

УДК 597.584.591.465.1.591.463.11

## РЕПРОДУКТИВНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ И УЛЬТРАСТРУКТУРА ПОЛОВЫХ КЛЕТОК *PARUPENEUS HEPTACANTHUS* (MULLIDAE) ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ Г. НЯЧАНГ (ВЬЕТНАМ)

© 2024 г. Н. Г. Емельянова<sup>1</sup>, Д. А. Павлов<sup>1</sup>, \*, Дин Тхи Хай Йен<sup>2</sup>

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

<sup>2</sup>Приморское отделение Российской-вьетнамского тропического научно-исследовательского  
и технологического центра, Нячанг, Вьетнам

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

Поступила в редакцию 30.08.2023 г.

После доработки 29.09.2023 г.

Принята к публикации 30.10.2023 г.

Приведена информация о размерном составе рыб, состоянии гонад и ультраструктуре ооцитов и сперматозоидов *Parupeneus heptacanthus* прибрежной зоны г. Нячанг (южная часть Центрального Вьетнама). В феврале и марте особи находились в преднерестовом состоянии. Самцы крупнее самок, соотношения длина–масса тела у них значительно различаются. Состояние яичников свидетельствует о непрерывном типе оогенеза. Порционная плодовитость составляет в среднем 11056 шт. Оболочка ооцита в конце периода вителлогенеза диаметром ~300 мкм представлена *zona radiata* толщиной 5.0 мкм и хорионом (0.5 мкм). Ультраструктура головки сперматозоида близка к таковой, описанной у других представителей рода *Parupeneus*, но жгутик имеет большую длину, составляющую в среднем 63 мкм.

**Ключевые слова:** *Parupeneus heptacanthus*, плодовитость, ооциты, сперматозоиды, ультраструктура, южная часть Центрального Вьетнама.

**DOI:** 10.31857/S0042875224040111 **EDN:** EXKHIN

Представители семейства барабулевых рыб (Mullidae) широко распространены преимущественно в тропических и субтропических водах от верхней литорали до верхней зоны материкового склона. Многие виды являются объектами рыболовства или вылавливаются в качестве прилова, имеют высокую экономическую ценность и повсеместно присутствуют на рыбных рынках. Морфологическая изменчивость этих рыб очень высока, их таксономический состав интенсивно исследуют: в течение последних лет описано большое число видов преимущественно в роде *Upeneus*. Общее число видов семейства увеличилось от 66 (Uiblein, 2007) до 101 (Echreshavi et al., 2022). Их биология описана чрезвычайно неравномерно. Например, жизненному циклу обыкновенной султанки *Mullus barbatus* посвящено большое число работ (Овен, 2004; Kokokiris et al., 2014; Talet et al., 2016; Куцын, 2022), в то время как данные для большинства видов фрагментарны или отсутствуют.

Виды рода *Parupeneus* обитают только в Индо-Тихоокеанском регионе и повсеместно являются объектами локального промысла (Randall, 2004; Randall, King, 2009; Uiblein, 2021). По числу видов это второй род в семействе после рода *Upeneus* (соответственно 35 и 48 видов) (Echreshavi et al., 2022). Объект нашей работы – *P. heptacanthus*, входит в “*heptacanthus group*” вместе с *P. janseni* из акваторий у Сулавеси, Индонезии и Филиппин и пятью видами из Индийского океана (Uiblein et al., 2017). Эта группа видов характеризуется округлым задним краем *maxillare* и близкими меристическими признаками. *P. heptacanthus* имеет широкое распространение: от восточного побережья Африки до Красного моря, Персидского залива, Макранского побережья и Андаманского моря, на восток до Самоа и Маршалловых о-вов, Каролинских о-вов и Фиджи, к северу до Южной Японии и на юг до Австралии и о-ва Лорд-Хау (Ketabi et al., 2017).

Сведения, относящиеся к виду *P. heptacanthus*, ограничены главным образом таксономически-

ми работами (Randall, Heemstra, 2009; Bogorodsky et al., 2011; Ketabi et al., 2017; Uiblein et al., 2017). Рыбы достигают общей длины ( $TL$ ) 37 см (обычно 25 см). Особи встречаются поодиночке или образуют малочисленные группы, обычно приуроченные к илистым, песчаным или каменистым участкам, покрытым растительностью. Часто обитают в мутной воде около коралловых рифов и редко непосредственно на рифах, встречаются на глубинах 12–350 м, обычно – 15–60 м (Myers, 1999; Randall, 2001; Gell, Whittington, 2002). Предпочитаемые температуры 23–28°C (Froese, Pauly, 2023). Для нескольких регионов приведена связь между массой и длиной тела особей (Froese, Pauly, 2023). Имеются данные по размножению *P. heptacanthus* Красного моря и морфологии его ооцитов и сперматозоидов (Saeed et al., 2018), но описание чрезвычайно краткое и содержит ошибки. В прибрежной зоне Вьетнама вид отмечен только в южных регионах (Nguyen, Mai, 2020), а сведения по биологии рыб отсутствуют. Наряду с другими представителями рода *Parupeneus* его рассматривают как важный промысловый объект, обычный для прибрежной акватории г. Нячанг (Muda et al., 2001).

Цель работы – представить биологическую характеристику особей, включая описание цитологического состояния гонад и ультраструктуры половых клеток, *P. heptacanthus* прибрежной зоны окрестностей г. Нячанг (южная часть Центрального Вьетнама).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Особи *P. heptacanthus* приобретены на рыбных рынках г. Нячанг в феврале–марте 2022 г. Биологический анализ и фиксацию материала проводили на базе Приморского отделения Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (г. Нячанг). Измеряли длину тела особей: стандартную ( $SL$ ) – от конца рыла до конца чешуйного покрова, по Смитту ( $FL$ ) – до развилки хвостового плавника и общую – до окончания наиболее длинных лучей хвостового плавника. Определяли массу тела, общую ( $W$ ) и без внутренностей ( $w$ ), гонад ( $g$ ) и печени ( $h$ ). Стадию зрелости гонад оценивали по шестибалльной шкале (Макеева, 1992). Гонадосоматический индекс (ГСИ) рассчитывали по формуле:  $ГСИ = 100g/w$ ; гепатосоматический индекс (ГПСИ) – по формуле:  $ГПСИ = 100h/w$ . Коэффициент упитанности ( $K$ ) определяли по унифицированной формуле (Мурза, Христофоров, 2009):  $K = W \times 100/FL^3$ . Соотношение между массой тела ( $W$ , г) и его длиной ( $FL$ , см) аппроксимировали,

используя степенную функцию (Sparre, Venema, 1998):  $W = a(FL)^b$ . Для сравнения соотношений длина–масса у самок и самцов значения преобразовывали в натуральные логарифмы. Различия между линейными зависимостями  $\ln W$  от  $\ln FL$  оценивали посредством критерия Фишера.

Для анализа размерного состава ооцитов использовали фрагменты гонад, помещённые в физиологический раствор. Изображения клеток получали под микроскопом Olympus CX41 (Япония) с применением цифровой камеры Canon EOS650D (Япония). Диаметры ооцитов измеряли в программе ImageJ (<https://imagej.net/ij/index.html>), ооциты диаметром < 50 мкм не учитывали. Для гистологического исследования фрагменты гонад самок и самцов фиксировали в смеси Буэна, дальнейшую обработку проводили общепринятыми методами (Роскин, Левинсон, 1957). Срезы яичников окрашивали по Маллори, семенников – железным гематоксилином по Гейденгайну. Порционную плодовитость определяли путём подсчёта ооцитов периода созревания в фрагментах яичников массой 0.08–0.10 г и последующего пересчёта на полную массу гонад.

Для сканирующей электронной (СЭМ) и трансмиссионной (ТЭМ) микроскопии использовали фрагменты яичников и семенников. Фиксатором служила смесь 2.5%-ного раствора глутарового альдегида и 2%-ного параформальдегида на фосфатном буфере (pH 7.4) с добавлением хлористого натрия (2.5%) и сахарозы (1.5%). Постфиксацию осуществляли в 1%-ном растворе четырёхокси осмия. Дальнейшую обработку для СЭМ и ТЭМ проводили общепринятыми методами (Уикли, 1975). Объекты для СЭМ напыляли сплавом золота с палладием и исследовали в растровом 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.

Статистическую обработку данных проводили в программе GraphPad Prism 5.03 (“GraphPad Software”, США).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Размерный состав особей и состояние гонад.* Биологические показатели изученных особей представлены в таблице. Самцы в целом крупнее самок как по длине, так и по массе тела (критерий Манна–Уитни:  $p < 0.0001$ ). Соотношения

Биологические показатели *Parupeneus heptacanthus*

Показатель	Самки ( <i>n</i> = 22)	Самцы ( <i>n</i> = 37)
Длина тела, мм:		
– стандартная ( <i>SL</i> )	$\frac{127-240}{153 (26)}$	$\frac{143-241}{180 (24)}$
– по Смитту ( <i>FL</i> )	$\frac{140-260}{167 (29)}$	$\frac{160-262}{196 (23)}$
– общая ( <i>TL</i> )	$\frac{159-290}{192 (29)}$	$\frac{180-301}{223 (27)}$
Масса, г:		
– тела (общая)	$\frac{53.00-356.90}{109.80 (65.80)}$	$\frac{85.60-419.80}{165.50 (66.40)}$
– тела без внутренностей	$\frac{47.80-329.50}{100.20 (60.70)}$	$\frac{82.30-401.90}{158.20 (63.50)}$
– гонад	$\frac{1.75-13.34}{4.23 (2.85)}$	$\frac{0.02-1.01}{0.37 (0.28)}$
Гонадосоматический индекс, %	$\frac{2.52-6.07}{4.01 (0.81)}$	$\frac{0.02-0.44}{0.22 (0.13)}$
Гепатосоматический индекс, %	$\frac{0.75-2.55}{1.89 (0.47)}$	$\frac{0.47-1.43}{0.89 (0.24)}$
Коэффициент упитанности, %	$\frac{1.78-2.95}{2.22 (0.29)}$	$\frac{1.77-2.57}{2.09 (0.18)}$

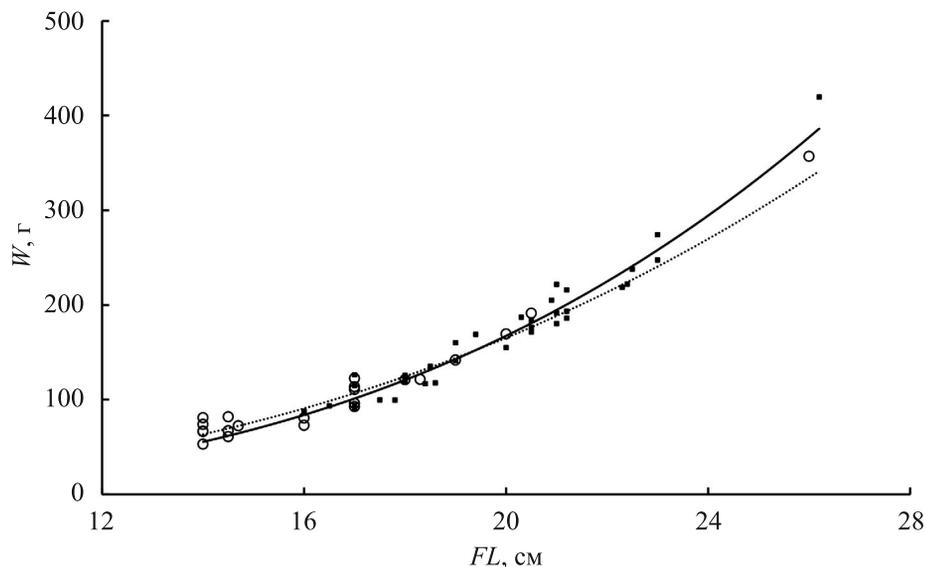
**Примечание.** *n* – число рыб, экз. Над чертой – пределы варьирования, под чертой – среднее значение, в скобках – среднее квадратическое отклонение.

между *SL*, *TL* и *FL* (мм; оба пола объединены) следующие:  $SL = 0.9283FL - 1.565$ ,  $R^2 = 0.9769$ ;  $TL = 1.0666FL + 13.975$ ,  $R^2 = 0.9637$  ( $n = 59$ ). Соотношения длина–масса тела представлены на рис. 1. Наклоны прямых, характеризующих линейные зависимости  $\ln W$  от  $\ln FL$ , для самок и самцов значимо различаются (критерий Фишера:  $p = 0.043$ ): темп прироста массы у самцов выше, чем у самок. Соотношение между массой ( $W$ , г) и длиной тела ( $FL$ , см) для обоих полов:  $W = 0.035FL^{2.8284}$ .

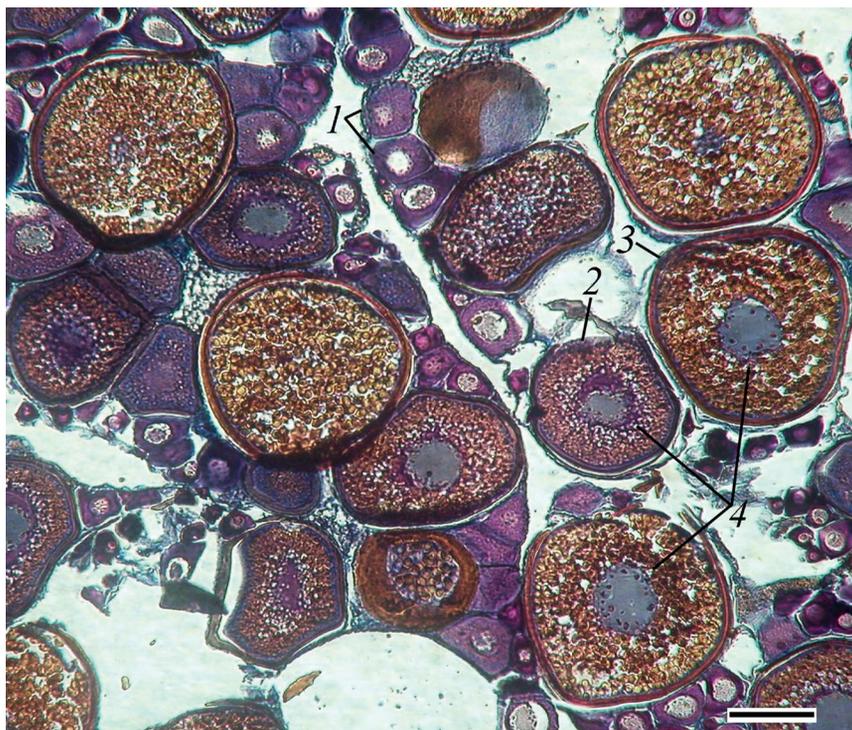
Значения ГПСИ самок значительно выше, чем у самцов (таблица). У самок наблюдается положительная корреляция между ГСИ и ГПСИ: коэффициент корреляции Пирсона  $r = 0.447$  ( $p = 0.037$ ). У самцов корреляция между этими показателями отсутствует:  $r = -0.039$  ( $p = 0.822$ ). Коэффициент упитанности самок значимо не отличается от такового самцов (критерий Стьюдента:  $p = 0.054$ ).

Гонады самок преимущественно IV, реже IV–V стадии зрелости. Яичники парные, сросшиеся на протяжении примерно 2/3 их длины и отдельные в передней части. Яйцеводы ко-

роткие, в каудальной части сливаются. В яичниках IV стадии зрелости присутствуют половые клетки разных фаз периодов превителлогенеза и вителлогенеза, включая завершившие рост (рис. 2). В яичниках IV–V стадии зрелости имеются также ооциты начала периода созревания с начавшимися сливаться жировыми каплями. Диаметр ооцитов, завершивших вителлогенез, составляет ~ 350 мкм. Очевидно, такие клетки могут переходить к периоду созревания, так как между этими ооцитами и более крупными (> 400 мкм) отсутствуют клетки одного размерного класса. В ооцитах диаметром 400–500 мкм наблюдается слияние жировых капель и начинают сливаться гранулы желтка; гидратация цитоплазмы незначительна, в связи с чем в проходящем свете ооциты малопрозрачны. Распределение ооцитов по диаметру свидетельствует о преобладании клеток минимального размера и наличии клеток промежуточного размера между превителлогенными и максимальными вителлогенными (рис. 3). Овулировавшие или близкие к овуляции ооциты отсутствуют. Порционная плодовитость составляет 5950–15333 ( $M = 11056$ ,  $n = 14$ ) ооцитов.



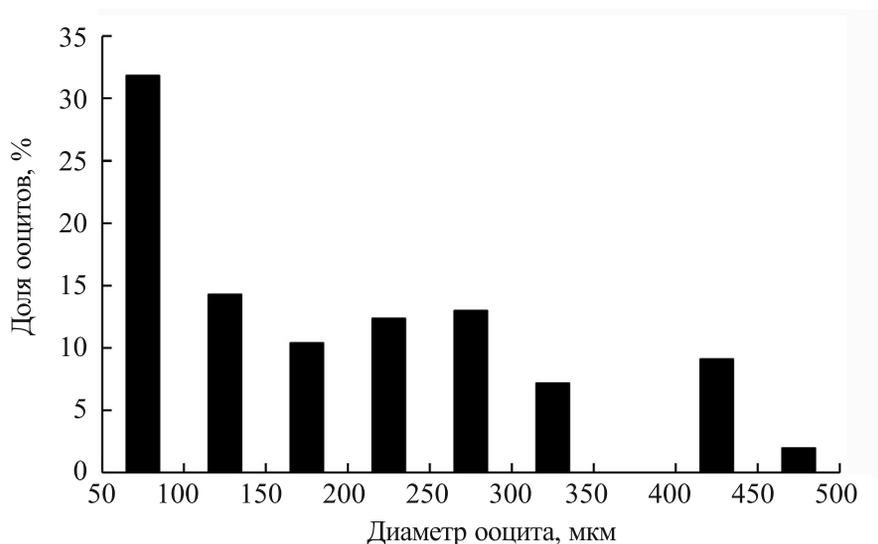
**Рис. 1.** Соотношение между массой ( $W$ ) и длиной тела по Смитту ( $FL$ ) *Parupeneus heptacanthus*: (○, ◻) – самки:  $W = 0.0532FL^{2.6844}$ ; (■, ●) – самцы:  $W = 0.0157FL^{3.0956}$ .



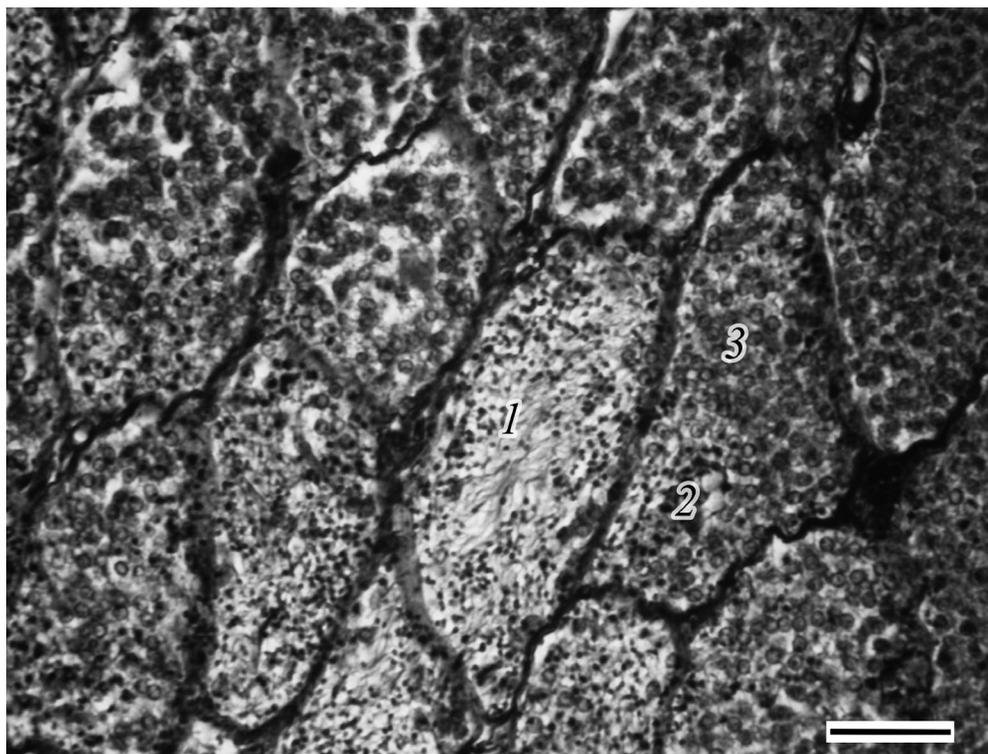
**Рис. 2.** Фрагмент яичника *Parupeneus heptacanthus*  $FL$  140 мм (IV стадия зрелости, гонадосоматический индекс 3.63%): 1–3 – ооциты: 1 – превителлогенные, 2 – вителлогенный в процессе накопления липидных и желточных включений, 3 – заполненный желтком; 4 – липидные капли. Масштаб: 100 мкм.

Гонады самцов в основном IV стадии зрелости и лишь у трёх особей III–IV стадии. Небольшие удлинённые семенники часто асимметричны, обычно бурого цвета; гонады IV стадии зрелости беловато-бурые или бледно-розовые. Семяпроводы узкие, длина их обычно не превышает длину семенников; они сливаются лишь перед

мочевым отверстием. Сперматозоиды обнаружены в семенниках всех исследованных самцов, локализуются в основном в ампулах семенных канальцев ближе к семяпроводу, у более зрелых особей присутствуют и в других частях семенников (рис. 4). В семяпроводах сперматозоиды наиболее многочисленны.



**Рис. 3.** Распределение ооцитов *Parupeneus heptacanthus* FL 160 мм (IV–V стадия зрелости, гонадосоматический индекс 4.71) по диаметру ( $n = 154$ ).



**Рис. 4.** Фрагмент семенника *Parupeneus heptacanthus* FL 209 мм (гонадосоматический индекс 0.35%): 1 – сперматозоиды, 2 – сперматиды, 3 – сперматозоиды II порядка. Масштаб: 25 мкм.

Ультраструктура оболочки и цитоплазмы вителлогенного ооцита. В ооцитах диаметром ~300 мкм в конце периода вителлогенеза оболочка представлена лучистой (*zona radiata*) и, очевидно, слабо выраженным хорионом. *Zona radiata* толщиной ~5.0 мкм состоит из гомогенного вещества средней электронной плотности.

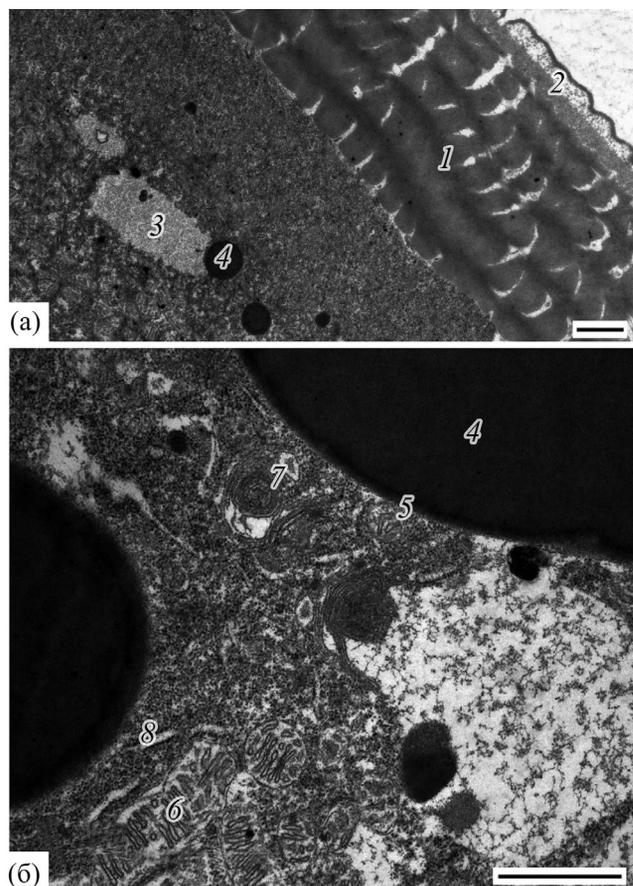
В нём различимы пять несколько более электронно-плотных полос, чередующихся с шестью менее плотными и располагающимися параллельно плазмалемме. В *zona radiata* видны каналцы, в которых находятся макро- и микроворсинки. К внешней части *zona radiata* прилежит узкий наружный слой шириной около 0.5

мкм (хорион), имеющий по периферии высокую электронную плотность, а в основной части состоящий из отдельных рыхлых волоконцев (рис. 5а). В периферической цитоплазме ооцита имеются редко расположенные кортикальные альвеолы, гранулы желтка, многочисленные округлые и (реже) удлинённые митохондрии, везикулы гладкой и цистерны гранулярной эндоплазматической сети, а также комплексы пористых пластинок. Пористые пластинки обычно локализуются в виде концентрических образований. Гранулы желтка разноразмерные, гомогенные, всегда имеют округлую форму, иногда узкая периферическая часть гранулы более электронно-плотная (рис. 5б).

**Ультраструктура сперматозоида.** Сперматозоид имеет овальную головку ( $1.63 \times 1.22$  мкм) и жгутик, длиной в среднем 63 мкм ( $n = 11$ ). Средняя часть на изображениях СЭМ не выражена (рис. 6а, 6б). Головка слегка уплощена на одной стороне, что не всегда выявляется и зависит от положения сперматозоида. Она окружена ядерной мембраной, не содержащей пор, и плазмалеммой. Хроматиновый материал головки плотно упакован. В центральной её части имеется углубление, достигающее до апикальной части, в котором расположены центриольный комплекс и базальная часть жгутика. Проксимальная центриоль расположена над дистальной коаксиально, она видна, как правило, в виде небольшой полоски (рис. 6в). В цитоплазме средней части на продольных срезах имеются два сечения митохондрий (рис. 6в, 6г). Аксонема жгутика состоит из девяти дуплетов периферических микротрубочек и двух центральных микротрубочек, все микротрубочки электронно-прозрачны. Аксонема окружена цитоплазматическим чехлом, имеющим неодинаковую ширину в разных участках жгутика, это отчётливо выражено на поперечных срезах.

## ОБСУЖДЕНИЕ

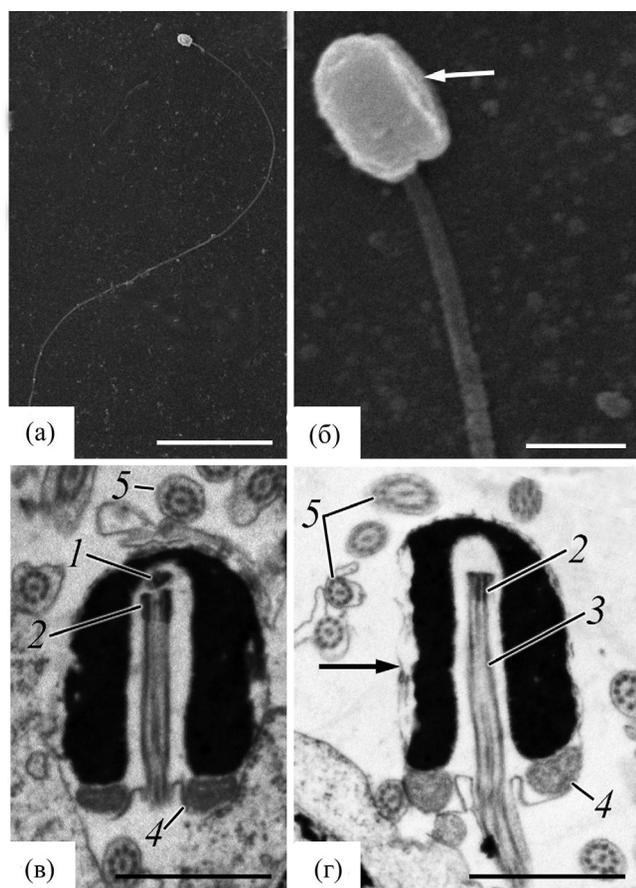
В нашей выборке *P. heptacanthus* самцы крупнее самок, а максимальная длина тела (*TL*) у самца с гонадами IV стадии зрелости составила 301 мм (*FL* 262 мм). Максимальная для этого вида *TL* 360 мм отмечена у самца из акватории у Гавайских о-вов (Randall, 2004). У двух других видов рода, полосатой *P. multifasciatus* и тёмно-полосой *P. barberinus* зубатых барабуль, самцы также крупнее самок (Павлов и др., 2011; Reed, Taylor, 2020). В то же время самцы мельче самок в следующих родах семейства Mullidae: *Upeneus*



**Рис. 5.** Ультраструктура яйцевых оболочек (а) и цитоплазмы (б) *Parupeneus heptacanthus*: 1 – zona radiata, 2 – хорион, 3 – кортикальная альвеола, 4 – желточная гранула, 5 – электронно-плотная периферическая часть гранулы, 6 – митохондрии, 7 – пористые пластинки, 8 – гранулярная эндоплазматическая сеть. Масштаб: 1 мкм.

(İşmen, 2005, 2006; Ozvarol et al., 2010), *Mullus* (Reñones et al., 1995; Talet et al., 2016; Куцын, 2022), *Mulloidichthys* (Wahbeh, 1992; Reed, Taylor, 2020; Samejima et al., 2021). Видоспецифичность в соотношении темпа роста у самцов и самок может быть связана со стратегией размножения, с особенностями нереста и выбора нерестовых партнёров. В частности, по наблюдениям Овен (2004), в аквариуме в осеменении икры одной самки черноморской султанки *M. barbatus ponticus* принимали участие несколько самцов, в то время как представители рода *Parupeneus* размножаются парами, а самцы проявляют территориальное поведение (Sancho et al., 2000).

Соотношение длина–масса тела *P. heptacanthus* в нашей выборке у самцов соответствует правилу куба ( $b \approx 3$ ). То же отмечено для самцов этого вида из вод у Таиланда (Yanagawa, 1994). По значениям этого коэффициента для обоих полов



**Рис. 6.** Ультраструктура сперматозоидов *Parupeneus heptacanthus*: а – общий вид, б – фрагмент; в, г – продольные срезы; 1, 2 – проксимальная и дистальная центриоли соответственно; 3 – аксонема, 4 – митохондрии в средней части сперматозоида, 5 – поперечные срезы жгутиков, (+) – уплощённая сторона головки. Масштаб, мкм: а – 10; б–г – 1.

( $b = 2.828$ ) особи нашей выборки несущественно отличаются от рыб из акваторий у американского Самоа ( $b = 3.070$ ) (Matthews et al., 2019) и Филиппин ( $b = 2.912$ ) (Gumanao et al., 2016).

Отмеченная нами положительная корреляция между ГСИ и ГПСИ у самок *P. heptacanthus* наблюдается также у *U. sulphureus* Бенгальского залива Индийского океана, где имеются два пика нереста (Akter et al., 2020). По мнению авторов, такая корреляция свидетельствует об активном питании рыб во время размножения и использовании пищевых компонентов в качестве ресурсов, поступающих в гепатоциты для реализации вителлогенеза половых клеток. Синхронное изменение этих показателей отмечено также у *M. barbatus* Эгейского моря (Kokokiris et al., 2014).

Средние и максимальные значения ГСИ самок *P. heptacanthus* из нашей выборки составили соответственно ~ 4 и 6%, самцов – 0.2 и 0.4%;

у этого же вида из Красного моря ГСИ самок и самцов в период размножения – 2.0 и 0.4% (Saeed et al., 2018), но из статьи неясно, приведены средние или максимальные значения. У самок *P. multifasciatus* из зал. Нячанг средние и максимальные значения ГСИ составили 2.4 и 7.9% (Павлов и др., 2011). У видов семейства Mullidae, относящихся к другим родам, значения ГСИ самок в период размножения не превышают 10% (Sabrah, El-Ganainy, 2009; El-Drawany, 2013; Kokokiris et al., 2014; Pavlov et al., 2014; Abu El-Regal, 2018; Akter et al., 2020; Samejima et al., 2021) – это свидетельствует о порционном икротетании (Макеева, 1992; Овен, 2004). Тем не менее, данные о порционной плодовитости рыб семейства Mullidae единичны: *P. heptacanthus* прибрежной акватории у г. Нячанг – 5950–15333 ооцитов (настоящее исследование); *P. multifasciatus* зал. Нячанг – 1537–26423 шт., *U. tragula* зал. Нячанг – 5915–13663 шт. (Pavlov et al., 2014); черноморская султанка – 1800–24100 шт. (Овен, 2004). Порционная плодовитость существенно зависит от размера и физиологического состояния самок, а многократное икротетание и продолжительный сезон размножения компенсируют высокую смертность пелагической икры и личинок.

Небольшая доля самок с ооцитами периода созревания свидетельствует о том, что размножение *P. heptacanthus* у южной части Центрального Вьетнама, вероятно, начинается в марте–апреле. Анализ морфологии яичников у этого же вида из Красного моря показал, что нерестовый сезон длится с февраля по июнь (Saeed et al., 2018). Другой представитель рода, *P. multifasciatus*, в зал. Нячанг размножается в течение всего года с максимальной интенсивностью с ноября по май (Павлов и др., 2011).

Анализ морфологии ооцитов *P. heptacanthus* и их распределение по диаметру в яичниках IV–V стадии зрелости характеризуют непрерывный тип оогенеза с преобладанием ооцитов младших возрастных групп и наличием клеток промежуточного размера между превителлогенными и завершившими рост вителлогенными (Götting, 1961; Овен, 2004). Такой же тип оогенеза и асинхронное развитие ооцитов отмечены у *P. multifasciatus* зал. Нячанг (Емельянова и др., 2013), *P. heptacanthus*, *P. cyclostomus* (Saeed et al., 2018) и *P. barberinus* (Reed, Taylor, 2020) Красного моря, а также у подавляющего большинства других тропических и субтропических видов семейства Mullidae (Lucano-Ramírez et al., 2006; Kokokiris et al., 2014; Емельянова и др., 2015; Reed, Taylor,

2020). Тем не менее, существует значительная межвидовая и внутривидовая вариабельность динамики оогенеза. Например, *M. surmuletus* из акватории у южного побережья Великобритании имеет короткий сезон размножения (май–июнь) и характеризуется прерывистым типом оогенеза (N'Da, Déniel, 1993). Несмотря на значительно более южное распространение, такой же тип оогенеза с двумя бимодальными группами (превителлогенные и созревающие ооциты) отмечен у *M. flavolineatus* у о-ва Окинава (Южная Япония). Такой состав ооцитов связан с коротким нерестовым сезоном (май–июль) при максимальном прогреве воды (Samejima et al., 2021). *U. tragula* в зал. Нячанг размножается в течение всего года, но у части половозрелых самок в формировании вителлогенных ооцитов наблюдаются перерывы, не связанные с сезонностью. В зал. Халонг размножение *U. tragula* полностью прекращается на протяжении зимних месяцев (Pavlov et al., 2014). Таким образом, особенности оогенеза видоспецифичны и существенно зависят от факторов среды.

Ультраструктурное исследование оболочки вителлогенного ооцита *P. heptacanthus* показало, что в ней выделяются два слоя: внутренний – широкий и сравнительно гомогенный (*zona radiata*) и внешний – узкий (по-видимому, хорион). Общая толщина оболочки (~5 мкм) в процессе созревания ооцита, очевидно, уменьшается вследствие увеличения его диаметра и растяжения оболочки в результате гидратации, что наблюдается и у других видов рыб (Matsuyama et al., 1991; Muñoz et al., 2002; Berois et al., 2011). Похожая структура оболочки овулировавших ооцитов с тонкой (~2 мкм) *zona radiata* и очень узким электронно-плотным внешним слоем (хорионом) неровной структуры (в связи с разной длиной отходящих волоконцев) отмечена у *P. multifasciatus*, *U. tragula* и *U. cf. margarethae* (= *U. heterospinus*) (Емельянова, Павлов, 2012, 2014). По мнению арабских авторов (данные СЭМ), у *P. heptacanthus* Красного моря лучистая оболочка вителлогенного ооцита толщиной 7.8 мкм состоит из шести слоёв (Saeed et al., 2018). В подписях под рисунком (Fig. 2), тем не менее, выделены *zona radiata interna* и “external lay of *zona radiata*” (очевидно, *zona radiata externa*). Последняя зона обозначена лишь на одном фрагменте рисунка (Fig. 2b), но, исходя из её толщины (~10 мкм), такой зоной не является. Очевидно, что обозначенные авторами в *zona radiata interna* “слои” представляют собой структуру оболочки

разной электронной плотности, что возможно выявить лишь при помощи ТЭМ.

Следует отметить, что иногда исследователи выделяют в оболочке ооцита *zona radiata externa*, даже если точно известно, что этот слой выполняет адгезивную функцию, например у демерсальных яиц (Giulianini, Ferrero, 2001; Huysentruyt, Adriaens, 2005), и, таким образом, является вторичной оболочкой или хорионом.

По ультраструктуре сперматозоиды *P. heptacanthus* в целом сходны с таковыми у других представителей этого рода: *P. spilurus*, *P. multifasciatus*, *P. barberinoides* и *P. cyclostomus* (Gwo et al., 2004; Емельянова, Павлов, 2012; Saeed et al., 2018). Некоторые отличия касаются размерных характеристик клеток. У *P. heptacanthus* длина и ширина головки практически не отличаются от таковых у *P. spilurus* –  $1.61 \times 1.11$  мкм (Gwo et al., 2004), но меньше, чем у *P. multifasciatus* и *P. barberinoides*, –  $1.9 \times 1.4$  мкм (Емельянова, Павлов, 2012). Длина жгутиков сперматозоидов *P. heptacanthus* (~63 мкм) существенно больше, чем у *P. multifasciatus* и *P. barberinoides*, у которых она составляет ~50 мкм (Емельянова, Павлов, 2012). По данным арабских авторов (Saeed et al., 2018), длина жгутиков у *P. heptacanthus* и *P. cyclostomus* составляет соответственно 8.7 и 5.3 мкм. Не вызывает сомнения, что эти промеры выполнены лишь на фрагментах жгутиков.

Основываясь на сведениях о видах с исследованной ультраструктурой сперматозоидов, можно выделить следующие плезиоморфные признаки для рода *Parupeneus*: головка умеренно удлинённая, с уплощением на одной стороне, углубление в основании головки составляет ~90% её длины, центриольный комплекс и основание жгутика расположены в терминальной части углубления, центриоли коаксиальные, хотя могут быть незначительно смещены друг относительно друга, средняя часть слабо развита и на продольных срезах содержит два сечения митохондрий. В целом видовая специфика ультраструктуры сперматозоидов представителей рода *Parupeneus* остаётся неясной. Для её выявления необходим статистический анализ формы сперматозоидов, предполагающий получение большого числа изображений клеток с использованием идентичной методики СЭМ и ТЭМ. В частности, эллиптический анализ Фурье, проведённый для видов рода *Upeneus*, позволил выявить видоспецифичность в форме головки сперматозоида: головка имеет узкий апикальный

конец с разной степенью изгиба (Емельянова, Павлов, 2020).

Таким образом, впервые приведены сведения по репродуктивным характеристикам *P. heptacanthus* побережья южной части Центрального Вьетнама в период, непосредственно предшествующий размножению. Описана ультраструктура половых клеток – вителлогенных ооцитов и сперматозоидов. Эти данные могут быть использованы для последующих сравнительных работ и уточнения таксономического положения *P. heptacanthus*. Оценка динамики репродуктивных показателей вида на протяжении года в пределах широкого ареала – предмет дальнейших исследований.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Мы признательны за содействие в организации работ во Вьетнаме содиректорам Приморского отделения Тропического центра Н.Л. Филичеву и Нгуен Ны Хынг. Исследования ультраструктуры клеток (СЭМ и ТЭМ) выполнены в межкафедральной лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ. Благодарим сотрудников этой лаборатории за помощь в работе. Благодарим двух анонимных рецензентов за ценные замечания по тексту рукописи.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания Московского государственного университета СТИС № 121032300100–5 и при финансовой поддержке Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, проект “Эколан Э-3.1, задача 6”.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А. 2012. Ультраструктура гамет некоторых видов семейства Mullidae Южно-Китайского моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 52. № 6. С. 701–707.
- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А. 2014. Ультраструктура гамет двух видов рода *Upeneus* (Mullidae) Южно-Китайского моря // *Там же*. Т. 54. № 3. С. 352–358. <https://doi.org/10.7868/S0042875214030023>
- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А. 2020. Морфология сперматозоидов рыб семейства Mullidae: *Upeneus sulphureus* // *Там же*. Т. 60. № 1. С. 74–81. <https://doi.org/10.31857/S004287522001004X>
- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А., Лыонг Тхи Бик Тхуан, Во Тхи Ха. 2013. Некоторые данные по состоянию гонад полосатой зубатой барабули *Parupeneus multifasciatus* (Mullidae) залива Нячанг Южно-Китайского моря // *Там же*. Т. 53. № 5. С. 603–612. <https://doi.org/10.7868/S0042875213050032>
- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А., Лыонг Тхи Бик Тхуан, Во Тхи Ха. 2015. Состояние гонад, подвижность сперматозоидов и начальные стадии эмбрионального развития *Upeneus tragula* (Mullidae) // *Там же*. Т. 55. № 2. С. 196–206. <https://doi.org/10.7868/S0042875215020071>
- Куцын Д.Н. 2022. Возраст, рост, созревание и смертность султанки *Mullus barbatus* (Mullidae) Крыма, Чёрное море // *Там же*. Т. 62. № 2. С. 188–197. <https://doi.org/10.31857/S0042875222010088>
- Макеева А.П. 1992. Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ, 216 с.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. 2009. Об унификации расчёта коэффициента упитанности у лососевых рыб // *Матер. XXVIII Междунар. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского Севера”*. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. С. 376–380 (<http://www.krc.karelia.ru/publ.php?plang=r&id=7222>. Version 08/2023).
- 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., Емельянова Н.Г., Лыонг Тхи Бик Тхуан, Во Тхи Ха. 2011. Размножение и начальное развитие полосатой зубатой барабули *Parupeneus multifasciatus* (Mullidae) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 51. № 5. С. 628–641.
- 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.
- Abu El-Regal M.A. 2018. Reproductive biology of the yellow-striped goatfish *Mulloidichthys flavolineatus* (Lacépède, 1801) (Perciformes: Mullidae) in the Red Sea, Egypt // *Egypt. J. Aquat. Biol. Fish.* V. 22. № 4. P. 233–247. <https://doi.org/10.21608/ejabf.2018.17159>
- Akter M., Sharifuzzaman S.M., Shan X., Rashed-Un-Nabi Md. 2020. Reproduction, growth, mortality and yield of the goatfish *Upeneus sulphureus* in Northern Bay of Bengal, Bangladesh // *J. Ichthyol.* V. 60. № 3. P. 441–452. <https://doi.org/10.1134/S0032945220030017>
- Berois N., Arezo M.J., Papa N.G. 2011. Gamete interactions in teleost fish: the egg envelope. Basic studies and perspectives as environmental biomonitor // *Biol. Res.* V. 44. № 2. P. 119–124. <https://doi.org/10.4067/S0716–97602011000200002>
- Bogorodsky S.V., Randall J.E., Golani D. 2011. Four new records of shore fishes for the Red Sea, with notes on *Parupeneus heptacanthus* and *Diodon liturosus* // *Zootaxa*. V. 3057. № 1. P. 49–60. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3057.1.2>
- Echreshavi S., Esmaeili H.R., Al Jufaili S.M. 2022. Goatfishes of the world: an updated list of taxonomy, distribution and conservation status (Teleostei: Mullidae) // *FishTaxa*. № 23. P. 1–29 (<https://fishtaxa.com/article-view/?id=58>. Version 08/2023).

- El-Drawany M.A.* 2013. Age, growth and reproduction of the gold band goatfish, *Upeneus moluccensis* off the Elkhoms coast of Libya // *Delta J. Sci.* V. 36. № 2. P. 1–5. <https://doi.org/10.21608/djs.2013.139578>
- Froese R., Pauly D.* (eds.). 2023. FishBase. World Wide Web electronic publication ([www.fishbase.org](http://www.fishbase.org). Version 02/2023).
- Gell F.R., Whittington M.W.* 2002. Diversity of fishes in seagrass beds in the Quirimba Archipelago, northern Mozambique // *Mar. Freshw. Res.* V. 53. № 2. P. 115–121. <https://doi.org/10.1071/MF01125>
- Giulianini P.G., Ferrero E.A.* 2001. Ultrastructural aspects of the ovarian follicle and egg envelope of the sea-grass goby *Zosterisessor ophiocephalus* (Osteichthyes, Gobiidae) // *Ital. J. Zool.* V. 68. № 1. P. 29–37. <https://doi.org/10.1080/11250000109356380>
- Götting K.J.* 1961. Beiträge zur Kenntnis der Grundlagen der Fortpflanzung und zur Fruchtbarkeitsbestimmung bei marinen Teleostern // *Helgoländ. Wiss. Meeresunters.* V. 8. № 1. P. 1–41. <https://doi.org/10.1007/BF01609945>
- Gumanao G.S., Saceda-Cardoza M.M., Mueller B., Bos A.R.* 2016. Length–weight and length–length relationships of 139 Indo-Pacific fish species (Teleostei) from the Davao Gulf, Philippines // *J. Appl. Ichthyol.* V. 33. № 2. P. 377–385. <https://doi.org/10.1111/jai.12993>
- Gwo J.-C., Yang W.-T., Kuo M.-C. et al.* 2004. Spermatozoal ultrastructures of two marine perciform teleost fishes, the goatfish, *Paraupeneus spilurus* (Mullidae) and the rabbit fish, *Siganus fuscescens* (Siganidae) from Taiwan // *Tissue Cell.* V. 36. № 1. P. 63–69. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2003.10.001>
- Huysentruyt F., Adriaens D.* 2005. Adhesive structures in the eggs of *Corydoras aeneus* (Gill, 1858; Callichthyidae) // *J. Fish Biol.* V. 66. № 3. P. 871–876. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00647.x>
- İşmen A.* 2005. Age, growth and reproduction of the goldband goatfish, *Upeneus moluccensis* (Bleeker, 1855), in İskenderun Bay, the Eastern Mediterranean // *Turk. J. Zool.* V. 29. № 4. P. 301–309 (<https://journals.tubitak.gov.tr/zoology/vol29/iss4/3>. Version 08/2023).
- İşmen A.* 2006. Growth and reproduction of por's goatfish (*Upeneus pori* Ben-Tuvia & Golani, 1989) in İskenderun Bay, the eastern Mediterranean // *Ibid.* V. 30. № 1. P. 91–98 (<https://journals.tubitak.gov.tr/zoology/vol30/iss1/12>. Version 08/2023).
- Ketabi R., Esmaeili H.R., Echreshavi S., Jamili S.* 2017. A note on the cinnabar goatfish, *Parupeneus heptacanthus* (Lacepède, 1802) from northern parts of the Persian Gulf and the Makran Sea (Teleostei: Mullidae) // *FishTaxa.* V. 2. № 4. P. 195–200 (<https://fishtaxa.com/article-view/?id=9>. Version 08/2023).
- Kokokiris L., Stamoulis A., Monokrousos N., Doulgiraki S.* 2014. Oocytes development, maturity classification, maturity size and spawning season of the red mullet (*Mullus barbatus barbatus* Linnaeus, 1758) // *J. Appl. Ichthyol.* № 30. № 1. P. 20–27. <https://doi.org/10.1111/jai.12292>
- Lucano-Ramírez G., Ruiz-Ramírez S., Rojo-Vázquez J.A.* 2006. Composición portallas y ciclo reproductivo de *Pseudupeneus grandisquamis* (Pisces: Mullidae) en el Pacífico central Mexicano // *Rev. Biol. Trop.* V. 54. № 1. P. 195–207. <https://doi.org/10.15517/rbt.v54i1.13996>
- Matsuyama M., Nagahama Y., Matsuura S.* 1991. Observation on ovarian follicle ultrastructure in the marine teleost, *Pagrus major*, during vitellogenesis and oocyte maturation // *Aquaculture.* V. 92. P. 67–82. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(91\)90009-V](https://doi.org/10.1016/0044-8486(91)90009-V)
- Matthews T., Ochavillo D., Felise S. et al.* 2019. Length-weight relationships for 71 reef and bottomfish species from Tutuila and Aunu'u, American Samoa // *PIFSC Admin. Rept.* H-19-03. 9 p. <https://doi.org/10.25923/r3wq-ax31>
- Muda O., Isa M.M., Vinh C.T. et al.* 2001. Fish taxonomic studies in the South China Sea, Area IV: Vietnamese waters // *Proc. 4th Techn. Seminar on marine fishery resources survey in the South China Sea, Area IV: Vietnamese waters.* Bangkok: Secretariat, SEAFDEC. P. 41–54 (<http://hdl.handle.net/20.500.12066/4368>. Version 08/2023).
- Muñoz M., Casadevall M., Bonet S.* 2002. Gametogenesis of *Helicolenus dactylopterus dactylopterus* (Teleostei, Scorpaenidae) // *Sarsia.* V. 87. № 2. P. 119–127. <https://doi.org/10.1080/003648202320205193>
- Myers R.F.* 1999. Micronesian reef fishes: a comprehensive guide to the coral reef fishes of Micronesia. Barrigada, Guam: Coral Graphics, 330 p.
- N'Da K., Déniel C.* 1993. Sexual cycle and seasonal changes in the ovary of the red mullet, *Mullus surmuletus*, from the southern coast of Brittany // *J. Fish Biol.* V. 43. № 2. P. 229–244. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb00425.x>
- Nguyen L.V., Mai D.X.* 2020. Reef fish fauna in the coastal waters of Vietnam // *Mar. Biodivers.* V. 50. № 6. Article 100. <https://doi.org/10.1007/s12526-020-01131-2>
- Ozvarol Z.A.B., Balci B.A., Tasli M.G.A. et al.* 2010. Age, growth and reproduction of goldband goatfish (*Upeneus moluccensis* Bleeker (1855)) from the Gulf of Antalya (Turkey) // *J. Anim. Vet. Adv.* V. 9. № 5. P. 939–945. <https://doi.org/10.3923/javaa.2010.939.945>
- Pavlov D.A., Emel'yanova N.G., Luong Thi Bich Thuan, Vo Thi Ha.* 2014. Reproduction of freckled goatfish *Upeneus tragula* (Mullidae) in the coastal zone of Vietnam // *J. Ichthyol.* V. 54. № 10. P. 893–904. <https://doi.org/10.1134/S0032945214100129>
- Randall J.E.* 2001. Mullidae. Goatfishes (surmullets) // *The living marine resources of the western Central Pacific.* V. 5. Bony fishes. Pt. 3. (Menidae to Pomacentridae). Rome: FAO. P. 3175–3200.
- Randall J.E.* 2004. Revision of the goatfish genus *Parupeneus* (Perciformes: Mullidae), with descriptions of two new species // *Indo-Pac. Fish.* V. 36. 64 p.

- Randall J.E., Heemstra E. 2009. Three new goatfishes of the genus *Parupeneus* from the western Indian Ocean, with resurrection of *P. seychellensis* // *Smithiana Bull.* № 10. P. 37–50.
- Randall J.E., King D.R. 2009. *Parupeneus fraserorum*, a new species of goatfish (Perciformes: Mullidae) from South Africa and Madagascar // *Ibid.* № 10. P. 23–29.
- Reed E.M., Taylor B.M. 2020. Life history of two data-poor but commercially valuable tropical reef fishes, *Parupeneus barberinus* and *Mulloidichthys flavolineatus*, from the Saipan fishery, Northern Mariana Islands // *Mar. Freshw. Res.* V. 72. № 3. P. 383–397.  
<https://doi.org/10.1071/MF20049>
- Reñones O., Massutí E., Morales-Nin B. 1995. Life history of the red mullet *Mullus surmuletus* from the bottom-trawl fishery on the Island of Majorca (north-west Mediterranean) // *Mar. Biol.* V. 123. № 3. P. 411–419.  
<https://doi.org/10.1007/BF00349219>
- Sabrah M.M., El-Ganainy A.A. 2009. Observation on biological traits of striped goatfish (*Upeneus vittatus*) and freckled goatfish (*Upeneus tragula*) from the Gulf of Suez, Egypt // *World J. Fish Mar. Sci.* V. 1. № 2. P. 121–128.
- Saeed A.A.R., Moharram S.G., Al-Abbasi F.A. 2018. Comparative gametogenesis and biochemical differentiation of goatfish (*Parupeneus heptacanthus* and *Parupeneus cyclostomus*) from Red Sea // *Russ. J. Mar. Biol.* V. 44. № 2. P. 141–148.  
<https://doi.org/10.1134/S1063074018020086>
- Samejima S., Uehara M., Tachihara K. 2021. Life-history traits of a widely distributed coral reef fish, *Mulloidichthys flavolineatus* (Mullidae), Okinawa Island, southern Japan // *Environ. Biol. Fish.* V. 104. № 12. P. 1559–1574.  
<https://doi.org/10.1007/s10641-021-01168-7>
- Sancho G., Solow A.R., Lobel P.S. 2000. Environmental influences on the diel timing of spawning in coral reef fishes // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 206. P. 193–212.  
<https://doi.org/10.3354/meps206193>
- Sparre P., Venema C.S. 1998. Introduction to tropical fish stock assessment. Pt. I: Manual // *FAO Fish. Tech. Pap. Rev.* № 306/1. Rev. 2. 407 p.
- Talet L.B., Talet A.B., Boutiba Z. 2016. Population dynamic parameters of the red mullet *Mullus barbatus* (Mullidae) in the Arzew Gulf, Algeria // *Int. J. Aquat. Biol.* V. 4. № 1. P. 1–10.  
<https://doi.org/10.22034/ijab.v4i1.116>
- Uiblein F. 2007. Goatfishes (Mullidae) as indicators in tropical and temperate coastal habitat monitoring and management // *Mar. Biol. Res.* V. 3. № 5. P. 275–288.  
<https://doi.org/10.1080/17451000701687129>
- Uiblein F. 2021. Taxonomic review of the “*posteli*-species group” of goatfishes (genus *Parupeneus*, Mullidae), with description of a new species from the northern Red Sea // *Cybum.* V. 45. № 1. P. 63–77.  
<https://doi.org/10.26028/cybum/2021-451-008>
- Uiblein F., Hoang T.A., Gledhill D. 2017. Redescription and new records of Jansen’s goatfish, *Parupeneus janseni* (Mullidae), from the Western Pacific and Eastern Indian Ocean // *Zootaxa.* V. 4344. № 3. P. 541–559.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4344.3.6>
- Wahbeh M.I. 1992. Aspects of the reproduction biology and growth of two species of goatfish (Mullidae) from Aqaba, Red Sea // *Seckenberg. Marit.* V. 22. № 3–6. P. 255–264.
- Yanagawa H. 1994. Length weight relationship of Gulf of Thailand fishes // *Naga, ICLARM Q.* V. 17. № 4. P. 48–52.

## REPRODUCTIVE PARAMETERS AND SEX CELL ULTRASTRUCTURE IN CINNABAR GOATFISH *PARUPENEUS HEPTACANTHUS* (MULLIDAE) FROM THE COASTAL ZONE OF NHA TRANG (VIETNAM)

N. G. Emel’yanova<sup>1</sup>, D. A. Pavlov<sup>1, \*</sup>, and Dinh Thi Hai Yen<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Moscow State University, Moscow, Russia

<sup>2</sup>Coastal Branch of Joint Vietnam—Russia Tropical Science and Technology Research Center,  
Nha Trang, Vietnam

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

The size composition of the fish, gonadal condition, and oocyte and spermatozoon ultrastructure are studied in *Parupeneus heptacanthus* from the coastal zone of Nha Trang (southern Central Vietnam). The males are larger than the females, and the body length—body weight relationship is significantly different in the representatives of both sexes. Based on ovarian condition, oogenesis is continuous. Average batch fecundity is 11 056 oocytes. The egg envelope in the end of vitellogenesis (~300 µm in diameter) includes zona radiata 5.0 µm in width and chorion (0.5 µm). Based on spermatozoon head ultrastructure, the species is similar to other species of the genus *Parupeneus*, but the flagellum is substantially longer reaching on average 63 µm.

*Keywords:* *Parupeneus heptacanthus*, fecundity, oocytes, spermatozoa, ultrastructure, southern Central Vietnam.