 100 мкм.

Яичники самок *P. aurita* и *S. cirrosa* имеют структуру типа II-3 (Takano, 1989 – цит. по: Коуа, Muñoz, 2007): яйценосная строма находится в центре гонады, а ооциты развиваются на стебельках. В яичниках такого типа после овуляции ооциты заключаются в желеобразную массу и вымётываются в виде полых (обычно пелагических) мешковидных структур с яйцами, расположенными на периферии. Такое необычное для костистых рыб строение яичников описано у ряда видов Scorpaenidae, Sebastidae и Synanceiidae (в традиционной интерпретации этих семейств) (Коуа, Muñoz, 2007; Емельянова, Павлов, 2020, 2021). На основании распределения ооцитов в яичниках половозрелых самок *P. aurita* и *S. cirrosa* (преобладание клеток меньшего диаметра и присутствие ооцитов всех промежуточных размерных классов между превителлогенными и максимальными вителлогенными) можно полагать, что для этих видов характерен непрерывный тип оогенеза и мно-

гопорционное икротетание (Götting, 1961; Овен, 2004). Тем не менее у исследованных нами самок отсутствуют как ооциты с начавшим мигрировать ядром, так и в начале процесса овождения, что не позволяет сделать вывод о числе ооцитов в порции и диаметре овулировавших клеток. Скорее всего, эти показатели у *P. aurita* и *S. cirrosa* близки к описанным у *S. possi*:  $\geq 1000$  ооцитов диаметром 0.7–0.8 мм (Pavlov, Emel'yanova, 2010).

У четырёх анализируемых видов в просветах семенных канальцев вместе со сперматозоидами присутствовали сперматиды, что свидетельствует о полуцистном сперматогенезе, при котором разрывы стенок цист происходят до завершения спермиогенеза. Такой тип обнаружен в семействе Scorpaenidae у *Sc. notata* (Muñoz et al., 2002a; Sàbat et al., 2009), а также в семействах Characidae у *Hemigrammus marginatus* (Magalhaes et al., 2011), Opheliidae (Mattei, 1993), Malapteruridae у *Malapterurus electricus* (Shahin, 2006), Soleidae у *Solea senegalensis* (Garcia-



**Рис. 4.** Ультраструктура сперматозоидов рыб родов *Parascorpaena* и *Scorpaenopsis*: а–г – *P. aurita*, д–е – *P. mossambica*, ж–з – *S. cirrosa*, и–л – *S. diabolus*; в, л – поперечные срезы средней части, г – поперечные срезы жгутиков, е – продольный срез сперматозоида, ранняя сперматида и фрагмент поперечного среза средней части, ж – поздняя сперматида, з – центриоли; 1 – проксимальная центриоль, 2 – дистальная центриоль, 3 – расширение цитоплазматического канала, 4 – митохондрия. Масштаб: 1 мкм.

**Таблица 3.** Сравнение индексов ( $M \pm \sigma$ ), характеризующих форму сперматозоидов рыб родов *Parascorpaena* (*P. picta*, *P. aurita*, *P. mossambica*) и *Scorpaenopsis* (*S. possi*, *S. papuensis*, *S. cirrosa*, *S. diabolus*)

Род (n)	HL/HW	MPW/MPL	HL/MPL	HW/MPW
<i>Parascorpaena</i> (49)	0.86 ± 0.08 <sup>a</sup>	1.71 ± 0.44 <sup>c</sup>	1.92 ± 0.4 <sup>a</sup>	1.33 ± 0.18 <sup>c</sup>
<i>Scorpaenopsis</i> (41)	0.91 ± 0.06 <sup>b</sup>	2.22 ± 0.55 <sup>d</sup>	2.56 ± 0.59 <sup>b</sup>	1.35 ± 0.19 <sup>c</sup>

**Примечание.** Статистически значимые различия между родами по данному параметру: <sup>a, b</sup> *t*-критерий Стьюдента,  $p < 0.001$ ; <sup>c, d</sup> критерий Манна–Уитни,  $p < 0.0001$ . По данным настоящего исследования и опубликованным ранее материалам (Павлов, Емельянова, 2018; Емельянова, Павлов, 2021).

Lopez et al., 2005), Callichthyidae у *Corydoras flaveolus*, *C. aeneus*, *Scleromystax lacerdai* и *Aspidoras poecilus* (Spadella et al., 2007) и Blenniidae (Lahnsteiner, Patzner, 1990). В результате созревания сперматид, вышедших из цист и уже присутствующих в семенных канальцах, может удлиняться период участия самцов в размножении.

Сперматозоиды скорпеновидных рыб с внешним осеменением, как правило, имеют округлую головку в отличие от сперматозоидов рыб с внутренним осеменением, характеризующихся удлинённой головкой (Павлов, Емельянова, 2018). У исследованных ранее видов семейств Scorpaenidae (шесть видов) и Synanceiidae (два вида) ширина головки сперматозоида превосходит её длину, а ширина средней части больше её длины (только у *Sc. notata* индекс  $MPW/MPL < 1$ ) (Павлов, Емельянова, 2018; Емельянова, Павлов, 2020). Такая же форма сперматозоидов отмечена и у четырёх анализируемых видов. При сравнении индексов, характеризующих форму сперматозоидов рыб родов *Parascorpaena* (три вида) и *Scorpaenopsis* (четыре вида), наблюдаются статистически значимые различия между родами по трём индексам из четырёх (табл. 3).

Среди четырёх исследованных нами видов максимальное число сечений митохондрий (в среднем 11) отмечено у *P. mossambica*. Число сечений у трёх остальных видов составляет в среднем 7–9, причём оно выше, чем у *S. papuensis* (2–5) (Емельянова, Павлов, 2021), а также у видов родов *Scorpaena* (4–6), *Sebastapistes* (4), *Synanceia* (5) (Павлов, Емельянова, 2018) и *Inimicus* (4–7) (Емельянова, Павлов, 2020). У представителей перечисленных выше родов митохондрии лежат в два–три ряда, но лишь у *D. zebra* (подсемейство Pteroiinae) они лежат в одной плоскости, а число сечений в среднем составляет два (Павлов, Емельянова, 2018). Размер средней части и площадь сечения митохондрий обычно коррелируют с продолжительностью поступательных движений сперматозоидов после активации (Vaccetti, Afzelius, 1976; Емельянова, Макеева, 1998). У видов семейства Scorpaenidae с внешним осеменением она составляет ~ 15 мин (Pavlov, Emel'yanova, 2010).

У двух анализируемых видов рода *Parascorpaena*, а также у *P. picta* (Павлов, Емельянова, 2018)

углубление в основании ядра сперматозоида составляет 20–25% *HL*, в то время как у *S. cirrosa* и *S. diabolus* оно незначительно (9–12%), а у *S. papuensis* отсутствует; в сперматозоидах последнего вида весь центриольный комплекс расположен в цитоплазме средней части под основанием головки (Емельянова, Павлов, 2021). Из исследованных видов скорпеновидных рыб наибольшее углубление в основании ядра (~47% *HL*) отмечено у *Sc. porcus* и *Sc. scrofa* (Sàbat et al., 2009). *P. aurita* отличается от *P. mossambica* и от других исследованных видов скорпеновидных рыб формой углубления в основании ядра: оно неровное с инвагинациями. Вариабельность в форме углубления описана в семействе Hypopomidae (Gymnotiformes): у *Brachyhypopomus gauderio* углубление с разветвлениями, в то время как у двух других видов того же рода оно имеет ровные края (Giora, Burns, 2011).

В центриольном комплексе центриоли расположены коаксиально у *P. aurita* и *P. mossambica* и ортогонально у *S. cirrosa* и *S. diabolus*. Почти коаксиальное (под тупым углом) расположение центриолей отмечено у *P. picta* (Павлов, Емельянова, 2018) и ортогональное у *S. papuensis* (Емельянова, Павлов, 2021). Несмотря на то что представители родов *Parascorpaena* и *Scorpaenopsis* чётко различаются по взаимной локализации центриолей, аналогичная вариабельность наблюдается и в других родах скорпеновидных рыб: коаксиальное расположение у *S. cyanostigma*, ортогональное у *D. zebra* и *I. sinensis* и ортогональное или под острым углом друг к другу у *S. horrida* (Павлов, Емельянова, 2018, Емельянова, Павлов, 2020). Изменчивость во взаимной локализации центриолей у последнего вида может быть связана с тем, что в процессе формирования сперматозоида расположение центриолей становится более ортогональным, что отмечено у *H. dactylopterus* (Vila et al., 2010).

У исследованных до настоящего времени представителей рода *Parascorpaena* (*P. aurita*, *P. mossambica*, *P. picta*) цитоплазматический канал в месте отхождения жгутика имеет каплевидное расширение с электроноплотными частицами на плазмалемме. Следует отметить, что у *S. diabolus* имеется такой же канал, в то время как у *S. cirrosa* и *S. papuensis* (Емельянова, Павлов, 2021) он крайне узкий, а электроноплотные частицы на плаз-



малемме отсутствуют. Расширение цитоплазматического канала полностью отсутствует у исследованных видов родов *Scorpaena*, *Sebastapistes*, *Dendrochirus*, *Synanceia* и *Inimicus* (Павлов, Емельянова 2018; Емельянова, Павлов, 2020).

По длине жгутика (в среднем 33–36 мкм) исследованные нами виды существенно не различаются. У скорпеновидных рыб средняя длина жгутика варьирует от 27 мкм у *S. possi* до 40 мкм у *P. picta* (Павлов, Емельянова, 2018). Жгутики всех изученных видов Scorpaenoidei имеют цитоплазматические расширения, которые свойственны многим видам морских рыб и значительно реже встречаются у пресноводных (Pecio, 2003; França et al., 2009). У *Eigenmannia trilineata* (Gymnotiformes: Sternopygidae), представителя пресноводных слабоэлектрических рыб, такие расширения имеются, но отсутствуют у остальных пяти изученных видов семейства (Giora, Burns, 2011). Отсутствие расширений между аксонемой и плазмалеммой у Ostariophysi интерпретируется как вторичная редукция и аутапоморфный признак для этой группы (Jamieson, 1991).

Таким образом, сперматозоиды скорпеновидных рыб с внешним осеменением построены по единому плану, а различия между видами, относящимися к разным родам, по форме головки и средней части невелики. Представители родов *Parascorpaena* и *Scorpenopsis* чётко дифференцируются по величине углубления в основании ядра (соответственно 25–26 и 0–12%) и взаимному расположению центриолей (соответственно коаксиальное и ортогональное). Вместе с тем вариабельность в величине углубления в основании ядра сперматозоида и взаимном расположении центриолей отмечена в разных родах Scorpaenoidei и эти признаки не следует рассматривать как синапоморфии. Другие морфологические признаки (число митохондрий, величина и форма цитоплазматического канала в основании жгутика и длина жгутика) варьируют у разных видов и вряд ли могут быть использованы для идентификации родов. Видоспецифичность структуры сперматозоида проявляется лишь в сочетании морфологических признаков, а единственная выявленная нами апоморфия – изрезанная форма углубления в основании ядра у *P. aurita*. Эволюция морфологии сперматозоидов, очевидно, связана с их физиологией и спецификой соединения гамет, которые пока сложно оценить.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем признательность Во Тхи Ха и Динь Тхи Хай Йен (Приморское отделение Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра) за участие в сборе материала. Благодарим А.М. Прокофьева (ИПЭЭ РАН) за помощь в определении рыб.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования профинансированы Российско-вьетнамским тропическим научно-исследовательским и технологическим центром (Нячанг, Вьетнам).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Емельянова Н.Г., Макеева А.П. 1998. Морфофизиологические особенности сперматозоидов некоторых карпообразных и сомообразных рыб // Проблемы репродуктивной биологии в трудах профессора С.И. Кулаева и его последователей. М.: Изд-во МГУ. С. 260–269.
- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А. 2020. Некоторые данные о репродуктивной биологии *Inimicus sinensis* (Synanceiidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 3. С. 318–327. <https://doi.org/10.31857/S0042875220030108>
- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А. 2021. Особенности репродуктивной биологии *Scorpaenopsis papuensis* (Scorpaenidae) // Там же. Т. 61. № 1. С. 100–108. <https://doi.org/10.31857/S0042875221010082>
- Овен Л.С. 2004. Специфика развития половых клеток морских рыб в период размножения как показатель типа нереста и реакции на условия среды обитания. М.: Изд-во ВНИРО, 186 с.
- Павлов Д.А. 2021. Морфология отолитов и родственные отношения некоторых видов рыб подотряда Scorpaenoidei // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 1. С. 20–34. <https://doi.org/10.31857/S0042875221010124>
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г. 2018. Сравнительный анализ морфологии сперматозоидов у трёх видов рыб подотряда Scorpaenoidei // Там же. Т. 58. № 2. С. 201–214. <https://doi.org/10.7868/S0042875218020091>
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г. 2019. Биологическая характеристика *Dendrochirus zebra* (Cuvier, 1829) (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) из залива Нячанг Южно-Китайского моря // Биология моря. Т. 45. № 2. С. 75–85. <https://doi.org/10.1134/S0134347519020104>
- Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. 1957. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука, 467 с.
- Уикли Б. 1975. Электронная микроскопия для начинающих. М.: Мир, 324 с.
- Allen G.R., Erdmann M.V. 2012. Reef fishes of the East Indies. V. I–III. Tropical Reef Research. Perth: Univ. Hawaii Press, 1260 p.
- Baccetti B., Afzelius B.A. 1976. The biology of the sperm cell // Monograph in developmental biology. V. 10. Basel: Karger, 254 p.
- Carpenter K.E., Niem V.H. (eds.). 1999. FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. V. 4. Bony fishes. Pt. 2. Mugilidae to Carangidae. Rome: FAO. P. 2069–2790.
- França G.F., Oliveira C., Quaggio-Grassiotto I. 2009. Spermatic cell characteristics in Gymnotiformes (Teleostei: Ostariophysi) and their phylogenetic meaning // J. Fish Biol. V. 75. P. 2226–2243. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02439.x>
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2020. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references.

- (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 01/2020)
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2020. FishBase. ([www.fishbase.org](http://www.fishbase.org). Version 12/2020).
- García-Lopez A., Martínez-Rodríguez G., Sarasquete C. 2005. Male reproductive system in Senegalese sole *Solea senegalensis* (Kaup) // *Histol. Histopathol.* V. 20. № 4. P. 1179–1189. <https://doi.org/10.14670/HH-20.1179>
- Giora J., Burns J.R. 2011. Sperm ultrastructure in three different families of weakly electric fishes (Teleostei: Gymnotiformes) // *Neotrop. Ichthyol.* V. 9. № 4. P. 881–888.
- Götting K.J. 1961. Beiträge zur Kenntnis der Grundlagen der Fortpflanzung und zur Fruchtbarkeitbestimmung bei marinen Teleosteern // *Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch.* Bd. 8. № 1. S. 1–41.
- Imamura H. 2004. Phylogenetic relationships and new classification of the superfamily Scorpaenoidea (Actinopterygii: Perciformes) // *Spec. Div.* V. 9. P. 1–36.
- Ishida M. 1994. Phylogeny of the suborder Scorpaenoidei (Pisces: Scorpaeniformes) // *Bull. Nansen Inst. Fish. Res.* V. 27. P. 1–112.
- Jamieson B.G.M. 1991. Fish evolution and systematics: evidence from spermatozoa. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 319 p.
- Koya Y., Muñoz M. 2007. Comparative study on ovarian structures in scorpaenids: possible evolutionary process of reproductive mode // *Ichthyol. Res.* V. 54. P. 221–230. <https://doi.org/10.1007/s10228-006-0394-7>
- Kuiter R.H., Tonozuka T. 2001. Pictorial guide to Indonesian reef fishes. Pt. 1. Eels—Snappers, Muraenidae—Lutjanidae. Zoonetics Australia, 302 p.
- Kwik J.T.B. 2011. The biology and ecology of small tropical scorpaenoids inhabiting shallow coastal habitats in Singapore: Ph.D. Thesis. Nat. Univ. Singapore, 219 p. (<http://scholarbank.nus.sg/handle/10635/31654>)
- Lahnsteiner F., Patzner R.A. 1990. Spermiogenesis and structure of mature spermatozoa in blennioid fishes (Pisces, Blenniidae) // *J. Submicrosc. Cytol. Pathol.* V. 22. P. 565–576.
- Lieske E., Myers R. 1994. Collins pocket guide. Coral reef fishes. Indo-Pacific and Caribbean including the Red Sea. London: Harper Collins Publ., 400 p.
- Magalhaes A.L.B., Andrade R.F., Gomes B.V.C. et al. 2011. Ultrastructure of the semicyclic spermatogenesis in the South American freshwater characid *Hemigrammus marginatus* (Teleostei, Characiformes) // *J. Appl. Ichthyol.* V. 27. № 4. P. 1041–1046. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01747.x>
- Masuda H., Amaoka K., Araga C. et al. 1984. The fishes of the Japanese Archipelago. V. 1. Tokyo: Tokai Univ. Press, 437 p.
- Mattei X. 1991. Spermatozoon ultrastructure and its systematic implication in fishes // *Can. J. Zool.* V. 69. P. 3038–3055. <https://doi.org/10.1139/z91-428>
- Mattei X. 1993. Peculiarities in the organization of testis of *Ophidion* sp. (Pisces: Teleostei). Evidence for two types of spermatogenesis in teleost fish // *J. Fish Biol.* V. 43. № 6. P. 931–937. <https://doi.org/10.1006/jfbi.1993.1196>
- Moser H.G. 1967. Reproduction and development of *Sebastodes paucispinis* and comparison with other rock fishes of Southern California // *Copeia.* № 4. P. 773–797.
- Muñoz M., Casadevall M., Bonet S. 2002a. Testicular structure and semicyclic spermatogenesis in a specialized ovuliparous species: *Scorpaena notata* (Pisces, Scorpaenidae) // *Acta Zool. (Stockholm).* V. 83. № 3. P. 213–219. <https://doi.org/10.1046/j.1463-6395.2002.00114.x>
- Muñoz M., Casadevall M., Bonet S. 2002b. The ovarian morphology of *Scorpaena notata* shows a specialized mode of oviparity // *J. Fish. Biol.* V. 61. № 4. P. 877–887. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01849.x>
- Naranji M.K., Velamala G.R., Sujatha K. 2017. New record of Mozambique scorpionfish, *Parascorpaena mossambica* (Peters, 1855), (Actinopterygii: order, Scorpaeniformes; family, Scorpaenidae) from Indian waters // *Ilmu Kelautan. Indonesian J. Mar. Sci.* V. 22. № 3. P. 105–110. <https://doi.org/10.14710/ik.ijms.22.3.105-110>
- Pavlov D.A., Emel'yanova N.G. 2010. Reproductive biology of species from the family Scorpaenidae and transition from oviparity to viviparity in the southern and northern Percomorpha // *Viviparous Fishes II* / Eds. Uribe M.C., Grier H.J. Homestead: New Life Publ. P. 89–105.
- Pecio A. 2003. Spermiogenesis and fine structure of the spermatozoon in a headstander, *Chilodus punctatus* (Teleostei, Characiformes, Anostomidae) // *Folia Biol.* V. 51. P. 55–62.
- Randall J.E., Eschmeyer W.N. 2001. Revision of the Indo-Pacific scorpionfish genus *Scorpaenopsis*, with descriptions of eight new species // *Indo-Pac. Fish.* № 34. 79 p.
- Sàbat M., Lo Nostro F., Casadevall M., Muñoz M. 2009. A light and electron microscopic study on the organization of the testis and the semicyclic spermatogenesis of the genus *Scorpaena* (Teleostei, Scorpaenidae) // *J. Morphol.* V. 270. № 6. P. 662–672. <https://doi.org/10.1002/jmor.10707>
- Santhanam R. 2019. Biology and ecology of venomous marine scorpionfishes. London: Acad. Press, 312 p.
- Shahin A.A.B. 2006. Semicyclic spermatogenesis and biflagellate spermatozoon ultrastructure in the Nile electric catfish *Malapterurus electricus* (Teleostei: Siluriformes: Malapteruridae) // *Acta Zool.* V. 87. № 3. P. 215–227. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2006.00235.x>
- Shaw F.R., Morado J.F., Lowe V.C., McDermott S.F. 2012. An atlas of reproductive development in rockfishes, genus *Sebastes* // *NOAA Prof. Pap. NMFS* № 14. 77 p.
- Smith W.L., Wheeler W.C. 2004. Polyphyly of the mail-cheeked fishes (Teleostei: Scorpaeniformes): evidence from mitochondrial and nuclear sequence data // *Mol. Phylog. Evol.* V. 32. № 2. P. 627–646. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.02.006>
- Smith W.L., Wheeler W.C. 2006. Venom evolution widespread in fishes: a phylogenetic road map for the bioprospecting of piscine venoms // *J. Hered.* V. 97. № 3. P. 206–217. <https://doi.org/10.1093/jhered/esj034>
- Smith W.L., Everman E., Richardson C. 2018. Phylogeny and taxonomy of flatheads, scorpionfishes, sea robins, and stonefishes (Percomorpha: Scorpaeniformes) and the evolution of the lachrymal saber // *Copeia.* V. 106. № 1. P. 94–119. <https://doi.org/10.1643/CG-17-669>

- Spadella M.A., Oliveira C., Quagio-Grassiotto I.* 2007. Comparative analysis of spermiogenesis and sperm ultrastructure in Callichthyidae (Teleostei: Ostariophysi: Siluriformes) // *Neotrop. Ichthyol.* V. 5. № 3. P. 337–350. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252007000300014>
- Takahashi H., Takano K., Takemura A.* 1991. Reproductive cycles of *Sebastes taczanowskii*, compared with those of other rockfishes of the genus *Sebastes* // *Environ. Biol. Fish.* V. 30. P. 23–30. <https://doi.org/10.1007/BF02296873>
- Vila S., Munoz M., Sabat M., Casadevall M.* 2007. Annual cycle of stored spermatozoa within the ovaries of *Helicolenus dactylopterus dactylopterus* (Teleostei, Scorpaenidae) // *J. Fish Biol.* V. 71. P. 596–609. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01525.x>
- Vila S., Sabat M., Muñoz M., Casadevall M.* 2010. Spermiogenesis particularities of a sperm storage species: *Helicolenus dactylopterus* (Teleostei: Scorpaenidae) // *Sci. Mar.* V. 74. № 4. P. 687–704. <https://doi.org/10.3989/scimar.2010.74n4697>
- Wourms J.P.* 1991. Reproduction and development of *Sebastes* in the context of the evolution of piscine viviparity // *Environ. Biol. Fish.* V. 30. P. 111–126. [https://doi.org/10.1007/978-94-011-3792-8\\_12](https://doi.org/10.1007/978-94-011-3792-8_12)
- Wourms J.P., Grove B.D., Lombardi J.* 1988. The maternal embryonic relationships in viviparous fishes // *Fish Physiology.* V. 11B / Eds. Hoar W.S., Randall D.J. San Diego: Acad. Press. P. 1–134.