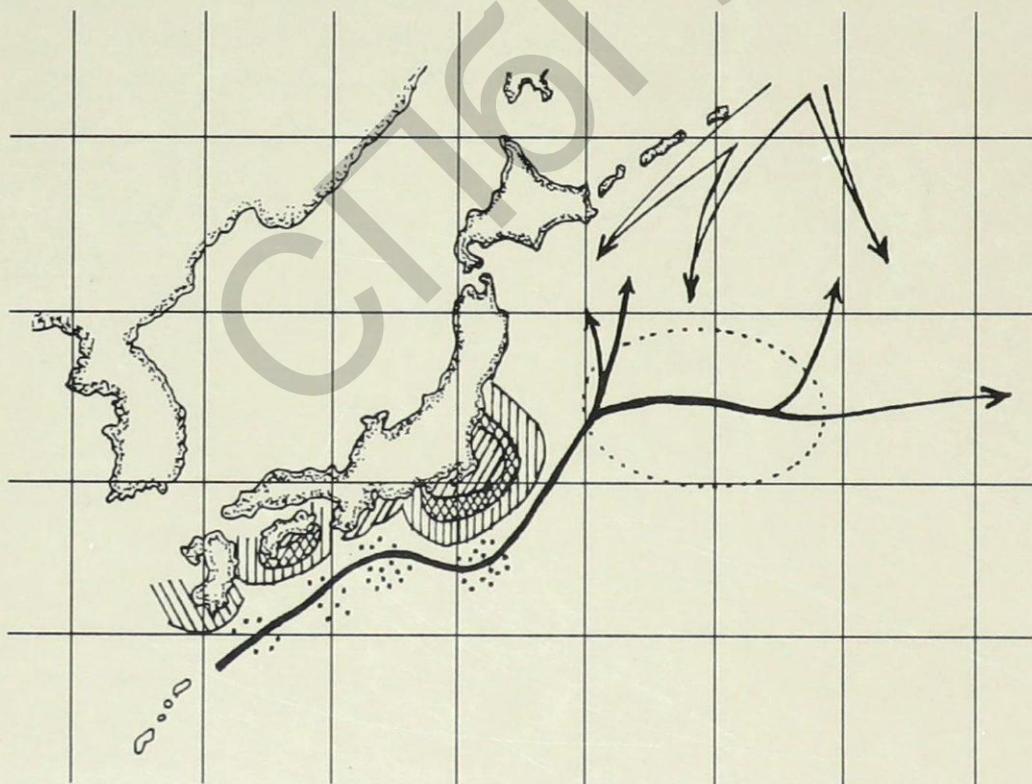


В. А. Беляев, К. Е. Федоров, О. Ф. Сакур

Оогенез и особенности функции половых желез у рыб эпинеретического комплекса течения Куроисио



Научная библиотека СПбГУ



1000001962

СПбГУ

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

ТИХООКЕАНСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
РЫБОХОЗЯЙСТВЕННЫЙ ЦЕНТР

ХАБАРОВСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

220

В. А. БЕЛЯЕВ, К. Е. ФЕДОРОВ, О. Ф. САКУН

ООГЕНЕЗ И ОСОБЕННОСТИ
ФУНКЦИИ ПОЛОВЫХ ЖЕЛЕЗ У РЫБ
ЭПИМЕРЕТИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА
ТЕЧЕНИЯ КУРОСИО



ИЗДАТЕЛЬСТВО С.-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2004

Проблемы
2007

УДК 597.570.576

ББК 28.67+47.2

Б43



52
41248
СПбГУ

Рецензенты: канд. биол. наук *С. М. Ефремова* (С.-Петерб. гос. ун-т), канд.
биол. наук *В. А. Богданова* (ФГНУ «ГосНИОРХ»)

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
биолого-почвенного факультета
С.-Петербургского государственного университета*

На дом
не выдаётся

Беляев В. А., Федоров К. Е., Сакун О. Ф.

**Б43 Оогенез и особенности функции половых желез у
рыб эпинеретического комплекса течения Куроисио. —**
СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2004. — 124 с.
ISBN 5-288-03573-3

В монографии рассмотрены морфофункциональные основы особенностей функционирования половых желез у рыб четырех видов-планктофагов, составляющих промысловое ядро ихтиосообщества системы Куроисио. Особое внимание уделено вопросу о формировании, расходовании и пополнении резервного и нерестового фонда ооцитов. Описаны формы нарушения гамето- и гонадогенеза, проанализировано их влияние на репродуктивный потенциал рыб.

Книга предназначена для специалистов в области ихтиологии и рыбного хозяйства, а также для начинающих ученых и студентов.

ББК 28.67+47.23



Проверка
2007

07-60
12

- © В. А. Беляев,
К. Е. Федоров,
О. Ф. Сакун, 2004
- © Издательство
С.-Петербургского
университета, 2004

ISBN 5-288-03573-3

52
41248
СПбГУ

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	7
1. ТЕРМИНОЛОГИЯ И МЕТОДИЧЕСКИЙ ПОДХОД	11
1.1. Некоторые принципиальные вопросы современной периодизации гамето- и гонадогенеза рыб	—
1.2. Характеристика исходных данных и способы их анализа	18
2. ДАЛЬНЕВОСТОЧНАЯ САРДИНА (<i>SARDINOPS MELANOTICTUS</i>)	21
2.1. Основные данные о биологии и долгопериодных вариациях биомассы запаса	—
2.2. Оогенез	24
2.3. Стадии зрелости яичников	28
2.4. Динамика резервного и нерестового фонда ооцитов	31
2.4.1. Методические подходы к количественной оценке фонда половых клеток в гонадах самок	—
2.4.2. Динамика резервного фонда ооцитов	38
2.4.3. Становление и динамика нерестового фонда ооцитов	53
3. ЯПОНСКИЙ АНЧОУС (<i>ENGRAULIS JAPONICUS</i>)	61
3.1. Краткие сведения о биологии и динамике численности	—
3.2. Развитие половых клеток и желез у самок анчоуса	62
3.2.1. Периодизация оогенеза	—
3.2.2. Редукция постовуляторных фолликулов	67
3.2.3. Резорбция ооцитов	68
3.2.4. Стадии зрелости гонад	69
3.3. Изменения в состоянии половых желез у самок анчоуса в течение нерестового периода	71
3.4. Завершение вителлогенного цикла гонад	77
3.5. Функциональное значение резорбции вителлогенных ооцитов	80
4. САЙРА (<i>COLOLABIS SAIRA</i>)	89
4.1. Основные сведения о биологии и промысловом значении	—
4.2. Оогенез сайры	90

4.3. Стадии зрелости гонад	94
4.4. Тип переста сайры	95
4.5. Состояние гонад у самок сайры в период нагула	—
4.6. Формирование резервного и нерестового фондов ооцитов	96
5. СКУМБРИЯ (<i>SCOMBER JAPONICUS</i>)	101
5.1. Биология размножения и состояние запасов	—
5.2. Оогенез скумбрии	102
5.3. Состояние гонад у самок в нагульный и преднерестовый периоды	103
Адаптивные особенности функции половых желез у рыб системы Курисио в связи с репродуктивной стратегией этих видов (вместо заключения)	106
Литература	112

СЛБГУ

CONTENT

Preface	7
1. TERMINOLOGY AND MATERIAL	11
1.1. Some basic topics of current periodization in gametogenesis of fish	-
1.2. Description of initial data and methods of analysis	18
2. FAR EAST SARDINE (<i>SARDINOPS MELANOSTICTUS</i>)	21
2.1. Basic findings on biology and long-term variations of stock biomass	-
2.2. Oogenesis	24
2.3. Stages of ovary maturity	28
2.4. Dynamic of reserve and spawning stock of oocytes	31
2.4.1. Approaches to assess generative cells stock of female gonads	-
2.4.2. Dynamic of reserve stock of oocytes	38
2.4.3. Formation and dynamic of spawning stock of oocytes	53
3. JAPANESE ANCHOVY (<i>ENGRAULIS JAPONICUS</i>)	61
3.1. Brief data on biology and abundance dynamic	-
3.2. Development of generative cells and gonads of anchovy fe- males	62
3.2.1. Periodization of oogenesis	-
3.2.2. Reduction of postovulatory follicles	67
3.2.3. Resorption of oocytes	68
3.2.4. Stages of gonadal maturity	69
3.3. Changes in gonads of anchovy females during spawning pe- riod	71
3.4. Completion of gonad vitellogenesis	77
3.5. Functional meaning of vitellogenous oocytes resorption ...	80
4. SAURY (<i>COLOLABIS SAIRA</i>)	89
4.1. Basic findings on biology and fisheries of saury	-
4.2. Oogenesis of saury	90
4.3. Stages of gonad maturity	94

4.4. Spawning patterns.....	95
4.5. Gonads of saury females during feeding.....	-
4.6. Formation of reserve and spawning stock of oocytes.....	96
5. MACKEREL (<i>SCOMBER JAPONICUS</i>).....	101
5.1. Biology of reproduction and stock status.....	-
5.2. Oogenesis of mackerel.....	102
5.3. Gonads of females in feeding and prespawning periods....	103
Conclusion.....	106
References.....	112

SUMMARY

This paper is purposed to investigate histophysiological patterns of gonad function and its abnormality for four mass species (sardine, saury, mackerel and anchovy) which compose a core of epimeritic fish community in the Kuroshio Current zone. Oogenesis and female gonads during spawning and feeding are analyzed to compare. Numbers of oocytes are estimated by means of special methods. Producing, recruitment and spending of reserve and spawning stocks of generative cells are researched. Revealed differences are considered together with reproductive patterns of species.

Degeneration of oocytes and its influence are reviewed as prevailing in gonads of all species into consideration. Mass resorption of sardine previtellogenous oocytes during feeding period and saury oocytes in phase of cytoplasm vacuolization are special mechanisms to prevent vitellogenesis of gonads. Successive degeneration of young vitelligenous oocytes at the end of spawning period is considered as an important species adaptation using need of females to finish vitelligenous stage of reproduction before feeding period. Unlike this degeneration of majority or all vitelligenous oocytes during mass spawning causes to reduction of individual fecundity of females and reproductive potential of population. In years of peak abundance of sardine (1987-1989) majority of females have an abnormality in development of gonads including the early of spawning period. Many females could not spawn next year because of reproduction rhythm disturbance. At the same time a vitellogenesis and gonad maturation of potential recruits were retarded with mass degeneration of previtellogenous oocytes. In this aspect an influence of gametogenesis on forming of abundance and «population wave» of sardine is reviewed.

ВВЕДЕНИЕ

До сих пор остается мало осознанным тот факт, что из всех позвоночных животных только рыбы сейчас эксплуатируются человеком в режиме своеобразной охоты — промысла. Они существенно пополняют и обогащают белковый рацион человечества высокоценным протеином животного происхождения. Рыбный промысел, как и лесное хозяйство, все еще основывается на разработке естественных биологических ресурсов, не требующих для своего восстановления огромных капитальных вложений. Численность других хозяйственно ценных животных давно поддерживается с помощью звероводческих, птицеводческих и животноводческих ферм либо жестко контролируется в заповедных и охотничьих хозяйствах.

Основу мирового вылова, достигшего в последние годы около 90 млн т, составляют рыбы-планктофаги, имеющие по сравнению с хищниками и бентофагами намного более мощную кормовую базу. Современный промысел сконцентрирован на сравнительно ограниченном числе массовых видов рыб. Из 1500 промысловых видов только около 60 обеспечивают 70% общего вылова, причем уловы 10 видов-лидеров превышают 1 млн т. Эффективность промысла, добывающих судов и орудий лова и интенсивность современного промысла в целом таковы, что нарушение мер по регламентации добычи неизбежно приводит к подрыву запасов популяций, их депрессивному состоянию и потере на долгие годы промыслового статуса. Отечественная и зарубежная практика эксплуатации биологических ресурсов морей и особенно континентальных водоемов дает немало примеров катастрофических последствий перелова. К этому следует добавить, что численность большинства рыб — лидеров мирового вылова, не остается постоянной, а в силу естественных причин флюктуирует, причем диапазон и периодичность колебаний также могут изменяться. Наиболее подвержены воздействию внешних факторов запасы рыб северо-западной части Тихого океана. Зоны субарктического фронта и меандра течения Куроисио, формирующиеся у берегов Курильских и Японских островов, считаются одними из наиболее продуктивных районов Мирового океана (Belayev, Ivanov, 1999), так как обеспечивают ежегодный вылов около 5–6 млн т пелагических рыб. Промысловое значение здесь имеют 180 видов, но промысловое ядро сообщества (90% всего регионального вылова) обеспечивает эпинеретический комплекс планктофагов, насчитывающий всего пять–шесть видов.

Соотношение численности видов сообщества определяется динамикой экологических условий, в первую очередь межгодовыми изменениями активности течения Куроисио. В соответствии с исторически сложившимися синэкологическими взаимосвязями происходят циклические изменения структуры ихтиоценоза с последовательной сменой лидеров: скумбрия–сайра–сардина–тихоокеанский кальмар–анчоус. Сардина иваси — один из важнейших объектов промысла на Дальнем Востоке. Ее промысловый запас, как ни у одной другой рыбы в районе течения Куроисио, подвергается сильным флуктуациям (400 раз). Перепады численности главных объектов промысла имеют важные социально-экономические последствия для стран региона, так как вносят неопределенность в работу рыбодобывающих организаций и зачастую приводят к недоиспользованию запасов и потере существенной части потенциального вылова на пике нарастания ихтиомассы или к огромным экономическим потерям в период естественной депрессии стада. В этих условиях важное значение для предсказуемости работы отрасли приобретает организация мониторинга состояния основных объектов регионального промысла, динамики их численности и эффективности воспроизводства.

Ясно, что любые колебания численности так или иначе определяются воспроизводительными возможностями вида. Значительные потери молоди в неблагоприятных условиях нагула и зимовки и связанная с промыслом убыль старших возрастных групп могут быть успешно компенсированы при выраженной экологической пластичности функции воспроизводительной системы и высоком репродуктивном потенциале вида. При ухудшении репродуктивных показателей нерестовой части стада появление высоко урожайных поколений становится исходно маловероятным. Анализ развития половых желез, в первую очередь у самок промысловых рыб, позволяет определить основные параметры динамики численности вида: темп и возраст полового созревания, число икрOMETаний, величину индивидуальной плодовитости, ежегодность нереста самок и др. В этих исследованиях должны органически сочетаться, взаимно дополняя друг друга, методы визуальной и гистофизиологической оценки состояния половых желез. Несомненными достоинствами первых являются оперативность и возможность давать статистические оценки определяемым параметрам. Однако в этом случае, как показывает практика полевых ихтиологических исследований, состояние гонад идентифицируется недостаточно точно,

что значительно обесценивает статистические данные. Гистофизиологический метод в этом отношении имеет бесспорное преимущество, поскольку состояние гонад можно точнее оценить по микроскопическому анализу структуры ядра, цитоплазмы и яйцевых оболочек в интактных, постовуляторных и атретических фолликулах. С помощью гистохимических реакций можно установить природу трофических включений цитоплазмы ооцитов. Все это дает возможность наиболее точно оценить момент гамето- и гонадогенеза в половом цикле самок. Результаты таких исследований, необходимые для оценки репродуктивного потенциала популяций, позволяют также обосновать критерии для решения важных практических задач по прогнозированию, например сроков нерестовой миграции, начала и окончания нерестовой путины, покатной миграции молоди лососевых рыб (Иевлева, 1985; Мурза, Христофоров, 1991) или пополнения промыслового запаса балтийской трески (Широкова, 1971).

Результаты детального гистофизиологического анализа гаметогенеза рыб разных видов имеют помимо очевидного прикладного значения немалую научную ценность, поскольку пополняют базу данных, используемую для решения фундаментальных проблем биологии. Блестящим примером может служить монография «Оогенез» (Равен, 1964), в которой рассматриваются важнейшие вопросы биологии развития, связанные с накоплением морфогенетической информации в ооцитах, ее передачей и реализацией в ходе эмбриогенеза. Другой пример научного синтеза накопленных данных — использование особенностей строения яйцеклеток в систематике животных. Показано, в частности, что принципиальное сходство основных процессов развития половых клеток не исключает видоспецифичности их строения даже в мельчайших деталях (Мейен, 1939; Фалеева, 1979; Takajama et al., 1961; Reil, Gotting, 1975). На этом основании результаты сравнительного анализа морфологии развивающихся ооцитов рыб различных таксономических групп были с успехом использованы для выяснения степени их сходства, родства и уровня дифференцированности (Иванков, 1987).

Очень важен сравнительный анализ половых клеток на одних и тех же этапах развития у рыб с различной биологией размножения для выявления взаимосвязи (корреляции) процессов гаметогенеза, их экологической пластичности и роли гормональных факторов в их регуляции (Федоров, 1997). Так, на основе сравнительных и экспериментальных данных было сформулировано представление

(в ранге открытия) об эколого-физиологических различиях этапов оогенеза у рыб, послужившее базой для принципиально нового направления в биотехнике искусственного воспроизводства рыб (Казанский, 1963, 1975). Согласно этим теоретическим обобщениям в гаметогенезе чередуются этапы постепенных количественных изменений в половых клетках, регулируемые по принципу «больше-меньше» в рамках одних и тех же гормональных взаимодействий, с этапами относительно быстрых перестроек механизмов регуляции и перехода к качественно иным процессам. Существование таких физиологических границ в развитии половых клеток может быть априори установлено в ходе сравнительных морфологических исследований оогенеза и его нарушений.

Пластичность корреляций процессов гаметогенеза и их согласованность с другими процессами в организме лежат в основе многочисленных видовых адаптаций, связанных с размножением рыб, тогда как дискорреляция этих процессов может стать причиной серьезных нарушений гамето- и гонадогенеза. Мера этой пластичности, в конечном счете, определяет надежность функционирования репродуктивной системы рыб, основные принципы которой были обоснованы Г. М. Персовым (1972).

Определяя целью настоящей работы выявление морфофункциональных основ видовых особенностей функции половых желез и ее нарушений у четырех видов — планктофагов ихтиосообщества системы Куроисио, авторы считали своей главной и первоочередной задачей получение наиболее полной информации об оогенезе этих рыб. Предполагалось, что богатый иллюстративный материал делает приведенные описания более доступными и ценными как для специалистов, так и для начинающих ученых, не владеющих гистологическими методами, и позволит использовать данные в учебных целях. Вследствие технических сложностей получения материалов, особенно в период зимовки рыб, авторы не могли дать полное описание их половых циклов. Этот пробел компенсируется тем, что особое внимание уделяется слабо разработанному в ихтиологии вопросу формирования, расходования и пополнения резервного и нерестового фондов ооцитов, определяющих число выметываемых порций и индивидуальную плодовитость самок. Важными задачами считались также выявление и описание всех форм нарушений гамето- и гонадогенеза, анализ их влияния на воспроизводительный потенциал самок и возможной роли в реализации феномена популяционной волны.

1. ТЕРМИНОЛОГИЯ И МЕТОДИЧЕСКИЙ ПОДХОД

1.1. НЕКОТОРЫЕ ПРИНЦИПИАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ СОВРЕМЕННОЙ ПЕРИОДИЗАЦИИ ГАМЕТО- И ГОНАДОГЕНЕЗА РЫБ

В любых рыбохозяйственных исследованиях, так или иначе связанных с оценкой динамики численности и воспроизводительной способности эксплуатируемых промыслом популяций, требуется проведение регулярного контроля за развитием половых желез и эффективностью нереста производителей. Для проведения годового или многолетнего мониторинга воспроизводства данного вида рыб в оптимальных зонах его естественного ареала или для изучения функционирования репродуктивной системы рыб в разных частях ареала либо в новом местообитании вида, а также при нарушении привычных условий размножения под действием естественных или антропогенных факторов требуется *сравнительный анализ* разнородных материалов, зачастую собранных различными наблюдателями. Чтобы такой сравнительный анализ оказался успешным, чрезвычайно важным становится соблюдение всеми участниками исследования трех ключевых условий: все они должны одинаково представлять себе, определять и обозначать идентичные процессы и состояния половых клеток и желез. В полевых условиях оценку состояния гонад, естественно, быстрее и удобнее проводить по визуальным критериям. Однако, как показывает многолетний опыт рыбохозяйственных исследований, субъективные оценки нередко оказываются неточными или даже ошибочными, что может приводить к неправильным заключениям и практическим выводам. Значительно более точные сведения о состоянии и развитии половых клеток и гонад дает гистофизиологический метод анализа.

Хотя первые разрозненные данные микроскопических исследований на гонадах рыб были получены еще в конце XIX в. (Заленский, 1878; His, 1871, 1873; Owsianikov, 1885, цит. по: Казанский, 1949), совершенствование периодизации и соответствующей терминологии процессов гамето- и гонадогенеза продолжается до сих пор, по мере выхода на новые уровни представлений об этих процессах (Кузнецов и др., 1997; Чмилевский, 2003). Первая наиболее разработанная и ставшая классической периодизация оогенеза и раз-

вития яичников у рыб была предложена в работах В. А. Мейена (1927, 1939). Именно этот автор впервые предложил разделить развитие половых клеток на периоды и фазы. Под термином «*период*» в настоящее время понимается относительно продолжительное развитие половой клетки, в ходе которого существенно изменяется ее морфология, идет специфический биосинтез и накапливаются определенные вещества. Б. Н. Казанский (1975) подчеркивал физиологически разнокачественные состояния клеток тех или иных периодов, обусловленные различием механизмов гормональной регуляции их развития. Термином «*фаза*» обозначается менее продолжительный этап развития, в течение которого не происходит значительных изменений в морфофункциональной организации половых клеток. Этапы развития яичника как целого В. А. Мейен предложил оценивать по содержащемуся в нем комплексу половых клеток и обозначать их термином «*стадия зрелости*» и римскими цифрами от I до VI.

При увеличении числа исследованных видов рыб было признано целесообразным дополнить три периода оогенеза, выделенные В. А. Мейеном: *синаптенного пути*, «*малого*» и «*большого*» роста, двумя новыми: *оогонциальным периодом* и *периодом созревания*. С небольшими изменениями уточненная периодизация использовалась большинством отечественных ученых и некоторыми иностранными исследователями (Kraft, Peters, 1963). В наиболее лаконичной форме она изложена в методических пособиях О. Ф. Сакун, Н. А. Буцкой (1968) и Ю. К. Кузнецова (1972), не потерявших своей актуальности и сегодня. С необходимыми в настоящее время дополнениями и изменениями приводим эту систему периодизации и терминологии гамето- и гонадогенеза у самок рыб (табл. 1). Там же (в скобках) даны и менее точные обозначения этапов оогенеза.

Считая главной особенностью первичных половых клеток (ППК) и гониев их способность к многократным делениям, Д. А. Чмилевский (2003) счел целесообразным изменить название первого периода развития гамет на «*период митотического размножения половых клеток*». Признавая качественную специфичность развития сексуально недифференцированных гониев, следует иметь в виду, однако, характерную для яичников рыб кратковременную митотическую активность оогониев, которые очень быстро после ряда делений вступают в мейотический цикл. Именно поэтому первый период оогенеза точнее обозначать как «*оогонциальный*».

В настоящее время в литературе вместо названия «*период си-*

Таблица 1. Периодизация гамето- и гонадогенеза у самок рыб

Гаметогенез		Гонадогенез
Периоды	Фазы, стадии, ступени	Периоды и стадии
Оогониальный (митотического размножения половых клеток)	Первично-половые клетки, оогонии	Индифферентный период
Премейотических преобразований ядра (ядерных превращений, синаптенный путь, ранняя профаза мейоза)	Стадии: лептотена, зиготена, пахитена, ранняя диплотена	Период цитологической дифференцировки пола, I стадия зрелости
Протоплазматического роста (цитоплазматического роста, превителлогенеза)	Ступени: 1) начало ППР; 2) накопление РНК в околядерной зоне цитоплазмы; 3) накопление РНК в периферическом слое цитоплазмы; 4) формирование желточного ядра	II стадия зрелости
Трофоплазматического роста (вителлогенеза)	Фазы: 1) начало вакуолизации цитоплазмы; 2) середина вакуолизации цитоплазмы; 3) заполнение цитоплазмы вакуолями; 4) начало отложения желтка; 5) интенсивное желтконопление; 6) наполненный желтком ооцит; 7) начало поляризации ооцита	III стадия IV стадия зрелости
Созревание	Фазы: 1) завершение поляризации и гидратация; IVa стадия зрелости 2) деления созревания	V стадия зрелости

Примечание. Название ступеней периода протоплазматического роста (ППР) дано по работе Г. М. Персова (1966); фаз периода трофоплазматического роста (ПТР) — по работе Б. Н. Казанского (1949).

наптенного пути» чаще используют другие термины: «период ядерных превращений», «период начала мейотических преобразований хромосом» или «ранняя профазы мейоза». Однако наибольшие отступления от принципов терминологии В. А. Мейена допускают авторы в отношении фаз оогенеза. Строго говоря, еще при создании периодизации ее автор не считал необходимым изменить названия этапов синаптических изменений ядра, оставив за ними вслед за Марешалем (Mareshal, 1907, цит. по: Мейен, 1939) термин «стадия» (лептотены, зиготены, пахитены и диплотены), а не «фаза».

Наибольшие изменения коснулись периода «малого роста». Название периода несколько раз предлагалось изменить как по формальным, так и по принципиальным основаниям. В самом деле, относительное увеличение массы ооцитов на этом этапе развития было даже большим, чем в период «большого роста». В этом легко убедиться, сравнив диаметры и объемы ооцитов в стадии ранней диплотены и в конце периодов «малого» и «большого» роста у большинства изученных рыб. Наиболее же существенная особенность этого этапа развития ооцитов состоит в том, что их размеры увеличиваются за счет увеличения массы кардио- и цитоплазмы, т. е. *протоплазмы* (Биологический энциклопедический словарь, 1986), в связи с чем и было предложено называть этот этап оогенеза *периодом протоплазматического роста* (ППР). Ряд исследователей совершенно необоснованно считают этот термин устаревшим (архаичным) и предлагают его осовременить, введя название «период цитоплазматического роста», менее точное.

В последние годы некоторые отечественные исследователи вслед за зарубежными авторами начинают пользоваться термином «превителлогенез» для обозначения периода протоплазматического роста ооцитов. Его использование без существенных ограничений следует признать некорректным, поскольку с учетом приставки «пре-» к категории «превителлогенных» должны быть отнесены и оогонии, и половые клетки, находящиеся в качественно ином состоянии — премейотических преобразований. Исследуя дифференциацию поколений атлантического лосося и кумжи по возрасту покатной миграции рыб-ровесников, И. Г. Мурза и О. Л. Христофоров (1991) установили, что окончание речного периода жизни молоди совпадает с завершением процесса вакуолизации цитоплазмы в ооцитах старшей генерации. Придавая качественное, пограничное значение различиям в состоянии ооцитов, в которых происходит вакуолизация цитоплазмы, и ооцитов, в которых идет накопление

желтка (т. е. собственно вителлогенез), эти исследователи посчитали достаточно обоснованным включение в период превителлогенеза фазы вакуолизации цитоплазмы. Более того, ооциты этой фазы развития были включены ими в комплекс половых клеток, характерных не для III стадии зрелости половых желез, а для II. Имеющиеся на сегодняшний день литературные данные не подтверждают необходимость такого коренного пересмотра границ периодов прото- и трофоплазматического роста ооцитов. Как было показано в классических опытах по гипофизэктомии рыб (Киршинблат, 1961; Barr, 1963; Yamazaki, 1965 и др.), различия между двумя большими периодами оогенеза не только морфологические, но прежде всего физиологические. Переход ооцитов к трофоплазматическому росту обусловлен активизацией гонадотропной функции гипофиза, и его экстирпация вызывает резорбцию всех ооцитов фаз вакуолизации цитоплазмы и накопления желтка, оставляя интактными ооциты ППР. Как ранее (Равен, 1964), так и в последние годы (Чмилевский, 2000) полученные данные свидетельствуют о тесной взаимосвязи на первый взгляд различных процессов: накопления в кортикальных альвеолах ооцитов полисахаридных веществ, выполняющих, как известно, осмотическую функцию при образовании превителлинового пространства в оплодотворенных яйцеклетках, и накопления желтка и жира — основных резервных пластических и энергетических веществ будущего зародыша. Установлено, однако, что значительная часть мукополисахаридов кортикальных альвеол расходуется на строительство желточных включений у многих видов рыб (камбаловых, тресковых и др.), у которых в ооцитах откладывается относительно немного кортикальных альвеол, и наоборот, значительными осмотическими свойствами обладают желточные включения (Сорокин, 1957; Федоров, 1973). На основании этих данных фаза вакуолизации должна быть отнесена к периоду трофоплазматического роста (ПТР), а физиологические различия ооцитов периодов прото- и трофоплазматического роста и соответственно яичников II и III стадий зрелости должны быть общепризнанными.

Периодизация процесса протоплазматического роста до сих пор остается слабо разработанной. Согласно В. А. Мейену, выделялось два уровня развития половых клеток: ювенильная фаза (В) и фаза однослойного фолликула (С), хотя очень скоро многие исследователи (Казанский, 1949; Лапицкий, 1949 и др.) начали отмечать условность такого разделения. Г. М. Персов (1966) предложил использо-

вать в целях дифференцировки качественно различных состояний ооцитов ППР описанные ранее (Lams, 1903; Равен, 1964) закономерные изменения структуры цитоплазматических комплексов, получивших позже названия «периферическое» или «циркумнуклеарное» кольцо, «зоны концентрации РНК» и др. Он описал пять последовательных этапов эволюции указанных структур, предложив называть такие этапы «ступенями». Автор с успехом использовал разработанную им схему для сравнительного анализа темпов протоплазматического роста ооцитов у тихоокеанских лососей разных видов (Персов, 1966, 1969, 1975). Позднее ею воспользовались многие другие исследователи (Федоров, 1973; Захарова, 1984; Кузнецов, 1986; Селюков, 1987 и др.).

В скором времени, однако, стало ясно, что данная периодизация процесса протоплазматического роста не может быть универсальной. Еще до ее разработки в опытах на карпе было показано (Гербильский, 1939), что «циркумнуклеарное кольцо» оказывается сезонным явлением: его компоненты исчезали в цитоплазме ооцитов в летний период или при соответствующем искусственном повышении температуры. Было установлено также (Емельянова, 1985), что морфологическая выраженность этих образований на препаратах может зависеть от качества фиксирующих смесей. В специальном исследовании А. К. Кондратьева (1977), выполненном на светооптическом и электронномикроскопическом уровнях на сибирской стерляди, было выяснено, что фрагменты «циркумнуклеарного кольца» образуются при температуре ниже характерного для данного вида рыб оптимума за счет концентрации в цитоплазме белоксинтезирующих органоидов клетки (митохондрий, рибосом, эндоплазматического ретикулума и аппарата Гольджи), что оправдывает обозначение этих структур как «зон концентрации РНК» и объясняет существенное замедление роста ооцитов при понижении температуры. Явление сезонной концентрации органоидов белоксинтезирующей зоны цитоплазмы и обусловленное этим снижение их функциональной активности в превителлогенных ооцитах широко распространено у рыб высоких и средних широт и не наблюдается у представителей южнобореальной, субтропической и тропической ихтиофауны. Для них вопрос о надежных критериях периодизации процесса протоплазматического роста ооцитов остается открытым.

В противоположность этому, периодизация трофоплазматического роста в большинстве случаев не вызывает затруднений. Исходя из очевидных морфологических различий между ооцитами

разных состояний ПТР на гистологических препаратах и в соответствии с задачами работы исследователи используют различную степень детализации двух основных процессов: вакуолизации цитоплазмы (выделяются одна-три фазы) и накопления желтка (выделяются две-три фазы). Наиболее подробная схема периодизации ПТР была предложена Б. Н. Казанским (1949).

Некоторая неопределенность остается с точным установлением конца ПТР и началом периода созревания. В отношении гонадогенеза этот вопрос трансформируется следующим образом: что можно считать наступлением IV стадии зрелости? Казалось бы, логично считать надежным критерием завершения желтконакопления и перехода яичника в IV стадию зрелости достижение ооцитами старшей генерации дефинитивных размеров (Сакун, Буцкая, 1968). С этого момента большинство рыб переходит в состояние готовности к нересту, что доказывается следующим обстоятельством: нерест может быть искусственно стимулирован экзогенными гормональными воздействиями (Гербильский, 1941, 1947; Сакун, 1970; Казанский, 1975). Между тем у тресковых, камбаловых и некоторых других рыб завершение собственно вителлогенеза происходит еще до того, как ооциты достигнут дефинитивного размера. Как было показано, в частности для трески (Сорокин, 1957), черного палтуса (Федоров, 1973) и камбалы-гlossы (Таликина, 1978), значительное увеличение размеров ооцитов, в которых вителлогенез прекратился, происходит за счет мощной гидратации желтка. Одновременно с набуханием желтка идут процессы поляризации и подготовки ооцитов к продолжению мейоза. Отсутствие у некоторых рыб четкой корреляции между окончанием вителлогенеза и началом созревания ооцитов было показано О. Ф. Сакун (1970) на примере атлантического лосося, у которого способность яйцеклеток отвечать созреванием на гормональную стимуляцию была обнаружена при массе ооцитов, составлявшей около 5% от дефинитивной. Сравнительно ранняя (до полного завершения вителлогенеза) поляризация ооцитов наблюдается у ряда рыб, в том числе и у представителей древних групп (химер, осетровых), а также у миног.

Как выход из затруднений, возникающих при необходимости в целях искусственного рыборазведения давать точную оценку готовности к нересту самок-производителей осетровых рыб, за окончание трофоплазматического роста желтковых ооцитов принимается такое их состояние, при котором ядро клетки оказывается полностью смещенным в область мелкозернистого желтка, концентрирующе-

гося к этому времени на анимальном полюсе ооцита (критерий IVa стадии зрелости яичника; Трусов, 1972). В этом случае состояние фолликулярного эпителия, хромосомного и ядрышкового аппаратов ооцита свидетельствует о резком снижении его вителлогенной активности. С этого момента он вступает в период созревания, основным содержанием которого является завершение мейотического процесса. Это обстоятельство не исключает того факта, что компетентность ооцитов осетровых к экзогенным гормональным воздействиям возникает в самом начале их поляризации (критерий IV стадии зрелости).

1.2. ХАРАКТЕРИСТИКА ИСХОДНЫХ ДАННЫХ И СПОСОБЫ ИХ АНАЛИЗА

Сбор материалов в течение 12 лет (сезонов) проводили сотрудники Тихоокеанского НИИ рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО) в рейсах научно-исследовательских и поисковых судов в районы отечественного специализированного промысла, базирующегося на нагульных и нерестовых скоплениях сардины, анчоуса, сайры и скумбрии у берегов Курильских и северных Японских островов и к востоку от них до 165° в. д. В связи с этим не было получено проб из районов зимовки рыб у южных островов Японии.

Наиболее обширные наблюдения и сборы проб гонад были проведены на сардине (1380 экз.), причем большей частью (1118 экз.) в районах ее нагула (табл. 2); среди отобранных для анализа самок преобладали половозрелые особи (85%). Материалы, характеризующие состояние половых желез нерестующих самок сардины, были собраны в годы стабилизации ее высокой численности (1980–1984 гг.) и выраженного снижения величины запаса (1987–1988 гг.) в одном районе промысла, в пределах координат $32\text{--}34^{\circ}$ с. ш. и $136\text{--}141^{\circ}$ в. д. Напротив, пробы яичников анчоуса удалось собрать только в связи с началом очередной волны его численности (1990–1995 гг.). Около 60% проб были взяты в нерестовый период (в мае–июле) в районах, ограниченных координатами $35\text{--}45^{\circ}$ с. ш. и $141\text{--}161^{\circ}$ в. д. Материалы по сайре были получены в 1986–1987 гг. в районе с координатами $43\text{--}44^{\circ}$ с. ш. и $151\text{--}153^{\circ}$ в. д. в середине–конце нерестового и на всем протяжении нагульного периода. Готовые к нересту самки составили около половины всех исследованных рыб. Пробы гонад скумбрии были собраны в марте–апреле 1981 и 1988 гг.

в районе ее нереста с координатами 32–33° с. ш. и 133–135° в. д.; меньшее количество рыб было проанализировано в период нагула.

Таблица 2. Периоды сбора и количество собранных проб половых желез у четырех видов исследованных рыб

Годы	Вид рыб	Количество проб (экз.) в периоды	
		нерестовый	нагульный
1980	Сардина	66	0
1981	»	38	0
	Скумбрия	4	19
1982	Сардина	19	0
1984	»	40	50
1985	»	50	39
1986	»	0	405
	Сайра	12	0
1987	Сардина	0	342
	Сайра	37	47
1988	Сардина	49	282
	Скумбрия	25	0
1990	Анчоус	42	37
1991	»	60	0
1992	»	59	0
1995	»	0	78

Пробы гонад фиксировали в 4%-ном нейтральном формалине или жидкостях Серра и Буэна. В большинстве случаев после стандартной гистологической обработки (Роскин, Левинсон, 1957) готовые срезы гонад окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну. В некоторых случаях трудные в обработке гонады III и IV стадий зрелости перед пропиткой в парафине необходимое время выдерживали в смеси целлоидина с касторовым маслом. Для определения жировой природы цитоплазматических включений кусочки гонад, фиксированные в формалине, дополнительно осмировали, а для выявления углеводных компонентов на срезах ставили ПАС-реакцию. Подробное описание оригинальной методики количественной оценки структуры и объемов резервного и нерестового фонда половых клеток в яичниках рыб приведены ниже (см. 2.4.1). Подавляющее большинство микрофотографий выполнено с окрашенных гематоксилином срезов; в других случаях соответствующие пояснения даны в подписях к рисункам.

Авторы выражают искреннюю признательность вед. науч. сотр. ТИПРО В. Г. Свирскому и всем сотрудникам лаборатории рыб те-

чения Куроисио за организацию и проведение многолетних сборов материалов, послуживших основой для настоящего исследования. Мы выражаем также благодарность старшему преподавателю кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ канд. биол. наук Ю. К. Кузнецову за ценные советы при обсуждении результатов и А. И. Золотникову за помощь в получении компьютерных копий микрофотографий.

СПбГУ

2. ДАЛЬНЕВОСТОЧНАЯ САРДИНА (*SARDINOPS MELANOSTICTUS*)

2.1. ОСНОВНЫЕ ДАННЫЕ О БИОЛОГИИ И ДОЛГОПЕРИОДНЫХ ВАРИАЦИЯХ БИОМАССЫ ЗАПАСА

В северо-западной части Тихого океана дальневосточная сардина — *Sardinops melanostictus* (Schleg.) представлена япономорскими и тихоокеанскими субпопуляциями. Северная граница ее ареала — Курильские острова, южная — о. Тайвань. Летом сардина тихоокеанских субпопуляций совершает нагульные миграции в районы к северу и к востоку от о. Хоккайдо в область субарктического фронта, а осенью — обратные передвижения на юг для нереста у южных островов Японии. В косяках встречаются рыбы возрастом от двух до семи лет, основу уловов составляют особи 2+ и 3+. Предельная длина сардины — 25 см, масса до 113 г; обычная длина промысловой рыбы 18–25 см, масса 70–90 г.

Половозрелой сардина становится на третьем году жизни. Нерест проходит в шельфовой зоне и на банках у о. Идзу и п-ва Босо (северная субпопуляция) и о. Сикоку и Кюсю (субпопуляция Асидзури; рис. 1). Он продолжается с конца декабря по май с пиком в марте–середине апреля. Оптимальная нерестовая температура 14–19° (Беляев, Кеня, 1987). Считается, что самка выметывает три порции икры. Суммарная плодовитость колеблется от 20 до 655 тыс. икринок, средняя — около 100 тыс. икринок (Жигалин, Свирский, 1985). Икра пелагическая, диаметром 1,4–1,7 мм. Инкубационный период 2,5–4 дня, длина однодневных личинок 4,0–4,5 мм. Географическое положение нерестилищ сардины определяет пути дрейфа ее личинок по левому краю основной струи течения Куроисио в так называемую «область выноса», ограниченную координатами 35–40° с. ш. и 152–154° в. д. (рис. 1).

Из всех рыб эпинеретического комплекса сардина имеет наибольший диапазон флуктуации биомассы (различия в 400 раз). Считается, что эффективность ее воспроизводства во многом определяется состоянием течения Куроисио, в частности структурой и устойчивостью его меандра, формирующегося в отдельные годы к востоку от о. Хонсю (рис. 2). Предыдущая фаза стабильности меандра наблюдалась в 30-е годы. После 30-летней глубокой депрессии

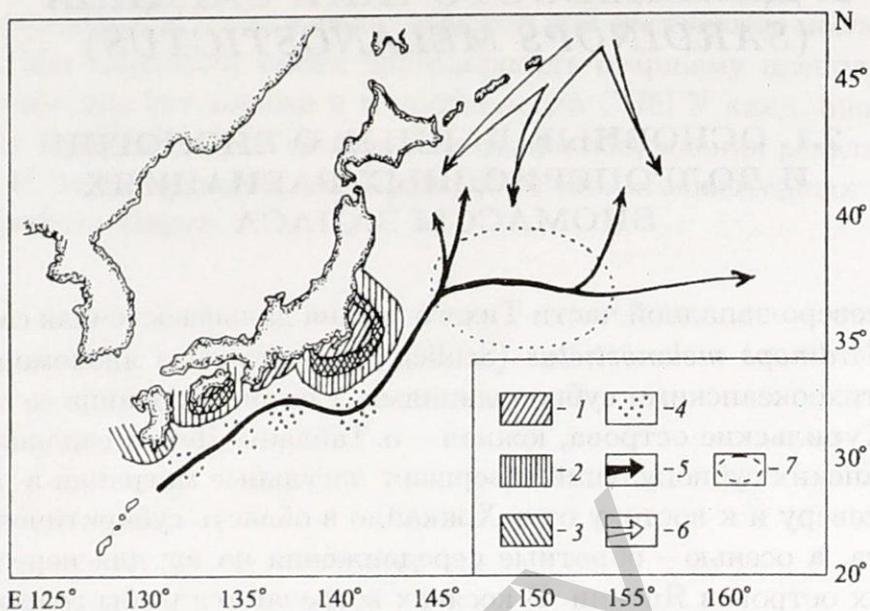


Рис. 1. Основные места нереста и область выноса личинок и мальков скумбрии, сардины, сайры и анчоуса (тихоокеанских популяций):
 1-4 — нерестилища: скумбрии (1), сардины (2), анчоуса (3), сайры (4);
 5 — Курошио, 6 — Ойясио, 7 — совместная область выноса

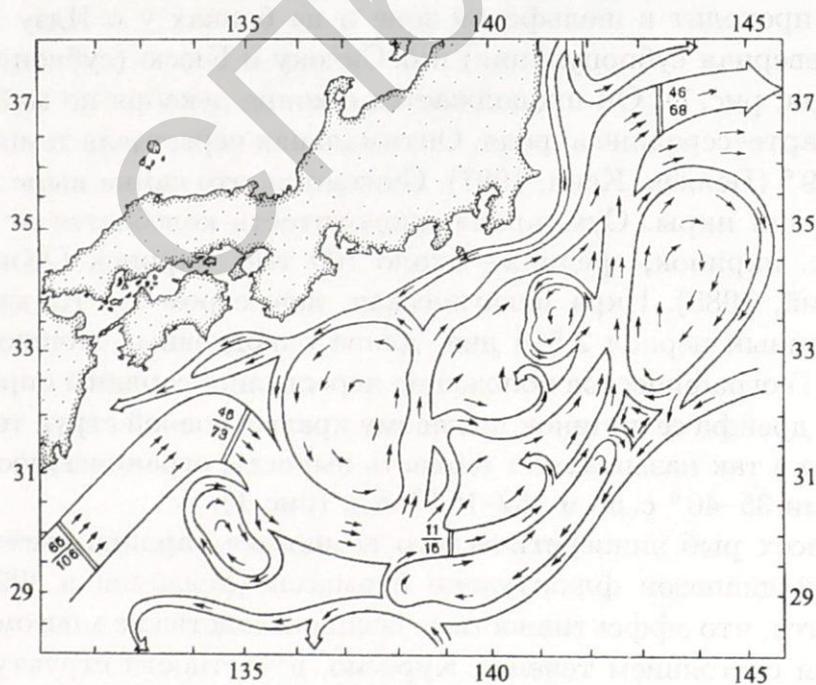


Рис. 2. Диаграмма основных течений в зоне меандра Курошио зимой 1978 г. (из: Ю. В. Новиков, В. Г. Свирский, 1987; по: В. В. Покудов и К. О. Вельяотс)

новый рост численности обозначился появлением первого урожайного поколения 1972 г. в популяции п-ва Босо. С 1975 г. начался новый цикл меандрирования Куроисио; с 1978 г. стала возрастать численность популяции Асидзури, а позднее — двух япономорских субпопуляций (Новиков, Свирский, 1987).

С появлением нескольких богатых поколений уменьшились скорость роста, упитанность и темп полового созревания сардины; увеличились нагульный ареал и продолжительность ее жизни, в уловах стали преобладать рыбы возрастом 3+ и 4+ (Колосюк, Свирский, 1985; Zhigalin, Belayev, 2000). Нарастание нестабильности основной струи Куроисио и меандра составило одну из причин снижения продуктивности нереста (Беляев, Кеня, 1987) и общей биомассы запаса сардины (Belayev, Ivanov, 1999) с 36 млн т в 1986 г. до минимальной величины 250 тыс. т в 1994 г. (рис. 3).

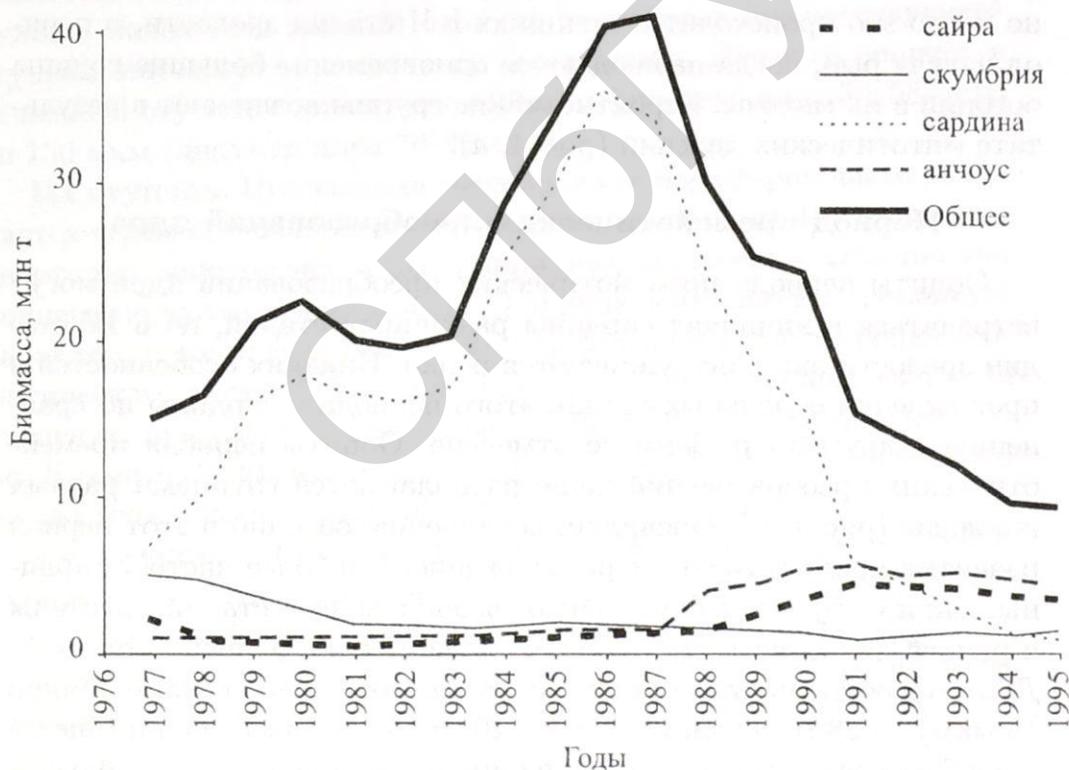


Рис. 3. Динамика биомассы пелагических рыб системы Куроисио в 1977–1995 гг. (по: В. А. Беляев, 2000)

2.2. ООГЕНЕЗ

В соответствии с общепринятыми правилами оогенез у сардины может быть разделен на пять периодов.

Оогониальный период

В яичниках сардины оогонии не имеют строгой локализации. На ранних стадиях зрелости яичников четко видно, что оогонии располагаются на поверхности яйценосных пластинок в виде одиночных клеток или образуют довольно большие группы. У рыб с яичниками в IV стадии зрелости в редких случаях встречались группы, состоящие из небольшого числа оогоний. Ядра оогоний округлые, в цитоплазме обнаруживается околядерное тельце. Диаметр ядра 8,0–9,0 мкм, клетки — 12,0–15,0 мкм. Не вызывает сомнения, что фонд ооцитов пополняется за счет размножения оогоний. Особенно часто это происходит в яичниках I–II стадии зрелости, в период нагула рыб, когда наблюдаются одновременно большие группы оогоний и их митозы. Вероятно, такие группы возникают в результате митотических делений (рис. 4, а).

Период премейотических преобразований ядра

Ооциты периода премейотических преобразований ядра могут встречаться в яичниках сардины различных стадий, но в IV стадии зрелости они обнаруживаются редко. Никаких особенностей в прохождении отдельных стадий этого периода у сардины по сравнению с другими рыбами не отмечено. Ооциты периода премейотических преобразований чаще располагаются группами разных размеров (рис. 4, б). Очевидно, вступлению оогоний в этот период развития предшествует их размножение. Наиболее часто у сардины, как и у других рыб, встречаются ооциты двух стадий: зиготены и ранней диплотены. Рост ооцитов начинается в ранней диплотене. Диаметр ооцитов этой стадии возрастал от 20 мкм (диаметр ядра 16 мкм) до 28 мкм (диаметр ядра 20 мкм). Количество ядрышек в ядре было различным, но одно из них обычно выделялось большими размерами.

Период протоплазматического роста

У сардины характерные структурные особенности цитоплазмы, обусловленные интенсивно окрашивающимися, содержащими РНК

зонами, как правило, выражены только в конце периода прерывательного геноза. Лишь у отдельных особей они были обнаружены раньше. При подразделении ПТР на ступени принимались во внимание кроме прочих такие характеристики, как возможность дегенерации ооцитов и их способность накапливать липиды. В соответствии с этим были выделены три основные ступени и одна переходная.

I ступень. Граница между этой ступенью протоплазматического роста и периодом премейотических преобразований ядра не очень четкая. В ходе I ступени цитоплазма приобретает более темную окраску, а хромосомы вид «ламповых щеток», увеличивается количество ядрышек (рис. 5, а). Околоядерные тельца не выявляются. Диаметр ооцитов возрастает от 32 мкм (диаметр ядра 22 мкм) до 80–90 мкм (диаметр ядра 50 мкм).

II ступень. Ооциты могут иметь относительно темную гомогенную цитоплазму или состоящую из участков с разной интенсивностью окраски (рис. 5, б). В некоторых случаях удается обнаружить желточное ядро. В отличие от ооцитов предшествующей ступени они могут подвергаться дегенерации. Диаметр ооцитов в течение II ступени составляет от 90 мкм (диаметр ядра 50–55 мкм) до 130 мкм (диаметр ядра 70–75 мкм).

III ступень. Цитоплазма светлая, на ее периферии часто выявляется темноокрашенное ячеистое кольцо (рис. 5, в). В цитоплазме некоторых ооцитов могут быть липидные включения. Обычно они концентрируются в зоне кольца. Эти включения имеют временный характер, и их нельзя оценивать как признак начала трофоплазматического роста. Оболочки ооцита, как и на предшествующих ступенях, при работе со световым микроскопом рассмотреть трудно. Диаметр ооцитов колеблется от 130 мкм (диаметр ядра 80 мкм) до 185 мкм (диаметр ядра 95–100 мкм).

IV ступень. Характерная черта этой ступени — распад желточного ядра, располагающегося среди структур периферического кольца (рис. 5, г). В области разрушающегося желточного ядра появляются первые кортикальные вакуоли. В конце ступени начинается формирование радиально исчерченной оболочки. Диаметр ооцитов достигает 190–200 мкм (диаметр ядра 100 мкм).

Период трофоплазматического роста

У сардины, как и у многих других рыб, ПТР можно подразделить на фазу вакуолизации и фазу накопления желтка.

Фаза вакуолизации. Одним из признаков начала трофоплазматического роста является формирование кортикальных альвеол, заполненных мукополисахаридами. Как показала ШИК-реакция, в ооцитах сардины такие вакуоли образуются, но их содержимое плохо сохраняется при фиксации. Возможно, это объясняется легкой растворимостью содержимого альвеол. Образующихся в ооцитах сардины кортикальных альвеол немного, они невелики (рис. 6, а). Это хорошо видно при изучении ооцитов, завершивших вителлогенез. У ооцитов в фазе вакуолизации цитоплазмы одновременно с формированием кортикальных вакуолей идет накопление жировых включений. Когда вакуоли заполняют всю периферическую зону ооцита, между ними начинают появляться мелкие гранулы желтка (рис. 6, б). Таким образом, у сардины нет четкого разграничения между процессами формирования вакуолей, накопления липидов и желтка. Хромосомы в течение этой фазы развития имеют вид «ламповых щеток». В конце фазы высота клеток фолликулярного эпителия достигает 4 мкм. В начале фазы вакуолизации цитоплазмы диаметр ооцитов был примерно 200 мкм (диаметр ядра 105 мкм), в конце — 300 мкм (диаметр ядра 115 мкм).

Фаза накопления желтка. Ооцит постепенно заполняется желточными гранулами, между которыми располагаются жировые капли (рис. 6, в). Кортикальные вакуоли оттесняются на периферию, где образуют узкое кольцо. Хромосомы типа «ламповых щеток» уменьшаются и занимают центральную часть ядра. Высота клеток фолликулярного эпителия увеличивается до 8 мкм, толщина радиальноисчерченной оболочки — 4 мкм. Диаметр таких ооцитов 420 мкм (диаметр ядра 140 мкм). С увеличением размеров ооцитов происходит укрупнение жировых капель и их концентрация вокруг ядра (рис. 6, г). Высота клеток фолликулярного эпителия возрастает до 20 мкм, что связано с подготовкой к гидратации желтка. Вакуолизированная цитоплазма фолликулярных клеток дает интенсивную реакцию на мукополисахариды. Наименьший диаметр этих ооцитов 520 мкм, наибольший около 600 мкм (диаметр ядра 165 мкм).

Период созревания

В начале созревания ядро ооцита смещается к будущему анимальному полюсу. Под ним располагается слившийся в единую каплю жир. Идет процесс гидратации желтка (рис. 7, а). При перехо-

де ооцита к мейотическим делениям желток сильно гидратирован и представлен отдельными крупными глобулами (рис. 7, б), между которыми обнаруживаются участки свободной ит желтка цитоплазмы. Высота фолликулярного эпителия уменьшается до 8–12 мкм. Гидратация желтка продолжается вплоть до овуляции. В начале периода созревания диаметр ооцитов 700 мкм, в конце — 1100 мкм. В некоторых случаях на месте веретена деления созревания (рис. 7, в) встречались многочисленные цитастеры (рис. 7, з).

* * *

В ооцитах дальневосточной сардины жировые включения могут появляться в ходе протоплазматического роста. Это затрудняет определение конца ППР, особенно если учесть плохую сохранность жировых включений и кортикальных вакуолей. В тех случаях, когда удавалось гистохимически идентифицировать эти образования, было установлено, что начало формирования кортикальных вакуолей совпадает с распадом сместившегося к оболочке желточного ядра. Часто в периферической зоне цитоплазмы таких ооцитов при окраске железным гематоксилином по Гейденгайну хорошо выявляется кольцо, образованное темными структурами. Характерные черты оогенеза дальневосточной сардины — формирование небольшого количества кортикальных альвеол и накопление относительно малой массы трофических включений (жировых капель и желточных глобул). Об этом свидетельствуют размеры завершивших трофоплазматический рост ооцитов и значительная зона свободной от желтка и жира цитоплазмы вокруг ядра в начале его миграции. У сардины диаметр ооцитов при переходе от превителлогенеза к вителлогенезу составляет приблизительно 200 мкм, а в конце трофоплазматического роста всего около 600 мкм. Не вся цитоплазма участвует в формировании зачатка бластодиска, значительная ее часть остается распределенной между желточными глобулами, которые, в отличие от жировых включений, не сливаются в одну массу. В период созревания ооциты подвергаются сильной гидратации, которая начинается с момента миграции ядра. Большую роль в этом процессе, очевидно, играет фолликулярный эпителий, клетки которого в это время сильно гипертрофируются.

2.3. СТАДИИ ЗРЕЛОСТИ ЯИЧНИКОВ

Сбор проб для характеристики состояния половых желез сардины проводился в сезон размножения (февраль–июнь) и нагула (июль–ноябрь). Таким образом, периоды сбора охватывали большую часть полового (годового) цикла вида. Осталось неизученным состояние половых желез самок в период зимовки. В соответствии с общепринятыми принципами разделения и обозначения этапов гонадогенеза все обнаруженные за этот период вариации в состоянии яичников сардины находились в диапазоне от IV до I–II посленерестовой стадий зрелости.

I–II стадия зрелости. Эта стадия развития гонад наблюдается у самок сардины в период нагула. В отличие от большинства костистых рыб у сардины эта стадия встречается не только у впервые созревающих, но и у половозрелых рыб. В таком состоянии яичники могут находиться очень долго (с июня по начало ноября). Половые клетки на этой стадии зрелости гонад представлены оогониями, ооцитами ранней профазы мейоза и ППР. Диаметр ооцитов старшей генерации колеблется у разных рыб от 80 до 100 мкм (рис. 8, а). В яичнике могут также находиться единичные ооциты диаметром до 200 мкм, часть которых обычно дегенерирует.

II стадия зрелости. По сравнению с предшествующей стадией характерно появление завершающих протоплазматический рост ооцитов. Деление на стадии зрелости проводили в соответствии с состоянием ооцитов старшей генерации в яичнике. Как известно, достижение II стадии зрелости принято определять по появлению в яичнике ооцитов, завершивших протоплазматический рост. Однако вступление ооцитов в ПТР знаменует переход яичника в III стадию зрелости. Таким образом, правильное определение ранних стадий зрелости яичников по гистологическим препаратам невозможно без четкой характеристики ооцитов конца протоплазматического роста. При изучении гистологических препаратов было обнаружено, что в яичниках самок II стадии зрелости, длина тела которых превышала 18 см, как правило, находились скопления клеток, содержащих липофусцин, или пигмент изнашивания. Липофусцин прижизненно имеет желтоватую с буроватым оттенком окраску, которая часто сохраняется на гистологических препаратах и хорошо выделяется после окрашивания железным гематоксилином (рис. 8, б). Скопления клеток могли возникнуть на месте резорбции невыметанных ооцитов трофоплазматического роста (атретических фол-

ликулов) или запустевших в ходе нереста (постовуляторных) фолликулов. У более мелких особей (длиной 18 см и менее) клетки с липофусцином не встречались. Это подтверждает обоснованность деления самок на группы неполовозрелых и половозрелых в соответствии с их размерами. У рыб II стадии зрелости, как у впервые созревающих самок (рис. 8, *г*), так и у половозрелых в период нагула, во всех случаях в яичниках обнаруживалось очень мало ооцитов, завершивших протоплазматический рост. Наблюдая такое состояние, трудно дать оценку анализируемой стадии зрелости, поскольку в пределах стадии степень зрелости яичников должна увеличиваться. Можно было ожидать, что в ходе II стадии зрелости количество ооцитов с завершенным протоплазматическим ростом будет нарастать. Для проверки этого предположения были исследованы гонады половозрелых самок, находившихся во II–III стадии зрелости. Как оказалось, у них в гонадах также было очень мало завершивших протоплазматический рост ооцитов.

II–III стадия зрелости. Для состояния яичника данной стадии зрелости было характерно появление ооцитов фазы формирования кортикальных альвеол (рис. 8, *г*). Параллельно с формированием кортикальных вакуолей шло накопление жировых включений. Такое состояние ооцитов старшей генерации отличает раннюю III стадию зрелости яичников. Наряду с такими ооцитами наблюдались половые клетки ранних периодов развития. Переход части превителлогенных ооцитов к трофоплазматическому росту отмечался в гонадах некоторых рыб, выловленных в ноябре и, как исключение, в феврале и марте.

III стадия зрелости. Продолжительность этой стадии развития яичников в значительной мере определяется темпом и объемом накопления желтка в ооцитах старшей генерации. Принимая во внимание, что к концу вителлогенеза диаметр ооцитов дальневосточной сардины сравнительно невелик (около 600 мкм), III стадия зрелости самок не должна быть длительной. Самки, в гонадах которых старшая генерация ооцитов была представлена фазой накопления желтка (рис. 8, *д*), встречались в феврале–апреле.

III–IV стадия зрелости. В это время у многих самок сардины в большинстве ооцитов старшей генерации завершался процесс вителлогенеза (диаметр 400–500 мкм). В отдельных ооцитах (рис. 8, *е*) накопление желтка было завершено.

IV стадия зрелости. Яичник содержал ооциты разных фаз периода трофоплазматического роста. В некоторых случаях наблюда-

лось четкое обособление ооцитов первой порции (рис. 8, *ж*), тогда как клеток с незавершенным вителлогенезом было сравнительно немного; основную массу составляли еще более мелкие ооциты. У других самок в равной мере были представлены ооциты всех фаз трофоплазматического роста (рис. 8, *з*). Нередко можно было видеть желтковые ооциты, находящиеся на разных этапах резорбции. Резервный фонд был в основном представлен половыми клетками, характерными для I–II стадии зрелости.

VI стадия зрелости. В яичнике наблюдались многочисленные лопнувшие фолликулы и атретические фолликулы, а также ооциты различных фаз вителлогенеза и половые клетки резервного фонда. Вскоре после овуляции лопнувшие фолликулы можно отличить от остатков дегенерирующих ооцитов. На тотальных препаратах яичники недавно отнерестившихся рыб различались по соотношению ооцитов следующих генераций и были в одном из двух состояний. У одних самок очередная старшая генерация ооцитов находилась в фазе завершения вителлогенеза — VI–IV стадия зрелости, т. е. была фактически готова к относительно быстро протекающим процессам созревания и овуляции (рис. 8, *и*). У других отнерестовавших рыб старшая генерация ооцитов была далека от завершения вителлогенеза — VI–III стадия зрелости (рис. 8, *к*).

Таким образом, при первом знакомстве с гистологической структурой половых желез половозрелых самок сардины обнаружилась уникальная особенность ее полового цикла, заключающаяся в постнерестовом снижении уровня развития яичников до переходного к превителлогенезу состояния (I–II стадии зрелости). В литературе нет описания подобного явления, возможно, потому, что сведений о посленерестовых изменениях в гонадах очень мало, так как для их получения требуется проведение гистологических исследований.

Выявились также различные степени прерывистости вителлогенеза и различные масштабы дегенерации желтковых ооцитов. И то и другое может существенным образом влиять на количество и объем выметываемых порций икры, т. е. на индивидуальную и популяционную плодовитость сардины.

Известно, что такие основополагающие параметры репродуктивного потенциала рыб, как половая структура популяции, моно- и полициклия, темп полового созревания и плодовитость, во многом определяются динамикой резервного и нерестового фондов половых клеток. Исследования процессов их формирования у сарди-

ны были предприняты с целью установить цитологические основы реализации специфических особенностей репродуктивной функции данного вида.

2.4. ДИНАМИКА РЕЗЕРВНОГО И НЕРЕСТОВОГО ФОНДА ООЦИТОВ

2.4.1. Методические подходы к количественной оценке фонда половых клеток в гонадах самок

Исследования большого круга вопросов, связанных с проблемами воспроизводства рыб, тормозятся вследствие недостаточной разработки методов количественного анализа гонадогенеза. При изучении размножения рыб количественный анализ в основном проводят при определении плодовитости, т. е. объема нерестового фонда ооцитов. Для исследования плодовитости разработаны разнообразные приемы (Дрягин, 1952; Овен, 1976). Наиболее частое применение имеют два метода определения плодовитости: по навеске и по объемной пробе. Л. С. Овен (1976) при обработке обширного материала с успехом использовала метод подсчета ооцитов в пробе, помещенной в камеру Богорова. Пробу брали штемпель-пипеткой объемом 1 см^3 из равномерной взвеси ооцитов, которую получали, взбалтывая в воде освобожденные от стромы ооциты в шаровидной колбе объемом 100 см^3 . Для освобождения ооцитов от стромы яичники или их навески после фиксации пропускали через капроновое сито. Некоторые исследователи (Romagosa et al., 1985) для удобства подсчета заключали пробу взвеси ооцитов в твердую смолу (акрил).

По сравнению с исследованиями нерестового фонда ооцитов количественный анализ объема резервного фонда, состоящего из небольших ооцитов (максимальный диаметр у большинства рыб около 200 мкм), представляет значительные трудности. В связи с этим Г. М. Персовым (1966, 1975) для определения объема резервного фонда на ранних стадиях онтогенеза была предложена методика тотального подсчета на серийных срезах половых клеток, содержащихся в гонадах. Возможность повторного подсчета одних и тех же клеток на соседних срезах исключали последующими расчетами действительного количества половых клеток в соответствии с их диаметром и толщиной срезов. Используемый метод расчета близок к некоторым методам, рекомендуемым для аналогичных

целей в гистологии (Pfuhl, 1930; Abercromie, 1946; Marrable, 1962). Оценивая этот метод, следует отметить, что несмотря на его трудоемкость он остается наиболее приемлемым при определении количества половых клеток в гонадах на ранних стадиях онтогенеза и нашел применение в ряде работ (Широкова, 1971).

Для анализа количества половых клеток в гонадах рыб старшего возраста предложена иная методика (Зеленков, 1982). Общее количество половых клеток определяют следующим образом: их среднее количество, учтенное на нескольких срезах, соотносят с диаметром ооцитов и приведенной длиной гонады, которую рассчитывают на основании отношения их объема к средней площади срезов. Достоверность получаемых результатов в значительной степени зависит от точности определения объема гонад и средней площади срезов. Исследование динамики развития ооцитов, особенно их резервного фонда, у половозрелых рыб связано с еще большими трудностями, чем у неполовозрелых, поэтому во многих случаях ограничиваются изучением процентного соотношения половых клеток разных периодов и фаз оогенеза без выяснения их абсолютного количества. Определение процентного соотношения и абсолютного количества ооцитов разных периодов и фаз развития у половозрелых рыб может быть осуществлено таким же образом, как это было рекомендовано для раннего онтогенеза, но в данном случае анализу подвергаются не цельные гонады, а их навески (Травкина, 1971, 1972). Недостатком этой методики при работе с навесками является большая вероятность неподдающейся учету потери части ооцитов в ходе заключения материала в парафин. Дополнительным источником ошибок во всех методиках, где подсчет клеток производится на серийных срезах, может быть неодинаковая их толщина. Этот недостаток содержит и методика определения истинного процентного соотношения половых клеток разного состояния при подсчете на срезах с введением поправочного коэффициента (Селюков, 1987), который рассчитывается по данным анализа серийных срезов. Среди предложенных методов для определения процентного соотношения ооцитов разных периодов и фаз развития имеются такие, которые основаны на подсчете половых клеток на случайно выбранных срезах. Для получения истинного соотношения ооцитов разных размеров полученные при изучении среза (плоскости) данные экстраполируют на трехмерное измерение, осуществив коррекцию (Kestemont, 1987), т. е. поделив частоту встречаемости ооцитов данного размера на их диаметр. При сравнении процентного соотношения

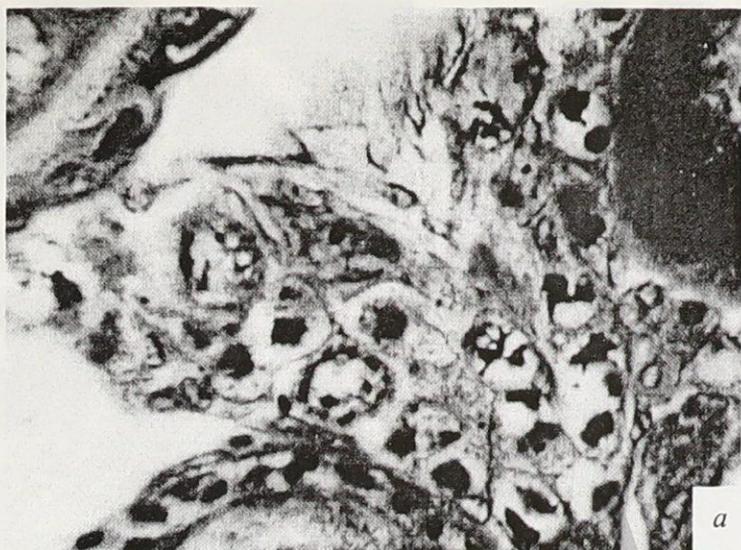


Рис. 4. Гнездо делящихся гоний (*a*) и группа ооцитов периода премейотических преобразований, зиготена (*б*) у дальневосточной сардины:
ув. об. 90, ок. 7х

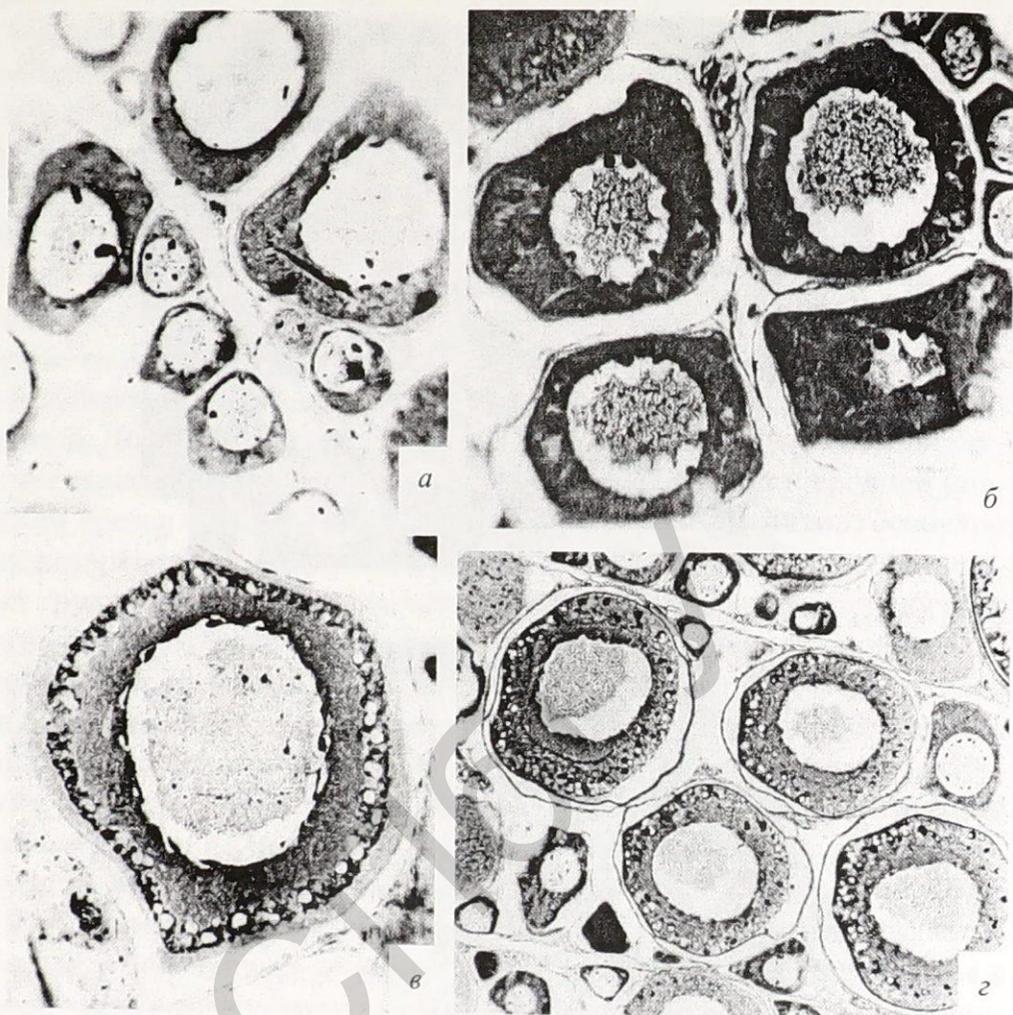


Рис. 5. Ооциты сардины периода протоплазматического роста:
а — I степень, *б* — II, *в* — III, *г* — IV степень; *а-в* — ув. 420х; *г* — ув. 140х

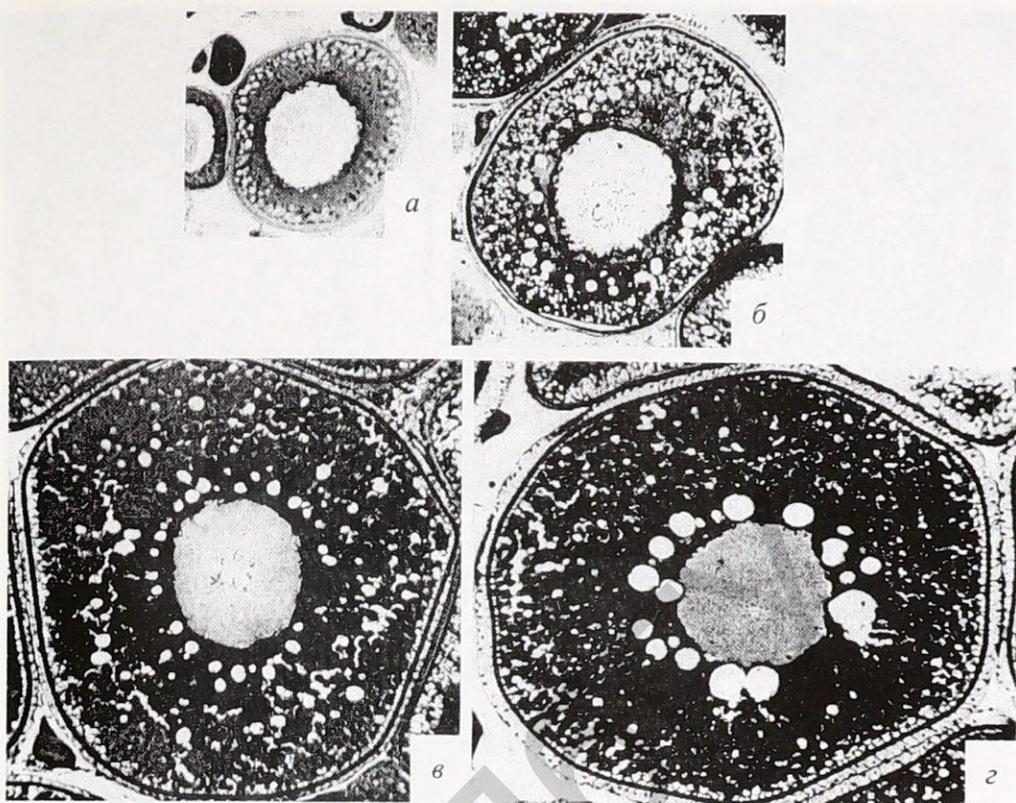


Рис. 6. Ооциты дальневосточной сардины периода трофоплазматического роста:

а — начало, *б* — конец фазы вакуолизации, *в* — начало и *г* — конец фазы накопления желтка; ув. 140х

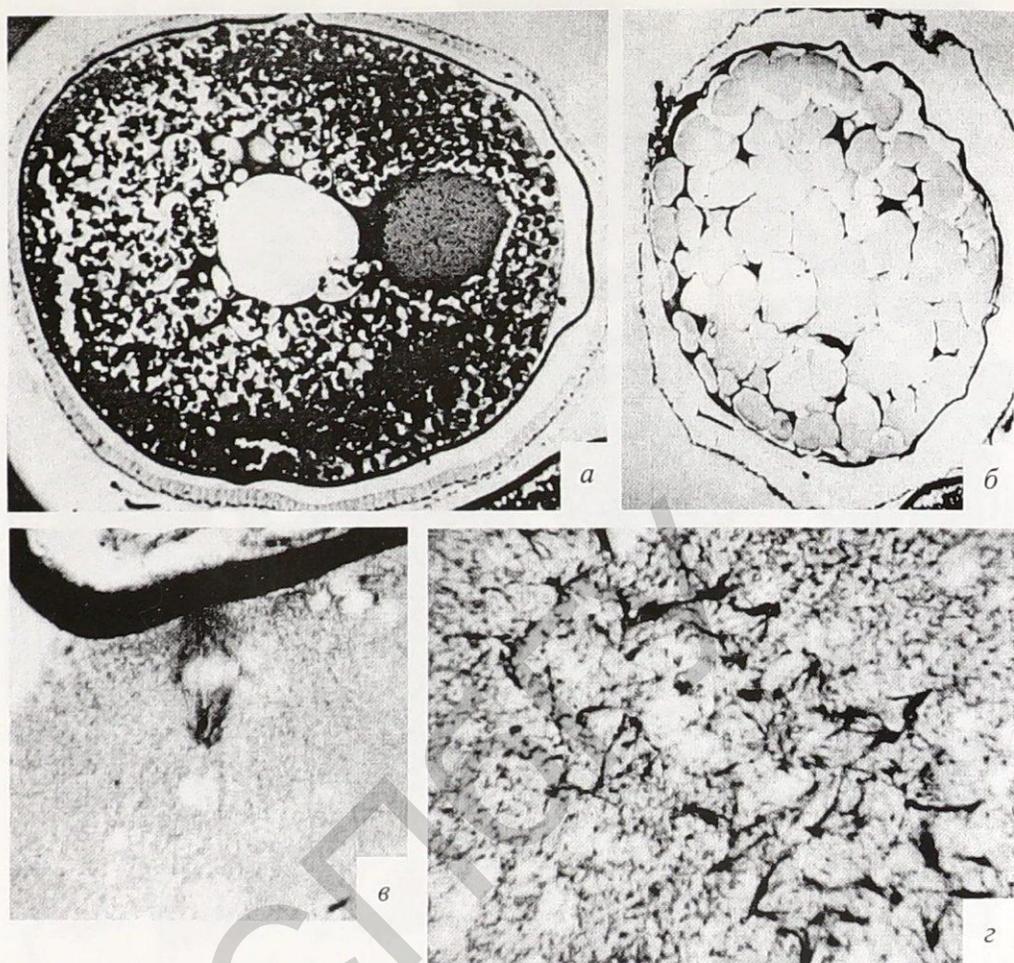


Рис. 7. Ооциты сардины в период созревания:

а — начальный момент созревания, *б* — предовуляционное состояние,
в — мейотическое деление (анафаза), *г* — цитастеры; *а* — ув. 140х, *б* — ув. 70,
в, г — ув. об. 90, ок. 7х

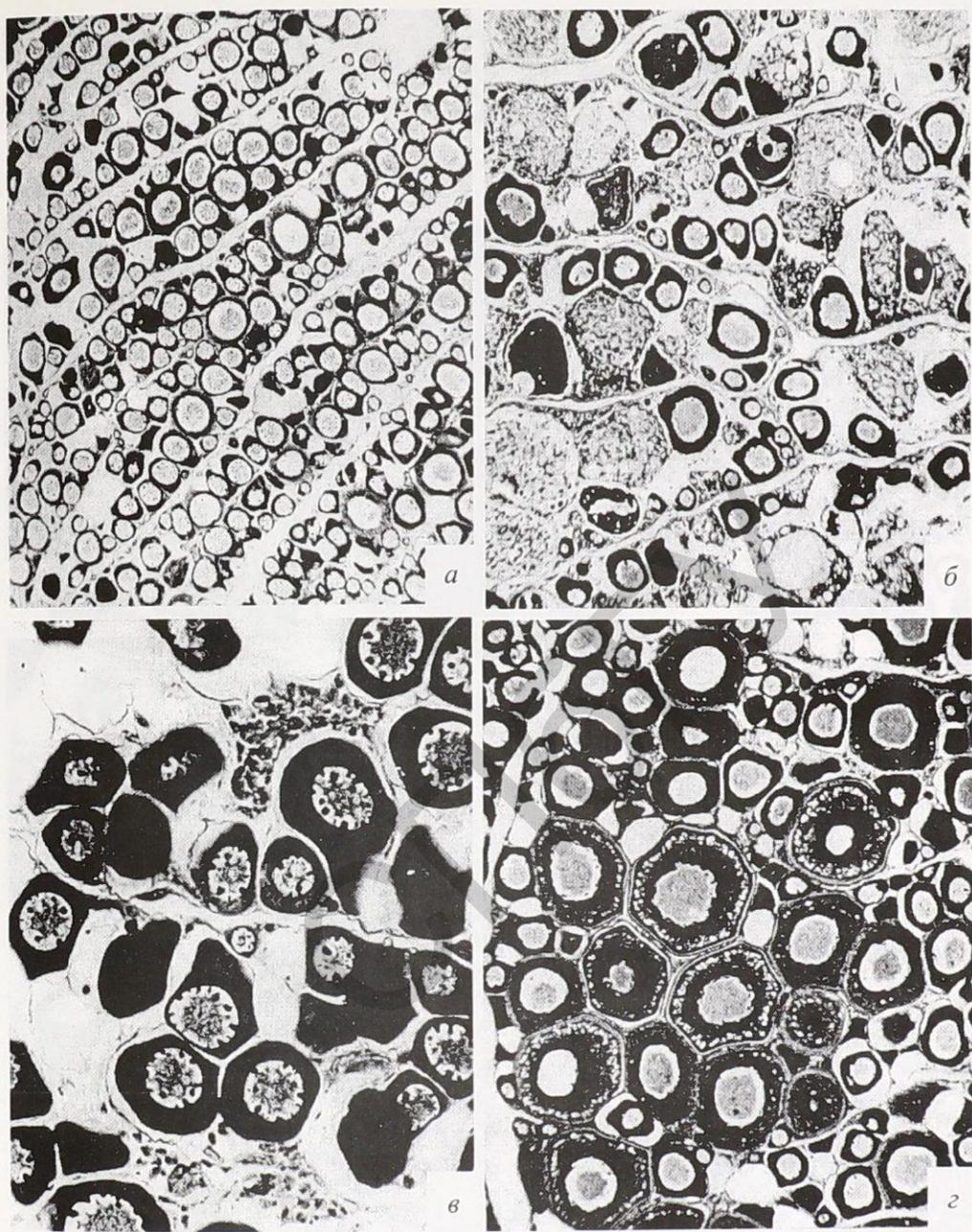


Рис. 8. Половые железы самок сардины в нерестовый и нагульный периоды ее годового цикла:

а — I-II стадии зрелости, *б* — скопления клеток, содержащих липофусцин в яичниках I-II стадии зрелости, *в* — II, *г* — II-III,

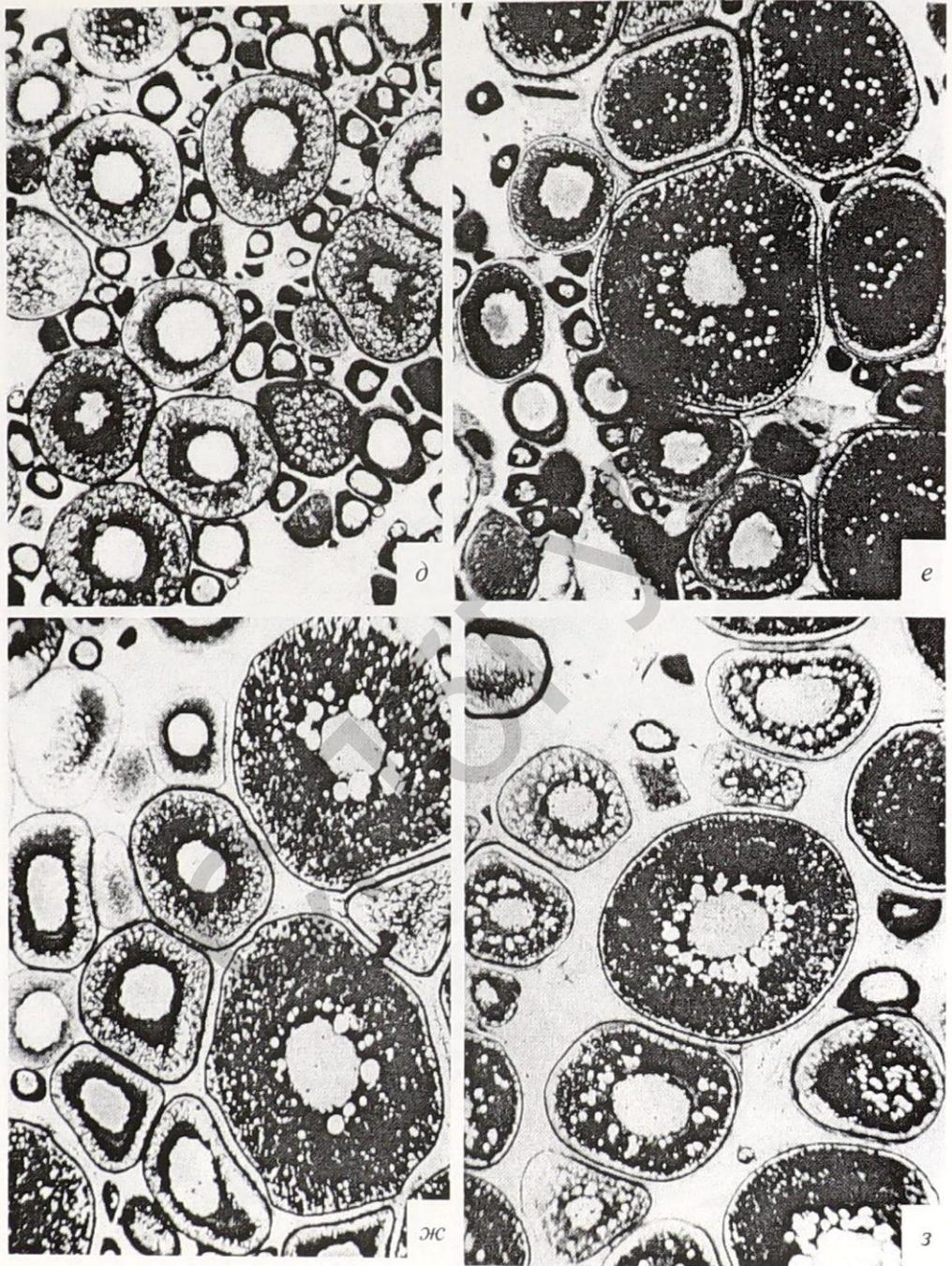


Рис. 8 (продолжение):
д — III, е — III-IV, ж — IV, з — IV,

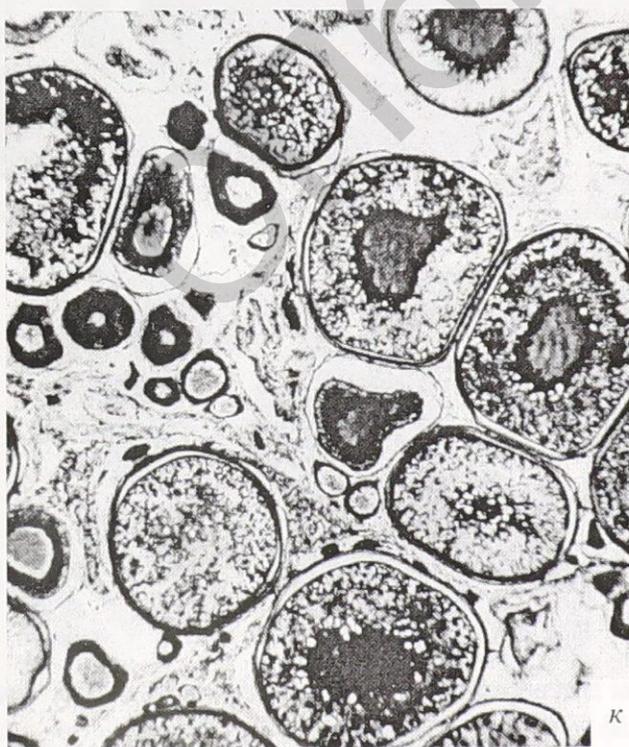
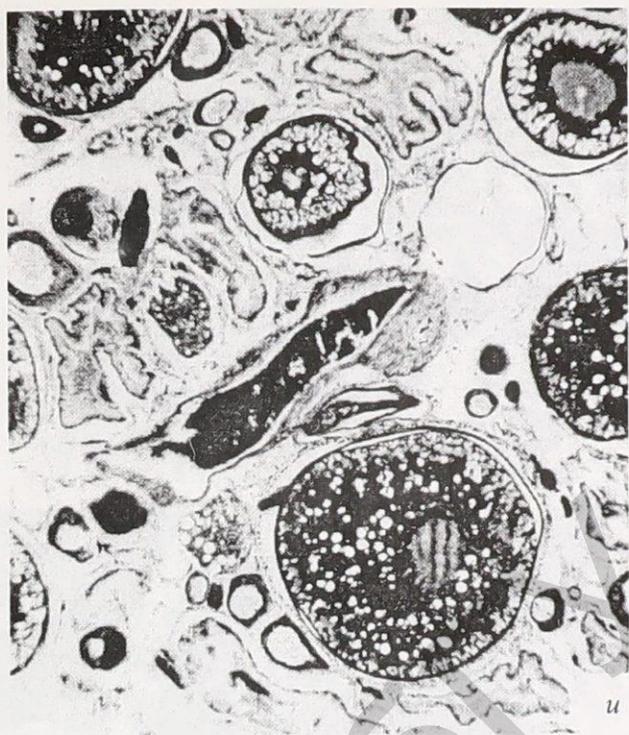


Рис. 8 (окончание):

и — VI-IV, к — VI-III стадия зрелости; а, в-к — ув. 80х, б — ув. 140х

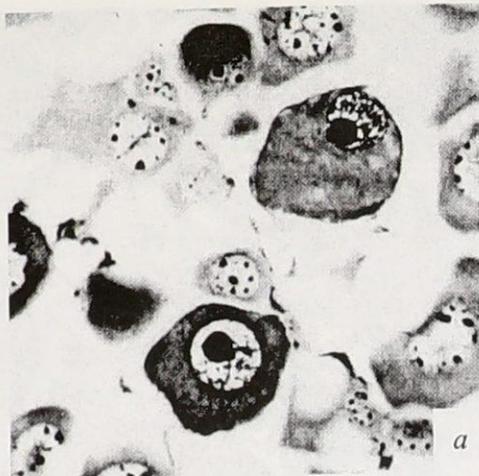


Рис. 9. Процессы дегенерации ооцитов периода протоплазматического роста у сардины:
а — дегенерация мелких ооцитов (диаметром 100 мкм), *б* — выход ядрышка и кариоплазмы на более поздних этапах дегенерации, *в* — разрушение ядра в ооците диаметром 120 мкм,

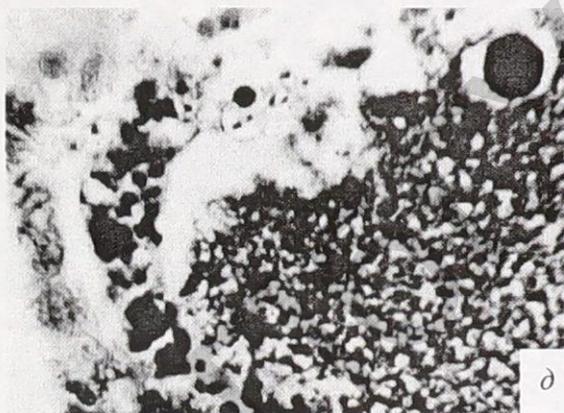


Рис. 9 (окончание):

г — дегенерация ооцита конца протоплазматического роста, *д* — фагоцитоз клетками фолликулярного эпителия субстанции погибшего ооцита, *е* — разные фазы резорбции ооцитов конца протоплазматического роста; *а* — ув. 160х, *б* — ув. об. 60, ок. 7х, *в* — ув. об. 60, ок. 5, *г* — ув. об. 60, ок. 7х, *д* — ув. об. 90, ок. 10, *е* — ув. 200х

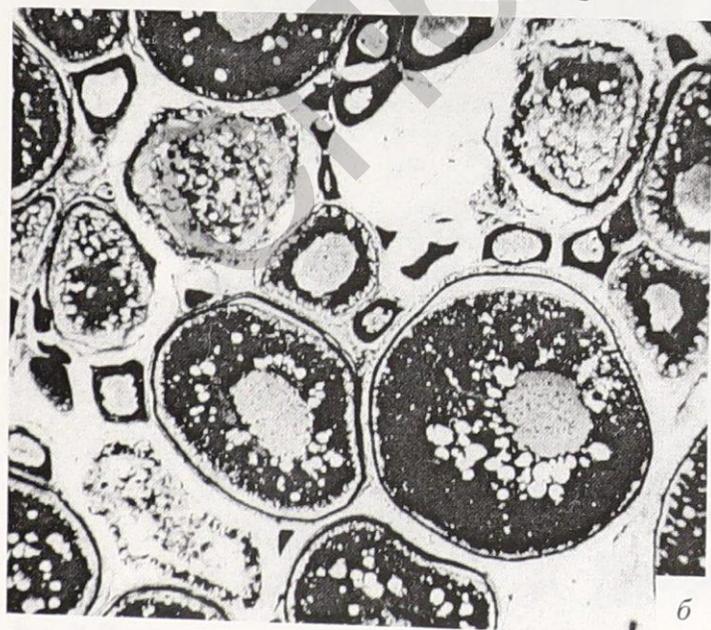


Рис.10. Атрезия вителлогенных фолликулов у сардины:
a — тотальная дегенерация ооцитов фазы вакуолизации в яичниках сардины II–III
стадии зрелости, *б* — резорбция части ооцитов старшей ии в яичнике IV стадии
зрелости,

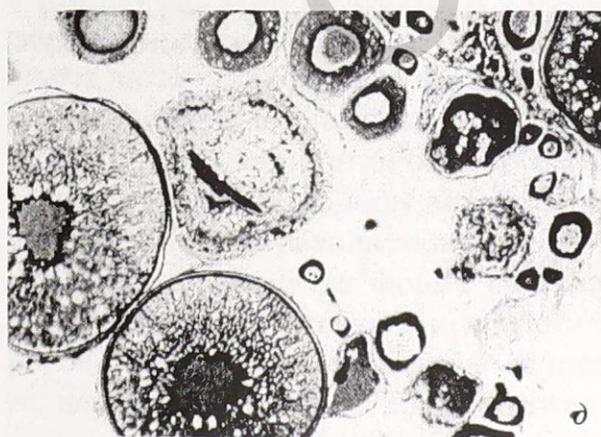
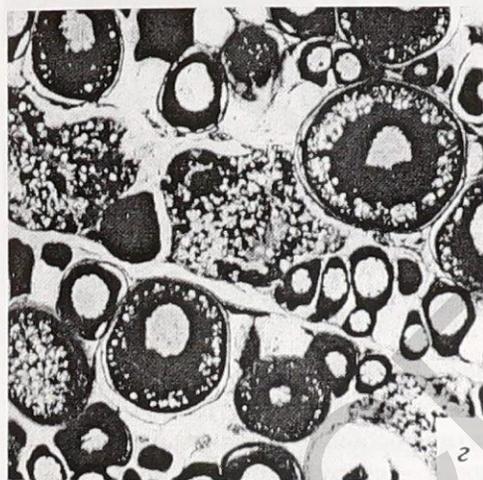
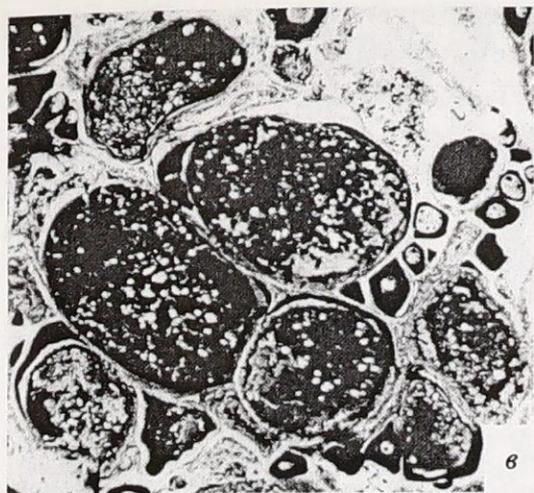


Рис. 10 (окончание):

в — дегенерация большинства ооцитов первой порции в яичнике IV стадии зрелости, *г* — дегенерация ооцитов двух первых порций; *д* — завершение дегенерации ооцитов I и III порций; *а, в-д* — ув. 80х, *б* — ув. 200х

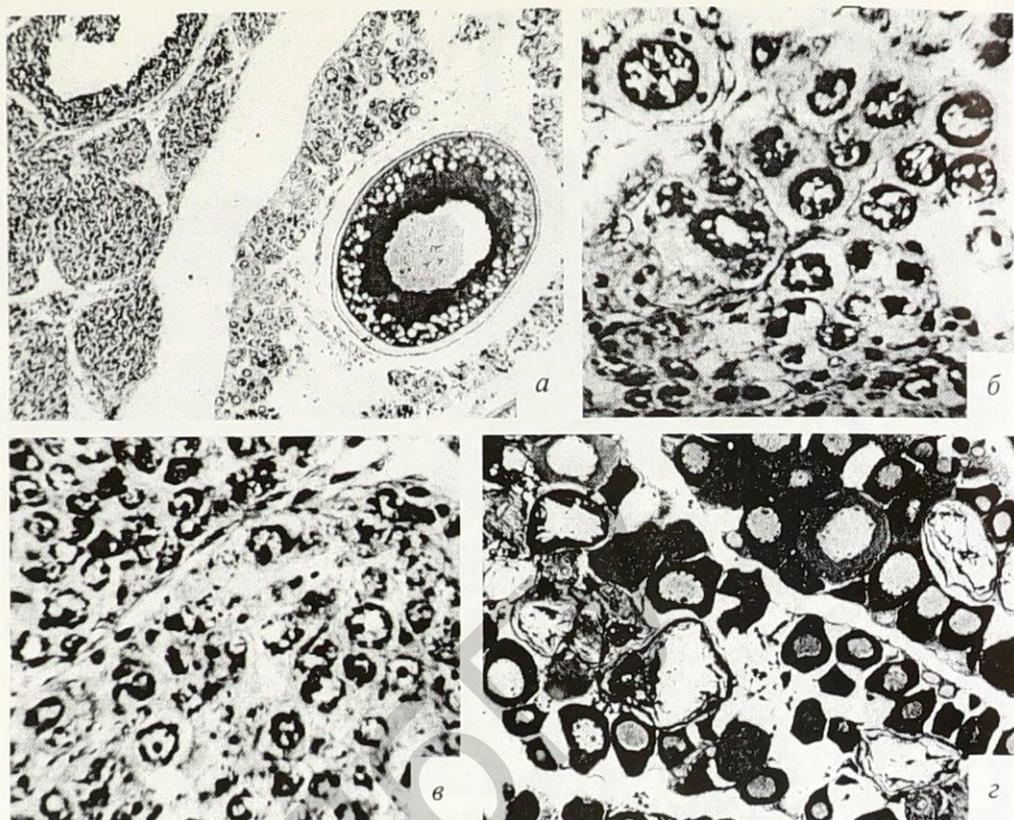


Рис. 11. Аномалии в развитии гонад сардины:

а — состояние половой железы у гермафродитной особи, *б* — ооциты разных стадий премейотических преобразований ядра, *в* — сперматогонии разных генераций и единичные сперматоциты, *г* — паразитические организмы в яичнике половозрелой сардины I–II стадии зрелости; *а, г* — ув. 200х, *б, в* — ув. об 90, ок. 7х

ооцитов разных размерных групп, рассчитанного с использованием такой коррекции, с процентным соотношением, определенным на основании подсчета ооцитов под бинокуляром, установлено хорошее совпадение. Сравнение было выполнено по содержащимся в яичниках ооцитам периода вителлогенеза. Совпадение было получено при учете на срезах 250–300 ооцитов и анализе под бинокуляром навески, составляющей 15,5% массы яичника (Подушка, 1976).

Для анализа истинного соотношения ооцитов разных размерных групп в объеме гонады необходимо выполнить несколько этапов работы. Перед началом подсчетов в зависимости от целей исследования по имеющимся гистологическим препаратам гонад выделяют нужное количество (n) размерных групп ооцитов с учетом их размеров и морфологии. Для каждой выделенной группы определяется средний диаметр (D_i) ооцитов в результате измерения примерно 50 ооцитов данной группы на их медиальных срезах.

Определяют количество ооцитов каждой размерной группы на достаточно большой площади среза (-ов) с тем, чтобы общее число ооцитов разных групп было не меньше 100–150. В случае большой площади срезов достаточно просчитать ооциты только на одном из них. При небольшой площади срезов подсчет проводят на нескольких срезах, отстоящих друг от друга на таком расстоянии, чтобы не было повторяемости самых крупных ооцитов. В некоторых случаях (например, при больших различиях величины правой и левой гонад) желательно выбирать для анализа срезы двух гонад. Каждый ооцит учитывается только один раз, причем только в том случае, если он рассечен в области экваториальной плоскости. Разноразмерные ооциты протоплазматического роста часто не имеют четких морфологических различий, поэтому правильная их идентификация по латеральным срезам невозможна. Медиальные срезы ооцита можно отличить от латеральных, также проходящих через ядро клетки, по виду ядрышек. Как правило, ядрышки в той или иной степени распластаны на внутренней поверхности ядерной мембраны, поэтому их форма на центральных и боковых срезах, расположенных тангентально к каким-то участкам поверхности ядра, оказывается разной. Выполняя подсчет мелких ооцитов на срезе, нельзя пользоваться микровинтом, так как это внесет определенную ошибку, связанную с подсчетом в нескольких плоскостях. При вращении микровинта количество мелких ооцитов, подлежащих учету, будет увеличиваться обратно пропорционально величине их диаметра. В противоположность этому, количество круп-

ных ооцитов, диаметр которых во много раз превышает толщину среза, будет оставаться практически неизменным. Вследствие этого условия учета ооцитов разных размеров будут неравноценными, если не принимать во внимание толщину среза и не вводить ее в расчеты. Тогда достоверность расчетов, как и в методиках с использованием серийных срезов, окажется зависимой от знания точной толщины среза. Подсчет ооцитов (особенно протоплазматического роста) удобно вести на увеличенных микрофотографиях, на которых очерчивается площадь для тотального просчета всех ооцитов.

Естественно, данные подсчета на плоскости не отражают соотношения между количеством ооцитов разных размерных групп в объеме. Вероятность того, что срез пройдет через данный ооцит, прямо пропорциональна его диаметру, т. е. чем меньше ооцит, тем с меньшей вероятностью он будет представлен на поверхности среза. Необходимо также сделать допущение о более или менее равномерном распределении ооцитов разных размерных групп в плоскости гистологического среза. Если представить, что толщина среза равна диаметру самого крупного ооцита, то в таком срезе мелких ооцитов должно быть во столько раз больше (чем можно обнаружить на поверхности среза), во сколько раз диаметр мелких ооцитов меньше диаметра самого крупного ооцита.

В соответствии с этим для каждой группы ооцитов вычисляется такой показатель, как отношение диаметра самого крупного ооцита на срезе к среднему диаметру ооцитов данной группы. Количество ооцитов каждой группы, учтенных на срезе, умножается на соответствующий показатель. Формула расчета количества ооцитов данной (i) группы на изученном участке среза толщиной, равной диаметру самого крупного ооцита, имеет вид

$$N_i = n_i x \cdot \left(\frac{D_{\max}}{D_i} \right),$$

где N_i — количество ооцитов данной группы в исследуемом объеме среза; n_i — количество ооцитов данной группы, учтенных на поверхности среза; D_i — средний диаметр ооцитов данной группы; D_{\max} — диаметр самого крупного ооцита, обнаруженного на срезе.

На основании этих расчетных данных определяется процентное соотношение ооцитов разных групп. Относительное количество ооцитов данной группы высчитывают по формуле

$$N_i(\%) = \left(\frac{n_i}{D_i i} : \sum_{i=1}^n \frac{n_i}{D_i} \right) \cdot 100,$$

где $N_i(\%)$ — количество ооцитов данной группы, %; n — число размерных групп ооцитов.

Приведем расчеты процентного соотношения ооцитов разных размерных групп (табл. 3). Они получены при обработке результатов изучения яичника сардины I–II стадии зрелости.

Таблица 3. Исходные данные для расчета и процентное соотношение ооцитов разных размерных групп в яичниках сардины I–II стадии зрелости

Размерная группа, мкм	Средний диаметр, мкм	Количество ооцитов на срезе	Расчетное количество ооцитов на срезе	Соотношение ооцитов, %
45–64	55	13	35	25,2
65–84	75	18	36	25,9
85–104	95	14	22	15,8
105–124	115	12	16	10,8
125–144	135	9	9	6,5
145–164	155	22	22	15,8

Для определения абсолютного количества очень мелких ооцитов, содержащихся в яичниках II или начальной III стадии зрелости у половозрелых рыб, целесообразно совместить метод определения процентного соотношения ооцитов разных групп в произвольной выборке с подсчетом количества ооцитов только старшей группы в небольших навесках. Берут навески яичника, представляющие яйценосные пластинки. В случае взвешивания кусочков, состоящих из двух или более сближенных яйценосных пластинок, наблюдаются значительные погрешности. При сравнении массы кусочка, состоящего из нескольких пластинок, с массой фрагментов после его разделения на отдельные яйценосные пластинки установлено, что отклонение массы может достигать 30%. Эта ошибка возникает вследствие сохранения влаги в узких щелях между пластинками. В результате количество ооцитов оказывается заниженным (табл. 4). Это особенно ощутимо при работе с относительно крупными кусочками. В случае необходимости, когда яичник содержит очень мелкие ооциты, величина навески может быть очень неболь-

шой. При сравнении количества ооцитов в навесках 1,4 и 2,8 мг не выявлено существенных различий в содержании половых клеток в 1 мг ткани гонад. Колебания массы кусочков и количества ооцитов в навеске могут быть обусловлены и не вполне равномерным распределением ооцитов, а также тем или иным количеством соединительной ткани и капилляров, которые учесть невозможно.

Таблица 4. Зависимость результатов определения количества ооцитов от вида и структуры навески яичника

Но- мер	Навеска, мг	Структура навески	Количество ооцитов диаметром 150-160 мкм в навеске		
			всего, шт.	шт./ мг	% к количеству ооцитов в навеске №5
1	1,7	Рыхлый кусочек	160	95,6	110
2	2,0	»	200	100,0	114
3	2,7	Кусочек с щелями	160	59,3	67
4	3,9	»	236	60,5	69
5	1,4	Пластинка	123	87,9	100
6	2,8	»	233	83,2	95

У половозрелых рыб пополнение фонда ооцитов, как правило, сосредоточено в отдельных участках, часто отдаленных друг от друга, где формируются разные по численности группы ооцитов ранней профазы мейоза. Развитие ооцитов до ранней диплотены (диаметр клеток около 40 мкм) протекает относительно синхронно. Позднее синхронность нарушается и группы распадаются. При характеристике состояния яичников такие группы ооцитов ранних стадий развития следует учитывать, но в связи с их неравномерным распределением по яичнику не следует принимать во внимание при количественном анализе оогенеза. Вполне понятно, что результаты количественного анализа срезов одного и того же яичника, содержащих группы ооцитов ранних стадий развития, и тех срезов, где их нет, при учете этих ооцитов будут резко различаться. Существенное значение имеют также различия в количестве ооцитов, составляющих такие группы.

При сопоставлении равномерности распределения ооцитов в правой и левой гонадах сардины по количеству ооцитов старших групп на 1 мг навески (табл. 5) оказалось, что по этому показателю обнаруживаются различия между большой и маленькой гонадами и их отдельными участками. Однако средние показатели различа-

ются не столь значительно. Для повышения достоверности анализа навеска должна включать фрагменты яйценосных пластинок, выделенных из разных участков яичника. На приготовление навесок следует обратить особое внимание. Промытую от фиксатора гонаду на предметном стекле помещают под бинокляр и отделяют кусочки яичника для навески. Массу кусочков определяют на аналитических весах в бюксах с дистиллированной водой, масса которых устанавливается предварительно. Все последующие операции до подсчета ооцитов проводят в тех же боксах. Подсчет ооцитов в навеске удобнее всего проводить не в фиксирующей и легко испаряющейся жидкости, а в масле; кроме того, это легче делать на окрашенном материале.

Таблица 5. Распределение ооцитов старшей группы в гонадах сардины

Отдел гонад	Количество ооцитов в ткани гонад массой, мг	
	261,1	418,5
Краниальный	101,3	62,5*
Медиальный	92,0	76,9
Каудальный	90,4	87,9
Среднее	94,6	75,8

Примечание. Звездочкой отмечены участки, содержащие много капилляров.

Выделенную навеску перефиксируют в жидкости Серра и окрашивают в 0,1%-ном растворе спирторастворимого эозина в 90%-ном этаноле, обезвоживают в спиртах возрастающей концентрации и заключают в касторовое масло. Выделение ооцитов из стромы и предварительную их сортировку на размерные группы удобно проводить при небольшом увеличении микроскопа. Помещают навеску под микроскоп МБС (или МССО) и подсчитывают ооциты старшей генерации в маленьких кусочках, последовано отделяемых от навески. Определяют средний диаметр ооцитов и соотносят его со средним диаметром тех же ооцитов, подсчитанных на гистологических препаратах.

На основании данных о массе яичника, количестве ооцитов старшей генерации в навеске и соотношении всех размерных групп (по результатам анализа гистологических препаратов) рассчитывают общее количество ооцитов всех выделенных групп во всем объеме

ме яичника. Приведем результаты определения количества ооцитов старшей генерации и всех ооцитов в двух навесках из яичников сардины I–II стадии зрелости:

Масса яичников	872 мг	
Диаметр ооцитов старшей генерации	150–160 мкм	
Относительное количество этих ооцитов на срезе	15,8%	
Масса навесок ткани яичника	1,4 мг	2,8 мг
Количество ооцитов старшей генерации в навеске	123	233
Количество всех ооцитов в навеске	778	1475
Количество всех ооцитов в яичнике	484 000	459 000
Среднее	472 000	

Перед началом гистологической обработки материала было проведено взвешивание гонад без нарушения целостности оболочки яичника, под которой мог находиться фиксатор. При сравнении результатов взвешивания цельной гонады, обсушенной снаружи и обсушенной после вскрытия оболочки, расхождение массы в среднем составило 12%. Таким образом, эту ошибку надо вводить в расчеты при определении величины фонда ооцитов, т. е. масса гонад должна быть уменьшена на 12%. Эта поправка определена для гонад дальневосточной сардины. Для других рыб поправка может быть иной, в зависимости от строения гонад. После выяснения общего количества ооцитов, если это необходимо, можно вычислить абсолютное количество ооцитов отдельных размерных групп в соответствии с их относительной численностью, оцененной по препаратам.

2.4.2. Динамика резервного фонда ооцитов

Название фонда говорит о том, что он содержит половые клетки, которые не будут выметываться в ходе предстоящего нереста. У многих рыб, в том числе и у дальневосточной сардины, — это ооциты периода премейотических преобразований и всех ступеней ППР, а у значительной части видов, кроме того, — ооциты начальных фаз ПТР. Из сравнительного анализа резервного фонда ооцитов (РФО) в яичниках сардины разных стадий зрелости следует, что на его формирование могут оказывать влияние четыре процесса: пополнение фонда ооцитов, их рост, переход в нерестовый фонд и дегенерация ооцитов старших ступеней развития.

Пополнение резервного фонда

О процессе пополнения РФО легче всего судить по содержанию в яичниках ооцитов ранней профазы мейоза. При анализе состояния яичников у сардины в период нагула было обнаружено, что у одних особей половые клетки на ранних стадиях развития представлены в основном ооцитами стадии диплотены, в то время как у других отмечали многочисленные, расположенные группами оогонии и ооциты периода премейотических преобразований. Создавалось впечатление, что в яичниках нагуливающей сардины I–II стадии зрелости идет интенсивное пополнение резервного фонда половых клеток, которое имеет волнообразный характер. В июле в гонадах встречались группы оогоний, однако в этот период не происходило их размножения. Переход от оогоний к ооцитам периода премейотических преобразований особенно интенсивно происходил в середине августа и начале сентября. В ноябре число клеток этих стадий развития уменьшилось. Картины, свидетельствующие о пополнении фонда половых клеток: большие группы оогоний и ооцитов периода премейотических преобразований, постоянно наблюдали в гонадах II стадии зрелости. Однако только у немногих рыб эти картины были массовыми. В яичниках II–III и III стадий зрелости со следами давней дегенерации половых клеток иногда встречалось много ооцитов премейотических стадий. Пополнение фонда ооцитов наблюдалось чаще при нарушении процесса гаметогенеза в яичниках II–III и III стадий зрелости. Крайне редкая встречаемость ооцитов периода премейотических преобразований ядра в IV стадии зрелости яичников и частое их обнаружение у неполовозрелых особей в яичниках I–II стадии зрелости, у крупных и мелких особей в стадиях зрелости II, II–III и начальной III, а также при восстановлении яичников после дегенерации, по-видимому, свидетельствуют о приуроченности пополнения резервного фонда к определенным состояниям гонад. Было показано также, что у многих рыб интенсивные и кратковременные процессы митотического деления оогоний и их перехода в состояние мейоза происходят на фоне эндокринных сдвигов в организме нерестующих или только что отнерестовавших самок (Казанский, 1949; Сакур, 1959; Зубина, 1995; Yamamoto, Shirai, 1962). В нашем распоряжении не было полностью отнерестовавших (выбойных) самок сардины, но в яичнике рыб, отметавших одну или две порции икры, не наблюдалось повышения митотической активности гоний.

Интенсивное пополнение РФО за счет вступления премейотических ооцитов в период протоплазматического роста ощутимо влияет на структуру резервного фонда. О структуре РФО и ее вариациях можно судить по результатам количественной гистологической оценки соотношения ооцитов разных ступеней развития в яичниках половозрелой сардины в период нагула (I–II стадия зрелости) (табл. 6) и нереста (IV стадия зрелости). Преобладающее количество половых клеток I ступени может свидетельствовать об их медленном росте в начале превителлогенеза при интенсивном пополнении их количества.

Таблица 6. Соотношение ооцитов разных ступеней превителлогенеза в яичниках дальневосточной сардины в период нагула

Номер рыбы	Длина тела, см	Количество ооцитов (%) разных ступеней развития		
		I	II	III
1	20,3	75,4	24,6	0
2	20,0	83,2	16,8	0
3	21,6	73,9	26,1	0
4	20,2	89,0	11,0	0
5	20,7	86,7	12,9	0,4
6	20,0	81,7	18,3	0
7	24,3	77,0	22,6	0,4
8	23,5	85,6	13,7	0,7
9	23,5	68,2	28,1	3,7
Среднее		80,0	19,5	0,5

В связи с тем что продолжительность ранних стадий развития (ранней профазы мейоза) ооцитов относительно невелика, изменения их числа должны быстро сказываться на количестве и соотношении превителлогенных ооцитов разных генераций. Было проведено изучение количественного состава разноразмерных ооцитов периода протоплазматического роста.

В яичнике I–II стадии зрелости обнаружены достаточно близкие по функциональному состоянию ооциты с темной цитоплазмой. Разделить на группы эти половые клетки можно было только по величине их диаметра. Для анализа был использован материал, собранный в сентябре и включающий как крупных, так и мелких особей (табл. 7). У части самок наблюдали относительно малое количество ооцитов диаметром 60–79 мкм (самки № № 5, 6, 8, 10), либо

Таблица 7. Состав ооцитов резервного фонда в яичниках I-II стадии зрелости у дальневосточной сардины в период нагула

Номер рыбы	Длина тела, см	Количество ооцитов (%)				
		диаметром, мкм				
		20-39	40-59	60-79	80-99	100-120
1	20,1	15,9	36,2	46,3	9,8	1,8
2	19,9	20,4	27,9	34,0	14,3	3,4
3	15,57	38,7	34,7	26,6	0	0
4	17,0	11,2	33,7	46,2	8,9	0
5	17,5	25,3	40,0	13,5	21,2	0
6	16,5	1,7	56,3	19,1	18,0	4,9
7	16,0	9,4	28,9	30,3	19,5	11,9
8	18,5	23,6	31,2	18,1	27,1	0
9	19,3	46,4	8,1	26,3	19,2	0
10	19,5	20,6	42,6	10,3	23,6	2,9
11	20,0	22,6	11,7	13,3	33,6	18,8
12	20,5	56,6	3,6	0,9	23,9	15,0

в группе с диаметром 40-59 мкм (самка №9), а иногда тех и других (самки № № 11, 12). У четырех самок (№ № 1, 4, 6, 7) было мало самых мелких ооцитов. Эти данные подтверждают цитологические картины, указывающие на чередование периодических пополнений половых клеток резервного фонда.

При гистологическом анализе состава половых клеток в яичниках близких к зрелости самок сардины (табл. 8) была установлена крайне низкая относительная численность ооцитов конца ППР (в среднем $3 \pm 0,47\%$).

Это позволяет прийти к заключению, что у сардины незадолго до начала нереста завершается обособление репродуктивного фонда ооцитов (12,7%), предназначенных для вымета в данный сезон размножения, и что происходит это в результате замедления ранних этапов протоплазматического роста половых клеток следующих генераций.

Таким образом, в яичниках сардины IV стадии зрелости резервный фонд половых клеток в основном (примерно 90%) представлен ооцитами, имеющими диаметр не более 140 мкм. Ооцитов, завершивших протоплазматический рост (диаметр 190 мкм), было в среднем 3% от общего числа ооцитов резервного фонда. Примерно столько же крупных ооцитов в яичниках в посленерестовый период, когда начинаются их дегенеративные изменения.

Таблица 8. Состав ооцитов нерестового и резервного фондов в яичниках дальневосточной сардины IV стадии зрелости

Номер рыбы	Длина, см	Количество ооцитов, %			
		резервного фонда, степени			нерестового фонда
		I-II	III	IV	
1	22,5	79,1	7,8	2,7	10,4
2	22,0	77,8	7,9	1,6	12,7
3	22,6	83,2	6,1	2,9	7,8
4	20,5	79,7	4,5	1,8	13,9
5	21,5	79,0	6,6	2,7	11,7
6	22,0	76,8	7,0	2,3	13,9
7	20,5	75,1	6,3	4,3	14,3
8	24,0	71,6	6,5	5,6	17,3
Среднее		77,8±1,21	6,5±0,40	3,0±0,47	12,7±1,01

Было установлено, что у всех самок сардины с длиной тела более 18 см в период нагула происходит перманентная дегенерация превителлогенных ооцитов. В результате до ноября степень зрелости яичника не выходила за пределы I-II стадии. В ноябре начинали встречаться самки с яичниками, где увеличивалось относительное количество ооцитов, у которых близился к завершению ППР. Однако и в это время продолжалась резорбция части ооцитов старшей генерации

Дегенерация превителлогенных ооцитов

Гистологический анализ позволил выявить в яичниках сардины две группы явлений резорбции: молодых и близких к завершению протоплазматического роста ооцитов. Более редким явлением была дегенерация ооцитов, далеких от завершения протоплазматического роста, хотя у некоторых самок наблюдалась гибель значительного числа молодых клеток. У всех таких ооцитов сильно возрастала интенсивность окрашивания цитоплазмы, она приобретала зернистую структуру. При гибели ооцитов диаметром около 100 мкм длительное время сохранялась целостность ядерной оболочки. Об этом свидетельствовало постепенное изменение структуры ядра, что проявлялось в слиянии краевых ядрышек в одно крупное, расположенное обычно в центре грубозернистой кариоплазмы (рис. 9, а). Встречались также картины фрагментации цитоплазмы и разрушения ооцитов. В некоторых случаях происходило разру-

шение оболочки ядра и наблюдался выход ядерного материала в цитоплазму. В этой области появлялась светлая вакуоль (рис. 9, б).

У более крупных ооцитов целостность ядерной оболочки, как правило, нарушалась раньше, еще до слияния ядрышек. В этом случае наблюдали изменение формы ядрышек, которые, частично сливаясь, образовывали сложные по форме комплексы, расположенные в светлой зоне, а также смещения кардио- и цитоплазмы (рис. 9, в). В дальнейшем ооциты подвергались распаду. Усиление интенсивности окраски цитоплазмы и отмеченные ядерные изменения позволяют легко распознавать дегенерирующие ооциты на гистологических препаратах.

Наиболее часто развитие ооцитов нарушалось в конце ППР, когда был сформирован фолликул (130–160 мкм). Первоначально деструктивные изменения претерпевала организация клетки. Ядро перемещалось к оболочке, кардио- и цитоплазма на гистологических препаратах приобретали зернистый вид и начинали более интенсивно окрашиваться (рис. 9, г). В это время наблюдали также активацию клеток фолликулярного эпителия, которые приступали к резорбции ооцита (рис. 9, д). В цитоплазме этих клеток появлялись вакуоли и гранулы. Затем происходило разрушение оболочки ядра, и в цитоплазме еще некоторое время обнаруживались ядрышки. В этом случае резорбция, очевидно, протекает медленно, так как одновременно можно было видеть разные фазы этого процесса (рис. 9, е). В результате резорбции погибшего ооцита появлялись запустевшие фолликулы, а после их деструкции — скопления клеток, содержащих пигмент изнашивания (липофусцин).

Дегенерация ооцитов протоплазматического роста у рыб, если судить по литературным данным, — явление редкое. Тотальная дегенерация ооцитов протоплазматического роста при неблагоприятных условиях была обнаружена у осетровых (Свирский, 1979). У некоторых рыб наблюдали дегенерацию ооцитов периода протоплазматического роста в посленерестовый период (Srivastava, 1979; Geevarghese, John, 1984; Hunter, Macewicz, 1985), при нарушении устойчивости генома в результате инбредной депрессии, индуцированного гиногенеза, отдаленной гибридизации (Богданова, 1997) и естественной инверсии пола (Персов, 1975; Кузнецов, 1986); лишь небольшая часть клеток погибала при действии экстремальных факторов на рыб в эксперименте (Чмилевский, 1998). Тем не менее считается, что на данном этапе развития ооциты наиболее устойчивы (Чмилевский, 2003). Только они и покоящиеся гонии сохраня-

ются в яичнике гипофизэктомированных рыб (Barr, 1963; Belsare, 1965; Yamazaki, 1965). О причинах дегенерации превителлогенных ооцитов в настоящее время известно крайне мало. В связи с этим было важно выявить морфологические особенности ооцитов диаметром менее 100 мкм и 100 мкм и более, которые можно было бы связать с их различной устойчивостью.

Ранее было показано, что при приближении диаметра ооцитов к 100 мкм в их цитоплазме начинается формирование желточного ядра, которое образовано компонентами, играющими большую роль в осуществлении функции развивающихся ооцитов; одновременно в цитоплазме выявляются провизорные жировые включения. По-видимому, в это время изменяется физиология ооцитов, они становятся более чувствительными к воздействию эндо- и экзогенных факторов. Следует отметить, что ооциты ППР диаметром менее 130 мкм редко дегенерируют, когда они составляют старшую группу половых клеток в яичнике. Обычно они вовлекаются в процесс дегенерации, который начинается с гибели более крупных ооцитов. В этом случае можно говорить о зависимости судьбы ооцитов от состояния органа в целом.

Наиболее легко подвергаются дегенерации ооциты диаметром более 130 мкм, с достаточно хорошо сформированными фолликулярными оболочками, которые и принимают непосредственное участие в их резорбции. Дополнительную информацию для выявления факторов и условий, провоцирующих массовую дегенерацию ооцитов ППР, дает анализ сезонности распространения и частоты встречаемости этого явления у разноразмерных самок сардины. Были исследованы массовые пробы яичников сардины, собранные в период нагула в 1984–1987 гг. Дегенерация превителлогенных ооцитов у сардины в период нагула, очевидно, определяется общим состоянием организма рыб. Основанием для такого предположения являются редкие случаи дегенерации одиночных ооцитов у неполовозрелых самок (длиной менее 18 см) и массовые картины резорбции ооцитов и образования на их месте атретических тел с включением липофусцина в гонадах почти всех половозрелых самок (табл. 9).

Наиболее часто и в большем объеме дегенерация превителлогенных ооцитов в яичниках половозрелой сардины происходила в августе и сентябре (табл. 10).

Особенно много самок с дегенерацией таких клеток было обнаружено в группе средних и крупных рыб. Кроме того, в яичнике

Таблица 9. Распространенность дегенерации у рыб с яичниками I–II стадии зрелости в период нагула

Год, месяц	Количество самок, в яичниках которых		
	нет дегенерации	резорбция ооцитов	клетки с липофуцином
1984			
VII	0/0	0/6	0/3
IX	14/1	5/11	0/2
XI	13/0	1/1	0/4
1985			
VII	0/1	0/9	0/13
IX	6/0	0/3	0/11

Примечание. В числителе — количество самок длиной менее 18 см, в знаменателе — длиной 18 см и более.

Таблица 10. Частота встречаемости самок с дегенерацией ооцитов периода протоплазматического роста в период нагула

Ме- сяц	Количество самок сардины длиной, см						Всего за месяц		
	18–20		20–22		22–24		Все- го	С резорб- цией	%
	Все- го	С резорб- цией	Все- го	С резорб- цией	Все- го	С резорб- цией			
VII	14	4	0	0	0	0	14	4	28
VIII	22	14	20	12	8	6	50	32	64
IX	26	8	14	10	4	4	44	22	50
X	4	0	26	10	12	6	42	16	38
XI	4	2	18	8	12	8	34	18	53
Всего:									
n	70	28	78	40	36	22	184	90	49
%		40		51		61			

всех самок постоянно отмечали следы дегенерации ооцитов протоплазматического роста. Следовательно, у всех половозрелых особей в период нагула происходила дегенерация превителлогенных ооцитов.

При сравнении частоты встречаемости в период нагула половозрелых рыб с разной степенью развития яичников I–II стадии зрелости, оцениваемой по величине диаметра превителлогенных ооцитов старшей генерации, видно (табл. 11), что рыбы менее 22 см имели в несколько раз меньше ооцитов крупнее 100 мкм.

Среди сардин с длиной тела от 18 до 22 см преобладали (81–

Таблица 11. Результаты анализа яичников у самок сардины в период нагула

Дата	Количество самок	Количество рыб (%) с ооцитами диаметром			
		менее 130 мкм	130 мкм и более	менее 130 мкм	130 мкм и более
30.07	29	89,7	10,3	7,7	66,6
	14	35,7	64,3	0	77,8
9.08-	65	81,5	18,5	39,6	50,0
19.08	55	50,9	49,1	57,2	70,4
1.09-	53	92,5	7,5	28,6	25,0
15.09	66	54,6	45,4	44,4	63,3
16.09-	102	90,2	9,8	28,3	60,3
25.09	59	44,1	55,9	26,9	66,6

Примечание. В первой строке приведены данные для рыб, у которых длина тела не превышает 22 см, во второй — 22 см и более; слева — без дегенерации ооцитов, справа — с дегенерацией.

92%) рыбы, у которых ооциты старшей генерации варьировали в диаметре от 100 до 130 мкм. Среди крупных самок значительно чаще встречались рыбы с резорбцией ооцитов старшей генерации, особенно когда диаметр последних превышал 130 мкм. Это свидетельствует о том, что у крупных самок темп развития ооцитов был заметно выше; только у них в цитоплазме крупных ооцитов можно было видеть жировые включения.

Таким образом, дегенерация превителлогенных ооцитов не только обусловлена их переходом на определенном этапе ППР в качественно иное физиологическое состояние или изменением межклеточных взаимоотношений и метаболизма в пределах гонады как целого, но и зависит от состояния организма. У крупных самок, очевидно, более высокие потенциальные возможности. У них интенсивнее протекает процесс оогенеза, что проявляется в достижении ооцитами больших размеров до начала дегенерации. Об этом же свидетельствуют жировые включения в их цитоплазме. Вследствие более быстрого развития ооцитов у этих рыб, по-видимому, чаще встречаются картины их дегенерации.

При анализе состояния яичников сардины на протяжении периода нагула были отмечены некоторые различия в частоте встречаемости разных картин дегенерации ооцитов. В июле преобладали самки, в гонадах которых встречались только следы прошедшей дегенерации ооцитов (группы клеток с липофусцином). К тому же у

части самок одновременно наблюдали и дегенерирующие ооциты. В августе–сентябре наряду с такими особями появлялись самки, в гонадах которых обнаруживали резорбцию ооцитов трех последовательных генераций, на разных этапах этого процесса: группы клеток с липофусцином, запустевшие фолликулы и ооциты в начале их гибели. В октябре–ноябре вновь начинали чаще попадаться самки, в гонадах которых выявляются только следы прошедшей дегенерации. Это возможно при больших интервалах между гибелью тех или иных генераций клеток. В начале нагула это, по-видимому, определяется относительно медленным достижением ооцитами того размера, при котором они подвергаются дегенерации. В конце нагула увеличение интервала между гибелью ооцитов разных генераций, вероятно, связано с изменением состояния яичников, что проявляется в возможности более продолжительного роста ооцитов и достижении ими больших размеров. Однако даже в конце нагула самок часть ооцитов, достигших величины, которая характерна для конца ППР (диаметр примерно 200 мкм), подвергается резорбции.

Судя по частоте встречаемости разных этапов дегенерации в течение нагула может происходить гибель трех последовательных генераций ооцитов периода превителлогенеза, что связано, очевидно, со становлением после нереста функционального состояния яичника, необходимого для перехода к вителлогенезу. Периодическая дегенерация ооцитов протоплазматического роста во время нагула у сардины не нарушает процесса размножения и не препятствует осуществлению оогенеза. Важно отметить, что дегенерации подвергается сравнительно небольшая группа ооцитов (не более 5%) и одновременно идет периодическое пополнение фонда ооцитов.

Вместе с тем, по-видимому, не всегда такая элиминация последовательно образующихся генераций превителлогенных ооцитов оказывается естественным этапом межнерестовой паузы половых желез сардины. По крайней мере в двух случаях затяжной процесс их дегенерации может приводить к снижению репродуктивного потенциала нерестовой популяции. Так, во время нерестового сезона встречаются самки сардины с половыми железами в далеком от зрелости состоянии. Среди этих рыб преобладали крупные особи (84% от общего количества не участвующих в нересте) с яичниками во II–III и I–II стадиях зрелости. У 30% из них обнаруживались скопления клеток, содержащих липофусцин, которые можно рассматривать как следы завершившейся дегенерации ооцитов, не выметанных в ходе предыдущего нерестового сезона. Примерно у

половины таких рыб (47%) наблюдали дегенерацию ооцитов конца ППР и фазы вакуолизации ПТР. У крупных самок, по-видимому, это была повторная дегенерация. Она задерживает переход яичника в следующую стадию зрелости. Не исключено, что некоторые самки на длительное время задерживаются в таком состоянии, выходя из нормального ритма полового цикла. Они составляют часть рыб, имеющих во время нерестового сезона яичники I-II стадии зрелости. Таким образом, возникшие нарушения могут выходить за пределы одного полового цикла, исключая участие особи в нескольких нерестовых сезонах. Если нет благоприятных условий для нагула и размножения, очевидно, оказывается выгоднее задержка на ранних стадиях созревания, чем срыв нереста и дегенерация наполненных желтком ооцитов. У мелких особей процесс дегенерации захватывал все ооциты фазы вакуолизации и ооциты старших групп резервного фонда. В подобных случаях у части рыб в поколении, вероятно, происходила задержка наступления половозрелости.

Изменение структуры резервного фонда ооцитов в период нагула сардины

Чтобы выяснить, в каком состоянии находится яичник сардины перед началом формирования нерестового фонда ооцитов, был исследован состав половых клеток в гонадах самок, выловленных в феврале (табл. 12). Ооцитов диаметром 140–189 мкм было очень мало, поэтому они были объединены в одну группу, которая включала ооциты со светлой цитоплазмой. Была также выделена группа ооцитов переходного состояния от прото- к трофоплазматическому росту диаметром 190–199 мкм. У всех самок самыми многочисленными были три младшие группы половых клеток. Ооцитов диаметром более 200 мкм было мало, так как формирование фонда для вымета только началось. Очень важны для понимания процесса пополнения и расходования резервного фонда малое количество ооцитов переходного состояния и группы ооцитов со светлой цитоплазмой. Это свидетельствует в пользу того, что накопление ооцитов для очередного нереста в пределах резервного фонда проходит на ранних стадиях протоплазматического роста. В дальнейшем при формировании нерестового фонда, очевидно, ооциты быстро проходят завершающие этапы протоплазматического роста. В результате II стадия зрелости гонад в половом цикле сардины может отсутствовать или быть очень скоротечной.

Таблица 12. Состав ооцитов в яичниках I-II стадии зрелости у сардины в начале нерестового сезона

Номер рыбы	Количество (%) ооцитов размерных групп, мкм								
	20-39	40-59	60-79	80-89	100-119	120-139	140-189	190-199	> 200
1	23,3	17,8	33,6	13,8	3,6	1,9	4,4	1,6	0
2	6,0	25,0	19,0	0	23,0	15,0	2,0	1,0	9,0
3	5,1	0	12,7	26,3	20,3	20,3	11,9	0	3,4
4	24,5	4,7	12,3	0	29,2	16,0	7,6	0	5,7
5	26,4	25,2	15,6	0	0	18,8	6,6	0	7,4

В связи с перманентной дегенерацией превителлогенных ооцитов было важно выяснить, в какой мере резорбция ооцитов старшей генерации определяет общий уровень развития половых желез сардины в период нагула. Общепринятым показателем уровня развития гонад считается гонадосоматический индекс. Чтобы исключить влияние на вариации значений этого показателя степени наполнения пищей желудка и кишечника, массу гонад относили не к массе тела, а к длине рыб. Для сравнительного анализа были использованы собранные в апреле 1987 г. гонады I-II стадии зрелости половозрелых самок длиной 18-22 см (табл. 13).

Таблица 13. Соотношение самок с разным уровнем развития гонад I-II стадии зрелости

Относительная масса гонад, мг/см	Количество самок с ооцитами диаметром, мкм				
	100	114	130	160	200
8,7	1	0	0	0	0
10-12,9	4	2	0	0	0
13-15,9	4	4	0	0	0
16-18,9	3	3	2	0	0
19-21,9	2	5	3	0	0
22-24,9	0	0	1	1	0
25-27,9	0	0	2	2	0
29,0	0	0	0	1	0
34,4	0	0	0	0	1

Оказалось, что гонады с большей относительной массой содержат более крупные ооциты старшей генерации. Однако у крупных рыб (длиной тела более 22 см) относительная масса гонад в большинстве случаев была высокой независимо от размеров ооцитов

старшей группы. Так, у одних самок — с диаметром самых крупных ооцитов до 130 мкм, этот индекс варьировал от 19,1 до 29,8 мг/см, а у других — с ооцитами диаметром более 130 мкм, его величина колебалась от 22,7 до 39,3 мг/см. Эти данные были дополнены анализом изменения относительной массы гонад в ходе нагульной миграции сардины (табл. 14).

Таблица 14. Количество самок сардины с длиной тела менее 22 см в период нагула

Год, месяц	Относительная масса гонад, мг/см								
	8,7	10-12,9	13-15,9	16-18,9	19-21,9	22-24,9	25-27,9	28-30,9	34,0
1986									
VII	2	2	2	1	0	0	0	0	0
VIII	0	4	4	2	2	1	0	1	0
IX	1	2	2	3	2	1	0	0	0
X	0	2	2	4	1	2	0	0	0
XI	0	0	0	1	1	2	0	0	0
1987									
VII	1	6	8	8	10	1	2	1	1
IX	1	7	9	12	3	0	0	0	0
X	0	2	3	1	1	1	0	0	0

В течение июля–ноября в каждый из моментов наблюдения встречались самки с разными значениями относительной массы гонад, но на всем протяжении сбора материала диапазон вариации этого показателя оставался одинаковым (от 8,7 до 39,4) и не было отмечено тенденции увеличения его значений.

В связи с этим следует признать, что на величину индекса гонад может влиять несколько факторов: протоплазматический рост ооцитов, периодическая дегенерация наиболее продвинутых из них и общее увеличение резервного фонда половых клеток.

Количественный анализ резервного фонда ооцитов

При количественном анализе резервного фонда к старшей группе были отнесены ооциты с диаметром 89 мкм и выше, которые в ходе развития могут подвергаться дегенерации. Вторая группа ооцитов, учитываемых при количественном анализе, имела диаметр от 41 до 88 мкм. Количество более мелких ооцитов во внимание не принимали, так как для них характерно неравномерное распределение в яичнике, связанное с тем, что их появлению предшествует

образование больших гнезд митотически делящихся гоний. Наряду со значительным расхождением результатов, установлено существование обратной зависимости величины резервного фонда от количества ооцитов старшей группы (табл. 15). Эта зависимость более отчетливо проявляется при низкой относительной массе гонад. Для выявления различий в величине резервного фонда ооцитов у разновозрастных самок сардины были проведены подсчеты абсолютного числа половых клеток у двух групп рыб, выловленных в период нагула (табл. 16).

Таблица 15. Относительная величина резервного фонда ооцитов у сардины

Дата вылова	Номер рыбы	Длина тела, см	Количество ооцитов диаметром 89–160 мкм, %	Относительная масса гонад, мг/см	Относительное количество ооцитов, тыс./см
30.07.86	1	20,0	11,6	12,5	15,7
31.08.86	2	20,3	26,3	14,8	7,8
	3	20,3	21,2	17,5	12,7
	4	24,3	42,8	29,6	15,3
	5	20,1	18,7	7,7	10,7
17.09.86	6	20,0	13,4	10,5	12,5
	7	22,5	13,3	10,2	4,5
7.10.86	8	20,2	11,1	15,2	23,4
	9	20,5	14,4	12,7	9,7
	10	21,2	14,1	16,4	11,7
5.10.86	11	23,5	12,4	17,3	15,1
7.10.86	12	23,5	14,2	21,2	20,0
3.11.86	13	23,4	25,3	23,6	11,8
10.11.86	14	22,2	54,0	34,5	13,4

Как и следовало ожидать, количество ооцитов различных возрастных групп было больше у более крупных самок; в среднем у них в 1,4 раза была выше относительная величина резервного фонда. У рыб длиной 20,0–20,7 см индивидуальные различия РФО были обусловлены в основном численностью мелких ооцитов (диаметром менее 90 мкм). У более крупных рыб (23,4–23,5 см), кроме того, большой вклад в индивидуальные вариации РФО вносили ооциты старшей группы (крупнее 90 мкм). В этой группе к концу нагула появлялись самки, у которых относительная масса гонад, а также абсолютное и относительное количество резервных ооцитов были за-

Таблица 16. Количественная характеристика резервного фонда ооцитов у самок сардины с различной относительной массой гонад в период нагула

Дата	Но- мер рыбы	Длина, см	Масса гонад, мг/ см	Количество превителлогенных ооцитов			
				диаметром		всего	
				> 90 мкм	< 90 мкм	тыс.	тыс./см
31.08	1	20,4	14,7	64,6	177,4	242	11,9
	2	20,3	17,5	68,9	211,1	280	13,8
8.09	3	20,0	16,5	80,5	358,5	439	22,0
24.09	4	20,7	15,7	59,3	386,7	446	21,5
	5	21,6	19,1	90,0	255,0	345	16,0
3.10	6	20,0	15,6	48,2	238,8	287	14,4
7.10	7	20,2	15,2	46,5	376,5	423	20,9
9.09	8	24,3	28,4	178,5	597,5	776	31,9
3.09	9	23,5	35,3	345,7	481,3	827	35,2
5.10	10	23,5	17,3	71,8	343,2	415	17,7
7.10	11	23,5	21,2	118,4	703,6	822	34,9
3.11	12	23,4	23,6	75,8	401,2	477	20,4

метно выше, чем у других исследованных особей: 770–820 тыс. и 32–35 тыс./см против 345–480 тыс. и 16,0–20,4 тыс./см соответственно. Возможно, эти самки находились в состоянии, предшествующем началу нового полового цикла, когда очередное пополнение фонда ооцитов не сопровождалось их дегенерацией. У других рыб, наоборот, объем РФО оставался минимальным (240 тыс.; 11,9 тыс./см). Можно предположить, что такое состояние яичников отражает их низкую функциональную активность и свидетельствует о неготовности гонад (и самок) к началу нового вителлогенного цикла.

Для проверки предположения о том, что будущий нерестовый фонд у самок сардины закладывается в период нагула, были проведены подсчеты абсолютной численности половых клеток нерестового и резервного фондов у рыб сходных размеров, находящихся в преднерестовом состоянии (табл. 17).

У близких к нересту более крупных рыб с длиной тела 22,0–22,6 см (табл. 17, № № 3, 4) абсолютные и относительные величины общего фонда ооцитов варьировали соответственно в пределах 338–948 тыс. и 15,4–42,0 тыс./см. В период нагула сходные величины этих показателей были обнаружены у некоторых рыб (табл. 16, № № 8–12): 415–827 тыс. и 17,7–35,2 тыс./см соответственно. Таким

Таблица 17. Количество ооцитов в яичниках IV стадии зрелости у дальневосточной сардины

Но- мер ры- бы	Длина тела, см	Количество половых клеток, тыс.				Относи- тельная величина фонда, тыс./см
		первой порции	периода трофоплаз- матиче- ского роста	периода протоплаз- матиче- ского роста	всего	
1	22,0	19,1	54,4	373,8	428,2	19,5
2	20,5	22,8	61,8	383,0	444,8	21,7
3	22,0	20,3	46,9	290,9	337,8	15,4
4	22,6	27,4	73,9	874,3	948,2	42,0

образом, в течение периода нагула фонд ооцитов у сардины, подвергаясь периодическим сокращениям, в отдельные моменты может достигать величины, характерной для созревающих самок.

Как видно (табл. 17), у самки № 2 с длиной тела 20,5 см в яичнике IV стадии зрелости абсолютная величина общего фонда ооцитов составила 444,8 тыс., относительная — 21,7 тыс./см. У близких по размерам (20,0–20,7 см) нагуливающих самок сардины (табл. 13, № № 3, 5, 7) наблюдались сходные значения этих показателей (объем резервного фонда 423–446 тыс.; относительная численность преви-теллогенных ооцитов — 20,9–22,0 тыс. шт./см).

Сопоставление полученных данных дало возможность установить показатели, коррелирующие с величиной резервного фонда: 1) относительное число ооцитов старшей генерации; 2) относительная масса гонад к длине рыбы (масса гонад/длина рыбы).

2.4.3 Становление и динамика нерестового фонда ооцитов

Особенности формирования нерестового фонда у сардины

Для анализа использовали материалы, собранные в феврале—июне в районе промысла с координатами 136–140° с. ш. и 32–33° в. д. в годы стабильно высокой и быстро уменьшающейся численности сардины. В гонадах самок IV стадии зрелости находились ооциты всех фаз ПТР, но в большинстве случаев наиболее многочисленными были ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы, т. е. начальных этапов ПТР.

В связи с этим может показаться, что между ооцитами резервного фонда и ооцитами, предназначенными к вымету в ходе предсто-

ящего нерестового сезона, не существует разрыва (хиатуса). Поэтому, если судить только по составу ооцитов ПТР в яичнике IV стадии зрелости, согласно общепринятой классификации Геттинга (Gotting, 1961) сардину следовало бы отнести к группе рыб с непрерывным типом созревания ооцитов. Однако при гистологическом анализе яичников оказалось, что предназначенные для нереста ооциты очень четко обособлены. В ходе созревания не происходит пополнения этого фонда клеток. У сардины прерывистый тип созревания ооцитов обеспечивается особенностями формирования РФО. Как было показано выше, немногочисленные ооциты конца ППР (не более 3%), встречающиеся в яичниках IV стадии зрелости, не участвуют в пополнении фонда созревающих ооцитов и не сохраняются до нового цикла. Подтверждением этому служит частое обнаружение у крупных самок в самом начале периода нагула дегенерации ооцитов конца протоплазматического роста, которая приводит к переходу гонад в I-II стадию зрелости. Это означает, что у сардины в яичнике IV стадии зрелости завершено обособление ооцитов, предназначенных для вымета. Происходит это не столько вследствие прекращения вступления ооцитов резервного фонда в ПТР, как это обычно имеет место у других рыб, а в результате замедления развития ооцитов на ранних этапах протоплазматического роста, которое приводит к сокращению количества ооцитов завершающих этапов этого периода. Таким образом, величина фонда ооцитов, предназначенных для вымета, первоначально определяется на самых ранних этапах превителлогенеза, вторично она может изменяться на более поздних этапах этого периода вследствие дегенерации части ооцитов до их вступления в ПТР. Вследствие разных сроков формирования фонда ооцитов для вымета и резервного фонда можно легко разграничивать эти ооциты при определении плодовитости. Независимо от колебаний величины нерестового фонда у отдельных самок он во всех случаях составляет лишь небольшую часть общего числа ооцитов в яичниках IV стадии зрелости (см. табл. 8).

При гистологическом анализе яичников IV стадии зрелости у дальневосточной сардины было установлено, что динамика развития ооцитов ПТР неодинакова у разных особей. У некоторых самок наблюдается четкое разделение между ооцитами фазы вакуолизации и конца вителлогенеза (табл. 18, № № 6-8). Ооцитов промежуточного состояния в яичниках мало. У большинства же самок нет такого резкого разделения крайних фаз ПТР, хотя ооциты промежуточной фазы также представляют малочисленную группу. Уве-

Таблица 18. Состав ооцитов периода вителлогенеза в яичниках IV стадии зрелости у крупных самок дальневосточной сардины

Номер рыбы	Длина тела, см	Количество ооцитов, %		
		фазы вакуолизации	фазы накопления желтка	конца вителлогенеза
1	22,5	51,2	9,4	39,4
2	22,0	50,6	14,3	35,1
3	20,5	39,1	24,1	36,8
4	22,4	46,2	12,1	41,7
5	22,0	35,4	21,4	43,2
6	22,6	60,7	2,2	37,1
7	20,5	52,1	5,3	42,6
8	21,5	27,8	6,8	65,4
Среднее		45,4 ± 3,75	11,9 ± 2,72	42,7 ± 3,41

личение количества ооцитов в этой группе происходит при переходе старшей генерации ооцитов к созреванию. Таким образом, группа ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы, очевидно, включает не только клетки, формирующие третью порцию икры, но отчасти и те, что формируют вторую. При нормальном ходе развития ооцитов ПТР формируются три порции икры, объем которых, по-видимому, в большинстве случаев примерно одинаков. У дальневосточной сардины по сравнению с сардиной юго-западного побережья Африки можно отметить более раннее начало формирования второй порции икры. У последней это происходит не в ходе созревания ооцитов первой порции, а после их вымета (Le Clus, 1979).

Формы и последствия дегенерации вителлогенных ооцитов

У дальневосточной сардины на ранних вителлогенных стадиях развития яичников нарушение процесса оогенеза в большинстве случаев наблюдалось при переходе из II в III стадию зрелости, реже — в ранней III. Так, во время нерестового сезона наряду с самками, имевшими яичники в IV стадии зрелости, обнаруживались крупные самки с яичниками во II–III и III стадиях зрелости. Примерно у половины (47%) исследованных самок такого состояния (78 экз.) наблюдалась дегенерация ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы. Дегенерация могла захватывать ооциты начала этой фа-

зы (рис. 10, а) или отдельные ооциты, которые, развиваясь быстрее других, дальше зашли в процессе формирования кортикальных вакуолей. В результате полной гибели всех ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы яичники этих рыб переходили в состояние II стадии зрелости. При этом в процесс затяжной дегенерации вовлекались сначала близкие к завершению протоплазматического роста половые клетки, а потом и все более мелкие превителлогенные ооциты диаметром до 100–130 мкм. В результате уровень развития гонад снижался до I–II стадии зрелости, и в связи с пропуском очередного нерестового сезона нарушался половой цикл самок. На протяжении всего нерестового периода среди готовых к нересту самок (IV стадии зрелости) было значительное количество производителей, в яичниках которых шли процессы дегенерации желтковых ооцитов (табл. 19).

Таблица 19. Встречаемость самок дальневосточной сардины с дегенерацией желтковых ооцитов в яичниках IV стадии зрелости

Год	Месяц	Количество рыб	Длина тела, см	Количество рыб с дегенерацией ооцитов	
				экз.	%
1980	II	29	22,0–23,7	6	20,7
	IV, V	37	19,0–24,5	18	48,6
1981	V, VI	38	20,5–24,4	30	78,8
1982	IV–VI	19	19,8–24,2	12	63,1
1984	III	40	18,6–25,5	3	7,5
1985	V	50	20,6–23,0	48	96,0
1988	II	25	21,2–24,5	15	60,0
	III	24	20,8–23,3	16	66,0

Характерно, что встречаемость рыб с такими нарушениями вителлогенеза последовательно возрастала за период наблюдений (1980–1988 гг.). В 1985–1988 гг. по сравнению с предшествующим временем дегенерация ооцитов стала встречаться в более ранние сроки и в большем объеме. В феврале–марте дегенерация ооцитов была выявлена у 60–63% самок. В прежние годы самок с дегенерацией желтковых ооцитов в основном находили в пробах, собранных в мае–июне, т. е. в конце сезона размножения.

О влиянии дегенерации ооцитов ПТР на структуру нерестового

фонда в яичниках IV стадии зрелости можно судить, если сравнить данные, приведенные в табл. 18 и 20. В результате атрезии фолликулов основной сдвиг в процентном соотношении половых клеток происходил в группах завершивших вителлогенез ооцитов (сокращение около 10%) и ооцитов, находящихся в фазе вакуолизации (сокращение на 8%). Менее других уменьшалась относительная численность (на срезе) ооцитов, находящихся в состоянии активного желтконоакпления. При массовой дегенерации наиболее часто наблюдалась гибель ооцитов конца периода вителлогенеза, входящих в состав первой порции.

Таблица 20. Состав ооцитов периода трофоплазматического роста при частичной их дегенерации в яичниках IV стадии зрелости у дальневосточной сардины

Номер рыбы	Годы, месяцы	Длина тела, см	Количество ооцитов, %			
			в фазы вакуолизации	фазы накопления желтка	конца вителлогенеза	состояния дегенерации
1	1980, II	23,7	40,6	4,7	24,0	34,7
2	1981, V	20,5	29,4	10,5	42,9	17,2
3		21,8	31,2	10,9	38,8	19,1
4		1982, IV	24,0	34,7	9,9	39,9
5	1982, V	24,2	48,3	9,8	10,8	31,1
6		22,2	32,0	12,1	38,9	17,0
7	1983, IV	23,5	43,3	14,2	34,2	8,3
Среднее			37,1±2,68	10,3± 1,10	32,8±4,33	19,8±3,13

Объем дегенерации был различным. Иногда она затрагивала только часть ооцитов первой порции, вызывая ее сокращение, а также ускорение развития ооцитов более ранних фаз желтконоакпления (рис. 10, б). В некоторых случаях дегенерировала большая часть ооцитов первой порции (рис. 10, в). Гибель части или даже всех ооцитов первой порции не препятствовала созреванию сохранившихся ооцитов, что позволяло самкам участвовать в нересте. Об этом свидетельствовали атретические фолликулы в яичниках IV и IV-V стадий зрелости. Реже дегенерация распространялась на ооциты второй (рис. 10, г) и третьей порции. У некоторых самок наблюдалась тотальная дегенерация ооцитов первой и третьей порций при продолжающемся нормальном развитии ооцитов второй порции (рис. 10, д). Если после массовой дегенерации ооцитов

периода вителлогенеза яичники переходили в III стадию зрелости, то было трудно определить, будут ли такие самки участвовать в нересте. При распространении процесса дегенерации на следующие порции часть самок, очевидно, прекращала нерест. В связи с этим можно ожидать, что при элиминации всех предназначенных для вымета ооцитов должно произойти нарушение полового цикла. Действительно, как уже отмечалось выше, во время нерестового сезона встречаются (яловые) самки с половыми железами в далеком от зрелости состоянии. Среди этих самок преобладали крупные особи (84% от общего количества не участвующих в нересте), с яичниками не только в III, II-III, но даже в I-II стадиях зрелости. У многих из них (29%) в яичниках обнаруживали скопления клеток, содержащих липофусцин, которые можно рассматривать как следы завершившейся дегенерации ооцитов, не выметанных в ходе предыдущего нерестового сезона.

Другие нарушения в развитии гонад у самок сардины

У рыб наряду с принимающими массовый характер нарушениями прото- и трофоплазматического роста ооцитов встречались и другие, более редкие, но несомненно представляющие исследовательский интерес нарушения гамето- и гонадогенеза. В ряде случаев у созревающих самок сардины (V стадии зрелости) на анимальном полюсе ооцитов вместо фигур мейотических делений были видны многочисленные цитастеры (см. рис. 7, *г*). Такая картина, как известно, наблюдается при массовом нарушении созревания ооцитов рыб при перезревании икры, неблагоприятных условиях для нереста или экстремальных воздействиях, например при гормональной передозировке в практике искусственного рыбозаведения. Во многих случаях фигуры мейотических делений в ооцитах сардины не удавалось найти, несмотря на анализ всех (150-200) серийных срезов анимального полюса яйцеклеток. Масштабы нарушений процесса созревания у сардины трудно оценить ввиду особой трудоемкости подобных исследований.

Фактами, свидетельствующими о своего рода лабильности механизмов гормональной регуляции гонадогенеза у сардины, могут служить неоднократные случаи поимки интерсексуальных особей. Гонады таких рыб содержали элементы мужской и женской генеративной ткани (рис. 11, *а*). Женская генеративная ткань в основном была представлена ооцитами периода премейотических преоб-

разований ядра (рис. 11, б). Среди этих клеток встречались также единичные ооциты периодов протоплазматического и начала трофоплазматического роста, часть из них дегенерировала. Мужская генеративная ткань состояла главным образом из сперматогониев разных генераций в виде плотных скоплений, окруженных соединительной тканью (рис. 11, в). Встречались также крупные клетки, напоминающие первичные сперматогонии. Судя по размерам и картинам синапсиса в мужской ткани могли находиться сперматоциты I порядка.

У половозрелых особей сардины в яичниках нередко встречались паразитические организмы. У отдельных особей они заполняли всю половую железу (рис. 11, г). Тем не менее не было выявлено тесной связи между присутствием паразитов и массовой дегенерацией ооцитов.

* * *

На основании полученных данных складываются следующие представления об основных особенностях функции половых желез дальневосточной сардины. Закладка будущего нерестового фонда происходит в период нагула на самых ранних этапах протоплазматического роста ооцитов. По окончании нагульной миграции и в связи с изменившимся физиологическим состоянием самок резко ускоряется протоплазматический рост ооцитов и их вступление в вителлогенез. Именно поэтому II стадия зрелости гонад настолько быстротечна, что не поддается регистрации.

Накопление относительно малой массы трофических включений успеваает завершиться к концу зимовки. Одновременное замедление начального протоплазматического роста ооцитов новой генерации приводит к четкому разобщению нерестового и резервного фондов ооцитов. В период размножения рыб не происходит пополнения нерестового фонда, поэтому индивидуальную плодовитость можно оценить при анализе яичников IV стадии зрелости.

Для дальневосточной сардины характерны вариации в прерывистой асинхронности вителлогенеза, связанные с индивидуальными различиями в сроках формирования второй порции икры из фонда ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы. В норме у сардины формируются три сходные по численности порции икры, но в результате процесса дегенерации ооцитов на разных этапах ви-

теллогенеза их число может сокращаться до двух или даже до одной порции. Трехпорционное икрOMETание дальневосточной сардины было установлено и в ходе полевых исследований (Жигалин, Свирский, 1985). У сардины юго-западного побережья Африки реализуется по крайней мере две порции, судьба третьей порции ооцитов не ясна (Le Clus, 1979). Калифорнийская сардина выметывает одну или две порции икры, а остальные подвергаются дегенерации (Clark, 1934). На протяжении 80-х годов частота нарушений в созревании гонад у самок сардины существенно нарастала.

Пропуски нереста возможны при тотальной дегенерации вителлогенных ооцитов, при затянувшейся дегенерации превителлогенных ооцитов и задержке яичников в состоянии I-II стадии зрелости. В случае выхода самок из ритма полового цикла возможны пропуски несколько сезонов размножения. По той же причине у впервые созревающих самок может происходить удлинение сроков наступления половозрелости.

3. ЯПОНСКИЙ АНЧОУС (*ENGRAULIS JAPANICUS*)

3.1. КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ О БИОЛОГИИ И ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ

Экология, районы обитания, миграционные циклы и спектры питания японского анчоуса и дальневосточной сардины во многом совпадают (Новиков, Свирский, 1987). Нерестилища японского анчоуса *Engraulis japonicus* (Schlegel) располагаются вдоль юго-восточного побережья Японских островов, в основном южнее 35–36° с.ш. Из четырех видов-пелагофилов только анчоус способен нереститься в опресненных заливах и бухтах, т.е. в зонах пониженных скоростей течения. Именно поэтому личинки анчоуса редко оказываются в совместной «области выноса» (см. рис. 1). Однако недавно был описан случай нереста анчоуса с июня по август (Mihara, 2000) в субарктических водах к юго-востоку от о. Хоккайдо (40–41° с.ш.). Многопорционный, растянутый с апреля по октябрь нерест анчоуса проходит при температуре 12–24 °С, оптимальной считается температура 11–16 °С. Абсолютная плодовитость самок изменяется от 3800 икринок весной до 10 500 икринок летом (Tsuguta, Hirose, 1989). По другим данным (Расс, 1949) максимальная плодовитость самок может составлять 35 000 икринок. У анчоуса икра пелагическая, прозрачная, эллипсоидной формы: 1,4×0,6 мм, величина икринок изменяется в обратной зависимости от температуры. Эмбриональное развитие при 20 °С идет три дня. Половозрелость наступает в возрасте 1+ при длине 12–13 см и массе 17–25 г. В уловах встречаются рыбы длиной до 16 см и массой до 40 г.

Для японского анчоуса характерен пульсирующий режим изменения популяционной структуры, что позволяет поддерживать стабильность вида в целом. Эта адаптивная гибкость отражается в соотношении локальных и сезонных группировок, различающихся размерно-возрастными и репродуктивными показателями. В годы высокой численности анчоуса, когда происходит объединение всех популяций, преобладают весеннерестующие группировки. Они состоят из более крупных рыб, размножающихся при относительно низкой температуре на шельфе и банках и совершающих протяженные миграции. Снижение численности анчоуса приводит к резкому сокращению его распределения и преобладанию узко локальных, летнерестующих (при более высокой температуре)

группировок относительно мелких рыб, размножающихся только в пределах бухт и заливов и не совершающих отдаленных миграций (Беляев, 2000).

Биомасса нерестовой части популяции за последние двадцать лет изменялась в 25 раз, а величина промысловых уловов в 3–4 раза (см. рис. 3); это намного меньше, чем у сардины (400 раз). Начиная с середины 80-х годов сроки и интенсивность нереста анчоуса стали смещаться в сторону весеннего воспроизводства. К началу 90-х годов его икра и личинки составили основу уловов в ихтиопланктоне (Беляев и др., 1991; Belayev, Ivanov, 1999). Образуя плотные скопления в зоне Курошио, анчоус со временем занял лидирующее положение в уловах тралового флота.

3.2. РАЗВИТИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК И ЖЕЛЕЗ У САМОК АНЧОУСА

3.2.1. Периодизация оогенеза

Как и у других рыб, у анчоуса оогенез может быть разделен на пять периодов. Каждый из них отличается своеобразием морфофункциональных изменений половых клеток, в основе которых лежат различия в содержании и механизмах регуляции идущих в них процессов.

Оогониальный период

Оогонии локализуются вблизи оболочки яичника; границы клеток нечеткие, ядро округлое или овальное, светлое, хромосомы в виде плотных телец прижаты к кариолемме, крупное ядрышко часто лежит эксцентрично, вокруг ядра узкий ободок светлой цитоплазмы. Диаметр оогоний 10–12 мкм, ядер 8–10 мкм (рис. 12, а).

Период премейотических преобразований

Ооциты ранней профазы мейоза сравнительно редко встречаются на срезах яичников анчоуса. Вероятно, это связано с быстротечностью явлений синапсиса, их приуроченностью к определенному этапу полового цикла и быстро проходящему постнерестовому состоянию половых желез. Из всех стадий премейоза чаще других встречаются стадии пахитены и диплотены. Небольшие группы таких клеток (от 5 до 12) располагались обычно на самой периферии,

под оболочкой гонады. По контрасту с более развитыми ооцитами их цитоплазма и ядра светлые; интенсивно окрашиваются гематоксилиновым лаком «клубок» хромосом и гетерохроматиновое ядрышко, формирующееся на стадии зиготены и пахитены (рис. 12, б). На стадии ранней диплотены ооциты обычно имеют овальную форму, их малый и большой диаметр равны 14 и 20 мкм, ядер — 10 и 14 мкм. Заметное количество премейоцитов содержится в яичниках неполовозрелых самок, близких к зрелости и отнерестовавших рыб. Такие клетки не встречаются на всем протяжении вителлогенного цикла гонад, т. е. можно заключить, что в это время не происходит пополнения резервного фонда ооцитов.

Период протоплазматического роста

По характерным морфологическим признакам удавалось дифференцировать ооциты трех ступеней превителлогенеза.

I ступень — начало протоплазматического роста. На срезах гонад клетки данной фазы чаще всего неправильной формы, у них неравномерно и весьма интенсивно окрашенная цитоплазма, овальные или округлые светлые ядра, в которых насчитывается несколько мелких пристенно расположенных ядрышек (рис. 12, в). Близкие к максимальным размеры ооцитов данной фазы развития 45–60 мкм, их ядер — 25–40 мкм.

II ступень — гетерохромности цитоплазмы. Ооциты этой ступени, как правило, овальные или удлинённые, их цитоплазма расслаивается на светлую перинуклеарную и более интенсивно окрашивающуюся периферическую зону. Ядро овальное, светлое, содержит одно-два крупных интенсивно окрашенных ядрышка (10–12 мкм). Наибольшие размеры ооцитов, находящихся в таком состоянии, — 50 × 70 мкм, ядер — 35 × 40 мкм (рис. 12, г).

III ступень — формирование периферического кольца. Половые клетки приобретают округлую или овальную форму, уменьшается интенсивность окраски цитоплазмы, только вокруг ядра и на периферии ооцита остается узкий слой («периферическое кольцо») темной цитоплазмы (рис. 12, д). В светлом округлом ядре ооцита располагалось пристенно от 10 до 30 мелких светлоокрашенных ядрышек. Предельные размеры таких ооцитов 70 × 100 мкм, их ядер 40 × 60 мкм. Важно отметить, что в летний период структуры в виде «периферического кольца» не выявлялись в цитоплазме ооцитов анчоуса. Но и в этом случае заключительную фазу про-

топлазматического роста ооцитов можно уверенно идентифицировать, используя другой четкий морфологический признак — появление в ядре клеток вместо одного-двух крупных ядрышек множества мелких ядрышек, прижатых к ядерной мембране.

Период трофоплазматического роста

Фаза вакуолизации цитоплазмы. Ооциты имеют округлую форму и более светлую цитоплазму; она интенсивно окрашивается только в околоядерной области. На периферии некоторых клеток диаметром 90–110 мкм (ядро 45–50 мкм) формируется полный ряд кортикальных альвеол. При увеличении размеров до 130–145 мкм (ядро 50–60 мкм) ооциты приобретают овальную форму, а ряды кортикальных альвеол (диаметром от 1 до 5 мкм) доходят до середины цитоплазмы (рис. 13, а). В некоторых случаях в клетках со средним диаметром 180 мкм кортикальные альвеолы успевают достичь области темной перинуклеарной цитоплазмы до начала вителлогенеза; такие ооциты имели овальную или уплощенную форму (рис. 13, б). На этой фазе развития становятся заметными собственная и фолликулярная оболочки ооцита. Ядра клеток светлые, имеют неровный контур, иногда в них были видны немногочисленные расположенные вплотную к ядерной мембране мельчайшие зерна хроматина.

Фаза накопления мелкозернистого желтка. Отложение первых мелких (1–3 мкм) зерен желтка может начинаться сразу после запоздавшего появления первых кортикальных альвеол (диаметр клеток 130 × 220 мкм). Обычно же ацидофильные гранулы желтка появляются среди базофильных кортикальных альвеол в среднем слое цитоплазмы в ооцитах диаметром 150–180 мкм (ядра 40–50 мкм). В дальнейшем эти гранулы откладываются ближе к ядру и в цитоплазме между кортикальными альвеолами. Укрупнение гранул идет от ядра к оболочке ооцита. В клетках диаметром 160 × 230 мкм (ядра 55 × 120 мкм) мелкие зерна желтка заполняли почти всю цитоплазму (рис. 13, в). В светлом ядре ооцитов часто невозможно различить хромосомы и ядрышки.

Фаза интенсивного вителлогенеза. В начале данной фазы развития ооциты имели правильную почти округлую (рис. 13, г), а в конце ее — выраженную эллипсоидную форму. Гранулы желтка заполняют почти всю цитоплазму; их диаметр уменьшается в направлении от ядра к оболочке ооцита (от 8 до 3 мкм); они ацидо-

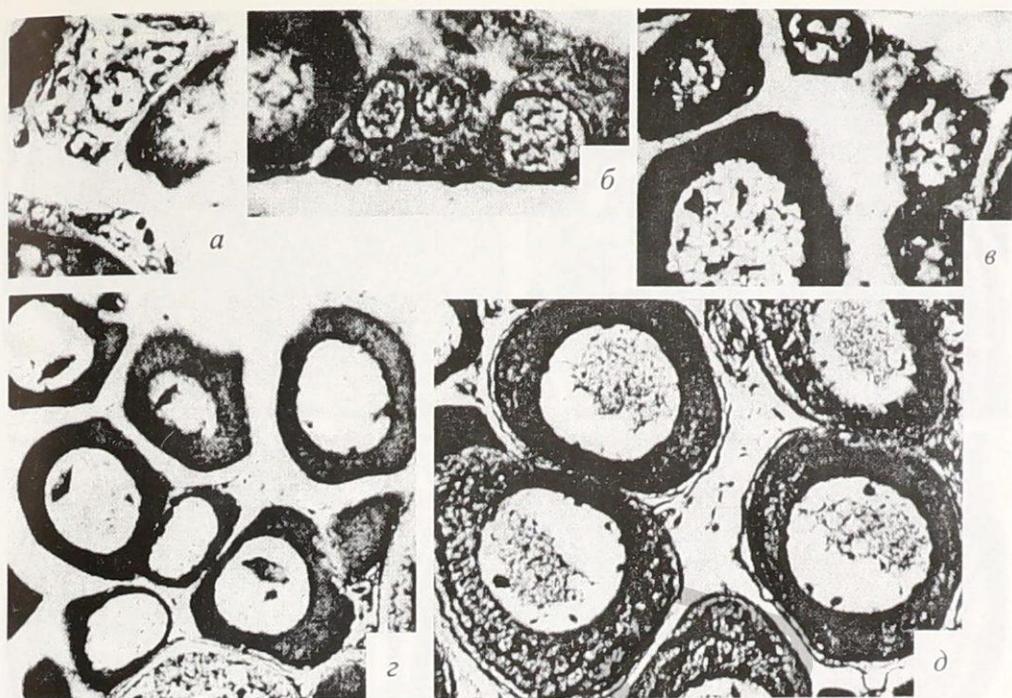


Рис. 12. Довителлогенное развитие половых клеток у самок анчоуса:
a — гнездо гониальных клеток, *б* — ооциты стадий пахитены и ранней
 диплотены, *в-д* — ооциты I, II и III степени периода протоплазматического
 роста; *a, б* — ув. 950х, *в* — ув. 750х, *г, д* — ув., 360х

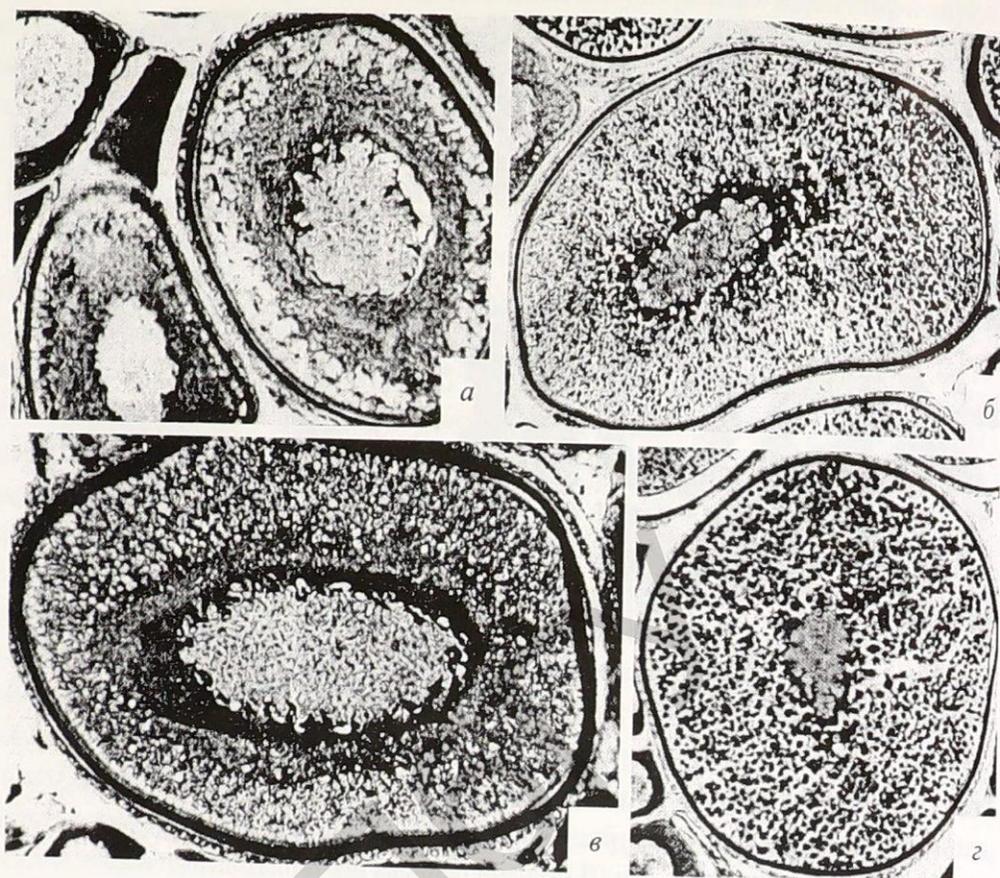


Рис. 13. Ооциты анчоуса периода трофоплазматического роста:
a — начало фазы вакуолизации цитоплазмы, *б* — завершение фазы вакуолизации
 цитоплазмы, *в* — фаза накопления мелкозернистого желтка; *г* — фаза интенсивного
 вителлогенеза; *a-г* — ув. 350х

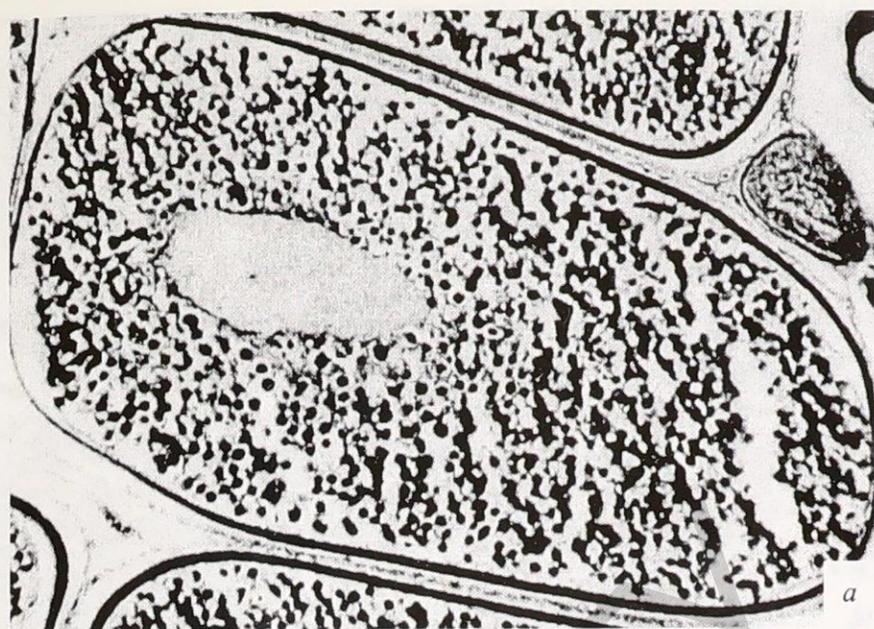


Рис. 14. Ооциты анчоуса в период созревания:

а — фаза поляризации, *б* — фаза гидратации и мейотических делений;
а — ув. 150х, *б* — ув. 100х



Рис. 15. Редукция постовуляторных фолликулов в гонадах анчоуса:
a — I степень, *б* — II, *в* — III, *г* — IV, *д* — V степень; *a*, *в*, *г* — ув. об. 20, ок. 10х,
б — ув. об. 10, ок. 10х, *д* — ув. 90. ок. 10х

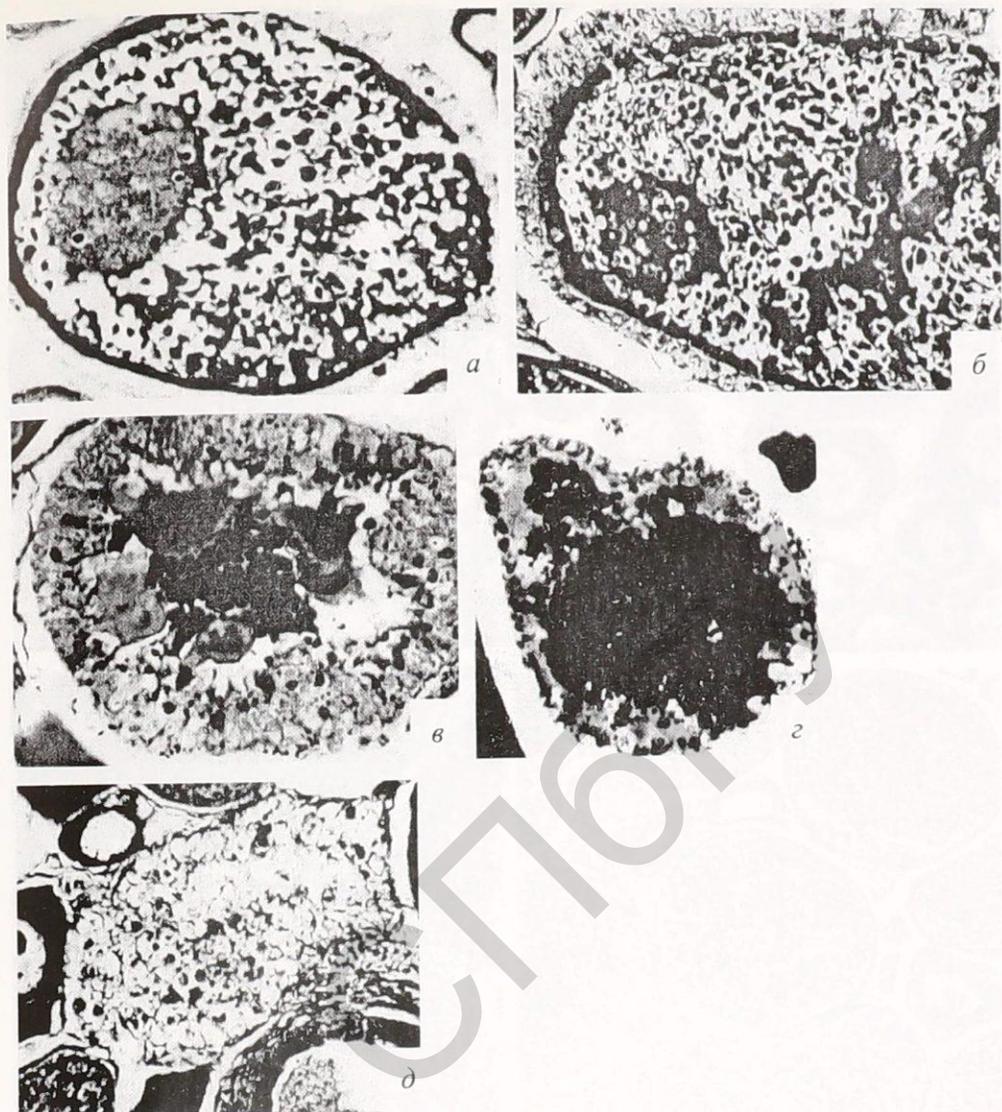


Рис. 16. Этапы атрезии фолликулов у анчоуса:

a — I фаза, *б* — II, *в* — III, *г* — IV, *д* — V фаза; *a-d* — ув. 350х

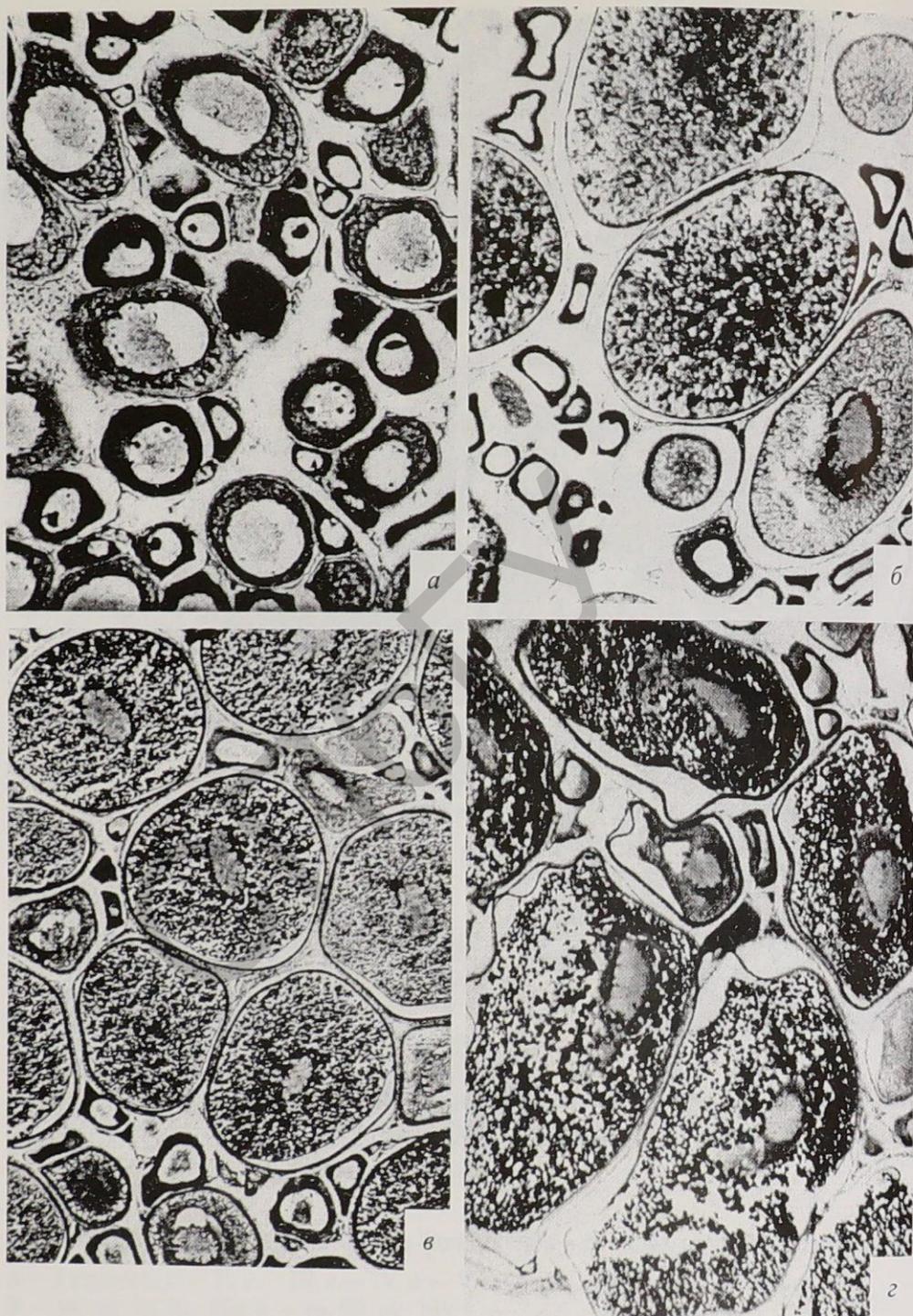


Рис. 17. Состояние гонад самок анчоуса в нерестовый и нагульный период годового цикла:

а — II стадия зрелости, б — III, в — III-IV, г — IV,



Рис. 17 (окончание):
д — VI-III, е — VI-IV стадия
зрелости; а, д — ув. 260х,
б, в, г — ув. 150х, з — ув. 80х

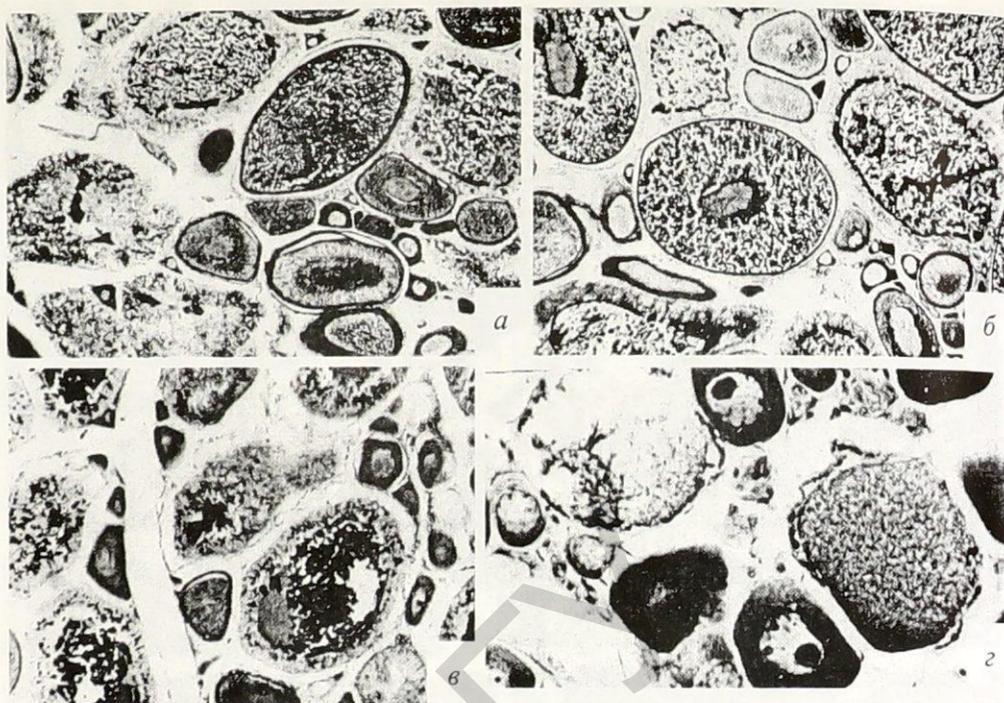


Рис. 18. Нарушения в развитии гонад у самок анчоуса:

а — массовая резорбция предназначенных к вымету ооцитов в яичнике III-IV стадии зрелости, *б* — начало тотальной резорбции желтковых ооцитов в яичнике III стадии зрелости, *в* — фазы резорбции желтковых ооцитов различных генераций, *г* — резорбция завершивших протоплазматический рост ооцитов в гонадах II стадии зрелости; *а, б* — ув. 100х, *в* — ув. 150х, *г* — ув. 350х

фильны, плотно прилегают друг к другу. В периферическом слое цитоплазмы помимо этих гранул имеются также мелкозернистые фракции желтка и небольшое количество (один-два ряда) кортикальных альвеол, содержимое которых имеет базофильную реакцию. Овальное или удлиненное ядро имеет неровный контур; как правило, в нем не видны ни хромосомы, ни ядрышки. Собственная оболочка ооцита утолщена (5–7 мкм), однослойна, без радиальной исчерченности; фолликулярный эпителий высокий (5 мкм), цитоплазма клеток базофильная. В конце фазы наиболее крупные гранулы желтка в центре ооцита начинают сливаться в гомогенные округлые массы; заполненные желтком ооциты имеют размеры от 250 до 300 мкм (ядра 65–100 мкм). Размеры ооцитов, при которых они приобретали эллипсоидную форму, составляли по большой оси 380, а по малой — 260 мкм. Наиболее крупные ооциты данной фазы достигали размеров 320 × 470 мкм.

Период созревания

Фаза поляризации. На этом этапе оогенеза почти прекращается рост ооцита и происходят морфофункциональные изменения его ядра, связанные с подготовкой к созреванию и овуляции. Ооцит имеет сильно вытянутую (эллипсоидную) форму. Происходит миграция зародышевого пузырька к анимальному полюсу клетки; в начале этого движения он приобретает продолговатую серповидную форму и ориентируется так, что его длинная ось оказывается параллельной большой оси ооцита; ядрышки и хромосомы не выявляются (рис. 14, а). При смещении на половину радиуса клетки форма и расположение зародышевого пузырька изменяются: он становится более округлым, а его большая ось располагается перпендикулярно большой оси ооцита. Свободная от желтка цитоплазма также смещается к периферии и располагается между ядром и оболочкой. Полностью поляризованные ооциты с цитоплазмой и ядром, сместившимися под самую оболочку, имеют размеры 280 × 600 мкм, ядро 65 × 100 мкм.

Фаза гидратации и мейотических делений. Происходит оводнение и слияние желточных глобул, диаметр которых может достигать 20–30 мкм. Свободная от желтка цитоплазма локализуется под оболочкой. Ядро как обособленная структура не обнаруживается. Размеры созревающего ооцита 370 × 840 мкм и более (рис. 14, б).

Морфофункциональные основы специфичности репродуктивной функции вида можно понять при сравнении его гамето- и гонадогенеза с такими же процессами у близких по биологии размножения рыб. При сходстве основных процессов превителлогенеза у сардины и анчоуса имелись и некоторые различия, что, отражало, по-видимому, своеобразие метаболизма ооцитов в связи с их подготовкой к накоплению трофических включений.

Так, в отличие от сардины у анчоуса в превителлогенных ооцитах не наблюдалось провизорного отложения липидных включений, не всегда и не столь отчетливо были выражены «желточное ядро» и зоны локализации темноокрашенной цитоплазмы, где, как установлено, находятся центры формирования и концентрации белоксинтезирующих структур ооцита. На определенном этапе протоплазматического роста половых клеток у самок анчоуса происходила временная конденсация ядрышкового материала (в одном-двух крупных ядрышках), чего не встречается в ооцитах сардины. Перед началом вакуолизации цитоплазмы (конец III ступени превителлогенеза) ооциты у сардины были почти в два раза крупнее, чем у анчоуса. Видовые различия биосинтетических процессов прослеживаются и на этапе трофоплазматического роста ооцитов. В отличие от сардины у анчоуса вакуолизация цитоплазмы ооцитов приобретает гораздо больший размах (ряды вакуолей доходят почти до ядра), тогда как накопления заметных количеств жировых включений не происходит. Относительно малая высота фолликулярного эпителия и более раннее исчезновение ядрышек и хромосом типа «ламповых щеток» в ооцитах анчоуса свидетельствуют о более низком уровне биосинтетической активности внутриклеточных структур и фолликула в ПТР.

По окончании интенсивного вителлогенеза ооциты сардины сохраняют округлую форму; ооциты анчоуса приобретают эллипсоидную форму в фазе интенсивного трофоплазматического роста, поэтому для сравнения дефинитивных размеров ооцитов у этих видов рыб лучше использовать формулы объемов шара и эллипсоида вращения. Как показывают расчеты, перед самым началом созревания ооциты у сардины в 10 раз крупнее, чем у анчоуса. По-видимому, анчоус относится к той группе рыб, у которых нет тесной корреляции между процессами поляризации и созревания половых клеток; во всяком случае поляризация ооцитов у данного вида не

сопровождалась, как у сардины, интенсивной гидратацией желтка. Способность яйцеклеток анчоуса определенное время находиться в состоянии, с одной стороны, исключая возможность дальнейшего вителлогенеза, а с другой — свидетельствующем о повышенной готовности к созреванию и вымету в случае их гидратации, можно рассматривать как важную видовую адаптацию, позволяющую виду максимально эффективно использовать даже кратковременное наступление благоприятных для нереста условий. В ходе гидратации объем ооцитов у анчоуса во много раз увеличивается. Таким образом, если у сардины плавучесть икринок обеспечивается жировыми включениями и оводнением желтка, то у анчоуса — почти исключительно его набуханием. На основании результатов морфофункционального анализа можно прийти к заключению, что по сравнению с оогенезом сардины у японского анчоуса в ооцитах периода пре- и вителлогенеза менее интенсивно идут биосинтетические процессы, в цитоплазме накапливается меньше липидов и больше мукополисахаридов; кроме того, оказывается возможной задержка с переходом ооцитов к гидратации и созреванию.

3.2.2. Редукция постовуляторных фолликулов

Остатки запустевших после овуляции ооцитов фолликулярных и соединительнотканых оболочек и атретические фолликулы — это те гистологические структуры (своеобразные маркеры) яичника, по состоянию которых с некоторой степенью точности можно судить о половозрелости самок и времени их последнего икрометания. Сразу после нереста начинается стягивание и уплотнение лопнувших оболочек ооцитов, в результате они приобретают вид более или менее компактной клеточной массы; на заключительных этапах редукции от нее остается небольшая группа фолликулярных и соединительнотканых клеток, которые со временем включаются в состав эпителия яйценосных пластинок. По мере резорбции остатков запустевших фолликулов уменьшаются не только их размеры, но и их количество на гистологическом срезе яичников. Скорость этого процесса видоспецифична и зависит, в частности, от экологии нереста и продолжительности межнерестового интервала. У некоторых многопорционных рыб тропических вод Мирового океана эвакуация остатков постовуляторных фолликулов совершается за несколько суток или даже часов (Алексеева, Алексеев, 1983; Лисовенко и др., 1988), а у сиговых и осетровых рыб северных

сибирских рек — в течение года или нескольких лет (Решетников, 1966). С учетом важного диагностического значения этих структур и необходимости оценивать степень их резорбции при анализе состояния яичников у японского анчоуса была разработана схема периодизации процесса их элиминации, включающая пять ступеней.

I ступень. Характеризует состояние постовуляторных фолликулов сразу или через некоторое время после овуляции ооцитов. Постовуляторные фолликулы представляют собой относительно слабо складчатые узкие (8–14 мкм) и длинные (до 200–300 мкм) тяжи однослойного фолликулярного эпителия, которые по всей длине выстилаются базальной мембраной и клетками соединительнотканной теки (рис. 15, а).

II ступень. Несколько гипертрофированный эпителий (толщина 15–20 мкм) стягивается и образует крупные (от 20 до 70 тыс. мкм², в среднем 43 тыс. мкм²) складчатые структуры со значительными просветами между отдельными клеточными тяжами. Снаружи такое образование окружается соединительнотканной оболочкой (рис. 15, б).

III ступень. Размеры постовуляторных фолликулов значительно уменьшаются (от 12 до 33 тыс. мкм², в среднем 21 тыс. мкм²). Они приобретают вид компактных складчатых образований с развитой оболочкой и небольшим количеством складок, между которыми остаются очень узкие просветы (рис. 15, в).

IV ступень. Постовуляторные фолликулы имеют небольшие размеры (от 2 до 10 тыс. мкм², в среднем 7 тыс. мкм²), утрачивают складчатость или состоят из минимального числа небольших складок. Это компактные скопления крупных округлых фолликулярных клеток со светлой цитоплазмой, заключенные в мощную соединительнотканную теку (рис. 15, г).

V ступень. Остатки запустевших фолликулов представлены тяжами соединительной ткани и небольшим количеством светлых богатых цитоплазмой клеток (рис. 15, д). На этом этапе дегенерации могут возникать трудности в дифференцировке запустевших фолликулов от складок и локальных утолщений эпителия яйценосных пластинок.

3.2.3. Резорбция ооцитов

В яичниках анчоуса наблюдали дегенерацию ооцитов различных фаз развития: от завершающих протоплазматический рост до

зрелых половых клеток. В большинстве случаев последовательность и физиологическая направленность процессов были одинаковыми, а наблюдающиеся отклонения касались не существа, а выраженности морфологических проявлений. В соответствии с общим планом развития событий процесс атрезии фолликулов может быть разделен на пять фаз.

I фаза. Атретические фолликулы сохраняют свои размеры и форму; внутренняя и (или) наружная поверхности радиальной оболочки ооцита местами или повсеместно становятся неровными, возрастает хромофилия цито- и кариоплазмы, ядро деформируется, его расположение может становиться ацентричным, идет слияние гранул желтка (рис. 16, а).

II фаза. Происходит гипертрофия фолликулярного эпителия, в базофильной цитоплазме клеток выявляются ацидофильные по своим тинкториальным свойствам включения. Собственная оболочка ооцита разрушается, и ее материал сливается с поверхностным слоем цитоплазмы, содержащим кортикальные альвеолы и гранулы желтка, образуя гомогенную гиперхромную массу. Ядро и околоядерная цитоплазма смещаются на периферию и фагоцитируются эпителием. Атретические фолликулы сохраняют округлую или овальную форму и могут несколько увеличиваться, вероятно, за счет гидратации желтка (рис. 16, б).

III фаза. Атретические фолликулы уменьшаются и теряют естественные очертания. Гранулы желтка сливаются в общую массу, в которой на препарате видно много округлых пустот — следствие вымывания легко растворимых при гистологической обработке включений. Очень редко в массе желтка видны фрагменты радиальной оболочки или ядра (рис. 16, в).

IV фаза. На месте ооцита остается атретическое тело, состоящее из некрупных фолликулярных клеток. В центре такого образования могут находиться аморфная масса или последние гранулы желтка (рис. 16, г).

V фаза. Атретическое тело представляет собой очень компактное скопление светлых богатых цитоплазмой клеток, окруженных тонкой соединительнотканной мембраной (рис. 16, д).

3.2.4. Стадии зрелости гонад

Период наблюдений охватывал лишь часть годового цикла функционирования половых желез анчоуса, поэтому были установ-

лены только некоторые стадии зрелости яичника. Ниже приводятся их основные отличительные признаки.

II стадия зрелости. Ооциты старшей генерации находятся в конце ППР. Если имеются ооциты в фазе вакуолизации, то они в явном меньшинстве; могут быть видны ооциты всех трех ступеней ППР (рис. 17, а).

III стадия зрелости. Ооциты старшей генерации могут находиться во всех фазах ПТР (рис. 17, б).

III–IV стадия зрелости. Кроме половых клеток в фазе интенсивного накопления желтка имеются ооциты, находящиеся в состоянии поляризации (рис. 17, в).

IV стадия зрелости. Большинство ооцитов старшей генерации поляризовано, и их содержимое начинает гидратироваться. Сохраняется непрерывная асинхронность вителлогенеза (рис. 17, г).

VI–III стадия зрелости. Помимо комплекса половых клеток, характерного для яичника III стадии, отмечаются крупные постовуляторные фолликулы I–II фазы (рис. 17, д).

VI–IV стадия зрелости. Близкое к нересту состояние гонад. Ооциты старшей генерации поляризованы, следы предыдущего икрометания едва различимы, IV–V фазы (рис. 17, е).

Некоторые особенности функции яичников у производителей анчоуса становятся причиной ошибок при визуальной (в полевых условиях) оценки степени их зрелости. В отличие от других рыб у анчоуса, выметывающего относительно небольшие порции икры, очень быстро резорбируются постовуляторные фолликулы и исчезают другие внешние признаки выбоя. Новая генерация половых клеток созревает и выметывается после полного рассасывания фолликулярных оболочек, запустевших после предыдущего нереста. Поэтому при внешнем осмотре состояние отметавших одну-две порции икры яичников нередко оценивается как III и IV стадии зрелости.

У анчоуса резорбция дефинитивных желтковых ооцитов сопровождается гидратацией и обесцвечиванием их содержимого, как это происходит и при естественном созревании яйцеклеток. Нередко такие атретические фолликулы, напоминающие зрелые ооциты, легко выпадают из стромы яичника, как это происходит обычно с овулировавшими икринками. В этом случае состояние гонад с резорбцией всех или значительной части ооцитов старшей генерации может быть ошибочно оценено как IV–V стадия зрелости.

3.3. ИЗМЕНЕНИЯ В СОСТОЯНИИ ПОЛОВЫХ ЖЕЛЕЗ У САМОК АНЧОУСА В ТЕЧЕНИЕ НЕРЕСТОВОГО СЕЗОНА

Вариабельность состояния гонад

В начальный период нерестовой миграции, на протяжении мая был собран материал от 51 самки анчоуса длиной 13,0–15,5 см, массой тела 16–29 г. Из сравнительного гистофизиологического анализа гонад этих рыб следует, что по готовности к участию в размножении самок можно разделить на две основные группы: не участвовавших в нересте и нерестовавших. Группа рыб, не участвовавших в размножении, включала самок с гонадами III–IV и IV стадий зрелости. В яичниках III–IV стадии зрелости размеры ооцитов старшей генерации были близки к дефинитивным: малый диаметр варьировал в пределах 180–200 мкм, большой — 400–660 мкм, средняя площадь таких ооцитов на уровне их медиального среза составляла 92 тыс. мкм². Ооциты следующей генерации также находились в состоянии интенсивного вителлогенеза, но были меньше (250 × 330 мкм), ооциты более ранних фаз трофоплазматического роста были сравнительно малочисленны (рис. 17, в). Остатки запустевших фолликулов не могли быть с уверенностью идентифицированы. В гонадах IV стадии зрелости (рис. 17, г) наиболее крупные желтковые ооциты были в фазе поляризации (малый диаметр 250–310 мкм, большой 490–840 мкм, средняя площадь 134 тыс. мкм²). В таких яичниках была заметна большая доля ооцитов в фазе вакуолизации цитоплазмы и в фазе накопления мелкозернистого желтка; остатки запустевших фолликулов не выявлялись.

Среди самок, уже размножавшихся в нерестовом сезоне, находили особей с гонадами VI–III и VI–IV стадий зрелости. Особенность яичников VI–III стадии зрелости состояла в большом количестве остатков запустевших фолликулов на 2–3-й ступенях дегенерации, что свидетельствовало о сравнительно недавно прошедшем нересте (рис. 17, д). Ооциты старшей генерации находились в фазе интенсивного вителлогенеза и были в два раза меньше дефинитивных (малый диаметр 140–260 мкм, большой 260–550 мкм, средняя площадь 65 тыс. мкм²). О недавнем нересте этих рыб говорило и то обстоятельство, что в яичниках некоторых самок были обнаружены овулировавшие и задержавшиеся при вымете икринки (диаметр 880 мкм), не затронутые дегенеративными изменениями. В отличие от этого в яичниках VI–IV стадии зрелости (рис. 17, е) постовуля-

торные фолликулы находились в 3–4-й фазах резорбции, а ооциты старшей генерации были более продвинутыми в развитии (вариации малого диаметра 200–270 мкм, большого 380–770 мкм, средняя площадь 89 тыс. мкм²). Соотношение количества рыб с разным состоянием яичников было таким:

III–IV — 29%,

IV — 41%,

VI–III — 16%,

VI–IV — 14%.

Разное состояние половых желез у самок со всей очевидностью свидетельствовало о порционном характере нереста анчоуса, который начинался, по-видимому, в марте–апреле.

Вариабельность состояния гонад у самок анчоуса возрастала в период массового нереста. Было исследовано состояние гонад у 47 самок анчоуса, выловленных в первой декаде июля. По показателям размеров и массы их можно было считать половозрелыми: длина 12–16 см, масса 18–32 г. Судя по результатам гистологического анализа среди изученных рыб встречались особи с гонадами тех же стадий зрелости, что и в мае, а также самки, в гонадах которых происходила дегенерация ооцитов с желтком. Так, у некоторых самок анчоуса с гонадами III стадии зрелости наблюдали начальные (первую и вторую) фазы атрезии наполненных желтком ооцитов. Складывалось впечатление, что этот процесс будет распространяться на всю головную порцию ооцитов, предназначенных к вымету. Подтверждением такому предположению служило состояние яичников у некоторых рыб III–IV стадии зрелости, у которых была обнаружена тотальная резорбция (2- и 3-я фазы) ооцитов старшей генерации (рис. 18, а) размерами 250×550 мкм; оставались незатронутыми ооциты в фазе вакуолизации цитоплазмы, в фазе накопления мелкозернистого желтка, а также более молодые половые клетки.

В том же районе исследования были выловлены рыбы, гонады которых находились в далеком от зрелости состоянии. По результатам гистологического анализа состояние половых желез у одних самок было оценено как II, а у других как II–III стадии зрелости, так как у этих рыб в ооцитах старшей генерации наблюдали самое начало вакуолизации цитоплазмы, но не отмечали отложения желтка. Длина тела у таких далеких от зрелости рыб (10,0–12,5 см) была

меньше, чем у готовых к размножению анчоусов из улова других тралов. Масса тела рыб с гонадами II стадии зрелости (8–12,2 г) была также меньше, т. е. можно было заключить, что эти самки были неполовозрелыми. Масса тела рыб с гонадами II–III стадии зрелости (20–22 г) была такой же, как и у некоторых половозрелых особей; вероятно, это были впервые созревающие самки, которые будут участвовать в размножении в следующем году.

Таким образом, в двух сравнительно близко расположенных местах лова физиологическое состояние рыб в скоплениях резко различалось: в одном случае облавливались косяки неполовозрелой нагуливающей рыбы, в другом — нерестующей.

Динамика нерестового фонда ооцитов

О динамике нерестового фонда ооцитов у анчоуса можно судить по результатам сравнительного гистофизиологического анализа состояния гонад участвующих в нересте самок. Материал был собран в конце июля. Среди взятых для исследования рыб встречались самки с гонадами III стадии зрелости (25%), III–IV (40%), IV (20%), а также VI–III и VI–IV стадий зрелости (15%). В яичниках III–IV стадии зрелости помимо завершивших трофоплазматический рост ооцитов дефинитивного размера (680–800 мкм по большой и 450–580 мкм по малой оси) имелись генерации половых клеток, находящихся в фазе интенсивного вителлогенеза (450–550 мкм по большой и 230–350 мкм по малой оси) и в фазах вакуолизации цитоплазмы и накопления мелкозернистого желтка. Таким образом, наблюдалась непрерывная асинхронность вителлогенеза, что указывало на порционный тип икрометания, причем по структуре фонда половых клеток незадолго до нереста можно было ожидать вымета по крайней мере трех порций икры. В более зрелых яичниках (IV стадии зрелости) ооциты старшей генерации вступали в фазу гидратации и созревания, ооциты следующей за ними генерации по размерам были почти такими же, как и вителлогенные ооциты второй порции в яичниках III–IV стадии зрелости (330–500 мкм по большой и 160–200 мкм по малой оси), т. е. их рост в период непосредственной подготовки очередной порции икры к вымету оказался замедленным.

У рыб после нереста было отмечено два типа состояния яичника по структуре остающегося нерестового фонда. У одних только что отнерестовавших самок состояние гонад можно было оценить

как VI–III стадию зрелости. В яичнике помимо остаточных невыметанных икринок и большого количества крупных постовуляторных фолликулов наблюдали ооциты ПТР, наиболее продвинутые из них находились в фазе накопления мелкозернистого желтка. На основании описанной картины можно предположить, что по крайней мере у части производителей анчоуса к моменту нереста успевают созреть все желтковые ооциты. Повторный нерест этих самок был возможен только спустя какое-то время, после активизации и завершения желтконопления в ооцитах следующей генерации, только приступивших к вителлогенезу.

У других самок сразу после нереста состояние гонад следовало оценить как VI–IV стадию зрелости. В них помимо порции желтковых и большой массы гидратированных ооцитов были обнаружены остатки фолликулярных и соединительнотканых оболочек, оставшихся после выхода из них (овуляции) зрелых яйцеклеток. По их виду можно было судить о том, что эти самки сравнительно недавно отметали порцию икры и готовы в ближайшее время выметать следующие порции зрелых набухших икринок. В этом случае можно говорить о другой возможности реализации нерестового фонда ооцитов у анчоуса — в форме мелкопорционного икрометания с быстрым дорастанием очередной генерации желтковых ооцитов и, как следствие, с более короткими интервалами между икрометаниями.

После гистологического анализа гонад близких к зрелости самок анчоуса была выявлена и оценена динамика асинхронности вителлогенеза, когда одновременно с ооцитами, завершившими желтконопление и вступившими в фазы поляризации и гидратации (созревания), в яичнике находятся ооциты более ранних фаз трофоплазматического роста. Известно, что у многих сезонно размножающихся рыб фонд ооцитов ПТР, предназначенных к реализации в ходе предстоящего нерестового сезона, закладывается к началу первого икрометания. В нерестовый период происходит дорастание и вымет очередных порций ооцитов, соответствующих этому фонду половых клеток. Таким образом, структура нерестового фонда претерпевает закономерные изменения, по которым можно судить о количестве и соотношении выметываемых порций.

При сравнительном микроскопическом исследовании яичников анчоуса складывалось впечатление о значительной вариабельности количества ооцитов ранних фаз трофоплазматического роста. Для того чтобы оценить степень асинхронности вителлогенеза, был про-

веден количественный анализ фонда половых клеток в яичниках анчоуса разных стадий зрелости.

Выбранный способ определения соотношения численности ооцитов разных генераций широко используется в гистофизиологических исследованиях гаметогенеза (Захарова, 1984; Алешин, 1987; Чмилевский, 2000 и др.). Признается, что этот метод подсчета не позволяет оценить истинное соотношение половых клеток в объеме гонад, так как при его использовании искусственно занижается количество ранних стадий оогенеза (Травкина, 1971; Селюков, 1987). Если же такая задача не ставится и сравниваются близкие по уровню развития гонады, указанный подход позволяет довольно быстро получить сравнимые данные. Для этого при подсчете половых клеток всех фаз развития и резорбции проводили расчет относительного количества ооцитов и атретических фолликулов на условную (стандартную) единицу площади гистологического среза, принятую равной площади одного поля зрения микроскопа при определенном увеличении. Суммарные площади просмотренных срезов каждого яичника варьировали от 7 до 12 условных единиц.

Основная масса половых клеток в яичниках III стадии зрелости была представлена ооцитами в фазе интенсивного вителлогенеза (47,5%) и ППР (43,3%). Клетки, проходящие фазы вакуолизации цитоплазмы и начала вителлогенеза, составляли в среднем 16,2% от всех ооцитов ПТР (табл. 21).

На срезах гонад самок анчоуса III–IV стадии зрелости преобладали ооциты, близкие к завершению или завершившие накопление желтка (34,9%). У рыб этой группы по сравнению с самками III стадии зрелости заметно (в 1,5 раза) увеличилось относительное количество ооцитов в фазах вакуолизации цитоплазмы и накопления мелкозернистого желтка. Отмеченное перераспределение значений относительных показателей численности превителлогенных ооцитов и ооцитов в фазе вакуолизации цитоплазмы явно свидетельствует о том, что на заключительных этапах роста и созревания ооцитов старшей генерации половых клеток в трофоплазматический рост вступает очередная генерация превителлогенных ооцитов. Благодаря этому относительное количество желтковых ооцитов последующих генераций (коэффициент асинхронности) увеличивалось с 16 до 43%. С переходом гонад в IV стадию зрелости и при гидратации созревающих клеток уменьшилось абсолютное (на срезе) и относительное количество ооцитов всех других фаз трофоплазматического роста. Заметно уменьшилось и общее количе-

Таблица 21. Изменение среднего количества ооцитов различных фаз развития и резорбции в созревающих яичниках анчоуса

Стадии зрелости гонад	Количество рыб	Период протоплазматического роста	Фазы			
			вакуолизации	интесивного вителлогенеза	созревания	резорбции
III	18	15,6±1,71	3,3±0,37	17,1±0,91	0	0
		43,3	9,2	47,5		
III-IV	10	12,4±1,90	4,4±0,58	3,7±0,41	11,0±0,70	0
		39,4	14,0	11,7	34,9	
IV	15	7,1±0,76	1,2±0,66	1,6±0,54	13,5±1,01	0
		30,5	5,1	6,8	57,6	
III-IV	13	10,5±1,03	2,4±0,46	4,2±0,71	8,0±1,12	6,8±0,70
		41,8	9,6	16,7	31,9	31,7*
III	17	11,2±2,05	2,7±0,41	2,8±0,54	0	8,7±2,53
		67,0	16,2	16,8		77,2*
II-III	9	13,5±1,83	0,9±0,02	0	0	23,5±2,67
		93,7	6,3			96,3*

Примечание. Во второй строке указано относительное количество ооцитов, %; % от общего числа ооцитов ПТР (отмечено звездочкой).

ство половых клеток на стандартной площади среза. Коэффициент асинхронности вителлогенеза фактически стал таким же, как и у яичников III стадии зрелости (17%).

При проведении такого сравнительного анализа было получено подтверждение ранее возникшего предположения о заметной вариации доли ооцитов, только что вступивших в ПТР. Оказалось, что такой сдвиг происходит на переходе яичников из III в III-IV стадию зрелости. В связи с этим возникают веские основания считать, что непосредственно перед началом созревания ооцитов старшей генерации происходит существенное пополнение нерестового фонда за счет перехода в него части половых клеток из резервного (запасного) фонда. Это означает, что у японского анчоуса, в отличие от рыб бореального зоогеографического комплекса, не происходит обособления репродуктивного фонда к началу вымета первой порции икры.

На основе динамики клеточного состава яичника невозможно точно оценить предполагаемое количество и объем последующих выметов. Однако исходя из наблюдающейся прерывистой асинхронности вителлогенеза в пределах всей совокупности ооцитов ПТР

можно с определенностью заключить, что в яичнике всех самок помимо близких к зрелости и вымету яйцеклеток содержатся еще как минимум две генерации желтковых ооцитов. Поступление порций клеток из резервного фонда существенно увеличивает количество повторных нерестов. Ясно, что в конце июля — начале августа поступление не прекращалось ни у одной исследованной особи.

В отличие от видов с прерывисто-асинхронным оогенезом (сардина) или накопительным типом формирования порций (треска, пикша, мерлуза), у которых величину абсолютной индивидуальной плодовитости можно определить за один раз, исследуя их яичники в III–IV и IV стадиях зрелости (Лисовенко, Андрианов, 1991), у видов с непрерывно-асинхронным оогенезом: анчоуса, ставриды, барабули и др., для оценки суммарной продукции икры самками за сезон размножения требуется проведение специальных полевых исследований продолжительности нерестовой паузы с учетом суточной ритмики их созревания и икротетания в начале, середине и конце нерестового периода. Несколько методов проведения таких полевых исследований предлагается в литературе (Hunter, Goldberg, 1980; Лисовенко, 1985; Алексеев, Алексеева, 1988а, 1988б, 1996).

В конце августа о близком завершении нерестового сезона у анчоуса свидетельствовали случаи массовой резорбции ооцитов у самок, взятых из некоторых уловов трала. Оставалось непонятным, каким образом самки завершали половой цикл, а их гонады переходили в VI–II стадию зрелости.

3.4. ЗАВЕРШЕНИЕ ВИТЕЛЛОГЕННОГО ЦИКЛА ГОНАД

В конце августа–сентябре были получены пробы гонад от самок анчоуса длиной 13,5–15,6 см и массой 19–40 г. В ходе биологического и гистологического анализа материала была выявлена его значительная гетерогенность. Среди рыб были самки как с нормальным развитием половых желез, так и со значительными отклонениями в ходе оогенеза. В первом случае можно было выделить четыре группы рыб со следующим состоянием гонад. У части самок гонады находились в III стадии зрелости; по отсутствию четко выраженных остатков постовуляторных фолликулов можно было судить о том, что нерест этих рыб состоялся достаточно давно. Некоторые самки были близки к зрелости. Самые крупные желтковые ооциты у них имели размеры 220×770 мкм при площади их медиального сре-

за 132 тыс. мкм². Учитывая, что в сентябре такое состояние гонад встречалось исключительно редко, есть основание полагать, что в районе сбора этого материала нерест анчоуса в это время главным образом завершился. Об этом же свидетельствовало и относительно большое количество рыб с гонадами в VI–II стадии зрелости, у которых наиболее крупными были ооциты ППР диаметром до 80 мкм и были хорошо различимы остатки запустевших фолликулов 4- и 5-й ступеней дегенерации.

Все случаи нарушения оогенеза в гонадах самок анчоуса можно объединить в четыре группы. Первая группа — часть особей с гонадами III и III–IV стадий зрелости, где наблюдали все фазы атрезии большей части или всех желтковых ооцитов (рис. 18, а, б), включая клетки дефинитивных размеров (440 × 730 мкм, площадь 252 тыс. мкм²). В некоторых случаях массовая резорбция сопровождалась сильной васкуляризацией железы: заметно утолщались не только магистральные кровеносные сосуды, но и многочисленные капилляры, которые нередко прилегали вплотную к атретическим фолликулам или даже вращались в эпителий, что способствовало, вероятно, более быстрой эвакуации в общий кровоток продуктов лизосомального переваривания содержимого ооцитов. Наиболее развитые и незатронутые резорбцией ооциты находились в фазе накопления мелкозернистого желтка. Поскольку остатки постовуляторных фолликулов не были различимы под микроскопом, можно предположить, что у этих самок происходил срыв очередного икрометания.

У самок анчоуса второй группы состояние гонад можно было оценить как VI–III стадия зрелости; в них находились недавно запустевшие (1- и 2-я ступени) и отчасти редуцированные (2- и 3-я ступени дегенерации) пустые фолликулярные оболочки и резорбирующиеся ооциты начальных фаз ПТР, наиболее крупные имели диаметры 175 × 440 мкм. Различный уровень атрезии (2–4-я фазы) указывал, что в процесс дегенерации вовлекались все новые и новые генерации половых клеток, вступающих в фазы вакуолизации цитоплазмы и накопления мелкозернистого желтка. Не затронутые резорбцией ооциты следующей генерации находились в ППР. Все это означало, что в яичниках особей второй группы происходила посленерестовая ликвидация остаточного фонда желтковых ооцитов с последующей задержкой развития половых желез на II стадии зрелости.

У рыб третьей группы состояние яичников по общему уровню

развития можно было оценить как II–III стадия зрелости; отсутствие очевидных следов нереста означало, что ооциты старшей генерации вступали в фазу вакуолизации цитоплазмы и, не достигнув следующей фазы развития, подвергались дегенерации. Обилие атретических фолликулов (диаметр 150 мкм) и атретических тел разных (от 2-й до 4-й) фаз обратного развития говорило о том, что процесс дегенерации носил затяжной характер (рис. 18, в).

Особенностью нарушений в развитии гонад у японского анчоуса четвертой группы была резорбция большого числа ооцитов старшей генерации, находящихся в ППР (диаметр клеток 50–70 мкм). Резорбция таких ооцитов происходила также с участием фолликулярной оболочки, которая утолщалась, но значительно меньше, чем при атрезии желтковых ооцитов. В цитоплазме эпителиальных клеток выявлялись мелкие ацидофильные включения, содержимое ооцитов становилось гомогенным и отчасти вакуолизировалось (рис. 18, г). Выявление всех фаз дегенерации превителлогенных ооцитов при отсутствии типичных постовуляторных фолликулов убеждает в том, что рыбы четвертой группы неполовозрелые; их созревание блокируется резорбцией все новых групп ооцитов в конце ППР.

Таблица 22. Соотношение (%) самок анчоуса с разным состоянием яичников на протяжении нерестового сезона

Стадии зрелости	Периоды нерестового сезона		
	6.05–7.06	3.07–7.07	24.08–27.09
III–IV	29	19	0
IV	41	6,5	0
VI–III	16	42,5	8,7
(VI)–III–IV	14	23,5	4,3
VI–II	0	0	52,2
III*	0	6,4	8,7
III–IV*	0	2,1	8,7
II–III*	0	0	8,7
II*	0	0	8,7

Примечание. Звездочкой отмечены состояния гонад с резорбцией ооцитов.

Представление о динамике нерестовой активности в сезон размножения анчоуса дают данные об изменении в структуре нерестовой популяции японского анчоуса (табл. 22). В мае в пробах преоб-

ладали самки, близкие или готовые к нересту (70%), но 30% рыб отметали по крайней мере одну порцию икры. Небольшая часть производителей готовилась отнереститься повторно (VI–IV стадия зрелости). Значит, первый нерест этих рыб состоялся раньше, вероятно в апреле. В июле соотношение тех и других изменилось на противоположное: 25 и 66% соответственно. Готовых к первому нересту рыб было столько же, сколько готовых к повторному. Кроме того, у 8,5% особей наблюдали срыв очередного нереста. В сентябре половина (52%) самок репродуктивного возраста уже отнерестилась и только небольшая их часть (около 4%) была близка к созреванию; в то же время заметно возросла доля рыб (35%) с атрезией далеких от зрелости фолликулов.

Оставались неясными сроки массового нереста. В 1992 г. в начале июня в уловах преобладали самки, не участвовавшие в размножении (75%). В связи с этим можно с большой долей вероятности предполагать, что пик нереста приходится на вторую половину июня. У анчоуса нерестовый период предположительно начинается в апреле, а заканчивается в августе (общая продолжительность 5–6 месяцев). Посленерестовое восстановление гонад, по-видимому, занимает два–три месяца, и новая волна оогенеза у большинства самок, вероятно, начинается в октябре–ноябре. Таким образом, наблюдаются принципиальные различия в структуре полового цикла сардины и анчоуса: при почти одновременном с сардиной начале нерестового периода его продолжительность у японского анчоуса оказывается почти в два раза больше, период же регенерации гонад у анчоуса значительно короче, чем у сардины.

3.5. ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ РЕЗОРБЦИИ ВИТЕЛЛОГЕННЫХ ООЦИТОВ

Как видно из представленных в работе данных, у самок анчоуса может происходить резорбция ооцитов старшей генерации. Правильная оценка интенсивности этого процесса очень важна: если атрезия части фолликулов ведет только к сокращению индивидуальной плодовитости, то массовый характер резорбции ооцитов в VI–III и VI–IV стадиях зрелости может означать частичный срыв нереста, а в III, III–IV и IV стадиях зрелости — полный срыв. У анчоуса такие срывы начинаются ближе к концу нерестового периода. Резорбция множества ооцитов в фазе вакуолизации цитоплаз-

мы (II–III стадии зрелости) была отмечена у самок анчоуса в конце нереста и после его завершения. Это может быть физиологической нормой, а может приводить к задержке полового созревания или удлинению межнерестового интервала, т. е. к уменьшению репродуктивного потенциала.

Подсчитано (Баденко, Голованенко, 1973), что постоянно идущая элиминация желтковых ооцитов может приводить к снижению индивидуальной плодовитости рыб на 30–40%, и в этом случае она является составной частью механизма корректировки численности популяции. Если учесть, что дегенерация ооцитов в ходе нерестовой миграции самок выступает как следствие избыточного расходования ими резервных веществ, накопленных в период нагула, тогда уровень и распространенность резорбционных процессов среди производителей может быть показателем не только условий размножения, но и условий нагула, а в более общем плане — индикатором состояния нерестовой популяции или всего стада в целом.

Считается, что естественная структура фонда ооцитов ПТР может нарушаться при определенной интенсивности процессов дегенерации в яичнике. Полученные в ходе количественного гистологического анализа препаратов данные позволили оценить как уровень этих процессов, так и изменения в структуре фонда половых клеток.

В гонадах самок анчоуса обычно можно встретить некоторое количество атретических фолликулов. После обобщения этих наблюдений (табл. 23) установлено, что постоянно встречающийся у нормально созревающих рыб уровень резорбции желтковых ооцитов не превышает в среднем 4,5%. Можно считать его базальным.

Выше (см. табл. 21) приведены данные о соотношении ооцитов различных фаз развития у самок анчоуса III стадии зрелости со значительно более высоким уровнем дегенеративных процессов (до 77%). Если сравнить эти данные с аналогичными, приведенными в первой графе той же таблицы, то становятся очевидными значительные изменения в структуре фонда интактных (не затронутых резорбцией) половых клеток. Значительно уменьшенным оказывается количество таких ооцитов в расчете на стандартную единицу площади среза гонад. В нормально развивающихся яичниках этот показатель равен в среднем 36,0, в гонадах с резорбцией — 16,7. Значительно сокращается также абсолютное и относительное количество ооцитов, находящихся в состоянии интенсивного желтконопления (у первых 17,1 и 47,5%, у вторых 2,8 и 16,8%). В меньшей

Таблица 23. Базальный уровень резорбции вителлогенных ооцитов в яичниках анчоуса

Номер рыбы	Среднее количество ооцитов на срезе	Количество резорбирующихся ооцитов	
		<i>n</i>	%
1	22,5	1,0	4,4
2	16,2	0,3	1,8
3	20,2	2,0	9,9
4	32,2	0,3	0,7
5	23,9	0,3	1,2
6	19,2	1,2	6,2
7	26,2	0,6	2,3
8	20,0	0,2	1,0
9	18,0	2,0	11,0
10	23,0	1,0	4,3
11	20,5	1,3	6,3
Среднее:			4,47

степени изменилась численность ооцитов ППР и особенно ооцитов в фазе вакуолизации цитоплазмы. Это произошло вследствие уменьшения количества ооцитов старшей генерации. С большой долей вероятности можно считать, что все или подавляющее большинство атретических фолликулов в гонадах этих рыб — дегенерирующие ооциты старшей генерации. Об этом свидетельствуют такие морфологические признаки атретических тел, как гипертрофия фолликулярного эпителия и большие массы перевариваемого желточного материала. Если суммировать количество встречающихся на единицу площади гонад этих рыб нормальных ооцитов в фазе интенсивного желтконоакпления и количество атретических фолликулов, то полученная величина оказывается очень близкой к численности ооцитов старшей генерации у обычных самок III стадии зрелости (21,5 и 17,1). Точно так же, если суммировать количество атретических фолликулов с общим количеством интактных половых клеток на единицу площади среза ($16,7 + 18,7 = 35,4$), мы получим величину, близкую относительно количеству половых клеток у нормальных самок анчоуса в той же стадии зрелости (36,0). Результаты этого, как и предыдущего анализа, убеждают в том, что в яичниках III стадии зрелости подвергались резорбции в первую очередь ооциты в состоянии интенсивного желтконоакпления.

При сравнении соотношений половых клеток различных фаз развития в гонадах самок анчоуса III–IV стадии зрелости с высоким уровнем резорбции и самок той же стадии зрелости с нормальным ходом созревания яичников (табл. 21) обращают на себя внимание сходные значения относительной численности ооцитов старшей генерации, уже завершивших вителлогенез (31,9 и 34,9%), и половых клеток, находящихся в состоянии протоплазматического роста (41,8 и 39,4%).

Вместе с тем у самок III–IV стадии зрелости с нарушениями оогенеза (резорбцией) оказалось относительно больше ооцитов следующей генерации, находящихся в фазе интенсивного оогенеза (16,7 и 11,7%), но фонд ооцитов, только что вступивших в ПТР-фазы вакуолизации цитоплазмы и накопления мелкозернистого желтка, наоборот, был меньше (9,6 и 14,0%). При сравнении абсолютной численности ооцитов тех же фаз развития (на единицу площади среза) эти наблюдения подтвердились.

Общее количество ооцитов всех фаз развития на единицу площади срезов яичников у рыб с интенсивной резорбцией было существенно ниже, чем у самок без атрезии фолликулов. Между тем если суммировать значение этого показателя для рыб с нарушениями гаметогенеза с количеством атретических фолликулов, обнаруженных в их гонадах ($25,1 + 6,8 = 31,9$), то мы получим величину, весьма близкую количеству ооцитов у анчоуса без аномалий в развитии половых желез (31,8). Все это свидетельствует о том, что совокупность атретических фолликулов вписывается в структуру репродуктивного фонда половых клеток, предназначенных к вымету в текущем нерестовом сезоне, убыль которых (в связи с дегенерацией) остается некомпенсированной.

Еще более значительный размах резорбционных процессов был обнаружен в гонадах некоторых самок, находящихся в самом начале III стадии зрелости (см. табл. 21). Немногочисленные ооциты ПТР находились в фазе вакуолизации цитоплазмы и накопления мелкозернистого желтка. В совокупности с ооцитами ППР их количество на стандартной площади среза варьировало от 8,4 до 20,3. Общим для этих рыб было необычайно большое количество атретических фолликулов (90,8–98,5% от общего числа желтковых ооцитов). Суммарное количество ооцитов и атретических фолликулов варьировало от 34,0 до 46,0 (среднее 37,9), что было сопоставимо с общим количеством половых клеток у рыб ранее исследованных групп. У рыб с нарушениями в развитии гонад масштаб атрезии

половых клеток был шире в менее зрелых яичниках. Соотношение фолликулов в различных фазах атрезии было неодинаковым у рыб близких стадий зрелости (табл. 24).

Таблица 24. Структура фонда атретических фолликулов на различных этапах развития резорбционного процесса в яичниках анчоуса

Номер рыбы	Количество атретических фолликулов						
	Общее на срезе	I и II фаз		III фазы		IV и V фаз	
		n	%	n	%	n	%
Начало волны резорбции							
1	14,8	7,1	48	5,1	34	2,6	18
2	5,5	4,0	73	0,9	16	0,6	11
Середина процесса атрезии							
3	10,4	2,8	27	5,6	54	2,0	19
4	15,0	6,0	40	7,5	50	1,5	10
5	5,3	0,3	13	2,9	55	2,2	32
Переход к завершающим фазам атрезии							
6	27,1	1,7	6	9,7	36	15,7	58
7	18,0	0,9	6	6,2	34	10,9	60
8	24,4	0	0	12,7	52	11,7	48
9	25,6	1,3	5	12,0	47	12,3	48
10	11,2	1,2	10	5,0	45	5,0	45
Завершение волны резорбции							
11	6,0	0,4	7	0	0	5,6	93
12	13,4	1,4	7	3,7	28	8,7	65
13	17,0	0,7	5	3,3	19	13,0	76
14	24,0	3,3	14	7,0	29	13,7	57
15	19,7	0	0	2,0	10	17,7	90
16	16,5	0,5	3	2,5	15	13,5	82
17	32,3	0,3	1	9,7	30	22,3	69
Процесс затяжной резорбции							
18	7,3	2,0	28	2,3	31	3,0	41
19	9,4	2,7	29	2,0	21	4,7	50
20	9,5	1,7	18	3,1	33	4,7	49

С учетом этого была сделана попытка проследить возможную динамику резорбционных процессов. Исследованные самки могли быть сгруппированы по принципу преобладания в яичниках определенных этапов дегенерации половых клеток. У одних рыб процесс дегенерации только начинался и в гонадах явно преобладали первые фазы атрезии (48–73%). У других большинство атретических

фолликулов (50–55%) находились в средних и завершающих фазах, что могло свидетельствовать о прохождении двух волн дегенерации. У части изученных рыб явно преобладали атретические тела (57–93% от всех картин резорбции). Однако в гонадах небольшой группы рыб в равной мере были представлены все фазы атрезии. Это означает, что у них процесс резорбции приобретал затяжной характер и в него вовлекались все новые и новые поколения половых клеток. В связи с этим представляла интерес информация об уровне развития их половых желез. Оказалось, что у некоторых из них яичники находились в состоянии, близком IV стадии зрелости, а у других в VI–III стадии. Следовательно, у некоторых самок процесс дегенерации может захватывать заметное количество желтковых ооцитов как до, так и после очередного икрометания и в конечном итоге приобретает застойный характер.

Таблица 25. Данные о самках анчоуса, выловленных в районе нерестилищ в конце августа

Номер трала	Температура, °С	Количество рыб	Стадии зрелости гонад	Наполнение желудка, средний балл	Жирность, средний балл
22	15,3	9	II	1,8	2,4
		4	II–III		
25	15,1	6	III	1,2	1,8
		10	III–IV		
		5	IV		
		4	VI–IV		
53	13,6	10	III*	1,7	3,2
		5	III–IV*		
		9	IV*		
		6	VI–III*		
69	12,4	8	III–IV	1,4	2,6
		5	VI–III		
74	15,5	4	II–III	2,0	3,0
		6	III–IV		
		6	VI–III		

Примечание. Звездочкой отмечено состояние гонад с массовой дегенерацией желтковых ооцитов.

При оценке условий, в которых находились рыбы с нарушениями оогенеза, выяснилось, что в районе их вылова температура была ниже, чем в других районах лова (табл. 25). Однако вывод о том, что массовые нарушения обусловлены более низкой температурой,

не будет исчерпывающим, так как у самок анчоуса, выловленных при температуре $12,4^{\circ}$, не было обнаружено таких нарушений.

Рыбы с нарушениями в развитии гонад были несколько крупнее, чем нормально созревающие особи. Кроме того, они явно интенсивнее питались: средний показатель наполнения желудка у них был равен $1,78 \pm 0,14$ против $1,24 \pm 0,16$ ($p < 0,05$), и были значительно более жирными: показатель жирности $3,20 \pm 0,09$ по сравнению с $1,76 \pm 0,13$ ($p < 0,001$). Трудно сказать, однако, является эта особенность физиологии самок причиной или следствием нарушений в развитии половых желез. Как известно из практики рыбоводства, нарушение липидного обмена и ожирение рыб нередко приводит к дегенерации половых клеток и задержке оогенеза, особенно в измененных, в том числе и по температуре, условиях обитания (Акимова, 1985; Шатуновский, 1991; Романов и др., 1990). Известно, что освобождаемые в ходе массовой резорбции желтковых ооцитов запасы питательных веществ могут идти либо на пополнение внутренних резервов организма в виде жировых отложений, либо на интенсивный вителлогенез в ооцитах следующей генерации. Судя по тому что в процесс дегенерации вовлекались все новые и новые группы половых клеток, освобождаемые ресурсы шли на формирование жировых депо.

Проведенный нами параллельный анализ структуры фонда интактных и атретических фолликулов у рыб этой группы позволяет обозначить другой, отличный от уже известного, путь выхода самок из полового цикла. Как видно из попарного сравнения данных о соотношении численности вителлогенных ооцитов на равных по площади срезах близких по уровню развития гонад, содержащих и не содержащих атретические фолликулы (см. табл. 21), количество резорбирующихся половых клеток (F_r) комплементарно дополняет остающийся фонд интактных (F_i) ооцитов, т. е. справедливо равенство: $F_v = F_i + F_r$, где F_v — фонд всех вителлогенных ооцитов в гонадах той же степени зрелости, но без массовой резорбции желтковых ооцитов. Как было отмечено выше, объем фонда атретических фолликулов возрастает от более зрелых рыб (III–IV стадии зрелости) к менее зрелым (II–III стадия зрелости). Можно заключить, что в процесс резорбции поочередно вовлекаются все ооциты сначала старшей, а затем и последующих генераций и степень зрелости яичника последовательно снижается, пока не достигнет II стадии.

Однако у некоторых особей последовательность распростране-

ния атрезии может быть иной. Об этом свидетельствует состав атретических фолликулов в яичниках некоторых рыб, где не было явно преобладающих по численности фаз резорбции. Этому можно дать два объяснения. Не исключено, что в процесс дегенерации вовлекаются ооциты разных фаз желтконоакпления, но не все сразу. Возможно также, что несмотря на тотальную резорбцию ооцитов старшей и части следующей генерации какие-то молодые ооциты продолжали вителлогенез и успевали вступить в его завершающие стадии. Как бы то ни было, ясно, что рано или поздно эти клетки тоже подвергнутся дегенерации и уровень зрелости гонад понизится сначала до II–III, а потом и до II стадии зрелости.

Ранее отмечалось, что группа рыб с гонадами II–III стадии зрелости неоднородна: в нее входят особи с явными признаками состоявшегося нереста (остатки лопнувших фолликулов) и без таковых. Последнее возможно в двух случаях: либо это неполовозрелые особи, чья попытка вступить в половой цикл по каким-то причинам затянулась до осени и поэтому оказалась неудачной, либо это рыбы, последний нерест которых состоялся настолько давно, что постовуляторные фолликулы успели рассосаться.

Таким образом, результаты анализа рыб из уловов некоторых тралов позволяют считать, что у самок анчоуса одинаково возможны два варианта завершения полового (годового) цикла:

- 1) вследствие прекращения пополнения репродуктивного фонда половых клеток из резервного с резорбцией небольшой части не реализованных в ходе последнего икрометания желтковых ооцитов;
- 2) в связи с прогрессивно нарастающей атрезией всех, от самых крупных до самых мелких, желтковых ооцитов.

Физиологической основой реализации второго пути завершения вителлогенного цикла гонад может служить быстрая сезонная перестройка генеративного, липидного и других форм обменных процессов у самок в связи с началом их интенсивного нагула перед зимовкой. Об этом может свидетельствовать, в частности, особенно высокий уровень накормленности и жирности этих рыб.

Для японского анчоуса характерны непрерывная асинхронность оогенеза и многопорционный тип икрометания. После вымета очередной порции яичник переходит в VI–III или VI–IV стадию зрелости; этим определяется вариабельность ритма размножения и

межнерестовой паузы. В мае в нерестовой популяции преобладают впервые нерестующие самки анчоуса, а в июле — повторно нерестующие в этом же сезоне рыбы. В августе нерест в основном завершается. Начиная со второй половины нерестового периода часть самок пропускает очередные икротетания в связи с тотальной резорбцией завершающих вителлогенез ооцитов. Распространение этого процесса на ооциты других фаз трофоплазматического роста приводит к завершению вителлогенной фазы полового цикла и переходу самок к нагулу.

СЛБГУ

4. САЙРА (*COLOLABIS SAIKA*)

4.1. ОСНОВНЫЕ СВЕДЕНИЯ О БИОЛОГИИ И ПРОМЫСЛОВОМ ЗНАЧЕНИИ

В северной части Тихого океана обитают различающиеся по ряду признаков азиатское, алеутское и американское стада сайры, *Cololabis saira* Врев. (Соколовский, 1969). Сайра азиатского стада достигает северного края ареала только в самое теплое время года (июль–сентябрь), в период нагула, когда отдельные косяки проникают до Олюторского залива Камчатки, другие через проливы Курильских островов в Охотское море, а основная масса рыб нагуливает к востоку от о. Хоккайдо в области субарктического фронта, в градиенте температур ($7-18^{\circ}$) до 165° в. д. Чем крупнее рыба, тем дальше от побережья Японии проходят ее нагульные миграции (Сердюк, 1967). В составе косяков сайры из года в год выделяются три размерные группы: мелкие — до 24 см, средние — 24–29, и крупные — более 29 см. Максимальный возраст рыб — 6–7 лет, длина — 40–45 см, масса тела — до 190 г. При нормальном уровне воспроизводства основу промысловых уловов составляют рыбы длиной от 23 до 35 см (1+, 2+, 3+), средней массой 100–130 г. Минимальная длина достигших половозрелости рыб — 25 см; основная же масса рыб становится половозрелой при длине 28–29 см (Новиков, 1973а). В нерестовом стаде преобладают трех-четырёхлетние особи.

С началом сезонного выхолаживания вод (в октябре) сайра отходит на юг, в районы размножения. Ее основные нерестилища располагаются вдоль восточного побережья Японии южнее 38° с. ш., в водах, непосредственно прилегающих к основному потоку Куроисио, где концентрируется наибольшее количество водорослей — нерестового субстрата для самок (см. рис. 1). Нерест продолжается с конца декабря по июль, но пик размножения отмечается с декабря по апрель при температуре $18-25^{\circ}\text{C}$; при этом сайра не перестает питаться (Дудник, 1987). В яичнике близких к зрелости и уже отметавших часть икры самок обнаруживали желтковые ооциты трех размерных групп (Кодолова, 1967). Диапазон индивидуальной плодовитости самок 7000–30 000 икринок, в среднем 16 000. По данным визуальных наблюдений одновременно выводится от 500 до 1000 икринок, поэтому предполагают, что общее количество выметываемых порций должно быть не менее 15–18. Икра полупелагическая,

икринки овальные, размерами $1,9 \times 1,5$ мм. На одном из полюсов икринки около десятка нитей, с помощью которых она крепится к плавающему субстрату (бентоплейстон). Эмбриогенез продолжается 10–15 дней. В связи с особенностями локализации нерестилищ личинки сайры, в отличие от личинок сардины и скумбрии, переносятся как по левой, так и по правой периферии основного потока Курошио и попадают в «зону выноса» (см. рис. 1).

Абиотические факторы (низкая температура, шторма и др.) определяют резкие (в 3–4 раза) межгодовые колебания численности потомства, а биотические факторы (дефицит корма, хищники) обуславливают не столь быстрые, но долгопериодные изменения плотности популяции (Новиков, 1973б). У сайры сравнительно четко прослеживается четырех- и пятилетняя цикличность изменения уловов, вероятно, связанная с чередованием урожайности поколений (Новиков, Свирский, 1987). В годы высокой численности скумбрии и (или) сардины основой их питания в «зоне выноса» икры и личинок становятся личинки сайры. После того как в конце 80-х годов прошел пик популяционной волны сардины, запасы сайры превзошли среднемноголетний уровень (см. рис. 3).

4.2. ООГЕНЕЗ САЙРЫ

При описании оогенеза сайры было выделено пять периодов этого процесса.

Оогониальный период

Оогонии, расположенные поодиночке и группами, сравнительно легко удается выявить в далеких от зрелости яичниках (рис. 19, а). В зрелых гонадах, где строма приобретает вид тонкой прослойки между ооцитами, очень сложно обнаружить редкие одиночные оогонии. Они имеют округлое ядро диаметром 10 мкм, в котором выделяется крупное ядрышко. Форма оогоний чаще овальная. В цитоплазме находится околядерное тельце. Клеточные границы не очень четкие. Диаметр оогоний составляет примерно 14 мкм.

Период премейотических преобразований

Ооциты несколько увеличиваются и проходят ряд характерных стадий. Чаще всего обнаруживаются стадии, имеющие наибольшую

продолжительность: стадия зиготены (рис. 19, б) и стадия ранней диплотены. На стадии зиготены происходит коньюгация хромосом и образование ими на одном из полюсов ядра клубка, благодаря которому эта стадия легко распознается. Диаметр ядра в это время составляет 10 мкм. На стадии ранней диплотены происходит расхождение хромосом, вокруг ядра становится отчетливо видным ободок темноокрашенной цитоплазмы. Диаметр ядра 12–14 мкм, диаметр яйцеклетки 22–24 мкм.

Период протоплазматического роста

Период превителлогенеза у сайры может быть разделен на четыре основных ступени.

I ступень. Ооциты имеют темноокрашенную цитоплазму со светлыми участками. Количество светлых участков в ходе роста ооцитов увеличивается (рис. 19, в). Ядрышки округлые и лежат на периферии ядра. Хромосомы в виде «ламповых щеток». Диаметр ооцитов на протяжении ступени увеличивается от 25 до 55 мкм, а ядра от 20 до 35 мкм. Ядерно-плазменное отношение ооцитов по мере увеличения их размеров уменьшалось от 0,7 до 0,6.

II ступень. В ходе роста ооцитов продолжает увеличиваться масса светлой цитоплазмы. Темные участки приобретают грубозернистую структуру. Эти темные зерна концентрируются в форме кольца вокруг ядра (рис. 19, г). Состояние ядра такое же, как на I ступени. Диаметр ооцитов во время II ступени увеличивается от 56 до 90 мкм.

III ступень. Темноокрашенные зерна распространяются по всей цитоплазме ооцитов (рис. 19, д). Состояние ядра заметно не изменяется. Диаметр клеток на протяжении ступени увеличивается от 90 до 120 мкм.

IV ступень. Цитоплазма ооцитов постепенно становится светлой и тонкозернистой (рис. 19, е). На периферии ооцита может наблюдаться скопление темноокрашенной мелкозернистой цитоплазмы. Эта картина напоминает растворение желточного ядра. Однако на более ранних ступенях развития желточное ядро не выявлялось, возможно, его маскировала грубая темноокрашенная зернистость. В это время происходит также изменение состояния ядрышек. Округлые на предыдущей ступени ядрышки распластываются по поверхности ядерной оболочки, принимая неправильную форму. Диаметр ооцитов возрастает в ходе ступени от 120 до 155 мкм.

Структурные различия цитоплазмы в превителлогенных ооцитах сайры I–IV ступеней развития могут быть выражены в разной степени в зависимости от сезона сбора материала. В наиболее отчетливой форме они представлены у самок, выловленных в июле. У самок, выловленных в начале октября, структурные отличия в состоянии цитоплазмы ооцитов ППР были выражены слабо или отсутствовали. Разное состояние цитоплазмы ооцитов одних и тех же ступеней развития в июле и октябре могло быть связано как с различиями в температурном режиме, так и с неодинаковым функциональным состоянием половых желез в целом.

Период трофоплазматического роста

При описании этого периода оогенеза у сайры в качестве основных, физиологически разнокачественных были выделены три фазы: 1) вакуолизации цитоплазмы, 2) накопления желтка и жира, 3) поляризации ооцита. Однако для анализа структуры нерестового фонда половых клеток оказалось необходимым дополнить эту периодизацию подразделением фазы вакуолизации цитоплазмы на основе только морфологических критериев.

I фаза вакуолизации. Первые вакуоли у сайры появляются не на периферии ооцита, как это наблюдается у большинства рыб, а в толще цитоплазмы. В течение фазы происходит увеличение размеров вакуолей и их количества. К концу фазы образуется кольцо вакуолей, ширина которого варьирует (рис. 20, а). Диаметр ооцитов изменяется от 170 до 220 мкм. На поверхности выметанных в воду икринок сайры имеются специальные нити. Их формирование начинается в I фазе вакуолизации ооцитов (рис. 20, б). Образование различного рода структур, служащих для прикрепления икринок к субстрату, связано с деятельностью фолликулярного эпителия. Следовательно, появление прикрепительных нитей указывает на активное состояние фолликулярного эпителия, что характерно для ПТР. Максимальная величина диаметра ооцитов в конце данной фазы вместе с оболочками составляет 250 мкм. Следует отметить, что увеличение диаметра ооцитов связано с увеличением не только количества и размера вакуолей, но и объема цитоплазмы. Размеры ядра изменяются мало. Так, в ооците диаметром 200 мкм (без оболочки) диаметр ядра составляет около 100 мкм. Часть ядрышек, как и в течение IV ступени ППР, распластана по поверхности ядерной оболочки. После проведения на срезах ШИК-реакции

установлено, что все вакуоли, формирующиеся в ооцитах сайры, содержат мукополисахариды (рис. 20, в). В тонкой радиально исчерченной оболочке тоже обнаружена положительную ШИК-реакция. Прикрепительные нити дают положительную реакцию на углеводы только на ранних этапах их формирования.

II фаза вакуолизации. Во время этой фазы значительно увеличиваются количество и размеры вакуолей. В результате формируется их широкое кольцо (рис. 20, г). Диаметр ооцитов на протяжении этой фазы возрастает с 225 до 320 мкм. Максимальный диаметр ооцитов вместе с утолщенными оболочками достигает 355 мкм. Диаметр ядра в таких ооцитах составляет 110 мкм. Ядрышки приобретают округлую форму.

III фаза вакуолизации. На протяжении фазы происходит увеличение количества вакуолей, однако даже в конце фазы вокруг ядра и на периферии ооцита остаются зоны свободной от вакуолей цитоплазмы. Диаметр ооцита увеличивается от 325 до 400 мкм. С оболочками максимальный диаметр достигает 455 мкм. Ядро в таких ооцитах имеет диаметр 115 мкм. На поверхности ооцита увеличивается количество прикрепительных нитей.

Фаза накопления желтка. Желточные глобулы появляются в ооцитах диаметром около 400 мкм (рис. 20, е). В течение этой фазы в ооците накапливается относительно небольшое количество желтка. В связи с этим не наблюдается значительного изменения размеров ооцитов; их диаметр увеличивается от 405 до 440 мкм. Максимальный диаметр с оболочками достигает 470 мкм. Радиальная оболочка остается тонкой. При диаметре ооцита 410 мкм диаметр ядра составляет 140 мкм.

Фаза поляризации ооцита. В ооцитах сайры смещение ядра к анимальному полюсу начинается очень рано. Одновременно со смещением ядра происходит слияние желточных глобул в более крупные образования (рис. 20, ж). Ооциты приобретают овальную форму. Диаметр ооцитов минимальных размеров составляет по длинной оси 485, по короткой — 400 мкм. При измерении с оболочками у ооцитов максимальных размеров эти показатели соответственно составляют 545 и 440 мкм. Толщина радиальной оболочки заметно увеличивается (до 4 мкм). В наиболее крупных ооцитах данной фазы развития диаметр ядер достигает 140 мкм. Они сильно смещены к анимальному полюсу, а центральную часть занимает слившийся в общую массу желток. Диаметр таких ооцитов по длинной оси доходит до 650, а с оболочками — до 700 мкм. Такие картины позволяют

предполагать, что смещение ядра и начало слияния желтка являются признаками приобретения ооцитами способности к слабой реакции созревания. Считается, что после завершения миграции ядра практически прекращается накопление желтка. Дальнейшее увеличение размеров ооцитов сайры связано не с накоплением желтка, а с его оводнением при слиянии в одну массу.

Период созревания

У созревающих ооцитов ядро полностью смещено на анимальный полюс. Почти весь желток слит в одну массу (рис. 20, з). Ооциты имеют овальную форму. Их диаметры: по длинной оси — 950, по короткой — 750 мкм; с оболочками соответственно 1000 и 810 мкм. Толщина радиальной оболочки увеличивается до 17 мкм.

4.3. СТАДИИ ЗРЕЛОСТИ ГОНАД

II–III стадия зрелости. Такое состояние гонад встречали у самок сайры только в период нагула. Половые клетки были представлены в основном превителлогенными ооцитами. Довольно много было также ооцитов I фазы вакуолизации цитоплазмы, намного меньше — II фазы вакуолизации (рис. 21, а).

III стадия зрелости. В период нагула в уловах сайры встречали самок, находящихся в первой половине III стадии зрелости. Основную массу их яичников составляли ооциты различных фаз вакуолизации цитоплазмы (диаметром от 200 до 350 мкм) и относительно немногочисленные клетки в состоянии вителлогенеза (рис. 21, б).

IV стадия зрелости. Для нее характерны клетки всех фаз ПТР, вследствие этого нет разграничения между ооцитами резервного фонда, представленными различными фазами периода превителлогенеза, и ооцитами, предназначенными к вымету. В конце июля часть самок сайры созревала повторно, так как в яичниках были четкие следы вымета икры — остатки лопнувших фолликулов (рис. 21, в). У самок, выловленных в конце августа, встречались дегенерирующие ооциты. У некоторых из них этот процесс носил массовый характер (рис. 21, г).

4.4. ТИП НЕРЕСТА САЙРЫ

У сайры формирование очередной порции икринок происходит быстро и между выметами наблюдаются кратковременные перерывы. Порции имеют небольшой объем: от 3,8 до 8,0% количества ооцитов нерестового фонда. Если за время нерестового периода созревают все ооциты, имеющиеся в яичнике сайры перед нерестом, то она должна выметывать 10–12 порций. Этот вывод согласуется с имеющимися в литературе сведениями о многопорционности икрометания сайры (Кодолова, 1967). Принимая во внимание сравнительно небольшой запас вителлогенных ооцитов и содержание в яичниках значительного количества ооцитов, только приступивших к трофоплазматическому росту (22–32%), вполне вероятно вовлечение в процесс формирования нерестового фонда ооцитов резерва. В этом случае количество порций, выметываемых сайрой в течение нерестового периода, будет значительно больше.

4.5. СОСТОЯНИЕ ГОНАД У САМОК САЙРЫ В ПЕРИОД НАГУЛА

Самые ранние сборы материала по сайре были проведены в конце июня. К этому времени часть самок отнерестилась. В конце июля в яичниках приступающих к нагулу самок наблюдали картины пополнения резервного фонда половых клеток — переход оогоний в период премейотических преобразований. О состоянии половых желез у самок сайры в период нагула судили по материалу, собранному в основном в середине октября. При рассмотрении материала придерживались распределения сайры по размерным группам, выделенным японским исследователем Косака (Kosaka, 1986): первые созревающие особи — длина тела 15,0–19,5 см; мелкие и средние половозрелые особи — 20,0–26,9 см; крупные половозрелые особи — 27 см и более. Подавляющее большинство выловленных самок сайры было из группы крупных рыб: длина тела варьировала от 27,0 до 33,3 см. Гонадосоматический индекс у исследованных 33 особей колебался от 0,2 до 0,6%. Для большинства самок (78%) был характерен индекс ниже 0,4%. Остальные особи имели более развитые яичники, но и у них гонадосоматический индекс оставался небольшим, не превышая 0,9%. Это полностью совпадает с данными Косака для группы крупных рыб в начале миграции на юг, когда

они перемещаются в область восточного побережья о. Хоккайдо. У подавляющего большинства рыб яичники находились во II–III стадии зрелости.

При гистологическом изучении гонад крупных особей, выловленных в октябре, была обнаружена дегенерация ооцитов конца фазы вакуолизации (диаметр около 400 мкм), реже — середины этой фазы (диаметр около 300 мкм; рис. 22, а). В некоторых случаях в этот процесс вовлекались и более молодые ооциты начала фазы вакуолизации (диаметр около 200 мкм; рис. 22, б). Дегенерации ооцитов не было только у трех самок. У одной из них был самый высокий гонадосоматический индекс среди исследованных рыб (0,9%) и в гонадах содержались ооциты конца фазы вакуолизации. Две другие самки были менее зрелыми. Одновременно с процессом дегенерации ооцитов старшей группы у многих рыб наблюдали картины пополнения резервного фонда ооцитов. У многих самок наряду с дегенерирующими ооцитами обнаруживали атретичные фолликулы, представляющие завершающие этапы дегенерации ооцитов фазы вакуолизации. Следовательно, у сайры в период нагула может проходить по крайней мере две волны дегенерации ооцитов старшей группы. Принимая во внимание низкий коэффициент зрелости гонад в течение первого периода миграции, можно думать, что дегенерация ооцитов у сайры в этот период представляет широко распространенное явление. В связи с этим дегенерацию ранних этапов развития у сайры, так же как у сардины, нельзя рассматривать как нарушение процесса размножения. Дегенерация ооцитов у сайры, очевидно, вызвана изменениями в состоянии организма при переходе к нагульной миграции.

4.6. ФОРМИРОВАНИЕ РЕЗЕРВНОГО И НЕРЕСТОВОГО ФОНДОВ ООЦИТОВ

По количественным показателям, характеризующим состояние гонад (табл. 26), исследованные самки четко разделились на три группы. Основными критериями для дифференцировки этих групп были размеры рыб, их гонадосоматический индекс и абсолютное количество ооцитов фаз вакуолизации и резервного фронта.

Самки первой группы были длиной менее 27 см. Они имели гонады небольшие как по абсолютной, так и по относительной величине, с малым количеством ооцитов ППР и ПТР. Самок сайры с

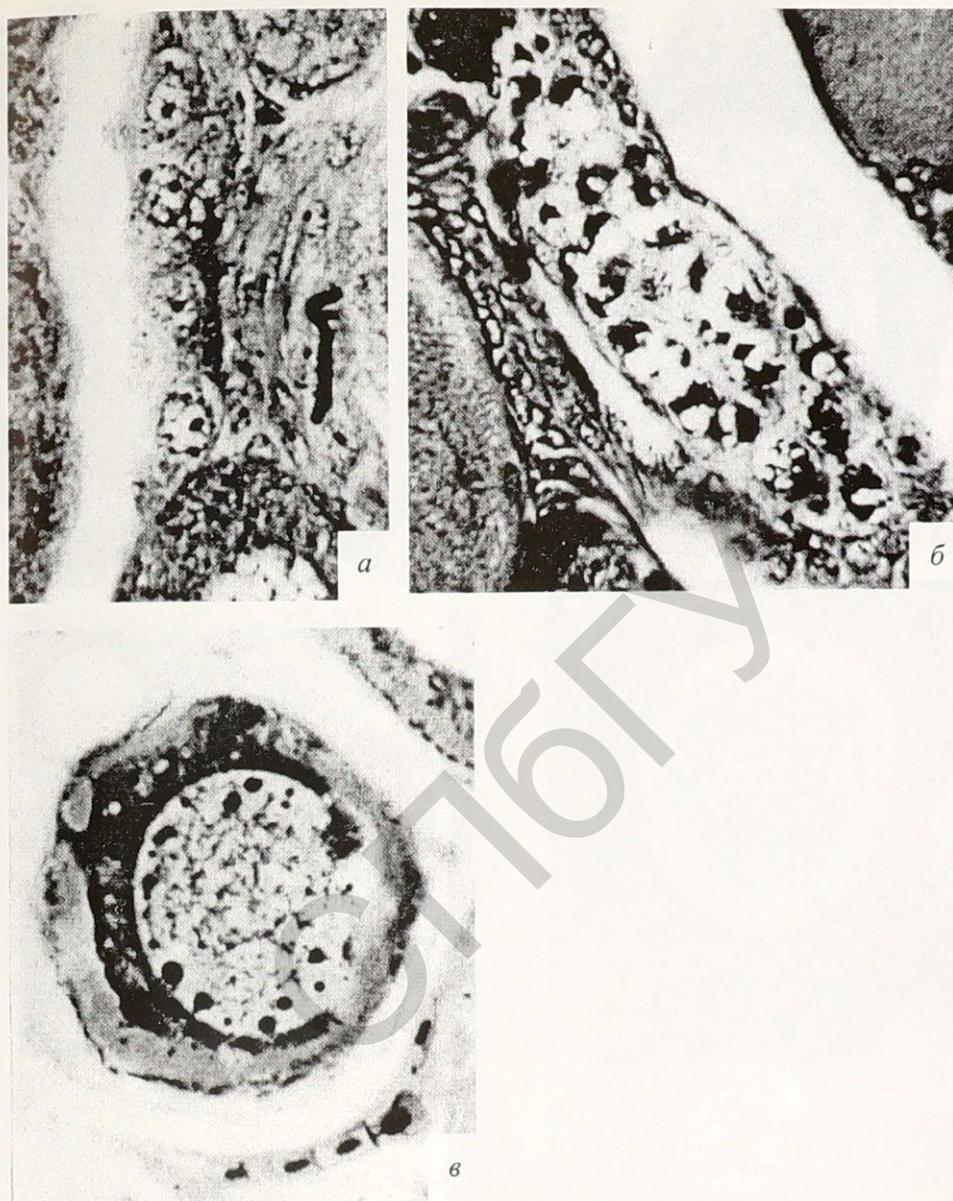


Рис. 19. Довителлогенное развитие половых клеток у сайры:
а — группа ооцитов; б — гнездо ооцитов в стадии зиготы; в — I ступень,

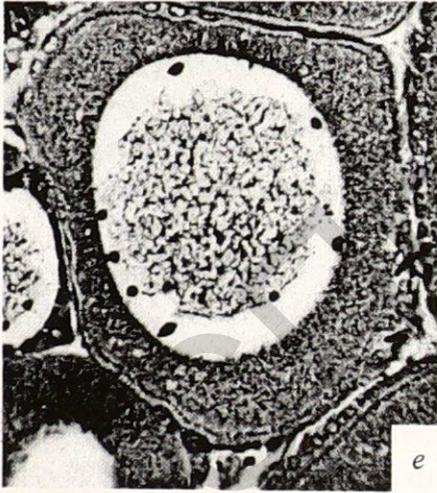
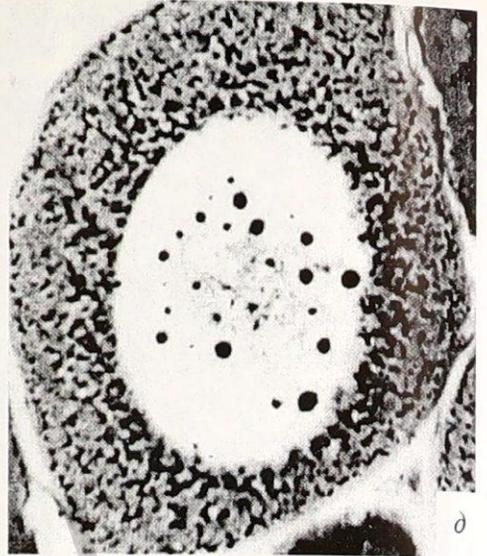
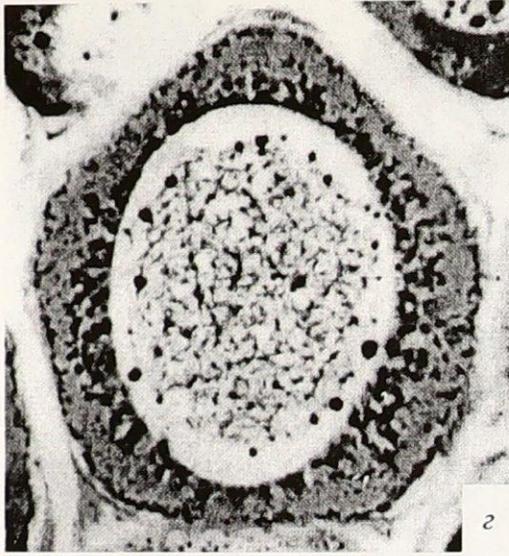


Рис. 19 (окончание):

z — II, d — III, e — IV степень; a-d — ув. 620x, e — ув. 400x

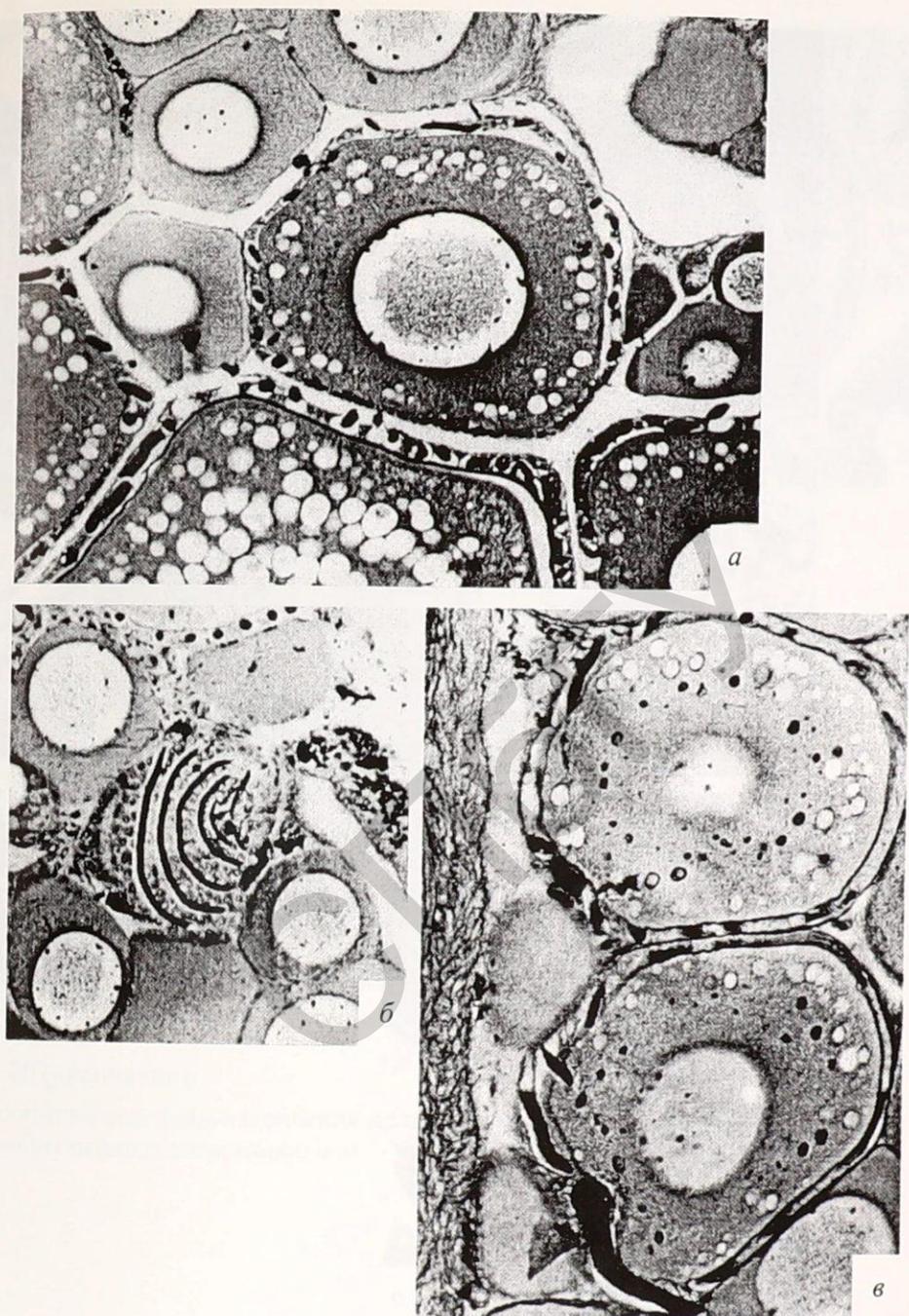


Рис. 20. Ооциты сайры периодов трофоплазматического роста и созревания:
а — I фаза вакуолизации, *б* — спирально закрученная вокруг ооцита
 прикрепительная нить, *в* — ПАС-положительная реакция содержимого
 кортикальных вакуолей, радиальной оболочки и прикрепительной нити,

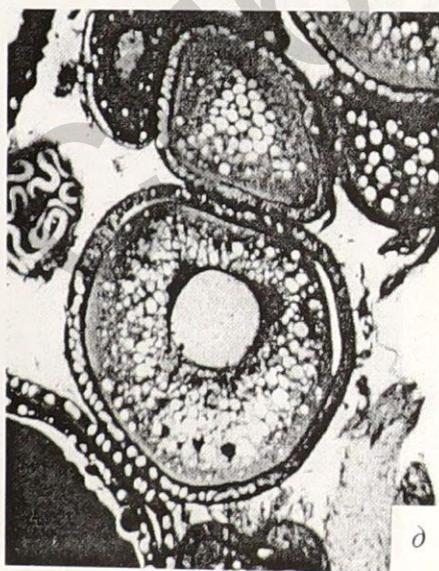


Рис. 20 (продолжение):
z — II, d — III фаза вакуолизации,

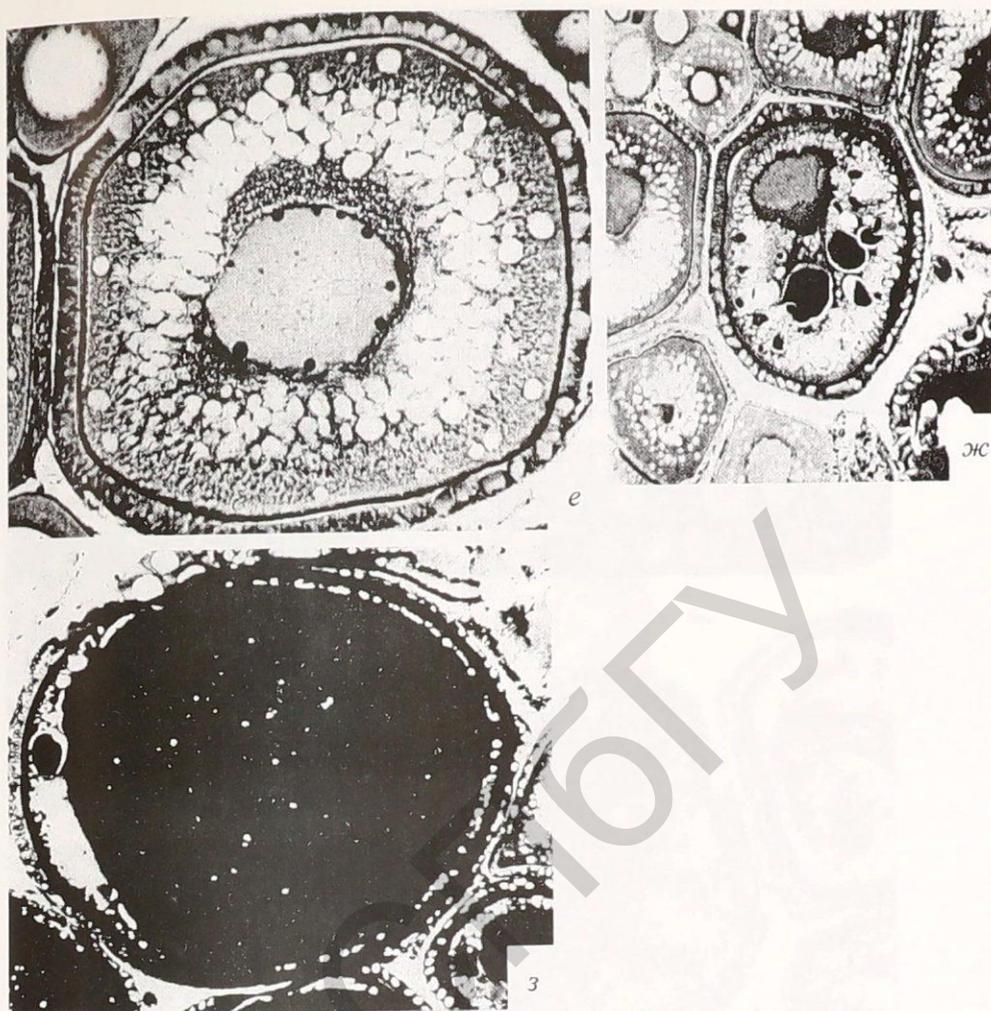


Рис. 20 (окончание):

e — ооцит начала фазы накопления желтка, *ж* — фаза поляризации ооцита,
з — ооцит периода созревания; *a-d* — ув. 220х, *e-з* — ув. 80х

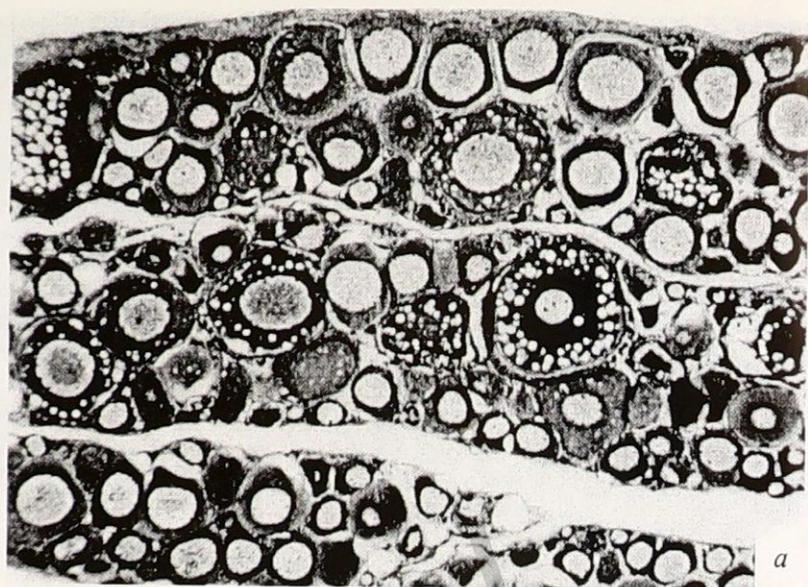


Рис. 21. Состояния яичника сайры в нерестовый и нагульный период годового цикла:

a — II-III стадия зрелости, *б* — III стадия зрелости,



в



г

Рис. 21 (окончание):
 в — остатки лопнувших фолликулов в яичнике сайры VI-IV стадии зрелости, г — тотальная дегенерация наполненных желтком ооцитов в яичнике сайры IV стадии зрелости; а, б, г — ув. 80х, в — ув. 160х

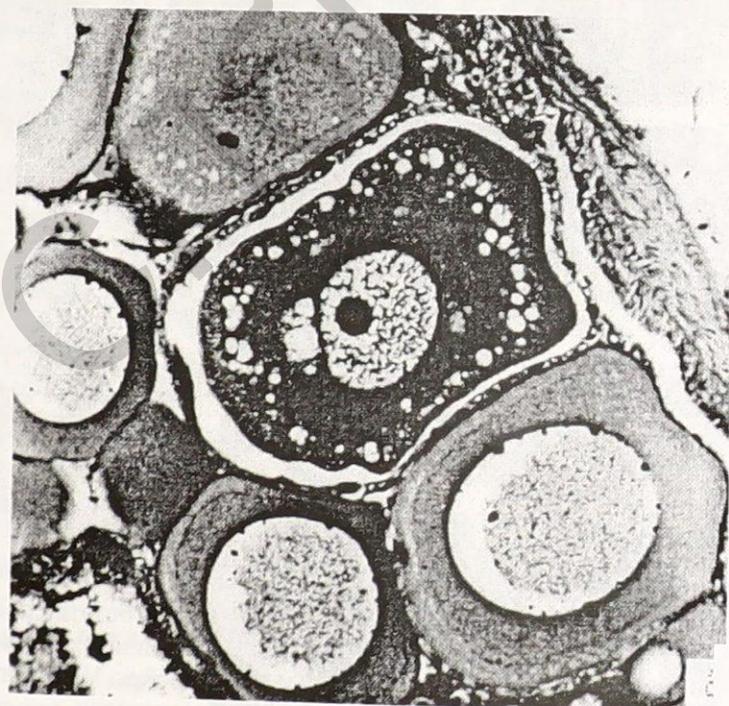
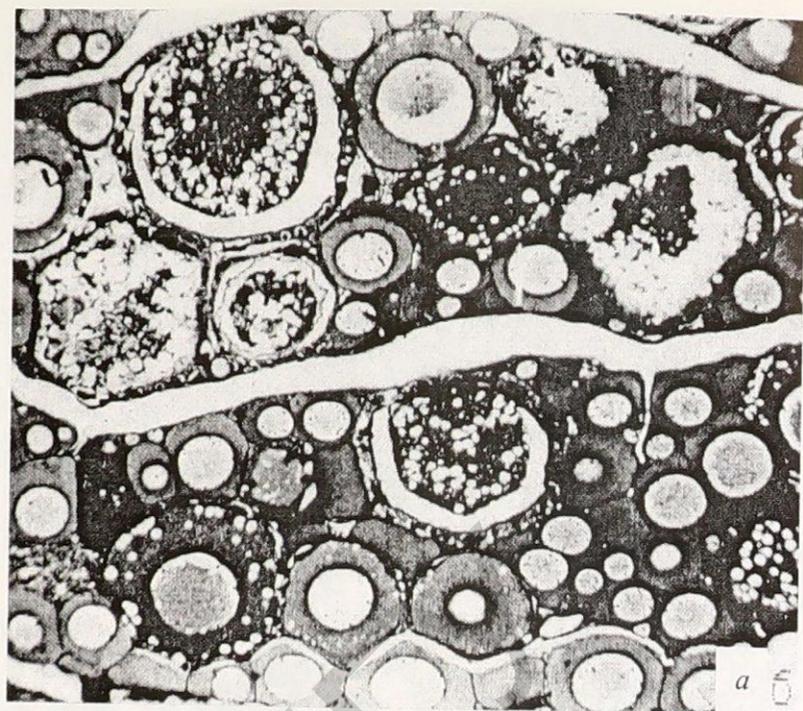


Рис. 22. Нарушения в развитии половых желез у нагуливающей сайры: *а* — дегенерация ооцитов середины и конца фазы вакуолизации в яичнике половозрелой сайры; *б* — дегенерирующий ооцит начала фазы вакуолизации; *а* — ув. 80х, *б* — ув. 160х



Рис. 23. Ооциты японской скумбрии периода трофоплазматического роста: *a* — фаза вакуолизации, *б-г* — фаза вителлогенеза: преобладание жировых включений (*б*), *в* — преобладание желтка (*в*),

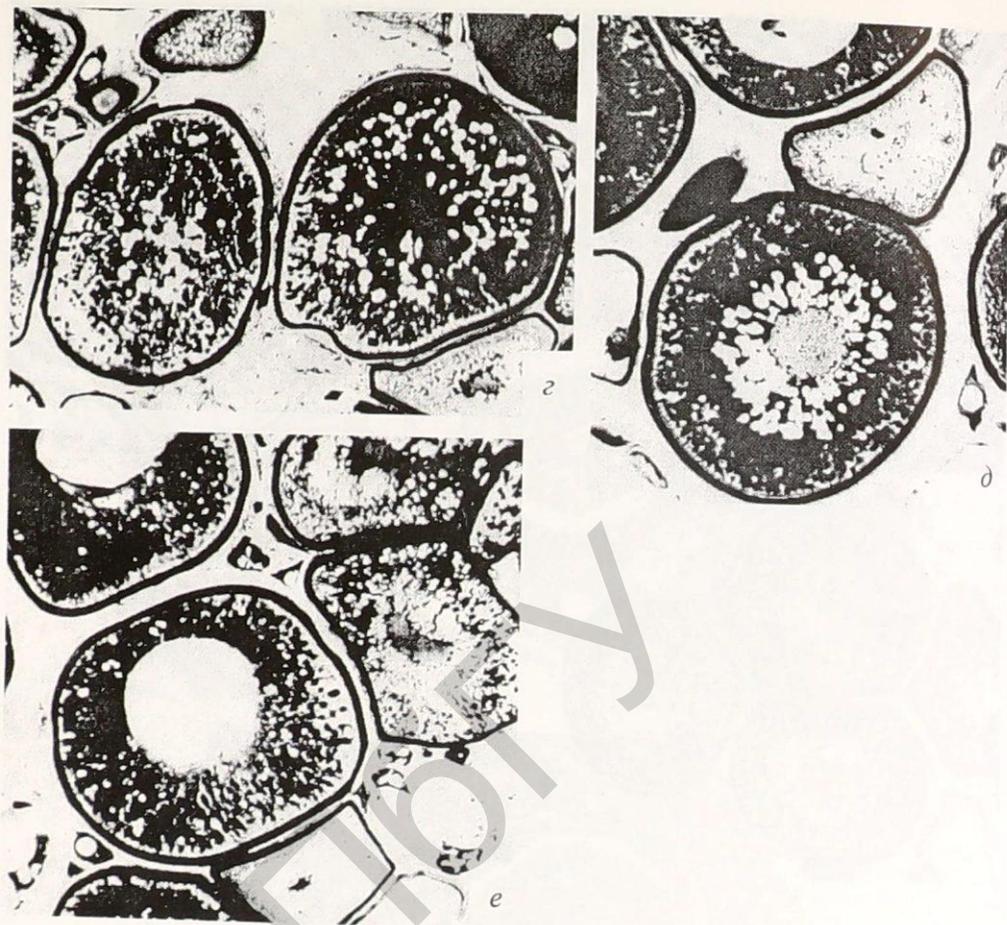


Рис. 23 (окончание):

распределение капель среди желтка (а), б — концентрация жировых капель
вокруг ядра, в — период созревания, жир слит в одну каплю; а — ув. 160х,
б-в — ув. 80х

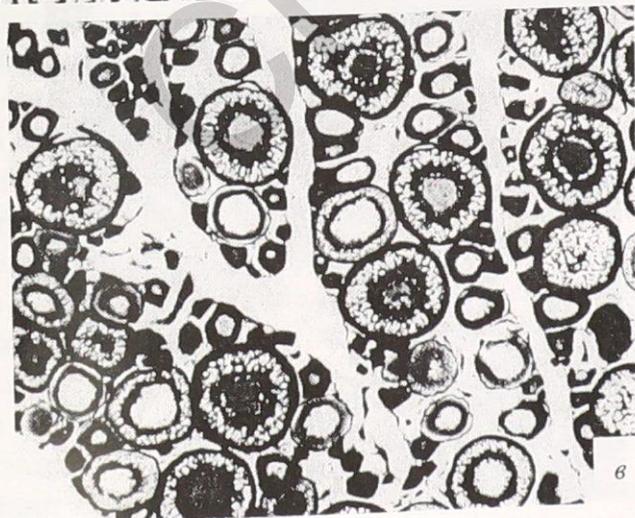
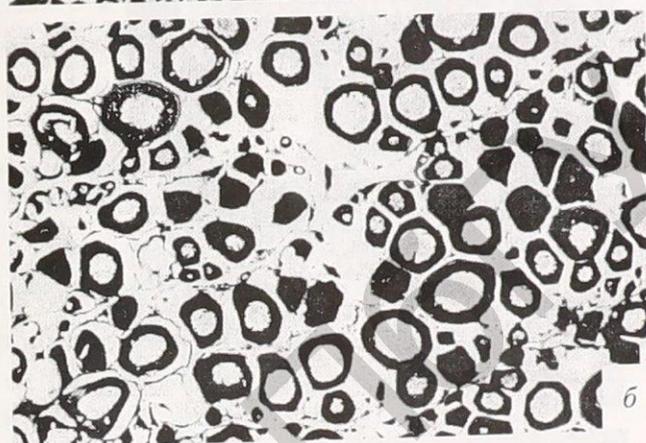
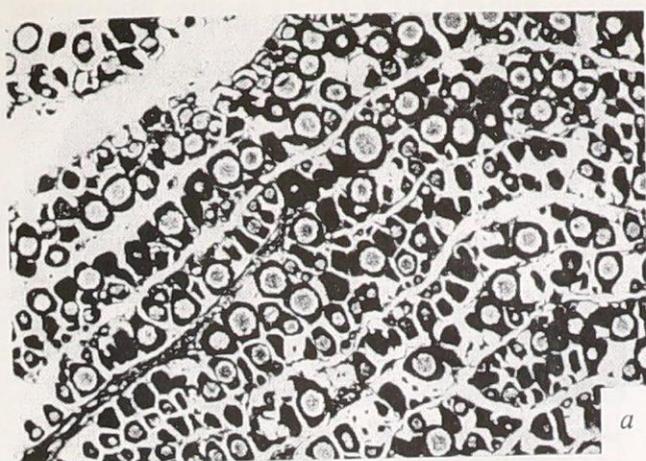


Рис. 24. Состояние половых желез самок скумбрии:
а — I-II стадия зрелости, б — II, в — III,

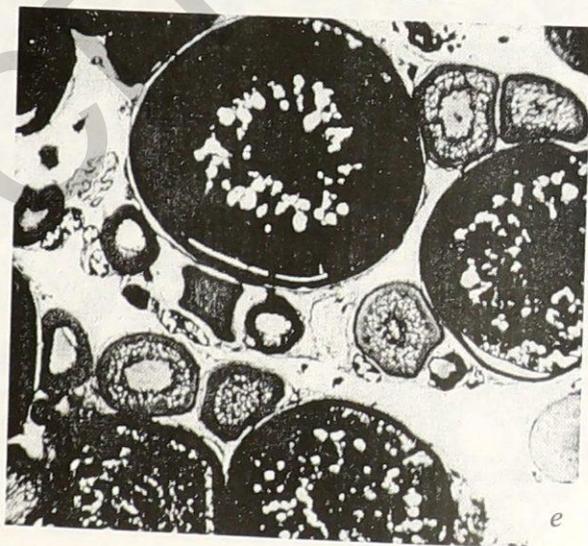
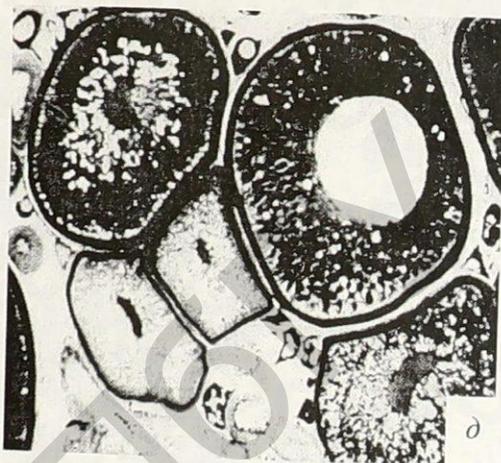


Рис. 24 (окончание):

z — III-IV, d — IV, e — VI-IV стадии зрелости; a-e — ув. 80x

Таблица 26. Результаты количественного анализа яичников сайры II–III и III стадий зрелости

Группы рыб	Номер рыбы	Длина тела, см	Масса гонад, мг/см	Количество ооцитов				
				фаз вакуолизации		фаз ППР,	всего	
				тыс.	%		тыс.	тыс./см
Первая	1	24,3	2,3	1,2	2,2	54,2	55,4	2,3
	2	26,5	4,3	3,8	5,2	69,1	72,9	2,7
Вторая	3	30,3	6,9	10,0	6,2	153,3	161,3	5,3
	4	29,4	7,8	7,1	4,8	138,8	145,9	5,0
	5	28,3	10,2	10,2	7,5	125,6	135,8	4,8
	6	32,0	12,8	12,9	6,4	188,8	201,7	6,3
	7	30,9	9,4	10,5	9,2	103,5	114,0	3,7
	8	30,8	9,4	9,3	7,2	119,8	129,1	4,2
Третья	9	30,2	13,2	13,8	15,5	75,1	88,9	2,9
	10	30,6	20,6	18,9	16,5	95,1	114,2	3,7
	11	31,0	14,7	14,1	16,7	70,3	84,4	2,7

Примечание. ППР — период протоплазматического роста.

длиной тела более 27 см по совокупности показателей состояния гонад можно было разделить на две группы: менее зрелых (вторая группа), с относительным количеством ооцитов фазы вакуолизации — от 4,8 до 9,2%, и более зрелых (третья группа). Хотя абсолютное и относительное количество ооцитов фаз вакуолизации у рыб третьей группы было выше (15,5–16,7%), относительное количество всех ооцитов в их гонадах было заметно меньше, чем у менее зрелых рыб второй группы. После сравнительного анализа других характеристик гонад установлено, что у этих рыб был уменьшен также резервный фонд половых клеток (превителлогенных ооцитов). Это может означать, что при более интенсивном формировании порции ооцитов фаз вакуолизации, т. е. будущего нерестового фонда, очевидно, замедляется пополнение резервного фонда ооцитов. Однако не исключено, что у некоторых самок интенсивность пополнения фонда может возрасти в ходе дегенерации ооцитов фазы вакуолизации.

Для оценки степени завершенности формирования резервного фонда ооцитов у сайры в начале нерестовой миграции сопоставим полученные данные с данными для яичника IV стадии зрелости (табл. 27). В период нагульной миграции резервный фонд, по существу, уже сформирован (табл. 26, вторая группа самок). Коли-

чество ооцитов фазы вакуолизации у самок второй группы в это время приблизительно в два раза меньше величины нерестового фонда ооцитов в яичниках IV стадии зрелости. Принимая во внимание близость начала вителлогенного цикла гонад, можно предположить, что процесс дегенерации ооцитов фазы вакуолизации вскоре прекратится и их количество будет быстро восстановлено за счет большого резервного фонда.

Таблица 27. Структура фонда ооцитов в яичниках IV стадии зрелости у сайры

Номер рыбы	Фонд ооцитов					
	общий		резервный		нерестовый	
	тыс.	тыс./см	тыс.	тыс./см	тыс.	тыс./см
1	148	6,5	128	5,6	20	0,9
2	123	5,2	102	4,3	21	0,9

На величину суммарного фонда ооцитов в гонадах нагуливающей сайры может оказывать влияние помимо пополнения половых клеток процесс дегенерации ооцитов разных фаз вакуолизации, который у части рыб приобретает массовый и затяжной характер. Чтобы оценить роль атрезии таких фолликулов, были подсчитаны резорбирующиеся и интактные половые клетки у самок сайры двух групп (длиной более 27 см) с близкими по массе, но различающимися по уровню дегенерации гонадами (табл. 28).

У рыб с более развитыми яичниками (больше ооцитов фаз вакуолизации) было выше относительное количество атретических фолликулов и существенно ниже (почти в два раза) общий фонд половых клеток. Из приведенных данных (табл. 26; 28) следует, что при несвоевременном ускорении развития ооцитов, проявляющемся в их переходе в фазы вакуолизации, нарастает процесс их элиминации (дегенерации). Вследствие этого, а также торможения процесса пополнения замедляется формирование минимального резервного фонда ооцитов, необходимого для начала нового вителлогенного цикла гонад. У более крупных рыб объем такого фонда был, как правило, выше. Результаты гистологического исследования гонад у сайры в период нагула позволяют внести ясность в вопрос о сроках ее полового созревания, по которому в литературе не существует единого мнения (Новиков, 1967; Темных, 1985; Терехов, 1988). Небольшие размеры гонад, малое количество ооцитов

Таблица 28. Результаты количественного анализа фондов ооцитов в яичниках сайры III стадии зрелости с атретическими фолликулами

Но- мер рыбы	Длина тела, см	Масса гонад, мг/см	Фонд ооцитов			
			общий		фаз вакуолизации	
			тыс.	тыс./см	интактные, тыс.	АФ, %
1	31,0	12,4	235	7,6	14,8	23,5
2	30,5	12,0	224	7,3	16,8	10,7
3	29,3	13,3	114	3,9	13,0	27,3
4	31,0	14,7	177	5,3	17,2	40,2
5	29,7	12,5	108	3,6	14,3	15,0

Примечание. АФ — количество атретических фолликулов, % от фонда ооцитов фаз вакуолизации.

фаз вакуолизации и резервного фонда у самок длиной до 27 см объясняется тем, что эти рыбы являются впервые созревающими. У сайры длиной 27 см и более репродуктивные показатели были значительно выше; все они являлись повторно созревающими, причем самки с длиной тела 32 см и выше, имевшие более крупный фонд ооцитов при той же степени зрелости гонад, вероятно, могут быть определены как нерестовавшие неоднократно.

Результаты гистологического анализа оогенеза и гонадогенеза сайры позволили установить следующие их особенности, важные для понимания репродуктивной стратегии вида:

- 1) ранняя активность фолликулярного эпителия, проявляющаяся в формировании прикрепительных нитей;
- 2) рано начинающаяся миграция ядра к анимальному полюсу;
- 3) начало слияния отдельных желточных включений в более крупные глобулы задолго до завершения вителлогенеза;
- 4) накопление сравнительно небольшого количества желтка и отсутствие жировых капель.

Все это обеспечивает возможность максимально быстрого развития ооцитов ПТР. После нереста у самок сайры проходит массовая резорбция ооцитов фаз вакуолизации цитоплазмы, которая связана с изменением физиологического состояния рыб в начале

нагульной миграции и не оказывает существенного влияния на воспроизводство вида. В случае быстрого формирования нового нерестового фонда половых клеток в начале очередного вителлогенного цикла гонад у самок сайры наблюдается нарастание явлений дегенерации и, как следствие, замедление процесса пополнения резервного фонда ооцитов.

Слбгу

5. СКУМБРИЯ (*SCOMBER JAPONICUS*)

5.1. БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И СОСТОЯНИЕ ЗАПАСОВ

Дальневосточная скумбрия *Scomber japonicus* Houttuyn имеет огромный ареал, простирающийся от Восточно-Китайского моря до северо-западной части Тихого океана. Как и у других представителей эпинеретического комплекса, у скумбрии ареал распадается на репродуктивный, нагульный и «область выноса» икры и личинок (см. рис. 1). У восточного побережья Японии известны два основных места размножения японской скумбрии: на юге — у островов Кюсю и Сикоку, и на севере — у островов Идзу и п-ва Босо. При увеличении численности популяции нерест распространяется и далее на север до 40° с. ш. В нагульный период (июнь–декабрь) косяки скумбрии, двигаясь на север вдоль побережья, на расстоянии 100–150 миль от него, доходят до Курильских островов, а в теплые годы до Камчатки. К востоку от о. Хоккайдо они перемещаются до 165° в. д. С началом осеннего похолодания (в октябре) скумбрия мигрирует к местам нереста, которых достигает в декабре (Беляев, 1984). Размножение происходит с марта по июнь при температуре $13\text{--}18^{\circ}$. С учетом размерного ряда ооцитов в яичнике полагают, что выметывается три порции. Абсолютная индивидуальная плодовитость варьирует от 360 тыс. (2+) до 2,6 млн икринок (6+), в среднем 500–600 тыс. икринок (Пушкарева, 1960). Икра пелагическая диаметром 0,9–1,15 мм. Эмбриогенез продолжается от двух (при 19°C) до семи дней (при $13\text{--}14^{\circ}\text{C}$). Однодневные личинки имеют длину 2,7 мм.

Отдельные особи достигают половозрелости в возрасте 1+, но основная масса — в 2+. Промысловые уловы на 90% состоят из рыб в возрасте от 1+ до 3+; средняя длина рыб в уловах 30–34 см, а масса 350–405 г (Соколовский, 1972). Как и у сардины, у скумбрии личинки выносятся из прибрежных вод по левой периферии зоны наибольших скоростей течения и поэтому в «совместной области выноса» они обнаруживаются в основном к северу от основной струи Куроисио. Формирование меандра Куроисио (см. рис. 2) благоприятствует более эффективному воспроизводству скумбрии, так как в этом случае ее личинки задерживаются в богатых кормовым зоопланктоном прибрежных водах о. Хонсю. Вследствие дестаби-

лизации системы Курисио в конце 80-х годов ухудшились условия воспроизводства скумбрии; кроме того, в два раза был превышен допустимый объем промыслового изъятия. Все это привело к рекордному за последние двадцать лет уменьшению биомассы скумбрии (см. рис. 3) с 4,9 млн т в 1978 г. до 255 тыс. т в 1992 г. (Belayev, Ivanov, 1999).

5.2. ООГЕНЕЗ СКУМБРИИ

Имеющийся материал позволил дать описание только периода трофоплазматического роста ооцитов.

Фаза вакуолизации

У скумбрии, очевидно, непродолжительна, так как в ооцитах рано начинается накопление жира и появляются мелкие желточные зерна. Формирование кольца вакуолей чаще начинается не на периферии ооцита, а в средней зоне цитоплазмы (рис. 23, а). В ядре формируется большое количество пристенно расположенных ядрышек, хромосомы имеют вид «ламповых щеток». Радиально исчерченная оболочка хорошо развита и имеет толщину 8 мкм. На срезах, окрашенных азановым методом по Гейденгайну, хорошо видно, что она состоит из двух слоев. Фолликулярный эпителий очень тонкий. Диаметр ооцитов с хорошо сформированным кольцом вакуолей составляет 200–220 мкм, ядра — 70–80 мкм.

Фаза накопления желтка

Во время трофоплазматического роста в ооцитах скумбрии накапливаются жир и желток. Жировые капли начинают откладываться вокруг ядра до появления желточных зерен или одновременно с ними. Диаметр ооцитов в начале фазы примерно 270 мкм, диаметр ядра 90 мкм. В одних случаях в начале фазы преобладает накопление жира (рис. 23, б), в других — желтка (рис. 23, в). В ходе постепенного заполнения цитоплазмы ооцита желточными гранулами кортикальные вакуоли оттесняются на периферию, а жировые капли лежат среди желтка (рис. 23, г). В конце фазы жир концентрируется вокруг ядра (рис. 23, д). Жировые капли укрупняются. Диаметр ооцита достигает 570 мкм; диаметр ядра составляет 130 мкм. Двухслойная радиально исчерченная оболочка имеет

толщину 16 мкм. Высота фолликулярного эпителия небольшая — 6 мкм.

Таблица 29. Диаметр ооцитов периода трофоплазматического роста у скумбрии

Виды скумбрии	Диаметр ооцитов, мкм			
	фазы вакуолизации	фазы накопления желтка		
		1	2	3
Японская	200	272-352	570	590
Северо-западной Африки	190-200	320-350	550-620	-
Перуанская	160-170	300-340	520-550	580-600

Примечание. 1 — начало фазы. 2 — концентрация жировых капель вокруг ядра, 3 — слияние жировых капель в одну. Значения диаметра ооцитов приведены для Японской скумбрии в середине фазы вакуолизации, для скумбрии Северо-западной Африки и Перуанской — в начале фазы.

Наиболее зрелые половые клетки представлены ооцитами с жиром, слитым в единую каплю (рис. 23, е). Диаметр ооцита мало изменяется — 590 мкм. Ядро примыкает к жировой капле и имеет серповидную форму. В ходе гидратации диаметр ооцитов к концу развития увеличивается примерно до 1000 мкм. Размеры ооцитов тихоокеанской скумбрии (табл. 29) в отдельные моменты трофоплазматического роста сходны с тем, которые были установлены для скумбрии северо-западного побережья Африки (Алексеева, 1973) и перуанской скумбрии (Алексеева, Исаков, 1986).

5.3. СОСТОЯНИЕ ГОНАД У САМОК В НАГУЛЬНЫЙ И ПРЕДНЕРЕСТОВЫЙ ПЕРИОДЫ

У большей части выловленной осенью (октябрь-ноябрь) скумбрии яичники находились во I-II стадии зрелости (рис. 24, а). Для такого состояния гонад было характерно преобладание ооцитов ранних фаз протоплазматического роста. У всех самок, кроме одной, не было обнаружено пополнения резервного фонда ооцитов, встречались лишь одиночные ооциты в стадии диплотены. Вероятно, у скумбрии, как и у многих других рыб, пополнение РФО завершается в конце или сразу после нереста.

Состояние яичников II стадии зрелости отличалось появлением ооцитов завершающих фаз протоплазматического роста (рис. 24, б). В яичнике III стадии зрелости (рис. 24, в) наряду с ооцитами протоплазматического роста обнаруживались ооциты фазы вакуолизации и накопления желтка. Более зрелые самки скумбрии были выловлены в марте. В яичниках III–IV стадии зрелости одновременно с ооцитами в состоянии интенсивного желтконопления встречались ооциты различных фаз вакуолизации (рис. 24, г). В таких гонадах отделение порций ооцитов для очередного нереста могло быть еще не завершено, поэтому определить их количество было невозможно. У всех самок с яичниками III–IV стадии зрелости происходила дегенерация части ооцитов, а у одной из них была обнаружена массовая дегенерация ооцитов, составляющих первую порцию. В литературе также есть данные о том, что у скумбрии может наблюдаться дегенерация ооцитов до нереста (Алексеева, Исаков, 1986).

У скумбрии в гонадах IV стадии зрелости можно встретить все фазы развития ооцитов периода вителлогенеза. Группа ооцитов, завершивших накопление желтка, может быть представлена ооцитами разной степени зрелости, в зависимости от состояния жировых включений. У одних самок в части ооцитов жир уже был слит в одну каплю (рис. 24, д), а у других он был в виде отдельных мелких капель, расположенных вокруг ядра (рис. 24, е). У менее зрелых рыб также можно было дифференцировать уровень развития ооцитов старшей генерации по локализации липидных включений: в клетках одной группы жировые капли были сконцентрированы вокруг ядра, а в клетках другой рассеяны среди глыбок желтка. Кроме того, в яичнике находилось немного ооцитов, еще не завершивших накопление желтка и жира. Непрерывную асинхронность вителлогенеза дополняло содержание в тех же яичниках ооцитов фазы вакуолизации (рис. 24, д). Существуют мнение, что эти ооциты не реализуются и в дальнейшем подвергаются дегенерации (Алексеева, 1973; Алексеева, Исаков, 1986).

Сколько порций формируется в яичниках скумбрии, решить трудно. Во-первых, возникает вопрос: одну или две порции образуют ооциты, завершившие вителлогенез и различающиеся по состоянию жировых включений. В пользу существования двух порций свидетельствует состав ооцитов периода вителлогенеза в яичниках IV–V стадии зрелости у некоторых самок. У них в яичниках наряду со зрелыми ооцитами периода овуляции находились завершившие

накопление желтка ооциты, в которых жир был в виде отдельных капель, концентрирующихся вокруг ядра. Следовательно, не произошло выравнивания состояния двух групп ооцитов конца вителлогенеза, характерных для яичников IV стадии зрелости. В связи с этим можно предполагать, что в ходе оогенеза одни партии ооцитов могут дробиться и формировать несколько порций; а другие — малочисленные группы ооцитов сходного состояния, вероятно, наоборот, объединяются в общие порции. Если считать, что ооциты фазы вакуолизации не подвергаются дегенерации, то в яичниках IV стадии зрелости без следов нереста условно можно выделить около пяти групп ооцитов, а со следами нереста (рис. 24, e) — даже шесть. В литературе есть иные указания — скумбрия выметывает три порции (Пушкарева, 1960).

СЛБГ

АДАПТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИИ ПОЛОВЫХ ЖЕЛЕЗ У РЫБ СИСТЕМЫ КУРОСИО В СВЯЗИ С РЕПРОДУКТИВНОЙ СТРАТЕГИЕЙ ЭТИХ ВИДОВ

(вместо заключения)

Важно подчеркнуть, что именно сравнительный метод исследования позволил в полной мере выявить видовые приспособительные особенности развития половых клеток и гонад у близких по биологии размножения (пелагофильных) рыб района Куро시오. В настоящей работе многообразие адаптивных черт в развитии гонад этих рыб было показано на разных уровнях анализа, при изучении:

- 1) морфофункциональной организации ооцитов;
- 2) структуры, динамики и взаимосвязи резервного и нерестового фондов половых клеток;
- 3) распространения и роли процессов дегенерации.

При сравнительном анализе оогенеза оказалось, что многие общие черты в строении и развитии половых клеток у самок сардины и скумбрии отличают их от анчоуса и сайры. Выраженность структуры желточного ядра, зон локализации РНК-содержащих органоидов клетки и провизорных жировых включений в ооцитах ППР можно рассматривать как свидетельство более активного белково-липидного синтеза у первых двух рыб по сравнению с сайрой и анчоусом, у которых даже диаметр ооцитов в конце ППР (150 мкм у сайры и 130 мкм у анчоуса) был заметно меньше, чем у многих других рыб (200–220 мкм). В отличие от сардины и скумбрии у этих рыб в цитоплазме ооцитов ПТР преобладает накопление не жировых, а углеводовных включений; укрупнение желточных гранул и поляризация ооцитов происходят у них задолго до завершения вителлогенеза, а округлая форма клеток изменяется при этом на эллипсоидную. Очевидно, что у рыб каждой из этих двух групп по-разному обеспечивается снижение удельного веса икринок: у анчоуса и сайры это достигается главным образом сильной гидратацией ооцитов, обусловленной высокой осмотической емкостью большой массы полисахаридных включений, а у двух других — в основном за счет капель жира. Жировые включения, кроме того, являются главным энергетическим источником (Новиков, 1991; Кауфман, 1976). У костистых рыб из богатых желтком и жиром икринок (например, у лососевых рыб) выходят гораздо более дифференцированные и сходные со взрослыми организмами личинки

(Гинзбург, 1968). Накопление в ооцитах большого количества липидных включений обеспечивает нормальное развитие эмбрионов при низкой температуре воды и позволяет личинкам более успешно развиваться и выживать на этапах эндогенного и смешанного питания.

Выявленные морфологические различия в развитии ооцитов безусловно связаны с репродуктивной стратегией этих рыб. Тот факт, что ооциты анчоуса и сайры накапливают сравнительно небольшие запасы энергетических и пластических веществ и могут созреть при разной наполненности желтком дает этим видам очевидные преимущества: при этом предельно сокращается ПТР ооцитов, самки получают возможность выметывать много порций икры и более эффективно использовать любые, даже кратковременные периоды благоприятных для нереста условий среды. Вместе с тем при малом запасе трофических веществ в ооцитах следует ожидать большую зависимость выживаемости личинок от состояния кормовой базы и других условий нагула и зимовки. Таким образом, получается, что меньшая надежность эмбрионально-личиночного развития у анчоуса и сайры компенсируется более высокой лабильностью, растянутостью и многопорционностью их икрометания.

При сравнении процессов становления и динамики фонда половых клеток у исследованных видов оказалась различной физиологическая граница раздела резервного и нерестового фондов ооцитов. Как и у многих других рыб, у японского анчоуса эта граница соответствует моменту перехода от пре- к вителлогенному циклу развития гонад, поэтому в период нагула половые железы самок находятся во II стадии зрелости. У сайры в период нагула ооциты старшей генерации ППР способны перейти к качественно иному (трофоплазматическому) росту, но на конечных фазах вакуолизации цитоплазмы подвергаются резорбции. Поэтому яичники сайры, в отличие от яичников анчоуса, находятся не во II, а во II-III стадии зрелости. Напротив, у сардины в связи с уникальным и мало известным до этого в литературе явлением перманентной дегенерации ооцитов середины и конца ППР уровень развития яичников у нагуливающих самок понижается до I-II стадии зрелости. В связи с этим остается неясным, почему в период нагула у сайры и сардины в яичниках ооциты старшей генерации не задерживаются в своем развитии в относительно устойчивом состоянии, как, например, у анчоуса и скумбрии, а переходят в более продвинутое и чувствительную фазу. Возможно, что такое длительное поддер-

живание потенциальной готовности половых желез самок сайры и сардины к переходу в более продвинутое состояние следует рассматривать как одно из проявлений пластичности функции репродуктивной системы, связанное с возможностью резкого ускорения развития (и созревания) яичников рыб при наступлении благоприятных условий. Вероятно, как компенсация перманентной дегенерации ооцитов ППР у сайры и сардины, в отличие от двух других исследованных видов рыб, происходит ритмичное, не прекращающееся на всем протяжении нагульного периода пополнение резервного фонда ооцитов.

При досрочном ускорении гаметогенеза у нагуливающих самок сайры и сардины становление резервного фонда ооцитов замедлялось. Этот факт может указывать на важную функциональную роль перманентной дегенерации ооцитов старшей генерации, заключающуюся в задержке оогенеза до накопления определенного объема резервного фонда ооцитов, достаточного для выделения из его состава нерестового фонда ооцитов и начала вителлогенного цикла гонад.

Показано, что у сайры и сардины достаточный для начала нового вителлогенного цикла гонад резервный фонд ооцитов формируется к концу нагульного периода: 150 тыс. икринок у сайры и 300–600 тыс. икринок у сардины; он включает в себя и весь будущий нерестовый фонд ооцитов. Из сравнения с аналогичными весьма редко встречающимися в литературе данными следует, что приблизительно такой же по объему фонд образуется у радужной форели — 100 тыс. икринок (Кузнецов и др., 1997), беломорской сельди — 280 тыс. и окуня — 390 тыс. (Зеленков, 1982); однако это намного меньше, чем у значительно более крупных рекрутов балтийской трески — 70 млн шт. (Широкова, 1971).

Согласно проведенным подсчетам нерестовый (расходный) фонд ооцитов составлял у сардины лишь небольшую часть (около 13%) общего количества ооцитов в яичниках IV стадии зрелости. У большинства других рыб значение этого соотношения близко к 20% (Gotting, 1961), однако у золотой рыбки 55–63% (Yamamoto, Yamazaki, 1961), а у медаки 76% (Yamamoto, Yoshioka, 1964). Фактически полное обособление нерестового фонда ооцитов у сардины достигается задержкой подавляющей массы ооцитов резервного фонда на самых ранних этапах протоплазматического роста; находящиеся в связи с этим в явном дефиците ооциты завершающих фаз ППР не приступают к накоплению желтка. У анчоуса и сай-

ры показан переход новых генераций превителлогенных ооцитов на протяжении нерестового периода в фазу вакуолизации (непрерывная асинхронность оогенеза). Количественный анализ соотношения ооцитов различных фаз трофоплазматического роста позволил установить вариабельность ритма порционного икротетания; ее основой были различия в состоянии гонад сразу после очередного нереста (VI–III и VI–IV стадии зрелости).

При анализе нарушений оогенеза были выделены две группы явлений дегенерации половых клеток: по существу, составляющие часть естественного преобразования фонда половых клеток и вызывающие значительное сокращение репродуктивного потенциала популяции. К явлениям первого рода относится массовая, повторяющаяся из года в год дегенерация ооцитов ППР в яичниках самок сардины, находящихся в состоянии нагула. Дегенерация связана с постнерестовым становлением функции гонад и поэтому должна рассматриваться как норма. Получены убедительные доказательства того, что гибель этих клеток обусловлена их вступлением в качественно иное морфофункциональное состояние, по-видимому, не совместимое с эндокринным и физиологическим статусом гонад и организма в целом. Об этом, в частности, свидетельствует отсутствие массовой дегенерации ооцитов у неполовозрелых рыб и увеличение частоты этого явления к концу нагула и у более крупных самок. Длительность этого процесса подтверждается содержанием в яичниках нескольких генераций атретических тел.

Значение этих фактов выходит за рамки исследования узко видовой специфики репродуктивной функции. Ряд ранее полученных морфологических данных косвенно указывал на неоднородность ооцитов ППР (Персов, 1975; Чмилевский, 2003). Селективность элиминации и различия в процессах резорбции половых клеток отдельных ступеней ППР у сардины служат бесспорным подтверждением их физиологических различий. У откармливаемых самок сайры аналогичную функциональную роль выполняет постоянная резорбция ооцитов различных фаз вакуолизации цитоплазмы.

У всех четырех видов планктофагов происходит естественная коррекция индивидуальной плодовитости в форме резорбции части желтковых ооцитов. Для анчоуса таким базальным уровнем элиминации можно считать гибель в среднем 5% ооцитов.

Оценка количественного соотношения интактных и атретических фолликулов позволила установить, что последовательная де-

генерация все более молодых ооцитов ПТР в конце нерестового сезона у анчоуса является важной видовой адаптацией, позволяющей самкам оперативно завершать вителлогенный этап полового цикла в связи с переходом к нагулу. Сигналом к этому служат изменения условий среды и физиологического состояния рыб.

В отличие от таких форм нарушений оогенеза массовая резорбция ооцитов ПТР одной-двух порций у зрелых самок сардины, анчоуса и сайры неизбежно приводит к уменьшению индивидуальной плодовитости. К концу нерестового сезона число дегенерирующих вителлогенных ооцитов и их встречаемость у зрелых самок, как правило, возрастают. Анализ этого явления позволяет отметить высокую пластичность воспроизводительной функции у дальневосточной сардины. О такой пластичности определенно свидетельствуют картины интенсивного пополнения фонда половых клеток при нарушении гаметогенеза, а также сохранение способности к нормальному созреванию ооцитов при дегенерации части из них в данной порции и быстрому развитию следующих порций ооцитов при полной дегенерации предыдущей.

В годы максимальной численности сардины (1987–1989 гг.) масштаб нарушений в развитии ее половых желез существенно возрос: массовую дегенерацию ооцитов ПТР наблюдали у части рыб в начале нерестового периода, а в середине и конце его такие нарушения были характерны для большинства созревающих самок. Это было новым, сравнительно мало известным ранее явлением для морских рыб — обитателей открытых экосистем (Clark, 1934; Федоров, 1971; Le Clus, 1979). Считается, что уровень дегенеративных процессов в гонадах рыб может служить показателем эффективности не только нереста, но и нагула производителей (Баденко, Голованенко, 1973). Показано, что на гребне волны численности существенно изменились биологические показатели сардины: возросла продолжительность жизни и доля старших возрастных групп, понизились скорость роста, упитанность и темп полового созревания (Свирский и др., 1988; Zhigalin, Belayev, 2000). Вступили в действие разнообразные механизмы регуляции численности, связанные с плотностью популяций. В ряде экспериментальных исследований, выполненных на сардине и анчоусе (Tsuruta, Hirose, 1989; Shiraishi et al., 1996), было показано, что дефицит корма и повышенная концентрация экзометаболитов приводят к задержке начала вителлогенного цикла гонад, удлинению межнерестового интервала, а также к уменьшению числа порций, количества и диаметра выметываемых

икринок. Как доказывает практика искусственного рыбоводства, физиологическое состояние производителей во многом обуславливает качество половых продуктов и жизнеспособность потомства (Залепухин, 1985; Толстоногов, 1985; Грусевич, Чаплинская, 1988). Опосредованное влияние ухудшения условий нагула производителей на успешность естественного воспроизводства признается и для морских рыб (Марти, 1968). Таким образом, есть все основания предполагать не только уменьшение количества, но и снижение качества яйцеклеток, продуцируемых гонадами самок с массовыми нарушениями гаметогенеза.

Установлено, что в конце 80-х годов у значительной части сардины с массовой дегенерацией желтковых ооцитов нарушался ежегодный ритм воспроизводства. Постнерестовая резорбция ооцитов ППР приобретала затяжной характер, в результате в следующий нерестовый период почти у половины (47 %) производителей уровень зрелости яичников не превышал I-II или II-III стадий зрелости и они содержали большое количество атретических тел с включениями пигмента изнашивания (липофусцина). Это означает, что такие особи пропустили по крайней мере два нерестовых сезона. Аналогичное состояние яичников (без остатков постовуляторных и атретических фолликулов) наблюдали в период нереста у значительного числа рыб репродуктивного возраста. У этих самок задерживалось наступление половозрелости, что также вело к снижению воспроизводительного потенциала сардины. Таким образом, резорбционные процессы, составляя часть системы адаптаций, связанных с размножением рыб, выступают своеобразным механизмом регуляции репродуктивного потенциала не только отдельных производителей, но и популяции в целом. Это серьезно влияет на формирование численности поколений и соответственно на состояние запасов пелагических рыб зоны течения Куроисио.

ЛИТЕРАТУРА

Акимова Н. В. Гаметогенез и половая цикличность сибирского осетра в естественных и экспериментальных условиях // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М., 1985. С. 111–122.

Алексеев Ф. Е., Алексеева Е. И. Методические рекомендации к определению продукции икры для рыб с порционным нерестом // Калининград, 1988а. 24 с.

Алексеев Ф. Е., Алексеева Е. И. Методические указания по сбору материалов по определению удельной продукции икры // Калининград, 1988б. 11 с.

Алексеев Ф. Е., Алексеева Е. И. Определение стадий зрелости гонад и изучение половых циклов, плодовитости, продукции икры и темпа полового созревания у морских промысловых рыб: Метод. пособие. Калининград, 1996. 73 с.

Алексеева Е. И. Оогенез скумбрии *Scomber colias* Gmelin северо-западного побережья Африки // Тр. Атлант. науч.-исслед. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океанографии. 1973. Вып. 53. С. 86–98.

Алексеева Е. И., Алексеев Ф. Е. Некоторые аспекты репродуктивной биологии анчоусов *Mystophum punctatum* Rafinesque и *Notoscopelus splendens* (Richardson) (Mystophidae) из Восточно-Тропической Атлантики // Вопр. ихтиол. 1983. Т. 23. Вып. 5. С. 779–785.

Алексеева Е. И., Исаков В. И. Характер нереста, репродуктивный цикл и функциональная неоднородность ареала перуанской скумбрии, *Scomber japonicus peruanus* (Jordan et Hubbs) // Сб. науч. тр. Атлант. науч.-исслед. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океанографии. 1986. С. 59–68.

Алешин С. А. Ранний гаметогенез радужной форели при различных пищевых и температурных режимах: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Л., 1987. 16 с.

Баденко Л. В., Голованенко Л. Ф. Резорбция половых клеток у азовских осетровых рыб как индикатор их биологического состояния // Тр. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океанографии. 1973. Т. 94. С. 57–71.

Беляев В. А. Структура ареала японской скумбрии // Океанология. 1984. Т. 24. Вып. 4. С. 689–695.

Беляев В. А. Ихтиоцен эпипелагиали зоны течения Курошио и его динамика: Автореф. дис. . . д-ра биол. наук. М., 2000. 42 с.

Беляев В. А., Кеня В. С. Состояние запасов и условия воспроизводства дальневосточной сардины в северо-западной части Тихого океана // Биологические ресурсы открытого океана. М., 1987. С. 225–237.

Беляев В. А., Новиков Ю. В., Сви́рский В. Г. Запасы дальневосточной сардины и изменения в ихтиоцене СЗТО // Рыбное хоз-во. 1991. № 8. С. 24–28.

- Биологический энциклопедический словарь. М., 1986. 831 с.
- Богданова В. А. Нарушения оогенеза у гиногенетических и гибридных форм сиговых рыб // Проблемы надежности функционирования репродуктивной системы у рыб / Тр. Биол. науч.-исслед. ин-та С.-Петерб. ун-та. 1997. Вып. 44. С. 91–99.
- Гербильский Н. Л. Возрастные и сезонные изменения в ооцитах зеркального карпа // Архив анат., гистол. и эмбриол. 1939. Т. 21. № 2. С. 241–276.
- Гербильский Н. Л. Метод гипофизарных инъекций и его роль в рыбоводстве // Метод гипофизарных инъекций и его роль в воспроизводстве рыбных запасов. Л., 1941. Т. 1. С. 5–36.
- Гербильский Н. Л. Современное состояние и перспективы метода гипофизарных инъекций в рыбоводстве // Тр. Лаб. основ рыбов. 1947. Т. 1. С. 5–24.
- Гинзбург А. С. Оплодотворение у рыб и проблема полиспермии. М., 1968. 358 с.
- Грусевич В. В., Чаплинская Т. Л. Влияние условий содержания производителей канального сома на их созревание и качество потомства в раннем онтогенезе // Матер. IV Всесоюз. конф. по раннему онтогенезу рыб. В 2 ч. Ч. 1. М., 1988. С. 69–71.
- Дрягин П. А. О полевых исследованиях размножения рыб // Изв. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыбн. хоз-ва. 1952. Т. 30. С. 3–70.
- Дудник Ю. И. Основные закономерности распределения сайры и макрелешуки // Биологические ресурсы открытого океана. М., 1987. С. 107–119.
- Емельянова Н. Г. Сезонные изменения цитоплазмы ооцитов периода превителлогенеза у толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* Valenciennes // Вопр. ихтиол. 1985. Т. 25. Вып. 2. С. 248–255.
- Жигалин А. Ю., Свирский В. Г. Плодовитость дальневосточной сардины из северо-западной части Тихого океана // Сельдевые северной части Тихого океана. Владивосток, 1985. С. 94–104.
- Залепухин В. В. Биологическая и физиолого-биохимическая разнокачественность самок и икры карповых рыб в условиях заводского воспроизводства: Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1985. 25 с.
- Захарова Н. И. Морфофункциональные изменения раннего гаметогенеза радужной форели (*Salmo gairdneri* Rich) при различном температурном режиме и рентгеновском облучении: Автореф. дис... канд. биол. наук. Л., 1984. 17 с.
- Зеленков В. М. Развитие половых желез и становление индивидуальной плодовитости у беломорской сельди *Clupea harengus pallasi maris-albi* Berg и обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* L.: Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1982. 24 с.

Зубина Л. В. Особенности оогенеза и полового цикла экологически различных видов байкальских коттоидных рыб (Cottidae, Abyssocottidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 16 с.

Иванков В. Н. Строение яйцеклеток и систематика рыб. Владивосток, 1987. 150 с.

Иевлева М. Я. Оценка темпов полового развития смолтов перки *Oncothyynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) р. Озерной (Камчатка) при прогнозировании возрастной структуры половозрелой части популяции // Вопр. ихтиол. 1985. Т. 25. № 3. С. 452–458.

Казанский Б. Н. Особенности функции яичника и гипофиза у рыб с порционным икрOMETАНИЕМ // Тр. Лаб. основ рыбоводства. Т. 2. 1949. Л., С. 64–120.

Казанский Б. Н. Смена фаз регуляции и эколого-физиологическая стадийность гаметогенеза рыб // Бюл. изобрет., открытий и товарных знаков. 1963. № 19. С. 71–72.

Казанский Б. Н. Закономерности гаметогенеза и экологическая пластичность размножения рыб // Экологическая пластичность половых циклов и размножения рыб. Л., 1975. С. 3–32.

Кауфман З. С. Зависимость оогенеза морских беспозвоночных от температурного фактора среды и некоторые вопросы эволюционной морфологии // Журн. общ. биол. 1976. № 2. С. 263–275.

Киршенблат Я. Д. Физиологический механизм регуляции процессов созревания ооцитов и овуляции у вьюна *Misgurnus fossilis* L // Вопр. ихтиол. 1961. Т. 1. № 1. С. 166–193.

Кодолова О. П. О характере созревания икры и плодовитости тихоокеанской сайры // Изв. Тихоокеан. научн.-исслед. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океанографии. 1967. Т. 61. С. 331–334.

Колосюк Г. Г., Свирский В. Г. О функциональной связи масса—длина тела и некоторых подходах к исследованию роста дальневосточной сардины // Сельдевые северной части Тихого океана. Владивосток, 1985. С. 105–115.

Кондратьев А. К. Морфофункциональная характеристика ооцитов периода превителлогенеза в годовом цикле сибирской стерляди: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1977. 152 с.

Кузнецов Ю. К. Гаметогенез, стадии зрелости и оплодотворение у костистых и осетровых рыб. Калининград, 1972. 38 с.

Кузнецов Ю. К. Исследование функции яичников в связи с явлением карликовости у рыб и круглоротых на примере представителей родов *Osmerus* Lacepede и *Lampetra* Gray: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986. 23 с.

Кузнецов Ю. К., Мосягина М. В., Насека А. М. О формировании фонда ооцитов у моно- и полициклических лососевых рыб // Вестн. С.-Петерб. ун-та. 1997. Сер. 3. Вып. 3 (17). С. 8–30.

Ланицкий И. И. Оогенез и годичный цикл яичников у сига-лудоги (*Coregonus lavaretus ludoga* Pol // Тр. Лаб. основ рыбоводства. Т. 2 Л., 1949. С. 37–63.

Лисовенко-Л. А. О характере гаметогенеза икромечущих рыб и подходах к определению их плодовитости // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М., 1985. С. 55–64.

Лисовенко Л. А., Андрианов Д. П. Определение абсолютной индивидуальной плодовитости порционно нерестящихся рыб // Вопр. ихтиол. 1991. Т. 31. Вып. 4. С. 631–641.

Лисовенко Л. А., Овен Л. С., Андрианов Д. П. Суточная ритмика размножения черноморской хамсы // Тез. докл. 4-й Всесоюз. конф. по раннему онтогенезу рыб. Мурманск, 28–30 сент. 1988. В 2 ч. Ч. 1. М., 1988. С. 171–174.

Марти Ю. Ю. О динамике численности морских селдей и механизме воздействия промысла на их возрастной состав, численность, ареал и воспроизводство // Тр. Полярн. науч.-исслед. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океанографии. 1968. Вып. 23. С. 452–458.

Мейен В. А. Наблюдения над годичными изменениями яичников у окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Русск. зоол. журн. 1927. Т. 7. № 4. С. 75–113.

Мейен В. А. К вопросу о годовом цикле изменений яичников костистых рыб // Изв. АН СССР. 1939. Сер. биол. № 3. С. 17–27.

Мурза И. Г., Христофоров О. Л. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Л., 1991. 102 с.

Новиков Г. Г. Особенности роста и энергетики развития костистых рыб в раннем онтогенезе: Автореф. дис... д-ра биол. наук. М., 1991. 44 с.

Новиков Ю. В. Основные черты биологии и состояние запасов тихоокеанской сайры // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океанографии. 1967. Т. 56. С. 3–50.

Новиков Ю. В. Изучение популяционной структуры и возрастного состава сайры в северо-западной части Тихого океана // Там же. 1973а. Т. 87. С. 149–154.

Новиков Ю. В. Некоторые особенности изучения экологии размножения сайры и других рыб сообщества вод Куроисио // Там же. 1973б. Т. 87. С. 155–162.

Новиков Ю. В., Свирский В. Г. Долгопериодные изменения численности основных промысловых рыб северо-западной части Тихого океана // Биологические ресурсы открытого океана. М., 1987. С. 189–215.

Овен Л. С. Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб. Киев, 1976. 131 с.

Персов Г. М. Ранний период гаметогенеза у проходных лососей // Тр. Мурманск. биол. ин-та. 1966. Вып. 12 (16). С. 7–44.

Персов Г. М. Дифференцировка пола и становление индивидуальной плодовитости у рыб: Дис. . . д-ра биол. наук. Л., 1969. 412 с.

Персов Г. М. Надежность функционирования воспроизводительной системы рыб // Вопр. ихтиол. 1972. Т. 12. Вып. 2(73). С. 258–272.

Персов Г. М. Дифференцировка пола у рыб. Л., 1975. 148 с.

Подушка С. Б. Экспериментальный анализ сезонности размножения плотвы и трехиглой колюшки в связи с эколого-физиологической периодизацией оогенеза костистых рыб: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Л., 1976. 20 с.

Пушкарева П. Ф. Материалы по плодовитости и развитию половых продуктов скумбрии // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океанографии. 1960. Т. 46. С. 79–84.

Равен Х. Оогенез. М., 1964. 306.

Расс Т. С. Японский анчоус // Промысловые рыбы СССР. М., 1949. С. 144–145.

Решетников Ю. С. Особенности роста и созревания сигов в водоемах Севера // Закономерности роста и динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М., 1966. С. 93–155.

Романов А. А. Нарушение морфогенеза половых желез, половых клеток, печени осетровых Каспия в морской период жизни // Экологич. и морфофункц. основы адаптаций гидробионтов / Тез. докл. Симп., посвящ. 90-летию со дня рожд. Н. Л. Гербильского. Л., 1990. С. 83–85.

Роскин Г. И., Левинсон Л. Б. Микроскопическая техника. М., 1957. 467 с.

Сакун О. Ф. Половые клетки и функция половых желез у сырты (*Vimba vimba L.*): Дис. . . канд. биол. наук. Л., 1959. 216 с.

Сакун О. Ф. Проблема гонадотропной активности гипофиза у рыб и физиология оогенеза // Тр. Биол. науч.-исслед. ин-та. Т. 20. 1970. С. 121–133.

Сакун О. Ф., Буцкая Н. А. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. Мурманск, 1968. 46 с.

Свирский В. Г. Дегенерация половых клеток в яичниках амурского осетра и калуги как отражение адаптивной устойчивости вида к экстремальным факторам среды // Тез. конф. «Экологическая физиология и биохимия рыб». Астрахань, 1979. С. 170.

Свирский В. Г., Жигалин А. Ю., Сакун О. Ф. Плодовитость и стратегия размножения дальневосточной сардины в процессе развития феномена популяционной волны // Тез. докл. IV Всесоюз. конф. по раннему онтогенезу рыб. В 2 ч. Ч. 2. Мурманск, 1988. С. 83–84.

Селоков А. Г. Оогенез и овариальные циклы озерной пеляди *Corego-*

pus peled (Gmelin) в естественном ареале и в условиях Ленинградской области: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Л., 1987. 17 с.

Сердюк А. В. Распределение тихоокеанской сайры в период северных миграций // Изв. Тихоокеан. науч.-иссл. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океанографии. 1967. Т. 61. С. 232–236.

Соколовский А. С. К вопросу о стадах сайры в Тихом океане // Там же. 1969. Т. 68. С. 203–208.

Соколовский А. С. Динамика численности скумбрии *Scomber japonicus* (Houttuyn) в северо-западной части Тихого океана // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток, 1972. Вып. 7. С. 161–183.

Сорокин В. П. Оогенез и половой цикл у трески *Gadus morhua morhua* L. // Колебания численности и условия промысла донных рыб в Баренцевом море / Сб. науч. тр. Полярн. науч.-исслед. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии. Мурманск, 1957, С. 125–145.

Таликина М. Г. Исследование генеративной функции яичников черноморской камбалы—калкап *Scolphthalmus maeoticus* (Pallas) в связи с вопросами ее разведения: Дис. . . канд. биол. наук. Керчь, 1978. 185 с.

Темных О. С. О методике определения возраста и роста сайры *Cololabis saira* (Brev) // Сельдевые северной части Тихого океана. Владивосток, 1985. С. 123–134.

Терехов А. Ю. Оценка параметров уравнения роста сайры *Cololabis saira* // Вопр. ихтиол. 1988. Т. 28. Вып. 5. С. 856–858.

Толстоногов А. С. Влияние условий содержания самок карпа на репродуктивные показатели при заводском воспроизводстве (рыбхоз «Сускан»): Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Л., 1985. 23 с.

Травкина Г. Л. Использование методики количественной оценки для характеристики состояния яичников рыб // Вопр. ихтиол. 1971. Т. 11. Вып. 1. С. 145–150.

Травкина Г. Л. Анализ реакции яичников самок ерша на воздействие препарата гипофиза в различных дозах // Науч. докл. высшей школы. 1972. № 2. С. 7–10.

Трусов В. З. Созревание половых желез волжско-каспийского осетра *Acipenser guldenstadti* Brandt. в морской период жизни // Тр. Центр. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыбн. хоз-ва. Т. 4 1972. С. 121–147.

Фалеева Т. И. Сравнительный и экспериментальный анализ нарушений оогенеза у рыб: Дис. . . канд. биол. наук. Л., 1979. 268 с.

Федоров К. Е. Состояние половых желез черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Walb.) Баренцева моря в связи с пропуском нерестового сезона // Вопр. ихтиол. 1971. Т. 11. Вып. 5(70). С. 785–793.

Федоров К. Е. Черный палтус Баренцева моря (размножение и биологические основы рациональной эксплуатации): Дис. . . канд. биол. наук. Л., 1973. 269 с.

Yamamoto K., Shirai K. Origin of the early crop of eggs in the bitterling, *Rhodeus ocellatus* // Annot. Zool. Jap. 1962. Vol. 35. N 4. P. 218-222.

Yamazaki F. Endocrinological studies on the reproduction of the female gold fish, *Carassius auratus* L., with special reference to the function of the pituitary gland // Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido Univ. 1965. Vol. 13. N 1. P. 2-64.

Zhigalin A. Yu., Belayev V. A. Distribution of the far-east sardine and russian fishery in the Pacific waters and Okhotsk Sea during 1974-1993 // Bull. Jap. Fish. Oceanogr. 2000. Vol. 63(4). P. 215-220.

Научное издание

*Владимир Алексеевич Беляев, Константин Евгеньевич Федоров,
Ольга Федоровна Сакун*

**ООГЕНЕЗ И ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИИ ПОЛОВЫХ
ЖЕЛЕЗ У РЫБ ЭПИНЕРЕТИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА
ТЕЧЕНИЯ КУРОСИО**

Редактор *Е. В. Васильева*

Художественный редактор *Е. И. Егорова*

Лицензия ИД № 05679 от 24.08.2001

Подписано в печать 30.11.2004. Формат 60 × 84¹/16.

Печать офсетная. Усл. печ. л. 7,2+1,86 вкл. Заказ *УР2.*

Издательство СПбГУ. 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9.

Тел. (812)328-77-63; факс (812)328-44-22

E-mail: books@dk2478.spb.edu

www.unipress.ru

ЦОП типографии Издательства СПбГУ.
199061, С.-Петербург, Средний пр., 41.

ИЗДАТЕЛЬСТВО С.-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
предлагает учебники, учебные пособия, научную
и научно-популярную литературу по

*истории,
экономике,
психологии,
философии,
филологии,
языкознанию,
естественным и точным наукам*

студентам, преподавателям, научным сотрудникам, а
также учителям, школьникам — всем, кому интересен
мир книги.

Книги можно приобрести в магазинах Издательства,
а также через отдел реализации:

199034, С.-Петербург, 6-я линия В. О., д. 11/21, к. 21

Телефоны: 328-77-63, 325-31-76

E-mail: post@unipress.ru

Книги Издательского дома Санкт-Петербургского государственного университета можно приобрести в магазинах Издательства по адресам:

Магазин № 1 «Vita Nova»:

Университетская наб., 7/9
Тел. 328-96-91; E-mail: vitanova@it13850.spb.edu

Филиал № 2:

Петродворец, Университетский пр., 28
Тел. 428-45-91

Филиал № 3:

В. О., 1-я линия, 26
Тел. 328-80-40

Филиал № 5:

Петродворец, Ульяновская ул., 1
(физический факультет)

Филиал № 6 «АКМЭ»:

В.О., Менделеевская линия, дом. 5
(здание исторического и философского факультетов)

Филиал № 7:

В. О., наб. Макарова, 6
(факультет психологии)

Филиал № 8:

Университетская наб., 11
(в холле филологического факультета)

В наших магазинах Вы найдете учебную и научную литературу и других издательств по всем отраслям знаний

«КНИГА-ПОЧТОЙ»

Наша служба «Книга—почтой» предлагает широкий ассортимент научной и учебной литературы по всем университетским дисциплинам. Вы можете заказать как вышедшую, так и готовящуюся к изданию литературу более чем 100 издательств Москвы и Санкт-Петербурга. Информацию о новинках этих издательств можно найти в газете «Книжное обозрение» (подписной индекс: 50051).

Мы работаем с частными лицами и организациями.

Условия оплаты — в зависимости от региона по выбору клиента:

- **СНГ, дальнее и ближнее зарубежье** — только предоплата (оправка книг заказной корреспонденцией).
- **Россия** — наложенный платеж или предоплата (по выбору клиента).

В соответствии с заказом комплектуются ценные бандероли весом до 2 кг или посылки (до 10 кг). Стоимость почтовых услуг составляет примерно 30–40% от стоимости заказанных. Отправка книг осуществляется в течение месяца после получения заказа.

E-mail: post@unipress.ru

Подробнее — на нашем сайте
www.unipress.ru

607

СП6ГУ

52
41248,4
СНБГУ

СНБГУ

