

Б. В. КОШЕЛЕВ

ЭКОЛОГИЯ
РАЗМНОЖЕНИЯ
РЫБ

ИЗДАТЕЛЬСТВО · НАУКА ·

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А. Н. Северцова

Б.В. КОШЕЛЕВ

ЭКОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ РЫБ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА

1984

Кошелев Б. В. Экология размножения рыб. М.: Наука, 1984. 307 с.

Анализируются особенности прохождения и изменения различных звеньев репродуктивного процесса и жизненных циклов у особей в разнотипных популяциях у многих видов рыб (карповые, окуневые, щуковые, осетровые, бычковые, сиговые, сельдевые и др.), а также закономерности гаметогенеза, полового созревания, ритма размножения и нереста видов рыб в естественных водоемах разных широт и в искусственно созданных человеком. Изучение широты отношений всего онтогенеза, включая репродуктивные и жизненные циклы, со средой — это основной путь оптимизации технологии при их искусственном разведении.

Рассчитана на биологов широкого профиля, научных сотрудников и работников рыбного хозяйства.

Ответственный редактор
доктор биологических наук
Ю. С. РЕШЕТНИКОВ

В течение длительного времени человек занимался рыболовством и рыбоводством, и поэтому его всегда интересовала биология вылавливаемых и разводимых видов рыб. К настоящему времени ихтиофауна внутренних водоемов страны довольно хорошо изучена. Однако тотальная реконструкция внутренних водоемов, всевозрастающее влияние разнообразных антропогенных факторов (градостроительство, урбанизация, антропогенная эвтрофикация, использование водоемов в качестве охладителей энергетических объектов и т. д.) приводят к существенным и зачастую необратимым изменениям условий существования многих видов рыб. На наших глазах происходят коренные изменения в видовом составе фауны рыб, численность одних катастрофически падает, других, наоборот, возрастает, что отражается на величине и ценности промысловых уловов. В связи с изменением исторически сложившихся связей между развивающимся организмом и средой его обитания человек вынужден брать под контроль многие звенья жизненного цикла, и в первую очередь репродуктивного процесса, — создавать искусственные нерестилища, осуществлять подкормку выращиваемых объектов, рационально эксплуатировать рыбные богатства, заниматься вселением новых видов рыб и кормовых объектов и т. п., т. е. переходить от простой эксплуатации рыбных богатств, от экстенсивного метода ведения рыбного хозяйства к интенсивному рыбоводству — к созданию управляемых и высокопродуктивных водных экосистем и промышленному рыбоводству. Всем очевидно, что для того чтобы разводить ценные виды рыб, надо детально знать биологию разводимых объектов — требования всех стадий развития, всех звеньев репродуктивного процесса и жизненных циклов к наличию определенного комплекса факторов среды, а также степень действия разнообразных экологических факторов (естественных и искусственно создаваемых человеком) на особенности прохождения этих процессов в течение всего онтогенеза. Реконструируя внутренние водоемы, изменяя исторически сложившиеся условия воспроизводства и развития обитающих в них видов рыб, мы должны хорошо представлять, как эти изменения отражаются на особенностях прохождения всех звеньев репродуктивного процесса, на всем индивидуальном развитии особей и на приспособительных преобразованиях популяций и водных экосистем. Изменяя какое-то звено биологического процесса, мы должны понимать, что этим изменяем весь онтогенез и исторически сложившиеся экосистемы водоемов; необходимо эти изменения не только описывать и анализировать,

но и моделировать и прогнозировать динамику их преобразования. Это позволит направить процесс развития в нужную для человека сторону.

В связи со значительными изменениями условий существования многих видов рыб в разнообразных искусственно создаваемых человеком водоемах наряду с изменениями в их поведении, в физиологии и т. д. существенно меняются их условия воспроизводства, что приводит к изменению всей фауны рыб в водоеме. В реконструированных водоемах с меняющейся фауной рыб происходят серьезные изменения в различных звеньях репродуктивного процесса у ценных промысловых объектов, что зачастую является наиболее «узким» местом в стабилизации численности отдельных видов рыб в измененных водоемах и экосистемах, а также в эффективности разнообразных рыбоводных мероприятий при их искусственном воспроизводстве. Поэтому, как никогда ранее, стали так необходимы широкие сравнительные эколого-морфологические исследования размножения и развития ценных промысловых и разводимых видов рыб.

Если раньше морфоэкологические исследования размножения и развития особей проводились у каждого вида среди разнообразия их экологии, то в настоящее время сравнительные эколого-морфологические исследования в разнообразных популяциях — это ключ для выяснения закономерностей изменения различных звеньев репродуктивного процесса и жизненных циклов в связи с существенными и необратимыми изменениями условий существования популяций многих видов рыб во внутренних водоемах страны.

Эколого-морфологическое направление исследований размножения и развития рыб возникло и успешно развивается в нашей стране. Большая заслуга в его разработке принадлежит советским ученым — ученикам и последователям академика А. Н. Северцова — С. Г. Крыжановскому, В. В. Васнецову, Б. С. Матвееву, Н. Н. Дислеру, С. В. Емельянову, Т. С. Рассу, С. Г. Соину и др.; оно привлекает все большее внимание ученых и практических работников своей целенаправленностью и актуальностью в решении многих неотложных теоретических и практических задач сегодняшнего дня.

Необходимо в большей степени выяснять не статику, не особенности размножения и развития особей отдельных видов рыб в каком-либо отдельном естественном водоеме, а кинетику протекающих процессов, т. е. исследовать закономерности изменений в размножении и развитии особей в популяциях, обитающих в разнообразных естественных и реконструированных водоемах; наиболее полно выяснять широту отношений развивающегося организма со средой, анализируя степень действия разнообразных экологических факторов на особенности размножения и развития в течение всей жизни особей у различных видов рыб; не ограничиваться исследованиями закономерностей изменения исторически сложившихся особенностей онтогенеза у многих видов рыб, а анализировать резервные, зачастую скрытые от исследователя адаптивные воз-

можности развития особей и популяций, а также преобразования рыбных сообществ.

В настоящее время почти отсутствуют природные, естественные водоемы с неизменной в какой-то степени фауной рыб. Это и зарегулированные реки, и сеть разнообразных водохранилищ, и водоемы — охладители энергетических объектов, и антропогенная эвтрофикация водоемов, а также экстенсивное рыболовство и различные формы рыбоводных мероприятий, существенно изменяющие исторически сложившиеся в течение длительного времени естественные водные экосистемы. Поэтому цели и задачи эколого-морфологических исследований размножения и развития рыб отличаются от тех, которые были в начале разработки этого перспективного направления исследований в области ихтиологии. Основные теоретические вопросы, тесно связанные с решением актуальных задач в области рыбного хозяйства, вновь возникшие в условиях тотальной реконструкции почти всех водных систем с исторически сложившейся в них фауной рыб, можно представить в следующем виде.

Если раньше в естественных природных водоемах в большей степени было необходимо:

- 1) оценивать в историческом отношении все особенности развивающегося организма, рассматривая их как отражение филогенеза,

- 2) дать точные сведения о специфических эколого-морфологических особенностях размножения, и развития каждого из многочисленных промысловых видов рыб,

- 3) проводить исследования не по схеме особь—вид, а по схеме особь—популяция—вид, изучая эколого-морфологические особенности размножения и развития особей в разнотипных популяциях в пределах всего ареала,

- 4) проводить не односторонние морфологические исследования, а морфоэкологические, синтезирующие данные морфологии и физиологии развития и исходящие из представления о тесной связи организма со средой обитания,

то в настоящее время в разнообразных реконструированных водоемах необходимо:

- 1) выяснить в связи с изменением исторически сложившихся связей между развивающимся организмом и средой возможные изменения онтогенеза, популяций и преобразования экосистем в необратимо меняющихся и зачастую совершенно новых для многих видов рыб условиях существования,

- 2) изучить диапазон реакции на действие разнообразных естественных факторов среды, на прохождение всех этапов развития, различных звеньев репродуктивного процесса и жизненных циклов с целью определения оптимальных условий при искусственном разведении каждого промыслового вида,

- 3) представить наиболее полные эколого-морфологические сведения о многообразии отношений развивающегося организма со средой и о степени действия разнообразных естественных и антропо-

погенных экологических факторов в течение всей жизни особей каждого ценного вида,

4) проводить широкие сравнительные и комплексные эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования с анализом и моделированием процессов размножения и развития рыб в экспериментальных природных и лабораторных условиях.

Если раньше эколого-морфологические исследования должны были дать исчерпывающие сведения о специфических особенностях размножения и развития особей каждого из многочисленных промысловых видов рыб и они проводились по схеме особь—вид, то в настоящее время в связи с реконструкцией большинства водоемов перед этими исследованиями стоят иные задачи: дать исчерпывающие сведения о многообразии отношений развивающегося организма со средой в течение всей жизни особей в различных популяциях и о степени действия разнообразных экологических факторов (естественных и антропогенных) на процессы воспроизводства и развития рыб. Эти исследования уже ведутся по схеме особь—популяция—вид. В ряду особь—вид из поля зрения исследователей выпадало огромное разнообразие условий существования рыб. В ряду особь—популяция—вид конкретизируется это многообразие условий, в которых обнаруживаются те или иные приспособительные особенности в их развитии и адаптивные изменения в популяциях. При этом иногда условия, благоприятные для жизни особей, оказываются неблагоприятными для продолжительного существования данной популяции и устойчивости биологической системы.

Для наиболее полного выяснения многообразия отношений развивающегося организма со средой и определения оптимальных условий для воспроизводства и развития важных для рыбного хозяйства видов необходимо значительно усилить сравнительные эколого-морфологические исследования и проводить их в трех аспектах: а) изучать особенности размножения и развития особей в различных популяциях в пределах всего ареала; б) вскрывать особенности размножения и развития рыб в разнообразных реконструированных водоемах; в) выяснять особенности размножения и развития особей в экспериментально запрограммированных условиях их содержания, моделируя условия протекающих процессов. При этом в прохождении различных звеньев репродуктивного процесса и в течение индивидуального развития особей у разных видов рыб в связи с существенными и необратимыми изменениями условий их существования мы обнаруживаем неизвестные ранее адаптивные изменения в их онтогенезе и воспроизводстве. Для выяснения не только наличных, но и резервных, скрытых (потенциальных), возможных изменений в прохождении различных звеньев репродуктивного процесса и всех стадий развития у особей каждого промыслового вида рыб необходимы продолжительные (в течение не одного, а нескольких поколений) эколого-морфологические исследования особенностей воспроизводства и развития особей в искусственно измененных человеком условиях их существования как

в природной (различные реконструированные водоемы), так и в лабораторной обстановке (эксперименты с заданным режимом тех или иных экологических факторов в аквариумах, бассейнах, поли-термостатных установках и т. д.). Специфика наших эколого-морфологических исследований заключалась и в сочетании анализа особенностей развития половых клеток, отдельных органов и организма в целом в связи с различными условиями прохождения всего онтогенеза и всех звеньев репродуктивного процесса в водоемах с разнообразным гидрологическим режимом (естественных и особенно реконструированных) для выяснения степени устойчивости и изменчивости разных биологических систем. В своих исследованиях сочетали анализ особенностей развития половых клеток с развитием и функционированием половых желез и с особенностями онтогенеза особей в различных популяциях многих видов рыб, обитающих в разнообразных условиях существования, т. е. выяснение закономерностей гаметогенеза, органогенеза и всего онтогенеза в целом неразрывно связывалось с различными экологическими факторами, определяющими нормальное течение изучаемых процессов в течение жизни особей того или иного вида рыб.

До настоящего времени в ихтиологической литературе имелись лишь отрывочные и фрагментарные сведения по особенностям прохождения и в редких случаях изменения отдельных звеньев репродуктивного процесса у отдельных видов в каком-либо отдельно взятом водоеме. В данной работе старались в какой-то мере ликвидировать эти пробелы и представить картину изменений, различных звеньев воспроизводства и развития у многих видов рыб, обитающих в самых разнообразных естественных и реконструированных водоемах.

В основу книги положены многолетние исследования автора по выяснению особенностей экологии размножения и отдельных периодов развития у большинства пресноводных рыб в пределах их ареалов и у некоторых морских видов. Основные теоретические положения и результаты эколого-морфологических исследований по выяснению закономерностей воспроизводства и развития рыб неоднократно обсуждались на различного рода совещаниях, симпозиумах и конгрессах.

Автор крайне признателен своим учителям — Г. В. Никольскому и Б. С. Матвееву, С. В. Емельянову и Н. Н. Дислеру — за неоценимую помощь в становлении и разработке сравнительных эколого-морфологических исследований в области прохождения и изменения различных звеньев репродуктивного процесса у рыб (гаметогенез, скорость полового созревания, продолжительность функционирования половых желез, ритм размножения и экология нереста), что является одним из «узких» мест в воспроизводстве видов рыб при значительных и необратимых изменениях условий их существования. Я также благодарен за ценные советы коллегам кафедры ихтиологии МГУ, возглавляемой С. Г. Соинным, и лаборатории экологии низших позвоночных ИЭМЭЖ АН СССР, руководимой М. И. Шатуновским.

ОБЗОР ОСНОВНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО ПРОБЛЕМЕ

Проблемам воспроизводства животных, которые имеют для человека определенный хозяйственный интерес, всегда уделялось большое внимание. Особый интерес у исследователей эта проблема получает в настоящее время в результате изменения естественных условий существования животных, и в том числе рыб. Существенные и необратимые изменения исторически сложившихся условий обитания и воспроизводства многих видов рыб, а также грандиозные масштабы искусственного разведения ценных видов (различные формы рыбоводства и аквакультура) требуют разносторонних и глубоких сведений о закономерностях прохождения и изменения всего онтогенеза в связи с различными условиями существования и разной степенью действия на него разнообразных экологических факторов (естественных и антропогенных). Как показывают исследования, зачастую наиболее «узким» местом в воспроизводстве рыб и колебаниях их численности при непрерывно меняющихся условиях среды являются серьезные изменения в прохождении различных звеньев репродуктивного процесса. Это положение не ново, так как вся предыдущая практика рыбоводства и работы рыбоводных заводов были направлены на искусственное разведение рыб: получение полноценной икры и молок и посадочного материала для его выращивания как в искусственных, так и в естественных условиях. Однако в настоящее время значительно усиливается размах этих работ, связанных с повышением продуктивности водных экосистем, а также с увеличением степени действия на естественные водные экосистемы разносторонней деятельности человека, что влияет на все стороны биологии рыб, и в частности на условия их воспроизводства, а тем самым на структуру и лабильность водных экосистем и на фауну рыб. В начале века исследования различных звеньев репродуктивного процесса у рыб в большей степени носили описательный характер, затем они углубляются и расширяются и в настоящее время проводятся широким фронтом, начиная от выяснения особенностей начальных моментов развития половых клеток и гонад до анализа закономерностей гаметогенеза, процессов созревания и оплодотворения яйцеклеток. Эти исследования ведутся в ряде случаев уже в эколого-морфофизиологическом аспекте с проверкой полученных данных в экспериментальных условиях.

Многие стороны в биологии размножения у некоторых видов рыб были хорошо изучены предыдущими исследователями. Оригинальность этой работы в том, что мы связали особенности прохождения и изменения различных звеньев репродуктивного процесса с

различными условиями существования особей и проанализировали степень действия различных экологических факторов (естественных и антропогенных) на закономерности прохождения и изменения этих процессов.

Исследование гаметогенеза, и в частности сезонного хода развития половых клеток, у ряда пресноводных видов рыб было начато советскими учеными еще в 20-е годы: В. А. Мейеном, Д. П. Филатовым, С. Н. Дуплаковым исследуется оогенез, С. И. Кулаевым — сперматогенез. В послевоенный период проводятся экологические наблюдения за размножением рыб в естественных и реконструированных водоемах П. А. Дрягиным [1939, 1949а, б, 1952а, б], А. В. Лукиным [1947, 1948а, б, 1949], В. И. Владимировым [1953, 1959], Л. К. Захаровой [1955, 1958], А. Ф. Коблицкой [1957, 1958а, б, 1959, 1961а, б, в, 1963а, б] и др. В это же время успешно развивается гистофизиологическое направление исследований гаметогенеза под руководством Н. Л. Гербильского [Трусов, 1947, 1949, 1967; Чернышев, 1947, 1960; Казанский, 1949, 1956, 1962; Лапчик, 1949, 1960; Буцкая, 1955, 1957, 1959; Персов, 1957а, б, 1958, 1963; Сакун, 1957, 1965, 1966; Баранникова, 1962а, б, 1968; Фалеева, 1965а, б, 1967; и др.]. Отдельным частным моментам развития ооцитов у рыб посвящены работы ряда зарубежных исследователей [Hoar, 1955, 1957а, б; Jamamoto, 1955а, б, 1956а, б, с, d, e, 1959; Arndt, 1956, 1960; Sterba, 1957; Beach, 1959; Gothing, 1961; Hoar, Randal, 1969]. В нашей стране плодотворно изучался начальный период развития половых желез, начиная от закладки гонад и дифференцировки пола у рыб до наступления времени первого нереста [Салехова, 1961, 1963, 1966; Персов, 1963, 1966а, б, 1968, 1969, 1972, 1975; Широкова, 1971]. Большое внимание уделяется завершающим фазам развития половых клеток, а именно периоду созревания ооцитов и процессу оплодотворения яйцеклеток [Детлаф, Гинзбург, 1954; Казанский, 1956, 1962; Гинзбург, 1968; Гинзбург, Детлаф, 1969]. Продолжаются исследования по выяснению особенностей развития половых клеток у отдельных, важных в промысловом отношении видов рыб многими учеными [Трусов, 1949, 1967; Кузьмин, 1957, 1967; Зеленин, 1958, 1960а, б; Чепурнова, 1958, 1964, 1972, 1975; Вотиннов, 1960, 1963; Овен, 1961а, б, 1962, 1976; Шилов, 1962, 1964, 1967; Негоновская, 1964, 1966; Шихшабеков, 1969, 1971; и др.]. Мы кратко остановимся на анализе основных направлений исследований и степени изученности различных звеньев репродуктивного процесса у пресноводных и некоторых морских видов рыб.

Совершенно естественно, что при разработке такой фундаментальной проблемы, как экология воспроизводства рыб, уделяется различное внимание — то большее, то меньшее — отдельным моментам изучаемого процесса. При этом исследования биологии рыб ведутся, как правило, в следующей последовательности: систематизация, в дальнейшем детализация и анализ, далее выяснение закономерностей протекающих процессов с проверкой их в экспериментальных условиях с целью предвидения возможных изменений

и направления развития (особи, популяции, экосистемы) в нужную для человека сторону. И в данном случае мы наблюдаем последовательность различных направлений при изучении биологии размножения рыб. Вначале исследуются особенности экологии нереста различных видов рыб в природных водоемах, затем эти исследования сочетаются с гистологическим и гистофизиологическим анализом репродуктивного процесса в разнообразных естественных водоемах, а в настоящее время уже наблюдается синтез различных направлений: сравнительное эколого-морфофизиолого-биохимическое направление с проверкой и моделированием протекающих процессов в эксперименте.

В результате знакомства с обширной и разносторонней литературой по проблемам воспроизводства и изучением различных звеньев репродуктивного процесса у рыб намечаются вопросы, которые привлекали внимание исследователей. Их можно представить в следующем виде.

А. Исследование некоторых особенностей в экологии нереста в связи с детальным изучением биологии видов рыб в различных промысловых водоемах (эколого-фаунистическое направление исследований).

Б. Разработка шкал зрелости для определения степени зрелости гонад у целого ряда промысловых видов рыб (прикладное направление исследований).

В. Выяснение специфики развития ооцитов и связей оо- и сперматогенеза с деятельностью желез внутренней секреции (гистофизиологическое направление исследований).

Г. Изучение связей гаметогенеза с особенностями обмена веществ у особей различных видов рыб (эколого-физиологическое направление исследований).

Д. Анализ закономерностей прохождения и изменения гаметогенеза, половых циклов и ритма размножения у разных видов рыб в связи с разнообразными условиями существования (эколого-морфофизиологическое направление исследований).

Все перечисленные направления исследований тесно связаны друг с другом, и с различных сторон (и с теоретической, и с практической) решают проблему воспроизводства рыбных богатств в разнообразных водоемах. При разложении фактических данных они будут переплетаться, так как многие из них решались разными исследователями параллельно. Весьма кратко остановимся на анализе результатов по этим направлениям исследований.

Исследование некоторых особенностей в экологии нереста в связи с детальным изучением биологии видов рыб в различных промысловых водоемах (эколого-фаунистическое направление исследований) можно обнаружить еще в книге Л. П. Сабанеева [1911], а также в различных учебных пособиях [Мейснер, 1933; Суворов, 1948; и др.]. В Аральском море экология нереста отдельных видов рыб изучалась Д. П. Филатовым [1925], Д. П. Филатовым и С. Н. Дуплаковым [1926], Г. В. Никольским [1934, 1948], Э. А. Бервальдом [1949].

В Северном Каспии и в низовьях Волги проводились широкие исследования экологии нереста многих видов рыб, были изучены сроки и места размножения, выяснены сроки и пути нерестовых миграций, исследованы нерестилища и поведение производителей на них. Сведения о различных сторонах экологии рыб в низовьях Волги мы находим в работах К. К. Терещенко [1913], Ф. Ф. Каврайского [1913], А. Г. Кузьмина, В. Г. Милосердова, Н. Г. Юшкова [1941], В. А. Мейена [1941], Э. А. Бервальда [1949]. В послевоенный период исследования в этом плане были продолжены и связаны не только с выяснением особенностей размножения многих видов рыб в низовьях Волги, но и с анализом влияния антропогенных факторов на ихтиофауну (зарегулированный сток реки, появление обширной авандельты и т. д.) [Летичевский, 1947а, б; Коблицкая, 1956, 1957, 1958, 1961, 1963, 1966; Горбунов и др., 1965; Тряпицина, 1965, 1971]. Выяснению условий размножения весенне-нерестующих видов рыб в дельте Волги в годы с разным уровнем режимом (маловодный 1954 и многоводный 1955 годы) посвящены и наши исследования [Кошелев, 1957, 1958].

Интересные сведения по экологии нереста целого ряда пресноводных видов рыб мы находим в работах П. А. Дрягина [1939, 1949, 1952], М. И. Тихого [1939], А. Н. Державина [1946], А. В. Лукина [1947, 1948, 1949], Л. К. Захаровой [1955] и в других исследованиях, посвященных выяснению биологии различных представителей пресноводной фауны рыб.

Изучая морфологию и биологию рыб Аральского моря, Д. П. Филатов [1925] впервые подметил зависимость между особенностями развития икры и характером нереста рыб. По срокам нереста он делит их на две группы. У первой группы (окунь, судак, жерех, щука и некоторые другие виды) икринки развиваются синхронно. Обособившиеся для нереста икринки, как отмечает Д. П. Филатов, первое время неодинаковой величины, так как они обособились хотя и в короткий срок, но не одновременно. Однако при дальнейшем развитии разница в величине почти исчезает и во всех последующих стадиях (как мы обозначаем в настоящее время, фазах) подготавливающиеся к откладке икринки оказываются на одной ступени развития. Переходов между ними и микроскопическими икринками нет. Для этой группы видов рыб характерен короткий и ранний нерест. Зимуют особи, как правило, с развитыми половыми клетками. У видов рыб второй группы (лещ, сазан, шемая) для нереста выделяются все новые и новые порции икры, так что, какого бы возраста ни достигала старшая генерация ооцитов, всегда между ними и микроскопическими икринками будут существовать переходы. Нерест этих видов рыб продолжительный. Зимуют особи этой группы с менее зрелыми яйцеклетками. По наблюдениям Д. П. Филатова, только вскоре после нереста яичники видов рыб обеих групп представляют сходную картину и содержат мелкие яйцеклетки разной величины. В дальнейшем наступает указанная разница в развитии половых клеток, сохраняющаяся до конца нереста. В более поздней работе [Филатов, Дуплаков, 1926]

была высказана мысль, что у некоторых видов рыб II стадия зрелости яичников может выпадать и заменяться непосредственно III стадией, что является характерным для видов рыб 2-й группы. В некоторых случаях, как отметили данные исследователи, у рыб 2-й группы может появиться в течение полового цикла, и это интересное наблюдение следует особо подчеркнуть, и II стадия зрелости половых желез [Филатов, Дуплаков, 1926, с. 206]. Интересные наблюдения за развитием половых клеток у рыб Аральского моря и анализ прохождения отдельных стадий зрелости яичников в течение полового цикла натолкнули авторов на мысль о неежегодном размножении многих видов рыб Аральского моря [Филатов, Дуплаков, 1926, с. 221]. II стадия, по их данным, была обнаружена и у половозрелых особей в разные периоды полового цикла. Она встречалась почти у всех видов рыб, и «притом иногда в такое время, когда икра должна быть более развитой, остается предположить, что среди всех видов рыб встречается известный процент особей, которые мечут икру не каждый год или вовсе ее не мечут» [Филатов, Дуплаков, 1926, с. 221]. Эти интересные наблюдения Д. П. Филатова и С. Н. Дуплакова были в дальнейшем развиты в экологических работах П. А. Дрягина [1939, 1949], посвященных выяснению особенностей размножения рыб в оз. Ильмень. Подробный анализ полученных П. А. Дрягиным данных по изучению экологии нереста многих видов рыб будет сделан немного позже.

Интересные наблюдения за экологией нереста рыб были проведены в дельте Волги — основном месте воспроизводства ценных полупроходных рыб Северного Каспия [вобла, лещ, сазан и др.]. К. К. Терещенко [1913] проводит исследования условий нереста многих видов рыб в дельте Волги. Им изучаются места и сроки нереста, выясняются особенности нерестового периода в разные годы, выявляются некоторые общие особенности в экологии размножения пресноводных видов рыб в низовьях Волги. К. К. Терещенко все изученные виды рыб делит по месту икрометания на две группы: 1-я группа — речные виды, нерестящиеся в проточных водах (щука, жерех, налим, все виды сельдей); 2-я группа — пойменная, уходящая для нереста в тихие заводи заливаемых пойм и стариц (вобла, сазан, лещ, судак, сом, густера, окунь, красноперка, линь, карась, уклей).

В 1909—1911 гг. исследования условий размножения с описанием экологии нереста ряда видов рыб в дельте Волги были продолжены Ф. Ф. Каврайским [1913]. Автором уточнены сроки подхода производителей к местам размножения, описаны нерестилища и выяснено время нереста многих видов рыб в дельте Волги. В дальнейшем исследования в области размножения рыб и в основном сельдей были осуществлены К. А. Киселевичем [1924, 1926]. К. А. Киселевич показал, что в дельте Волги многие виды рыб выметывают икру несколькими порциями и пытался описать характер прохождения отдельных стадий зрелости гонад в течение всего полового цикла у видов рыб с асинхронным ростом ооцитов и порционным типом икрометания. Он наблюдал у волжских сельдей в

результате неравномерного развития ооцитов и выметывания нескольких порций икры в течение данного нереста несколько «тактов» в циклическом развитии половой железы. В течение 1937—1939 гг. в низовьях дельты Волги детально изучаются нерестилища полупроходных видов рыб (вобла, лещ, сазан) А. Г. Кузьминым и соавторами [1941]. Им удалось выявить основные нерестовые площади и определить участки, наиболее используемые в качестве нерестилищ полупроходными видами рыб в дельте. Несмотря на определенный интерес к полученным в этот период данным о многих экологических особенностях размножения рыб — временах нерестового хода, сроках нереста, распределении нерестилищ и т. д. в естественных природных условиях до зарегулированного стока реки Волги с существенно измененным гидрологическим режимом в дельте, они представляют в настоящее время лишь познавательный интерес. Большинство научно-исследовательских работ в этот период носило зачастую описательный характер, без вскрытия и всестороннего анализа закономерностей различных звеньев репродуктивного процесса.

В дальнейшем наблюдения за экологией нереста рыб (описание нерестового хода, определение времени и мест икрометания и т. д.) связываются исследователями с различными условиями существования видов рыб и со спецификой развития половых клеток у особей, как это уже было частично осуществлено при изучении биологии рыб Аральского моря Д. П. Филатовым и С. Н. Дуплаковым [Филатов, 1925; Филатов, Дуплаков, 1926], подобные исследования проводятся П. А. Дрягиным [1939, 1949], М. И. Тихим [1939], А. В. Лукиным [1947, 1938, 1949] и др.

В работе, посвященной анализу порционного икрометания у карповых рыб, П. А. Дрягин [1939], выясняя особенности экологии нереста густеры, уклей, карася и ограниченного числа особей леща, пришел к выводу, что эти виды нерестятся при довольно высокой температуре воды, выметывая икру в течение длительного нерестового периода отдельными порциями. Уклея, по данным П. А. Дрягина, нерестится при температуре не ниже 15—16°, густера — не ниже 16—17°, карась — не ниже 17—18°, лещ — не ниже 12—13°. В дальнейшем наблюдения за температурой, при которой нерестятся отдельные виды рыб, приведут его к установлению понятия о пороговых температурах, необходимых для начала размножения отдельных видов рыб, и к выяснению диапазона температур в течение икрометания у видов рыб с разной биологией. Нерест, как указывалось, у этих видов рыб поздний и продолжительный. В половой железе имеется значительное количество так называемой остаточной икры. Коэффициент зрелости подвержен значительным изменениям в течение всего нерестового периода в результате развития и выметывания этими видами рыб нескольких порций икры. Уже в своей первой работе, посвященной экологическому исследованию размножения ряда пресноводных видов рыб в оз. Ильмень, П. А. Дрягин подметил, что при большом количестве развивающихся и выметываемых порций «уточнение данных

хода нереста может быть получено путем эксперимента с параллельным анализом гонад» [Дрягин, 1939, с. 90]. Дрягин, разбирая вопрос о значении порционного икрометания, совершенно справедливо писал о том, «что не изучен вопрос о степени сходства и различий порционного нереста одного и того же вида в различных водоемах. Между тем изучение порционного икрометания, вскрывая его биологические особенности, может дать определенные результаты как практического, так и теоретического значения» [1939, с. 108]. Развивая в дальнейшем свои исследования в области изучения биологии размножения рыб, Дрягин уделяет особое внимание описанию некоторых методик сбора материалов при изучении экологии размножения рыб в полевых условиях [1952]. Исследуя экологию рыб Средней Волги, А. В. Лукин [1947, 1948, 1949] связывает сроки нереста отдельных видов с динамикой температуры воды в водоеме, временем и участками размножения рыб. Им поднимается вопрос о роли температурного фактора в процессе приспособления организма к условиям внешней среды, которые благоприятны для воспроизводства данного вида. Также выясняется связь между типом икрометания видов рыб с весенне-летним нерестом, которые размножаются в начале, середине, конце паводка или в меженьный период, и расположением нерестилищ этих видов, которые приурочены или к руслу реки, или к пойменным участкам. Как уже указывалось, эти исследования носили сугубо экологический характер и только в редких случаях проводился гистологический анализ развивающихся половых клеток и выяснялось состояние яичников и семенников в течение всего полового цикла у изучаемых видов рыб. Наиболее детальные исследования гаметогенеза и половых циклов у видов рыб с различным типом икрометания были осуществлены В. А. Мейеном, в работах которого удачно сочетались экологические наблюдения за процессом размножения с детальным гистологическим анализом процессов развития половых клеток и сезонного хода развития яичников у различных пресноводных видов рыб [Мейен, 1927, 1939, 1940, 1944]. Во многих работах В. А. Мейена наряду с гистологическим анализом развития половых клеток в течение всего полового цикла сопоставляется характер развития яичников у некоторых пресноводных видов рыб с отдельными биологическими периодами в их жизни. «Каждая стадия зрелости яичника,— указывает Мейен,— протекает при сумме определенных экологических условий, как, например, температура, соленость, состав имеющегося корма и т. д. При отсутствии хотя бы одного из необходимых экологических условий должно происходить и нарушение нормального развития половых желез» [Мейен, 1940, с. 109—110]. В работе, посвященной анализу изменения полового цикла самок костистых рыб под влиянием экологических условий, Мейену [1944] удалось сделать целый ряд интересных обобщений по особенностям прохождения полового цикла и его возможным изменениям в связи с изменением условий существования. Эти основные положения Мейена можно представить в следующем виде.

Первое. Характер икрометания в связи с изменениями экологических условий может меняться даже у одной и той же особи в течение всей ее жизни.

Второе. У одних видов (окунь, щука и др.) тип икрометания является стойким, а у других (многие виды карповых рыб) подвержен в связи с влиянием разнообразных экологических условий значительным изменениям.

Третье. Продолжительность II стадии зрелости, которая определяет то или иное время наступления половой зрелости у рыб, а также ритм последующих икрометаний, зависит от экологических условий. Среди них основное значение, по-видимому, имеют температура воды и длительность вегетационного периода.

Четвертое. Рыбы на одни и те же экологические условия реагируют различно в зависимости от их физиологического состояния, в котором решающее значение имеют стадии зрелости половых желез. Нормальное развитие гонад может протекать только при определенных экологических условиях.

Пятое. Под влиянием экологических условий половые циклы могут изменяться. Эти процессы могут протекать двояким путем: во-первых, у некоторых видов рыб может изменяться тип икрометания, например единовременное икрометание может превращаться в порционное и обратно; во-вторых, прохождение полового цикла может меняться в результате изменения календарного времени прохождения стадий зрелости гонад вследствие ускорения или замедления скорости прохождения различных стадий зрелости яичников в течение года.

Шестое. Резкие изменения сроков нереста, мест икрометания, выхода молоди из икры, неравномерность ее роста и созревания, а также дальнейшее распределение в водоеме способствуют тому, что изменяется экологическая ниша обитания для части особей стада одного и того же вида. Этим, по мнению Мейена, может быть положено начало сперва биологическому обособлению особей, а затем и расхождению морфологических признаков, которые закрепляются отбором, т. е. осуществляется процесс микроэволюции.

Многие положения Мейена, высказанные им еще в 40-х годах, при изучении сезонного развития половых клеток и особенностей прохождения половых циклов отдельных видов у рыб не утратили своего значения и в настоящее время. Некоторые из них уточнялись, другие развивались дальше в результате изменения объема информации по отдельным разделам; иногда и менялось содержание некоторых неточных и даже неверных положений, например о взаимных переходах одного типа икрометания в другой, о специфике прохождения II стадии зрелости гонад у особей, достигающих сроков первого икрометания, и у производителей в течение ежегодно повторяющегося полового цикла, о своеобразии изменения половых циклов у рыб с разным типом икрометания, об особенностях прохождения и изменения сезонного хода гаметогенеза и т. д.

Одновременно с исследованиями, которые проводились Мейеном по выяснению специфики сезонных овариальных циклов у не-

которых костистых рыб, С. И. Кулаевым изучаются закономерности сперматогенеза у ряда пресноводных видов рыб [Кулаев, 1927, 1928, 1939, 1944]. В дальнейшем это направление исследований по изучению сперматогенеза у рыб, связанное с выяснением особенностей развития половых клеток у самцов в течение всего года у видов рыб с разной экологией размножения, было продолжено в серии гистологических работ, выполненных Н. А. Буцкой [1955, 1957, 1959, 1975] и посвященных выяснению особенностей сперматогенеза у пресноводных окуневых и карповых рыб. В этих работах было показано, что характер сперматогенеза у рыб (сезонный ход развития, особенности выведения зрелых половых клеток и т. д.) находится в тесной связи со спецификой оогенеза, типом икрометания и продолжительностью нерестового периода. Самцы разных видов рыб выметывают половые клетки всегда порционно. Н. А. Буцкой отмечены четыре функциональных типа семенников по способу образования семенной жидкости: 1) только в семяпроводе, что характерно для рыб с растянутым нерестом (ерш, сазан, шемая, лещ, голавль и др.); 2) помимо семяпровода, в семенных канальцах за счет апокриновой или голокриновой секреции клеток фолликулярного эпителия (окунь, налим, волжская сельдь); 3) в семенных канальцах и семяпроводе за счет секреции липидов без разрушения клеток эпителия (щука, лососевые, осетровые); 4) помимо семяпровода, в семенных канальцах за счет эксудативных процессов (судак). «Эти функциональные типы, как видно из приведенных примеров, не всегда определяются генетической близостью и, по-видимому, могли возникнуть в различных систематических группах в связи с особенностями экологии размножения» [Буцкая, 1975, с. 117]. Несмотря на важность разбираемых вопросов в области изучения развития половых клеток у самцов видов рыб с различной биологией, им в ихтиологической литературе уделяется недостаточное внимание. С одной стороны, это можно объяснить тем, что закономерности гаметогенеза самцов, развитие и функционирование их половых желез не являются столь необходимыми при анализе динамики численности отдельных популяций, интенсивность воспроизводства которых зависит в основном от особенностей и числа половозрелых самок и выметанной ими икры. Поэтому, по мнению большинства исследователей, анализ скорости воспроизводства популяций правильнее проводить, всесторонне исследуя особенности развития самок (скорость полового созревания, продолжительность жизни, количество развивающейся и выметываемой икры, ритм половой цикличности), тем более что и соотношение полов у большинства видов рыб близко один к одному. С другой стороны, эти исследования трудоемки и кропотливы и требуют хорошей гистологической подготовки.

Нам представляется, что детальные исследования развития половых клеток у самцов не только дают возможность выяснить многие неясные вопросы в особенностях биологии размножения у целого ряда видов, но и помогут при решении вопросов, связанных с конкретизацией сроков нерестового периода и особенно его окон-

чания как у пресноводных, так и морских видов рыб, в получении полноценных молоков для целей искусственного разведения и т. д., о чем свидетельствуют работы А. В. Турдакова [1972], Н. В. Беловой [1978, 1981] и др.

Разработке шкал зрелости для определения степени зрелости гонад у ряда промысловых видов рыб с различной биологией всегда уделялось большое внимание. Эти вопросы, а иногда и оценка различных шкал зрелости широко освещены в литературе [Кисилевич, 1924, 1926; Филатов, Дуплаков, 1926; Кулаев, 1927, 1939, 1944; Мейен, 1927, 1936, 1939, 1940, 1944; Дрягин, 1939, 1949, 1952; Казанский, 1949, 1956; Лапицкий, 1949; Наумов, 1956; Кузьмин, 1957, 1967; Сорокин, 1957; Зеленин, 1958, 1960; Овен, 1961; Негоповская, 1964а, б, 1966а, б; Сакун, Буцкая, 1968; и др.]. Сравнение различных шкал зрелости и их обсуждение было осуществлено не только в работах указанных авторов, но и в различного рода учебных пособиях и методических руководствах [Черфас, 1950; Правдин, 1966; и др.]. Не вдаваясь в подробное обсуждение достоинства или недостатка отдельных шкал для определения стадий зрелости половых желез, остановимся лишь на некоторых моментах, которые имеют принципиальное значение в оценке различных стадий зрелости гонад у рыб.

В связи с реконструкцией пресноводных естественных водоемов и происходящими существенными изменениями в экологии размножения рыб, которые затрагивают и характер развития ооцитов, и сезонный ход гаметогенеза, и ритм размножения, и условия выметывания и развития икры и молоди, и интенсивность воспроизводства многих видов рыб, требуются детальные и объективные сведения о закономерностях процессов гамето- и гонадогенеза, что требует применения единых методов определения степени зрелости половых продуктов и стадий зрелости гонад. В краткой вводной части руководства по определению стадий зрелости и изучению половых циклов, изданного в 1968 г. и посвященного ихтиологам — наблюдателям и рыбоведам, Н. Л. Гербильский совершенно правильно отметил, что «специфика нашей работы требует применения сравнительного метода, нам приходится сравнивать данные о половых железах рыб одного вида в разных водоемах, объективно оценивать влияние изменений среды на половой цикл и т. п. Для того чтобы сравнивать данные, исследователи должны одинаково понимать стадии зрелости, одинаково их определять и одинаково называть» (выделено нами. — Б. К.).

Это правильное положение иногда, к сожалению, забывается некоторыми исследователями. Это не значит, что шкала должна быть единой и универсальной, она в первую очередь должна быть удобной, должна отражать объективные процессы в развитии гонад и половых клеток и в то же время содержать в какой-то степени сведения, специфичные для данного вида.

Нам кажется, правильную мысль в свое время высказал В. З. Трусев [1949], который относился отрицательно к составле-

нию абсолютной и универсальной шкалы для определения степени зрелости половых продуктов у рыб и призывал к их составлению (нам кажется, правильнее — к их уточнению) для каждого вида и водоема, в котором данный вид обитает. По его мнению, следует не переносить особенности сезонного хода гаметогенеза одного вида на другие, а подчеркивать видоспецифичность гаметогенеза и вариабельность изучаемых процессов у одного и того же вида в различных участках ареала.

Действительно, надо уточнять и упрощать шкалы для округления степени зрелости половых клеток и гонад у рыб, но во всех случаях указывать, какие критерии были взяты за основу при разграничении одной стадии зрелости от другой. С необходимостью уточнения универсальной шестибалльной шкалы зрелости мы столкнулись при анализе степени зрелости половых желез у морских тропических видов рыб, у самок которых чрезвычайно мелкая икра, основная оценка в большинстве случаев степени зрелости гонад осуществляется по объему яичника и его цвету, которые являются весьма изменчивым признаком. Однако, как показывают наши наблюдения совместно с кубинскими коллегами, сам тип развития ооцитов и процесс их выметывания совершенно иной по сравнению с гаметогенезом и экологией нереста наших пресноводных видов рыб средних широт.

Несмотря на то что почти каждый исследователь, изучающий специфику развития половых клеток в течение полового цикла у разных видов рыб (в систематическом и экологическом аспекте), зачастую придерживается шестибалльной оценки степени зрелости половых продуктов, но старается эту схему дополнить целым рядом подстадий или переходными стадиями зрелости гонад, это не облегчает, а порой значительно затрудняет процесс определения степени зрелости половых продуктов у различных видов рыб. Чтобы как-то показать, какое разнообразие имеется в области определения, а также обозначения отдельных стадий зрелости гонад у рыб, приведем небольшую таблицу с различными способами обозначения стадий зрелости половых желез у рыб, предложенными исследователями (табл. 1).

Познакомившись с большинством шкал для определения степени зрелости половых продуктов у различных видов рыб, мы должны согласиться с мнением А. А. Дрягина [1949б], который писал, что «...едва ли можно считать достаточно разработанным вопрос составления шкал зрелости и особенно вопрос о продолжительности отдельных стадий, и это происходит прежде всего из-за того, что в последнее время появляется крайне сильное увлечение производить характеристику стадий зрелости гистологическими материалами, по анализу яичников единичных особей без достаточного учета приемов макроскопического описания» (с. 16). Выясняя специфику прохождения отдельных стадий зрелости половых желез в течение года и особенности развития половых клеток у видов рыб с различным характером роста ооцитов, и в частности в период их трофоплазматического роста у видов рыб с различной экологией не-

Таблица 1

Различные способы обозначения стадий зрелости половых желез у рыб в основном с порционным типом икрметания

Стадия	Порция
III, IV, V, VI—III (VI)—III, (VI)—IV, (VI)—V, (VI)—VI—III (VI, IV)—III, (VI, VI)—IV, (VI, VI)—V, (VI, VI) или просто VI	первая вторая третья

[Киселевич, 1922]

Стадия
VI—(X) V—V X—VI X—(VI) VI (III A) VI (III B)

[Негоновская, 1967]

Стадия	Порция
VI ¹ —II—III—IV—V VI ² —II—III—IV VI ³ —II—III VI ⁴ —II последнерестовая	пятая четвертая третья последнерестовая

[Овер, 1962]

Стадия	Порция
I ₁ , II ₁ , III ₁ , IV ₁ , V ₁ , VI ₁ ,—III ₂ II ₂ , IV ₂ , V ₂ , VI ₂ ,—III ₃ III ₃ , IV ₃ , V ₃ , VI ₃ ,—III ₄ III ₄ , IV ₄ , V ₄ , VI ₄ ,—III ₅ III ₅ , IV ₅ , V ₅ , VI ₅ ,—III ₆ III ₆ , IV ₆ , V ₆ , VI ₆ ,—III ₇	первая вторая третья четвертая пятая генерация будущего года

[Дрягин, 1949, 1952]

Стадия	Порция
II _{1a} —III _{1a} —IV _{1a} —V _{1a} —VI _{1a} —III _{1b} III _{1b} —IV _{1b} —V _{1b} —VI _{1b} —III _{1c} III _{1c} —IV _{1c} —V _{1c} —VI _{1c} —III _{1d}	первая вторая «тр» порция икры

[Копелев, 1968]

реста, мы придерживаемся в определении отдельных стадий зрелости половых желез у рыб следующей схемы, которая является отнюдь не оригинальной и весьма схематичной, но дает общее представление о процессах развития половых клеток и состоянии половых желез в разные периоды жизни особей.

I стадия — молодые неполовозрелые особи — *juvenalis*¹. Пол невооруженным глазом определить нельзя. Большое количество ооцитов различной зрелости, вплоть до фазы однослойного фолликула. В семенниках крупные сперматогонии. Наблюдается один раз в течение жизни.

II стадия — относительного покоя. Наблюдается у особей, достигающих сроков первого нереста (II₁), и у производителей в начале каждого полового цикла. Половые железы небольшие, прозрачные. Икру простым глазом различить трудно. Ооциты периода протоплазматического роста и более молодые яйцеклетки. В семенниках — сперматогонии в состоянии размножения (I фазы сперматогенеза).

III стадия — наступление очередного полового цикла. Ооциты в начальных фазах трофоплазматического роста. В семенниках протекают все фазы сперматогенеза: рост, созревание, формирование. Половые железы заметно увеличиваются в весе, коэффициент зрелости начинает повышаться: у самок интенсивнее, чем у самцов. Яичники слабой окраски, яйцеклетки видны невооруженным глазом. Семенники из прозрачных становятся беловатыми, иногда с розовым оттенком.

IV — стадия — половые железы максимальной величины, коэффициенты зрелости высокие, ооциты в фазах интенсивного трофоплазматического роста, вплоть до дефинитивного размера. В семенниках процесс сперматогенеза завершен. Зрелые сперматозоиды заполняют семенные каналы.

V стадия — овуляция и спермация зрелых половых клеток, т. е. собственно процесс размножения особей в водоеме. Половые продукты вытекают при самом легком поглаживании брюшка особей. Наблюдается интенсивное падение веса гонад и коэффициента зрелости.

VI стадия — посленерестовая. В яичниках протекают интенсивные резорбционные процессы опустевших фолликулов и остаточной икры. Семенные каналы опустели, и в них наблюдаются лишь отдельные сперматозоиды. Половые железы воспалены, дряблые, абсолютный вес гонад и коэффициенты их зрелости низкие.

Анализируя литературные данные в области изучения сезонного хода гамето- и гонадогенеза и особенности развития половых

¹ Латинские термины *juvenis* (мн. ч. — *juvenes*) и *juvenalis* (мн. ч. — *juvenales*) имеют различные значения: первый у римлян относился к организмам молодым, но уже возмужалым (по отношению к человеку — в возрасте свыше 20 лет); второй — к организмам юношеского возраста. Таким образом, по мнению И. Ф. Правдина, при обозначении неполовозрелых рыб более правильно применять термин *juvenales*, отсюда — ювенальная (а не ювенильная) стадия [Правдин, 1966 с. 98].

клеток в течение всей жизни особей, следует несколько подробнее остановиться на некоторых ошибочных положениях и представлениях как о специфике прохождения полового цикла, так и о трактовке некоторых стадий зрелости половых желез, особенно у представителей с порционным типом икрометания. Остановимся на трех ошибочных положениях П. А. Дрягина, которые в связи с определенным авторитетом исследователя оказывают и до настоящего времени отрицательное влияние на исследования в области изучения стадий зрелости гонад и прохождения половых циклов у различных видов рыб.

Первое положение связано с определением момента наступления половой зрелости у рыб. П. А. Дрягин считает, что период половой зрелости (фаза половозрелости) правильно было бы устанавливать не по факту первого нереста, а по переходу гонад из стадии зрелости II в III стадию (в яичниках наблюдается преобразование ооцитов фазы однослойного фолликула в фазу вакуолизации и обогашения желтком) [Дрягин, 1952, с. 7]. Это неверное положение П. А. Дрягина фигурирует и в более поздних работах других исследователей. Например, в работе, посвященной изучению качества показателей икры при повторном нересте, Ю. И. Чепракова [1965] пишет, что «признаками наступления половой зрелости можно считать особенности темпа роста и переход гонад на вторую стадию зрелости. Это положение представляется нам отвечающим действительности еще и потому, что собственно цикл созревания половых желез (гонад) начинается со второй стадии зрелости» [Чепракова, 1965, с. 74]. В другом месте автор утверждает, «...что половозрелой можно считать рыбу, ни разу не нерестившуюся, накопившую достаточное количество запасных питательных веществ, в основном жира, чтобы обеспечить не только рост, но и начало процесса воспроизводства» [Там же, с. 73] (выделено нами. — Б. К.).

Второе положение. Второй стадии зрелости гонад у производителей в течение последующих за первым нерестом половых циклов не бывает [Дрягин, 1949, с. 39]. Ее наличие, по мнению Дрягина, «...совершенно противоречит фактическим наблюдениям, включая гистологические данные, согласно которым необходимо признать, что непосредственно после VI стадии у особей, повторно созревающих, начинается новая волна овогенеза, и поскольку у особей, впервые созревающих, не выделяется переходной стадии II—III, то и у особей, повторно созревающих (или, иначе, у рыб половозрелого возраста), подобное состояние яичников следует отнести к стадии III, либо начало ее условиться обозначать как стадию II—III» [1952, с. 27].

Стадия II в типичном виде бывает, по мнению Дрягина, «лишь у особей, впервые созревающих и в латентном состоянии в других стадиях зрелости» [Дрягин, 1949, с. 40]. Это ошибочное положение П. А. Дрягина нашло широкое распространение в работах других исследователей [Шилов, 1962; Громов, 1963; и др.]. В работе, посвященной изучению полового цикла и размножения леща в

Волгоградском водохранилище, В. И. Шилов [1962] пишет, что выраженной II стадии зрелости у нерестовавших самок леща Волгоградского водохранилища не наступает, а после VI стадии, к середине июля, когда резорбция остаточных элементов почти закончена, наступает стадия II—III. После этого заключения делается ссылка на работу Дрягина, что эти данные полностью согласуются с его взглядами. Сходные выводы можно привести и из работ других исследователей при изучении половых циклов различных видов рыб с различным характером роста ооцитов и типом икрометания. По данным И. А. Громова, яичник «взрослого» сазана никогда не переходит во II — посленерестовую — стадию зрелости. II стадия зрелости является для амурского сазана ювенальной [Громов, 1963, с. 15]. О. Ф. Сакун и Н. А. Буцкая [1968] в руководстве по определению стадий зрелости и изучению половых циклов рыб при гистологической характеристике состояния половых желез на VI стадии зрелости пишут следующее: «Отличительной чертой яичников VI стадии зрелости является присутствие лопнувших фолликулов. По составу половых клеток у одних рыб яичники напоминают II стадию зрелости, у других — начало III. Поэтому после рассасывания лопнувших фолликулов перед началом нового цикла яичники соответственно переходят во II или сразу в III стадию зрелости. Следовательно, после достижения половой зрелости из годовичного полового цикла самок костистых рыб может выпасть не только I, но и II стадия зрелости» [Сакун, Буцкая, 1968, с. 12].

Третье положение тесно связано с изменениями в половых циклах и типе икрометания, которые определяются различной степенью синхронности роста ооцитов у рыб. П. А. Дрягин [1949б] в выводах своей монографии «Половые циклы и нерест рыб» пишет: «...у некоторых видов рыб с одновременным икрометанием (лещ, лососи, часть сига и другие) наблюдаются отклонения от типичного синхронного развития ооцитов, особенно ясно в IV, V и VI стадиях зрелости, проявляющиеся в наличии иногда довольно значительного количества промежуточных овоцитов в фазе наполнения желтком, что, очевидно, может быть объяснено незаконченностью процесса перехода этих видов от порционного икрометания к единовременному» (с. 108). У некоторых видов рыб (лещ, ерш, вьюн, чехонь и др.), по мнению Дрягина, с проникновением их в северные широты можно наблюдать и в настоящее время некоторые признаки переходного характера, связанные с изменением типа икрометания — переходом от порционного икрометания к единовременному (с. 107). Это ошибочное положение о направленном изменении полового цикла у рыб и типа икрометания и возможности быстрого перехода одновременного типа икрометания в порционное и наоборот как аксиома широко проникло во многие работы других исследователей и даже приводится в некоторых учебниках, и в частности в «Основах ихтиологии» Е. К. Суворова [1948, с. 331].

В сводке «Биология и промысел судака в водоемах Литвы» [Вирбицкас и др., 1974] в разделе «Элементы порционности и функ-

ций яичника озёрного судака» (с. 82—98), исследуя гонады судака в оз. Дискай, авторы пришли к выводу, «что какая-то часть популяции судака в этом озере проявляет тенденцию к порционному икрометанию (выделено нами.— Б. К.) в порядке адаптации» (к чему?) [Вирбицкас и др., 1974, с. 96].

Еще более крайних позиций придерживается А. М. Кукурадзе [1965], который, изучая особенности оогенеза дунайского судака, считает, что для части стада судака (30%) характерен порционный тип икрометания, что указывает, по мнению автора, на лабильность полового цикла и типа нереста, в результате чего судак приспособляется к размножению в весьма разнообразных экологических условиях. Нам представляется, что эти выводы преждевременны и необоснованы экологическими наблюдениями за нерестом и вводят от объективной оценки протекающих процессов.

Такая подкупающая простота в изменении характера развития ооцитов и типа икрометания при более пристальном внимании выглядит совсем иначе. Как будет показано далее, это положение о быстрых взаимных переходах одного типа икрометания в другой, а также первичности порционности нереста и вторичности единовременного икрометания является неточным.

Анализ данных [Казанский, 1962, 1975; Овен, 1976], а также наши наблюдения [Кошелев, 1979, 1980, 1981] свидетельствуют о том, что у видов рыб происходят сложные изменения в длительности и степени асинхронности развития половых клеток в связи с различными условиями существования особей. В данном случае следует, по-видимому, придерживаться точки зрения, что характер роста ооцитов и, в частности, степень асинхронности их развития тесно связаны с условиями существования особей и со спецификой их обменных процессов [Беккер, 1959а, б; Шульман, 1959; Шульман и др., 1970; и др.]. У большинства видов рыб характер роста ооцитов и тип икрометания неизменны — лишь у очень ограниченного числа видов, действительно, в разных водоемах меняется степень синхронности роста ооцитов в период вителлогенеза и тип икрометания — это, если так можно сказать, «факультативные порционники». Наши наблюдения показали, что виды рыб с разным характером роста половых клеток и размножения различными способами приспособляются к разнообразным условиям существования, и в частности воспроизводства. При этом, как будет показано нашими исследованиями, один и тот же экологический эффект, сокращение или увеличение продолжительности нерестового периода видов рыб с разным характером развития ооцитов и типом икрометания достигаются различными путями.

Другим, на наш взгляд, ошибочным положением, которое имеет место в настоящее время при определении стадии зрелости половых желез у самок различных видов рыб, является разграничение III и IV стадий зрелости гонад. Например, в работе О. Ф. Сакун и Н. А. Буцкой [1968] весь период трофоплазматического роста ооцитов относится ко III стадии зрелости гонад, а IV стадию характеризуют лишь ооциты, достигшие конечных дефинитивных размеров.

Вот к какому заключению приходят авторы: «Целесообразней выделять III стадию зрелости от момента появления в яичниках ооцитов начальных фаз периода трофоплазматического роста до момента его завершения во всех ооцитах, предназначенных для вымета при очередном нересте,— у единовременно нерестующих рыб или в ооцитах первой порции у порционно нерестующих. К IV стадии в этом случае следует отнести яичники, которые содержат ооциты, достигшие конечных размеров. Производители, имеющие половые железы в таком состоянии, дают зрелые половые продукты при применении метода гипофизарных инъекций и хорошо созревают при выдерживании в благоприятных условиях. Следовательно, такое деление на стадии, уже проводившееся в некоторых шкалах зрелости: шкалу Лапицкого для сига-лудогы [1949], шкалу Трусова для судака [1949], не только позволяет придерживаться единого принципа при составлении шкал зрелости для разных видов рыб, но и оправдана с точки зрения практики рыбоводных работ [Сакун, Буцкая, 1963, с. 15]».

Мы согласны с мнением данных авторов, что иногда бывает трудно отделить одну стадию зрелости от другой. Тем более это трудно сделать, если переносить специфику шкалы зрелости одних видов рыб на определение стадий зрелости половых желез у других видов, например сиговых рыб — на карповых, осетровых — на сельдей и наоборот. В данном случае прав П. А. Дрягин, который в отношении разграничения отдельных стадий зрелости отмечал крайнюю степень условности границ между отдельными стадиями, а также условность определения их продолжительности.

Однако, как нам представляется, если принимать во внимание видовую специфику в развитии половых клеток и учитывать своеобразие в прохождении стадий зрелости половых желез в течение всей жизни особей в данной популяции, то можно четко определить и продолжительность отдельных стадий зрелости половых желез у самок и самцов отдельных видов рыб в данной популяции и установить четкие границы между отдельными стадиями зрелости гонад. Правда, в некоторых случаях при весьма длительном нерестовом периоде и при крайней неоднородности стадий зрелости гонад у особей в нерестовой части популяции эти вопросы встают вновь перед исследователями и решаются ими с большими трудностями.

В отношении же разграничения III стадии от IV, несмотря на действительно имеющиеся трудности ввиду большой специфики характера развития половых клеток и гонад у различных видов рыб (сиги, карповые, окуневые, осетровые и др.), нам кажется неоправданным значительное увеличение III и сокращение IV стадии зрелости. Сокращать IV стадию зрелости половых желез, приближая ее к V стадии, т. е. моменту получения зрелых половых клеток у видов рыб с различной биологией, на наш взгляд, нет никакой необходимости. При таком определении стадий зрелости половых желез IV стадия зрелости гонад практически сольется с V стадией и ее будет весьма трудно отделить и от III, и от V стадий зрелости гонад. Неоправданна будет и длительность III стадии зрелости в

течение полового цикла у большинства видов рыб, в течение которой будут происходить все основные процессы накопления питательных веществ в развивающихся половых клетках. V стадия зрелости половых желез подразумевает не только выход зрелых половых клеток из яичников и семенников, но и готовность яйцеклеток и сперматозоидов к процессу овуляции и спермации. В данном случае IV стадия зрелости половых желез не найдет своего истинного места и как бы повиснет в «воздухе». Таким образом, целесообразнее придерживаться широко распространенного принципа разграничения III, IV стадий зрелости яичников — III стадия зрелости включает ооциты в периоде медленного вителлогенеза вплоть до завершения процесса вакуолизации ооцитов, яичники невелики и, как правило, слабо окрашены; IV стадия зрелости гонад — интенсивный вителлогенез, значительное увеличение яичников и семенников (коэффициенты зрелости достигают максимальных величин), четкая и определенная окраска половых желез, своеобразная не только для некоторых семейств, но и для отдельных видов рыб.

Несмотря на большие успехи в области изучения развития половых клеток у рыб и специфики прохождения полового цикла у различных пресноводных видов рыб, а также в разработке шкал для определения степени зрелости половых продуктов и стадий зрелости гонад некоторых видов в водоемах различных широт, еще предстоит много сделать исследователям в этой области для разработки удобных и простых шкал, в которых не только бы учитывалась специфика развития половых клеток, выявленная в результате детального гистологического анализа половых желез в течение всей жизни особей, но и принималось во внимание разностороннее микроскопическое изучение гонад: размер, цвет и т. д., динамика изменения абсолютного и относительного веса половых желез, вариабельность коэффициента зрелости яичников и семенников на различных стадиях зрелости гонад. Эти методические пособия по определению степени зрелости половых клеток и стадий зрелости гонад должны быть снабжены хорошими иллюстративными материалами — гистологическими и морфологическими. При этом основной упор должен делаться на простоту определения стадий зрелости гонад, для чего должны приводиться данные о макроскопическом строении половых желез у каждого вида рыб, учитываться их размер, цвет, причем цвет должен определяться по простой шкале цветов, удобной и простой для ее использования любым исследователем в полевых условиях; обязательно должна учитываться видовая специфика в развитии половых клеток, в длительности прохождения отдельных стадий зрелости гонад в течение полового цикла, в ритме размножения особей и возможные изменения всех этих показателей у данного вида в пределах ареала.

Выяснение специфики развития ооцитов и связей оо- и сперматогенеза с деятельностью желез внутренней секреции (гистофизиологическое направление исследований) в области изучения гамето- и гонадогенеза у рыб исследователи не только обращают внимание на экологическую сторону изучаемых процессов, но и проводят де-

тальные гистологические исследования, связанные с выяснением особенностей развития половых клеток в течение всей жизни особи, привлекают экспериментальные исследования развития половых клеток у видов рыб и пытаются наметить связи между развитием и функционированием половых желез и деятельностью желез внутренней секреции. В серии работ Б. Н. Казанского [1949, 1951а, б, 1952, 1956, 1962] детально исследуются особенности функции яичника и гипофиза у рыб с разным типом икротетания. Особое внимание уделяется конечным процессам развития половых клеток у осетровых: процессам созревания яйцеклеток, овуляции и оплодотворения и связи первых двух процессов с деятельностью желез внутренней секреции [Казанский, 1950, 1952, 1954а, б, 1956, 1962]. В одной из первых работ, которая была посвящена анализу особенностей функций яичника и гипофиза у рыб с порционным икротетанием, Б. Н. Казанскому удалось показать, что «...у разных видов и даже в пределах одного вида у разных географических групп асинхронность в росте овоцитов за счет вителлогенеза развита в разной степени» [1949, с. 93]. При этом в основе единовременного икротетания, по его данным, лежит синхронность развития овоцитов в период большого роста. У рыб с порционным икротетанием Б. Н. Казанским выделено три типа асинхронности вителлогенеза, влияющей на продолжительность нерестового периода и тесно связанной со спецификой биологии размножения вида в целом. Б. Н. Казанский [1949, 1956] выделяет следующие типы развития овоцитов.

Первый. Прерывистая асинхронность в пределе фаз отложения желтка с образованием двух порций для икротетания в течение одного сезона.

Второй. Прерывистая асинхронность в пределе фаз отложения желтка с образованием трех порций для икротетания в течение одного сезона.

Третий. Непрерывная асинхронность в пределе всего периода большого роста овоцитов с образованием многих порций для икротетания в течение одного сезона.

Разбирая связь между характером вителлогенеза и гонадотропной функцией гипофиза у видов рыб с разным типом икротетания, Казанский отмечает, что асинхронность вителлогенеза возникает довольно легко, но влечет за собой порционное икротетание по крайней мере хотя бы одного из факторов — асинхронности секреции в промежуточной доле гипофиза.

Основываясь на данных о типе асинхронности вителлогенеза, типе секреции клеток промежуточной доли гипофиза и особенностях экологии размножения рыб, Казанский дает, на наш взгляд, не совсем удачную классификацию типов икротетаний рыб, так как в ее основу положена лишь одна экологическая особенность размножения — продолжительность нерестового периода.

Вот как выглядит предложенная Б. Н. Казанским классификация рыб по типу икротетания.

Рыбы с растянутым периодом икротетания:

1) многопорционным, без резких границ между последовательными генерациями овоцитов. В основе его — непрерывная асинхронность вителлогенеза;

2) двух-, трехпорционным икротетанием и резкими границами между выметыванием отдельных порций. В основе — прерывистая асинхронность вителлогенеза;

3) единовременным; в основе — синхронный вителлогенез и одновременное икротетание разных возрастных групп, экологических разностей и косяков.

Рыбы с кратковременным (обычно 15—20 дней) периодом икротетания характеризуются синхронным ростом овоцитов и относительно синхронной овуляцией созревших овоцитов у особей половозрелой части популяции.

Несмотря на совершенно правильную характеристику типов икротетания, сделанную Б. Н. Казанским, в данной схеме отражена лишь статика, а не динамика происходящих процессов. Как показали наши исследования [Кошелев, 1957, 1965а, б, 1966, 1968], у одного и того же вида как в отдельных водоемах, так и в различных участках ареала может существенно меняться продолжительность нерестового периода. Рыбы с кратковременным нерестом выметывают икру в течение весьма длительного времени, приближаясь, к видам рыб с растянутым периодом икротетания, и наоборот. Поэтому, на наш взгляд значительно меняющийся показатель — продолжительность нерестового периода — не может быть положен в основу классификации рыб по типу икротетания.

Порционное икротетание Б. Н. Казанским [1949, 1956] рассматривается как филогенетическая адаптация, направленная «на более полное использование благоприятного периода для размножения и, таким образом, способствующая биологическому прогрессу вида в условиях длительного благоприятного периода и при наиболее стабильных условиях для икротетания» [Казанский, 1949, с. 113]. Интересные идеи о закономерностях гаметогенеза и экологической пластичности размножения рыб (различные популяции осетровых рыб, карповых, окуневых и других рыб), а также о способах синхронизации размножения рыб как с сезонными явлениями природы, так и с их непостоянством в разных точках ареала приведены Б. Н. Казанским в одной из его последних работ [1975].

Можно значительно расширить обзор литературы по данному вопросу, но подчеркнем только, что детальные гистологические исследования развивающихся половых клеток как у самок, так и у самцов должны проводиться одновременно с анализом разнообразных экологических факторов, необходимых для прохождения различных периодов гаметогенеза. Это же положение относится и к анализу связей оогенеза и деятельности желез внутренней секреции, так как у рыб — представителей холоднокровных животных — интенсивность их деятельности зависит от наличия определенного уровня ряда абиотических факторов. Изменяя их, мы в какой-то

Таблица 2

Некоторые физиолого-биохимические показатели самок в разные периоды онтогенеза [Шатуновский, 1978 а, б, 1979]

Неполовозрелые особи	Половозрелые особи	Старекшие особи
Увеличение содержания лабильных энергетических соединений	Достижение определенных ресурсов пластических и энергетических веществ	Снижение эффективности белкового роста
Повышение жирности и калорийности организма	Снижение интенсивности линейного роста рыб, преобладание весового роста над линейным	Снижение интенсивности жиронакопления
Интенсивный линейный рост, преобладание линейного роста над весовым	В систему общего обмена включается генеративный обмен для обеспечения интенсивного вителлогенеза в развивающихся ооцитах	Снижение темпа линейного и весового роста
Накопление ресурсов пластических и энергетических веществ, необходимых для воспроизводства		Отклонения в развитии ооцитов и частичная дегенерация, снижение плодовитости, сдвиги в соотношении между содержанием жира и белка в икре

степени можем изменить скорость всех процессов развития клеток, органов и организма в целом.

В течение последнего времени стали интенсивно разрабатываться два направления — эколого-физиологическое и эколого-морфологическое. Очень кратко остановимся лишь на некоторых результатах этих исследований, так как обсуждение многих вопросов будет осуществлено ниже.

Исследования связей гаметогенеза с особенностями обмена веществ у особей различных видов рыб (эколого-физиологическое направление) успешно развиваются рядом ученых [Строганов, 1962; Шульман, 1969; Шатуновский, 1979, 1980а, б; и др.]. Это и детальные сводки по экологической физиологии рыб Н. С. Строганова [1962], и интересное направление работ по физиолого-биохимическим особенностям состояния рыб в различные периоды годового цикла Г. Е. Шульмана [1959, 1969] и оригинальные эколого-физиологические исследования рыб в онтогенезе М. И. Шатуновского [1979, 1980а, б]. Разрабатывая новое направление экологической онтофизиологии, М. И. Шатуновский [1979, 1980а, б] обратил внимание на закономерности возрастной динамики обменных процессов; на постоянное снижение эффективности пластического обмена, увеличение масштабов энергетического обмена, становление и затем стабилизацию генеративного обмена. Показано, что с изменением возраста самок соотношение форм обмена (пластического, энергетического и генеративного) у типичных планктофагов, бентофагов и хищников имеет свои специфические черты. Некоторые особенности обмена веществ в разные периоды онтогенеза, по материалам М. И. Шатуновского [1979, 1980а, б], представлены в табл. 2. Интересные наблюдения по специфике обменных процессов в течение полового цикла степенью асинхронности развития ооцитов у черноморской и азовской хамсы были проведены Шульманом с соавторами [1970]. Эти исследования дали возможность с экологической точки зрения не только объяснить своеобразие развития половых клеток у азовской и черноморской хамсы

(у азовской развивается в основном одна довольно большая порция, у черноморской — три небольшие порции) [Чугунова, Петрова, 1953], но и понять механизмы этих изменений [Шульман, Ревина, Сафьянова, 1970]. Оригинальные наблюдения были проведены А. И. Кирсипу, К. Е. Лаугасте [1975] о специфике обменных процессов у рыб средних широт и ее связи с температурным режимом в водоеме.

Можно было бы еще продолжить перечень интересных исследований, сделанных в последнее время, но даже отнюдь не исчерпывающие данные свидетельствуют о большом значении детального изучения обменных процессов и воспроизводства рыб, о важной цели накопления определенных ресурсов пластических и энергетических веществ для их воспроизводства и необходимых условий для включения генеративного обмена в систему общего обмена. Генеративный обмен обеспечивает интенсивное накопление питательных веществ в развивающихся половых клетках и определяет время наступления половой зрелости рыб — возраст первого икрометания самок в различных популяциях.

Анализ закономерностей прохождения и изменения гаметогенеза, половых циклов и ритма размножения у разных видов рыб в связи с различными условиями существования (эколого-морфологическое направление) уже был приведен выше. В сводке «Методы биологии развития» (М.: Наука, 1974) отмечено следующее: «...морфоэкологический метод изучения развития рыб, теоретически обоснованный С. Г. Крыжановским [1949], существенно дополняет сведения о развитии, полученные при помощи экспериментальных методов» (с. 199) (выделено нами. — Б. К.).

Нам представляется, что как раз все обстоит иначе, эколого-морфологические сведения по особенностям размножения и развития проверяются и дополняются экспериментальными методами исследования как в лабораторной, так и в природной обстановке. Все работы в области изучения биологии животных, как правило, вначале выясняют особенности экологии всего онтогенеза, а зачастую они бывают выяснены предыдущими исследователями, особенности экологии популяции и всей экосистемы в целом, далее проверяют полученные данные в эксперименте и затем моделируют протекающие процессы с целью их оптимизации и направления в нужную для человека сторону.

В одной из своих последних работ, посвященной выяснению закономерностей гаметогенеза и экологической пластичности размножения рыб, Б. Н. Казанский справедливо отмечает, «что мы пошли по пути наблюдения, описания и предположения к эксперименту, обобщению и управлению» [1975, с. 23].

Совершенно прав Г. В. Никольский [1965], когда пишет, что хозяйственная деятельность человека часто ставит исключительные биологические эксперименты. Новые вопросы, вставшие перед биологией, и в частности в области проблемы динамики стада рыб, указывает Г. В. Никольский, требуют некоторой перестройки ме-

тодики, и в первую очередь усиления экспериментальных исследований. По мнению Г. В. Никольского, сейчас необходим не столько классический лабораторный эксперимент, сколько развитие экспериментальных исследований в природной обстановке [1965, с. 340].

Подводя итоги изложенным данным в области изучения гаметогенеза, половых циклов и экологии размножения рыб, следует отметить, что, несмотря на довольно хорошие сведения о специфике размножения рыб, в основном пресноводных, имеются некоторые проблемы в исследованиях по данной проблеме, а также неверные и устаревшие положения, которые порой мешают поступательному движению в данной области знаний.

Во-первых, исследования на клеточном, органном, организменном и популяционном уровнях проводились некомплексно, зачастую без должной связи со средой, т. е. искусственно разрывалась единая цепь биологических процессов, хотя изменения в связи с различными условиями существования в одном звене приводят к изменениям всех звеньев этой цепи. Во-вторых, исследования не проводились в течение всей жизни особей в разнотипных популяциях у видов рыб с разной экологией, и в том числе размножением. Как правило, не выяснялись диапазон и широта реакции различных звеньев репродуктивного процесса и всего онтогенеза в целом на действие разнообразных экологических факторов (естественных и антропогенных). В-третьих, мало уделялось внимания экологической онтофизиологии, хотя именно изменения среды обитания изменяют обменные процессы в организме и весь онтогенез в целом. В-четвертых, в связи с описательным характером большинства проводимых исследований выпадали из поля зрения закономерности изменения в прохождении различных звеньев репродуктивного процесса и особенностей изменения всего онтогенеза в целом. Поэтому и имели место поверхностные представления и о закономерностях прохождения и изменения гаметогенеза у рыб, и об особенностях прохождения и изменения полового цикла и ритма размножения и т. п., т. е. об особенностях прохождения и изменения всех звеньев репродуктивного процесса (от гаметогенеза до смерти производителей) у особей в разнотипных популяциях.

Резюмируя изложенное и анализируя литературные данные по основному направлению исследований в области изучения гаметогенеза, половых циклов и экологии нереста, следует отметить, что наши сравнительные эколого-морфологические исследования различных звеньев репродуктивного процесса (скороспелость особей, сезонный ход гаметогенеза, ритм размножения особей, экология нереста), проведенные на целом ряде видов рыб в различных участках ареала, а также в реконструированных водоемах, т. е. в условиях эксперимента в природной обстановке, в этом плане оригинальны, так как дают возможность судить о широте отношений организма со средой и о потенциальных адаптивных возможностях отдельных видов рыб к различным условиям существования.

МЕТОДИЧЕСКИЕ ПРИЕМЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Мы являемся свидетелями грандиозных изменений естественной природы. На наших глазах меняется фауна животных, и в том числе рыб; происходят серьезные изменения в их численности, видовом составе фауны; большие работы проводятся по искусственному выращиванию многих ценных видов. Уже прошло время только чисто описательных исследований, наступило время, когда необходимо выяснять причины и способы изменения онтогенеза и фауны рыб в разнообразных водоемах в связи со все усиливающимся действием антропогенных факторов. Поэтому в течение последнего времени все большее внимание придается методическим приемам исследований и целенаправленности научно-исследовательских работ. Разносторонние и многолетние ихтиологические исследования должны проводиться не только по единым методикам, но и должны быть устремлены на выяснение изменений в развитии особей и адаптивных преобразований популяций у различных видов рыб, а также в фауне рыб в связи с изменением условий существования. До настоящего времени, как правило, проводились не комплексные исследования гамето- и гонадогенеза, а исследования, которые ограничивались лишь анализом развития отдельных органов или тканей, изучением отдельных видов рыб в каком-либо отдельно взятом водоеме без анализа популяционных изменений и тем более фауны рыб в целом. Искусственно разрывалась единая цепь биологической системы особь—популяция—вид—экосистема. Поэтому зачастую «за деревьями не видно было леса» и нельзя было судить о степени устойчивости и изменчивости протекающих процессов в биосистемах разного уровня в связи с существенными и необратимыми изменениями условий существования как особей и популяций, так и водных экосистем (рыбных сообществ, в частности). Вначале, как правило, исследования особенностей размножения и развития рыб осуществлялись в каком-либо отдельном водоеме в годы с различными гидрометеорологическими условиями. Затем эти исследования стали проводиться в водоемах, расположенных в различных частях ареала. Выявляемые особенности протекающих процессов и их изменения не выходили за пределы нормы реакции в пределах естественных сезонных многолетних колебаний различных экологических факторов среды (рис. 1). Однако в течение последнего времени происходят серьезные и необратимые изменения в экологии многих видов рыб в результате существенного изменения условий их обитания, что влияет на особенности воспроизводства и развития осо-

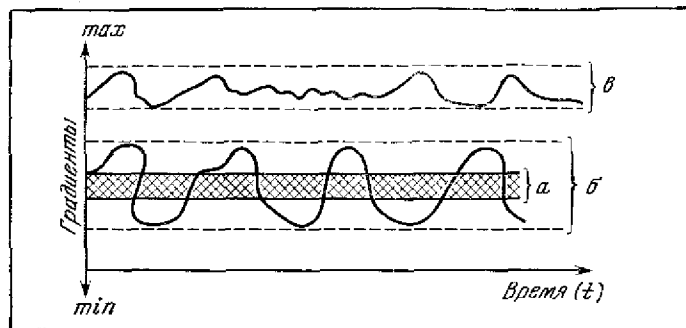


РИС. 1. Колебания и степень действия экологических факторов на развитие в течение всей жизни особей в естественных (б) и реконструированных (в) водоемах

а — условия для развития особей, близкие к оптимальным; б — изменчивость и степень действия различных экологических факторов на развитие особей в естественных водоемах; в — изменение условий развития и степени действия экологических факторов на развитие особей в реконструированных водоемах, например температурного режима в водоемах — охлаждающих энергетических объектов

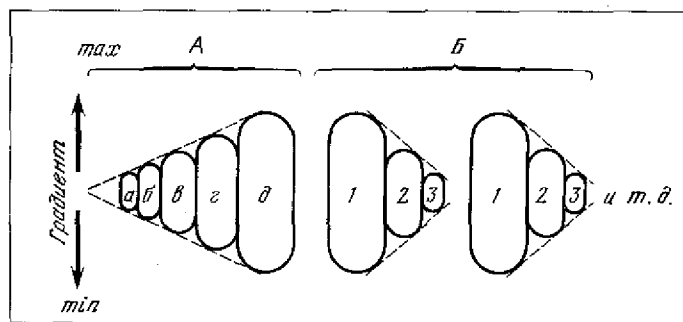


РИС. 2. Изменение нормы реакции на действие различных экологических факторов у рыб в различные периоды онтогенеза (А) и сезонные жизненные циклы (Б)

А — периоды онтогенеза: а — эмбриональный, б — личиночный, в — мальковый, г — неполовозрелый (созревающий) и д — взрослый (половозрелый) организм; Б — сезонные циклы: 1 — нагульный период, 2 — зимовка, 3 — размножение

бей в течение всей их жизни, на адаптивные изменения популяций и исторически сложившихся водных экосистем. Как видно из приведенного рисунка (рис. 1), градиенты действия различных факторов в разные годы могут существенно различаться. Как правило, оптимальных условий для прохождения разнообразных жизненных процессов в течение всего онтогенеза в природе не существует. При значительно измененных условиях существования особей степень действия различных экологических факторов может выйти за пределы даже существующих значительных колебаний и параметров (градиентов) в естественной природе, и в таком случае

мы обнаруживаем серьезные изменения во всех звеньях репродуктивного процесса и жизненных циклах в течение всей жизни особей. Совершенно естественно, что они также изменяют и структуру популяций, и фауну рыб в целом. Поэтому экологизация проводимых исследований, наиболее полное выяснение широты отношений развивающегося организма со средой обитания, анализ адаптивных изменений популяций и преобразование ихтиоценозов — это перво-степенная задача сегодняшнего дня.

Как показывают наши эколого-морфологические исследования развития рыб и прохождения у них различных жизненных циклов, степень действия разнообразных факторов среды меняется и в течение всего онтогенеза, и в течение, как правило, ежегодно повторяющихся жизненных циклов (рис. 2). В период размножения и развития эмбрионов градиенты действия тех или иных экологических факторов значительно уже, чем у взрослых особей. Как пишет Ю. Одум [1975, с. 141], «период размножения является обычно критическим; в этот период многие факторы среды часто становятся лимитирующими». Поэтому в связи со значительными изменениями условий существования многих видов рыб в результате разносторонней хозяйственной деятельности человека и почти полной реконструкции естественных природных водоемов и естественных исторически сложившихся экосистем и «ихтиоценозов», нами обращено особое внимание на необходимые условия воспроизводства и развития ценных для человека видов рыб.

Специфика наших работ — это усиление экологических исследований на всех уровнях организации живого: на клеточном (проблемы экологии гаметогенеза), на органном (проблемы экологии органогенеза), на организменном (проблемы экологии и эволюции онтогенеза). Необходимо выяснение специфики экологии и особенностей онтогенеза в течение всего индивидуального развития особи, а не отдельных его отрезков, т. е. естественная связь особенностей развития половых клеток, гонад и организма в целом с различными условиями существования особей, с анализом степени действия разнообразных экологических факторов на особенности развития половых клеток, развитие и функционирование гонад и всего организма в течение всей жизни особей. Эколого-морфологические исследования особенностей гаметогенеза, гонадогенеза и онтогенеза проводились в разнообразных популяциях у видов в различных участках ареала (в центре и особенно на его границах), а исследования особенностей протекающих процессов на клеточном, органном и организменном уровнях для выяснения происходящих изменений проводились по линии особь—популяция—вид. Именно в таких эколого-морфологических исследованиях — особь—популяция—вид — конкретизируется многообразие условий существования, влияющее на особенности воспроизводства и развития особей в разнотипных популяциях.

Сравнительные эколого-морфологические исследования особенностей развития и прохождения различных звеньев репродуктивного процесса у разных видов рыб по линии особь—популяция—вид

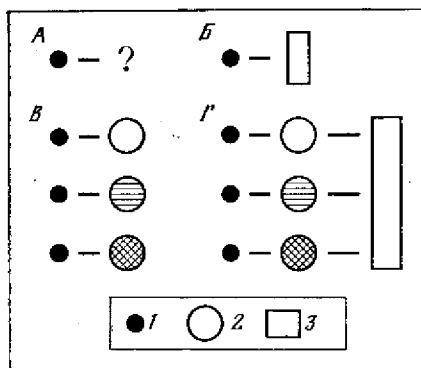


РИС. 3. Разные подходы при изучении особенностей размножения и развития особей у видов рыб

А — некоторые особенности развития особей, зачастую без указания их видовой принадлежности; Б — развитие особей тех или иных видов рыб, обитающих в каком-либо отдельно взятом водоеме; В — то же, в каком-либо одном водоеме, ограниченное лишь популяционным уровнем; Г — наиболее полное исследование широты отношений развивающегося организма со средой обитания в различных частях ареала при изучении особенностей развития особей в различных популяциях у вида в целом

1 — особь; 2 — популяция; 3 — вид

ция — вид — это способ наиболее полного выяснения имеющегося разнообразия отношений развивающегося организма со средой. При исследовании особенностей размножения и развития особей у различных видов рыб обнаруживается разный методический подход (рис. 3). В одних случаях приводится лишь описание особенностей размножения и развития особей без указания конкретного вида, к которому они относятся (рис. 3, А); в других случаях эти исследования проводились на особях только в каком-либо отдельно взятом водоеме (рис. 3, Б); в третьих — это увлечение популяционными исследованиями, когда выяснение особенностей размножения и развития особей проводилось лишь у искусственно выделенных популяций в отдельных водоемах, в основном в реконструированных, с существенно измененным гидрологическим режимом. В этом случае не принималось во внимание разнообразие адаптивных возможностей размножения и развития особей у вида в целом в естественных популяциях в пределах всего ареала. Таким образом, детальное исследование особенностей размножения и развития особей в исторически сложившихся популяциях дает нам наиболее полные сведения о имеющихся в наличии изменениях в онтогенезе, включая прохождение различных звеньев репродуктивного процесса и жизненных циклов.

Если мы выясняем минимальные и максимальные градиенты действия различных экологических факторов на особенности воспроизводства и развития особей в течение всей их жизни в какой-нибудь, отдельно взятой популяции (рис. 4, А), например популяция в, то у нас будет неполное представление о диапазоне их действия по сравнению с их анализом у разных популяций в пределах ареала у вида в целом (рис. 4, Б). В результате такого сравнительного анализа особенностей развития и размножения особей различных видов рыб выясняются в какой-то степени оптимальные и близкие к экстремальным условия развития и воспроизводства особей в популяциях, как правило существующих в центре и на границах естественного ареала у того или иного вида рыб. Для проведения подобного рода исследований требуются усилия многих специалистов в течение весьма длительного времени, проводящих комплексные

РИС. 4. Выяснение широты отношений со средой при анализе особенностей развития особей в течение всей их жизни в разнотипных популяциях в пределах ареала

А — диапазон действия различных экологических факторов на развитие особей в пределах отдельных популяций (а, б, в); Б — то же, у вида в целом

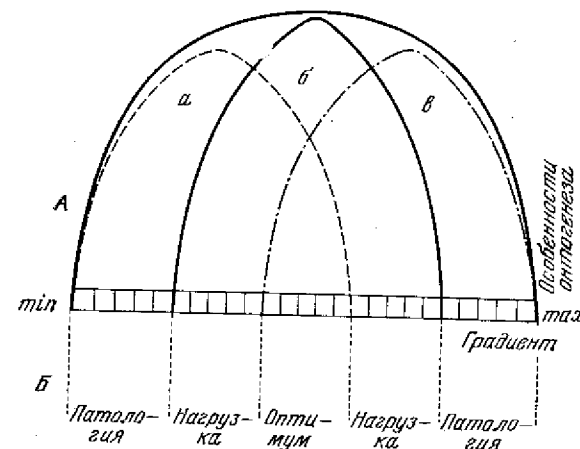


РИС. 5. Выяснение широты отношений развивающегося организма со средой в разнообразных популяциях в пределах естественного ареала (А) и резервных адаптивных возможностей в воспроизводстве и развитии особей в эксперименте (Б)

1 — особенности онтогенеза в различных популяциях

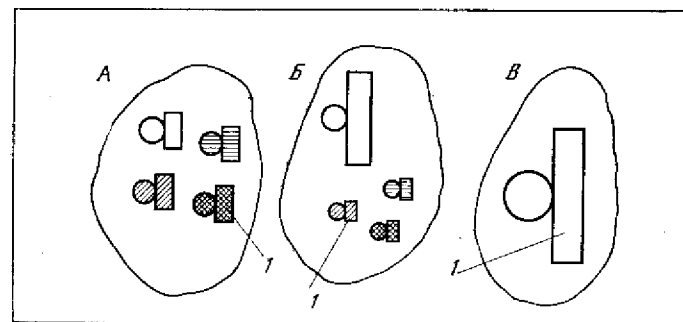
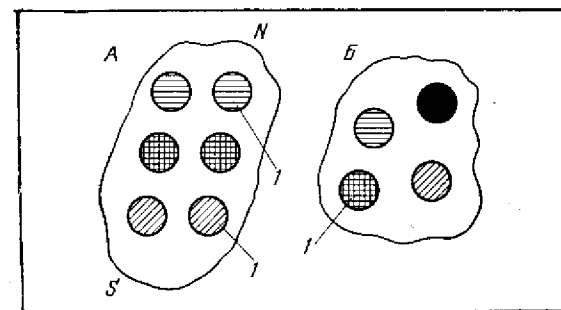


РИС. 6. Динамика изменения фауны рыб в водоеме в результате хозяйственной деятельности человека

А — исторически сложившийся видовой состав фауны рыб в естественном природном водоеме; Б — частично измененный видовой состав фауны рыб в реконструированном водоеме; В — полностью измененная фауна рыб в водоеме в результате хозяйственной деятельности человека; 1 — величина отдельных видов рыб в экосистеме

работы по единым методикам. Эти исследования уже интенсивно ведутся по программе МАБ «Изучение продуктивности вида в пределах ареала». Они представляют наиболее полную информацию о широте отношений организма со средой в естественных водоемах и экосистемах, сложившихся в течение длительного времени их эволюции и распространения на определенной территории.

Однако, как показывают наши исследования, в онтогенезе особей у разных видов рыб имеются различные резервные возможности, зачастую скрытые от исследователя при анализе особенностей развития особей лишь в естественных границах ареала и обнаруживающиеся при существенных изменениях условий существования как в природной, так и в экспериментальной обстановке. Как нам представляется, детальный анализ материала в эксперименте в природе (реконструкция внутренних водоемов — полное зарегулирование стока рек, создание сети разнообразных водохранилищ, использование водоемов в качестве охладителей энергетических объектов, интенсивный селективный промысел, расширение акклиматизационных работ и т. д.), а также целенаправленные экспериментальные и продолжительные исследования по моделированию протекающих процессов в лабораторной обстановке дают наиболее быстро и в довольно полной мере сведения о всей широте отношений организма со средой — как о наличных, так и о резервных, потенциальных возможностях изменений протекающих процессов воспроизводства и развития в течение всей жизни особей у разных видов рыб. Создавая экспериментальные установки с регулируемым режимом развития особей или используя различные реконструированные водоемы, например водоемы — охладители энергетических объектов, мы, с одной стороны, создаем условия развития, которые будут характерны для особей, представляющих популяции северных, умеренных и южных широт, а с другой стороны, в длительном эксперименте при продолжительном и непрерывном действии существенно измененных экологических факторов зачастую обнаруживаются скрытые до сего времени резервные возможности в развитии особей в течение всей их жизни (рис. 5). В ряде случаев именно эти скрытые для исследователя особенности развития при изучении особей в различных популяциях с существенно измененными условиями существования являются необходимыми для направления онтогенеза в нужную для человека сторону с целью получения необходимой и максимальной рыбной продукции. Чтобы направлять онтогенез и повышать продуктивность водных экосистем, нужны экспериментальные данные, позволяющие моделировать и оптимизировать протекающие в естественной природе процессы.

В большинстве случаев в естественных природных водоемах монокультура встречается редко, чаще данная фауна рыб представлена разным числом видов. В связи с разносторонней хозяйственной деятельностью человека она, так же как и онтогенез и популяции, изменяется на наших глазах. Изменения в фауне рыб связаны, как правило, с сокращением числа видов и с преобладанием

в ней лишь нескольких или даже одного вида, как правило эврибионтного (рис. 6). Поэтому совершенно прав Ю. С. Решетников, который отмечает, что «ихтиологи чаще становятся лишь свидетелями больших экологических сдвигов в водоемах, причем для экологического прогнозирования не хватает не только данных о первых этапах этих изменений, но и характеристики первоначального, исходного состояния системы» [1979, с. 10]. Поэтому столь важны сейчас целенаправленные комплексные исследования по выяснению изменчивости и стабильности, устойчивости и динамичности биологических систем на уровне организма, популяций и экосистемы.

Ихтиофауна внутренних водоемов, особенно европейской части СССР, довольно хорошо изучена, имеются разнообразные методические руководства по сбору и обработке материала (по росту, питанию, физиологии, биохимии и генетике). Имеются в нашем распоряжении и хорошие руководства по сбору и обработке материала по данной проблеме [Дрягин, 1952а, б; Ромейс, 1953; Роскин, Левинсон, 1957; Коблицкая 1963а, б, 1966; Правдин, 1966; Сакун, Буцкая, 1968; Кошелев, 1974, 1981; и др.]. Нам представляется, дело не столько в недостатке методик, хотя иногда и требуется их усовершенствование и модернизация [Р. С. Вольскис, 1973, 1977, 1978], особенно для использования данных на ЭВМ и для моделирования протекающих процессов, сколько в ином подходе к эколого-морфологическому изучению особенностей размножения и развития рыб. В настоящее время необходимо уже не просто накапливать фактические данные, а проводить целенаправленные исследования для наиболее быстрого ответа на поставленные задачи практикой и теорией сегодняшнего дня. Мы должны стремиться не только описывать уже совершившиеся изменения в экологии и фауне рыб, но и по возможности предсказывать возникающие на наших глазах изменения в водных экосистемах и в фауне рыб, в частности, в связи с влиянием разнообразных антропогенных факторов на биологию рыб, и в первую очередь на их воспроизводство и развитие. Уже настало время перейти от анализа статистики явления к выяснению кинетики протекающих процессов с выявлением механизмов и причин их возникновения и прохождения.

Рыбы по ряду причин являются весьма удобным объектом для эколого-морфологических исследований: во-первых, это пойкилотермные животные, у которых относительно легче, чем у теплокровных, выявить взаимосвязь и многообразие отношений организма со средой, так как система организм—среда у них в большей степени «открытая», чем у теплокровных; во-вторых, благодаря их разнообразию в таксономическом и экологическом аспектах и большой радиации костистых рыб в современной фауне; в-третьих, в относительной простоте исследовательских работ и доступности для визуального наблюдения и за нерестом, и за развитием особей, т. е. за всем онтогенезом, включая и жизненные циклы, так как зачастую все этапы и периоды индивидуального развития протекают в своеобразной водной среде; в-четвертых, это возможность получения массового материала для исследовательских целей;

в-пятых, возможность использования не только широких сравнительных эколого-морфологических данных, но и их проверка в экспериментальных условиях в природе (разнообразные реконструированные водоемы) и лаборатории (политермостатные установки, аквариумы и бассейны с заданным запрограммированным режимом); и, в-шестых, это большое хозяйственное значение рыб.

Для решения основной и неотложной проблемы — выяснения всего многообразия отношений развивающегося организма со средой обитания, включая особенности прохождения репродуктивных и жизненных циклов у многих видов рыб, — нами проводились широкие сравнительные эколого-морфологические исследования (иногда сочетавшиеся с физиологическим анализом особей). Эти исследования включают следующие направления:

а) экологию размножения (гаметогенез, половая цикличность, ритм размножения особей, специфика нереста и т. д.) у видов рыб с разной биологией в каком-либо отдельном водоеме;

б) размножение и развитие особей в разнотипных популяциях в естественных водоемах в пределах всего ареала у ряда видов рыб. В этом плане наши исследования велись по программе МАБ (вид и его продуктивность в ареале);

в) размножение и развитие особей в разнообразных реконструированных водоемах (анализ данных эксперимента в природной обстановке);

г) размножение и развитие особей в различного рода экспериментах как в природной, так и в лабораторной обстановке;

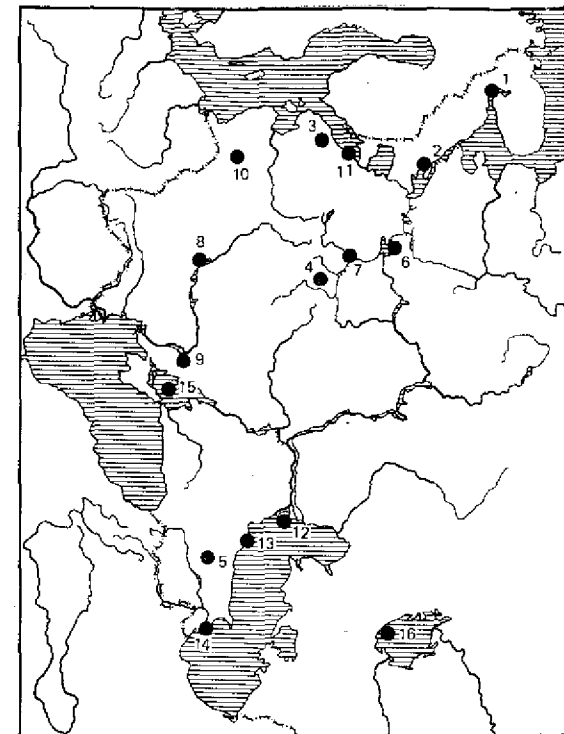
д) исследование близкородственных видов с разной экологией (ерш, бычок, лещ, сиг и т. д.), разных экологических форм в пределах вида (пелагический и прибрежный окунь, мало- и многотычинковый сиг, разные формы золотого карася и т. д.), анализ популяций одного и того же вида, обитающих в водоемах с разным гидрометеорологическим режимом;

е) параллельное изучение развития половых клеток (клеточный уровень), половых желез (органный уровень), организма в целом (организменный уровень) и адаптивные преобразования популяций (популяционный уровень) и порой экосистем в целом (биоценотический уровень).

Экологические наблюдения за размножением пресноводных видов рыб (карповые, окуневые, шуковые, осетровые, бычковые, сиговые, сельдевые и др. — всего более 30 видов рыб) и регулярные, зачастую круглогодичные сборы ихтиологического материала наряду с гистологическим исследованием развития половых клеток и гонад, начатые нами в 1951 г. на Рыбинском водохранилище, в дальнейшем были расширены (привлечены к работе студенты, аспиранты, сотрудники из других НИИ по договорам о сотрудничестве) и проведены на многих внутренних водоемах страны [в естественных границах ареала (озера, реки, внутренние моря) многих видов и в разнообразных реконструированных (водохранилища, водоемы — охладители энергетических объектов и т. п.)], расположенных во всех широтах европейской части СССР (рис.

РИС. 7. Водоемы разных широт, в которых проводились исследования экологии размножения рыб и осуществлялись сборы материала в течение 1951—1980 гг.

- Естественные водоемы:
 1 — Чунозеро, Охтозеро, Чингильс-явр,
 2 — Сямозеро,
 3 — Псковско-Чудской водоем,
 4 — оз. Глубокое,
 5 — оз. Эйзенам;
 12 — дельта Волги,
 13 — низовья Терека;
 14 — то же, Куры;
 15 — Азовское;
 16 — Аральское;
 Реконструированные водоемы:
 6 — Рыбинское,
 7 — Ивановское,
 8 — Днепровское,
 9 — Каховское,
 10 — Электрнай,
 11 — Колорская губа Финского залива



7), а также в Сибири (низовья р. Лены), в некоторых водоемах Средней Азии (Кайрак-Кумское водохранилище) и в Аральском море, а также в прибрежном шельфе Кубы. Работы в низовьях Лены велись в составе комплексной экспедиции МГУ и ИЭМЭЖ, исследования особенностей экологии воспроизводства тропических видов рыб были осуществлены по многолетней программе исследований изменчивости рыб шельфа Кубы между Институтом океанологии АН Кубы и ИЭМЭЖ АН СССР.

Вначале исследования проводились в водоемах, в которых были довольно хорошо изучены различные стороны биологии отдельных видов рыб (рост, питание, сезонные миграции и т. д.). В этих водоемах мы проводили, имея определенный экологический фон, уже детальные исследования по выяснению различных сторон экологии размножения рыб (гаметогенез, скорость полового созревания и длительность функционирования репродуктивной системы, особенности прохождения полового цикла и ритма размножения, специфика нереста и развитие особей и т. д.). В несколько схематизированном виде исследования в каждом водоеме проводились так:

- а) выяснялись места нереста различных видов рыб;
 б) определялись сроки размножения видов рыб в водоеме; уточнялось время и количество выметанных порций икры у рыб с пор-

ционным нерестом по нахождению ее на нерестовом субстрате (естественном или искусственном), а также по наличию самок с текущей икрой или по гистологическим срезам яичников, в которых присутствуют после нереста опустевшие фолликулы в различных фазах резорбции. Для видов рыб с многопорционным икрометанием ставились экспериментальные работы — разного рода садки и искусственные водоемчики, в которых можно было выяснить ритм размножения особей того или иного вида рыб;

в) детально исследовались условия размножения и прохождения различных звеньев репродуктивного процесса (субстрат, где отложена икра, температура воды в начале, середине и конце нереста, особенности гидрологического режима и т. д.);

г) проводился полный биологический анализ рыб в течение года, собирался для изучения особенностей развития половых клеток и гонад материал для макро- и микроскопии, и в том числе для анализа морфологического строения особей;

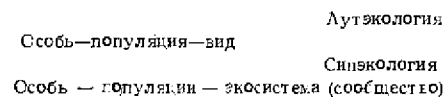
д) всегда вначале проводился массовый биологический анализ тех или иных видов рыб в течение всей жизни особей и в разные периоды их жизненного цикла, и только затем исследования концентрировались на «узловых» моментах в экологии размножения и развития особей того или иного вида рыб;

е) выводы об особенностях экологии нереста развития половых клеток и гонад, прохождения половых циклов и ритма размножения, о половой и возрастной структуре и о скорости воспроизводства популяций делались, как правило, на основании двух-, трех-летних экспедиционных работ в каждом из выбранных нами водоемов;

ж) как правило, выяснялась норма реакции и степень действия различных экологических факторов на прохождение различных звеньев репродуктивного процесса и развития в течение всей жизни особей. Определялся комплекс факторов среды, необходимый для прохождения данного процесса, а также ведущий или ведущие экологические факторы, без наличия которых не осуществляется данный процесс, и в том числе различные звенья репродукции.

Таким образом, выяснялось наличие всех имеющихся, а также скрытых (потенциальных) возможностей в прохождении различных звеньев репродуктивного процесса у видов рыб с разной экологией, для определения путей их адаптации к новым условиям существования в связи со все усиливающимся и необратимым действием разнообразных антропогенных факторов на характер воспроизводства многих видов рыб. Как показывают наши исследования, знание закономерностей развития и функционирования репродуктивной системы необходимо не только для искусственного разведения ценных видов рыб, но и является надежным критерием при анализе допустимой степени действия различных экологических факторов (естественных и антропогенных) на воспроизводство и развитие особей, т. е. одним из биологических показателей экологического мониторинга.

В течение последнего времени стала интенсивно развиваться экология животных, и в том числе рыб. При этом пока в большей степени изучается экология видов — аутэкология — и в меньшей степени исследуется экология природных комплексов организмов (экосистем, биогеоценозов) — синэкология. Однако как в первом случае (аутэкологические исследования) при выяснении особенностей экологии отдельных видов необходимо хорошо знать реакцию особей и приспособления их к условиям среды, т. е. выяснять широту взаимоотношений особей со средой в различных популяциях у вида в целом, так и во втором случае (синэкологические исследования) при анализе степени устойчивости экосистем-сообществ необходимым и основным звеном является изучение особей в разнообразных популяциях. Все это можно изобразить в следующем виде:



При этом введение в аутэкологию или синэкологию анализа особенностей развития особей в разнообразных популяциях — это конкретизация многообразия существования особей как в ареале у вида в целом, так и в том или ином сообществе (экосистеме).

Анализируя особенности онтогенеза по линии особь — популяция — вид, мы выясняем экологические и эволюционные изменения на уровне организма, а по линии особь — популяция — экосистема мы изучаем эволюционные преобразования сообществ.

Таким образом, эколого-морфологические исследования экологии и эволюции онтогенеза особей у различных видов рыб лежат в основе как синэкологических, так и аутэкологических работ.

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СОЗРЕВАНИЯ РЫБ

Сравнительные эколого-морфологические исследования различных популяций у леща, красноперки, сазана, ерша, плотвы и других видов разных экологических форм (пелагический и прибрежный окунь, быстро- и медленнорастущая вобла, лещ, щука, разные формы золотого караса и форели, мало- и многотычинковый сиг), проведенные нами в водоемах разных широт, говорят о том, что половая зрелость у особей различных популяций и экологических форм одного и того же вида рыб наступает при разном возрасте, длине, весе и экстерьере особей.

Несмотря на большое внимание, которое уделяется в ихтиологических исследованиях анализу закономерностей роста [Васнецов, 1934, 1947, 1950; Замаханов, 1959; 1964; Чугунова, 1959; и др.] и времени наступления половой зрелости у рыб [Северцов С., 1941; Лукин, 1949; Монастырский, 1949, 1952; Наумов, 1955; Никольский, 1965; Спановская и др., 1963], взаимосвязь (взаимозависимость) этих процессов еще недостаточно проанализирована. В работах ихтиологического профиля анализируется в основном прямая корреляция между темпом роста и скоростью наступления половой зрелости, свойственная отдельно взятым популяциям при условиях существования, не выходящих за рамки среднесезонных колебаний [Дементьева, 1947; 1952; Чугунова, 1951; Монастырский, 1952; Земская, 1958; Лапин, Юровицкий, 1959; Никольский, 1965; Alm, 1959; и др.].

Совершенно очевидно, что изучение закономерностей наступления половой зрелости у рыб как представителей низших позвоночных имеет большое теоретическое и практическое значение (проблема темпов индивидуального развития, вопросы системогенеза, этапность развития, динамика численности популяций и т. д.). Скорость развития репродуктивной системы у рыб тесно связана с условиями существования особей, а разная скорость наступления половой зрелости влияет на возрастную и половую структуру нерестовых популяций и тем самым отражается на скорости их воспроизводства, на стабильности и ценности промысловых уловов. Особенно четко видны изменения в экологии размножения рыб, и в том числе в их росте и темпе полового созревания, а также в соотношении численности ценных и малоценных видов в промысловых уловах в результате реконструкции большинства внутренних водоемов и других форм хозяйственной деятельности человека. В последние годы в связи с анализом влияния разнообразных факторов среды, и в том числе антропогенных, на биологию рыб, и в частности

на различные звенья репродуктивного процесса, появились некоторые разногласия в характеристике отдельных этапов развития, особенно в толковании этапа половозрелости и выделения нерестового этапа [Дрягин, 1949, 1952; Еремеева, Смирнов, 1965; Смирнов, 1965; Чепракова, 1965, 1970]. К сожалению, разные понятия вкладываются и в термин «половая зрелость» [Васнецов, 1953а, б; Дрягин, 1949а, б, 1952а, б; Еремеева, Смирнов, 1965; Никольский, 1965; Чепракова, 1965, 1970].

Мы считаем, что половая зрелость у рыб наступает с момента первого размножения особей и оканчивается прекращением функционирования половых желез в период старости. Как правило, половая зрелость у большинства видов рыб наступает во время преобладания весового прироста над линейным при достижении особями определенного уровня обмена веществ, способного обеспечивать питательными веществами.

Мы считаем, что процесс развития и выметывания половых клеток, богатых Многолетние исследования М. И. Шатуновского [1979, 1980а, б] в области экологической онтофизиологии и экологической популяционной физиологии позволили ему уже с позиции физиолога выделить даже в самостоятельный период период достижения половой зрелости. «В период достижения половой зрелости в систему общего обмена, — отмечает М. И. Шатуновский, — включается генеративный обмен. С этого времени в организме в первую очередь обеспечиваются оптимальные метаболические условия для роста и развития гамет. Основываясь на значении происходящих в это время изменений обмена веществ для хода индивидуального развития, мы и выделили отдельный период — достижения половой зрелости» [1978, с. 15].

Впервые выделенный период достижения половой зрелости характеризуется включением в систему общего обмена генеративного обмена, снижением эффективности соматического роста, усилением накопления липидов, а в их составе структурных фракций — фосфолипидов и холестерина [Шатуновский, 1978, с. 44].

По теории этапности развития рыб, разработанной В. В. Васнецовым [1947, 1953а, б], принято считать наступление половой зрелости у рыб началом нового этапа — этапом половой зрелости в развитии особей. Следует сразу же подчеркнуть, что теория этапности понимается нами как теория индивидуального развития организмов, этапы и периоды которого необратимы и последовательно сменяют друг друга в течение всего онтогенеза — от начала развития и до смерти особи. Каждый из этапов характеризуется определенными эколого-морфофизиологическими признаками развития всего организма. У каждого вида последовательность и длительность отдельных этапов и периодов находятся в известной корреляции друг с другом, создавая целостный жизненный цикл. Однако, как показали наши исследования [Кошелев, 1961б, 1963а, б, 1965а, 1968, 1970, 1973, 1977а, 1978, 1979, 1981], половая железа начинает функционировать как репродуктивная система, т. е. происходит овуляция и спермация созревших половых клеток в различные пе-

риоды и этапы индивидуального развития. В связи с перемещением времени первого нереста (сроков наступления половой зрелости) наблюдаются изменения не только в продолжительности отдельных периодов индивидуального развития (ювенального, взрослого организма, старости), но и в соотношении скоростей развития всего организма и отдельных органов, и в частности половой железы. Поэтому зачастую мы не обнаруживаем прямых связей между весовым и линейным ростом, возрастом особей и скоростью развития воспроизводительной системы у видов в различных участках ареала, в различных условиях существования популяций.

Отметим, что многие вопросы, посвященные анализу связей между скоростью развития всего организма в целом, его весовым и линейным ростом и темпом развития половых желез, а также скоростью наступления половой зрелости, всесторонне изучены у сельскохозяйственных животных [Борисенко, 1967]. В данном случае исследователи хорошо знали родословную получаемого потомства, анализировали все условия его развития, имели многолетние данные об экстерьере разводимых животных и т. д. В ихтиологических же исследованиях приходится иметь дело со многими неизвестными факторами среды, влияющими на индивидуальное развитие, делать выводы на основании анализа развития не конкретной особи, а многих особей, на основании массового и весьма разнородного материала. Поэтому в ихтиологической литературе трактовка многих из разбираемых в данной главе вопросов носит иногда весьма субъективный характер. Так, например, некоторые исследователи считают половозрелыми рыб еще ни разу не размножавшихся, у которых половые железы находятся в начальных стадиях зрелости гонад (II и II—III) [Дрягин, 1949, 1952; Чепракова, 1965, 1970; и др.]. Другие развивают мысль о вариабельности времени (возраста) наступления половой зрелости у рыб, утверждая при этом, что после наступления половой зрелости ритм функционирования половой железы неизменен [Лукин, 1949]. Третий нерестовый период возводят в ранг этапа в течение индивидуального развития особей [Еремеева, Смирнов, 1965]. Многие исследователи, выявляя тесную связь темпа полового созревания особей в популяциях с обеспеченностью пищей, обращают внимание на наиболее простые, в основном положительные корреляции между этими явлениями (меньше — меньше, больше — больше) [Земская, 1958; Лапин, Юровицкий, 1959; Никольский, 1965; и др.]. Однако, как показывают наблюдения [Чернышев, 1947; Кузьмин, 1957а, б, 1967; Строганов, 1962; Еремеева, Смирнов, 1965; Кошелев, 1971а, 1978], во многих случаях для развития организма в целом и для развития половых желез требуются различные условия. В некоторых случаях благоприятные условия для развития организма, и в частности для его весового и линейного роста, являются неблагоприятными для развития половых желез, и наоборот.

В настоящей главе в результате анализа многочисленных данных, полученных нами и другими исследователями, мы попытались

проанализировать взаимосвязи между ростом особей в течение онтогенеза, изменениями линейных и весовых показателей и скоростью развития половых желез. При этом постараемся показать и причинно-следственные связи, так как всем очевидно, что корреляционная связь не есть синоним причинно-следственной связи. В течение последнего времени намечаются тесные связи между характером и уровнем обмена веществ со скоростью наступления половой зрелости у рыб [Шульман, 1959, 1969; Шатуновский, Белянина, 1967; Шульман и др., 1970; Шатуновский, 1979, 1980а, б; и др.]. Экологическая обусловленность анализируемых процессов имеет видоспецифичный характер, а разная скорость наступления половой зрелости особей расширяет приспособительные возможности вида и изменяет скорость воспроизводства популяций.

СМЕЩЕНИЕ СРОКОВ НАСТУПЛЕНИЯ ПОЛОВОЙ ЗРЕЛОСТИ У РЫБ ПО ОТНОШЕНИЮ К ВОЗРАСТУ, РАЗМЕРУ И ВЕСУ ОСОБЕЙ В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ СУЩЕСТВОВАНИЯ

На основании детального изучения закономерностей роста рыб В. В. Васнецовым [1934, 1947, 1950, 1953а, б] показано приспособительное значение роста и его особенности в течение всей жизни особей в связи с различными условиями существования. В. В. Васнецов попытался связать время наступления половой зрелости с достижением рыбами определенной длины и этапностью развития. Он выделяет три периода в индивидуальном развитии: первый — до половой зрелости, второй — от наступления половой зрелости до старости и третий — период старости. «При резких изменениях условий среды, — отмечает В. В. Васнецов, — границы этапов, видимо, смещаются, но еще скорее, по-видимому, происходит перемещение момента наступления половой зрелости с одного этапа на другой» [1953б, с. 221].

Делая справедливые выводы о возможности изменения скорости наступления половой зрелости и отмечая большую изменчивость характеристики роста у карповых рыб до наступления половой зрелости и относительное постоянство характеристики роста у отдельных видов рыб в период после наступления половой зрелости, автор, на наш взгляд, не совсем правильно пытается доказать, что половая зрелость наступает у отдельных видов рыб при строго определенных размерах. По мнению Васнецова [1953б, с. 220], «...время наступления половой зрелости, продолжительность жизни и скорость роста зависят не от независимых самостоятельных физиологических закономерностей, а от определенной формы защиты от врагов — определенной формы видовой адаптации». Введение в формулировку «независимых самостоятельных физиологических закономерностей», которые не могут существовать в природе отдельно, в отрыве от особенностей биологии вида и среды его обитания, только запутывает и искажает идею о приспособительных изменениях особей и популяций в пределах вида. Последовательность адаптивных изменений может быть представ-

лена в следующем схематизированном виде: сначала происходят изменения в физиологии (поведение, уровень и характер обмена веществ и т. д.), а затем наблюдаются уже и морфологические изменения (скорость развития всего организма и отдельных органов, экстерьер и т. д.). Поэтому только с учетом особенностей обмена веществ, характера и уровня метаболизма это положение Васнецова будет правильно и полно отражать тесную связь индивидуального развития организма с условиями существования особей и процесс эволюции всего онтогенеза.

В этом плане нам представляется весьма перспективной экологическая онтофизиология, позволяющая выявить особенности и кинетику обменных процессов в течение всего онтогенеза с условиями существования развивающегося организма [Шатуновский, 1979, 1980а, б].

Продолжая разрабатывать теорию этапности Васнецова, его последователи справедливо отмечали, что «...одна из важных задач, разрешение которой должно служить развитию теории этапности, — это решение вопроса о перемещении с этапа на этап полового созревания» [Еремеева, Смирнов, 1965]. Иллюстрацией этого верного положения послужат многочисленные примеры, связанные с различного рода отклонениями в процессе онтогенеза (почти от неотении до «инфантильных» великовозрастных особей), подробный разбор которых будет сделан несколько ниже.

Как отмечают Е. Ф. Еремеева и А. И. Смирнов [1965, с. 135], «...в особенно неблагоприятных условиях существования половая зрелость в развитии рыбы наступает раньше, на более раннем этапе; в иных, казалось бы, аналогичных условиях она задерживается. Благоприятные условия развития иногда также ускоряют половое созревание». В настоящее время для развития теории этапности и дальнейшей ее разработки все большее значение получает морфофизиологический анализ этапов развития рыб разных экологических групп [Дислер и др., 1965].

Анализ приспособительного значения роста рыб и выявление связей между темпом роста и скоростью наступления половой зрелости, начатые В. В. Васнецовым, были продолжены при выяснении закономерностей динамики численности рыб в связи с различной обеспеченностью пищей. Ю. Е. Лапин и Ю. Г. Юровицкий [1959] в своей обобщающей работе по выяснению внутривидовых закономерностей созревания и динамики плодовитости у рыб основное внимание уделяют динамике численности рыб и объяснению саморегуляционного процесса, которые базируются на двух главных положениях:

1) численность стада находится в относительном соответствии с кормовыми ресурсами водоема;

2) половое созревание у рыб связано не с возрастом, а в большей степени с размерами и массой рыбы (с темпом линейного и весового роста).

В отличие от предыдущих исследователей авторы данной работы уже отмечают, что «прямая зависимость созревания от воз-

раста характерна только для популяций, а не для вида в целом» [Лапин, Юровицкий, 1959, с. 341].

Поскольку наступление половой зрелости у рыб происходит в пределах конкретного этапа, то, по мнению этих авторов, его нельзя связывать с определенными размерами, которым В. В. Васнецов придавал значение видового показателя. Ю. А. Лапин и Ю. Г. Юровицкий [1959] подчеркнули четыре основные формы связей между темпом роста и скоростью полового созревания: 1) быстрый рост и ускоренное созревание, 2) медленный рост и замедленное созревание, 3) быстрый рост и замедленное созревание, 4) медленный рост и ускоренное созревание. Однако они не пошли в своих исследованиях дальше констатации лишь прямой зависимости линейного роста и созревания от обеспеченности пищей отдельных популяций (разбор идет в основном положительной корреляции в пунктах 1 и 2). Тем не менее они не могли все же обойти молчанием, что уменьшение кормности водоема до некоторых пределов вызывает уменьшение ихтиомассы популяции в ее прежнем качественном состоянии. «Снижение кормности ниже некоторого предела вызывает уже качественное изменение особей: они мельчают, созревание у них идет уже в другом соотношении с ростом» [Лапин, Юровицкий, 1959, с. 146]. Об этом же, в частности, говорят появившиеся в последнее время многочисленные данные о возникновении и особенностях биологии карликовых форм у различных видов: плотвы, леща, карася, форели, семги и многих других. Изучение различных экологических форм, обитающих иногда даже в одном и том же водоеме, показывает, что при низком темпе роста у карликовых форм наблюдается, однако, раннее наступление половой зрелости. Самки медленно растущих форм характеризуются высокой относительной плодовитостью и высокой воспроизводительной способностью по сравнению с особями со средним темпом роста в данных популяциях [Алиев, 1953; Беккер, 1959; Спановская и др., 1963; Соколов, 1965, 1966; Шихшабеков, 1969; и др.]. Многочисленные данные о наступлении половой зрелости у одного и того же вида рыб в различных водоемах убедительно говорят, что начало активной деятельности половых желез (начало размножения) может происходить при самой различной длине и в разном возрасте. Например, половозрелость у самок леща в водоемах разных широт наблюдается в возрасте от 2—3 до 9—10 лет и при разной длине особей — от 5,5 до 31,3 см. В южных водоемах половая зрелость у леща отмечена в возрасте 2—3 лет при длине тела 5,5 см [Алиев, 1953]; в Аральском море — в возрасте 3—4 лет при длине тела 20,2—24,6 см [Никольский, 1940; Морозова, 1952; и т. д.]; в северных водоемах, например в озерах Карелии (Сямозеро), в возрасте 8—9 лет при длине тела 29,5—31,3 см. В связи с различным возрастом наступления половой зрелости меняется структура нерестовой части популяции, изменяется продолжительность жизни особей, а это существенно влияет на скорость воспроизводства отдельных популяций.

Изменение времени наступления половой зрелости, длительности периода взрослого организма и начала периода старости одновременно с размерами достигших сроков первого нереста самок и самцов леща в различных водоемах представлены в табл. 3.

Среди рыб встречаются виды с различной скоростью созревания половых желез — это быстросозревающие со средней скоростью наступления половой зрелости и поздносозревающие. Встречаются виды, половая зрелость у которых наступает очень рано — в годовалом или двухгодовалом возрасте (многие виды южных водоемов и, как правило, короткоцикловые виды средних широт), виды со средними (по отношению к возрасту всей нерестовой части популяции, достигающей 10—15 лет) сроками наступления половой зрелости в 3—6-летнем возрасте, наблюдаемыми у большинства костистых рыб. И наконец, половая зрелость может наступать при довольно значительном возрасте особей — 15—20 лет, например у ряда представителей семейства осетровых. Однако даже и среди осетровых рыб имеются виды с относительно ранними (стерлядь) и виды с довольно поздними сроками достижения половой зрелости (белуга).

Как показали наши наблюдения за скоростью наступления половой зрелости у некоторых видов рыб в разных участках ареала, а также произведенный нами анализ роста (линейного и весового) рыб с ранним, средним и поздним возрастом наступления половой зрелости, намечаются некоторые корреляции между темпом линейного и весового приростов особей и началом их размножения. В качестве примера приведем расчеты биологических показателей линейного и весового роста, произведенные нами по методу, предло-

Таблица 3

Время наступления половой зрелости и продолжительность жизни леща в водоемах различных широт

Водоем	Наступление половой зрелости		Наступление периода старости, годы	Автор
	Длина, см	возраст, годы		
Озера Узоя	5,5	2+	5—6*	Алиев [1953]
Аральское море	20,2—24,6	3—4	10 ♀, 8 ♂	Никольский [1940]; Морозова [1952]
Северный Каспий	23—28	3—4	12 ♀, 8 ♂	Заяская [1954]; Терещенко [1917]
Нижняя Волга	27,0—32,2	5—7	—	Яковлева [1950]
Рыбинское водохранилище	28,6—31,3	8—9	—	Захарова [1955]; Остроумов [1955]
	31,3—33,6	массовое 10—11	—	
Сямозеро	29,5—31,3	8—9	>26*	Потапова [1956, 1962]
Выгозеро	—	—	23—25	Тот же

* Предельный возраст самок леща.

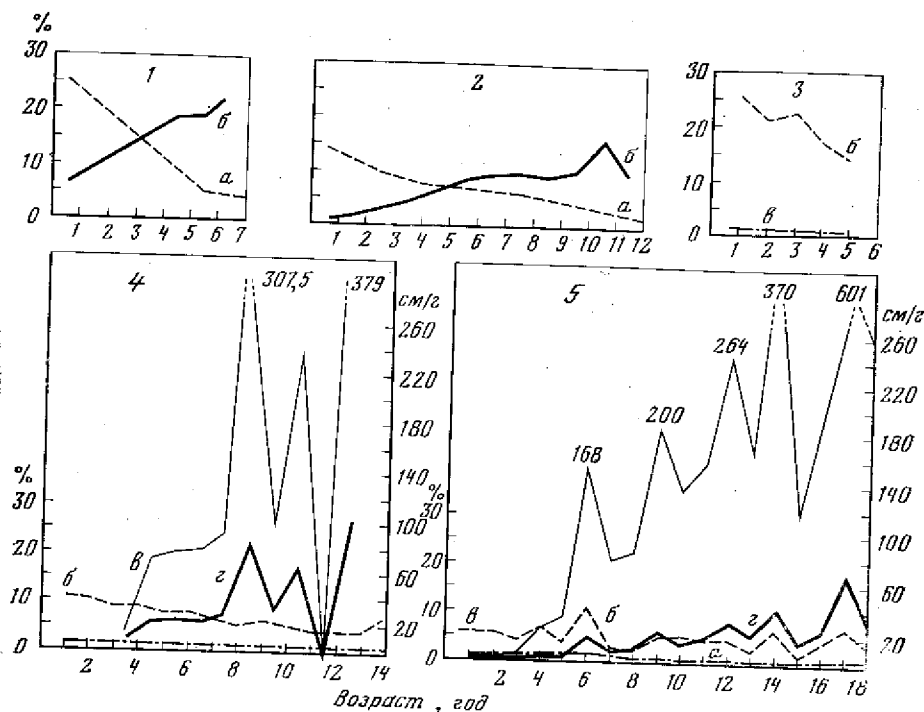


РИС. 8. Некоторые биологические показатели роста леща в различных водоемах 1 — Аральское море; 2 — оз. Ильмень [Бердичевский, 1962]; 3 — оз. Узоя [Алиев, 1953]; 4 — Рыбинское водхр. [Остроумов, 1955]; 5 — Сямозеро [Потапова, 1962]; а — прирост длины (в %); б — прирост веса (в %); в — абсолютный прирост длины (в см); г — то же, веса (в г)

женному Л. С. Бердичевским [1963, 1964], у леща, обитающего в водоемах южных, умеренных и северных широт, а также у близких экологических форм одного и того же вида с разным спектром питания (сиги). В большинстве случаев в период достижения сроков первого нереста мы наблюдаем относительно низкие показатели прироста веса по сравнению с длиной рыбы. По мере развития особей происходит снижение темпа роста рыбы в длину, что видно при анализе изменений абсолютных и относительных показателей прироста длины рыбы по сравнению с динамикой изменения ее веса. Абсолютный и относительный вес особей с возрастом постепенно увеличивается, и в момент, когда весовой прирост, выраженный в процентах, преобладает над линейным относительным приростом рыбы, как правило, начинает функционировать воспроизводительная система у рыб.

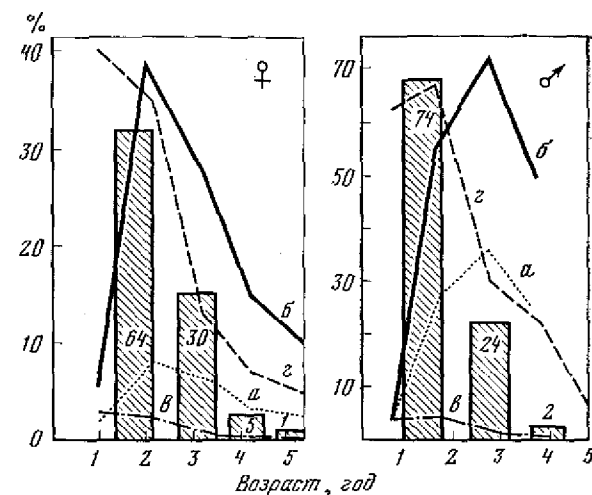
Для большей наглядности данного заключения остановимся подробнее на анализе некоторых биологических показателей роста леща в водоемах различных широт в связи со скоростью наступления половой зрелости у особей, которые представлены на рис. 8.

При сравнении приведенных данных видно (рис. 8, 1—3), что в различных водоемах у леща наблюдается разная интенсивность весового прироста и снижения скорости прироста рыбы в длину, в результате чего происходит изменение времени (возраста), когда у особей весовой прирост начинает преобладать над линейным. В южных водоемах продолжительность этого периода крайне мала. При значительном линейном приросте рыбы за первый год в дальнейшем происходит быстрое падение прироста длины тела по сравнению с интенсивным увеличением ее массы (веса). Быстрое падение линейного прироста особей с довольно ранним и быстрым увеличением их веса связано со скороспелостью, с ранним достижением особями данной популяции сроков первого нереста (рис. 8, 1 и 3). Медленное снижение прироста рыбы в длину с постепенным и незначительным увеличением относительного прироста веса рыбы связано с поздними сроками наступления половой зрелости, которая происходит у леща в оз. Ильмень в возрасте 6—7 лет, а в Сямозере — на 8—9-м году. На северной границе ареала леща (Сямозеро и другие озера Карелии), несмотря на довольно высокие показатели абсолютного прироста веса рыбы, относительный прирост как длины, так и веса сравнительно мал, а преобладание весового прироста над линейным у леща наблюдается очень поздно — в 8—9 лет. В это же время отмечен и первый нерест, т. е. наступает половая зрелость у особей леща в данной популяции [Кошелев, 1971а, б, 1978].

Аналогичный анализ некоторых биологических показателей роста у рыб с ранними сроками наступления половой зрелости, но с разновременным созреванием самцов и самок показывает, что раннее наступление половой зрелости у самок связано с быстрым темпом прироста длины в первые годы жизни и резким снижением его после наступления половой зрелости, весовой же прирост особей довольно скоро начинает преобладать над линейным, что согласуется со временем наступления сроков первого размножения. При сравнении биологических показателей роста самок и самцов бычка-кругляка в Азовском море и процентного соотношения возрастных групп в промысловых уловах — расчеты сделаны по данным В. А. Костюченко [1961] (рис. 9) — видно, что, несмотря на более высокий темп роста самцов, половая зрелость у них наступает на 1 год позже, чем у самок. Следует подчеркнуть, что при разном возрасте наступления половой зрелости у самок (в данном случае в возрасте двух лет) и у самцов (на 1 год позднее) они отличаются друг от друга и по размерам, и по темпу весового прироста, и по скорости снижения линейного прироста особей разного пола (рис. 9). Отмечены особенности в росте и возрасте наступления половой зрелости у самок и самцов и неодновременный подход к местам размножения одновозрастных особей обоих полов, где производится интенсивный промысел бычка-кругляка. В связи с этим наблюдаются и существенные различия по значимости отдельных возрастных групп в уловах: отцеживающие орудия лова на местах размножения бычка-кругляка изымают из стада 74%

РИС. 9. Некоторые биологические показатели роста самок и самцов бычка-кругляка в Азовском море и соотношение (в %) разных возрастных групп в промысловых уловах [Костюченко, 1961]

а — абсолютный прирост веса (в г);
б — прирост веса (в %);
в — абсолютный прирост длины (в см);
г — прирост длины (в %)



быстрорастущих самцов и около 64% самок 2-летнего возраста, что значительно снижает интенсивность воспроизводства бычка-кругляка, так как основную роль в охране подрастающего потомства несут самцы, не говоря уже о пагубном действии самих орудий лова (механические драги) на нерестилищах этого вида.

Проанализируем теперь данные по особенностям роста и скорости полового созревания у различных экологических форм одного

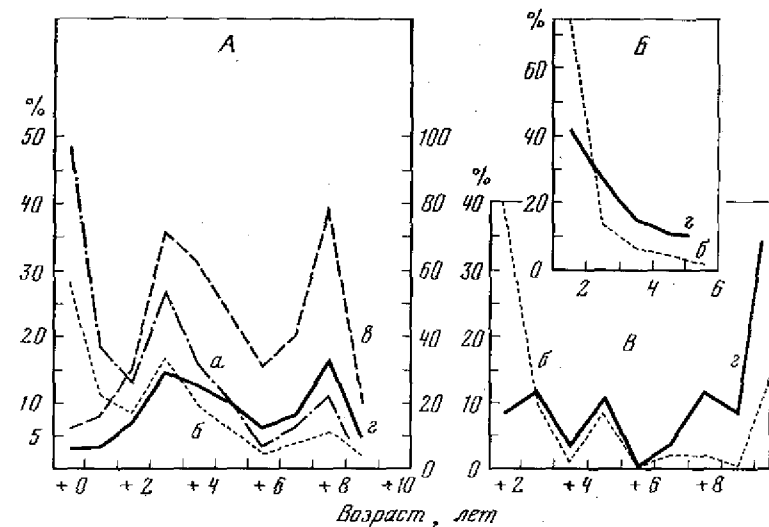


РИС. 10. Некоторые биологические показатели роста малотычиновых сигов-бенитофагов в Чуозере (А) и Чингильс-яре (Б) и многотычиновой формы сига-планктофага (В) в Чингильс-яре (цифровые данные Решетникова [1966])

а — абсолютный прирост длины (в см); б — прирост длины (в %); в — абсолютный прирост веса (в г); г — прирост веса (в %)

и того же вида, обитающих иногда в одном и том же водоеме (рис. 10, Б). По данным Ю. С. Решетникова [1964], сиг в водоемах Лапландского заповедника представлен двумя формами — малотычинковой, которая является в большей степени бентофагом, и планктоноядной — многотычинковой. Малотычинковый сиг созревает поздно, в возрасте 6—7 лет, многотычинковый сиг — раньше, в возрасте 3—5 лет. Произведенный нами анализ биологических показателей роста этих двух экологических форм, который был осуществлен по цифровым данным Ю. С. Решетникова [1966], убедительно говорит о совершенно различных скоростях весового и линейного роста особей этих двух форм и связывается нами с различиями в их темпе полового созревания. У малотычинкового сига эти биологические показатели роста приближаются к тому, что обнаружено у многих других видов рыб: медленное падение прироста длины происходит одновременно с постепенным и плавным увеличением весового прироста, величина которого начинает преобладать над длиной в возрасте около 6 лет. Приблизительно в это же время наступает половая зрелость у этой формы сига (рис. 10, А — Чунозеро и оз. Чингльс-явр—10, Б). У многотычинковой формы сига эти показатели роста отличаются своими большими абсолютными величинами в первые годы жизни и довольно быстрым их снижением в последующие годы. Половая зрелость у этой формы наступает рано, а продолжительность жизни особей значительно короче, чем у сига-бентофага. По-видимому, эти особенности в скорости наступления половой зрелости и прироста особей в длине и в массе тесно связаны со спецификой обменных процессов (в соотношениях формы обмена — пластический, генеративный и энергетический), обусловленных особенностями питания, аналогичными тем, которые были обнаружены в онтогенезе у типичных бентофагов и планктофагов М. И. Шатуновским [1979, 1980а, б].

Проведенный нами анализ данных по специфике роста рыб убедительно говорит о том, что во многих случаях скорость полового созревания не имеет прямой зависимости ни с конкретным возрастом самок, ни с определенной длиной, ни с весом особей. Однако, по-видимому, для отдельных и конкретных популяций при относительно стабильной кормовой базе и других условиях существования, не выходящих за рамки адаптивных возможностей данной популяции, может быть обнаружена прямая зависимость между темпом роста (весовым и линейным) и временем первого икрометания. Только в относительно стабильных условиях среды для особей данной популяции условия развития могут оказаться благоприятными для весового и линейного роста, а также для развития воспроизводительной системы. О подобного рода прямой зависимости скорости полового созревания и темпа роста особей убедительно говорят исследования Т. Ф. Дементьевой [1947, 1952], Н. И. Чугуновой [1951], М. А. Летичевского [1954], К. А. Земской [1958], Альма [Alm, 1959] и некоторых других.

Многочисленные данные о возрастной и половой структурах

популяций, например у судака и многих других видов рыб, свидетельствуют о том, что половая зрелость у них наступает при определенном возрасте самок от... до..., однако в связи с различными условиями существования в разных водоемах или в отдельные годы изменяется тип созревания отдельных возрастных групп — в своей массе особи созревают быстрее, чем самки тех же возрастных групп в других условиях существования. В наиболее простом и схематизированном виде эта прямая связь скорости полового созревания отдельных поколений в популяции может быть представлена в следующем виде: поколение лучше растет, условия для развития особей и для созревания половых желез благоприятные — особи в основной своей массе созревают раньше по сравнению с поколением, условия для развития и созревания которых ухудшались (рис. 11). В данном случае изменения в скорости наступления половой зрелости особей не выходят за пределы определенных возрастных групп (созревают особи в пределах от... до..., которые характерны для данной популяции какого-либо вида рыб).

При анализе одновозрастных групп иногда бросается в глаза, что, например, размеры годовика уральского леща варьируют от 40 до 120 мм [Маркун, 1927]; отдельные экземпляры воibly отличаются по весу более чем в 10 раз [Терещенко, 1913]. Вопрос о неодновременности полового созревания хорошо был разобран в свое время А. В. Лукиным [1949], показавшим на примере пресноводных видов рыб Средней Волги, что возраст, при котором наблюдается первое икрометание, у разных видов рыб в конкретных условиях существования имеет определенный диапазон вариабельности. Как мы попытались показать несколько выше, при незначительно меняющихся условиях существования не изменяется и определенная амплитуда в возрасте полового созревания особей в данной популяции.

Однако это наиболее простые и положительные корреляции между условиями существования особей и скоростью их полового созревания, не выходящие за рамки конкретного диапазона во времени (возрасте) наступления половой зрелости у особей данной популяции. У разнотипных популяций в пределах вида в целом наблюдаются более сложные взаимосвязи между темпом роста (весовым и линейным) и скоростью наступления половой зрелости у самок и самок.

Суммируя многочисленные фактические данные о формах связи между темпом роста и возрастом наступления половой зрелости у особей отдельных популяций в пределах вида, а также у особей разного пола, мы для наглядности изобразили встречающиеся в природе соотношения между темпом роста особей и скоростью достижения сроков первого икрометания на рис. 12. Анализируя приведенные на рисунке данные, можно заметить, что только в некоторых случаях наблюдается прямая зависимость между темпом роста рыбы и скоростью наступления половой зрелости (рис. 12, 1 и 2). Если темп роста увеличивается (рис. 12, 1), то наблюдается довольно раннее созревание особей; если темп роста снижает-

ся, то происходит более позднее наступление половой зрелости у рыб (рис. 12, 2). Однако в ряде случаев наблюдается, несмотря на высокий темп роста особей, позднее созревание самцов и самок (рис. 12, 3), а при низком темпе роста самок и самцов, наоборот, происходит у них более раннее наступление половой зрелости (рис. 12, 4). Различный темп роста, связанный с разной скоростью наступления половой зрелости, можно обнаружить также у самцов и самок различных видов рыб. В большинстве случаев темп роста самок и самцов одинаков и наступление половой зрелости наблюдается у них в одном возрасте (рис. 12, 1). В некоторых случаях темп роста самок и самцов может быть различным (внизу рис. 12, 2 и 3). Иногда может наблюдаться относительно высокий темп ро-

РИС. 11. Изменение скорости наступления половой зрелости у отдельных поколений в годы с различными условиями существования или у особей в разнообразных популяциях

а — средняя скорость наступления половой зрелости; б — ускорение темпа полового созревания особей (основная масса особей созревает в возрасте 2—4 лет); в — замедление темпа полового созревания особей (основная масса особей созревает в возрасте 3—4 лет)

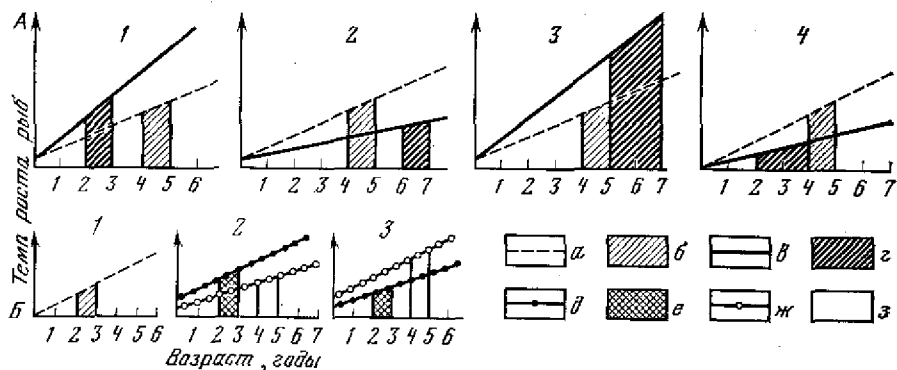
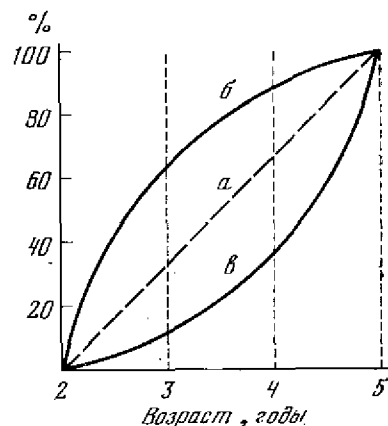


РИС. 12. Различные формы связей между темпом роста и скоростью наступления половой зрелости у видов рыб в разнообразных популяциях (А, 1—4), а также у самок и самцов некоторых видов рыб (Б, 1—3)

а — средний темп роста самок и самцов; б — средняя скорость наступления половой зрелости у них; в — изменения темпа роста самок и самцов, г — скорость полового созревания (1—2 — прямая зависимость, 3—4 — обратная зависимость); д — темп роста самцов (д) и самок (ж) и различный темп их полового созревания: е — самцы, з — самки

ста самок при раннем наступлении половой зрелости по сравнению с самцами, у которых может быть низкий темп роста и позднее созревание. В ряде случаев при высоком темпе роста самцов их половая зрелость наступает в более позднем возрасте, чем у самок, у которых, несмотря на низкий темп роста, происходит раннее наступление половой зрелости.

Подводя итоги всему изложенному, следует еще раз подчеркнуть, что прямые корреляции между темпом роста и возрастом наступления половой зрелости у рыб наблюдаются лишь в тех случаях, когда условия существования популяций относительно стабильны, не выходят за рамки многолетних колебаний условий среды, свойственных данному виду, и являются благоприятными как для развития всего организма, и в частности для линейного и весового роста особей, так и для определенного темпа развития воспроизводительной системы. В других экологических условиях, зачастую сильно отклоняющихся от типичных (например, под влиянием хозяйственной деятельности человека и изменения исторически сложившихся связей между организмом и средой у ряда пресноводных видов рыб), прямая связь между темпом роста и скоростью половозрелости может нарушаться. Тогда выступает на первый план в качестве одной из форм адаптации популяции обратная связь между этими процессами, например, когда особи созревают быстрее при низком темпе роста или хорошо растут, но не созревают. Подобного рода обратные связи отмечены у видов с различной экологией, в частности с различной экологией размножения, и являются своеобразными формами адаптации отдельных видов рыб к своеобразным условиям существования. При глубоких и необратимых изменениях условий существования, а также на границах распространения вида у разных экологических форм и при половом диморфизме наблюдается неодновременность в развитии отдельных органов, и в частности воспроизводительной системы, что, несомненно, связано с изменением их физиологии, и в первую очередь характера обмена веществ у самок и самцов, и является приспособлением особей разнотипных популяций и разных экологических форм к различным условиям существования. Однако эколого-физиологические исследования этих особенностей еще только начинают развиваться, а необходимость подобных работ очевидна.

Нам представляется, что во всех случаях, когда речь идет о связи между темпом роста и скоростью развития воспроизводительной системы у рыб, было бы целесообразно приводить данные об изменении весового роста рыбы, а не только линейного. Изменения веса рыбы являются более надежным показателем физиологического состояния особей и, как мы видели, наряду с другими показателями может служить критерием при определении той или иной скорости наступления половой зрелости у особей в популяциях (см. рис. 14).

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ООЦИТОВ У РЫБ
В ПЕРИОД НАСТУПЛЕНИЯ ПОЛОВОЙ ЗРЕЛОСТИ
(СРОКОВ ПЕРВОГО ИКРОМЕТАНИЯ)

В ихтиологической литературе накопилось много данных о разном времени наступления половой зрелости у рыб. Однако эти экологические наблюдения в недостаточной степени базировались на детальном анализе скорости развития половых клеток в ювенальный период онтогенеза. Работы В. А. Мейена [1944], О. Б. Чернышева [1947], А. Н. Кузьмина [1957а, б, 1967], М. Я. Широковой [1971] и некоторых других показали, что изменения в длительности прохождения стадий зрелости половых желез у самок в период достижения сроков первого нереста приходятся на начальные стадии развития гонад (I и II). Как показывают многочисленные данные, продолжительность неполовозрелого состояния особей — до наступления сроков первого нереста — не только весьма различна у разных видов рыб, но и подвержена значительным изменениям у одного и того же вида, обитающего в водоемах различных широт с разным гидрологическим режимом (природным и реконструированным). Как указывает П. А. Дрягин [1952а], можно заметить среди пресноводных костистых рыб скороспелые популяции и позднеспелые. По мнению Дрягина, есть все основания полагать, что в интересах рыбной промышленности длительность этого периода у рыб можно изменять. «Управление онтогенезом у рыб в рыбохозяйственных целях, очевидно, чаще всего будет заключаться в создании оптимальных условий для каждой фазы развития, а также в изменении ритма развития, ускорении или, наоборот, замедлении его, увеличении или, наоборот, сокращении длительности той или иной фазы, а отсюда и в изменении типа и характера всего жизненного цикла» [1952а, с. 5]. Поэтому изучение специфики прохождения стадий зрелости половых желез и особенностей развития ооцитов у рыб в период до наступления времени первого икрометания имеет большое теоретическое и практическое значение.

Как показали наши исследования [Кошелев, 1961б, 1963а, 1965а, 1966, 1968, 1971а, б, 1977а, б, 1978, 1981], у различных видов рыб в связи с изменением условий существования наблюдаются значительные изменения в длительности прохождения периода протоплазматического роста ооцитов. Эти фазы зрелости ооцитов характерны для II стадии зрелости половых желез. Именно в этот период развития половых клеток происходят существенные изменения в ядерно-цитоплазматических соотношениях в развивающемся ооците, которые предшествуют процессам следующего периода, связанного с накоплением значительного количества питательных веществ в яйцеклетках [Гербицкий, 1939; Садов, 1963; Николюкин, 1964; Равен, 1964; Персов, 1966а, б; Широкова, 1971; и др.].

Г. М. Персов [1962, 1965, 1968, 1975] в своих исследованиях, посвященных закладке и дифференцировке пола у лососевых рыб, а также вопросам периодизации раннего развития половых клеток

(до трофоплазматического роста ооцитов), отмечал, что к еще мало изученным процессам гаметогенеза следует отнести период протоплазматического роста ооцитов. Им убедительно было показано, что в процессе оо- и сперматогенеза имеются различные периоды, в течение которых могут происходить длительные задержки в развитии половых желез у самок и самцов. Задержки в развитии половых клеток у самок отмечались после анатомической дифференцировки гонад (завершение формирования яйценосных пластинок), ооциты в которых находились на различных фазах зрелости периода протоплазматического роста [Персов, 1962, 1966а, б, 1975]. В этот период у самок лососевых рыб, по мнению Г. М. Персова, возможны длительные задержки в развитии воспроизводительной системы, которые приходятся на период превителлогенеза вплоть до начала трофоплазматического роста ооцитов. У самцов лососевых рыб эти задержки могут произойти в тот период развития гонад, который характеризуется увеличением числа половых клеток в семеннике и продолжающейся анатомической дифференцировкой (формирование ампул) до цитологической дифференцировки семенника.

В четком виде эти задержки в развитии половых желез, связанные с определенным состоянием развивающихся половых клеток у самок и самцов лососевых рыб и обусловленные различными условиями существования, можно видеть из приведенной схемы (см. с. 58). Узловые моменты, в период которых наблюдаются существенные изменения в длительности развития гонад и половых клеток, что тесно связано с сокращением или увеличением скорости наступления половой зрелости, помечены на схеме прерывистой линией. Из анализа приведенной схемы следует, что у самок лососевых рыб изменения в скорости наступления половой зрелости связаны с изменениями сроков наступления периода трофоплазматического роста ооцитов, т. е. периода, как это следует из литературных и наших данных, требующего больших энергетических затрат со стороны материнского организма.

Сходные данные можно привести и по другим видам рыб, например по особенностям развития половых желез у карпа, обитающего в водоемах разных широт (рис. 13). Как видно из рисунка, основные стадии зрелости гонад, за счет изменения длительности которых сокращается или увеличивается скорость наступления половой зрелости особей, — это начальные стадии зрелости половых желез (I—II), характеризующиеся начальными фазами развития ооцитов периода малого роста — превителлогенеза.

Нашими исследованиями также было показано [Кошелев, 1965а, б, 1968, 1971а, б, 1978, 1981а, б], что наиболее существенные изменения в длительности прохождения отдельных стадий зрелости гонад в течение всей жизни особей приходятся на период протоплазматического роста ооцитов (II стадия зрелости яичника) как при достижении сроков первого икрометания, так и у производителей в течение повторяющегося полового цикла. Нам, так же как и другим исследователям, удалось обнаружить, что изменения

Схема I
Схема развития половых желез у лососевых рыб
[Персов, 1962]

Индифферентный период

Анатомическая дифференцировка (крупные капилляры расположены с медиальной стороны, половые клетки—с латеральной стороны)

Анатомическая дифференцировка (крупные капилляры расположены в дорсальном участке железы, половые клетки—в вентральном участке железы)

Цитологическая дифференцировка (начало процесса оогенеза—появление ооцитов с ядрами в стадии пресинаптической сперы, синаптической стадии и в стадии постсинаптической сперы). Начало формирования яйцесных пластинок

Рост гонады (главным образом за счет увеличения числа половых клеток). Продолжение анатомической дифференцировки (формирование ампулы)

Продолжение анатомической дифференцировки (завершение формирования яйцесных пластинок). Период протоплазматического роста ооцитов

Период трофоплазматического роста ооцитов

Цитологическая дифференцировка (начало процесса сперматогенеза—появление сперматозидов и наличие картин делений созревания)

Участие в нересте (первое и, возможно, начало второго деления созревания ооцитов, овуляция и выход ооцитов через мочепооловое отверстие в воду)

Завершение первой волны сперматогенеза (окончание сперматогенеза)

Участие в нересте (выход сперматозидов в выводной проток семенника, а оттуда через мочепооловое отверстие в воду)

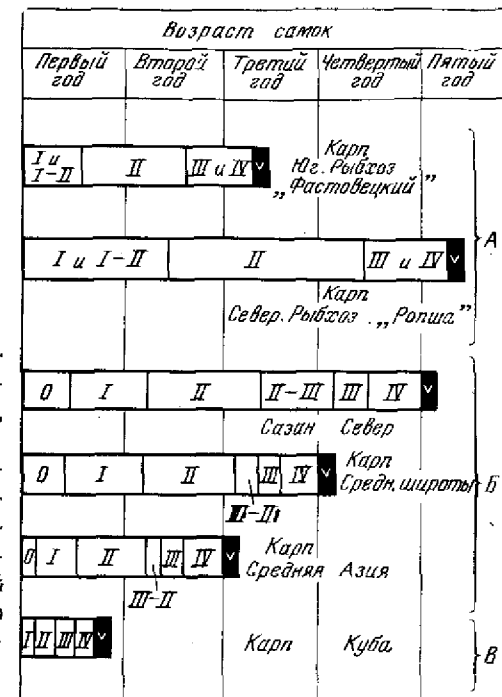
Примечание. Пунктирная линия—возможность длительной задержки при переходе к следующему этапу.

в скорости наступления половой зрелости приходится на фазы протоплазматического роста ооцитов (превителлогенез), что связано с образованием скороспелых или позднеспелых форм. Однако в отличие от предыдущих исследователей нам впервые удалось установить принципиальную разницу между стадией II₁ (стадией у особей, достигающих сроков первого икрометания) и стадией II_{2...n} (стадией, с которой начинается каждый последующий половой цикл). Это своеобразие связано не только с гистологической спецификой строения половых желез, не только с макроскопической особенностью развития гонад, но и с состоянием всего организма в целом. В первом случае это молодой растущий организм, у которого медленно увеличивается прирост веса по отношению к длине; во втором случае—это уже окрепший, взрослый организм с установившимся уровнем обмена веществ и, как правило, четким и ритмичным развитием половых клеток и функционированием половых желез.

При сравнении специфики прохождения отдельных стадий зрелости половых желез у рыб, достигающих сроков первого нереста

РИС. 13. Изменение длительности прохождения стадий зрелости гонад и скорости наступления половой зрелости у карпа в водоемах различных широт

A — по данным Кузьмина [1957];
Б — по данным Мейена [1944];
В — по данным Привезенцева [1981].
Римские цифры — стадии зрелости половых желез



и размножающихся повторно, нами было показано [Кошелев, 1965а, б, 1968, 1971а, б], что наиболее длительные изменения в продолжительности периода протоплазматического роста, т. е. II стадии зрелости половых желез, наблюдаются у особей в период достижения сроков первого икрометания. У производителей, размножающихся второй, третий и последующий раз, эти изменения в длительности прохождения периода протоплазматического роста подвержены менее значительным колебаниям. Вообще длительность II_{2...n} стадии зрелости гонад у повторно размножающихся самок значительно сокращена по сравнению со II₁ стадией зрелости яичника у особей в период достижения сроков первого икрометания (рис. 14).

Совершенно естественно, что для ежегодного и ритмичного функционирования воспроизводительной системы также требуются определенные энергетические резервы в организме, которые могли бы быть своевременно направлены на процесс накопления значительного количества запасных питательных веществ в развивающихся ооцитах [Кошелев, 1968, 1970, 1971а, б, 1977а, б, 1978, 1981а, б]. Особям в период наступления сроков первого икрометания для достижения определенного уровня метаболизма и для накопления резервных питательных веществ, необходимых для осуществления процессов вителлогенеза в яйцеклетках, требуется значительно больше времени, чем взрослым производителям с установившимся ритмом размножения. Поэтому в связи с изменением условий существования, например при обитании особей одного и того же вида в водоемах различных широт, мы наблюдаем более длительные изменения в продолжительности II₁ стадии зрелости половых желез (т. е. длительности периода преевителлогенеза) у ювенальных особей, у которых эта стадия растягивается на не-

наблюдается длительная задержка в их развитии на фазах превителлогенеза (рис. 15).

Сравнение продолжительности превителлогенеза у самок в период достижения половой зрелости (времени первого икретания) и в период взрослого половозрелого организма (см. рис. 14) показывает, что он значительно медленнее протекает у молодых — созревающих — самок, чем у производителей из категории остатка. В данном случае половая зрелость наступает у особей в пять лет, и приблизительно в течение всего этого времени длится период превителлогенеза, а у производителей, размножающихся не первый раз в своей жизни, он длится всего месяц или несколько месяцев в случае неблагоприятных условий для размножения и временных пропусков нерестового периода (рис. 14, 7-й год). Эти особенности в скорости прохождения периода превителлогенеза, несомненно, связаны с внутренними и внешними условиями, необходимыми для прохождения процесса накопления питательных веществ в ооцитах и выметывания созревшей икры. В период достижения половой зрелости происходят усиленные процессы накопления ресурсов пластических и энергетических веществ, необходимых для включения в систему общего обмена — генеративного, обеспечивающего накопление питательных веществ в развивающихся ооцитах. Поэтому и II₁ стадия зрелости гонад (период превителлогенеза) длится в течение многих лет. Только в это время наблюдаются в естественных водоемах значительные изменения в продолжительности II₁ стадии зрелости гонад, в продолжительности периода превителлогенеза, что свидетельствует о той или иной степени подготовленности организма самок к осуществлению дальнейшего развития половых клеток — накопления в них запасных питательных веществ для будущего потомства. У взрослых особей в период половозрелого организма с установившимся характером и уровнем

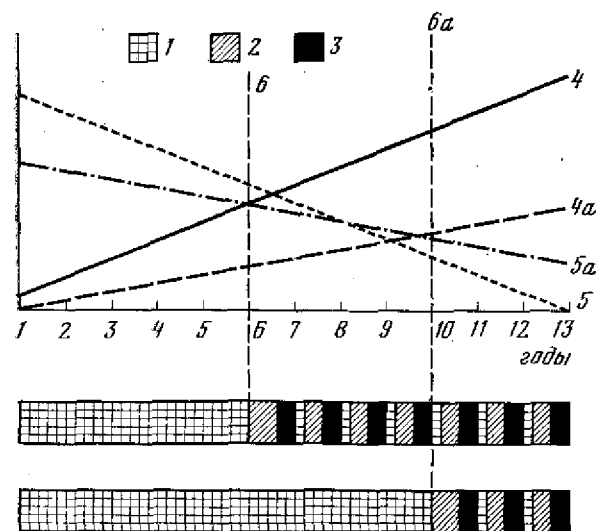
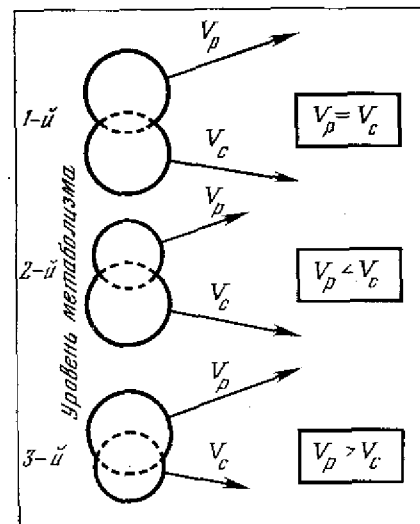


РИС. 15. Связь наступления процесса интенсивного накопления питательных веществ в половых клетках (возраст первого икретания) с темпом весового и линейного роста особей

1 — превителлогенез; 2 — интенсивное накопление питательных веществ в ооцитах в течение каждого полового цикла; 3 — период икретания; 4 — высокий и 4a — низкий темп весового роста; 5 — высокий и 5a — низкий темп линейного роста; 6 — раннее и 6a — позднее наступление процесса интенсивного вителлогенеза

РИС. 16. Связь особенностей метаболизма со скоростями роста и развития репродуктивной системы в период достижения сроков первого икретания у рыб



обмена веществ длительность II_{2...n} стадии зрелости гонад во много раз меньше, чем в предыдущий период. В результате неблагоприятных условий существования самок, из-за которых могут происходить временные пропуски нерестового периода, происходит некоторое незначительное удлинение второй стадии зрелости (период превителлогенеза) между отдельными половыми циклами, в основном после первого или второго нереста самок (рис. 14, 7-й год после 2-го полового цикла). Эти изменения в ритме размножения и продолжительности II_{2...n} стадии зрелости гонад обнаружены нами у видов рыб с синхронным ростом ооцитов и единовременным икретанием (медленнорастущая прибрежная форма окуня, многотычинковый сиг и др.), что, несомненно, связано с изменением обмена веществ, некоторым удлинением периода превителлогенеза и более поздним временем накопления питательных веществ в половых клетках.

Однако больших энергетических затрат требует не только развитие ооцитов, но и сам процесс размножения (особенно у видов, идущих далеко к местам икретания) [Белянина, 1966а, б; Кривобок, Тарковская, 1970; Баранникова, 1975; и др.].

Связь характера обмена веществ (определенный уровень метаболизма) со скоростью весового и линейного роста (V_p) и темпом развития воспроизводительной системы (V_c) у рыб можно представить в виде следующей схемы (рис. 16). При определенном и стабильном уровне обмена веществ мы наблюдаем параллельную и одинаковую скорость роста рыбы и развития воспроизводительной системы ($V_p = V_c$). Как только меняются условия обитания особей, вызывающие изменения в характере и уровне обмена веществ, происходит расхождение между скоростью роста особей и темпом (скоростью) развития воспроизводительной системы. В одних случаях наблюдается высокая скорость роста особей и замедленное развитие репродуктивной системы ($V_p > V_c$). В других случаях мы обнаруживаем, наоборот, низкий темп роста особей (весовой и линейный) и относительно высокую скорость развития половых желез ($V_p < V_c$).

Очевидно, что все изменения условий существования тесным образом связаны с изменением физиологического состояния осо-

бей, и в первую очередь с изменением обмена веществ, что обеспечивает приспособление к различным условиям существования. Тогда будут понятны многие сдвиги в темпе развития отдельных органов в онтогенезе и существенно меняющийся системогенез. Детальный и всесторонний анализ образования и развития карликовых форм, выяснение причин длительной неполовозрелости многих великовозрастных особей в связи с изменением условий наряду с детальными физиолого-биохимическими показателями обмена веществ в течение всего онтогенеза помогут дать четкий и ясный ответ.

СВЯЗЬ ВРЕМЕНИ НАСТУПЛЕНИЯ ПОЛОВОЙ ЗРЕЛОСТИ С УСЛОВИЯМИ СУЩЕСТВОВАНИЯ, ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРОЙ И СКОРОСТЬЮ ВОСПРОИЗВОДСТВА ПОПУЛЯЦИЙ

Большое внимание уделяется вопросам интенсивного рыбоводства и анализу влияния разносторонней деятельности человека на воспроизводство отдельных видов рыб. Именно практика рыбоводства и реконструкция природных естественных водных экосистем настоятельно требуют глубоких знаний о степени действия различных экологических факторов (естественных и антропогенных) на весь онтогенез ценных видов рыб, о закономерностях роста и развития отдельных органов и систем органов. Многие из этих вопросов в области ихтиологии еще недостаточно изучены.

Закономерности роста и особенности развития отдельных органов довольно подробно изучены на примере индивидуального развития домашних животных, по которым имеются наиболее четкие представления об экстерьере и конституции, породности, многих закономерностях индивидуального развития — от рождения и до смерти особи, и в частности о закономерностях роста и экстерьерных показателях в связи со скоростью наступления половой зрелости. В большинстве случаев эти изменения органогенеза, его разновременность, а также темп развития отдельных органов и всего организма в целом являются приспособительными изменениями к определенным условиям существования. В качестве примера можно привести местный астраханский и киргизский рогатый скот, киргизскую породу лошадей и т. д. [Малигонов, 1925; Борисенко, 1967]. При разведении ценных для человека животных зоотехника интересуют лишь такие формы недоразвития — изменения скорости развития формы тела и половой железы, которые не носят явно патологического характера и не нарушают воспроизводительной способности данного организма.

Многие изменения в телосложении особей, в скоростях физиологической и половой зрелости у разводимых человеком домашних животных вызваны определенными условиями содержания в течение их индивидуального развития. У диких животных, и в том числе у представителей холоднокровных рыб, изменения в скоростях органогенеза также обусловлены различными условиями обитания, являются одной из форм адаптации вида к разнообразным условиям.

Смещение сроков наступления половой зрелости в течение индивидуального развития, например явлений, приближающихся к классическим примерам неотении, так же как и другие изменения в темпе развития, по мнению А. Н. Северцова [1949], следует рассматривать как способ приспособления животных к особым, измененным условиям существования.

Среди низших позвоночных, и в частности среди рыб, мы обнаруживаем множество примеров перемещения сроков наступления половой зрелости на различные этапы и периоды индивидуального развития организма. Как отмечал еще Л. С. Берг [1937, 1948], самцы лосося нередко становятся половозрелыми в реке, не уходя в море, и, что самое удивительное, они могут иметь зрелые половые продукты при длине рыбы всего 10 см. Между тем такой же длины самки, живущие в той же реке, имеют совсем недоразвитые яичники. Многие самцы лосося становятся половозрелыми в реке, минуя период взрослого организма. Подобные явления наблюдаются в наших реках бассейна Северной Двины, Мезени и других. Рано созревающие самцы, не покидающие нерестовых рек, существенно отличаются от взрослых проходных самцов не только размерами, но и рядом морфологических признаков. Так, карликовые самцы дальневосточных лососей, по данным А. И. Смирнова [1965], не претерпевают перед нерестом существенных преобразований, свойственных проходным особям: у них не вырастают и не искривляются челюсти; не вырастают крупные зубы; окраска тела у них сохраняет сходство с пестрятками, становясь лишь намного ярче; мало изменяются покровы тела, не наблюдается типичной картины дегенерации кишечника и т. д. Несмотря на задержку в развитии всего организма карликовых самцов где-то на стадии пестрятки, у этих особей начинает функционировать воспроизводительная система, т. е. налицо смещение половой зрелости на более ранний период индивидуального развития. Подобного рода примеры достаточно многочисленны: снеток, который является карликовой формой проходной корюшки; карликовые формы имеются у различных полупроходных видов рыб в низовьях р. Терека [Шихшабеков, 1969] и т. п.

Несмотря на значительное число примеров о смещении времени наступления половой зрелости у рыб, причинно-следственный анализ этих процессов не осуществлялся, не выяснялась специфика развития особей наряду с изучением развития и функционирования репродуктивной системы. Отсутствуют сведения о взаимосвязи процессов развития, скоростей весового и линейного роста, темпа развития репродуктивной системы с особенностями метаболизма у особей.

Остановимся более подробно на анализе развития особей и скорости наступления половой зрелости у леща и карася, этапы развития которых хорошо изучены. Е. Н. Дмитриева [1957а] отмечает, что золотой карась переходит к питанию частично донными организмами на этапе «F» и остается потребителем этого рода пищи в течение всей жизни. На этапе развития «N» резко увеличивается

высота тела. На этапе «Л» наблюдаются большие колебания относительных размеров отдельных частей тела. Автор данного исследования отмечает, что на этапе «Г» у золотого карася наблюдается довольно большая вариабельность в форме тела. Как правило, в небольших искусственных водоемах встречается больше уродливых по внешнему виду, сильно вытянутых в длину форм, часто с «горбом» впереди спинного плавника — это так называемый степной карась — *Carassius carassius morpho humilis* [Кесслер, 1856]. Е. Н. Дмитриева делает предположение, что «степной карась» — это разновидность озерного карася, остановившегося в росте на одном из этапов своего развития». Форма тела, характерная для взрослого карася, уже заметно обрисовывается на этапе развития «К» при длине тела особей от 17 до 24 см и отчетливо уже видна у половозрелых особей. Несмотря на замедленный темп роста и развития экстерьерных признаков, у тугорослого карася происходит довольно быстрое развитие воспроизводительной системы. При относительно медленном темпе роста эта форма впервые приступает к размножению в возрасте 4 лет при длине тела всего около 8—9 см и при явном недоразвитии экстерьера.

Таким образом, несмотря на замедленный темп роста и задержку в развитии на более ранних этапах онтогенеза, у тугорослого карася наблюдается относительно быстрое развитие воспроизводительной системы. Особенности строения и формы тела у быстро- и медленно растущей формы карася можно видеть на рис. 17. Низкотелый тугорослый карась (рис. 17, А) по форме тела больше похож не на взрослого половозрелого быстрорастущего карася на этапе «К» (рис. 17, А, в), а на карасей более ранних этапов развития. По экстерьеру и форме тела эта форма карася приближается не к этапу «К», а к карасям с формой тела, характерной для этапа «Н» (рис. 17, А, б). Таким образом, при анализе этих данных мы также обнаруживаем некоторую асинхронность в развитии особей и темпе развития воспроизводительной системы. Задержка в развитии формы тела происходит на этапе «Н». Совершенно очевидно, что в условиях низкой обеспеченности пищей, уплотненных посадок и, по-видимому, при существенно измененном обмене веществ у особей эта неодинаковая скорость роста и темпа развития воспроизводительной системы является приспособительной реакцией организма на измененные условия существования и дает возможность особям данного вида обитать в, казалось бы, мало пригодных для существования водоемах. Поэтому и в данном случае некоторое смещение начала функционирования воспроизводительной системы на более ранние этапы индивидуального развития является своеобразным способом приспособления особей к различным условиям существования и расширяет адаптивные возможности данного вида.

Последний пример, на котором нам бы хотелось остановиться, касается изменения формы тела, скорости и возраста наступления половой зрелости у леща, обитающего в различных водоемах. Как показали наши наблюдения, в южных водоемах половая зрелость

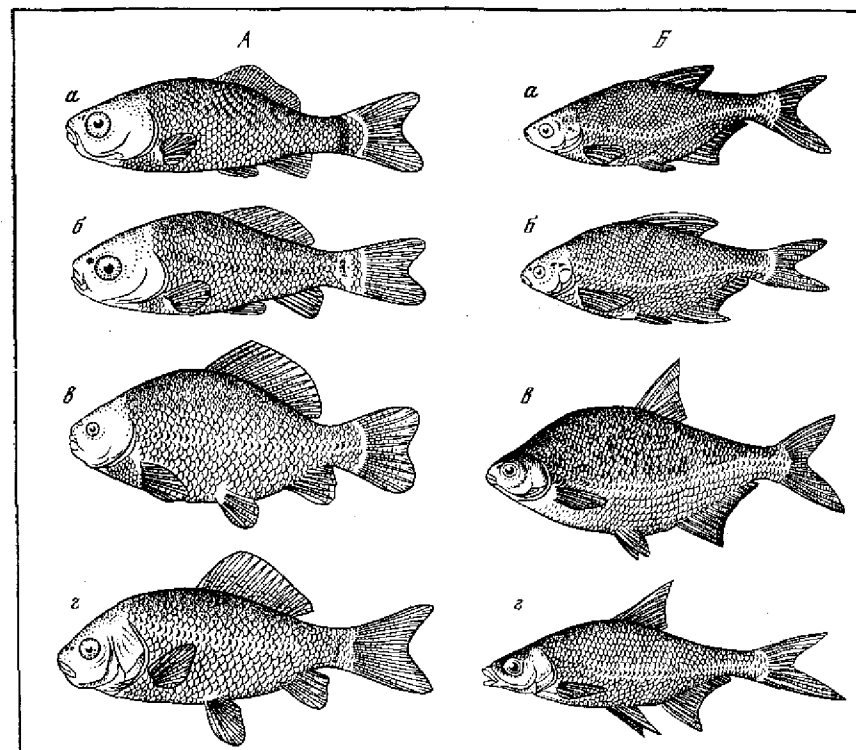


РИС. 17. Изменение формы тела у золотого карася (А) и леща (В) на разных этапах развития (а, б, в) и особенности экстерьера тугорослых форм (г)

А — карась: а — этап «Г» (23 мм), б — этап «Н» (30 мм), в — этап «К» (190 мм) по данным Дмитриевой [1957]. г — карась тугорослой формы (натуральная величина 102 мм; цит. по: Берг [1949]); В — лещ: а — этап «Г» (длина 85 мм), б — этап «Ж» (171 мм) по данным Дмитриевой [1975], в — этап «Л» (этап половой зрелости; цит. по: Бервальд [1961]); г — карликовая, тугорослая форма леща из оз. Узбой

у леща наступает в раннем возрасте при своеобразном экстерьере производителей по сравнению с особями в популяциях, которые обитают в водоемах, около северной границы ареала этого вида [Кошелев, 1971а, б, 1977а]. Сравнение этапов развития леща, по Дмитриевой [1957а] и Бервальду [1961, 1964] и нашим данным, при анализе форм тела у леща с хорошим темпом роста и у карликовой формы узбойского леща представлено на рис. 17, В. При большой длине тела крупные и высокотелые лещи, которые находятся на этапе «Л», в водоемах Севера достигают половой зрелости в возрасте 9—10 лет, половая зрелость у леща, обитающего в южных водоемах, наступает в возрасте 2+ при длине тела всего 5,5 см (рис. 17, В, г). Сравнение формы тела на разных этапах развития леща (рис. 16, В, а, б, в) с формой тела карликового леща (рис. 17, В) убедительно говорит о том, что у карликовой фор-

Таблица 4

Некоторые показатели интенсивности воспроизводства популяций леща в водоемах различных широт*

Водоем	Средняя абсолютная плотность, шт	Наступление половой зрелости у самок в данной популяции, годы	Показатель интенсивности воспроизводства [Северцов, 1941]
Дельта Волги	218 100	3—4	21,6
Нижняя Волга	160 600	5—7	11,0
Средняя Волга	176 400	6—8	7,5
Рыбинское вдхр.	150 800	10—11	3,3
Оз. Сямозеро	230 900	10	3,4
Оз. Миккельское	158 000	10	3,3

* Данные таблицы составлены и произведены расчеты интенсивности воспроизводства популяций леща в водоемах различных широт по разрозненным материалам следующих авторов: Терещенко [1917]; Шапошникова [1948]; Яковлева [1950]; Остроумов [1955]; Сергеев и др. [1955]; Потапова [1956, 1962].

мы развитие экстерьера задержано на ранних этапах онтогенеза (этапы «Г» или «Ж»). Несмотря на это, развитие воспроизводительной системы у карликовой формы идет в относительно быстром темпе и особи довольно рано начинают размножаться (в возрасте 2—3 лет). Продолжительность жизни особей в таких популяциях сокращается до 5—6 лет.

Интересные наблюдения были сделаны по особенностям питания, темпу роста и скорости наступления половой зрелости у леща в водоемах с различными кормовыми ресурсами. Оказалось, что в водоемах с избытком планктона и отсутствием бентоса лещ в первые годы жизни растет хорошо, но потом его рост замедляется, а половая железа начинает функционировать довольно рано у особей небольших размеров. Было бы весьма интересным смоделировать эти процессы в искусственных условиях, связав особенности питания с детальным физиолого-биологическим анализом особей в разные периоды онтогенеза.

Изменения в сроках наступления половой зрелости и в продолжительности жизни особей в популяциях влияют на всю структуру популяций и скорость их воспроизводства. Проведенное нами сравнение возрастного состава популяций у леща, обитающего в различных участках Волги, показывает, что в верхних участках реки в промысловых уловах преобладают старшие возрастные группы — 8—9-летние особи, а в дельте реки основу промысловых уловов составляют 3—4-летние лещи (рис. 8). При этом обнаружены изменения не только в скорости полового созревания (рис. 8, 1), но и в плодовитости (рис. 8, 2), в темпе роста (рис. 8, 3), а также в возрастной и половой структуре популяций (рис. 8, 4). Эти изменения в скорости наступления половой зрелости у леща в различных водоемах отражаются на скорости воспроизводства по-

пуляций, которая значительно выше у скороспелых популяций по сравнению с позднеспелыми (табл. 4).

Подытоживая изложенное, следует еще раз подчеркнуть, что начало функционирования воспроизводительной системы у рыб может наблюдаться в течение различных этапов и периодов индивидуального развития. Совершенно естественно, что в таких случаях некоторая неравномерность скоростей развития организма и репродуктивной системы не будет связана ни с определенным возрастом, ни с длиной, ни с формой тела. Эти особенности одновременности в развитии воспроизводительной системы и формы тела в течение отдельных этапов и периодов индивидуального развития являются одним из путей адаптации организма к различным условиям существования, что обеспечивает возможность существования особей в водоемах разного типа и различных широт, т. е. является одним из способов приспособления популяций к различным условиям существования, расширяя тем самым распространение данного вида.

ОБСУЖДЕНИЕ ДАННЫХ

Еще в 1935 г. И. И. Шмальгаузен писал, что процесс роста нельзя представить изолированным от развития, а развивающийся организм — не связанным с той средой, в которой он развивается [Шмальгаузен, 1935]. Характер развития, включая особенности роста, является специфичным для каждого вида, а потенциальные возможности изменения развития и роста при изменении условий существования имеют различную вариабельность и проявляются в разной форме. Выясняя особенности развития и роста рыб в разных географических широтах, Т. С. Расс [1947] отмечал, что специфика строения и развития даже у близкородственных видов рыб непосредственно связана с различной деятельностью прохождения отдельных фаз и стадий в течение онтогенеза. Разбирая вопросы онто- и филогенеза, А. Н. Северцов [1949] указывал, в частности, на сравнительно позднюю закладку репродуктивной системы у млекопитающих и объяснял это тем, что функционирование органов воспроизводительной системы (рождение потомства и забота о нем) должно наступать в тот период индивидуальной жизни особей, когда по сумме биологических условий родители достигают полной силы и способны прокормить и защитить подрастающих детенышей. Накоплен большой фактический материал, связанный с анализом развития разводимых или ценных для человека животных, и в частности сельскохозяйственных [Малигонов, 1925; Чирвинский, 1949; Борисенко, 1967; и др.]. Так, например, у крупного рогатого скота период полового созревания наступает в возрасте 6—8 месяцев, однако период физиологической («половой») зрелости, когда корова может быть пущена в первую случку, возможен лишь в возрасте 16—18 месяцев. К этому времени живой вес самки должен достигать 290—340 кг, чтобы она смогла родить физиологически полноценного теленка со средним весом 30 кг. У бобров

период полового созревания начинается примерно в те же сроки, что и у крупного рогатого скота, однако у самки не только должен закончиться период полового созревания, но она, кроме того, должна достигнуть веса тела не менее 18—20 кг, чтобы родить физиологически полноценного детеныша, вес которого был бы равен 500—700 г. Указанная масса достигается самкой лишь в 2-летнем возрасте. Таким образом, у млекопитающих для рождения жизнеспособного потомства необходим определенный промежуток времени, когда конституция животного приближается к строению и размерам взрослого организма. Только при достижении определенного экстерьера и запаса энергетических ресурсов у самок появляется на свет физиологически полноценное и жизнеспособное потомство. В течение последнего времени было показано также на рыбах, что наилучшее потомство (качество икры) наблюдается у повторно нерестующих особей средних возрастных групп. Это данные по салаке [Кривобок и др., 1970], карпу [Анисимова, 1961; Анисимова и др., 1961; Мартышев, 1961], тарани [Владимиров, 1964; Владимиров и др., 1965], ставриде [Шульман и др., 1970], вобле [Чепракова, 1960], тарани [Жукинский, Дьячук, 1964] и т. д. Все эти многочисленные данные свидетельствуют о том, что после первого-второго нереста уровень обмена веществ достигает максимальных величин, а генеративный обмен работает бесперебойно и четко. Это приблизительно то же самое, что мы видим и при анализе особенностей воспроизводства млекопитающих.

Накопление большого количества питательных веществ в развивающихся яйцах птиц требует также больших энергетических затрат. Однако у птиц в отличие от холоднокровных это развитие протекает относительно быстро: весь процесс интенсивного оогенеза занимает сравнительно короткий промежуток времени. Причем после гибели первой кладки довольно быстро может быть отложена вторая или даже третья кладка яиц, чего мы никогда не наблюдаем в экологии размножения видов рыб высоких и средних широт.

У икромечущих видов рыб, все этапы и стадии развития которых протекают в своеобразной водной среде, онтогенез, а также гамето- и гонадогенез в большей степени, чем у теплокровных, связаны наличием комплекса абиотических факторов среды; у них и интенсивность обменных процессов, и деятельность желез внутренней секреции зависят, например, в большей степени, чем у теплокровных животных, от той или иной температуры воды и других экологических факторов. Поэтому у этой группы позвоночных животных нейрогуморальная регуляторная система является как бы «незамкнутой» системой, деятельность которой находится в большей зависимости от непосредственного влияния условий существования, чем у гомойотермных животных, у которых условия среды, несомненно, влияют на интенсивность прохождения тех или иных жизненных процессов, но выступают в воспроизводстве в основном в качестве сигнальных факторов. Всем хорошо известно, что основные биохимические и физиологические процессы, связанные с

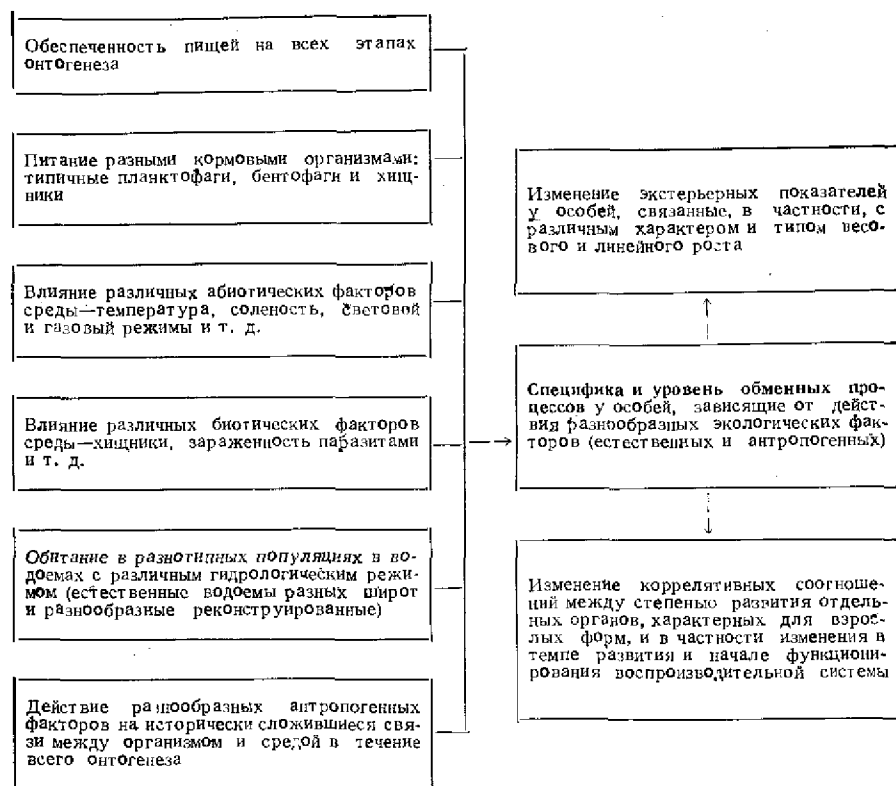
Таблица 5
Коэффициент зрелости перед нерестом у видов рыб с разной экологией размножения

Вид	♀♀	♂♂
Сазан	(20) до 26	до 9,4
Карась	11,7—20,3(15,9)	4,8—6,0(5,5)
Красноперка	(11,3)	(6)
Плотва	(21)	(7,5)
Аральская вобла	(22)	—
Линь	3,8—24	0,3—1,2(0,72)
Рыбец	6—8(7)	—
Сом	(5,1)	(1,4)
Окунь	24,3	(10)
Судак	12—20	1,5
Сиг	(18)	(4)
Пелядь	10,5—21,4(15,4)	—
Стерлядь	10,9—14,7(12,8)	8,2
Белуга	25—30(27)	—
Сибирский осетр	с 30 до 50	—
Треска	с 30 до 50	—
Салака	с 19—20 до 32,5	с 14,91 до 22,61
Биахайба	2,0—17,0(7,4)	1,0—14,0(5,9)
<i>Caranx ruber</i>	0,55—7,05(2,43)	0,05—8,07(2,44)

* В скобках — средний коэффициент зрелости.

развитием, ростом, обменом веществ и размножением рыб, обобщаются и контролируются в большей или меньшей степени в течение всей жизни гормонами. Однако в своей сводке последних достижений и основных проблем в области эндокринной физиологии рыб В. А. Барр [Barr, 1965] отметил, что эндокринный контроль у ежегодно размножающихся рыб должен значительно отличаться от эндокринного контроля у млекопитающих, которые имеют сложный половой цикл. До настоящего времени, как указывает автор, ни один исследователь не смог добиться продолжительного роста ооцитов у пойкилотермных животных (рыб) от первичных ооцитов до полностью развитой яйцеклетки с помощью фолликулстимулирующего гормона. По сравнению с другими позвоночными животными у рыб развивается значительное количество половых клеток, плодовитость у них весьма высокая. Как указывалось, коэффициент зрелости (отношение веса половых клеток к весу тела, выраженное в процентах) составляет у различных видов рыб перед икрометанием в среднем около 20% (иногда он повышается до 50 и даже 70%, см. табл. 5). В развивающихся ооцитах накапливается большое количество питательных веществ.

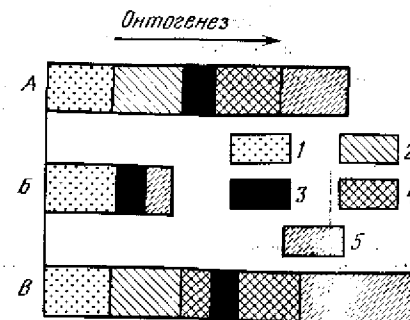
Связь обмена веществ с ростом особей и условиями их обитания



У представителей с осенне-зимними сроками накопления питательных веществ в ооцитах процесс гаметогенеза, и в частности период интенсивного вителлогенеза, длится продолжительный промежуток времени (около 6 месяцев). Указанные особенности развития половых клеток у рыб, связанные с накоплением значительного количества питательных веществ в развивающихся ооцитах, большой плодовитостью, длительным периодом вителлогенеза, обусловлены условиями существования (влияние разнообразных экологических факторов — естественных и антропогенных — в период прохождения всех периодов онтогенеза). Длительность прохождения отдельных этапов и периодов онтогенеза, некоторая разновременность развития отдельных органов, систем органов и всего организма в целом тесно связаны с особенностями биологии отдельных видов и с многими экологическими факторами, влияющими на характер и скорость всех протекающих процессов. Сложные связи между условиями существования, обменом веществ, ростом особей и наступлением половой зрелости у рыб (достижением сроков первого икротетания) мы попытались представить в виде следующей схемы. При анализе данной схемы видно, что многие экологи-

РИС. 18. Изменение сроков функционирования репродуктивной системы у рыб в течение онтогенеза

А — половая железа функционирует (первое размножение) в начале периода взрослого (половозрелого) организма; Б — смещение начала функционирования гонад (сроков первого икротетания) на ранние периоды онтогенеза; В — смещение сроков первого икротетания (начала функционирования гонад) на более поздние периоды онтогенеза; 1 — мальковый период, 2 — период созревающего организма, 3 — начало размножения, 4 — период взрослого (половозрелого) организма, 5 — период старости

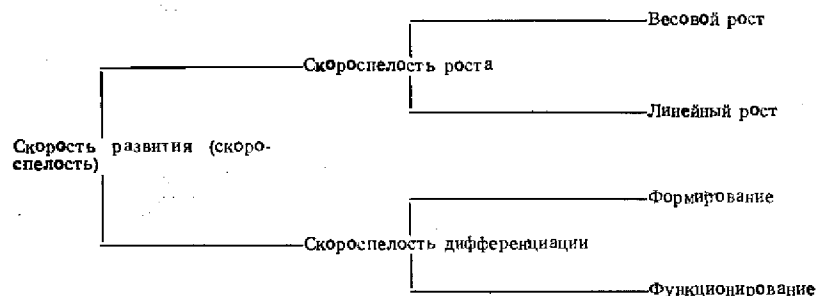


ческие факторы (абиотические и биотические, естественные и антропогенные) влияют на специфику и интенсивность обмена веществ у особей, изменение которых, в свою очередь, приводит к изменениям коррелятивных соотношений в темпе развития отдельных органов, экстерьерных особенностей особей в связи с некоторой асинхронностью развития организма, его весового и линейного роста и скоростью развития отдельных органов (половых желез), определяющих скороспелость особей в популяциях и время (возраст) первого нереста.

На основании изложенного следует, что начало функционирования воспроизводительной системы у рыб перемещается на различные этапы и периоды онтогенеза и является одним из способов адаптации особей к различным условиям существования. Начало функционирования половой железы, т. е. время первого нереста рыб, наблюдается, как правило, в начале наступления периода взрослого организма (рис. 18). Начало деятельности репродуктивной системы может смещаться на более ранние или более поздние этапы и периоды индивидуального развития (рис. 18). Иногда половая железа начинает функционировать у особей на ранних этапах онтогенеза, например в мальковый период (рис. 18, Б). В некоторых случаях происходит задержка в темпе развития гонад, а начало функционирования воспроизводительной системы, т. е. первое размножение особей, наблюдается на более поздних этапах онтогенеза, например в середине периода взрослого организма, и наконец, половая зрелость может наступать весьма поздно (рис. 18, В). Следует отметить, что у особей с поздним наступлением половой зрелости значительно удлиняется продолжительность жизни производителей в популяциях по сравнению с самками и самцами с ранней половой зрелостью, с ранним достижением сроков первого нереста.

Наши данные, а также многочисленные сведения об особенностях разведения сельскохозяйственных животных, говорят о том, что скорость развития организма включает как бы два процесса — рост особей (линейный и весовой) и темп (начало) функционирования отдельных органов или систем органов. Эти взаимосвязи и

возможные изменения скоростей (скороспелости) индивидуально-го развития особей и их репродуктивной системы мы представили в виде следующей схемы:



Зная условия, необходимые для прохождения процессов скороспелости (скоростей развития), мы в известной степени (это будет зависеть от масштабов морфофункциональной изменчивости особей отдельных видов рыб) можем изменять характер индивидуального развития и направлять процесс развития особей ценных видов рыб в нужную для рыбоводства сторону.

Резюмируя, следует сделать следующие общие выводы. В большинстве случаев у разных популяций видов рыб с широким ареалом нет прямых связей между темпом роста (весовым и линейным) и возрастом особей со скоростью развития и началом функционирования воспроизводительной системы. Как правило, у большинства рыб наблюдается интенсивный линейный прирост в ювенальный период, а интенсивный весовой прирост — в период взрослого организма. В период преобладания относительного прироста веса особей по отношению к их длине, когда происходит как бы «перекрест» этих величин, наступает половая зрелость у рыб, т. е. наблюдается первый нерест. Однако биологические показатели роста рыб подвержены большим изменениям как у отдельных видов в различных частях ареала (в центре и на его южной и северной границах), так и у различных экологических форм. Все это приводит в ряде случаев к некоторой неодновременности и расхождению между скоростью роста (весового и линейного) и темпом развития репродуктивной системы. Скорость же развития воспроизводительной системы у рыб тесным образом связана с уровнем и характером метаболизма у особей, обусловленных различными условиями существования самок и самцов. Изменения в характере и уровне обмена веществ вызывают ту или иную разновременность в развитии всего организма — его росте, экстерьере и скорости наступления половой зрелости, которая связывается нами с началом функционирования половой железы, т. е. с первым нерестом.

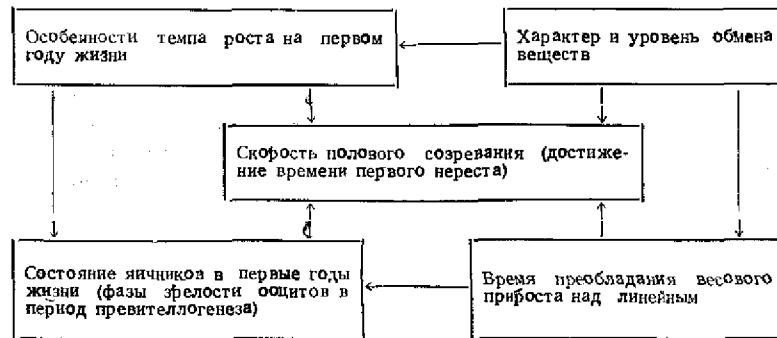
При этом все эти изменения являются приспособительной реакцией организма на измененные условия существования и одним из способов адаптации особей, популяции и вида в целом к различным условиям среды. Возрасту полового созревания присуща раз-

личная индивидуальная изменчивость. У отдельных популяций при изменении условий существования процент созревающих самок в отдельных поколениях может несколько меняться, т. е. может наблюдаться различная скорость наступления половой зрелости у особей отдельных поколений в пределах разных возрастных групп, что в некоторых случаях существенно влияет на структуру всего нерестового стада, значительно изменяя в отдельные годы величину пополнения и остатка. Если эти изменения скорости наступления половой зрелости у особей в отдельных популяциях при их относительно стабильных условиях существования имеют определенный размах вариабельности и в данном случае наблюдается прямая зависимость половой зрелости от условий обитания, связанная зачастую с темпом роста особей, то у особей в пределах вида в целом изменения в сроках наступления половой зрелости имеют более сложный характер, связанный с особенностями метаболизма, со спецификой развития всего организма и воспроизводительной системы у особей в разнотипных популяциях.

Взаимосвязи между развитием, особенностями линейного роста и массы особей, состоянием половых желез в первые годы жизни самок и спецификой обмена веществ имеют сложный характер: и особенности темпа роста особей на первом году жизни, и скорость весового и линейного роста в период достижения сроков первого нереста, и состояние яичников у созревающих самок могут непосредственно или косвенно влиять на изменения скорости наступления половой зрелости у рыб, связанные с началом выметывания зрелых половых клеток. Однако среди перечисленных связей между особенностями развития особей и скоростью наступления половой зрелости, по-видимому, ведущая роль принадлежит все-таки характеру обмена веществ. Только при достижении определенного энергетического уровня и других факторов (внутренних и внешних) у особей начинается процесс интенсивного накопления питательных веществ в развивающихся половых клетках и происходит процесс выметывания созревших яйцеклеток.

После выметывания зрелой икры, богатой питательными веществами, самки теряют в среднем $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ своей массы (иногда и более). По данным М. И. Шатуновского [1979, 1980а], посленерестовый период является одним из наиболее узких мест годового биологического цикла, в это время у большинства отнерестившихся особей отмечены признаки истощения: оводнены органы и ткани, израсходованы жиры и часть структурных белков. По данным Н. П. Макаровой [1961], общая потеря только жира за нерест у сазана составляет 60% первоначального его содержания, а на выметанную икру приходится 28% жира, это то, что теряют самки после овуляции зрелой икры в этот период. Т. Н. Беянина [1966а, б] отмечает, что у таких разных по систематическому положению и биологии размножения видов, как корюшка, салака и сазан, общие относительные затраты жира на нерест примерно одинаковы [1966б].

Поэтому восстановительные процессы не только после нереста, но и в период интенсивного накопления питательных веществ в развивающихся ооцитах у самок, достигающих сроков первого размножения, требуют со стороны материнского организма больших энергетических затрат, без которых интенсивный вителлогенез в яичниках рыб неосуществим. Наблюдаемые сложные связи между темпом роста (линейным и весовым), характером и уровнем обмена веществ и скоростью полового созревания представлены ниже:



Как видно, сроки полового созревания тесным образом связаны с особенностями темпа роста особей и состоянием яичников в первые годы жизни, а также с характером и уровнем обмена веществ в течение жизни. Несомненно, особенности метаболизма (характер и уровень обмена веществ) оказывают существенное влияние и на темп роста особей в течение первого года жизни, и на специфику весового и линейного роста в дальнейшем, а также на скорость полового созревания. Однако в настоящее время уже необходима не констатация просто связей — они, по-видимому, будут многообразны: в одних случаях одни, в других случаях другие, — а вскрытие механизмов этих изменений. Скорости наступления половой зрелости у рыб зависят не только от характера и уровня обменных процессов, но и от своеобразия темпа роста на первом году жизни, состояния яичников в первые годы жизни самок, длительности фаз зрелости ооцитов в период превителлогенеза, времени, когда начинают преобладать весовые приросты над линейными. Однако ведущая роль, как нам представляется, в этом процессе принадлежит физиологическому состоянию самок, связанному с характером и уровнем обмена веществ в разные периоды онтогенеза, которые, несомненно, меняются в определенных пределах в связи с изменением условий существования, например, у особей в различных популяциях. Это в основном еще нерешенные вопросы, которые являются, скорее, пожеланиями для решения все усиливающихся исследований в области экологической физиологии рыб. Изменения в длительности развития половых желез у самок связаны с удлинением или сокращением сроков про-

хождения II стадии зрелости яичников, периода протоплазматического роста ооцитов, конечные фазы которого характеризуются ооцитами в фазе однослойного фолликула. Ускорение или замедление скорости развития половых желез у самок, достигающих сроков первого нереста, приходится в основном на период превителлогенеза. Именно на этих фазах развития ооцитов и стадии зрелости гонад происходят изменения в скорости наступления половой зрелости у рыб, а они являются показателем того, что еще нет необходимых энергетических резервов и других условий (внутренних и внешних) для включения генеративного обмена, обеспечивающего дальнейшее развитие ооцитов, — процесса интенсивного накопления питательных веществ в развивающихся половых клетках, необходимых для развития будущего потомства. В связи с различной скоростью достижения сроков половой зрелости у особей меняется и структура популяций: при раннем наступлении половой зрелости нерестовая часть популяции состоит из младших возрастных групп, предельный возраст жизни особей в таких популяциях невелик. В большинстве случаев это второй тип нерестовой популяции по Г. Н. Монастырскому [1953], когда остаток меньше пополнения. При позднем наступлении половой зрелости у особей нерестовая часть популяции состоит из большого ряда разновозрастных поколений — это третий тип нерестовой популяции по Монастырскому, когда остаток преобладает над пополнением. Особи в таких популяциях принимают участие в размножении много раз в течение всей жизни. Предельный возраст жизни производителей в таких популяциях довольно велик. Совершенно естественно, что скорость воспроизводства популяций с ранним сроком наступления половой зрелости у особей с простой структурой нерестовой части популяции и непродолжительной жизнью особей значительно выше, чем у популяций с поздним сроком наступления половой зрелости, у особей с растянутым и великовозрастным составом производителей в половозрелой части популяции, с относительно продолжительным периодом жизни особей в таких популяциях. В связи с глубокими и необратимыми изменениями условий существования, которые возникают в результате реконструкции природных водоемов, популяции первого типа оказываются, как правило, менее уязвимыми и довольно быстро восстанавливают свою численность. Популяции же второго типа, несмотря на большую устойчивость к кратковременным изменениям условий существования, с большим трудом и в течение длительного времени восстанавливают свою численность в условиях непрерывно и длительно действующих неблагоприятных экологических факторов, и в том числе необходимых для прохождения различных звеньев репродуктивного процесса.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГАМЕТОГЕНЕЗА И РАЗМНОЖЕНИЯ РЫБ

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК У РЫБ С РАЗНОЙ ЭКОЛОГИЕЙ РАЗМНОЖЕНИЯ

Вопросы развития половых клеток у рыб всегда привлекали внимание исследователей. В настоящее время имеются сведения об особенностях оогенеза и частично сперматогенеза для большинства пресноводных видов рыб. Гаметогенез у рыб изучался многими исследователями [Мейен, 1927, 1939, 1944; Кулаев, 1928, 1939, 1944; Гербицкий, 1939; Иванова, 1949, 1953; Казанский, 1949, 1951а, б, 1956, 1962; Лапицкий, 1949; Трусов, 1949, 1967; Иванов, 1951а, б, 1956, 1958; Сакун, 1954, 1955, 1957; Буцкая, 1955, 1957, 1959; Наумов, 1956; Кузьмин, 1957а, б, 1967; Сорокин, 1957; Зеленин, 1958, 1960а, б; Чепурнова, 1958, 1964; Овен, 1961, 1962; Баранникова, 1962а, б; Вотинов, 1963; Негоновская, 1964а, б, 1969; и др.]. Однако в большинстве случаев исследования носили сугубо цитологический и гистофизиологический характер, и лишь в некоторых случаях проводился эколого-морфологический анализ гаметогенеза у одного или нескольких видов рыб, имеющих важное значение в отдельных промысловых водоемах. В своих исследованиях наряду с детализацией процессов гаметогенеза у различных видов рыб (в систематическом и экологическом аспектах) мы стремились показать и подчеркнуть общие для разных видов рыб особенности развития половых клеток, связать эти особенности с биологией вида и условиями существования особей.

Выяснение закономерностей развития половых клеток у рыб базировалось на анализе весьма разнообразного материала. Мы имели в своем распоряжении виды скороспелые (бычки, ерши и др.) и позднеспелые (сиги, осетровые и др.); виды, относящиеся к разным морфоэкологическим группам (фитофилы, литофилы, псаммофилы, пелагофилы и индифферентные виды); виды с различными сроками нереста (весной, летом, осенью и зимой) и типом икрометания (единовременный, порционный, непрерывный), а также разным ритмом размножения (ежегодный, двух-, трех- или четырехлетний половой цикл). Все перечисленные особенности в экологии размножения рыб тесно связаны с различными особенностями развития половых клеток. Например, разный тип икрометания определяется различной степенью асинхронности развития ооцитов: синхронный рост — единовременный нерест; прерывистая и непрерывная асинхронность роста ооцитов в период вителлогенеза — порционное икрометание; перманентное развитие половых

клеток в течение длительного нерестового периода — непрерывный тип икрометания. Время нереста также зависит от специфики развития половых клеток — от сезонного характера гаметогенеза и, в частности, от времени и длительности прохождения периода трофоплазматического роста ооцитов, от сроков овуляции и спермации.

Проанализировав большой фактический материал по экологии нереста различных видов рыб в связи с особенностями развития половых клеток, мы представили связи гаметогенеза с икрометанием полициклических видов рыб (табл. 5а). Как видно из приведенных данных, тип икрометания и календарное время размножения тесно связаны с особенностями развития половых клеток: со степенью неравномерности развития ооцитов и временем прохождения процессов накопления питательных веществ в развивающихся яйцеклетках.

Проведенный нами анализ состояния половых желез у видов рыб с различной продолжительностью нерестового периода, от нескольких дней у щуки, окуня, плотвы и др. до нескольких месяцев у ерша, карася, линя, красноперки, бычка-кругляка и др., показал, что у самок этих видов рыб развивается и выметывается различное количество порций икры. Различия в характере развития ооцитов, определяющие тот или иной

Таблица 5а
Особенности оогенеза и нереста полициклических видов рыб в водоемах средних широт

Показатели	Неравномерность роста ооцитов в течение трофоплазматического периода					Время интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах			
	Строго синхронный	Переменный (сменный)	Асинхронный	Перманентный	Осенне-зимнее	Весеннее	Осеннее		
Тип икрометания	Единовременный	Единовременный или порционный	Порционный	Непрерывный	Единовременный и порционный	Порционный, иногда единовременный	Единовременный		
Время нереста	Ранней весной, некоторые виды осенью и зимой	Поздней весной	Обычно в летние месяцы	В течение всех летних месяцев	Весна, лето	Поздняя весна, лето	Поздняя осень, зима		

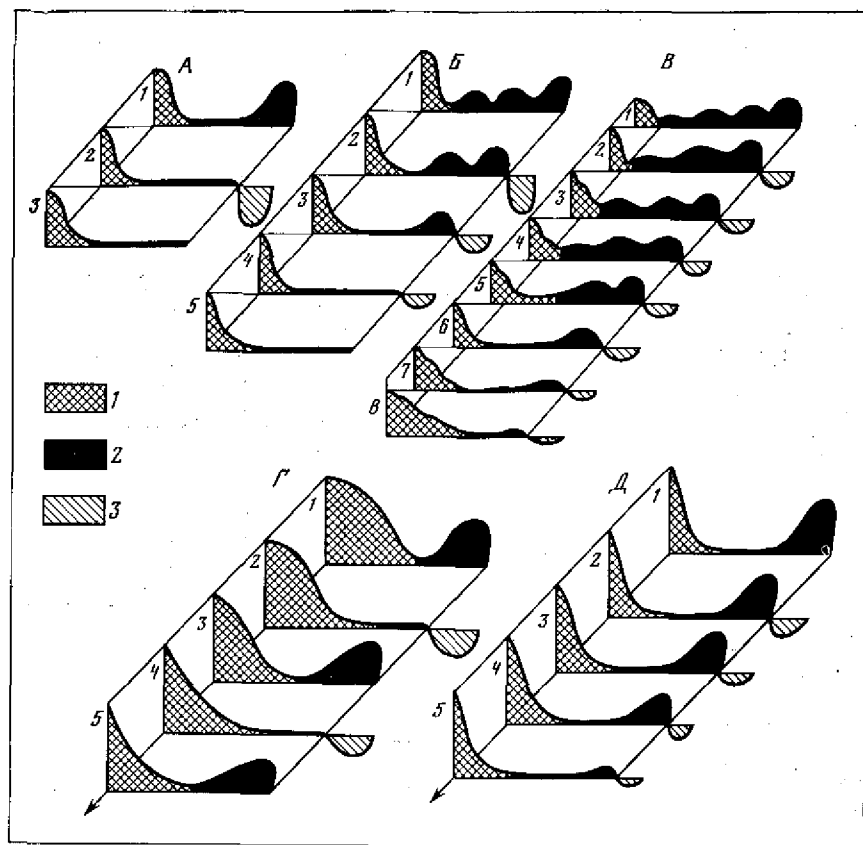


РИС. 19. Типы гаметогенеза и икрометания у рыб

А — синхронное развитие ооцитов в период вителлогенеза и единовременное икрометание; Б — прерывистая асинхронность развития ооцитов в период вителлогенеза и порционное икрометание; В — непрерывная асинхронность развития ооцитов в период пре- и вителлогенеза и многопорционное икрометание; Г — непрерывное развитие ооцитов и многопорционное икрометание; Д — прерывистый переход синхронно развившихся ооцитов из фазы Е в Г и многопорционное икрометание; 1 — состояние ооцитов в период превителлогенеза, 2 — особенности развития ооцитов в период вителлогенеза, 3 — процесс овуляции и выметывания икры; 1, 2, 3 и т. д. — особенности развития и выметывания отдельных порций икры в течение полового цикла у видов рыб с различными типами гаметогенеза и икрометания

тип икрометания (единовременный, порционный и непрерывный), представлены на рис. 19.

Как видно из схемы, начальное и конечное состояния ооцитов, которые обнаружены в яичниках по набору, комплексу половых клеток, очень сходны. Если в яичнике в течение трофоплазматического периода ооциты развиваются одновременно, то выметывается одна порция икры, т. е. наблюдается единовременный тип икрометания (рис. 19, А). Если в период трофоплазматического роста протекает неравномерное развитие ооцитов, выметывается боль-

шее или меньшее количество порций икры (в данном случае три) (рис. 19, Б). Это пример типичного порционного икрометания. Однако у некоторых видов рыб южных широт (бычок-кругляк, барабулька и др.) наблюдается непрерывное развитие половых клеток, крайняя неодновременность в развитии ооцитов не только в период накопления питательных веществ в яйцеклетках, но и непрерывное пополнение ооцитов периода вителлогенеза за счет половых клеток протоплазматического периода. В результате постоянного развития яйцеклеток выметывается значительное количество порций икры за нерестовый период, а сам тип икрометания мы называем непрерывным. Разная степень неравномерности развития ооцитов, по нашим данным, накладывает существенный отпечаток не только на тип икрометания, но и на характеристику отдельных стадий зрелости яичников в течение полового цикла и на ритм размножения самок. Специфика развития половых клеток и состояние яичников на разных стадиях зрелости гонад у видов рыб с единовременным и порционным типом икрометания представлены на рис. 20. На рисунке видно, что, за исключением второй (II₁ и II_{2...n}) стадии зрелости половых желез, все остальные стадии зрелости яичника по комплексу ооцитов и протекающих в половых клетках процессов существенно отличаются друг от друга. В первом случае при ежегодном и однократном ритме размножения в половой железе за протоплазматическим ростом половых клеток наблюдается последовательная смена процессов в развивающейся синхронно очередной генерации икры. У видов рыб с асинхронным развитием половых клеток, которые выметывают несколько порций икры в течение данного нерестового периода, в яичниках в момент прохождения отдельных стадий зрелости протекает целый ряд различных процессов, например накопление питательных веществ в ооцитах и посленерестовая резорбция. Развитие в комплексе ооцитов, которые характерны для различных стадий зрелости яичника у видов рыб с единовременным и порционным типом икрометания, отчетливо видны при анализе табл. 6.

Проанализировав особенности развития половых клеток и прохождения стадий зрелости гонад в течение полового цикла у различных видов рыб, мы пришли к необходимости выделения основных периодов в развитии половых клеток. Каждый из этих периодов характеризуется специфическими процессами развития половых клеток, состоянием половых желез и организма в целом и требует для своего прохождения определенных условий (табл. 6).

Первый период (а₁) ядерно-плазменных преобразований, или превителлогенез, характеризует половые железы самок во время достижения сроков первого нереста. В половой железе наблюдается развитие половых клеток от оогоний до однослойного фолликула. Протекает при разнообразных условиях существования особей, под влиянием которых может сокращаться или удлиняться, определяя скорость наступления половой зрелости самок. Длится этот период до начала накопления питательных веществ в развивающихся половых клетках, начинающегося в большинстве случаев у

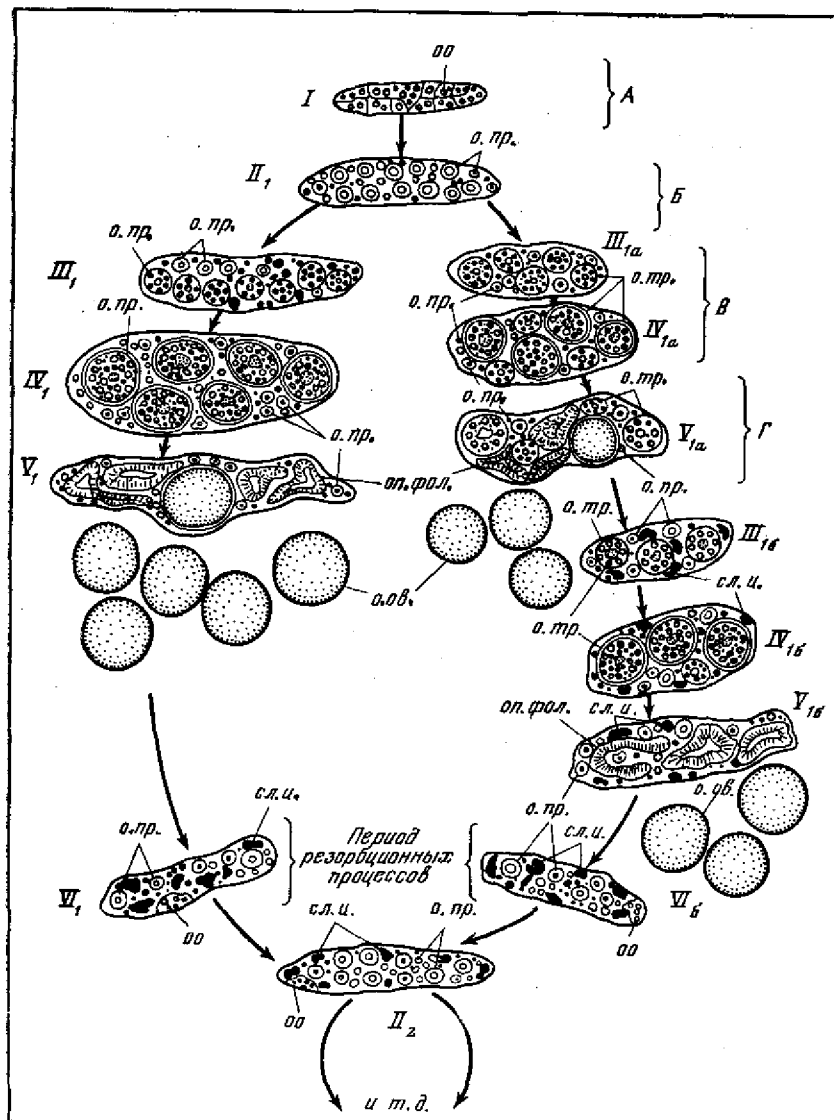


РИС. 20. Особенности развития ооцитов и прохождения половых циклов у видов рыб средних широт с **единовременным** (слева) и **порционным** (справа) типами икротетания

A — оогониаальный период; Б — период протоплазматического (малого) роста ооцитов; В — то же, трофоплазматического (большого) роста ооцитов; Г — то же, овуляции созревших ооцитов

Римские цифры — стадии зрелости яичников; арабские цифры — порядковый номер полового цикла; а, б, ... n — порядковый номер созревающей порции икры; оо — оогонии; о. пр. — ооциты протоплазматического роста; о. тр. — ооциты трофоплазматического роста; о. ов. — ооциты после овуляции; о. фол. — опустевшие волликулы; сл. и. — следы предыдущего икротетания

Таблица 6

Комплекс ооцитов разных фаз зрелости, характерный для отдельных стадий зрелости яичника в течение ежегодно повторяющейся половой цикличности у видов рыб с **единовременным** и **порционным** типом икротетания

Стадия зрелости яичника	Комплекс ооцитов		Примечание
	Виды с единовременным нерестом	Виды с порционным нерестом	
I ₁	A	A	
II ₁	ABC	ABC	
III _{1a}	ABCD	ABCD ^{1,2,3,4,5}	
IV _{1a}	ABCE ¹	ABCD ^{1,2,3,4,5} .E ¹	
V _{1a}	ABCF ¹	ABCD ^{1,2,3,4,5} .F ¹	Выметывание первой генерации или порции икры
VI _{1a}	ABC	ABCD ^{1,2,3,4,5}	Опустевшие фолликулы и единичные ооциты фазы E ₁ и F ₁ в процессе резорбции
II ₂	ABC	ABCD ^{1,2,3,4,5}	
III _{1b}	—	ABCD ^{1,2,3,4,5} .E ²	
IV _{1b}	—	ABCD ^{1,2,3,4,5} .F ²	
V _{1b}	—	—	Выметывание второй порции икры
VI _{1b}	—	ABCD ^{1,2,3}	Резорбция опустевших фолликулов и отдельных невыметанных икринок и т. д. вплоть до выметывания всех («n»-х) порций икры *...
II ₂ ... n	ABC	ABCD ^{1,2,3}	

* Половая цикличность повторяется до прекращения функционирования репродуктивной системы.

особей в момент преобладания весового прироста над линейным при достижении определенного уровня метаболизма, способного обеспечить дальнейшее развитие половых клеток, т. е. трофоплазматический рост ооцитов. Включают I и II₁ стадии зрелости яичника.

Второй период (Б_{1...n}) трофоплазматического роста ооцитов, в течение которого происходит сначала медленное, а затем бурное накопление питательных веществ в развивающихся половых клетках, требует больших энергетических затрат со стороны материнского организма. Для прохождения этого периода необходимы все условия, поддерживающие обмен веществ на соответствующем уровне и интенсивный процесс вителлогенеза (питание, температура воды, поведение производителей и т. д.). Отсутствие необходимых условий для его прохождения приводит к задержке в развитии половых клеток, объединяет III и IV стадии зрелости половых желез и многие фазы зрелости ооцитов.

Третий период ($B_{1...n}$) связан с овуляцией половых клеток. Для его прохождения необходим комплекс видоспецифичных условий (поведение производителей до нереста и во время размножения, достижение пороговых температур для нереста, наличие соответствующего субстрата для выметывания и приклеивания икры и т. д.). При отсутствии даже одного из необходимых для прохождения этого периода экологических факторов овуляции не происходит, а начинается процесс дегенерации половых клеток, приводящий к изменению ритма размножения рыб. Этот период включает V стадию зрелости половых желез и фазы заверщенного трофоплазматического роста и начала периода созревания ооцитов.

Четвертый период ($\Gamma_{1...n}$) — посленерестовые резорбционные процессы, протекающие в половой железе отнерестившихся самок. Длительность этого периода зависит от характера посленерестового нагула и многих условий, которые обеспечивают интенсивный обмен веществ у производителей. Включает посленерестовые стадии зрелости гонад: $VI_1—II_2$ — для видов рыб с синхронным ростом ооцитов и единовременным нерестом; $VI_{1...n}—III_{1...n}$ и $VI_n—II_{2...n}$ — для видов рыб с асинхронным ростом ооцитов и порционным икротетанием; $VI_{1...n}—IV_{1...n}$ и $VI_n—II_{2...n}$ — для видов рыб с перманентным развитием ооцитов и непрерывным икротетанием. Весьма неоднороден и комплекс ооцитов после выметывания самкой отдельных генераций икры у видов рыб с различным типом икротетания.

Пятый период ($A_{2...n}$) — ядерно-плазменные преобразования — превителлогенез — характеризует яичники половозрелых самок в начале каждого последующего полового цикла. Протекает при разнообразных условиях. Замедление ритма размножения связано со значительным удлинением именно этого периода; он несколько похож на период, который наблюдается у неполовозрелых особей, однако в отличие от последнего он, как правило, менее продолжителен, а в половой железе всегда присутствуют следы предыдущего икротетания — конечные фазы резорбции опустевших фолликулов и отдельных неовулировавших ооцитов. Включает стадии зрелости половых желез — $II_{2...n}$ или $II_{2...n}—III_{2...n}$, а ооциты — в фазах зрелости до начала их трофоплазматического роста.

Эти естественные основные периоды в развитии половых клеток дают возможность исследователю проанализировать необходимые условия для их прохождения и тем самым понять пути их изменения в связи с изменением условий существования. Выделенные нами основные периоды в развитии половых клеток согласуются и с некоторыми физиологическими стадиями, которыми Н. С. Строганов [1952, 1962] хотел подкрепить общепроизводственную шестибалльную шкалу для определения степени зрелости половых продуктов у рыб. Характеристика основных периодов в развитии ооцитов в течение полового цикла у видов рыб с единовременным и порционным икротетанием представлена в табл. 7.

Наши многолетние сравнительные морфоэкологические исследования развития половых клеток и прохождения стадий зрелости

Таблица 7

Основные периоды в развитии ооцитов у рыб

Периоды развития	a_1	$B_1, \dots, n$	$V_1, \dots, n$	$\Gamma_1, \dots, n$	$A_2, \dots, n$
Стадия зрелости половых желез (по общепринятой шестибалльной шкале)	$I_1—II_1, \dots, n$	$III_1, \dots, n—IV_1, \dots, n$	$V_1, \dots, n$	$VI_1, \dots, n$	$II_2, \dots, n$
Характеристика процессов, происходящих в половой железе	Оогональный период и период трофоплазматического роста ооцитов — превителлогенез	Трофоплазматический рост ооцитов или медленный и быстрый периоды превителлогенеза	Период овуляции	Резорбционные процессы, протекающие в яичниках отнерестившихся самок	Новая волна оогенеза и трофоплазматического роста ооцитов — превителлогенез
Комплекс необходимых условий	Протекает в условиях, неблагоприятных для жизни. Самка растет и развивается. Половая железа находится в «неактивном» состоянии	Все условия для поддержания обмена веществ на определенном уровне (питание, температура воды и т. д.), в результате чего обеспечивается интенсивный процесс накопления питательных веществ	Комплекс видоспецифичных эколого-сексуальных факторов (нерестовые температуры, субстрат для икротетания, нерестовые игры, наличие самца и т. д.)	Интенсивный нагул и повышенный обмен веществ у особей, связанных со скоростью резорбционных процессов	Завершается при интенсивном нагуле и обмене энергетических ресурсов у самок. При их отсутствии половая железа находится в «неактивном» состоянии

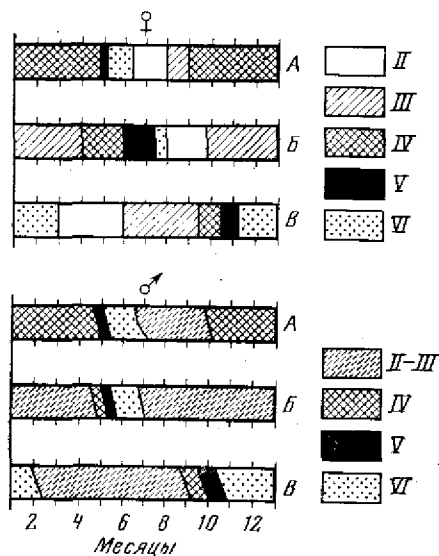


РИС. 21. Сравнение особенностей гаметогенеза и прохождения стадий зрелости гонад (II—VI) в течение ежегодно повторяющегося полового цикла у видов рыб с различным сезонным ходом развития половых клеток

Оогенез: А — самки зимуют с половыми клетками в конечных фазах вителлогенеза; Б — то же, с незрелыми половыми клетками; В — то же, с половыми железами в посленерестовой стадии зрелости гонад.

Сперматогенез: А — самцы зимуют со зрелыми половыми клетками в семенных канальцах; Б — то же, с незрелыми половыми клетками; В — то же, с семенниками в посленерестовой стадии зрелости гонад

гонад в течение всего года у различных видов рыб с ежегодным нерестом показали, что состояние половых желез и степень зрелости половых клеток в календарное время различны у видов рыб с различной экологией размножения. Нам удалось обнаружить существенные различия в длительности и календарных сроках развития половых клеток в течение ежегодно повторяющегося полового цикла. Эти различия связаны в основном с различной интенсивностью и временем прохождения периода интенсивного накопления питательных веществ в яйцеклетках. Так, например, процесс накопления питательных веществ в ооцитах у многих видов рыб с весенне-летним размножением заканчивается к зиме и самки зимуют с половыми клетками в конечных фазах вителлогенеза (щуковые, окуневые, некоторые карповые и др.). У некоторых видов (краснопёрка, пескарь, салака) процесс интенсивного вителлогенеза происходит весной, незадолго до периода размножения. У видов рыб с осенне-зимним нерестом (сиги и другие виды) процесс интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах кратковременен и наблюдается в осеннее время. Подобные изменения обнаружены и в сезонном ходе сперматогенеза. Основные типы развития половых клеток, длительность и календарное время прохождения стадий зрелости гонад у видов рыб внутренних водоемов Советского Союза представлены на рис. 21.

Знание условий каждого периода развития половых клеток и стадий зрелости гонад дает в руки исследователя ключ для регуляции происходящих процессов. Например, зная время интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах, можно получить зрелую икру в разное время. Учитывая особенности неравномерного развития ооцитов, можно получать одно, два или большее число икрометаний и потомство от различного количества выметанных порций икры. Изучив специфику прохождения периода ре-

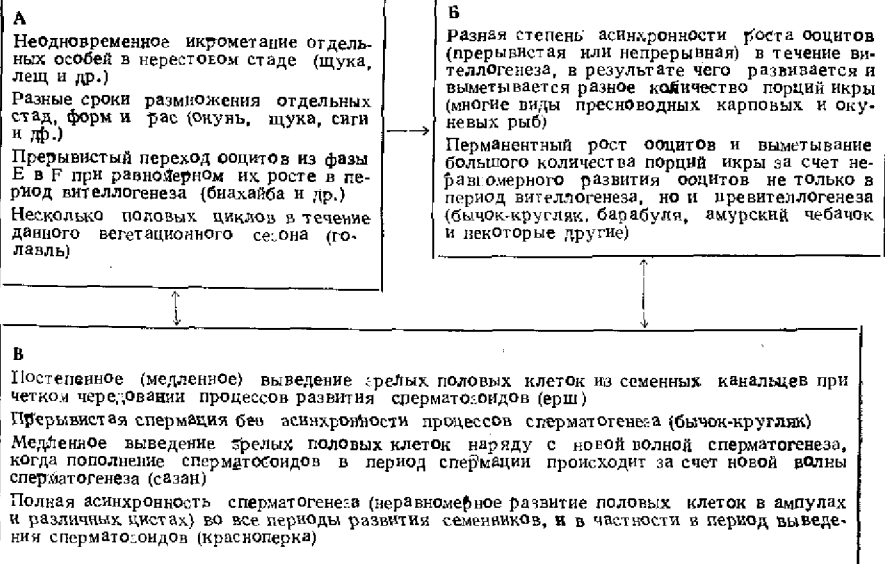
зорбционных процессов, можно не только судить о времени и количестве выметанных порций икры, о первичном или последующих икрометаниях особей, но и изменять длительность полового цикла, замедлять ритм размножения особей, задерживая скорость резорбционных процессов у видов рыб с синхронным ростом ооцитов и единовременным типом икрометания. Многие из этих примеров будут разобраны в главе V и VI.

Наши наблюдения показали, что степень асинхронности развития ооцитов может изменяться. Некоторая неравномерность в росте ооцитов обнаружена у видов рыб и с синхронным ростом половых клеток (судак, сиг и др. виды), но она не ведет к порционности икрометания. Лишь, по-видимому, у некоторых видов рыб (лещ, сырть) наблюдается в разных водоемах и разный характер роста ооцитов (равномерный или неравномерный), и разный тип икрометания (единовременный и порционный). У видов рыб с асинхронным ростом ооцитов (сазан, ерш и мн. др. виды) в разных водоемах и в годы с неодинаковым гидрологическим режимом развивается и выметывается различное количество порций икры. Разная степень асинхронности развития ооцитов и тип икрометания обнаружены у близкородственных видов (бычковые, окуневые, карповые), что указывает на связь биологии отдельных видов, и в частности их размножения, с конкретными экологическими условиями: в межнерестный период — свой комплекс экологических факторов, как правило, наблюдается порционный или непрерывный тип нереста, весеннее или осеннее время размножения — единовременный тип икрометания. Разная степень неравномерности развития ооцитов откладывает отпечаток на характеристику отдельных стадий зрелости половых желез. Многие из них у видов рыб с асинхронным и перманентным ростом ооцитов по набору, комплексу ооцитов в яичнике являются смешанными стадиями, а не однородными, как у видов рыб с синхронным ростом половых клеток. Разная степень асинхронности развития ооцитов сказывается и на изменениях ритма размножения рыб — у видов рыб с синхронным ростом ооцитов они носят более затяжной характер по сравнению с видами с асинхронным развитием половых клеток. У самцов половые клетки выводятся всегда отдельными порциями, но сам нерестовый период может быть кратковременным или продолжительным.

Наблюдения показывают, что, несмотря на такое четкое разделение гаметогенеза на типы по степени асинхронности развития половых клеток, что стоит в связи с особенностями икрометания, а они, в свою очередь, с продолжительностью нерестового периода (у видов рыб с единовременным типом икрометания он, как правило, значительно короче, чем у видов рыб с порционным нерестом), имеются у этих видов весьма различные способы для достижения однозначной адаптации, например изменения длительности нерестового периода. Возможные способы удлинения нерестового периода на примере самок различных видов рыб с син-

хронным и асинхронным ростом ооцитов и самцов с продолжительным нерестовым периодом представлены на схеме:

Различные способы удлинения нерестового периода у самок с синхронным (А) и асинхронным (Б) развитием ооцитов и у самцов (В) видов рыб с продолжительным нерестовым периодом



Таким образом, исследования показали, что, во-первых, специфика развития ооцитов тесно связана с условиями существования производителей и особенностями экологии видов; во-вторых, так же как эмбриональное развитие видов рыб с разной экологией размножения и развитием икры вызывает разнообразные эмбриональные адаптации, так и гаметогенез тесно связан с различными ооадaptациями; в-третьих, для каждого периода в развитии половых клеток и гонад требуются конкретные условия; в-четвертых, в развитии половых клеток наблюдаются различные изменения, связанные с изменением экологии нереста отдельных видов рыб; в-пятых, один и тот же экологический эффект (приспособление) достигается видами рыб с разным характером роста ооцитов различными способами; в-шестых, имеется тесная взаимосвязь между процессами гаметогенеза, характером функционирования половых желез, физиологическим состоянием производителей и скоростью воспроизводства популяций у видов рыб с разной биологией.

ОСОБЕННОСТИ ГАМЕТОГЕНЕЗА ОКУНЕВЫХ (СЕМ. PERCIDAE) И КАРПОВЫХ (СЕМ. CYPRINIDAE) РЫБ

Для выяснения особенностей развития половых клеток, закономерностей прохождения половых циклов и ритма размножения окуневые и карповые виды рыб были весьма удачными группами.

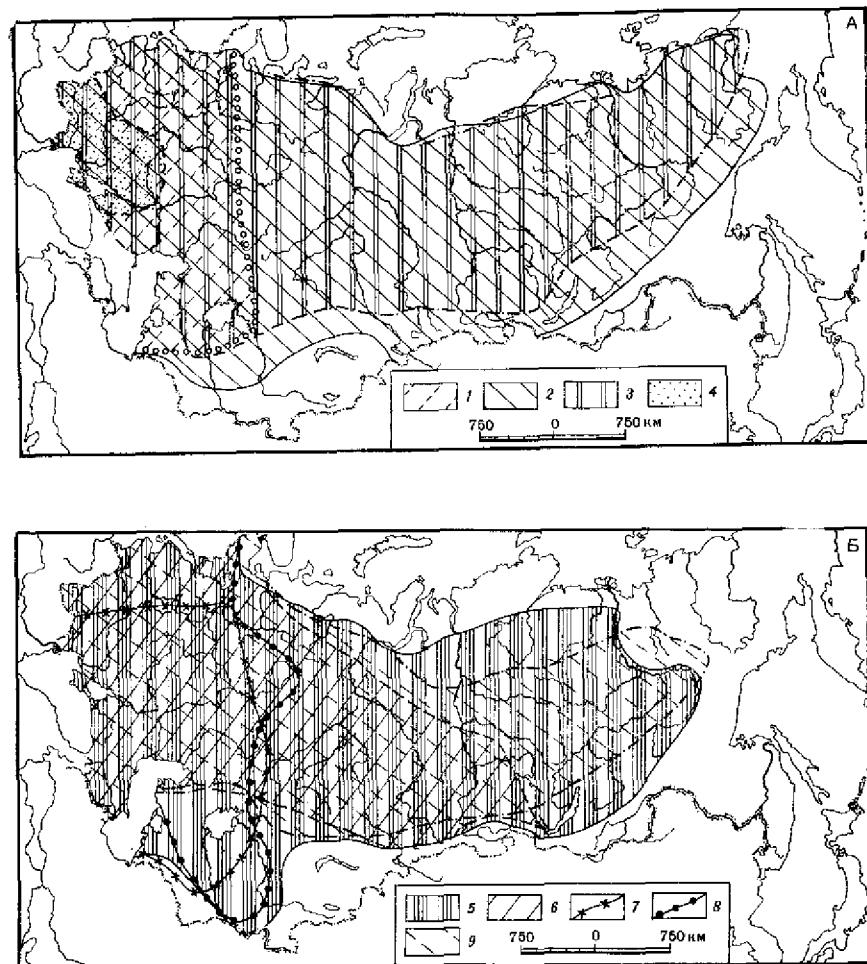


РИС. 22. Распространение окуневых (А) (судак, окунь, ерш, носарь-брючок) и карповых (Б) (плотва, линь, сазан, красноперка, золотой карась) рыб на территории Советского Союза

1 — судак; 2 — окунь; 3 — ерш; 4 — носарь-брючок; 5 — плотва; 6 — линь; 7 — сазан; 8 — красноперка; 9 — золотой карась

Среди этих семейств имеются виды с различной экологией нереста и различным типом икрометания. Многие из пресноводных видов этих семейств имеют определенное хозяйственное значение во внутренних водоемах страны. Если принять во внимание, что многие виды этих семейств имеют обширное распространение (рис. 22, А и Б) и относительно легко могут быть выловлены для исследования в разные сезоны года в различных участках ареала, а также, что биология многих видов рыб довольно хорошо изучена в

результате постоянных ихтиологических исследований, которые регулярно проводятся на многих внутренних водоемах (как естественных, так и реконструированных), то становится понятен наш интерес к проведению сравнительных эколого-морфологических исследований, в изучении особенностей прохождения различных звеньев репродуктивного процесса на представителях именно этих семейств.

Основное внимание при изложении фактических данных будет обращено на особенности оогенеза и овариальных циклов, так как обнаружить закономерности в изменениях длительности прохождения отдельных стадий зрелости в течение полового цикла, нарушения в развитии половых клеток, а также изменения в ритме размножения в связи с различными условиями существования особей гораздо легче при детальном эколого-морфологическом исследовании различных звеньев репродуктивного процесса у самок, а не у самцов. С другой стороны, изменения скорости воспроизводства популяций определяются в основном изменениями в характере функционирования воспроизводительной системы самок. Некоторые вопросы сперматогенеза в работе излагаются, но это является лишь дополнением к анализу закономерностей хода развития яйцеклеток и особенностей функционирования яичников у видов рыб с различной биологией.

Особенности гаметогенеза окуневых рыб (сем. Percidae)

Среди окуневых рыб мы обнаруживали виды с различной биологией размножения. Это и виды, характеризующиеся различными способами выметывания икры, и виды с различным типом икрометания, и виды, которые относятся к разным экологическим группам. Наряду с видами, которые выметывают икру в толщу воды (китайский окунь ауха — *Siniperca chuatsi* (Bas)), есть виды, которые устраивают различного рода «гнезда» на дне водоемов и охраняют выметанную икру. Подобие гнезд с охраной развивающегося потомства мы наблюдали, так же как и большинство других исследователей, у судака. Встречаются виды, разбрасывающие икру по дну водоема, например, ерш, у которого икра менее клейкая, чем у судака, и виды, которые прикрепляют выметанную икру на различную растительность, находящуюся под водой (носарь). В некоторых случаях икра выметывается в виде единой, компактной кладки, которая прикрепляется к растениям, ветвям кустарников и деревьев или к любым другим предметам, находящимся в воде в период икрометания (окунь). Некоторые виды вынашивают оплодотворенную икру в ротовой полости. Среди морских окуневидных встречаются виды с различными формами гермафродитизма. Например, у некоторых видов мужская и женская половые железы развиваются одновременно и имеет место самооплодотворение (сем. Serranidae). Некоторые данные о месте, времени, осо-

Таблица 8

Некоторые данные о характере икрометания наших пресноводных окуневых рыб

Семейство	Вид	Характер икрометания		Время и специфика нереста	Примечание
		горизонтное	единичное		
Centrarchidae—ушастые окуни	<i>Micropterus salmoides</i> (Lac.) — большеротый черный окунь	—	+	Устраивает на дне «гнездо» в мае-июне	Акклиматизирован в озерах Абрау и Лиманчик. В последние годы разводится под Москвой
Serranidae—морские, или каменные, окуни Percidae — окуневые Род <i>Luciferca</i> — судак	<i>Siniperca chuatsi</i> (Bas) — китайский окунь ауха	+	—	Положил, нерестится с начала июня и до августа	Бассейн Амура [Потапова, 1953]
	<i>L. luciferca</i> (L.) — обыкновенный судак	—	+	Икра ленточная, откладывается в устье на дне «гнездо» в конце апреля—начале мая	Дельта Волги [Кошелев, 1958]
	<i>L. marina</i> Cuv. — морской судак	—	+	По-видимому, строит гнездо, нерестится в те же сроки, что и обыкновенный судак	[Чугунова, 1932, 1947; Чугунова, Етерман, 1932]
Род <i>Percia</i> — окуни	<i>L. volgensis</i> (Glem) — берш	?	+	Нерестится в апреле-мае	—
	<i>P. fluviatilis</i> L. — обыкновенный окунь	—	+	Икра выметывается в виде «чулка». Нерестится ранней весной вскоре после вскрытия водоема от льда	Кошелев [1960а, б]
Род <i>Acerina</i> — ерши	<i>P. schrenkii</i> Kessl. — балхашский окунь	—	+	Кладка икры представляет небольшие ступки, отложенные на грунт, разбивается волнами на отдельные икринки. Сроки нереста с конца марта до середины — конца апреля	Жадин [1948]
	<i>A. acerina</i> (L.) — обыкновенный ерш	+	—	Рассеивает икру поочередно по дну на глубине 2—5 м. В подмосковных водоемах нерестится в мае-июне	Кошелев [1960]
	<i>A. acerina</i> (Guld) — барчок-носарь	—	+	Фитофил, нерест в конце апреля—начале мая	Кошелев [1959]
Род <i>Aspiropterus</i> — чопы Род <i>Percarina</i> — перкарпы	<i>A. schraetseri</i> (Linne) — полосатый ерш	?	+	?	Бассейн Дуная
	<i>A. zingel</i> (Linne) — чоп	?	+	Нерестится в середине мая	Днестр
	<i>P. demidoffi</i> Nordm. — перкарпа	+	—	Икра донная, ленточная. Нерест с июня по август	В Азовском море и в низовьях рек

бенностях нереста и типа икрометания окуневых рыб во внутренних водоемах представлены в табл. 8.

Биология многих пресноводных видов окуневых рыб, и в том числе их размножение, довольно хорошо исследована, так как изучение началось почти сто лет тому назад. Уже в работах Брокка [Brock, 1878] наряду с подробным описанием строения яичников костистых рыб и их классификацией приводятся некоторые особенности развития ооцитов и отрывочные сведения об изменениях яичников окуня в течение года. Более подробные исследования о годичных изменениях в развитии яйцеклеток и сезонном ходе полового цикла у окуня были осуществлены В. А. Мейеном в 1927 г. Его исследования, посвященные выяснению особенностей сезонного хода гаметогенеза и специфике прохождения стадий зрелости яичников у окуневых (окунь) и карповых рыб (плотва), не утратили определенного значения и в настоящее время. Однако, несмотря на оригинальность работ В. А. Мейена, многие вопросы развития половых клеток и особенности прохождения и изменения половых циклов, даже у самок окуня, остались невыясненными. Это относится и к начальному периоду развития половых клеток, и к анализу образования своеобразной кладки икры, и к периоду резорбционных процессов в яичниках отнерестовавших самок, и к ритму размножения. VI — посленерестовая — стадия зрелости гонад полностью выпала из поля зрения не только В. А. Мейена, но и последующих исследователей [Казанский, 1949; Трусов, 1949; и др.]. Предыдущие исследователи сравнивали в основном ход развития половых клеток у различных видов рыб, не выясняя изменения ритма размножения отдельных видов рыб в связи с различными условиями существования своеобразных экологических форм и популяций. В 30-е годы начинают детально изучаться особенности сперматогенеза у отдельных пресноводных видов рыб, и в том числе у окуня [Кулаев, 1927, 1928, 1939, 1944]. В последнее время исследованиям сперматогенеза некоторых окуневых рыб (окунь, ерш, судак) была посвящена серия работ Н. А. Буцкой [1955, 1957, 1959, 1975], а также работы А. Ф. Турдакова [1972], Л. С. Овен [1978], Н. В. Беловой [1978, 1981] и др.

В 1968 г. появилась работа канадских исследователей, в которой приводятся сведения о ходе полового цикла у речного окуня в водоемах, расположенных в районе Монреаля [Malservisi, Magnin, 1968]. В работе подробно рассматриваются особенности развития ооцитов у окуня в течение круглого года, приводится генезис яйцевых оболочек, дается характеристика отдельных стадий зрелости гонад и продолжительность их в течение ежегодно повторяющегося полового цикла. Обстоятельное изучение гаметогенеза и динамики стадий зрелости гонад в течение половых циклов у донского судака в сравнении с особенностями отдельных моментов полового цикла у судака в других водоемах проведено В. З. Трусовым [1947, 1949]. В результате сравнительного изучения гаметогенеза и овариальных циклов у судака в различных водоемах автор выделяет из общепринятой шестибалльной шкалы

ряд подстадий и приходит к выводу о необходимости вскрывать особенности оогенеза у пресноводных рыб для каждого вида в отдельности и конкретно для определенного водоема, в котором данный вид обитает. В. З. Трусов справедливо отмечает, что у каждого вида, населяющего водоемы в различных участках ареала, могут наблюдаться существенные отклонения в скорости и характере роста ооцитов, а также в сезонном ходе развития половых желез. Наши исследования полностью подтвердили справедливость этого предположения.

Макроскопическое изучение половых желез у различных пресноводных окуневых рыб показало, что яйценесущие пластинки расположены параллельно продольной оси яичника. Края яйценесущих пластинок обращены к центральной части яичника, к так называемой центральной полости. Семенники по расположению семенных канальцев и выводному протоку относятся к радиальному или перкоидному типу строения гонад. При сравнении особенностей строения половых желез пресноводных окуневых рыб (окунь, ерш, судак, бирючок) видно, что они имеют много общего [Кошелев, 1963а, б, в]. При анализе гистологических продольных срезов через всю половую железу этих видов рыб можно видеть и четкое расположение яйценесущих пластинок, и расположение центральной полости, а также своеобразное расположение ооцитов в яйценосных пластинках — весьма разнообразное у самок ерша, более равномерное у самок судака и очень специфичное и определенное в яичниках самок окуня. Никакой закономерности в расположении ооцитов генерации текущего года (менее развитых — к оболочке яйценесущих пластинок, а более зрелых ооцитов — к перегородке яйценесущих пластинок, где расположены кровеносные сосуды) нами не обнаружено. Асинхронность в развитии ооцитов у ерша характерна для всех участков яйценесущей пластинки, а у окуня процесс накопления питательных веществ в очередной генерации половых клеток наступает у ооцитов, расположенных по краям яйценосных пластинок, а не в их центре, где располагаются кровеносные сосуды. Это не соответствует данным В. А. Мейена [1940а, б] и А. В. Морозова [1951], которые пытаются объяснить некоторую асинхронность в развитии ооцитов (в частности, у окуня) разным расположением половых клеток по отношению к кровеносным сосудам.

Особенности развития половых клеток у окуня со строго фронтальным ростом ооцитов и единовременным типом икрометания связаны с развитием и выметыванием своеобразной и единой кладки икры, в которую объединены созревающие ооциты, в отличие от многих других видов рыб. Период же овуляции весьма кратковременен. Весь нерестовый период, в котором участвуют все половозрелые особи нерестовой части популяции, также непродолжителен. Именно в это время наблюдается выведение из яичника одновременно всей сформированной в половой железе ажурной кладки икры. После икрометания у самок окуня никогда не остается в половой железе, как это наблюдается у всех других видов рыб, ос-

таточных икринок. В яичнике отнерестовавших самок присутствуют ооциты протоплазматического роста, дающие генерацию яйцеклеток на следующий год, и опустевшие фолликулы, которые в дальнейшем рассасываются. Поэтому все резорбционные процессы, которые мы наблюдаем в яичниках отнерестовавших самок окуня, относятся к резорбции, рассасыванию опустевших фолликулов, а не к ооцитам различных фаз зрелости, как это наблюдалось нами у большинства других видов рыб, и в том числе у представителей окуневых.

Таким образом, для решения многих вопросов в области выяснения закономерностей развития половых клеток в течение полового цикла окунь оказался очень удачным объектом. Крайне синхронный рост ооцитов, связанный с четким переходом одной стадии зрелости половых желез в другую, можно было легко связать с отдельными периодами жизни окуня в водоеме (нерест, нагул, зимовка и т. д.). Можно было не только связать особенности развития ооцитов с условиями существования особей, но и выяснить необходимые условия для прохождения каждой стадии зрелости половых желез. Детальный анализ развития половых клеток помог также разобраться в запутанном в ихтиологической литературе вопросе об образовании своеобразной кладки икры у окуня [Коновалова, 1952, 1956; Садов, 1963; и др.]. Выяснение же резорбционных процессов в течение VI стадии зрелости гонад и нахождение следов икротетания в течение всего последующего полового цикла дали нам в руки надежный способ разграничения пополнения (рекрутов) от остатка (производителей), что особенно было важно для видов рыб, у которых нет нерестовых отметок на чешуе. На основании длительности резорбционного процесса мы смогли обнаружить различный ритм размножения самок, принадлежащих к разным экологическим формам (прибрежная и пелагическая).

Рассмотрены также особенности строения половых желез непосредственно после периода размножения и выметывания особями окуня единой кладки икры в виде ажурного чулка. На основании наблюдений за временем и характером нереста окуня в различных водоемах, а также многолетних наблюдений, проведенных в одном и том же водоеме в течение ряда лет, было показано, что нерест окуня начинается в большинстве случаев с середины или с конца апреля и заканчивается этот кратковременный нерестовый период, как правило, в первой декаде мая (табл. 9). Лишь в некоторых водоемах он длится до конца мая, что связано, по-видимому, с некоторой задержкой периода овуляции у отдельных самок окуня, и это приводит к некоторому увеличению продолжительности всего нерестового периода в данном водоеме. Интенсивное же икротетание протекает в течение всего нескольких дней. Как показали многолетние наблюдения, проведенные на одном из водоемов средних широт — оз. Глубоком, длительность нерестового периода у окуня колеблется от 3 до 9 дней, в среднем продолжительность нереста 4—5 дней. Икротетание происходит вблизи

Таблица 9

Сроки нереста окуня в различных водоемах

Водоем	Год	Срок икротетания			Продолжительность нереста, дни	Автор
		начало	разгар	конец		
Пяловское водохранилище	1949	26.IV	28.IV	8—9.V	12—13	Мягкая [1951]
Яхромское водохранилище	1950	26.IV	4—20.V	25.V	29	Мейснер, Прохорова [1955]
То же	1951	24.IV	4—5.V	25.V	31	Коновалова [1955]
То же	1952	23.IV	5—6.V	—	—	»
Рыбинское водохранилище	1951	27.IV	—	29.IV	3	Захарова [1955]
То же	1952	4.V	—	13—18.V	9—12	»
Акуловское водохранилище	1958	10.V	14—15.V	—	Не больше 10 дней	Славовская, Григораш [1963]
То же	1959	13.V	—	—	—	»
Волга в р-не Чебоксар	1940	8.V	—	10.V	2	Дрягин, Муратова [1948]
Оз. Идмень	1937	19.IV	—	26.IV	7	Дрягин [1949б]
То же	1938	25.IV	—	6.V	11	»
Оз. Глубокое	1958	11.V	15—16.V	18—19.V	7—8	Кочелев [1963а]
То же	1959	2.V	—	6.V	4	»
Борисовский пруд	1926	6.V	—	9.V	3	Никитинский [1928]
То же	1927	2.V	—	6.V	4	»
Р. Кама у Оханска	1947*	3.V	5.V	25.V	—	Толчанов [1952]
То же	1948	5.V	10—11.V	21.V	—	»
То же	1949	8.V	9—10.V	—	—	»

* Массовый нерест проходил за 2—3 дня, но у отдельных особей удлиняется нерест до 15—20 дней.

затопленных деревьев, кустарников, коряг, на которые подвешивается кладка икры. В связи с этим непосредственно наблюдать за нерестом, поведением производителей и характером выметывания икры во время размножения окуня в различных водоемах было невозможно. Сроки нереста (начало, разгар, конец) окуня определялись на основании анализа контрольных уловов в местах размножения окуня и по присутствию кладок икры, которые были обнаружены на нерестилищах. Некоторое расхождение в сроках и продолжительности нереста окуня в различных водоемах связано, как нам представляется, с неточностью определения сроков икрометания окуня в водоемах. Обычно сроки нереста приводятся на основании косвенных данных о сроках икрометания данного вида (время подхода особей к местам размножения, присутствие в уловах самок и самцов с половыми железами в V стадии зрелости и т. д.), а не на основании изучения и наблюдения на самих нерестилищах, не на анализе всей нерестовой части популяции в преднерестовый, нерестовый и посленерестовый периоды, и не только при макроскопическом, но и гистологическом анализе половых желез у производителей. В связи с этим и появились неточности в определении длительности размножения окуня в некоторых водоемах, которые приводятся рядом авторов. При этом, к сожалению, данные о сроках нереста других видов рыб порой также даются на основании не непосредственных наблюдений за нерестом, а базируются на различных косвенных данных. Поэтому бывает зачастую трудно судить об истинных сроках нереста некоторых пресноводных видов рыб в водоемах разных широт.

Нерест окуня в оз. Глубоком начинается в отдельные годы через 7—14 дней (в среднем 10 дней) после освобождения озера ото льда (табл. 10) при температуре поверхностного слоя воды около 8°. По нашим наблюдениям, начало нереста и его продолжительность зависят не только от температуры воды, но и от скорости перехода половых желез окуня в нерестовое состояние, т. е. перехода гонад из IV в V стадию зрелости, когда наблюдается выведение единой кладки икры из яичника. Как правило, в годы с ранней, но затяжной весной нерест окуня в озере происходит позднее и икрометание длится в течение более продолжительного времени, чем в годы с поздней, но дружной весной, когда нерест окуня наблюдается раньше. Нерест в такие годы бывает более дружным и происходит в течение всего 3—4 дней.

Регулярные, ежемесячные сборы материала и его биологический анализ, и в том числе макроскопическое изучение половых желез у особей разного возраста в разные периоды полового цикла, показывают, что половые железы претерпевают изменения и в своих размерах, и в строении, и в окраске, на основании чего можно довольно легко определять ту или иную стадию зрелости яичника (рис. 23). На рисунке гонады самок окуня в разные периоды полового цикла можно отчетливо разграничить, например, V стадию зрелости (рис. 23, В) от других по характерному выходу «чужка» из яичника, а другие стадии — и по размеру, и по

Таблица 10
Сроки нереста окуня в оз. Глубоком [Щербаков, 1967]

Год	Дата вскрытия озера	Начало и конец нереста	Продолжительность, дни	Время от момента вскрытия озера до начала нереста, дни
1948	20.IV	2—5.V	4	11
1949	30.IV	9—14.V	6	8
1950	20.IV	28—30.IV	3	7
1951	15.IV	30.IV—2.V	4	14
1953	19.IV	4—7.V	4	14
1956	3.V	15—19.V	5	11
1957	26.IV	4—8.V	5	7
1958	2.V	11—19.V	9	8
1959	19.IV	2—6.V	5	12
Среднее	23.IV	5—9.V	5	Около 10

цвету гонад. Однако макроскопическое описание изменения гонад в течение полового цикла — это лишь поверхностное и самое первое знакомство с яичниками рыб в течение полового цикла. Чтобы разобраться в особенностях протекающих процессов в половых железах самок в разные периоды полового цикла, необходимо было более детально выяснить особенности развития половых клеток и состояния яичника, уже применяя гистологические методы изучения гонад у особей в разные периоды их жизни.

После выведения из яичника икры, уже сформированной в виде единой ажурной кладки (рис. 23, В), половые железы переходят в посленерестовую (VI) стадию зрелости гонад. В это время в половой железе протекают интенсивные восстановительные процессы, связанные с рассасыванием опустевших фолликулов, сокращением значительно вытянутых и гипертрофированных яйценесущих пластинок. После этого половая железа переходит в исходное состояние, которое наблюдается перед каждым последующим половым циклом (II_н стадия зрелости гонад). Динамика в строении половых желез у самок окуня в течение всего посленерестового периода представлена серией микрофотографий (рис. 24). Сразу же после нереста в яичнике видны еще не слипшиеся опустевшие фолликулы (рис. 24, А). Затем происходит деформация опустевшего фолликула, его зарастание, заполнение его полости клетками фолликулярного эпителия. В это время создается впечатление, что это рассасывается фолликулярный мешочек, как это и наблюдается у всех других видов рыб (рис. 24, Б).

Непосредственно после завершения периода размножения у самок и самцов окуня наблюдается типичная посленерестовая, VI стадия зрелости половых желез. На гистологических срезах яичника в это время видны тонкие и вытянутые в длину яйценесущие

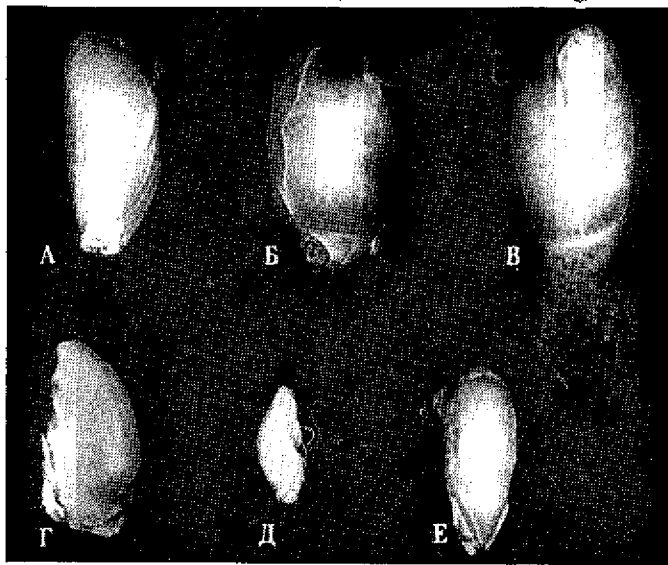


РИС. 23. Половые железы самок окуня в различных стадиях зрелости

А — преднерестовый период (стадия зрелости IV Б); Б и В — нерестовый период (В — подстадия V А, В — подстадия V Б, на которой отчетливо видна выходящая из яичника кладка икры); Г — посленерестовый период (Г — переходная стадия VI—II; Д — II стадия зрелости; Е — стадия III — начало трофоплазматического роста ооцитов)

пластинки, обращенные свободным концом к каудальному отделу яичника. По краям яйценесущих пластинок в большом количестве расположены остатки от только что опустевших фолликулов, из которых освободилась вся единая ажурная кладка, а также остатки, разбросанные по всей поверхности яйценесущих пластинок в виде разобщенных друг с другом отдельных групп ооцитов протоплазматического роста, старшая генерация которых находится в фазе однослойного фолликула. Это ооциты, которые в процессе развития дадут новую генерацию икринок на следующий год. Если анализ морфологических картин резорбционного процесса и, в частности, ооцитов, близких к зрелости, был осуществлен некоторыми исследователями [Казанский, 1956; Чепурнова, 1964; Фалеева, 1967; и др.], то выяснения особенностей изменения опустевшего фолликула в процессе рассасывания до настоящего времени не проводилось.

Однако процессы, связанные с морфсфункциональной деятельностью фолликулярного эпителия, велики и разнообразны. Это и участие фолликулярного эпителия в процессах накопления питательных веществ в ооцитах, это и его определенная роль в процессе овуляции, а также в процессах резорбции по какой-либо причине не овулированных ооцитов. Как показали наши исследования, конечные фазы резорбции опустевшего фолликула могут служить

надежным критерием для разграничения пополнения и остатка, а также для выяснения того или иного ритма размножения особей.

Полифункциональность фолликулярного эпителия видна при сравнении различных процессов: начало овуляции (рис. 26, З), развитие ооцитов (рис. 25, Е и Ж) и резорбции опустевшего фолликула (см. рис. 66). Последовательные картины изменения опустевшего фолликула в посленерестовый период и в течение всего последующего полового цикла представлены на рис. 24, А и Б и рис. 66. Только что опустевший, еще не слипшийся фолликул состоит из трех слоев: внутреннего — фолликулярный эпителий, промежуточного — мембрана, наружного — сосудистый слой. В процессе резорбции клетки фолликулярного эпителия заполняют полость опустевшего фолликула, происходит его деформация, и в конце резорбции мы обнаруживаем сжатые комочки мембраны, окруженные тонким сосудистым слоем. Эти конечные фазы резорбции иногда имеют небольшую полость, иногда нет, в некоторых случаях она заполнена клетками. Как показали наблюдения, у окуня новая волна оогенеза, развитие половых клеток последующего полового цикла начинаются только после завершения резорбционных процессов в половой железе отнерестовавших самок. Детальное выяснение картин резорбции в течение всего полового цикла дало нам возможность сделать следующее заключение, что следы резорбционных процессов в виде конечных фаз резорбции опустевшего фолликула сохраняются на всех последующих стадиях зрелости гонад (см. рис. 66). Это дало нам надежный способ разграничить пополнение самок в период достижения сроков первого нереста (II₁ стадия зрелости гонад) от остатка (производителей с яичниками во II₂..._н стадии зрелости половых желез). Исследования по выяснению скорости развития половых желез у прибрежной (медленнорастущей) и пелагической (быстрорастущей) форм окуня [Кошелев, 1968], задержки в развитии половых клеток, приводящие к пропуску нерестового периода, связаны с замедлением резорбционных процессов и запаздыванием в текущем году периода интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах. После окончания посленерестовых резорбционных процессов половые железы окуня переходят во II₂..._н стадию зрелости гонад. Каждый последующий половой цикл начинается с исходного состояния половой железы, которая характеризуется определенным комплексом ооцитов, старшая генерация которых находится в фазе однослойного фолликула (II₂..._н стадия зрелости гонад). Однако скорость развития половых клеток протоплазматического роста в периоде прерителлогенеза у особей до наступления сроков первого икротетания (стадия II₁) значительно медленнее по сравнению с темпом развития ооцитов этих же фаз зрелости в течение ежегодно повторяющихся последующих половых циклов. Это, очевидно, связано с физиологическим состоянием особей, с характером и уровнем их метаболизма. Поэтому у молодых особей половая железа может длительное время находиться в «неактивном» состоянии, а у взрослых производителей она функционирует в опре-

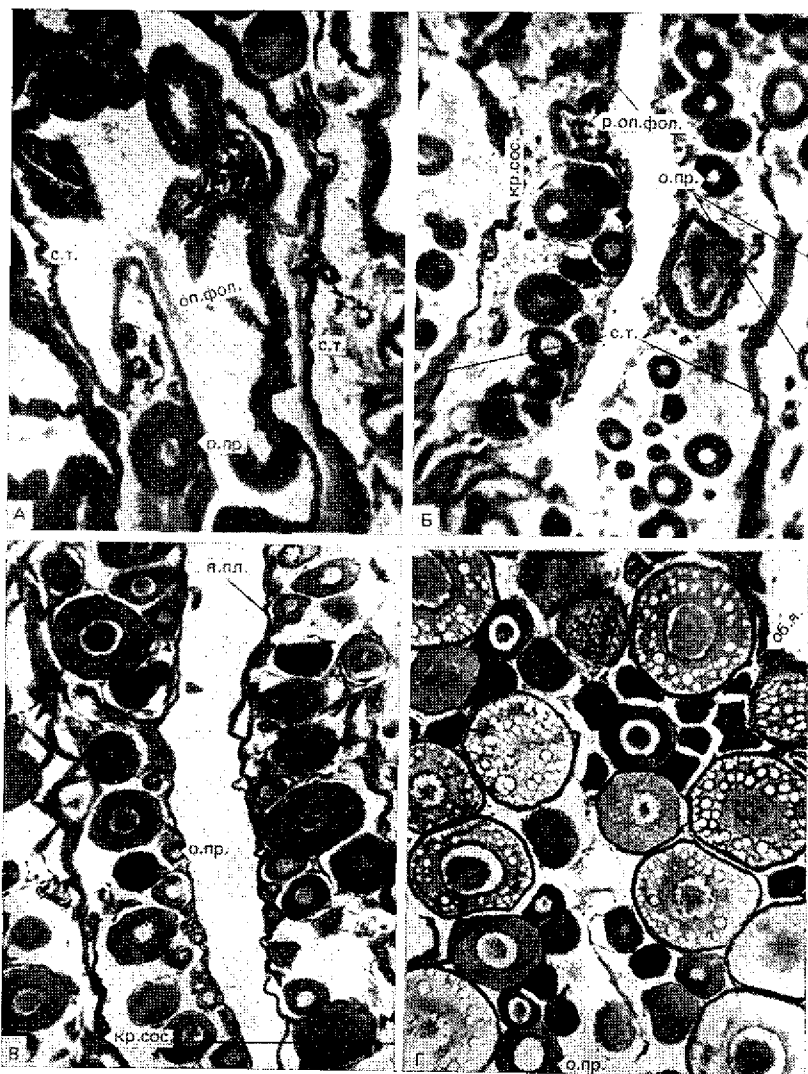


РИС. 24. Сравнение особенностей строения половых желез у самок окуня в течение всего посленерестового периода

А — тотчас после выметывания икры; Б — начало переходной стадии VI—II; В — резорбционные процессы завершены, яичник в подстадии бурного оогенеза; Г — подстадия начала быстрого роста ооцитов (ок 7, об 8)
Условные обозначения для рис 24—42, 54—56, 58, 61—69

оо — оогонии;
о. пр. — ооциты протоплазматического роста;
о. тр. — ооциты трофоплазматического роста;
о. д. р. — ооциты дефинитивного размера;
о. ов. — овулировавшие ооциты;
р. о. — резорбция ооцитов;
о. оп. фол. — резорбция опустевшего фолликула;
оп. фол. — опустевшие фолликулы;
сл. н. — следы прошедшего нереста;

деленном ритме: как правило, половой цикл протекает в течение одного года. II₂... стадия зрелости половых желез у окуня длится в течение двух с половиной месяцев. Эта стадия зрелости яичника начинается с середины июня и заканчивается в начале сентября. Несмотря на относительно короткий промежуток времени, в течение которого проходит данная стадия зрелости гонад при повторных половых циклах, в отличие от продолжительной II₁ стадии зрелости яичников у молодых, неполовозрелых самок, мы смогли выделить в течение этой стадии зрелости ряд подстадий, которые характеризуются определенными процессами в половой железе и состоянием ооцитов [Кошелев, 1963]. Нами обнаружена подстадия относительного покоя (II А) с ооцитами в фазе однослойного фолликула, равномерно расположенными в яйцесущих пластинках; подстадия новой волны оогенеза (II Б) может быть охарактеризована не только ростом новой волны оогенеза — ооцитов следующей генерации икры, но и появлением новых половых клеток — оогоний; наконец, подстадия с начальными фазами вакуолизации ооцитов (II В), когда в отдельных ооцитах появляется 1—2 ряда вакуолей. В это время можно отметить некоторую асинхронность в развитии ооцитов, связанную с разнообразием в фазах развития ооцитов, вступивших в трофоплазматический рост и находящихся в периоде превителлогенеза. Эта неравномерность развития в течение третьей стадии зрелости половых желез сглаживается, и все ооциты генерации текущего года в дальнейшем развиваются синхронно. О важности данного периода протоплазматического роста ооцитов, периода ядерно-цитоплазматических преобразований в половых клетках, необходимых для наступления процессов накопления питательных веществ в развивающихся яйцеклетках, указывалось в ряде работ Г. М. Персовым [1966а, б, 1968, 1969]. Детальный анализ оогенеза, начиная от первичных половых клеток до наступления сроков первого икрометания, дал возможность Г. М. Персову выделить ряд ступеней развития половых клеток в течение превителлогенеза. Мы также обращали внимание на важность этого периода в развитии ооцитов, о чем указывали в работах [Кошелев, 1961а, б, 1963а, б, 1965а, б, 1966, 1968]. Однако, отмечая фундаментальность и важность проделанных нами исследований по выяснению особенностей и специфики оогенеза у различных представителей окуневых рыб, Г. М. Персов сожалеет, что в нашей работе [Кошелев, 1963а, б] периодизации ооцитов прото-

об. я. — оболочка яичника;
я. пл. — яйцесущие пластинки;
кр. сос. — кровеносные сосуды;
лют. кл. — группы клеток с липонными включениями;
яд. — ядро;
ядр. — ядрышки;
ж. з. — желточные зерна;
ж. в. — жировые включения (вакуоли);
кор. а. — кортикальные альвеолы;

сос. об. — сосудистая оболочка;
мем. — промежуточный слой (мембрана);
фол. эп. — фолликулярный эпителий;
рад. об. — радиальная оболочка;
студ. об. — студенистая оболочка;
ж. — желток;
фоль. об. — фолликулярная оболочка;
с. т. — соединительнотканый тяж;
кл. сл. — клейкий слой

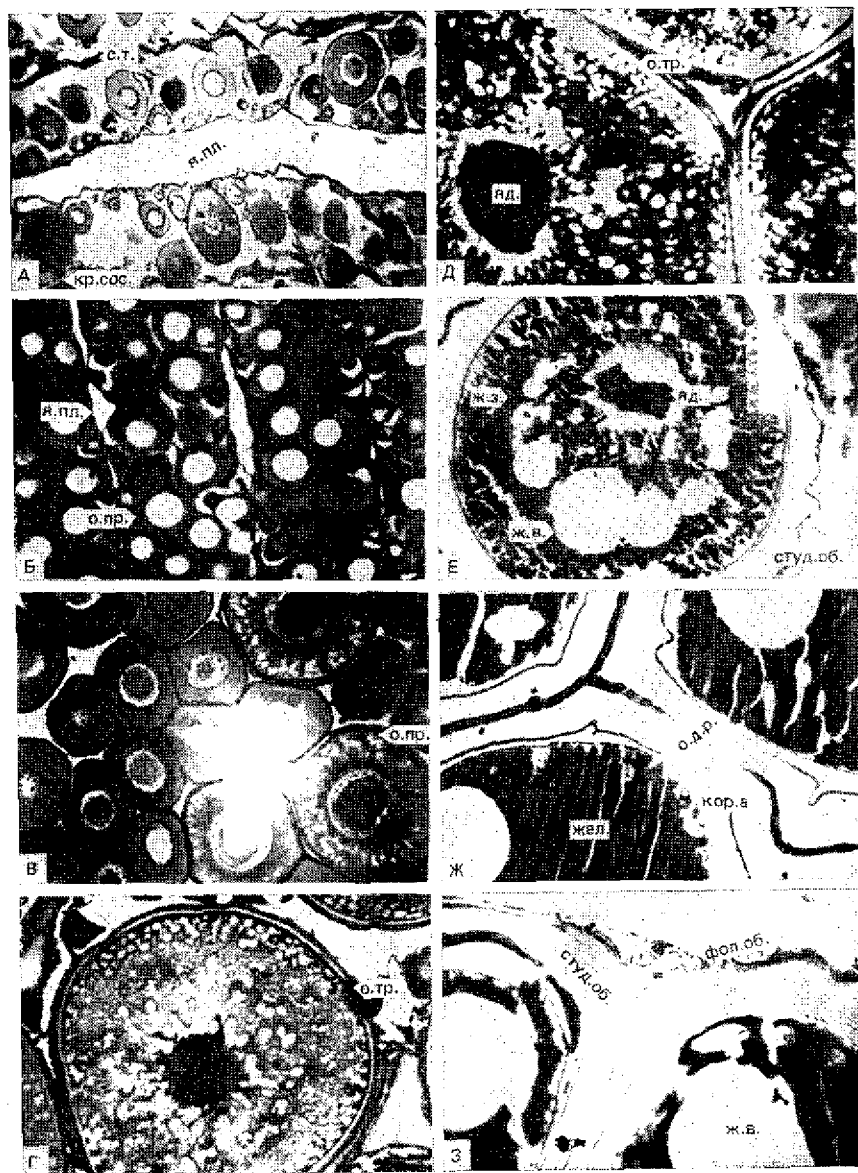


РИС. 25. Особенности развития ооцитов в яичниках окуня на разных стадиях зрелости половых желез

А — стадия бурного оогенеза (II Б); Б — комплекс ооцитов, характерный для II стадии зрелости половых желез; В — окончание II стадии зрелости гонад (II В); Г — период вителлогенеза и неинтенсивного вителлогенеза (III); Д — подстадия начала интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах (IV А); Е — конечные фазы накопления питательных веществ в ооцитах (IV). Начинается процесс слияния жира в более крупные капли; Ж — 3 — строение ооцитов перед овуляцией — отделения единой кладки икры от яйцесущих пластинок (VA). Образовалась одна жировая капля, желток в виде однородной массы, особенно четко видны кортикальные альвеолы

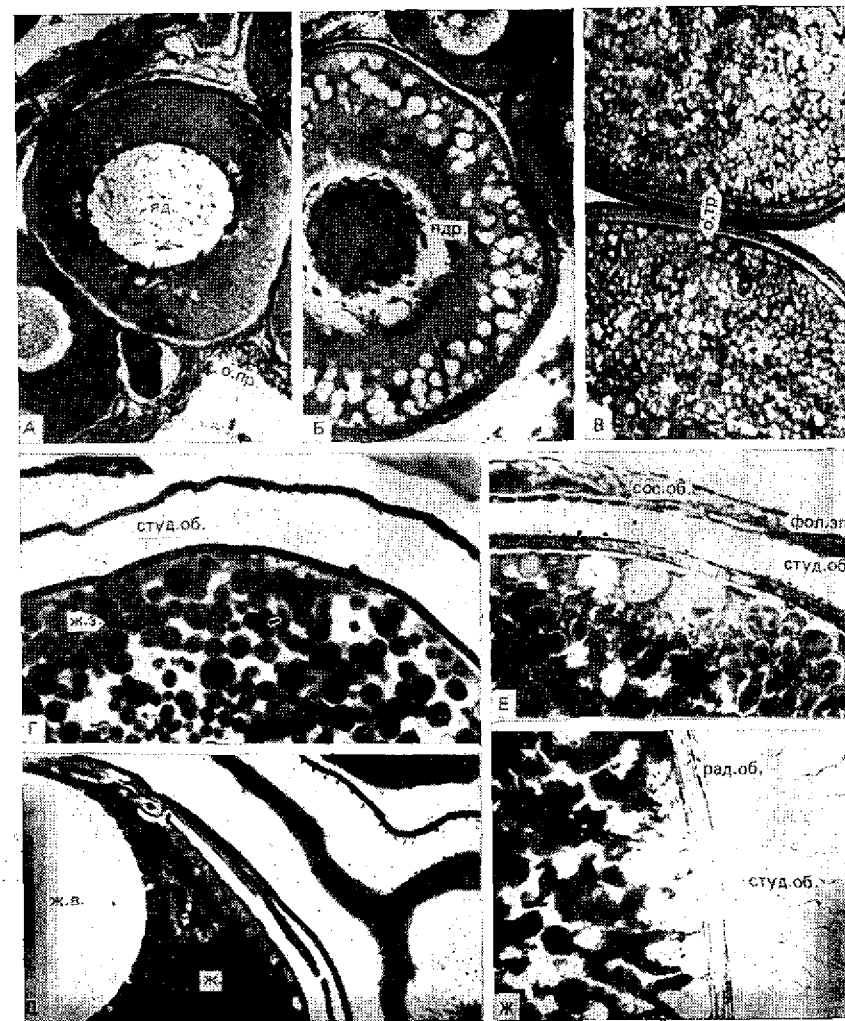


РИС. 26. Генезис яйцевых оболочек у ооцитов различных фаз зрелости

А — фаза однослойного фолликула; Б — фаза начала вакуолизации; В — ооцит в начале интенсивного вителлогенеза; Г — фаза окончания трофоплазматического роста ооцита; Д — фаза перед овуляцией кладки икры; Е — Ж — фаза интенсивного накопления питательных веществ в ооците (Е — малое и Ж — большое увеличение). Хорошо виден процесс образования сложных оболочек в яйцесетках окуня

плазматического роста уделено скромное место [Персов, 1966а, с. 38]. Следует напомнить, о чем уже указывалось выше, что у неполовозрелых рыб вторая стадия (II₁) зрелости длится в течение продолжительного времени (несколько лет), в течение этого времени можно детально проанализировать все изменения, которые происходят в ооцитах в течение протоплазматического периода

их развития. У особей, размножающихся уже не первый раз в жизни, вторая стадия ($II_2 \dots n$) кратковременна (у окуня, например, длится всего 2—3 месяца). Поэтому разграничение этой стадии на ряд подстадий и нахождение определенных ступеней развития половых клеток за относительно короткий промежуток времени сделать довольно трудно. Это трудно осуществить еще и в связи с тем, что генерация ооцитов, которая предназначена для выметывания в следующем году уже в течение года (не менее), находится в яйценесущих пластинках наряду с ооцитами, которые развиваются и будут выметаны в последующий нерестовый сезон. Поэтому последовательность развития половых клеток, их разграничение по ступеням развития осложняются некоторым неравномерным развитием ооцитов в период превителлогенеза и довольно быстрым переходом ооцитов протоплазматического роста в следующий период — период накопления питательных веществ в половых клетках, что связано уже с четким и ритмичным (ежегодным) функционированием половых желез у самок окуня после первого чкрометания.

В начале осени при понижении температуры воды в водоеме в ооцитах начинают накапливаться питательные вещества, т. е. наступает период их трофоплазматического роста. В это время яичники окуня переходят из II в III стадию зрелости половых желез. Третья стадия сравнительно короткая и характеризуется значительным увеличением объема и веса яичников. Половые железы приобретают бледно-желтую окраску. Данная стадия зрелости длится приблизительно 45—60 дней — с начала сентября до конца октября. В это время ооциты увеличиваются в размерах и находятся в различных фазах вакуолизации, вплоть до начальных фаз отложения желтка. Первые зерна желтка, желточные вакуоли появляются с одной стороны ооцита, как правило обращенной внутрь яичника, у ооцитов, расположенных на периферийных участках яйценесущих пластинок. Позднее этот процесс начинает протекать и в ооцитах, которые расположены в глубине, ближе к соединительнотканному тяжу яйценесущих пластинок. Высказанное В. А. Мейеном предположение о причинах асинхронности роста ооцитов в связи с разным расположением половых клеток по отношению к кровеносным сосудам, которые в основном проходят вдоль соединительнотканного тяжа, расположенного в центре яйценосных пластинок, в данном случае не соответствует действительности. По-видимому, питательные вещества не только транспортируются в развивающиеся половые клетки по кровеносным сосудам, но и доставляются к развивающимся ооцитам, расположенным вдали от них, по краям яйценесущих пластинок. Сходные картины синтеза желтка в половых клетках наблюдались у некоторых беспозвоночных, например пиявок [Айзенштадт и др., 1977]. После завершения процессов накопления питательных веществ в ооцитах происходят изменения, связанные с подготовкой выведения половых клеток дефинитивного размера из яичника. Отдельные капли жира сливаются в одну каплю, происходит гомогенизация желтка,

отчетливо заметен кортикальный слой, фолликулярный эпителий становится очень тонким и несколько отходит от студенистой оболочки яичника. Особенности развития половых клеток у самок окуня на разных стадиях гонад в течение всего полового цикла представлены на рис. 25. С фазы однослойного фолликула происходят сложные изменения в оболочках развивающихся ооцитов. Вначале появляется в виде тонкого слоя радиальная оболочка, затем небольшой студенистый слой, который по мере роста ооцита значительно увеличивается в своих размерах (рис. 26). Уже в конце зимы, на IV стадии зрелости гонад, можно отчетливо видеть рисунок будущей ажурной кладки икры. На особенностях образования и выведения из яичника единой и своеобразной кладки икры у окуня нам хотелось бы остановиться более подробно. Интересные, на наш взгляд, данные о связи между особенностями строения яичника и спецификой икрометания были получены нами при детальном изучении сезонного хода гаметогенеза у окуня. Оказалось, что имеется прямая связь между строением всем хорошо известной кладки икры у окуня и своеобразием половых желез у самок (развивается одна лопасть гонады, закономерное и строгое расположение яйценесущих пластинок, синхронный рост ооцитов, специфичный именно для окуня процесс овуляции). В ихтиологической литературе мы имеем самые различные суждения и домыслы о строении кладки икры у одного из самых распространенных в наших водоемах пресноводных видов рыб, каким является окунь. В работе, посвященной изучению особенностей биологии окуня, и в частности строению его кладки, Л. Ф. Коновалова [1952, 1955] высказала предположение, что кладка окуня формируется еще в яичнике перед нерестом. Однако никаких фактических и в особенности гистологических данных, подтверждающих это предположение, сделано не было. Пытаясь объяснить прочность кладки икры у окуня, автор пишет о том, что она достигается особым механизмом соединения икринок, которое напоминает по своей конструкции платяную кнопку, а наличие толстой слизистой оболочки обеспечивает отсутствие потерь икринок при вымете. На своеобразии кладки икры окуня указывают и многие другие исследователи. «Сеточка, в которой откладываются икринки окуня, представляет собой слизистое образование, толстым слоем покрывающее оболочку икринок и соединяющее их вместе» [Крыжановский и др., 1953, с. 3—4]. «У окуня икра донная, липкая, — писал В. В. Васнецов, — откладывается на растениях в виде длинных лент, в этих лентах икринки соединены наподобие сети или кружева» [Васнецов, 1949, с. 572]. Даже в большой работе, посвященной строению и формированию яйцевых оболочек осетровых и некоторых представителей костистых рыб, И. А. Садов наряду с интересными данными о различного рода овоадаптациях в связи с особенностями биологии размножения отдельных видов при описании образования специфической окуневой кладки икры не избежал некоторых погрешностей. По характеру овуляции — именно овуляции отдельных икринок — автор объединил окуня со всеми другими видами

животных, не пытаясь вскрыть своеобразие в генезисе кладки, особенностей строения яичника и расположения яйценесущих пластинок в половых железах самок окуня, что, по нашим данным, и приводит к образованию такой своеобразной кладки икры. Эти особенности в строении кладки икры, связанные со спецификой расположения яйценесущих пластинок, спецификой роста ооцитов в яйценесущих пластинках, имеют тесную связь и с характером овуляторных процессов, которые протекают в половой железе в период размножения самок окуня [Кошелев, 1963а]. Полемизируя с Л. Ф. Коноваловой [1955], И. А. Садов пишет, что ее утверждение об образовании кладки яиц до овуляции является простым предположением: «Автор, вероятно, не учитывает, что ооцит покрыт двухслойным фолликулом и что он находится в яйцевой пластинке под эпителием яичника. Яйцо не может быть выведено из яичника до тех пор, пока оно не освободилось от фолликула. Если ооциты, не овулировав, соединились бы между собой в яичнике, то они не могли бы отделиться от яичника, если допустить невероятный случай, что ооциты, склеившись между собой еще до овуляции, каким-то образом преодолели эпителий и оказались в просвете яичника, то они должны были быть покрыты фолликулами и вместе с ними выделены наружу. Этого не наблюдается. Ооциты выделяются наружу без фолликулов, последние остаются в гонаде. Второй невероятный случай выделения ооцитов из яичника, склеенных до овуляции, может произойти только в результате разрыва фолликула в нескольких местах (в местах скрепления ооцитов между собой). В этом случае оставшиеся в гонаде фолликулы после овуляции были бы лоскутными, разорванными в нескольких местах. Однако и этого не наблюдается. В фолликулах и эпителии имеется одно отверстие, через которое ооцит вышел в просвет яичника» [Садов, 1963, с. 168]. Утверждение, что яйцо не может быть выведено из яичника, до тех пор пока оно не освободилось от фолликула, справедливо и для окуня. Однако нашими исследованиями показано, что у окуня структура будущей кладки уже имеется в однолопастной половой железе. Роль матрицы будущего рисунка кладки выполняют в данном случае островки с ооцитами генерации будущего года, которые располагаются по краям яйценесущих пластинок. Перед выведением единой со строгим расположением икринок кладки происходит овуляция, но не овуляция отдельных разрозненных икринок, а отделение от яйценесущих пластинок всей кладки. Перед выведением из яичника отдельные икринки уже скреплены между собой. Они уже образуют ажурную сетку, будучи еще заключенными под общей оболочкой яйценесущих пластинок, которая перед овуляцией в местах, где находятся ооциты дефинитивного размера, становится очень тонкой. Затем она разрывается, и кладка целиком оказывается лежащей в полости яичника, изгибы ее наподобие гармошки располагаются между оставшейся частью тонких яйценесущих пластинок, в середине которых проходит соединительнотканый гяз с кровеносными сосудами, а по краям, в местах, где были пус-

тоты ажурной кладки,—ооциты генерации будущего года. Старшая генерация находится в фазе однослойного фолликула, а многочисленные опустевшие фолликулы—по всему краю яйценесущих пластинок [Кошелев, 1963а]. Таким образом, действительно, на яйценесущих пластинках видны остатки от фолликула (см. рис. 24, 25), но это остатки не от всей окружности лопнувшего «пузырька», а только приблизительно от одной трети от его поверхности. Таким образом, после овуляции единой кладки икры, после того как происходит сокращение яйценесущих пластинок, мы в половой железе самок окуня видим как бы следы от всего опустевшего фолликула, такие же опустевшие фолликулы, которые мы наблюдаем и у других видов рыб. Однако последовательный анализ гистологических картин показывает, что это остатки не от всего лопнувшего фолликула, не от всей его окружности, а только от части его, которая, сжимаясь, и создает впечатление опустевшего фолликулярного пузырька, который мы обнаруживали после овуляции ооцитов у всех других видов рыб.

Помимо серии микрофотографий (рис. 24, 25, 26), на которых можно видеть отдельные моменты формирования единой кладки икры в течение полового цикла, мы попытались представить на схематизированном рисунке расположение кладки в яйценесущих пластинках и ее освобождение от последней (рис. 27). Из рис. 27 отчетливо видно своеобразие кинетики выведения сформированной единой кладки икры из яичника окуня. Все эти особенности развития и выведения кладки были подтверждены серией гистологических срезов яичника в различные моменты этого своеобразного процесса выведения сформированной кладки икры из яичника. Именно это состояние яичника характеризует специфичную только для окуня V А стадию зрелости, что мы также наблюдали при макроскопическом анализе половой железы перед самым выведением ее из полости яичника (V Б стадия) (см. рис. 23, Б и В).

Таким образом, своеобразное строение яичника окуня, определенное расположение в нем яйценесущих пластинок обеспечивают развитие своеобразной единой ажурной кладки икры. Большую роль в данном случае играют также и строго синхронное развитие ооцитов в период вителлогенеза, и весьма своеобразный процесс овуляции—выведение не отдельных созревших икринок, а целиком всей сформированной в яичнике единой кладки икры. Подобного рода единые кладки встречаются и у других видов, например у морского налима и лягушек. Однако у морского налима—это кладка в виде пустотелого цилиндра. Кладка также образуется уже в яичнике и целиком сходит со стержня, который имеется в полости яичника. У многих видов лягушек икра также находится в кладке, но отдельные икринки в ней заключены в слизистое вещество беспорядочно и ее образование происходит сразу же после овуляции отдельных яйцеклеток. Поэтому сравнивать эти кладки икры с ажурным «чулком» окуня не имеет смысла. Разобранный пример образования единой кладки икры говорит о тесной связи особенностей экологии размножения окуня с морфофункциональ-

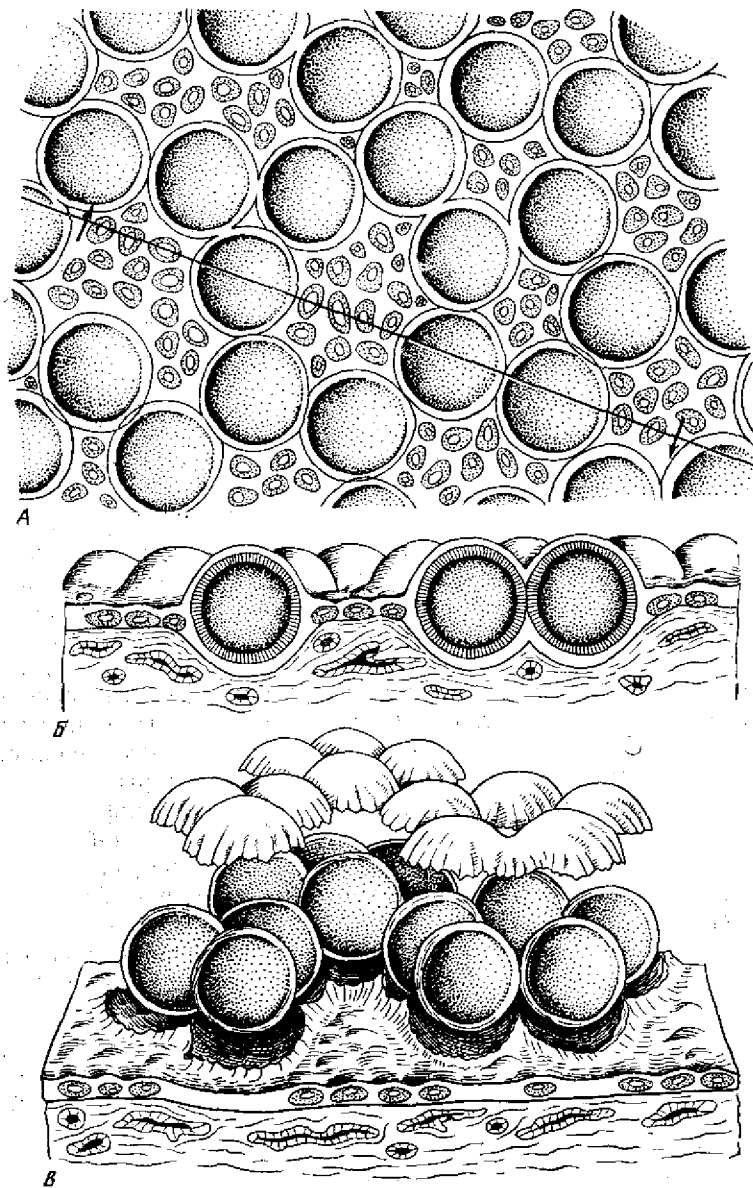


РИС. 27. Особенности формирования в яичнике и освобождения от яйценесущих пластинок единой ажурной кладки икры у окуня

А — продольный срез яйценесущей пластинки; Б — то же, поперечный; В — момент освобождения сформированной кладки икры

ной спецификой его половых желез и своеобразными ооадаптациями, которые способствуют широкому распространению и обитанию его в самых разнообразных водоемах.

✓ Резюмируя материалы по оогенезу окуня, следует отметить, что у этого вида в связи с образованием и выметыванием единой кладки икры наблюдается четко выраженный синхронный рост половых клеток в период вителлогенеза. В связи с выметыванием всей кладки икры в половой железе никогда не остается даже отдельных невыметанных икринок и процессу резорбции подвергаются только опустевшие фолликулы. Конечные фазы резорбционного процесса длительное время присутствуют в половой железе, указывая тем самым на прошедший период размножения. Новая волна в развитии половых клеток, последующий половой цикл, начинается только после завершения резорбционных процессов в половой железе отнерестовавших самок. Замедление резорбционных процессов ведет к пропускам нерестового периода. Своеобразие развития и выметывания единой кладки икры тесно связано с генезисом и строением яйцевых оболочек, а также депонированием питательных веществ в созревших яйцеклетках (единая жировая капля, желток в виде гомогенной массы).

Какие же основные особенности мы обнаружили в развитии половых клеток и в характере прохождения отдельных стадий зрелости гонад в течение всего полового цикла у окуня как представителя окуневых рыб с синхронным развитием половых клеток и одновременным типом икрометания? Крайне равномерное развитие половых клеток в течение периода накопления питательных веществ в ооцитах. Этот равномерный рост ооцитов связан с образованием и одновременным выметыванием единой ажурной кладки икры. Стадии зрелости у окуня характеризуются определенными процессами, протекающими в половой железе последовательно, один за другим. Период интенсивного трофоплазматического роста наблюдается в осенне-зимнее время. Зимуют особи со зрелыми половыми клетками. Период овуляции и спермации весьма кратковременен. Весь период размножения окуня в водоемах протекает в течение всего нескольких дней. Только для самок окуня является характерным развитие в однолопастном яичнике единой ажурной кладки икры, рисунок которой формируется еще задолго до периода овуляции. Сам процесс выведения сформированной в яичнике кладки икры также своеобразен — сначала вся кладка освобождается от яйценесущих пластинок и лежит в виде гармошки в полости яичника (стадия V А), затем целиком выводится из полости яичника (стадия V Б). Процесс выведения единой кладки кратковременен.

В яичниках отнерестовавших самок окуня никогда не остается даже отдельных невыметанных икринок. Поэтому все посленерестовые резорбционные процессы относятся к рассасыванию остатков от опустевших фолликулов. Конечные фазы резорбции опустевшего фолликула дали нам возможность судить о времени нереста,

скорости полового цикла и ритме размножения особей разных форм окуня (прибрежного и пелагического).

После выведения созревшей икры в виде единой кладки наступает посленерестовая VI стадия зрелости яичников, в течение которой происходят интенсивные посленерестовые резорбционные процессы. Только после завершения всех резорбционных процессов начинается новая волна оогенеза, новый половой цикл.

В большинстве случаев посленерестовая стадия длится непродолжительное время (около 1 месяца) и половые железы переходят во вторую стадию зрелости яичника, которая у самок окуня состоит из нескольких подстадий: подстадии относительного покоя — ПА, подстадии бурного оогенеза — ПБ и подстадии начала вакуолизации — ПВ.

У самок медленно растущей прибрежной формы окуня резорбционные процессы удлиняются в связи с низким уровнем обмена веществ у самок, происходит задержка в развитии половых клеток, приводящая к неежегодному икрометанию самок. Неежегодное размножение особей после первого их икрометания оказывает существенное влияние на скорость воспроизводства этой медленно растущей прибрежной формы окуня. Однако образование разных форм дает возможность данному виду полнее использовать разные экологические ниши в пресноводных водоемах, и в том числе при наличии монокультуры в ряде водоемов.

Особенности развития половых клеток у ерша, связанные с асинхронным ростом ооцитов и порционным типом икрометания. Для выяснения особенности сезонного хода гаметогенеза и закономерностей ритмичного развития яйцеклеток в половых железах особей, населяющих водоемы разных широт, был выбран близкий к окуню вид — ерш (*Acerina sepna* L.). По многочисленным литературным данным, ерш имеет порционный тип икрометания. Нерестовый период длится в течение нескольких месяцев и, как правило, наблюдается в меженный период [Лукин, 1948а, б; Васнецов, 1949; Дрягин, 1949а, б; Толчанов, 1951; Шмидтов, Варфоломеев, 1952; Крыжановский и др., 1953; Буцкая, 1955, 1957, 1959; и др.]. Несмотря на то что ерш за последнее время стал занимать одно из ведущих мест в ихтиофауне и в промысловых уловах во многих реконструированных и в некоторых природных водоемах, его биология размножения, и особенно гаметогенез и половая цикличность, еще мало изучены. Благодаря широкому распространению (см. рис. 22), обилию ерша во многих водоемах он вылавливался самыми различными орудиями лова: мутниками, неводами, сетями, подъемниками и разного рода любительскими орудиями лова (сачками, переметами и удочками). Благодаря применению разнообразных орудий лова мы имели ершей в любое время года в достаточном количестве.

Сравнительные эколого-морфологические исследования гаметогенеза, половой цикличности и биологии размножения ерша в различных частях ареала и в реконструированных водоемах с различным гидрологическим режимом дали нам возможность выяснить

Таблица 11
Рост сеголетков ерша

Дни фиксации	Продолжительность жизни, дни	Число экз.	Средняя длина, мм	Колебания длины, мм
25.VI	44	9	145	110—170
26.VI	47	10	151	100—160
5.VII	55	9	158	115—210
10.VII	60	1	150	150

адаптивные возможности, связанные с прохождением различных звеньев репродуктивного процесса при различных условиях существования особей в разнотипных популяциях. При сравнении выявленных закономерностей гаметогенеза у окуня можно было выявить своеобразие форм приспособительных изменений в экологии размножения ерша как представителя семейства окуневых рыб с неравномерным ростом ооцитов и порционным икрометанием.

Анализ развития половых клеток у ерша был произведен уже в первые месяцы жизни особей. Для этого производилось выращивание ершей в садках и аквариумах, а также был обработан материал, любезно предоставленный нам Н. Н. Дислером. 20.V 1959 г. была получена зрелая икра от выловленной в оз. Глубоком самки ерша, она была оплодотворена и содержалась в лабораторных условиях для инкубации и выращивания молоди. Некоторые особенности роста сеголетков ерша в искусственных условиях представлены в табл. 11.

Помимо четко датированного материала, в нашем распоряжении были в изобилии сеголетки и годовики, пойманные подъемником на местах кормежки в течение нагульного периода. Однако в естественных условиях размножения точные даты откладки икры, оплодотворения и вылупления отсутствуют.

Анализ половых желез у сеголетков ерша показал, что половые железы самок находятся в каудальном отделе брюшной полости и имеют вид очень тонких тяжей, в которых расположены оогонии и ооциты различных фаз протоплазматического роста. По периодизации половых клеток, предложенной для протоплазматического роста ооцитов Г. М. Персовым [1966а, б, 1969], основная масса ооцитов находится на первой ступени, некоторые яйцеклетки — на второй ступени периода протоплазматического роста ооцитов (рис. 28). Уже к осени следующего года у некоторых самок яичники переходят из второй (II₁) стадии зрелости гонад, характеризующейся комплексом ооцитов периода протоплазматического роста, старшая генерация которых находится в фазе однослойного фолликула, в третью стадию зрелости половых желез. В это время в половой железе интенсивно протекает процесс вакуолизации ооцитов и присутствуют ооциты в начальных фазах

надавливания на брюшко самки выделяются из яичника зрелые икринки.

У стадия зрелости у производителей ерша из оз. Глубокое наступает в середине мая. Определение времени наступления и окончания нерестового периода у ерша, а также количества и сроков выметывания отдельных порций икры потребовало дополнительных исследований в течение всего нерестового периода у ерша в данном водоеме. Нерест ерша в отличие от других видов рыб (щуки, плотвы, леща и др.) непосредственно нельзя наблюдать, так как его размножение происходит вдали от берега и на значительной глубине. Поэтому для установления сроков икрометания и выяснения количества развивающихся порций икры, продолжительности этого развития, а также времени выметывания икры в отдельных водоемах необходимо было осуществить следующие исследования:

регулярно на предполагаемых местах размножения производился отлов ершей самыми различными орудиями лова (сети с разной ячейей, переметы, удочки и др.). По наличию в уловах производителей с текучими молоками и икрой уточнялись места икрометания, определялось время нереста и сроки выметывания отдельных порций икры;

на предполагаемых нерестилищах ерша подвешивался на различной глубине искусственный субстрат (лапы хвой, ветви кустарников, веники из камыша и т. д.), на который должен был отметать икру ерш. Оказалось, что ерш предпочитает выметывать икру просто на кирпичи, которые служили грузом для установления этих искусственных нерестилищ. Именно на кирпичках и камнях, опущенных на глубину 2—3 м, нам удалось обнаружить отложенные ершом икринки; постоянно в течение преднерестового, нерестового и посленерестового периодов проводился гистологический анализ половых желез у всех выловленных в водоеме производителей. На основании нахождения опустевших фолликулов и отдельных невыметанных ооцитов в конечных фазах трофоплазматического роста на гистологических препаратах срезов половых желез самок делалось заключение о времени размножения особей, скорости развития отдельных генераций и о количестве развивающихся порций икры, а также о сроках выметывания каждой порции.

На основании анализа всех этих данных удалось показать, что ерши в водоемах средних широт (оз. Глубокое, Ивановское и Учинское водохранилище) выметывают две порции икры. Например, в оз. Глубокое в 1958 г. первая порция икры выметывалась ершом с 18 по 28.V. После некоторого перерыва в размножении, когда не удавалось обнаружить на нерестилищах ни икры, ни производителей, в V стадии зрелости гонад, на гистологических срезах яичников в течение этого времени были обнаружены только развивающиеся ооциты в различных фазах трофоплазматического роста и в большом количестве опустевшие фолликулы, а также отдельные невыметанные рассасывающиеся икринки, что свидетельствовало о выметывании самками первой порции икры. Выметывание

Таблица 12

Сроки размножения и продолжительности нереста у видов рыб с единовременным и порционным типом икрометания (оз. Глубокое, 1958—1959 гг.)

Вид	Единовременное икрометание			Вид	Единовременное икрометание		
	начало	разгар	конец		начало	разгар	конец
Щука	20.IV*	30.IV	до 3.V	Плотва	18.V	19.V	20.V
	12.IV		~до 20.IV		6.V	—	?
Окунь	11.V	15—16.V	18—19.V	Лещ	6.VI	?	15.VI
	2.V	—	6.V		17—19.V	—	3—5.VI
Вид	Порционное икрометание						
	Первая порция	Вторая порция					
Ерш	18—28.V	20.VI—1.VIII					
	8.V	17.VI					

* В числителе — сроки нереста в 1958 г., в знаменателе — в 1959 г.

второй порции икры началось только 20.VI, а нерестовый период всех особей длился до конца июля. В конце июля в уловах преобладали уже полностью отнерестовавшие самки, а в августе уже все особи имели половые железы в посленерестовой стадии VI—II. В 1959 г. начало нереста было отмечено 8.V, начало второго икрометания, т. е. выметывание ершом второй порции икры в оз. Глубокое, наблюдалось 17.VI. Нерест ерша происходит на глубине 2—3 м. Икра рассеивается непосредственно на песчаный грунт, где и происходит ее дальнейшее развитие. Нерестовый период ерша в водоеме весьма продолжительный, что связано не только с выметыванием нескольких порций икры, но и с неоднородностью стадий зрелости яичников у особей всей нерестовой части популяции ерша в водоеме.

Сравнение сроков размножения и продолжительности нерестового периода у ерша и видов рыб с единовременным типом икрометания (щука, окунь, плотва, лещ), которые были получены нами в течение круглогодичных двухлетних исследований экологии размножения рыб в оз. Глубокое, представлено в табл. 12.

После завершения нерестового периода в половой железе отнерестовавших самок наблюдаются интенсивные резорбционные процессы и отдельных невыметанных икринок, и опустевших фолликулов, и некоторой части ооцитов, несколько обогнавших в росте яйцеклетки генерации будущего года.

Изложенное позволяет сделать заключение, что в водоемах средних широт самки ерша в основной массе выметывают две порции икры, а нерестовый период, в котором принимают участие все особи половозрелой части популяции, ограничен в этих водоемах 2—2,5 месяцами и протекает с середины мая по конец июля. После выметывания первой порции икры в результате асинхронности

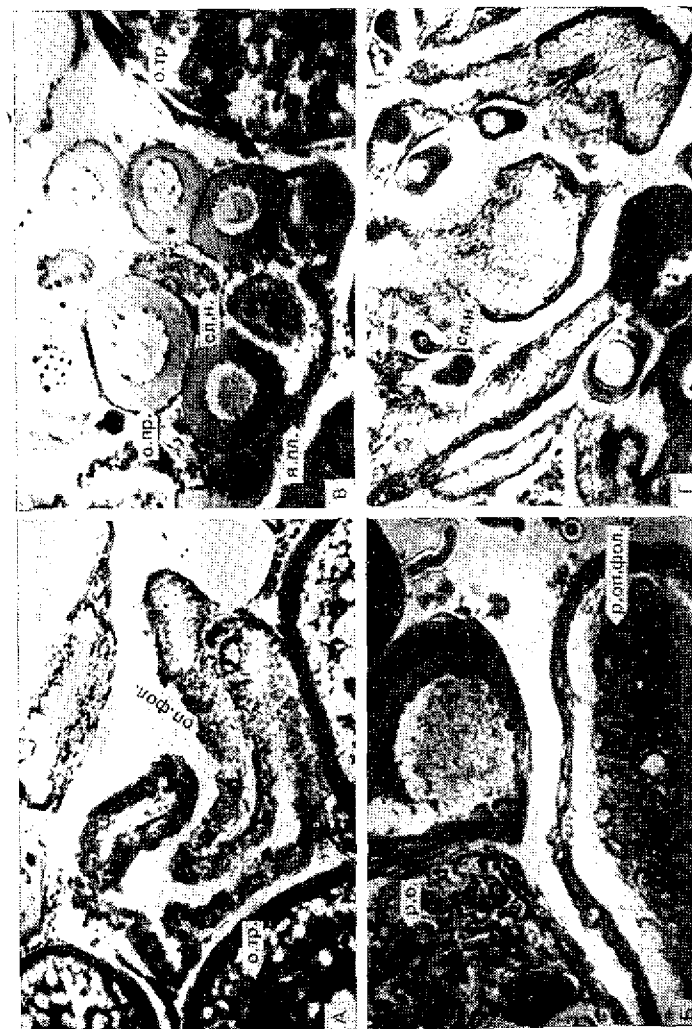
роста ооцитов в период накопления в них питательных веществ гонады самок переходят не в VI—II, а в VI—III стадию зрелости яичников. В это время в половой железе самок, выметавших первую порцию икры, мы обнаруживаем самые разнообразные процессы: это и возникновение новых половых клеток, и развитие ооцитов периода прото- и трофоплазматического роста, и резорбция опустевших фолликулов и отдельных невыметанных, остаточных икринок. Только после выметывания всех развивающихся порций икры — а их, как правило, в водоемах средних широт у ерша две — яичники переходят во II_n стадию зрелости гонад, т. е. последующий половой цикл начинается с исходного состояния половых желез, которые характеризуются яйцеклетками периода протоплазматического роста ооцитов, периодом превителлогенеза. После очень непродолжительной переходной стадии зрелости VI₁...n—II₂...n яичники ерша переходят в типичную вторую II₂...n стадию зрелости гонад, продолжительность которой при повторных половых циклах значительно меньше по сравнению со стадией II₁. Она длится в течение 80 дней после окончания нерестового периода и вплоть до октября. В половой железе к началу этой стадии зрелости гонад резорбционные процессы заканчиваются, яичники уже не воспалены, кровеносные сосуды не гипертрофированы. На гистологических препаратах легко обнаруживаются следы резорбционных процессов в виде конечных фаз резорбции опустевших фолликулов и отдельных неовулированных ооцитов, близких к зрелости. На поперечных срезах половых желез можно видеть беспорядочное расположение ооцитов в продольно расположенных дольках — яйценесущих пластинках. Основная масса половых клеток находится в фазе однослойного фолликула. В отличие от окуня эта стадия зрелости гонад у производителей ерша не включает каких-либо подстадий, которые были обнаружены нами у самок окуня, так как зачастую процессы резорбции, оогенеза и дальнейшего роста ооцитов в яичниках ерша протекают почти одновременно.

Участие самцов ерша в продолжительном нерестовом периоде, который длится в течение 2—2,5 месяцев, обеспечивается медленным и постепенным выведением зрелых сперматозоидов из семенных канальцев в результате постепенного выведения созревших половых клеток, которые компактно расположены в семенных канальцах.

Как показали наблюдения, основное различие в развитии яйцеклеток у ерша и окуня связано с большей скоростью и асинхронностью роста ооцитов в течение вителлогенеза. У самок окуня длительность трофоплазматического роста ооцитов в течение ежегодно повторяющихся половых циклов занимает около 220 дней. Период интенсивного вителлогенеза у окуня протекает следующим образом: III_{2a}...n—IV_{2a}...n—V_{2a}...n ≈ 220 дней. У самок ерша этот же период вителлогенеза протекает гораздо быстрее: III_{2a}...n—IV_{2a}...n—V_{2a}...n ≈ 165 дней (развивается и выметывается первая порция икры), III_{2b}...n—IV_{2b}...n—V_{2b}...n ≈ 30 дней (развивается и выметывается вторая порция икры).

РИС. 29. Последовательные изменения опустевшего фолликула в яичниках отнерестовавших самок ерша

А — только что произошла овуляция первой порции икры. В половой железе присутствуют еще недеформированные опустевшие фолликулы и ооциты второй порции икры;
Б — дальнейший процесс резорбции опустевшего фолликула — фаза зарастания;
В — видны конечные фазы резорбции после выметывания первой порции икры, ооциты второй генерации и ооциты генераций будущего года в фазах превителлогенеза;
Г — конечные фазы резорбции после выметывания всех порций икры самками ерша (II_n — стадия зрелости гонад)

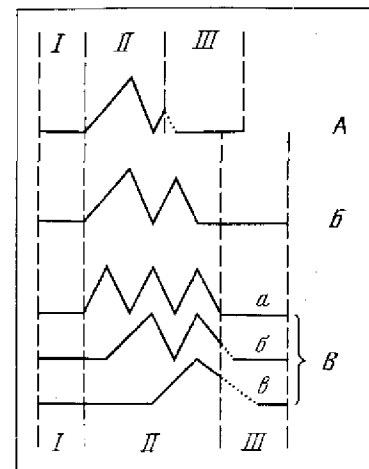


Далее, если у окуня после перехода ооцитов в период трофоплазматического роста наблюдается их равномерное развитие, а все процессы в яичниках окуня синхронно и последовательно сменяют друг друга, то в яичниках ерша, начиная с начальных фаз периода накопления питательных веществ в ооцитах, наблюдается неодновременный их рост, а следовательно, многие процессы, происходящие в половой железе, протекают одновременно. Как уже мы отмечали, в половой железе самок ерша после выметывания первой порции икры наблюдается и посленерестовая резорбция опустевших фолликулов и отдельных невыметанных икринок, и дальнейшее развитие ооцитов трофоплазматического периода (рис. 29, А и рис. 57, А, В). Поэтому посленерестовые резорбционные процессы в яичниках отнерестовавших самок оказывают меньшее, чем у окуня, влияние на темп развития ооцитов последующей генерации яйцеклеток. В связи с этим у самок ерша не наблюдается в течение II₂... стадии зрелости гонад подстадий, которые были обнаружены в развитии гонад самок окуня в течение полового цикла.

Как показали исследования яичников ерша в разные периоды полового цикла, в половой железе всегда присутствуют следы прошедшего икрометания. Это след или после выметывания первой порции икры (рис. 29, А, В), или после выметывания всех порций икры и окончания нерестового периода (рис. 29, Г). Эти остатки резорбционных процессов (конечные фазы резорбции) встречаются в течение последующего полового цикла, в течение всех последующих стадий зрелости гонад и указывают на участие данной самки в прошедшем нерестовом сезоне. На основании анализа скорости прохождения полового цикла у самок ерша в различных водоемах нами установлено, что у него не наблюдается продолжительных задержек в развитии половых клеток, таких, которые были установлены для медленно растущей прибрежной формы окуня. Однако анализ гаметогенеза ерша в водоемах разных широт показал, что у самок меняется степень асинхронности развития ооцитов, у них развивается и выметывается различное количество порций икры. Эти, на наш взгляд, интересные данные свидетельствуют не о том, что происходит переход одного типа нереста в другой, а об особенностях развития ооцитов в период накопления питательных веществ, о разной степени асинхронности этого развития, что стоит в связи с условиями существования производителей и уровнем метаболизма у самок. Изменив условия обитания ерша в северных водоемах, мы сможем получить неравномерное развитие яйцеклеток с выметыванием нескольких порций икры. У ерша, по нашим наблюдениям, и в северных водоемах сохраняется неравномерное развитие ооцитов, но в связи с сокращением вегетационного периода эти ооциты в дальнейшем не развиваются, а подвергаются процессу резорбции. Некоторые особенности развития половых клеток у самок ерша, населяющего водоемы разных широт, представлены на рис. 30.

Резюмируя, следует подчеркнуть основные особенности в раз-

РИС. 30. Степень асинхронности развития ооцитов и количество выметываемых порций икры у ерша в водоемах разных широт А — северные водоемы; Б — водоемы средних широт; В — южные водоемы; I — преднерестовый, II — нерестовый и III — посленерестовый периоды, а, б, в — неоднородность гаметогенеза у особей всего нерестового стада, у самок может развиваться и выметываться различное количество порций икры. В данном случае основная масса производителей выметывает две порции икры



витии половых клеток у самок и самцов ерша как представителя окуневых рыб с порционным типом икрометания. У особей ерша наблюдается довольно быстрый темп развития ооцитов. Это относится и к периоду до наступления сроков первого икрометания, и к периоду взрослого организма, к скорости развития половых клеток в течение последующих половых циклов. В связи с этим и продолжительность отдельных стадий зрелости гонад у ерша сокращена.

Яйцеклетки в период накопления питательных веществ развиваются неравномерно. Многие стадии зрелости яичников являются как бы смешанными стадиями, так как в половой железе протекают одновременно различные процессы: посленерестовая резорбция, развитие ооцитов трофоплазматического и трофоплазматического периодов. Для самок ерша является характерным не только асинхронное развитие ооцитов, но и порционный тип икрометания с выметыванием 2—3 порций икры. Нерестовый период у ерша растянут, длится в водоемах средних широт 2—2,5 месяца и протекает, как правило, в межлетний период — с середины мая по конец июля. Самцы участвуют в продолжительном нерестовом периоде в результате постепенного выведения зрелых половых клеток из семенных канальцев.

В половой железе отнерестовавших самок всегда присутствуют посленерестовые следы, указывающие на участие данной самки в размножении. Это различные фазы резорбции или опустевших фолликулов, или отдельных невыметанных икринок. На основании анализа посленерестовых резорбционных процессов и сравнения отдельных фаз резорбции можно было судить о сроках и количестве выметываемых порций икры, о длительности нерестового периода, о скорости прохождения полового цикла и ритме размножения особей, а также разграничить остаток (производителей) от пополнения (особей в период достижения сроков первого икрометания).

В водоемах различных широт у ерша выявлена разная степень асинхронности развития ооцитов: на севере она меньше, чем на юге. Самки в северных водоемах выметывают в основной массе одну порцию икры. Небольшое количество ооцитов конечных фаз трофоплазматического роста, как правило, рассасывается, и яич-

ники переходят во II_n стадию зрелости половых желез. В средних и южных водоемах у ерша обнаружена большая асинхронность в росте ооцитов. У самок одновременно развивается и последовательно выметывается несколько порций икры. Яичники у некоторых особей в конце нерестового периода не переходят в типичную для видов рыб с единовременным икрометанием вторую стадию (VI_n—II_n), а характеризуются стадией VI—III.

Это свидетельствует не о переходе одного типа икрометания в другой, а о сложной связи организма с условиями существования и о том, что особенности развития половых клеток и ритма размножения особей тесно связаны с условиями существования производителей, влияющими на их обменные процессы и тем самым меняющими многие процессы воспроизводства особей.

В связи с неблагоприятными условиями существования у ерша наблюдаются лишь кратковременные задержки в развитии половых клеток и незначительные изменения в ритме размножения. Ежегодно в связи с разными условиями для нереста может выметываться большее или меньшее количество порций икры. Эти изменения в скорости развития половых клеток и ритме размножения почти не влияют на скорость воспроизводства популяций ерша, которая намного выше, чем у медленно растущей прибрежной формы окуня с неежегодным икрометанием.

Некоторые особенности развития половых клеток у судака и бирючка. Среди пресноводных окуневых рыб наиболее изученным оказался ход развития половых клеток и стадий зрелости гонад у судака. Это в одинаковой мере относится и к исследованиям оо- и сперматогенеза. В ихтиологической литературе полностью отсутствуют данные о специфике развития половых клеток у бирючка — ближайшего родственника ерша, но с более ограниченным, преимущественно южным распространением этого вида (см. рис. 22). Обстоятельные исследования по выяснению особенностей гаметогенеза судака были осуществлены В. З. Трусовым [1947, 1949]. В. З. Трусовым детально изучены годовые циклы яичников у донского судака в сравнении с некоторыми моментами полового цикла у судака других водоемов. По справедливому заключению автора, удлинение периода «юности» достигается за счет изменения длительности II стадии зрелости. Им выделяются и описываются периоды и фазы развития ооцитов у судака, а в течение III—IV стадии зрелости гонад устанавливается ряд подстадий, которые характеризуются некоторыми особенностями развития ооцитов. По данным Трусова, у судака на северной границе ареала наблюдается некоторая асинхронность в росте ооцитов периода вителлогенеза (судак из залива Пярну), не приводящая, однако, к порционному икрометанию судака в этом водоеме, а также неравномерность в росте ооцитов до периода овуляции у судака в Ладожском озере. Синхронный рост ооцитов отмечен у проходного донского, волжского и кубанского судака.

На основании этих данных Трусов [1949, с. 145] делает заключение, что «...сравнительно-гистологическое и экспериментальное

исследование годового цикла половых желез самок судака из различных водоемов позволило установить зависимость полового цикла от внешних факторов, приводящую в процессе эволюции к дивергентным изменениям полового цикла в пределах вида» (Выделено нами.— Б. К.).

Особенности строения гонад и гипофиза в процессе полового созревания у самок судака в Дубоссарском водохранилище были изучены М. П. Статовой [1959]. Ей удалось показать, что характерной особенностью сезонного хода оогенеза и скорости развития половых желез у самок судака в Дубоссарском водохранилище является поздний по сравнению с донским и кубанским судаком переход из II в III стадию зрелости гонад, т. е. позднее наступление начального периода трофоплазматического роста ооцитов, которое наблюдается только в августе—октябре. По наблюдениям М. П. Статовой, у неполовозрелого судака, который впервые нерестится в четыре полных года, вторая (II_n) стадия зрелости яичников длится с конца лета второго года жизни (возраст 1+) по октябрь четвертого года (возраст 3+), т. е. 26 месяцев. У половозрелых особей, половые железы которых находятся на втором, третьем и т. д. половых циклах, вторая (II_n) стадия зрелости яичников длится всего 3 месяца — с первой половины июня до конца августа. Таким образом, продолжительность протоплазматического роста ооцитов, что является характерным для второй стадии зрелости гонад, у особей в течение всех последующих половых циклов по сравнению с тем же периодом протоплазматического роста ооцитов у особей в период достижения сроков первого икрометания сокращается в 8 раз.

Морфология сезонного хода оогенеза и цитологические изменения в процессе развития половых клеток были исследованы Т. К. Трудовой [1965] у судака в Днепровском водохранилище. Сезонное развитие яичников в весенний (преднерестовый) летний (посленерестовый) и осенний (первоначальное накопление желтка и жира) сопровождается морфологическими изменениями гонад и половых клеток, в которых закономерно изменяется количество и распределение нуклеиновых кислот, углеводов, белка и жира. На основании анализа фактических данных автору удалось показать, что: в процессе оогенеза происходит постепенное уменьшение содержания ДНК; в ядрах фолликулярного эпителия в отличие от ядер ооцитов содержится значительно большее количество ДНК; РНК содержится в ядрышках, количество которых особенно велико в ооцитах в начале синтеза желточного белка; в процессе дальнейшего оогенеза при переходе ооцитов в период трофоплазматического роста увеличивается накопление углеводов; первые гранулы желтка появляются в ооцитах конечных фаз вакуолизации в сентябре; жировые включения в виде мелких капель нейтрального жира появляются в октябре.

Выяснение особенностей сезонного хода сперматогенеза у судака было начато С. И. Кулаевым в его незавершенной докторской диссертации и продолжено Н. А. Буцкой [1955, 1959, 1975]. Дан-

ными исследователями показано, что зимуют самцы судака, как и все пресноводные виды окуневых, со зрелыми половыми клетками. Участие самцов в кратковременном периоде размножения, которые, однако, после оплодотворения икры еще длительное время находятся у «гнезда», охраняя и создавая необходимые условия для дыхания развивающейся на субстрате икры [Константинов, 1949; Кошелев, 1958], тесно связано с особенностями периода спермации. У судака отмечено быстрое выведение созревших половых клеток, которое, по данным Н. А. Бушкой [1959, 1975], обеспечивается быстрым и интенсивным разжижением массы сперматозоидов и связано, по ее данным, с эксудативными процессами в семенниках.

Несмотря на многие работы, посвященные выяснению особенностей развития половых клеток у судака, нам все же удалось обнаружить некоторые интересные моменты в закономерностях развития яйцеклеток и прохождения половых циклов, не отмеченные предыдущими исследователями.

При анализе особенностей прохождения ежегодно повторяющихся половых циклов в водоемах различных широт было обнаружено, что в южных водоемах, в частности Куре и Кубани, самки судака зимуют с незрелыми половыми клетками. Процесс интенсивного вителлогенеза у них, в отличие от судака, обитающего в более северных водоемах, протекает незадолго до периода размножения судака в водоеме. Анализ полового цикла самок куринского судака показал, что особи в этом водоеме зимуют с половыми железами в III стадии зрелости яичников. На гистологических срезах яичников судака из р. Куры, которые были получены в ноябре, можно было видеть, что основная масса ооцитов в яйцесущих пластинках вступает лишь в начальный период трофоплазматического роста и находится в различных фазах вакуолизации и, в частности, в конечной фазе этого процесса, и лишь некоторые яйцеклетки в самом начале отложения питательных веществ (рис. 31, Б). В преднерестовый период ооциты генерации текущего года находятся в однородных фазах зрелости (рис. 31, А). При этом, так же как и у других исследованных нами представителей окуневых, у судака происходят изменения в строении и расположении запасных питательных веществ в ооцитах, обнаружены изменения в оболочках, ядре и т. д. В частности, по мере развития ооцита, происходит слияние мелких жировых вакуолей в более крупные, а затем образуется одна жировая капля, расположенная ближе к анимальному полюсу яйцеклетки. Ядро ооцита перед овуляцией смещается к вегетативному полюсу. Желток образует сплошную гомогенную массу. Многие из перечисленных особенностей развития яйцеклеток являются характерными для всего семейства в целом и подробно были описаны нами на примере развития половых клеток у окуня, как представителя семейства с наиболее четкими и последовательными картинками всего прохождения гаметогенеза и половых циклов.

Икротетание у судака, т. е. процесс овуляции созревших поло-

вых клеток, начинается только при достижении на нерестилищах определенной температуры воды — не ниже 7,5—8°. Это было установлено нами при изучении экологии размножения многих видов рыб, и в том числе судака в дельте Волги [Кошелев, 1958]. Что же является специфичным и характерным в развитии половых клеток у судака в различных участках ареала?

Несмотря на единовременный тип икротетания, у судака в различных водоемах наблюдается некоторая асинхронность в росте ооцитов, сглаживающаяся или до периода овуляции или сохраняющаяся и после выведения зрелых половых клеток. В последнем случае половые железы самок в результате имеющейся асинхронности в развитии ооцитов не переходят в типичную для видов рыб с единовременным типом икротетания посленерестовую стадию зрелости половых желез — II, а у них после икротетания наступает стадия VI—III.

В водоемах различных широт у самок судака обнаружена не только разная степень асинхронности развития половых клеток, но и разная продолжительность и сезонная приуроченность отдельных фаз зрелости яйцеклеток в течение круглогодичного полового цикла. Эти различия в длительности отдельных фаз зрелости наблюдаются как в период до наступления сроков первого икротетания, так и в период прохождения последующих половых циклов. Как правило, у судака в южных водоемах процесс интенсивного накопления питательных веществ в половых клетках происходит не в осенне-зимнее время, как у судака в водоемах средних широт, а весной незадолго до периода размножения, т. е. происходит своеобразный переход одного типа сезонного хода развития половых клеток (первый тип сезонного хода вителлогенеза, который описан нами несколько выше) в другой тип развития яйцеклеток в течение круглогодичного полового цикла. И в данном случае характер гаметогенеза (степень асинхронности их развития в период вителлогенеза, и сезонная приуроченность процесса интенсивного накопления питательных веществ в развивающихся ооцитах в течение полового цикла) тесным образом связана с условиями существования особей, со спецификой их обменных процессов. Эти изменения в гаметогенезе могут служить надежным критерием экологических условий особей в разнообразных популяциях.

Процесс овуляции у самок судака начинается при определенном комплексе эколого-сексуальных условий: поведение производителей, наличие нерестового субстрата и т. д., ведущее место среди которых имеет температура воды, при которой начинается нерест. Компактно отложенная в «гнездо», икра полностью оплодотворяется в результате не только определенного поведения самца во время овуляции икры, но и благодаря быстрому выведению большого числа сперматозоидов из семенных канальцев.

Данные по биологии, и, в том числе размножению бирючка или, по местному названию — носарь (*Acerina acerina* GÜld.), скудны и отрывочны. Нерест и оогенез у бирючка вообще не изучались. Нашими исследованиями, хотя и небольшого по количеству и не-

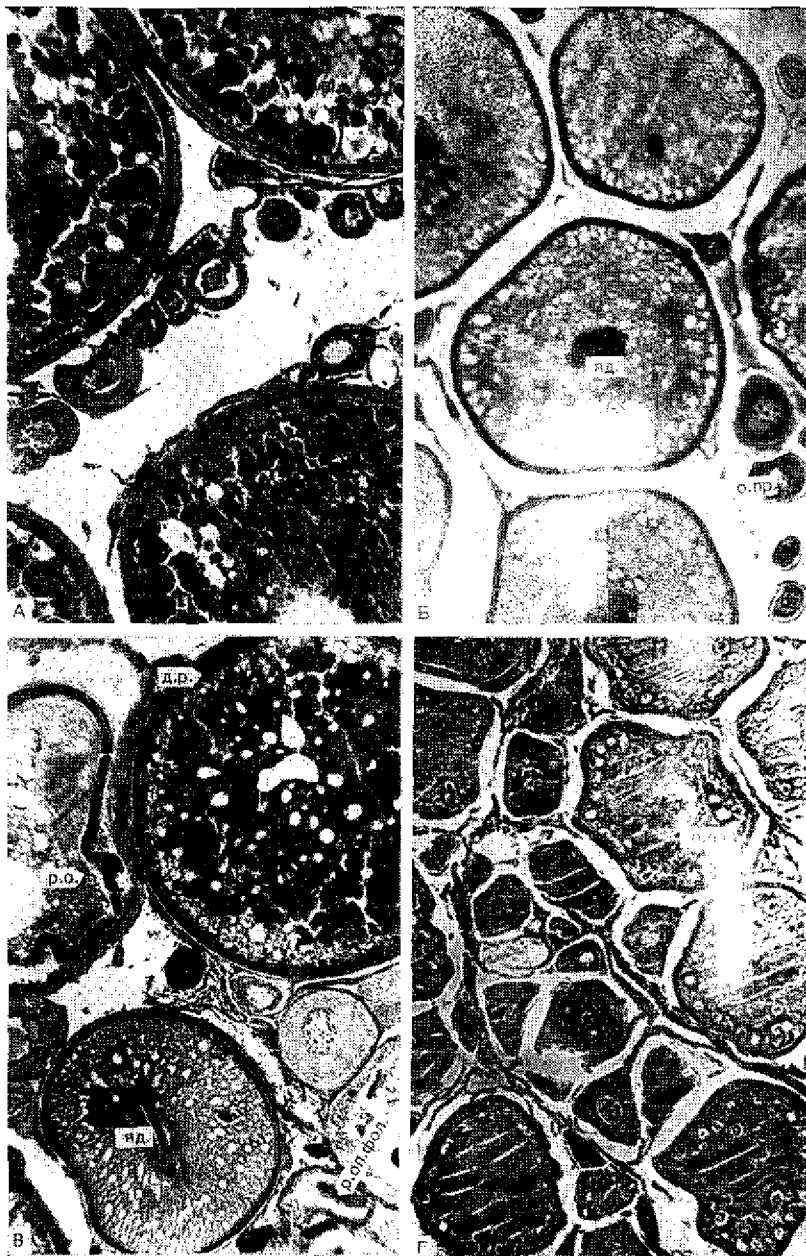


РИС. 31. Гистологические срезы яичников судака (А и Б) и бирючка (В и Г) на различных стадиях зрелости половых желез
А — IV стадия зрелости гонад в преднерестовый период (р. Днепр); Б — III стадия зрелости гонад, видны ооциты, которые только в течение зимних месяцев переходят к периоду интенсивного вителлогенеза (р. Кура); В — в переходной посленерестовой стадии зрелости, от-

достаточно полного по всему сезонному ходу оогенезу бирючка в Днепре, удалось, однако, обнаружить и особенности роста половых клеток в течение нерестового периода и представить динамику стадий зрелости яичников в преднерестовое, нерестовое и посленерестовое время. По характеру развития половых клеток в яичниках бирючек занимает как бы среднее положение между развитием половых клеток у окуня и у ерша. У бирючка мы не наблюдали и значительной асинхронности в росте ооцитов как на III, так и на IV стадиях зрелости половых желез у самок ерша, обитающего не только в южных водоемах, но и населяющего водоемы средних широт. С другой стороны, рост ооцитов у бирючки и не такой строго синхронный, как это отмечалось нами для самок окуня. В половой железе у бирючка наблюдается неравномерный рост ооцитов в период вителлогенеза, но эта неравномерность в росте половых клеток не приводит к порционному выметыванию икры. После выметывания одной генерации на свежесалитую растительность в начале половодья в половой железе отдельные ооциты фаз трофоплазматического роста подвергаются процессу резорбции, и половые железы бирючка переходят в исходное состояние перед началом нового полового цикла — во II_n стадию зрелости гонад (см. рис. 31, В и Г). Икрометание бирючка несколько растянуто во времени, но дозревание икры и овуляция созревших ооцитов протекают за меньший промежуток времени по сравнению со сроками развития четко разграниченных по фазам зрелости ооцитов у ерша, самки которого через определенные и продолжительные промежутки времени выметывают икру последующей порции. Переходная посленерестовая стадия зрелости гонад VI₂ ... заканчивается в мае — начале июня. В августе в ооцитах бирючка начинается трофоплазматический период их развития. Специфика оогенеза у бирючка в течение нерестового периода заключена в том, что асинхронность в росте ооцитов проявляется у него в значительно меньшей степени, чем у самок ерша, но этот рост ооцитов и не фронтальный, как у самок окуня. Некоторая неравномерность в росте половых клеток обнаружена на поздних фазах зрелости ооцитов и, наряду с продолжительным процессом овуляции созревающих яйцеклеток, дает возможность отдельным самкам бирючка выметывать икру в течение, по-видимому, длительного времени. Таким образом, продолжительное икрометание самок при относительно кратковременном нерестовом периоде, как нам представляется, достигается в данном случае не за счет неравномерного развития и выметывания отдельных и нескольких порций икры, а одновременным переходом части ооцитов дефинитивного размера в период овуляции. Это отчетливо можно видеть на гистологических срезах половых желез у только что отнерестовавших самок бирючка. На срезах гонад были обнаружены опустевшие

дельные ооциты фаз трофоплазматического роста в дальнейшем резорбируются (р. Днепр); Г — II_n стадия зрелости после окончания нерестового периода. Ооциты в начальных фазах вакуолизации (р. Днепр)

фолликулы не на одинаковых фазах резорбции, что свидетельствует о растянутом во времени процессе выведения созревающих яйцеклеток из яичника у особей бирючка. У многих самок бирючка в конце нерестового периода наблюдается резорбция некоторой части ооцитов, близких к зрелости, что так же, как и у других видов рыб, тесно связано с условиями размножения бирючка на кратковременно существующих нерестилищах в связи с затоплением внешними водами участков поймы. Резорбция в данном случае связана с режимом и характером прохождения паводковой волны и определяется, в первую очередь, колебаниями уровня режима на местах размножения бирючка. Подобные данные были получены нами и для других видов рыб, которые размножаются в условиях пойменной системы и относятся к фитофильной экологической группе видов рыб, у которых также массовая резорбция начинается при спаде воды или при нарушении других необходимых условий икрометания [Кошелев, 1957, 1958, 1970].

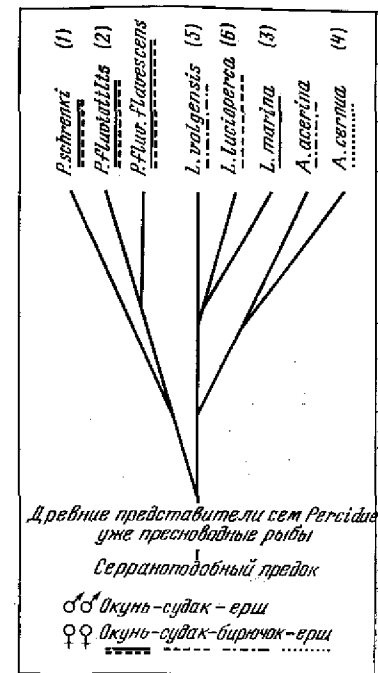
Какие же характерные и основные особенности в развитии половых клеток были обнаружены у самок бирючка? Несмотря на то что у бирючка, ближайшего родственника ерша, имеется более южный и менее обширный ареал, чем у ерша и окуня, у него в половой железе обнаружена меньшая степень асинхронности в развитии ооцитов. Это указывает на то, что характер роста ооцитов тесным образом связан с эколого-физиологическими особенностями отдельных видов, а разный характер развития ооцитов и тип икрометания мог возникать у видов внутри рода, а тем более семейства, как адаптация отдельных видов к различным условиям размножения, о чем и говорят наши данные по особенностям гаметогенеза у двух видов одного рода ершей (*Acerina*) и пресноводных окуневых рыб в целом.

Пути и формы адаптации гаметогенеза и половых циклов у пресноводных окуневых рыб к различным условиям существования. Подытоживая изложенные данные по гаметогенезу пресноводных видов рыб семейства Percidae, следует отметить, что представители одного семейства, даже близкородственные виды, как ерш и носарь, относящиеся к одному роду ершей — *Acerina*, имеют различную биологию размножения — это и экология нереста, и специфика развития и выметывания половых клеток.

Среди представителей семейства окуневых наиболее простой и четкий сезонный ход гаметогенеза обнаружен у окуня. Четкость и последовательность картин развития половых клеток связана со строго фронтальным ростом ооцитов у окуня и последовательностью процессов сперматогенеза. Эта четкость в развитии ооцитов очередной генерации и продолжительность стадий зрелости гонад в течение полового цикла сохраняются у производителей окуня даже в различных водоемах. У окуня лишь несколько меняются сроки нерестового периода, т. е. время (начало и конец) выведения зрелых половых клеток из гонад. На севере эти процессы наступают позднее, чем на юге. Это можно видеть, например, при сравнении полового цикла у окуня в различных водоемах (см. рис. 61).

РИС. 32. Специфика роста ооцитов и выметывания икры (вверху), усложнение половых циклов (внизу) и предполагаемые филогенетические отношения пресноводных видов рыб сем. Percidae

1 и 2 — образование своеобразной кладки икры: в первом случае после выметывания кладка распадается на отдельные икринки, а во втором — это единая кладка икры; 3 — синхронный рост ооцитов и единовременное икрометание; 4 — асинхронный рост ооцитов и порционное икрометание; 5 и 6 — виды с различного рода отклонениями в сезонном оогенезе



Ясность и последовательность гаметогенеза в течение всей жизни окуня в различных условиях обитания ставит его в исключительно выгодное положение при характеристике семейства в целом. Однако образование своеобразной кладки икры ставит окуня в несколько обособленное положение среди пресноводных окуневых. По характеру размножения этот вид далеко уклонился от своего исходного предка, к которому ближе, по-видимому, стоит род *Lucioperca*, чем *Percia* (рис. 32). Совершенно естественно, что строгая синхронность в развитии ооцитов связана и с образованием весьма своеобразной единой кладки икры, так как одновременное и быстрое выведение из яичника всей кладки икры должно сочетаться и с одинаковой степенью зрелости половых клеток, входящих в эту единую ажурную кладку. Однако, именно, выметывание икры в виде единой кладки, которая подвешивается на самые различные предметы, погруженные в воду (ветви деревьев, корни, трава и др.), обеспечивает определенную защиту от врагов и необходимые кислородные условия для развивающихся эмбрионов. Наряду с другими моментами в биологии этого вида специфика размножения окуня, по-видимому, также обеспечила ему широкое распространение в водоемах с различными условиями существования. В свое время высказывалось предположение [Кошелев, 1963а], что эндемичный балхашский окунь с узким ареалом, ограниченный бассейном Балхаша, остался эндемичной формой в результате того, что его кладка довольно быстро распадается на отдельные икринки [Жадин, 1948, 1949]. Поэтому преимуществ в воспроизводстве по сравнению с другими видами, в том числе с обыкновенным окунем, у балхашского окуня-эндемика нет.

У судака в различных водоемах мы обнаруживаем уже более существенные изменения и в характере развития ооцитов, и в длительности, и в последовательности прохождения отдельных

стадий зрелости яичника в течение полового цикла. С одной стороны, у судака, как и у многих других видов рыб, в различных водоемах обнаружена разная скорость развития ооцитов в период их протоплазматического роста, что тесно связано с разным временем достижения сроков первого нереста, т. е. с разной скоростью отдельных особей, а следовательно, и со скоростью воспроизводства отдельных популяций. С другой стороны, у судака не только в разных водоемах, но иногда в одном и том же водоеме наблюдается разная степень асинхронности развития ооцитов — или синхронный рост, или асинхронное развитие яйцеклеток в период вителлогенеза. Эта неравномерность в росте ооцитов связана с физиологическим состоянием особей, а не результат перехода одного типа развития половых клеток в другой; относится по типу развития яйцеклеток к более древнему или наоборот. Все эти изменения в степени неравномерности развития ооцитов в период вителлогенеза могут быть легко объяснены в плане экспериментальных исследований по влиянию условий существования на степень неравномерности развития половых клеток, которые были приняты В. Э. Беккером [1957, 1958, 1959].

В основном некоторая асинхронность в развитии половых клеток отмечена у судака на северной границе распространения. Нерест судака в этих водоемах происходит довольно поздно. После нереста у самок остается некоторое количество остаточной икры, которая в дальнейшем рассасывается. Это, по нашим данным, говорит не только о крайне напряженных условиях воспроизводства, но и о неблагоприятных условиях развития половых клеток, о низком уровне метаболизма самок, что отражается на характере процесса накопления питательных веществ в развивающихся ооцитах очередной, и притом одной, генерации половых клеток, выметываемых одновременно. Однако, анализируя материалы по различной степени асинхронности роста ооцитов, некоторые исследователи делают, на наш взгляд, весьма широкие и неправильные выводы. Например, сравнивая развитие ооцитов у судака из оз. Диснай (Литовская ССР) и небольшого по объему материала (30 особей) местной формы судака из зал. Пярну (Эстонская ССР) Д. П. Синевичене [1969] пришла к заключению, что судак с асинхронно развивающимися ооцитами, подобно судаку зал. Пярну, имеет тенденцию к порционному икротетанию, хотя вторая порция икры и не реализуется. По мнению автора, имеющаяся в данном случае популяционная дифференциация приводит к тому, «...что какая-то часть самцов и самок проявляет потенциальные возможности к осуществлению порционного нереста» (с. 10). Во-первых, не следует забывать, что 10 лет тому назад, изучая закономерности сперматогенеза окуневых рыб, и в том числе судака, Н. А. Буцкая [1957, 1958, 1959] показала, что участие самцов в различном по продолжительности нерестовом периоде обеспечивается всегда, в результате порционного выведения зрелых половых клеток из семенных ампул, однако этот процесс разжижения массы сперматозоидов может быть быстрым (кратковременный нерестовый период) или растянутым (длительный нерестовый период).

Во-вторых, еще ни один исследователь не показал, что судак выметывает несколько порций икры и что неравномерность в росте ооцитов у судака связана с изменением типа икротетания, переходом единовременного икротетания в порционное.

Неожиданное для нас наблюдение удалось сделать при сравнении сезонного хода развития половых клеток у судака в водоемах разных широт. Оказалось, что в водоемах южных широт процесс интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах, в отличие от такого же у самок судака, населяющих водоемы средних и северных широт, протекает только весной, а самки судака зимуют не в IV, а в III стадии зрелости половых желез, когда ооциты еще находятся в различных фазах вакуолизации.

Несмотря на то что, по-видимому, судак стоит ближе, чем окунь и другие виды, к исходной форме, от которой произошли все пресноводные окуневые, у него на относительно обширном ареале обнаруживаются различного рода изменения в гаметогенезе и половых циклах, однако никогда не приводящие к порционному типу икротетания. Эти особенности в скорости и в характере развития половых клеток и сезонном ходе гаметогенеза являются адаптацией к различным условиям существования и тесно связаны с уровнем и спецификой обменных процессов у особей в различных водоемах.

У бирючка (*Acerina acerina* (L.)) нами обнаружена большая, чем у судака, в отдельных водоемах асинхронность в росте ооцитов. Длительное икротетание у бирючка, по-видимому, обеспечивается в результате прерывистой овуляции созревающих ооцитов. Эти особенности гаметогенеза, так же как и у других видов, тесным образом связаны со спецификой экологии размножения данного вида из семейства окуневых, нерест которого относительно кратковремен, протекает в пойменных участках рек и связан с динамикой уровня режима в период весеннего паводка.

У ерша (*Acerina cernua* L.) мы обнаружили в различных водоемах уже разную степень асинхронности в росте ооцитов в период вителлогенеза, которая приводит к различному количеству созревающих и выметываемых порций икры, что влияет на длительность нерестового периода и количество отложенной икры. У ерша отмечена довольно большая скорость развития половых клеток как в период до наступления времени первого нереста, так и у производителей в период взрослого организма, что определяет скороспелость ерша и ускоренный по сравнению с другими окуневыми ритм размножения. Именно ерш как представитель семейства окуневых с широкой специализацией в различных звеньях репродуктивного процесса не только широко распространен в водоемах на всей территории нашей страны, но оказывается в более выгодном положении по сравнению с узкоспециализированными формами, например судаком, в условиях зарегулированного стока рек, когда неуклонно меняющиеся условия гидрологического режима, в результате разносторонней деятельности человека (сезонные и суточные колебания уровня режима, изменение температурного режима и т. д.),

приводят, зачастую, к гибели отдельных поколений у судака в результате или массовой резорбции икры, связанной с отсутствием необходимых условий для размножения этого вида, или гибели икры в «гнездах» судака в результате несвоевременной сработки воды в водохранилищах или в нижних участках бьефа плотин в период развития оплодотворенной икры и так далее (Ланге, Дмитриева, 1977; Петрова, 1981; и др.). У ерша изменения условий среды вызывают меньшие изменения в развитии половых клеток, в ритме размножения и в скорости воспроизводства популяций. Даже гибель молоди от одной порции икры, в какой-то степени компенсируется развитием потомства от последующих порций икры. В связи с большой скоростью воспроизводства, большой изменчивостью и значительной возможностью приспосабливаться к различным условиям воспроизводства (это относится и к гаметогенезу, и к количеству развивающихся и выметываемых порций икры, и к ритму размножения, и к экологии нереста) количество ерша во многих водоемах, и особенно реконструированных, весьма велико. Численность ерша в некоторых реконструированных и природных водоемах увеличивается и в результате не совсем правильной рыбохозяйственной эксплуатации (массовый вылов ценных видов рыб, низкая приемная стоимость ерша, применение орудий лова, которые в меньшей степени вылавливают малоценные сорные виды и т. д.). Все это изменяет видовой состав и снижает рыбохозяйственную ценность отдельных водоемов, а в некоторых случаях подрывает кормовую базу для получения более ценных промысловых видов рыб.

На основании наших данных по выяснению особенностей гаметогенеза и половых циклов окуневых, а также литературных по сравнительному анализу эмбриогенеза [Персональная, 1946; Константинов, 1957], биологии балхашского окуня [Жадин, 1948, 1949], сравнительному исследованию особенностей сперматогенеза окуневых рыб [Кулаев, 1939, 1944; Буцкая, 1955, 1957, 1959] следует по степени сложности гаметогенеза и половой цикличности представить виды пресноводных окуневых рыб в такой последовательности: *окунь* — *судак* — *бирючок* — *ерш*.

На основании сравнительного анализа предэмбрионального и эмбрионального периодов, биологии отдельных видов рыб семейства окуневых, и в том числе их экологии размножения, а также отрывочных палеонтологических данных, мы смогли подойти к выяснению родственных отношений у пресноводных окуневых рыб.

Предполагаемые филогенетические связи внутри семейства окуневых представлены на рис. 32. Родственные связи внутри отдельных семейств довольно трудно установить, а тем более с полной уверенностью судить, кто из современных окуневых стоит ближе к исходному предку — берш или обыкновенный судак.

В данном случае, анализируя филогенетические связи внутри семейства пресноводных окуневых рыб, было важно не только подчеркнуть, что балхашский и обыкновенный речной окунь — это уклонившиеся от общего филогенетического древа виды, но и би-

рючок и ерш с их сложным развитием половых клеток и половой цикличностью также занимают одно из крайних мест в родословном древе. Род судаков — *Lucioperca*, по нашим данным, стоит ближе к основному стволу родословного древа пресноводных окуневых рыб.

На основании всех данных, которые изложены в данном разделе главы, видно, что вопросы сравнительного экологоморфологического изучения гаметогенеза у близкородственных видов, и в частности сем. окуневых, имеют не только существенное практическое значение, но и важны для решения ряда крупных теоретических проблем — таких, как морфоэкологическая пластичность, видовые адаптивные возможности, эволюция онтогенеза у близкородственных таксонов и филогенетические связи внутри семейств и родов.

Сделаем некоторые выводы, которые представляют общетеоретический интерес. Во-первых, порционность икрометания обеспечивает особям лишь большую плодовитость, это — не совсем правильно. Наши подсчеты количества выметанной икры за всю жизнь самки окуня и ерша показывают, что количество отложенной икры у этих двух видов с разным типом икрометания почти одинаково. Порционность икрометания повышает адаптивные возможности вида, увеличивает изменчивость особей в популяции, обеспечивает устойчивую и высокую скорость воспроизводства популяций даже при значительных колебаниях условий существования. Во-вторых, в зависимости от условий существования меняется тип икрометания — порционный тип икрометания переходит в единовременный и, наоборот. Это требует также некоторого разъяснения. Как видно из анализа материалов по особенностям развития половых клеток и экологии нереста видов семейства окуневых, во всех случаях тип икрометания остается специфичным для данного вида этого семейства. Однако действительно под влиянием условий существования может изменяться степень асинхронности развития ооцитов. Например, может или несколько меняться синхронное развитие ооцитов у судака в ряде водоемов, не ведущее, однако, к порционному икрометанию, или наоборот, несколько сглаживаться неравномерность роста ооцитов у ерша в северных водоемах. Хотя ерш и успевает выметать в водоемах Севера только одну порцию икры, но потенциально он сохраняет возможность выметывать большее количество, например при пересадке его в другие водоемы за счет асинхронного развития ооцитов в период накопления в них резервных питательных веществ. В-третьих, выводы исследователей [Дрягин, 1949а, б, 1952а, 1961б, 1965, 1967; и др.] о том, что порционный тип икрометания является более древним, а единовременный тип икрометания вторичным и более молодым, по нашему мнению, не совсем правилен. Только что приведенный анализ гаметогенеза и половых циклов у окуневых рыб и их филогенетических связей показывает, что у судака, наиболее древнего представителя семейства, имеется единовременный тип икрометания, а у видов одного рода может быть разный тип нереста. Поэтому правильное представить себе эту картину следующим образом. В отдельных семей-

появляется характерная исчерченность цитоплазмы — так называемое периферическое кольцо. Уже в осеннее время протекает процесс сначала медленного, а затем бурного вителлогенеза (рис. 33, Д и Е). Перед началом икрометания в ооците находится большое количество запасных питательных веществ, ядро несколько перемещается к одному из полюсов половой клетки (рис. 33, Ж). Как показывают наблюдения у разных видов рыб зерна, глыбки желтка, а также желточные вакуоли имеют определенную форму, характерную для данного вида. Поэтому зачастую бывает достаточно посмотреть не только на строение оболочек ооцитов дефинитивного состояния, но и на структуру включений желтка в созревшей половой клетке, чтобы довольно точно определить их видовую принадлежность. Это говорит о разнообразных видовых адаптациях (см. ниже).

У многих видов карповых рыб обнаруживаем неравномерное развитие половых клеток в течение всего вителлогенеза (красноперка, линь, карась, сазан и др. виды), которые выметывают несколько порций икры в течение продолжительного нерестового периода, протекающего в межень. Остановимся на особенностях развития половых клеток и количества выметываемых порций у красноперки и сазана. У красноперки в низовьях Волги развивается и выметывается три порции икры с промежутками между выметыванием отдельных порций в 10—15 дней. Нерест красноперки начинается при достижении определенных пороговых температур — около 14—16°; она не требовательна к местам икрометания. Нерестовый период в дельте Волги длится около полутора месяцев, начинаясь, как правило, в момент наступления пика паводка. В отличие от других видов рыб, процесс накопления питательных веществ в половых клетках у красноперки длится медленно, а интенсивный вителлогенез протекает незадолго до икрометания. Особи красноперки зимуют с незрелыми половыми клетками (2-й тип сезонного хода развития половых клеток см. рис. 21 и 78). Начальные фазы вакуолизации можно наблюдать в летние месяцы. В октябре у красноперки наступает типичная III стадия зрелости половых желез (ооциты от начальных фаз вакуолизации до начала отложения желтка в цитоплазме ооцитов). Эта стадия продолжается до середины марта — начала апреля, после чего наблюдается процесс интенсивного накопления питательных веществ в яйцеклетках (коэффициент зрелости увеличивается почти в 2 раза — с 7,7 в апреле до 11,2 в мае). После выметывания всех порций икры, ^{личинки} личинки красноперки, как и у других видов рыб с порционным и даже непрерывным типом икрометания, переходят в стадию VI—II, а затем во II_н стадию зрелости гонад. Самцы красноперки также зимуют с незрелыми половыми клетками (III стадия зрелости гонад — средний коэффициент зрелости от 3,1 до 3,8). Участие в продолжительном нерестовом периоде обеспечивается неравномерностью развития цист в ампулах и самих ампул.

У сазана, как и у красноперки, также обнаружен неравномерный рост ооцитов, но, как показали наблюдения в условиях полый-

ной системы дельты Волги [Кошелев, 1957, 1958, 1968], самки сазана в маловодные годы успевают выметать одну порцию икры, в многоводные годы — две порции. Это связано с тем, что производители сазана после выметывания 1-й порции икры покидают нерестилища, у них в течение 20—30 дней происходит развитие следующей порции, и если к этому времени уровень воды продолжает подниматься выметывание 2-й порции происходит, если уровень падает, то вторая порция не выметывается, а ооциты подвергаются процессу резорбции [Кошелев, 1957, 1958, 1968]. Особенности по числу выметываемых порций икры связаны с условиями размножения, а не с разным характером роста ооцитов — у самок сазана, как и карася, линя, красноперки и др., рост половых клеток остается неравномерным, но в некоторых случаях самки сазана могут выметать большее, в других — меньшее количество порций икры, что значительно увеличивает скорость воспроизводства сазана в отдельные годы (при благоприятных условиях прохождения и других звеньев репродуктивного цикла). Изменения в типе икрометания, наряду с изменениями степени асинхронности развития ооцитов, наблюдаются лишь у немногих видов карповых рыб (лещ, рыбец).

Особенности развития половых клеток у леща в различных водоемах выразились в следующем. Во-первых, у леща в водоемах разных широт значительно меняется продолжительность стадий зрелости гонад в период превителлогенеза, что тесно связано с возрастом наступления половой зрелости у леща в водоемах севера и юга. При этом и внешний вид особей, достигающих сроков первого нереста в южных и в северных водоемах, различен, неодинакова и вся возрастная и половая структура популяций леща, обитающего в различных водоемах, а следовательно, весьма различна и скорость воспроизводства популяции.

В сезонном ходе развития половых клеток у леща в водоемах разных широт отчетливо видны значительные изменения в продолжительности в основном IV стадии зрелости половых желез. У леща в северных водоемах она весьма продолжительна, период превителлогенеза предельно сжат, нерест поздний. В южных водоемах, наоборот, период превителлогенеза более продолжителен, IV стадия длится менее полугода, нерест ранний и зачастую продолжительный. Во-вторых, у леща в различных водоемах развивается и выметывается разное количество порций икры. По нашим наблюдениям в Сямозере, оз. Глубоком и на полях дельты Волги [1958, 1963а], лещ выметывает одну порцию икры. В половой железе развивается одна генерация половых клеток, остаточная икра в виде единичных, по какой-либо причине невыметанных ооцитов, которые в дальнейшем подвергаются процессу резорбции. В других же водоемах (рски Дон, Днестр и др.) у леща наблюдается неравномерное развитие ооцитов в период вителлогенеза с выметыванием двух, а порой и трех порций икры. Данные о количестве развивающихся и выметываемых порций у леща в различных водоемах, а

Таблица 13

Число выметываемых порций икры лещом в различных водоемах

Водоем и год наблюдения	Порции икры			Автор
	1-я	2-я	3-я	
Оз. Глубокое [1958, 1959]	6.VI—15.VI 17—19.V—3—5.VI	— —	— —	Кошелев [1963a]
Дельта Волги [1955]	В первой половине мая, воды 17,6°	—	—	Кошелев [1958]
Аральское море [1947]	8.V, воды 16—17°	21—24.V, воды 20°	—	Бервальд [1949]
Р. Дон, [1948]	Вторая половина апреля до середины мая	Вторая половина мая до июня	—	Сыроватская [1949]
Р. Днестр [1962]	Полупроходная форма. Развивается и выметывается 2 порции икры. Нерест в последней декаде мая—начале июня	—	—	Чепурнова [1964]
Оз. Ильмень [1936]	5—10.IV	20—21.V	Конец мая, начало июня	Дрягин * [1939]
То же [1937]	28—30.IV	около 12.V	около 22.V	Тот же

* В более поздней работе П. А. Дрягин [1949б, с. 37] делает поправку к трактовке полученных данных и пишет следующее: «... стадо ильменского леща в основной своей массе имеет единовременное икрометание и лишь редкие экземпляры, не более 6—8%, действительно сохраняют все признаки порционного икрометания», т. е. у многих самок имеется некоторая неравномерность в развитии ооцитов.

также сроки выметывания отдельных порций икры и температура воды во время нереста представлены в табл. 13.

Изменения в степени асинхронности развития ооцитов и типе икрометания у леща в разных водоемах, так же как и скорость наступления половой зрелости, влияют на темп прохождения половых циклов и скорость воспроизводства популяций.

Сравнение особенностей развития половых клеток в течение года, сезонной приуроченности и длительности прохождения стадий зрелости гонад у воблы, леща и сазана представлено на рис. 34 (рис. 34 и 35 приведены по материалам нашего аспиранта М. М. Шихшабекова).

Характер развития половых клеток и особенности их выметывания тесно связаны с физиологическим состоянием особей в разные периоды полового цикла, а также с определенными моментами в жизни особей (нерест, нагул, зимовка и т. д.). Связь особенностей развития половых клеток с динамикой коэффициентов зрелости у самок и самцов, упитанностью и содержанием жира в теле в различные периоды жизни производителей видов рыб с разным характером роста ооцитов и типом икрометания у трех видов рыб (вобла, лещ и сазан) представлены на рис. 36.

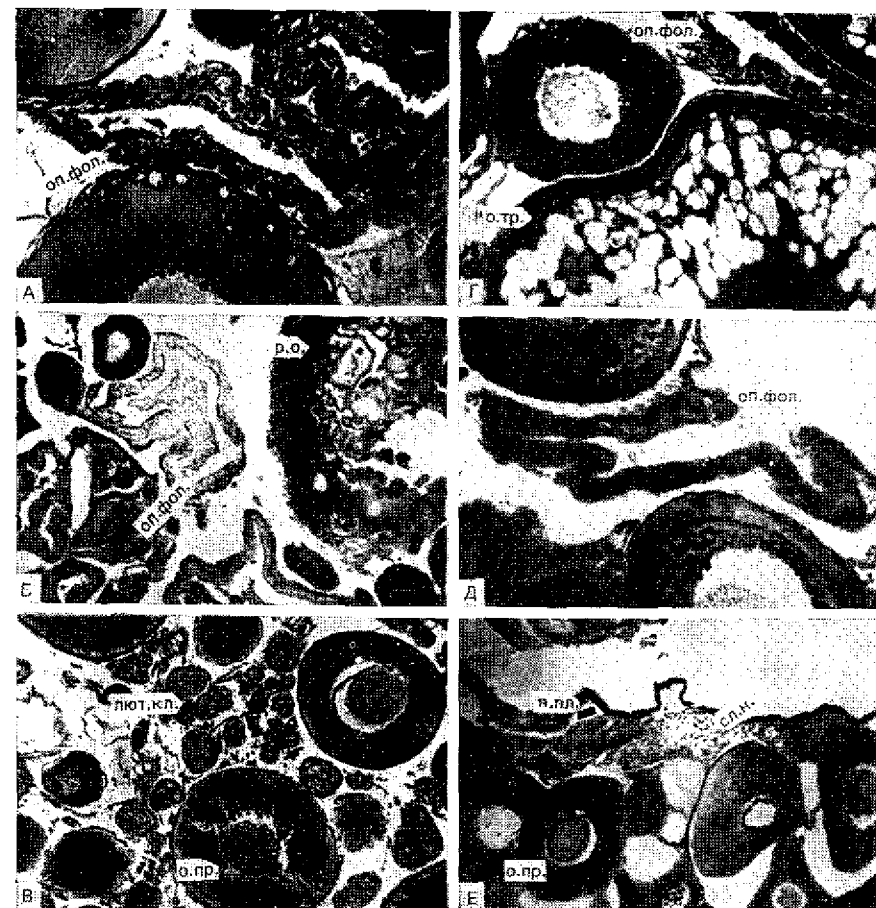


РИС. 34. Посленерестовое состояние половых желез (А—В, Г—Д), а также следы прошедшего нереста на стадии II в начале следующего полового цикла (В и Е) у разных видов карповых рыб

А — синец; Б и В — лещ; Г — густера; Д и Е — плотва

Видно, что все показатели закономерно изменяются и величина их различна в отдельные периоды жизни производителей. При этом наиболее существенные изменения в коэффициентах жирности и упитанности мы наблюдаем в конце нагульного периода, когда значительно увеличивается коэффициент зрелости гонад, что связано с началом интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах. В дальнейшем в течение зимних месяцев коэффициент зрелости и упитанности мало изменяется у воблы. Значительные изменения содержания жира в теле мы обнаруживаем у леща в течение зимних месяцев. Наиболее интенсивное увеличение коэффициента зрелости (отношение веса половых желез к весу тела без внутренне-

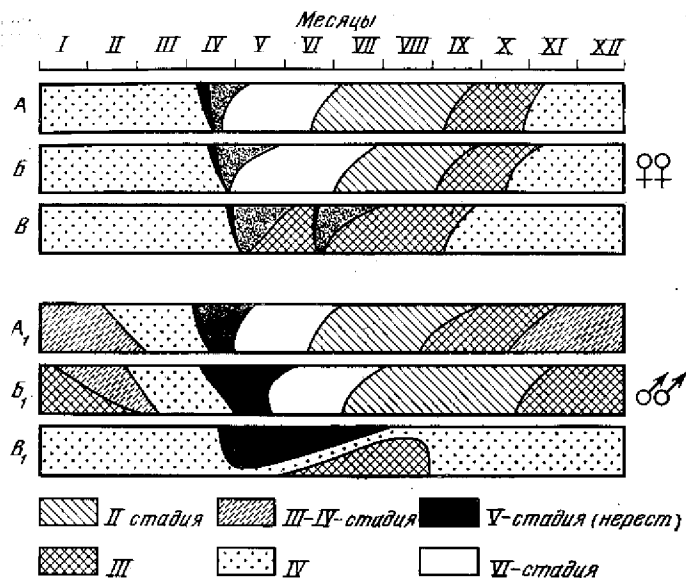


РИС. 35. Характер развития гонад в течение полового цикла у воблы (А и А₁), леща (В и В₁) и сазана (В и В₁) в водоемах южных широт

стей) отмечается в конце зимы перед началом икрометания самок. В это же время наиболее низки показатели коэффициента упитанности и содержания жира в теле рыб. У разных видов рыб эти изменения обладают различным характером, а величина и сезонная приуроченность этих показателей в течение всего года — всего полового цикла — отличается видоспецифичностью. Наиболее четкие картины в характере изменения содержания жира в теле, наряду с падением коэффициента упитанности с одновременным развитием половых клеток в яичниках, мы обнаруживаем у воблы. У леща одновременно с резким падением содержания жира в теле коэффициент упитанности в течение зимних месяцев остается довольно высоким. У сазана не происходит значительного падения коэффициента упитанности и содержания жира в теле в течение осенне-зимних месяцев, но изменения в величине коэффициента упитанности и содержания жира в теле так же, как у воблы и леща связано с накоплением питательных веществ в ооцитах и увеличением коэффициента зрелости гонад. У самцов трех видов рыб также отчетливо видны изменения в коэффициенте зрелости в течение года. У сазана его увеличение наблюдается в октябре, а в течение зимних месяцев показатель коэффициента зрелости увеличивается в незначительной степени. У воблы и леща, которые зимуют с семенниками в незавершенных фазах сперматогенеза на стадиях III и III—IV, в течение зимних месяцев наблюдается некоторое увеличение коэффициента зрелости. Таким образом, на основании данных по развитию ооцитов и характеру сперматогенеза в течение года

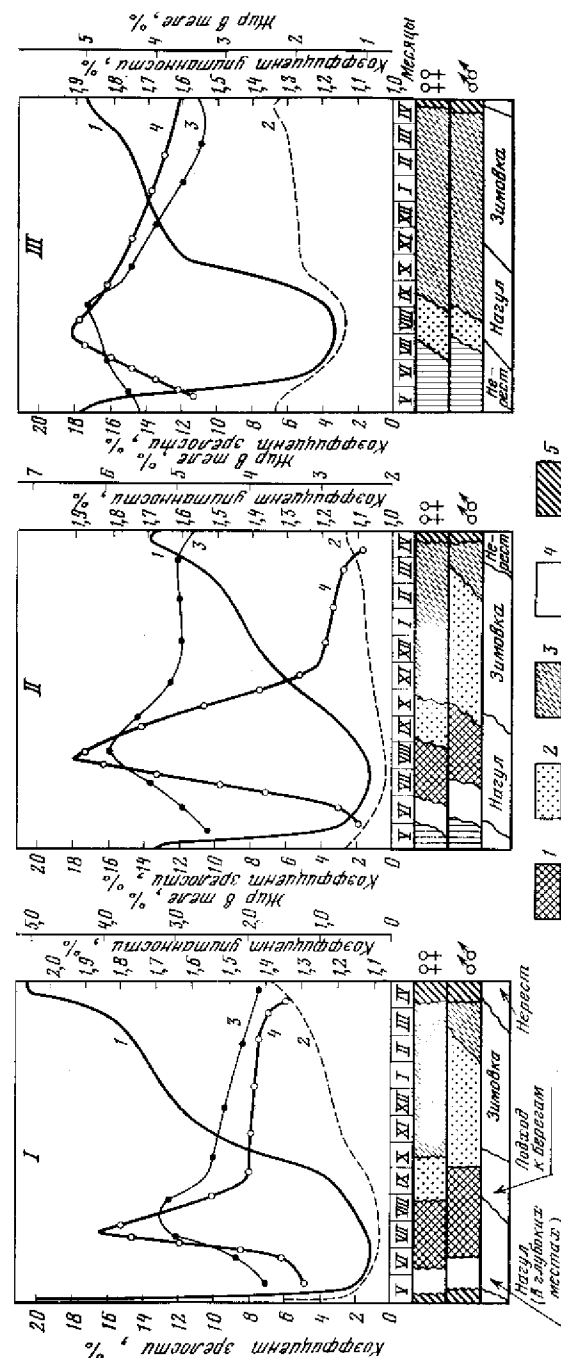


РИС. 36. Сравнение длительности прохождения стадий зрелости яичников и семенников в течение полового цикла у воблы (I), леща (II), сазана (III), наряду с динамикой коэффициентов зрелости для самок (1) и самцов (2), упитанности (3) и содержания жира в теле (4) в связи с различными периодами жизни особей
Стадии зрелости гонад: 1 — II; 2 — III; 3 — IV; 4 — VI; 5 — V

в связи с различными периодами жизни этих трех видов рыб наблюдается четкая связь между содержанием жира, коэффициентом упитанности и развитием половых клеток. Эта коррелятивная связь наиболее четко выражена у самок, у которых значительное количество питательных веществ трансформируется в развивающихся ооцитах в начале периода их трофоплазматического роста, приуроченного у всех видов рыб к концу нагульного сезона, и наблюдается в конце летних — в начале зимних месяцев при понижении температуры в водоеме. Необходимо также отметить, что изменения условий обитания видов рыб, специфика которой складывалась в данных водоемах в течение длительного времени (например, задержка производителей на подходе к местам икрометания, падение уровня воды в течение нерестового периода, отсутствие оптимальных температур для начала нереста, повышение температурного режима в течение всего полового цикла, изменение условий нагула и зимовки и т. д.), приводят к нарушениям сезонного хода развития гонад и к изменению ритма размножения рыб, что отражается на скорости воспроизводства ценных видов рыб, влияет на стабильность промысловых уловов. При этом всегда следует учитывать видовую специфичность сезонного хода развития половых желез и ритма размножения, которые могут быть вызваны теми или иными экологическими факторами в водоемах, особенно это относится к реконструированным, условия жизни в которых почти полностью определяются хозяйственной деятельностью человека.

Так же как и среди окуневых рыб, и среди карповых можно выделить определенные группы видов рыб и расположить их от наиболее простого и четкого хода развития ооцитов в течение полового цикла к более сложному половому циклу, когда в половой железе развивается и выметывается значительное количество порций икры. Среди рода лещей (*Abramis*) отдельные виды рыб по степени сложности развития половых клеток располагаются в следующей последовательности: синец, лещ, белоглазка, густера. Это в какой-то степени связано и с филогенетическими отношениями этих видов внутри рода.

Обобщая материалы по анализу развития половых клеток у ряда карповых, можно выделить по характеру развития ооцитов и типу икрометания следующие три основные группы видов рыб:

Единовременный тип икрометания	Переменный тип икрометания	Порционный тип икрометания
Плотва (вобла)	Лещ	Верховка
Чехонь	Сырть	Уклейка
Синец (белоглазка)		Красноперка
		Линь
		Сазан
		Карась
		Густера

Слева — расположены виды с синхронным развитием половых клеток и единовременным икрометанием; в центре — виды рыб, у которых в разных водоемах меняется и степень асинхронности развития ооцитов (равномерный или неравномерный их рост в период

вителлогенеза), и тип икрометания (в одних водоемах единовременный нерест, в других — порционный); справа — виды рыб, у которых во всех водоемах обнаружен неравномерный рост ооцитов с разным количеством выметываемых порций икры.

Таким образом, и среди карповых видов рыб имеются близкородственные виды с различным характером развития ооцитов и типом икрометания, что говорит о независимости появления в разных систематических группах того или иного характера развития ооцитов и типа икрометания. Все особенности гаметогенеза и половой цикличности видоспецифичны и тесно связаны со спецификой биологии отдельных видов рыб, и в том числе их размножения.

ОСОБЕННОСТИ ГАМЕТОГЕНЕЗА СИГОВЫХ РЫБ (COREGONINAE)

Среди костистых рыб сига всегда привлекали внимание исследователей как представители видов с широким диапазоном морфофизиологической и экологической изменчивости и большими адаптационными возможностями в пределах обширного ареала [Москаленко, 1958; Решетников, 1964, 1980; Берг, 1948; Белянина, 1965, 1966а, б, 1971; Анпилова, 1959, 1962; Дрягин и др., 1969; и др.]. С другой стороны, сиговые — это неоценимое богатство внутренних водоемов Советского Союза. Поэтому исследования биологии сиговых рыб и, в частности, различных сторон их репродукции имеют не только большое теоретическое значение, но и важны для практики нашего рыбного хозяйства. В работе, посвященной полиморфизму сиговых рыб (*Coregoninae*) и его биологическому и рыбохозяйственному значению, П. А. Дрягин, П. Л. Пирожников и В. В. Покровский [1969] высказали мысль, что сиговые находятся в состоянии становления, в периоде интенсивного формообразования и видообразования. По их мнению «...современные гидрографические и климатические условия в Палеарктике и Неарктике, также в известной степени и деятельность человека способствуют биологическому процветанию сиговых. Они имеют обширный ареал, несколько расширяющийся под влиянием деятельности человека, большую численность и множество разновидностей и экологических форм» (с. 24). Развитие половых клеток у различных лососевых рыб и, в частности у сигов, изучалось многими исследователями, как в естественных для данного вида водоемах [Лапицкий, 1949; Вотинов, 1960, 1963; Кошелев, 1966, 1970; Анпилова, 1967а, б], а также в необычных для данного вида условиях, проводился анализ материалов и выяснялась специфика биологии размножения и гаметогенеза сигов в результате акклиматизации [Бескровный, Сукачева, 1959, 1960; Кузьмин, 1967; Конрадт, 1956; Кубрак, 1961; Ирихимович, Статова, Кубрак, 1960; Анпилова, 1967а, б]. Исследования раннего гаметогенеза и гонадогенеза (закладка и дифференцировка пола вплоть до наступления половой зрелости) у некоторых лососевых рыб были проведены Г. М. Персовым [1966а, б, 1968, 1969]. Исследованиям различных форм севанской форели и детальному анализу овариальных циклов у различных рас севанской форели, подроб-

ному описанию сезонного хода развития половых клеток и последовательных фаз дегенерации — резорбции опустевших фолликулов и отдельных невыметанных икринок — посвящена серия работ И. Т. Негоновской [1961, 1964а, б, 1966а, б, 1969].

Таким образом, большое рыбохозяйственное значение сиговых рыб, их широкое распространение и интенсивная акклиматизация в водоемах различных широт, — с одной стороны, и, с другой стороны, относительно детальное описание гаметогенеза у отдельных видов их в ряде водоемов заставили остановить внимание при изучении закономерностей гаметогенеза, прохождения половых циклов, ритма размножения и экологии нереста в различных зонах европейской части Советского Союза именно на представителях сиговых. Во-первых, потому, что это — типичные представители северных водоемов с обширным ареалом отдельных видов. Во-вторых, с большой изменчивостью морфологических признаков и экологии размножения: внутри вида можно обнаружить формы скороспелые и позднеспелые, формы с разным сезонным ходом гаметогенеза и временем нереста, экологические формы с различным ритмом размножения и экологией нереста. В-третьих, для сравнительного морфоэкологического анализа гаметогенеза и прохождения полового цикла необходимо было выяснить специфику развития половых клеток, длительность и сезонную приуроченность отдельных стадий зрелости гонад у видов рыб с осенне-зимними сроками икрометания, которое характерно для основной массы сиговых рыб. В-четвертых, было интересно выяснить особенности гаметогенеза, сезонного хода развития половых желез и ритма размножения особей у разных экологических форм в пределах вида, для понимания путей и выяснения форм адаптации различных звеньев репродуктивного процесса в связи с различными условиями их существования. В-пятых, разнообразие биологии сиговых рыб, а специфика гаметогенеза и ритма функционирования половых желез дают возможность выяснить некоторые стороны происхождения и филогении.

Таким образом, изучение гаметогенеза, половой цикличности, ритма размножения, экологии нереста и особенностей воспроизводства у некоторых видов сиговых рыб было необходимым звеном в наших сравнительных эколого-морфологических исследованиях различных сторон репродуктивного процесса у рыб.

Специфика сезонного хода гаметогенеза у сига (Coregonus lavaretus L.) как представителя с осенне-зимним периодом размножения. У самок сига при достижении сроков первого нереста, как и у других видов рыб, период превителлогенеза, период ядерно-плазменных преобразований, развивающихся ооцитов, может протекать в течение весьма разного отрезка времени, что определяет ту или иную скороспелость особей.

Однако, сравнивая время наступления половой зрелости у разных форм сига — многотычинкового, у которого в рационе преобладают планктонные организмы, и малотычинкового, который питается преимущественно бентосом, можно видеть (табл. 14), что у пер-

Таблица 14

Возраст наступления половой зрелости и продолжительность жизни особей разных форм сига (*Coregonus lavaretus* L.) в различных водоемах

Водоем	Возраст первого икрометания, годы		Предельный возраст особей (годы)	Число половых циклов в течение всей жизни	Автор
	самки	самцы			
Малотычинковая форма					
Чуозеро	6+ (7+)	5+	13—15	7—10	По нашим наблюдениям и данным Ю. С. Решетникова [1964]
Чингдль-яр	5+, 6+	4+, 5+	10—11	—	
Охтозеро	6+, 7+	5+, 6+	14	—	
Многотычинковая форма					
Чингдль-яр	3+, 4+	3+, 4+	7	3—5	По нашим наблюдениям и данным Ю. С. Решетникова [1964] и В. Ф. Титовой [1967а, б]
Сямозеро	4+	3+	7+	—	
Оз. Капылучи	3	2	Нет данных	—	В. И. Анпилова [1967а, б]

вой формы сига половая зрелость наступает значительно раньше, чем у второй формы. Наряду с этим меняется и продолжительность жизни особей и количество половых циклов в течение всей жизни производителей. По-видимому, это тесным образом связано с особенностями обмена веществ, скоростью роста особей и темпом развития ооцитов в период превителлогенеза. Наиболее полный ответ на эти интересные особенности биологии двух форм сига могут быть получены при комплексном морфофизиолого-биохимическом изучении этих форм с учетом экологических факторов в течение всего индивидуального развития. На более детальном анализе особенностей развития половых клеток и функционирования гонад у разных экологических форм сига в связи со скоростью воспроизводства популяций мы остановимся несколько ниже.

Характерный комплекс ооцитов в половой железе самок в период достижения сроков (возраста) первого икрометания можно видеть на гистологическом срезе яичника ~~самок~~ сига в возрасте 5+ (II₁ — стадия зрелости гонад) на рис. 37, А. Перед началом трофоплазматического роста ооцитов в половых клетках появляется сетчатая структура в цитоплазме, описанная рядом авторов для других видов рыб: лососевых [Персов, 1966а, б, 1969], осетровых [Садов, 1963; Николюкин, 1964]. После этого начинается период медленного, а затем и бурного накопления питательных веществ в ооцитах, который у сигов в сравнении с другими видами пресноводных костистых рыб протекает в течение короткого времени, незадолго до начала осеннего нерестового периода. Появление сетча-

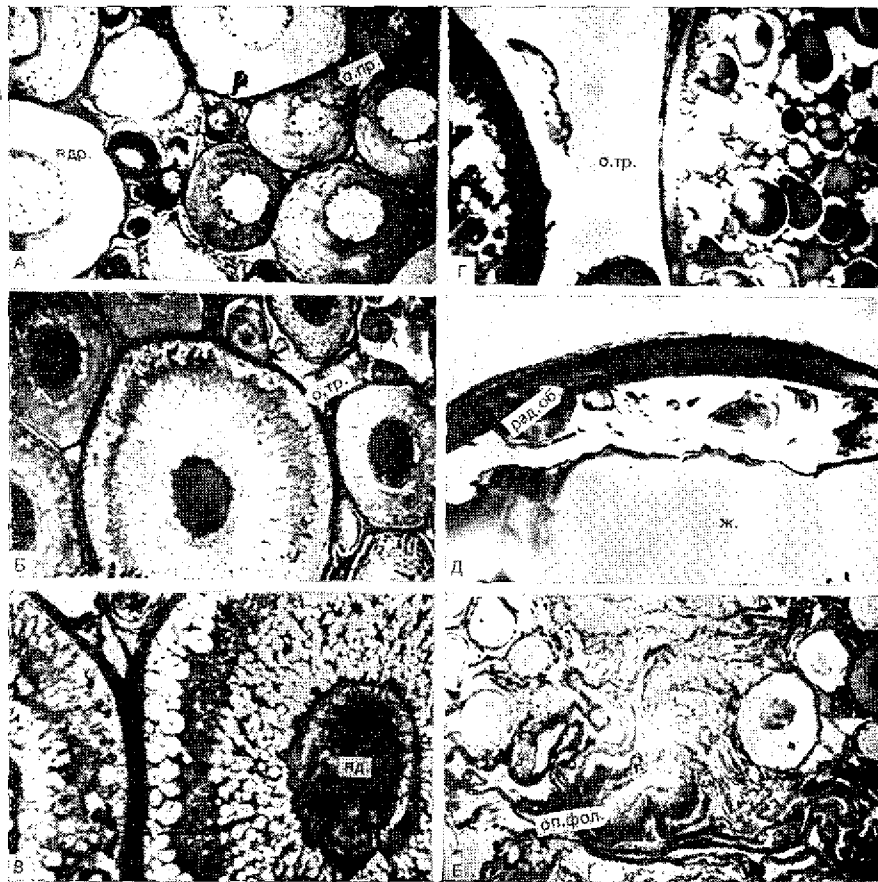


РИС. 37. Комплексы ооцитов, характерный для отдельных стадий зрелости яичника сига

А — сиг — 69, Охтозеро. Фиксация Ценкером 6.X 1964 г. ♀ II, возраст — 5+; l — 25,5 см; q — 212 г; q гонад — 0,5 г. Коэффициенты: зрелости — 0,23, упитанности — 1,28. Видны ооциты в разных фазах периода трофоплазматического роста. В цитоплазме многих ооцитов наблюдаются различные картины, предшествующие периоду вителлогенеза, МБИ-1, ок. 8, об. 10; Б — сиг 333, Чунозеро. Фиксация Буэном 19.X 1964 г. ♀ II—III, возраст — 7+, l — 28,6 см; q — 292 г; q гонад 40 г. Коэффициенты: зрелости 1,37, упитанности — 1,24. Видны ооциты различных фаз вакуолизации и более молодые ооциты. МБИ-1, ок. 8, об. 10; В — то же, что Б. Ооциты в конечных фазах вакуолизации и единичные — в начальных фазах накопления желтка; Г — сиг 29, оз. Чиягльс-яр. Фиксация Буэном 20.IX 1964 г. ♀ IV, возраст — 7+, l — 30,0 см; q — 340 г; q гонад — 27,5 г. Коэффициенты: зрелости — 27,5; упитанности — 1,26. На фото — ооциты в конечных фазах трофоплазматического роста и ооциты генерации будущего года. МБИ-6, ок. 12,5, об. 9; Д — сиг 250, Чунозеро. Фиксация Буэном 10.X 1964 г. ♀ V, возраст 9+, l — 30,6 см; q — 289 г; q гонад — 56 г. Коэффициенты: зрелости — 19,4, упитанности — 1,01. Видна часть ооцита перед овуляцией. Желток слит в сплошную однородную массу, радиальная оболочка ооцита (zona radiata). МБИ-6, ок. 12,5, об. 9; Е — сиг 279, Чунозеро. Фиксация Буэном 10.X 1964 г. ♀ VI, возраст — 6+; l — 28,3 см; q — 244 г. Коэффициент упитанности — 1,23. Видны недавно опустевшие фолликулы и ооциты трофоплазматического роста — генерация будущего года. МБИ-1, ок. 7, об. 10

той структуры в цитоплазме ооцитов малого роста предшествует фазам вакуолизации яйцеклеток. В ооците появляются разного размера вакуоли. Первые вакуоли появляются вокруг ядра, несколько позднее процесс вакуолизации наблюдается на периферии ооцита, а вскоре вся цитоплазма ооцита заполняется вакуолями. При этом, в отличие от других видов рыб (окуневые, карповые и др.), у сига еще в течение летних месяцев, при незавершенной вакуолизации в ооцитах, начинают появляться зерна желтка (рис. 37, Б и В). Это ясно при макроскопическом анализе половых желез у сиговых рыб, когда относительно небольшого размера яичники имеют уже желтоватый оттенок, характерный для половых желез, в ооцитах которых начался процесс накопления питательных веществ. Ядро ооцита в начале вителлогенеза с сильно изрезанными краями и с большим количеством неправильной формы ядрышек. В это же время происходят изменения в генезисе оболочек: появление многослойности, их сложного строения, радиальной исчерченности собственно оболочки ооцита (zona radiata). В конце лета — начале осени в ооцитах сига протекает ~~период~~ интенсивный вителлогенез: значительно увеличивается размер ооцитов, мелкие капли вакуолей с желтком и жиром сливаются в более крупные (рис. 37, Г). Ядро расположено еще в центре ооцита. В отличие от большинства других видов рыб у сига период накопления питательных веществ в развивающихся половых клетках кратковременен. Интенсивный вителлогенез у сига протекает в течение всего 1—2 месяцев, а весь период трофоплазматического роста длится в течение 4—5 летне-осенних месяцев. Бурнопротекающий процесс трофоплазматического роста ооцитов, в течение которого происходит значительное увеличение размеров половых клеток, а также увеличение абсолютного, а, следовательно, и относительного веса яичника, отражается на динамике величин коэффициента зрелости гонад в течение сезонного хода развития половых желез.

По мере наступления пороговых температур для начала размножения и подхода сига к местам нереста происходят предовуляционные изменения в ооцитах: питательные вещества представлены сплошной гомогенной массой, ядро перемещается к краю ооцита, исчезает кортикальный слой, радиальная оболочка достигает своего максимального размера, хорошо заметна зона radiata interna, снаружи радиальной оболочки заметен тонкий клейкий слой (рис. 37, Д). После овуляции ооцитов в половой железе присутствуют в большом количестве лопнувшие опустевшие фолликулярные пузырьки и ооциты трофоплазматического роста в фазе однослойного фолликула и более ранних фаз зрелости. Яйценесущие пластинки сильно вытянуты, половые клетки лежат не компактной массой, а разбросаны среди соединительной ткани и ткани опустевших фолликулов, кровеносные сосуды гипертрофированы (рис. 37, Е). После окончания резорбционных процессов (рассасывания опустевших фолликулов и отдельных невыметанных икринок, так называемой «остаточной икры») в половой железе отнерестовавших самок яйценесущие пластинки сжимаются и принима-

ют свой первоначальный вид, ооциты в них располагаются уже компактно и только конечные фазы резорбции опустевших фолликулов и единичных по какой-либо причине невыметанных икринок указывают на участие данной самки в прошедшем нерестовом периоде (см. рис. 42, А—Е). После окончания посленерестовой VI стадии зрелости гонад яичники переходят в свое исходное состояние — II₂ стадию зрелости, которая, как правило, наблюдается у видов рыб с синхронным ростом ооцитов и единовременным типом икрометания в начале каждого последующего полового цикла.

В связи с осенне-зимними сроками размножения у самцов завершающие процессы сперматогенеза наблюдаются в летне-осеннее время. Зрелые половые клетки из семенников выделяются несколько раньше, чем у самок, о чем говорит анализ контрольных уловов, в которых самцы с текучими молоками встречались нами раньше, чем самки в V стадии зрелости гонад, с вытекающей зрелой икрой. Длительное участие самцов в нересте обеспечивается медленным порционным выведением зрелых половых клеток из семенных канальцев. После окончания нерестового периода наблюдается новая волна в развитии половых клеток. По краям семенных канальцев появляются сперматогонии, затем сперматоциты первого и второго порядка, далее происходит процесс формирования и выведения сперматозоидов из отдельных цист в семенные канальцы, которые полностью заполнены зрелыми половыми клетками, вплоть до начала нерестового периода. Эпителий стенок семенных канальцев во время нереста увеличивается в размерах и, возможно, играет какую-то роль в выведении зрелых половых клеток из семенника.

Наши исследования биологии размножения сига в озерах Карелии и Лапландского заповедника показали, что по степени зрелости половых желез нерестовое стадо сига весьма неоднородно. Динамика изменений стадий зрелости половых желез у сига в течение всего нерестового периода, которая была выяснена в результате контрольных уловов в разных участках Чунозера, представлена в табл. 15. Как видно из данных таблицы, на нагульных участках встречаются сиги с половыми железами на начальных стадиях зрелости гонад и особи с половыми клетками в III—IV и IV стадиях зрелости гонад. По мере миграции сига к местам размножения на нагульных участках становится все меньше и меньше производителей со зрелыми половыми клетками, которые концентрируются в основном ближе к местам размножения. Макроскопически стадии зрелости половых желез в период интенсивного трофоπλαзматического роста ооцитов (IV и IV—V) легко различимы друг от друга (рис. 38). Картина посленерестовой стадии зрелости яичника тоже весьма характерна (рис. 39, 1). Однако стадии II и II—III доставляют исследователю массу трудностей, так как на основании лишь макроскопического анализа половых желез у самок разного возраста невозможно сказать, что это особи, половые железы которых находятся в «неактивном» состоянии, в период достижения сроков первого нереста, или это яичники самок, которые

Таблица 15

Динамика изменения (в %) стадий зрелости половых желез у сига в контрольных уловах за весь нерестовый период в оз. Чунозеро (1964 г.)

Дата и район сбора материала	Всего особей	Стадия зрелости									
		I	I—II	II	II—III	III	III—IV	IV	IV—V	V	V—VI
2—5.IX Фонарный наволок	83 (44 ♀, 39 ♂)	— 5,12	— 5,12	25 46,45	36,36 2,56	4,36 2,56	2,27 35,9	25 2,56	—	—	—
23—24.IX Фонарный наволок	20 (10 ♀, 10 ♂)	—	—	90 70	—	—	—	10 30	—	—	—
25—26.IX Кусярж	46 (17 ♀, 29 ♂)	—	—	29,41 41,38	52,94 —	—	—	17,64 55,17	—	—	—
16—18.X Фонарный наволок	10 (6 ♀, 4 ♂)	16,66 50	—	— 25	83,83 25	—	—	—	—	—	—
9—10.IX Низовья р. Чуны	81 (40 ♀, 41 ♂)	2,5 4,88	—	15 21,95	12,5 —	2,5 —	2,5 24,39	60 48,9	5 —	—	—
9—10.X Низовья р. Чуны	77 (41 ♀, 36 ♂)	—	—	2,44 2,77	12,19 2,77	—	—	—	73,17 80,33	9,75 8,33	244 —
19.X Низовья р. Чуны	83 (58 ♀, 25 ♂)	—	—	5,17 20	29,31 —	—	—	—	5,17 8	29,31 68	8,62 4
											22,41 —

* В числителе — самки, в знаменателе — самцы.

Двойной линией разделены места нагула — верх таблицы и нереста — низ таблицы.

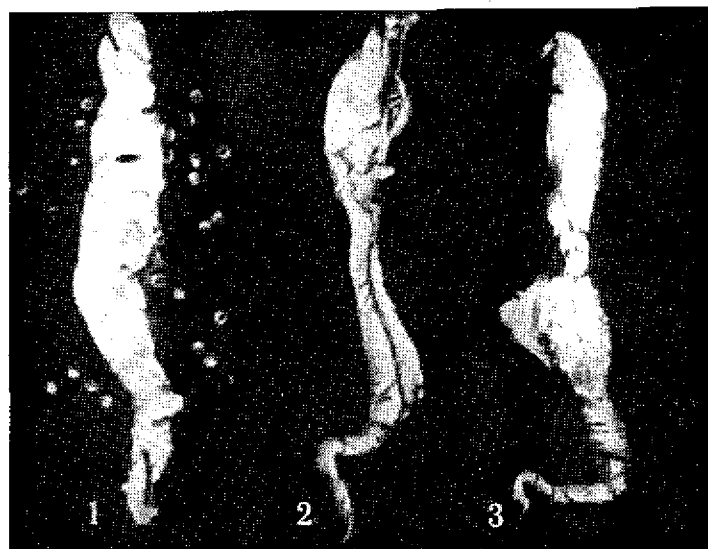


РИС. 38. Половые железы самок сига в стадиях периода интенсивного вителлогенеза в ооцитах

— стадия IV, ♀ N 28, $l=26,8$ см; $q=213$ г; возраст 6+; q гонад — 35 г. Охотозеро: проба от 4.X 1964 г.; 2 — стадия IV—V. ♀ N 250; возраст — 9+; $l=30,6$ см; $q=289$ г; q гонад — 56 г. Чунозеро, проба от 9.XI 1964 г.

РИС. 39. Половые железы самок сига в посленерестовой стадии зрелости и стадиях, которые характеризуются ооцитами периода превителлогенеза

1 — стадия V—VI, ♀ № 295, возраст — 6+, $l=30,2$ см; $q=284$ г; q гонад — 5,3 г. Чунозеро, 10.X 1964 г.; 2 — стадия II—III, ♀ № 315, возраст — 10+; $l=32,0$ см; $q=377$ г; q гонад — 4,2 г. Чунозеро, 10.X 1964 г.; 3 — стадия II—III, ♀ № 78, возраст — 8+ (9+), $l=31,7$ см; $q=421$ г, q гонад — 3,3 г. Охотозеро, 6.X 1964 г.



не участвуют в нересте текущего года, пропускают данный нерестовый период (рис. 40).

На основании некоторых биологических показателей (вес гонад, коэффициенты зрелости и т. д.) довольно четко разделяются стадии III—IV и IV от IV—V и V, а также посленерестовая стадия VI. Однако начальные стадии развития половых желез мало чем отличаются друг от друга — это особенно относится к стадиям II и II—III (табл. 16).

Разобраться в этих стадиях зрелости помог нам гистологический анализ половых желез в течение всего полового цикла и особенно во время прохождения посленерестовой VI стадии зрелости яичника, с выяснением резорбционного процесса и его конечных фаз в яичниках отнерестовавших самок.

Строение семенников сига и разнообразие стадий зрелости половых желез, которые встречаются у самцов в один из дней нерестового периода, можно видеть на рис. 41. На основании исследований всего гаметогенеза у сигов можно представить длительность стадий зрелости гонад у малотычиновых осетров без учета изменения ритма размножения в следующем виде.

Оогенез и стадии зрелости гонад в течение ежегодно повторяющегося полового цикла. Сразу же после нерестового периода, который у всей популяции сига длится один — полтора месяца, начи-



РИС. 40. Половые железы самок сига в период достижения сроков первого нереста (1—2) и взрослых особей, пропускающих нерестовый период (3—5) (Чунозеро, контрольные уловы от 23 и 25.IX 1964 г.)

1 — стадия II, ♀ № 218, возраст — 4+; $l=25,3$ см; $q=203$ г; q гонад — 0,9 г; 2 — стадия II, ♀ № 230, возраст — 6+; $l=27,9$ см, $q=281$ г; q гонад — 0,3 г; 3 — стадия II—III, ♀ № 192, возраст — 6+, $l=28,2$ см, $q=272$ г, q гонад — 1,6 г; 4 — стадия II—III, ♀ № 215, возраст — 7+, $l=28,0$ см, $q=271$ г, q гонад — 1,8 г; 5 — стадия II, ♀ № 213, возраст — 10+, $l=31,0$ см, $q=339$ г, q гонад — 1,7 г

Таблица 16

Характеристика стадий зрелости яичников сига в осенний период
(сентябрь—октябрь, оз. Чунозеро, 1964 г.)

Стадия зрелости	Средний вес половых желез (в г)	Средний коэффициент зрелости		Средний коэффициент упитанности самок (по Кларку)	Средний возраст самок, годы	Всего особей, шт.
		к общему весу	к весу порки			
I	—	—	—	1,02	2,2	5
I—II	—	—	—	1,29	3	2
II	2,10	0,73	0,78	1,23	7	1
II—III	2,85	0,90	0,93	1,19	5,4	27
III	2,42	0,77	0,82	1,21	8	66
III	2,52	0,78	0,84	1,17	6,8	6
III—IV	11,50	3,73	4,09	0,89	7,5	2
IV	44,90	13,23	16,4	1,21	8,2	39
IV—V	63,09	17,78	22,22	1,14	8,2	35
V	59,66	17,90	22,74	1,11	7,6	19
V—VI	—	—	—	1,18	7,2	5
VI	5,62	1,97	2,08	1,15	7,8	13

ная с октября по ноябрь, у отдельных самок, выметывающих всю икру в течение относительно короткого промежутка времени, по-видимому, исчисляемого десятками часов, наступает посленерестовая стадия зрелости (VI), которая у сига весьма продолжительна и наблюдается в течение всех осенне-зимних и начальных месяцев весны. Продолжительность этой стадии более 4 месяцев. В течение этого времени наблюдались в половой железе отнерестовавших самок резорбционные процессы, а также генерации будущего года — ооциты протоплазматического периода. После окончания VI стадии зрелости наступает II_{2...} стадия зрелости половых желез, которая во много раз короче, чем у самок, достигающих сроков первого икрометания; II₁ длится годы, а II_{2...} — всего 2—3 месяца. Во время весенне-летнего нагула производителей наступает III_{2...} стадия зрелости половых желез, продолжительность ее — около 3 месяцев. Непосредственно за ней, незадолго до наступления нерестового периода, начинается процесс интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах, т. е. наступает IV_{2...} стадия зрелости яичников, длящаяся всего один—два месяца. По мере подхода самок на нерестилища и достижения пороговых температур воды (около 4°), при которой начинается икрометание, происходят предвульционные изменения в ооцитах и начинается процесс выметывания созревших половых клеток, а яичники самок характеризуются V стадией зрелости половых желез.

Сроки прохождения стадий зрелости гонад в процессе сезонного сперматогенеза в ежегодно повторяющемся половом цикле та-

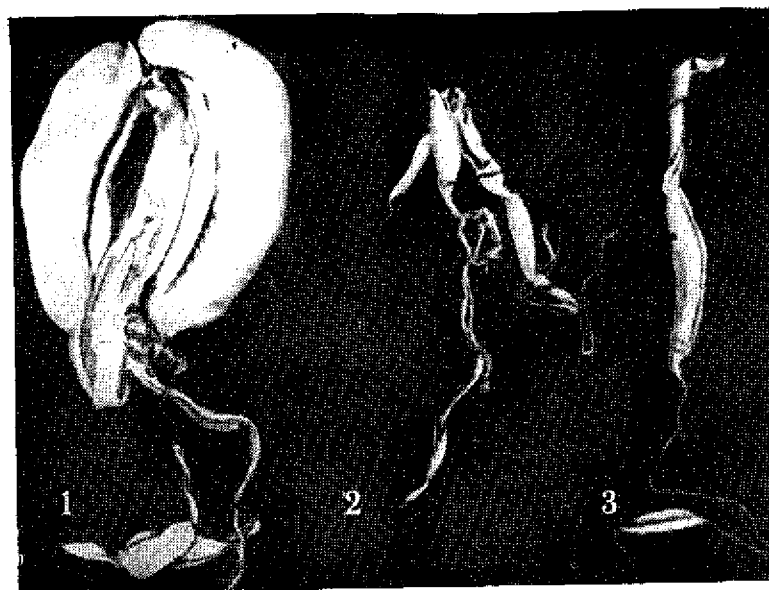


РИС. 41. Строение и стадии зрелости семенников сига в течение нерестового периода в озерах Лапландского заповедника (оз. Чунозеро 10.IX 1964 г.)

1 — стадия V, ♂ № 161, возраст — 6+; l — 28,3 см; 2 — стадия II—III: ♂ № 254, возраст — 8+; l — 33,0 см, q — 401 г, q гонад — 0,6 г; 3 — стадия II, ♂ № 149, возраст — 5+, l — 27,7 см, q — 272 г (1/2 часть гонады)

ковы: стадия VI длится после окончания нереста у всей популяции приблизительно до конца зимы (до февраля); стадия II—III продолжительна и длится около полугода; IV стадия кратковременна и продолжается в течение месяца, наступает за месяц или несколько раньше перед началом нерестового периода у сига в данном водоеме; V стадия у самцов сига продолжительна, так как отдельные самцы, в отличие от самок, в результате медленного выведения зрелых половых клеток из семенных канальцев, принимают участие в течение длительного времени и всего нерестового периода (1—2,5 месяца), оплодотворяя икру самок.

Анализируя особенности развития половых клеток, следует несколько подробнее остановиться на следующих, ускользнувших от внимания других исследователей нерешенных вопросов, которые являются специфичными и характерными именно для сига как представителя фауны рыб северных водоемов с осенне-зимними сроками размножения. Для развития ооцитов сига является характерным кратковременность процесса интенсивного накопления питательных веществ, который протекает незадолго до начала осенне-зимнего нерестового периода. Именно этим быстрым и интенсивным периодом трофоплазматического роста, протекающим в конце лета — начале осени, сиг отличается от большинства других прес-

новодных видов рыб. По характеру сезонного хода развития половых желез сига является типичным представителем III типа гаметогенеза в течение половой цикличности (см. рис. 21). За весьма короткий промежуток времени в яйцеклетках сига накапливается большое количество питательных веществ за счет мобилизации энергетических ресурсов в организме самки. Если средний вес половых желез в период прерывающегося гаметогенеза (II стадия зрелости гонад) равен 2,85 г, то средний вес гонад в конце трофоплазматического роста повышается до 63,09 г, а коэффициент зрелости соответственно с 0,96 до 22,22, т. е. абсолютный вес яичников увеличивается в 22,1 раза, а относительный вес половых желез повышается в 23,1 раза.

Без должного внимания большинства исследователей в области изучения гаметогенеза, и в частности характера развития половых клеток и особенностей прохождения стадий зрелости гонад у сиговых рыб, оставались вопросы, связанные с выяснением резорбционных процессов, протекающих в половой железе отнерестовавших самок. У самок сига с осенне-зимним периодом размножения, в отличие от других видов рыб, относящихся к I или II типу развития половых желез в течение года, резорбционные процессы в яичниках отнерестовавших самок занимают значительный отрезок времени в течение сезонного хода развития половых желез, составляя примерно половину времени в прохождении полового цикла — около половины года. Продолжительная во времени посленерестовая стадия зрелости гонад (VI₂), которая характеризуется резорбционными процессами в половой железе, наблюдается в течение всех зимних месяцев (захватывая частично и последние месяцы осени и начальные месяцы весны), специфична только для сезонного хода развития половых желез у сигов. По мере медленного завершения резорбционных процессов, которые связаны с рассасыванием опустевших фолликулов и отдельных по какой-либо причине невыметанных икринок, в половой железе всегда можно обнаружить посленерестовые следы или в виде отдельных небольших группок клеток с липоидными включениями, которые красятся по Маллори в зеленовато-желтоватый цвет, или деформированные остатки от опустевших фолликулов. Гистологический анализ посленерестовой стадии зрелости яичников и выяснение картин резорбционного процесса в течение всего полового цикла дали нам возможность не только разграничить рекрутов (пополнение) от производителей (остатка), но и выяснить ритм размножения сига в связи с различными условиями существования особей в годы с различными гидрометеорологическими условиями.

В результате анализа оогенеза у особей разного возраста удалось обнаружить некоторую разницу в расположении и форме развивающихся половых клеток. У молодых самок ооциты имеют правильную округлую форму, цитоплазма и ядро воспринимают разного рода гистологические красители хорошо, половые клетки в яйценосных пластинках расположены компактно. У самок старших возрастов ооциты имеют неправильную овальную форму, значи-

тельное количество половых клеток деформировано, прокрашиваются ооциты плохо, в яйценосных пластинках располагаются не компактно (см. гистологические срезы половых желез самок в возрасте 5+ рис. 37, А и в возрасте 9—10 лет — рис. 42, В, Д).

Таким образом, для сига как представителя северной пресноводной фауны являются характерными в развитии половых клеток, в длительности и сезонной приуроченности прохождения отдельных стадий зрелости гонад следующие моменты:

1) период ядерно-цитоплазматических преобразований в ооцитах у особей, достигающих сроков первого икрометания, длится во много раз дольше, чем при последующих половых циклах. Изменение длительности этого периода определяет ту или иную скороспелость разных экологических форм сига. Ооциты протоплазматического роста в период старости несколько иные, чем у взрослых половозрелых особей;

2) период интенсивного трофоплазматического роста ооцитов сокращен и протекает в течение всего одного—двух месяцев (конец лета — начало осени);

3) некоторая асинхронность в росте ооцитов у отдельных самок и различное количество остаточной икры свидетельствуют о неблагоприятных условиях для фронтального, синхронного развития половых клеток, предназначенных для выметывания в текущий нерестовый сезон;

4) период резорбционных процессов крайне растянут. VI стадия зрелости гонад длится не менее 4 месяцев, а иногда занимает половину времени от длительности всего полового цикла;

5) в половой железе отнерестовавших самок всегда присутствуют следы, указывающие на прошедший нерест. Гистологический анализ половых желез у разных форм сига дал нам возможность не только уточнить длительность прохождения отдельных периодов оогенеза (юность, зрелость, старость), но и прохождение полового цикла у производителей в годы с различными гидрометеорологическими условиями;

6) задержки в ритме размножения сига, обусловленные понижением интенсивности обмена у особей в годы с различными условиями существования, связаны с запаздыванием времени наступления интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах, что приводит к удлинению стадии зрелости II—III и снижению скорости прохождения полового цикла. В связи с этим мы и наблюдали неоднородность самок по степени зрелости половых желез в течение всего нерестового периода и особенно наличие стадий II и II—III у особей разного возраста в разные периоды полового цикла.

Особенности развития половых клеток и ритма размножения у сига (малотычинковый и многотычинковый). Для выяснения закономерностей гаметогенеза, а также путей и форм адаптационного гаметогенеза в различных звеньях репродуктивного процесса у рыб к различным условиям существования, как уже неоднократно отмечалось нами, большое значение имеют исследования биологии размножения не только у близкородственных видов, но и у экологических форм и

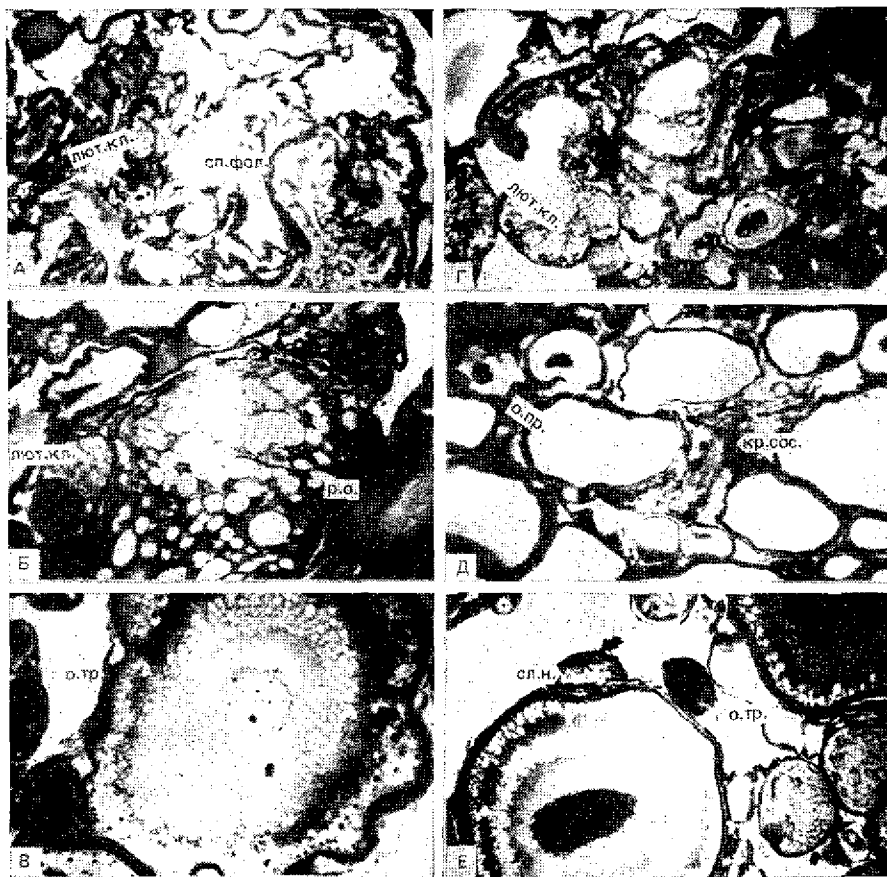


РИС. 42. Особенности посленерестового состояния половых желез (стадия VI₂...) у самок сига с ежегодным (слева) и неежегодным (справа) ритмом размножения. А — сиг 347, Чунозеро, проба от 19.X 1964 г. Буэн, ♀ VI₂, возраст — 8+, l — 27,4 см, q — 229 г, q гонад — 4,4 г. Коэффициенты: зрелости — 1,92, упитанности — 1,11. Видны еще не слипшиеся, только что опустевшие фолликулы и группки клеток с включениями липоидов, говорящие об участии этой самки в нересте прошлого года, а также ооциты генерации следующего года в периоде протоплазматического роста, МБИ-1, ок. 8, об. 10; Б — сиг 420, 5.V 1965 г., Чунозеро, фиксация Буэном, ♀ VI₂—II₂, возраст 7+ (8) лет, l — 30,3 см, q — 245 г, q гонад — 1,8 г. Коэффициенты: зрелости — 0,73, упитанности — 0,88. Видны ооциты генерации текущего года в начальных фазах вакуолизации и протоплазматического роста, встречаются группки клеток с включениями липоидов — следы прошедшей посленерестовой резорбции (участие этой самки в нерестовом периоде осенью 1964 г.), МБИ-1, ок. 8, об. 10; В — сиг 428, 14.V 1965 г., Чунозеро, фиксация Буэном, ♀ II₂—III₂, возраст 9+ (10) лет, l — 33,0 см, q — 375 г, q гонад — 2,4 г. Коэффициенты: зрелости — 0,64, упитанности — 1,04. Ооциты в начальных фазах накопления желтка и более молодые ооциты. МБИ-1, ок. 8, об. 10; Г — сиг 69, 5.IX 1964 г., Чунозеро, Буэн, ♀ II₂—(III₂), возраст — 8+, l — 30,0 см, q — 325 г. Видны ооциты протоплазматического и начала трофоплазматического роста, в большом количестве встречаются группки клеток с включениями липоидов, говорящие об участии данной самки лишь в нересте прошлого года, МБИ-1, ок. 8, об. 10; Д — сиг, весенняя проба 14.V 1965 г., Чунозеро, Буэн, ♀ II₂, возраст 9 лет, l — 29,7 см, q — 362 г, q гонад — 3,8 г. Коэффициенты: зрелости — 1,3, упитанности — 1,12. Видны следы прошедшего осенью 1964 г. икрометания и

популяций. Они необходимы для понимания закономерностей изменчивости, адаптациогенеза и начальных этапов микроэволюции [Воронцов, 1963; Шварц, 1969; Поляков, 1970а, б; и др.]. Поэтому нас интересовали экологоморфологические особенности, своеобразие гаметогенеза и прохождения половых циклов у различных экологических форм сига, отличающихся друг от друга не только темпом роста, но и другими биологическими показателями — питанием, морфологией, поведением и т. д.

Для выяснения закономерностей гаметогенеза, форм и путей приспособления всех звеньев репродуктивного процесса были выбраны не только различные экологические формы сига, но и близкородственные виды среди окуневых, карповых и других семейств, обитающие в пределах участка ареала, а также различные формы окуня (прибрежный и пелагический), карася (обыкновенный золотой карась и низкотелая тугорослая его форма), проходной и тугорослой лещ, разные по темпу роста формы воibly, красноперка и др. виды рыб [Кошелев, 1961а, б, в, 1962, 1965а, б, 1968, 1970; Шихшабеков, 1969].

Уже указывалось на некоторые особенности роста и метаболизма у особей в связи с наступлением времени первого нереста. Первое икрометание у большинства малотычинкового сига-бентофага происходит в возрасте 6—8 лет, а многотычинкового сига-планктофага — 3+ — 4+. Различия в скорости наступления половой зрелости определяются спецификой биологии этих двух форм и, в первую очередь, различиями в питании. Различия в питании тесным образом связаны с особенностями темпа роста особей в первые годы жизни, биологические показатели роста малотычинковых сиг-бентофагов существенно отличаются от показателей у многотычинковой формы сига-планктофага (см. рис. 10, Б). Совершенно естественно, что эти различия в темпе наступления половой зрелости тесным образом связаны с особенностями метаболизма особей.

Исследуя многотычинкового сига из Сямозера, В. Ф. Титова [1967а, б] отмечает, что у неполовозрелых рыб накопление жира идет параллельно с весовым и линейным ростом и определяется интенсивностью питания и условиями нагула. При этом наблюдается следующая связь между жирностью особей и скоростью развития гонад: чем больше рыба накапливает жира, тем раньше она созревает. Как показали наши наблюдения, раннее наступление половой зрелости у многотычинковой формы сига связано с быстрым прохождением I и особенно II стадии зрелости яичника, т. е. происхо-

деформированные ооциты протоплазматического роста, характерные для великовозрастных особей, МБИ-1, ок. 8, об. 10; Е — сиг, осень 19.X 1964 г., Чунозеро, фиксация Буэном, ♀ II₂—III₂, возраст 9+, l — 33,0 см, q — 409 г, q гонад — 7,6 г. Коэффициенты: зрелости — 1,86, упитанности — 1,13. Видны ооциты начальных фаз трофоплазматического роста, периода протоплазматического роста и группки клеток с включениями липоидов и остатки мембраны от опустевших фолликулов, свидетельствующие об участии самки в прошлогоднем икрометании и пропускающей данный сезон размножения, МБИ-1, ок. 8, об. 10.

дит в связи с изменением обмена веществ у особей сокращение периода превителлогенеза, периода ядерно-цитоплазматических преобразований в ооцитах. У малотычинковой формы сига-бентофага наблюдается и замедленный весовой прирост и более низкая скорость накопления жира, что связано с продолжительным периодом превителлогенеза, а возраст наступления сроков первого икрометания увеличивается почти в два раза по сравнению с сигом-планктофагом.

После наступления половой зрелости половые клетки у производителей разных форм сига также развиваются с различной скоростью. У многотычинковой формы сига весь сезонный ход гаметогенеза протекает с некоторым опережением тех же стадий зрелости гонад в течение ежегодно повторяющегося полового цикла по сравнению с малотычинковой формой сига. У сига-планктофага более дружно и быстро протекает вителлогенез, овуляция наблюдается раньше, чем у сига-бентофага, интенсивнее происходят и резорбционные процессы в яичниках отнерестовавших самок.

Замедление ритма размножения, скорости прохождения половых циклов у многотычинковой формы, по нашим наблюдениям, — редкое явление. У другой экологической формы — малотычинкового сига — в годы с различным гидрологическим режимом в водоеме и, в первую очередь, повышенным или пониженным температурным режимом в период весеннелетнего нагула особей, именно у этой формы сига, нами обнаружены существенные изменения в скорости развития очередной генерации половых клеток. В годы с низкими температурами воды, а, следовательно, неинтенсивным метаболизмом, у многих еще молодых самок из нерестовой части популяции, после первого или второго нереста, падает скорость накопления питательных веществ в ооцитах очередной генерации. Интенсивный вителлогенез происходит лишь на следующий год, т. е. весь половой цикл длится не в течение года, а протекает в течение двух лет.

Как уже указывалось, ни макроскопический анализ половых желез у самок разного возраста в течение всего нерестового периода, ни сравнение ряда биологических показателей у самок, не могли нам дать ответ на наличие в нерестовой части популяции малотычинковой формы сига особей разного возраста с половыми железами на начальных стадиях зрелости гонад, относящихся или к пополнению, или к остатку, или с разным ритмом размножения. На основании лишь гистологического анализа яичников в течение всего хода развития половых клеток удалось установить, что многие самки сига-бентофага пропускают нерестовый сезон. Некоторые особенности посленерестового состояния половых желез в разные сезоны года (осень и весна) у самок с ежегодным и неежегодным ритмом размножения представлены ниже (рис. 42), т. е. наблюдаются временные и нерегулярные изменения в половой цикличности. Во всех случаях на гистологических срезах яичника можно обнаружить следы прошедшего нереста, однако у одних самок резорбционные процессы и процессы развития половых клеток протекают в течение года, у других особей эти процессы запаздывают и поло-

вые клетки развиваются уже в течение двух лет.

Используя наш гистологический метод определения принадлежности самок к пополнению (особи достигли сроков первого нереста) и остатку (производитель, нерестящиеся не первый раз в своей жизни), а также зная ритм размножения отдельных производителей малотычинкового сига-бентофага, мы попытались сравнить некоторые биологические показатели самок с различным ритмом размножения (табл. 17). Данные таблицы свидетельствуют, что почти все величины (вес гонад, коэффициенты зрелости и упитанности) мало чем отличаются у самок с ежегодным и двухлетним половым циклом. Однако при анализе среднего возраста самок, пропускающих нерестовый сезон, можно заметить, что он приходится на 7—9 лет, т. е. это в основном самки, пропускающие 2-й или 3-й нерестовый период, еще слабые особи с неустановившимся уровнем метаболизма и ритмом нереста.

Наши данные по выяснению особенностей ритма размножения различных экологических форм сига показывают, что задержки в скорости развития половых клеток приходится на период превителлогенеза, т. е. процесс интенсивного накопления питательных веществ может осуществляться у самок только с определенным характером и уровнем метаболизма. Эти данные об особенностях сезонного хода развития ооцитов хорошо согласуются с анализом экологических условий в различные годы и динамикой содержания жира в теле и различных органах самок с различным ритмом размножения.

Таблица 17

Некоторые биологические показатели самок сига с различным ритмом размножения (оз. Чунозеро, осень 1964 г.)

Стадия зрелости яичника	Вес гонад (в г)		Коэффициент				Возраст самок (годы)		Половой цикл самок
	средний	колебания	зрелости (средняя)		упитанности по Кларку		средний	колебания	
			к общему весу	к весу порки	средняя	колебания			
II	2,42	0,3—5	0,77	0,83	1,22	1,08—1,39	5,6	5—6+	Ежегодный
	3,64	1,7—6	1,04	1,10	1,45	1,12—1,2	7,5	6+—10+	Двухгодичный
II—III	2,06	0,8—4	0,74	0,76	1,22	1,08—1,36	6,4	5+—8+	Ежегодный
	3,02	1—7,6	0,87	0,93	1,24	1,11—1,44	8,3	6+—10+	Двухгодичный
III	1,44	0,5—3,1	0,85	0,90	1,70	1,06—1,28	6,6	6+—7+	Ежегодный
	3,00		0,47	0,54	1,20		9+		Двухгодичный

В годы с затяжной весной, поздним таянием льда и сравнительно низкими температурами воды производители сига успевают только восстановить затраченные в прошлый нерест и зимовку энергетические ресурсы и частично нагулять жир. Часть же особей не успевает за короткий сезон нагула в такие годы накопить необходимое количество жира и обеспечить резерв веществ для дальнейшего развития половых клеток и, в частности, для прохождения интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах. Гонады этих производителей длительное время остаются на стадиях зрелости II₂₋₃, II₂₋₃—III₂₋₃. В результате этого половые клетки развиваются не в течение года, а в течение двух лет, наблюдается аритмия в функционировании половых желез, связанная с временными пропусками нерестового сезона.

На основании данных, представленных на рис. 43, видно, что в годы, когда среднемесячная температура воды за нагульный период (июнь и июль) ниже — количество пропускающих нерестовый период производителей возрастает (в % от всей нерестовой части популяции). В годы теплые, с более высокой температурой воды в течение июня и июля, величина не участвующих в нересте особей уменьшается.

Многолетние ихтиологические исследования озер Лапландского заповедника [Решетников, 1967] показали, что в годы с хорошими условиями нагула (ранняя весна, раннее вскрытие озер и сравнительно высокие температуры воды в летние месяцы) производители сига, пропускающих нерестовый сезон, было значительно меньше, чем в холодные годы с затяжной весной.

Сравнение динамики содержания жира в мышцах, яичнике, кишечнике и печени у самок сига с различным ритмом размножения представлена на рис. 44, где видны существенные различия в содержании жира в теле и различных органах у самок с одно- и двухлетним циклом. Повышенное содержание жира в теле самок, не принимающих участия в данном нерестовом периоде, связано с временной «яловостью» этих особей.

Различна у этих двух форм сига и общая продолжительность жизни особей. У сига-бентофага, половая зрелость у которого наступает поздно, она больше, чем у скороспелой формы сига-планктофага. В связи с разным возрастом, при котором достигаются сроки первого икрометания, различной продолжительностью жизни, ежегодным или неежегодным икрометанием, неодинаково и количество половых циклов у производителей разных форм сига в течение всей жизни особей, а это, в свою очередь, влияет на структуру и скорость воспроизводства отдельных экологических форм сегов.

Связь структуры популяции (соотношение полов, время наступления половой зрелости, предельный возраст особей, плодовитость самок, ритм размножения производителей) со скоростью воспроизводства у различных экологических форм сига, представлена на рис. 45. Из представленных данных видно, что у сига-планктофага в результате раннего созревания особей, ежегодного нереста, не-

продолжительной жизни производителей при более низкой средней плодовитости самок (4400 по сравнению с сигом-бентофагом, у которого средняя плодовитость самки равна 10480) скорость воспроизводства в 2 раза выше, чем у малотычинковой формы сига-бентофага.

Таким образом, некоторые различия в характере питания сегов, преобладание в их рационе планктона или бентоса тесно связаны и с различиями в биологических показателях их роста и в характере метаболизма, а также во времени и ритме функционирования половых желез. Условия существования особей оказывают большое влияние не только на возраст наступления половой зрелости (начало икрометания), но и на скорость прохождения последующих половых циклов, которая снижается у самок при плохих условиях существования (низкие температуры воды в течение нагульного периода, плохие кормовые условия и т. д.). Какие же основные различия обнаружены нами в гаметогенезе и ритме размножения у различных экологических форм сига — *Coregonus lavaretus* L.

1. У форм, в питании которых преобладают планктонные организмы (многотычинковый сиг), период ядерно-цитоплазматических преобразований в ооцитах (превителлогенез) протекает быстрее,

РИС. 43. Связь между температурой воды в течение нагульного периода (июнь и июль) и числом самок сига, пропускающих нерестовый сезон [по Ю. С. Решетникову, 1967]

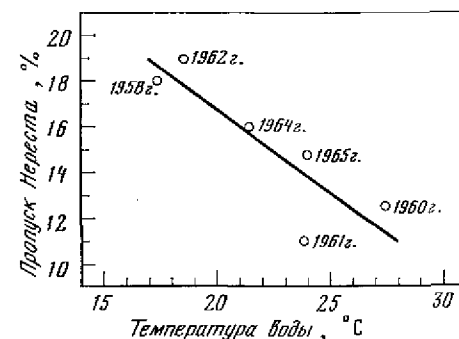
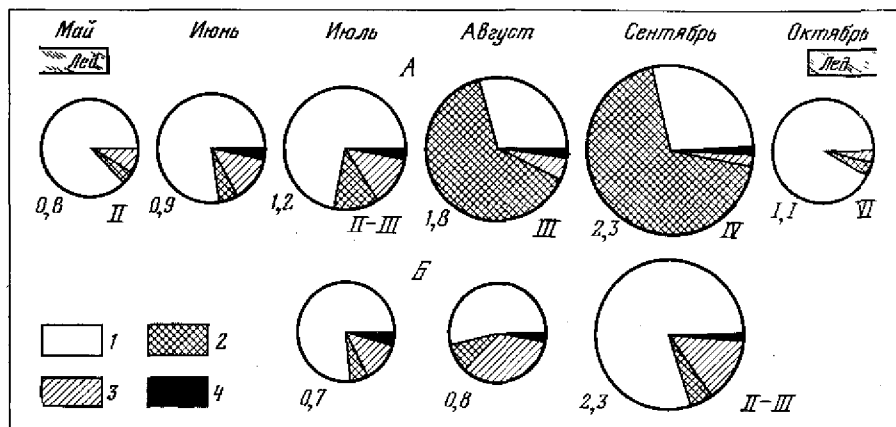


РИС. 44. Динамика содержания жира (в %) в мышцах, яичнике, кишечнике и печени у самок сига с ежегодным (годовым) (А) и неежегодным (двухлетним) (Б) половым циклом [Решетников, 1971]

1 — мышцы; 2 — гонады; 3 — кишечник; 4 — печень



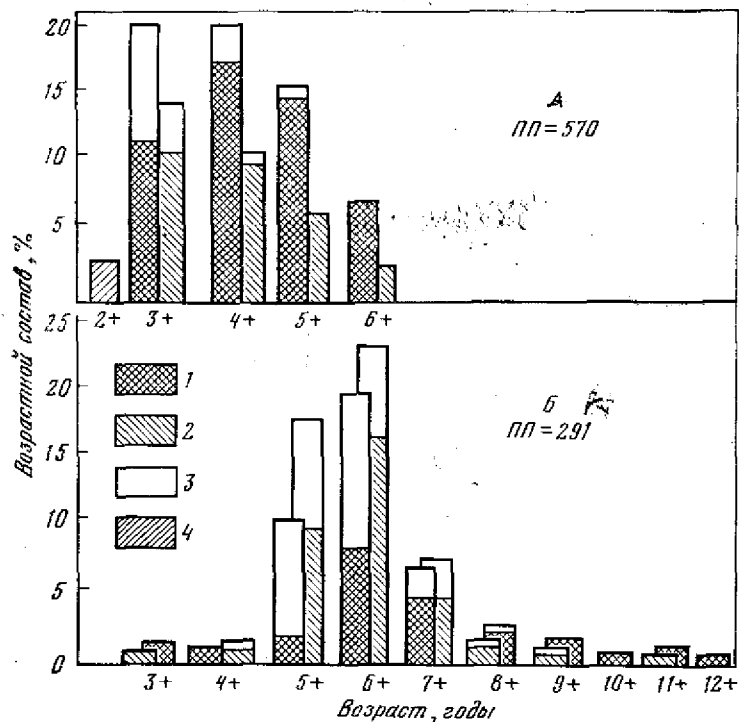


РИС. 45. Структура и скорость воспроизводства популяций (ПП) различных экологических форм сига (малотычинковая форма — А, оз. Чингильс-явр, и многотычинковая форма — Б, оз. Охтозеро) [Решетников, 1965]

1 — зрелые самки; 2 — зрелые самцы; 3 — самки и самцы, пропускающие нерестовый период; 4 — неполовозрелые особи

чем у малотычинковых сигов-бентофагов. Это определяет скороспелость сигов первой группы и позднее наступление половой зрелости у сигов-бентофагов.

2. У многотычинковых сигов процессы накопления питательных веществ в ооцитах, процессы овуляции и посленерестовой резорбции наступают раньше и протекают дружнее, чем у малотычинковых сигов, у которых более продолжительны посленерестовые резорбционные процессы, позднее осуществляется интенсивный трофоплазматический рост ооцитов, нерестовый период запаздывает по сравнению с таковым у сигов-планктофагов.

3. У многотычинковых сигов пропуски нереста, в связи с задержкой перехода ооцитов в период трофоплазматического роста, — редкое явление. У малотычинковых сигов после первого или второго икрометания, в годы с различными условиями существования особей, обнаружено различное число производителей, пропускающих нерестовый сезон, т. е. происходят закономерные задержки в развитии половых клеток, связанные с неблагоприятными условия-

ми нагула отнерствовавших самок. Очередная генерация яйцеклеток у молодых половозрелых самок в отдельные годы развивается не в течение одного года, а в течение двух лет.

4. Общая продолжительность жизни малотычинковой формы сига в два раза больше, чем многотычинковой. Предельный возраст особей сига-бентофага — 13—15 лет, особей многотычинковой формы — около 7 лет. В связи с этим самки малотычинковой формы сига, если учесть, что они, как правило, не пропускают нерестовых периодов, размножаются 7—10 раз в течение жизни. У многотычинковой формы сига в связи с ежегодным размножением половые циклы в течение всей жизни особей в два раза меньше: они выметывают икру всего 3—5 раз в течение жизни.

5. Различная скороспелость, продолжительность жизни особей, ритм размножения производителей и число половых циклов в течение всей жизни, оказывают огромное влияние на структуру и скорость воспроизводства популяций у различных экологических форм сига — *Coregonus lavaretus*. Она намного выше у сига-планктофага чем у сига-бентофага.

Гаметогенез и сезонный ход развития гонад у сигов в различных условиях. В связи тем что сиги имеют большое рыбохозяйственное значение не только по своей пищевой ценности, но и по количеству даваемой ими продукции в ряде озер, они подвергаются всесторонним исследованиям, и в том числе детально изучается их воспроизводство как в естественных, так и в измененных условиях обитания. Если в естественных водоемах в первую очередь интересуются особенностями гаметогенеза и половой циклическостью у различных форм сига, питающихся разными кормовыми организмами (бентофаги или планктофаги), совершающими короткие или значительные нерестовые миграции (оседлые или проходные), размножающимися в разные сезоны года (осенью, зимой или весной) и т. д., то в искусственных водоемах различных широт уже наблюдаются изменения в развитии половых клеток и прохождении половых циклов. За последнее время появился ряд работ экологогистологического направления, которые освещают некоторые особенности развития половых клеток у отдельных представителей сигов, имеющих определенное значение для акклиматизационных работ. Эти исследования охватывают период до наступления времени первого икрометания, а также гаметогенез и ход развития половых желез у производителей в течение ежегодно повторяющихся половых циклов. К первой группе работ, которые посвящены выяснению некоторых особенностей гаметогенеза у представителей сиговых в естественных водоемах можно отнести исследования И. И. Лапицкого по выяснению овогенеза и годовичного цикла яичников у сига-лудуги (*Coregonus lavaretus ludoga* Pol.) [Лапицкий, 1949]; по анализу полового созревания и гаметогенеза у муксуна [Вотинов, 1960, 1963], а также наблюдения за сезонным развитием половых клеток и изменением ритма размножения сига (*Coregonus lavaretus* L.) [Кошелев, 1970, 1978] и описание своеобразного сезонного развития половых клеток у баунтовского сига, формы сига с ран-

невесенним нерестовым периодом [*Coregonus lavaretus baunti* (Muschomedijagov)] [Анпилова, 1976б]. Вторая группа работ, посвященная анализу особенностей развития половых клеток у сигов, акклиматизированных в различных водоемах Советского Союза. Это исследования особенностей гаметогенеза у чудского сига в водоемах Молдавии [Конрадт, 1956; Ирихимович, Кубрак, 1959; Ирихимович и др., 1960; Кубрак, 1961] или развитие его половых клеток в водоемах Украины (Харьковская область) [Бескровный, Сукачева, 1959, 1960], а также исследования А. Н. Кузьмина [1967] сравнительного плана по воспроизводительной системе пеляди (*Coregonus peled* Gmelin.), выращиваемой в различных климатических зонах страны.

Данные о гамето- и гонадогенезе у сигов в различных условиях обитания говорят о том, что при акклиматизации сигов в водоемах южных широт с более высоким температурным режимом происходит сокращение в длительности II стадии зрелости гонад (период превителлогенеза), в результате у них наблюдается более раннее наступление половой зрелости (на 1 или 2 года раньше, чем в исходных водоемах).

Сравнивая длительность прохождения стадий зрелости гонад в период достижения сроков первого нереста у многотычинковой формы, созревающей в 3 года и нерестящейся осенью (сямозерский сиг), и также многотычинкового баунтовского сига, нерест которого наблюдается весной, можно заметить, что наряду с некоторым удлинением начальных стадий зрелости гонад у сига в Сямозере наблюдаются существенные изменения в длительности и особенно в сезонной приуроченности отдельных стадий у производителей при последующих половых циклах (рис. 46).

При анализе сезонного развития половых клеток в течение ежегодного цикла у сигов в различных водоемах (рис. 47) следует отметить, что икротетание сигов в водоемах различных широт европейской части СССР происходит всегда в одни и те же месяцы — октябрь — ноябрь; это говорит о том, что у сигов с осенне-зимним сроком размножения икротетание стабильно. Только муксун в Оби и чудский сиг, акклиматизированный в водоемах Молдавии, нерестятся позднее, чем сики в других взятых нами для сравнения водоемах. Баунтовский сиг — единственный представитель в нашей фауне с ранневесенним периодом размножения — при акклиматизации в водоемах Ленинградской области он также размножается в ранневесеннее время [Анпилова, 1967а, б].

У всех сигов с осенне-зимним периодом размножения прохождение IV стадии зрелости гонад кратковременно. Она длится, как правило, 1—2 месяца до начала нерестового периода сига в данном водоеме. У всех исследованных в разных водоемах сигов посленерестовая VI стадия весьма продолжительна и длится как минимум 2, как максимум 4,5—5 месяцев. Лишь у чудского сига, обитающего в водоемах Молдавии, она протекает всего за полтора месяца (см. рис. 47). Некоторое разнообразие в последовательности и длительности начальных стадий зрелости половых желез,

которое наблюдается вслед за первым нерестовым периодом (стадия II, II—III и III), а также обозначение посленерестовой стадии или как VI—II или VI связано не с объективными закономерностями в развитии половых клеток и гонад, а с различной трактовкой и обозначением отдельных стадий зрелости половых желез. Так, например, И. И. Лапицкий считает, что при повторном, третьем и т. д. развитии половых клеток у самок отсутствует II стадия зрелости с комплексом ооцитов, основная масса которых находится в периоде протоплазматического роста. Даже небольшое количество ооцитов в начальных фазах вакуолизации дает основание И. И. Лапицкому определять состояние половых желез не II, а II—III или даже III стадией зрелости яичников. По-видимому, для сига, акклиматизированного в водоемах Молдавии, действительно довольно значительна асинхронность в росте ооцитов, подобная асинхронности развития половых клеток у судака зал. Пярун. Это приводит к выпадению типичной для видов рыб с единовременным типом икротетания и синхронным ростом ооцитов II стадии зрелости яичников, а половые железы у данных особей после икротетания и завершения VI стадии переходят сразу в III стадию зрелости яичника. У муксуна [Вотинов, 1963], многотычинкового сига [Титов, 1967а, б], а также у малотычинкового сига (наши данные) различия в длительности прохождения начальных стадий зрелости гонад невелики. Несколько продолжительнее II стадия зрелости у сямозерского многотычинкового сига по сравнению с сигами из Чунозера и Оби. В Оби у особей муксуна после завершения II стадии ~~III~~ П. Вотинов [1963] перед III стадией выделяет дополнительно переходную стадию зрелости половых желез II—III (рис. 47).

Своеобразен сезонный цикломорфоз гонад у представителей сигов с ранневесенним периодом размножения (баунтовский сиг), которые в отличие от большинства сигов с осенним нерестом, размножаются в первой декаде апреля. После икротетания в яичниках протекают резорбционные процессы, которые длятся 2—2,5 месяца. Затем, по данным В. И. Анпиловой [1967а, б], яичники переходят в III стадию, минуя I и II стадии зрелости яичника. III стадия зрелости гонад у баунтовского сига в сравнении с осенненерестующими сигами более длительна, что и определяет переход в IV стадию зрелости половых желез не в сентябре—октябре, как у осенненерестующих сигов, а позднее — в феврале. Длится же IV стадия зрелости около месяца, т. е. примерно столько же времени, как и у сигов с осенне-зимним периодом размножения (ср. рис. 46 и 47). Изменения в длительности и сезонной приуроченности отдельных стадий зрелости гонад в течение полового цикла, а также смещение нереста на весенние месяцы у баунтовского сига, по мнению В. И. Анпиловой [1967а, б], явилось следствием приспособления данной экологической формы к изменившимся в далеком прошлом условиям среды.

Таким образом, анализируя особенности развития половых клеток и прохождения стадий зрелости гонад в течение полового

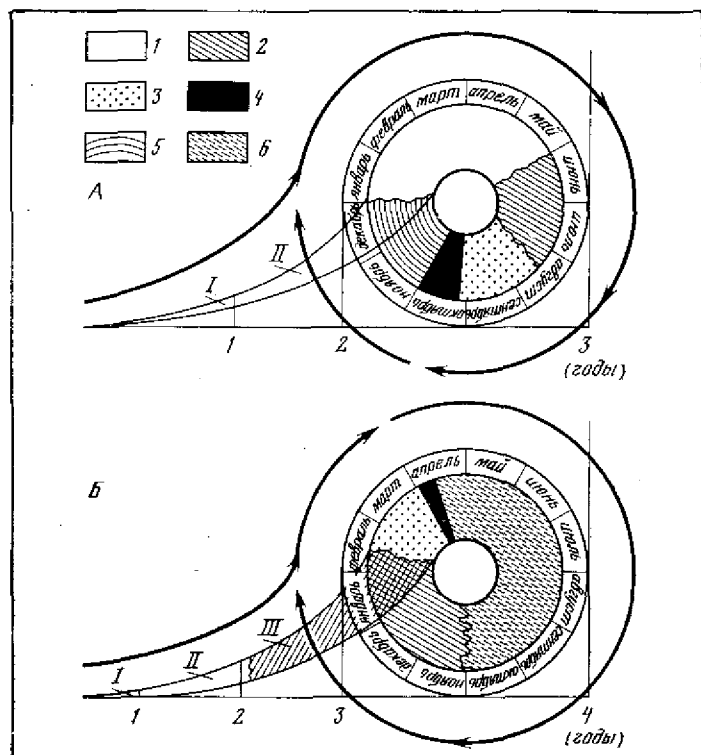


РИС. 46. Сравнение длительности и времени прохождения стадий зрелости гонад у сямозерского сига (А), половая зрелость у которого наступает в 3-летнем возрасте, а нерест наблюдается осенью, с баунтовским ситом (Б), созревающим в 3 года и перестыгшимся в апреле [Титова, 1967; Анпилова, 1967]

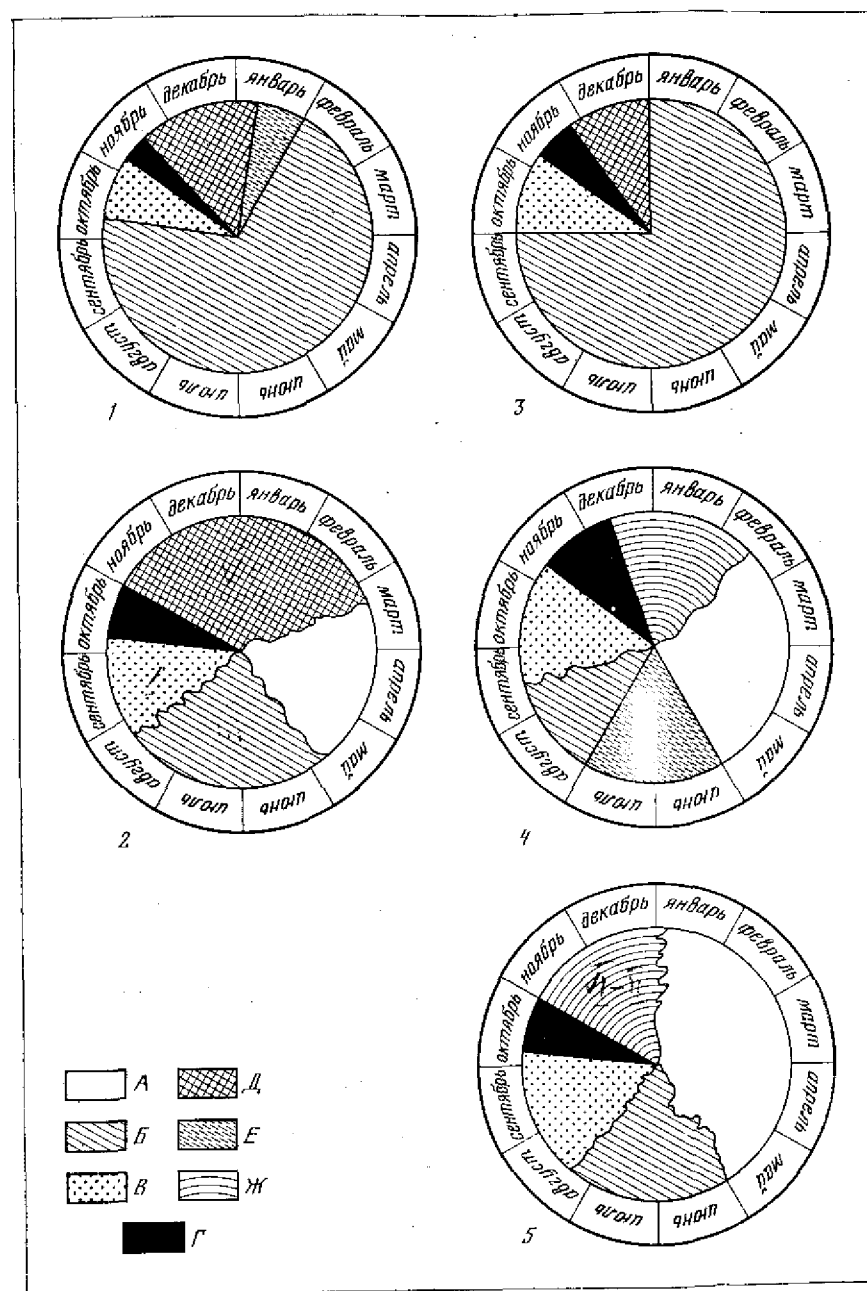
Стадии зрелости половых желез: 1—I—II; 2—III; 3—IV; 4—V; 5—VI—II; 6—II—III.

цикла у сига, обитающих в различных водоемах, можно заключить, что ежегодно повторяющийся ход гаметогенеза подвержен незначительным изменениям, связанным, в первую очередь, с продолжительностью и сезонной приуроченностью отдельных стадий зрелости половых желез. В водоемах разных широт не отмечено существенных изменений во времени размножения сига, период интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах протекает во всех случаях быстро и длится в течение короткого срока. Период резорбционных посленерестовых процессов, как правило,

РИС. 47. Сравнение ежегодно повторяющегося круглогодичного полового цикла у сига в различных водоемах

1 — сиг-лудога [Лапицкий, 1949]; 2 — сиг из Чунозера (наши данные); 3 — сиг чудской, акклиматизированный в водоемах Молдавии [Ирихимович и др., 1960]; 4 — сиг-муксун р. Обь [Вотников, 1963]; 5 — многотычинковый сиг Сямозера [Титова, 1967].

Стадии зрелости гонад: А — II; Б — III; В — IV; Г — V; Д — VI; Е — II—III; Ж — VI—II



продолжителен и особенно долго он наблюдается у сигов с осенне-зимним нерестом, обитающих в северных водоемах.

Изменения длительности гаметогенеза и стадий зрелости гонад — форма адаптации сигов к условиям существования. Исследования гаметогенеза, половой цикличности и ритма размножения у различных экологических форм сига, а также многочисленные литературные данные по их особенностям в различных водоемах СССР, убедительно говорят о том, что наиболее быстрый и простой путь приспособления к размножению — это изменение темпа развития половых клеток и гонад. Это мы наблюдали и при макроскопическом анализе половых желез (см. рис. 40), когда в одной и той же пробе встречались особи с половыми железами в различных стадиях зрелости. Большую неоднородность стадий зрелости гонад можно было легко заметить и в течение преднерестового, нерестового и посленерестового периодов у малотычинковой формы сига в Чунозере (см. табл. 15). Весьма различную половую цикличность в отношении длительности и сезонной приуроченности мы рассмотрели ранее (см. рис. 46 и 47). Все эти особенности в скорости наступления половой зрелости у сигов, в сезонном ходе развития половых клеток, во времени размножения связаны с изменением в скорости развития половых клеток и продолжительности отдельных стадий зрелости гонад у особей в разные периоды жизни. При этом изменения в темпе развития половых клеток, длительности и сезонной приуроченности отдельных стадий зрелости гонад в течение полового цикла дают возможность различным популяциям приспосабливаться к различным условиям существования без изменения ритма размножения производителей. Нами впервые было показано, на основании сравнительного анализа развития половых клеток, что у малотычинковой формы сига наблюдается аритмия в функционировании половых желез, связанная с разными условиями существования производителей в отдельные годы и, в первую очередь, с условиями нагульного периода. Если сравнить продолжительность отдельных стадий зрелости у сига, половые клетки у которого развиваются в течение одного года, с особями сига, нерестящимися один раз в течение двух лет, т. е. с самками, половые клетки которых развиваются не за год, а за два года (см. рис. 48), то можно видеть, что основные изменения приходятся на период накопления питательных веществ в ооцитах. Немного увеличивается и время прохождения посленерестовой VI стадии. Сравнение скорости развития половых клеток у производителей видов рыб с различным сезонным гаметогенезом, временем нереста в связи с ежегодным и неежегодным размножением показывает, что у окуня задержки в развитии, так же как и сига, приходятся на фазы превителлогенеза. Однако у самок окуня значительно увеличивается длительность посленерестовой стадии зрелости гонад, что и ведет к задержке в развитии половых клеток и пропуску очередного нерестового сезона, а у сига — в связи с медленными процессами начальных фаз накопления питательных веществ в развивающихся половых клетках (рис. 48). Эти

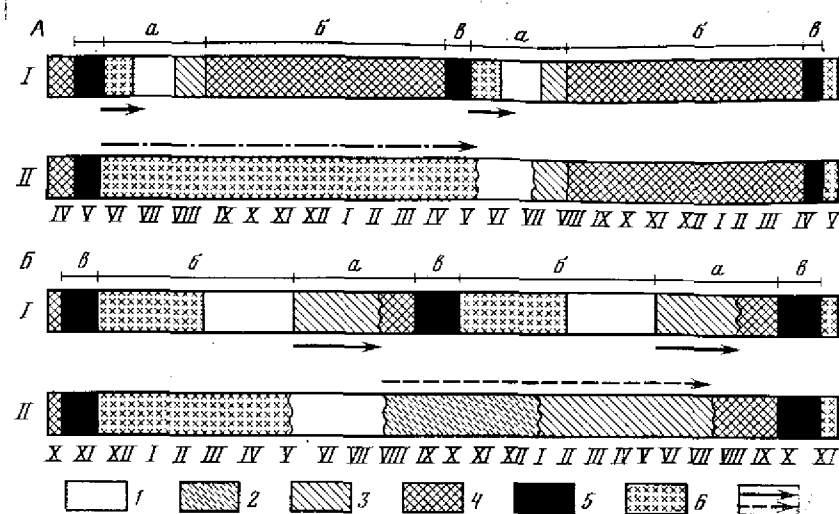


РИС. 48. Скорость развития половых клеток и длительность прохождения стадий зрелости гонад в течение полового цикла у видов с весенним (окунь) (А) и осенним (сиг) (Б) нерестом в связи с изменениями ритма размножения, вызванными различными условиями существования производителей

I — ежегодное развитие и выметывание половых клеток; II — неежегодное развитие половых клеток: а — нагульный период, б — зимовка, в — нерест; стадии зрелости половых желез: 1 — II; 2 — II—III; 3 — III; 4 — IV; 5 — V; 6 — VI; 7 — основные стадии, за счет которых происходят изменения в половых циклах и ритме размножения

изменения в ритме размножения особей обусловлены условиями существования производителей и тесным образом связаны с пониженным метаболизмом у самок, в связи с чем протекают с меньшей интенсивностью или посленерестовые резорбционные процессы (окунь), или процессы накопления питательных веществ в ооцитах (сиг). Подобного рода изменения носят временный характер, могут возникать в связи с изменением условий существования и дают возможность виду шире приспосабливаться к ним.

Таким образом, исследования показали, что при изменении условий существования могут происходить изменения в скорости прохождения отдельных стадий зрелости гонад без изменения ритма размножения, в других случаях — с изменением его. Наиболее простой и широко распространенный способ этих изменений связан с различным темпом развития половых клеток и продолжительности отдельных стадий в различные периоды жизни.

В результате изменения условий существования у самок сига могут происходить следующие изменения в скорости развития и продолжительности стадий зрелости гонад:

1) меняется продолжительность фаз превителлогенеза, т. е. длительность начальных стадий зрелости гонад (I и II) у самок, достигающих сроков первого икротетания. Это связано с изме-

нениями сроков первого нереста и продолжительностью жизни особей;

2) наблюдаются временные пропуски отдельных нерестовых периодов (у малотычинковой формы сига-бентофага в годы с низкими температурами воды в нагульный период, но могут быть постоянные и закономерные половые циклы, длящиеся 2 года, например у проходных форм сига);

3) замедляется ритм размножения, связанный с пропуском одного нереста, из-за недостатка питательных веществ в развивающихся ооцитах (физиологическое состояние самок, их метаболизм, о чем косвенно говорит и то, что пропуски нереста в основном наблюдаются у молодых, еще не окрепших самок);

4) встречаются различные экологические формы с разными сроками нереста и ритмом размножения, что является одним из путей адаптации.

Некоторые вопросы филогении и адаптациогенеза в репродуктивном процессе у сиговых. Происхождение отдельных групп ныне живущих видов рыб и филогенетические связи внутри отдельных семейств и родов являются во многих случаях весьма трудными, а ответ не всегда убедительным. Однако морфофизиологический подход в изучении близкородственных видов и экологических форм в пределах вида при решении вопросов филогении и начальных этапов эволюции заслуживает все большего внимания [Шварц, 1969; Медников, 1963; Терентьев, 1964, 1966; Воронцов, 1963; Дрягин, 1961а, б, в, 1965; Анпилова, 1967а, б; Поляков, 1970а, б; и др.].

Разбирая вопрос о происхождении лососевых и сиговых рыб, Т. И. Привольнев [1967] отмечает, что температурная, кислородная и особенно солевая зона адаптации лососевых и сиговых рыб значительно шире тех колебаний, которые имеются в водоемах, заселенных в настоящее время этими рыбами. По-видимому, как пишет автор, это является результатом сохранения когда-то выработанных приспособлений к условиям существования в воде с более высокой температурой и меньшим содержанием кислорода по сравнению с современными местами обитания этих рыб.

Как указывают П. А. Дрягин, П. Л. Пирожников и В. В. Покровский [1969] «...у отдельных видов сиговых внутривидовой полиморфизм настолько разнообразен, что на первый взгляд он несколько подобен искусственному отбору, результатом которого может быть много пород, значительно отличающихся друг от друга» (с. 16). Надо обратить внимание на историю жизни сиговых рыб, полную «драматизма» и многих невзгод и переселений. Обитая в водоемах на территории северных и умеренных стран Азии, Европы и Америки (в основном между 45 и 76° с. ш. и южнее) на протяжении многих десятков и сотен тысяч лет, они неоднократно подвергались воздействию резких колебаний климатических и гидрографических условий в ледниковые, межледниковые и послеледниковые периоды. Отсюда становятся понятными и значительные приспособления к обитанию в северных широтах, обусловив-

шие процветание сиговых здесь и в наше время, особенно на территориях, где сиговые находили убежища в ледниковое время.

Вместе с тем следует учесть очень значительное различие в проявлении полиморфизма у отдельных животных, и в том числе у сиговых рыб и, прежде всего, в зависимости от размера и особенностей их ареалов и биотопов, от степени и постоянства или непостоянства изоляции отдельных популяций, что находится в известном соответствии с положением Дарвина [1937]: «...широко расселенные, распространенные и обыкновенные виды наиболее изменчивы».

Большие потенциальные возможности таятся у сиговых рыб и в изменениях гаметогенеза, сезонного хода развития половых клеток и ритма размножения особей. В какой-то мере этому способствует и то обстоятельство, что у сигов процесс накопления питательных веществ в ооцитах — весьма кратковременный и происходит после накопления энергетических резервов в организме особей, за счет которых и обеспечивается быстрое развитие половых клеток в период вителлогенеза. Это дает сигам большую «маневренность» по сравнению с другими видами рыб, например относящихся к первому типу сезонного хода вителлогенеза и довольно легко изменять как сезонную приуроченность, так и скорость прохождения всего полового цикла за счет удлинения фаз превителлогенеза. Таким образом, у них могут появляться формы с различными сроками нереста, формы с различным ритмом размножения, что особенно важно для расширения участков размножения и для обеспечения большей вариабельности внутри вида, что значительно повышает использование разнообразных экологических ниш для вида в целом.

Большое разнообразие в скорости и приуроченности развития половых клеток к различным временам года, а, следовательно, и отдельных стадий зрелости гонад в течение полового цикла мы обнаруживаем у лососевых рыб в отдельных водоемах, например у севанских форелей [Негоновская, 1961, 1966а, б]. По материалам И. Т. Негоновской, так же как форель и кумжа по данным Д. А. Панова, следует, что разные экологические формы лососевых рыб являются одним из путей адаптации вида, а разнообразие их определяется разными условиями существования и способом приспособления к ним различных экологических форм и популяций.

Ряд исследователей считают, что сики являются группой южного происхождения, которые приспособились к жизни в северных водоемах. Об этом свидетельствуют их двухлетний половой цикл [Москаленко, 1958], некоторая асинхронность в росте ооцитов [Дрягин, 1949а, б, 1967] и филогенетическая молодость сиговых рыб, которые находятся в состоянии становления и расцвета [Дрягин и др., 1969]. По мнению П. А. Дрягина [1967] «...у некоторых однократнонерестующих видов рыб, даже у таких холодостойких, как лососи и сики, можно наблюдать в зрелых яичниках некоторое количество недозревшей икры — свидетельство асинхронности

развития ооцитов, свойственное их далеким предкам» (с. 27). Автор считает, что порционный тип икрметания с неравномерным характером роста ооцитов является первичным, более древним и наблюдается у представителей южных водоемов, а единовременный тип икрметания выработался у рыб позднее под влиянием сезонных изменений в водоемах средних и северных широт. Единовременный нерест с синхронным развитием ооцитов является вторичным, приобретенным позднее и только самками рыб, он является более специализированным, приурочен в основном к водоемам севера — к условиям резкоконтинентального климата при значительно сокращенном летнем периоде.

Таким образом, по мнению Дрягина, порционный тип икрметания с асинхронным ростом половых клеток является первичным, а единовременный тип с синхронным ростом ооцитов вторичным и производным от порционного икрметания. Поэтому, обнаружив у отдельных самок сига некоторую асинхронность в росте ооцитов в течение вителлогенеза, он делает вывод, что далекие предки сига имели в свое время порционный нерест, а у омуля и муксуна после выметывания зрелых икринок в яичниках остается небольшое количество мелких незрелых яйцеклеток, довольно хорошо видимых невооруженным глазом и выделяющихся своей желтовато-красной окраской. При исследовании сига-лудогы в Ладожском озере В. А. Рудакову и А. И. Ефимовой удалось также обнаружить в яичниках, как пишет П. А. Дрягин [1949б], небольшое количество незрелой икры, как ее называют рыбоводы — остаточная икра, которая в течение вителлогенеза присутствует почти всегда у многих видов рыб с различным типом икрметания.

При изучении гаметогенеза сиговых нами также были обнаружены самки с некоторой неравномерностью в росте ооцитов. Однако по нашим исследованиям, которые основываются не только на анализе гаметогенеза сиговых, но и на сравнительном эколого-морфологическом анализе этих данных у других пресноводных костистых видов, обитающих в различных участках ареала; это явление связано не с появлением признаков, свидетельствующих о наличии предковых форм с асинхронным ростом ооцитов и порционным типом икрметания, а со спецификой существования особей в разнообразных водоемах, в результате чего наблюдается большая или меньшая неравномерность в росте ооцитов, в большинстве случаев не приводящая к порционному выметыванию развивающихся половых клеток. Для подтверждения этого вывода можно привести и литературные данные, например по гистогенезу яичников судака из зал. Пярну [Трусов, 1949], а также экспериментальные исследования В. Э. Беккера [1957, 1958, 1959], убедительно показавшие, что характер роста ооцитов (степень их асинхронности в период накопления питательных веществ) зависит от условий существования самок и связан с экологическими факторами и особенностями обменных процессов у производителей. Б. К. Москаленко [1958] считает, что двухлетний половой цикл и сроки интенсивного накопления питательных веществ у

ооцитах, и, в частности у муксуна, приурочены к самому жаркому месяцу лета. Это, по мнению автора, свидетельствует о южном происхождении сиговых рыб. Половой цикл, длящийся не один год, а в течение двух лет, является приспособлением гаметогенеза и половой цикличности сиговых к условиям существования в северных водоемах. Поэтому у них и произошло замедление скорости развития половых клеток, а период интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах как у их южных предков остался неизменным и приурочен к самому теплomu времени года и протекает в летне-осенние месяцы. Однако, как это было показано нашими исследованиями, зачастую пропуски нерестового периода сига носят временный характер и вызваны неблагоприятными условиями существования производителей с различными гидрометеороусловиями. Сравнивая характер интенсивного накопления питательных веществ у сига, акклиматизированных в южных водоемах, можно заметить, что у них не изменился ни тип сезонного хода вителлогенеза, ни тип икрметания, и не ритм размножения. С другой стороны, у баунтовского сига, нерест которого протекает ранней весной, период интенсивного вителлогенеза наблюдается незадолго перед его размножением в водоемах Якутии. При акклиматизации в водоемах Ленинградской области у баунтовского сига особенности развития половых клеток в течение года остались прежними.

По-видимому, временные пропуски нерестового периода, вызванные различными условиями существования особей, могут носить более постоянный характер, о чем пишет, в частности, А. П. Вотинов [1963], который ту или иную скорость развития половых клеток у сига связывает с различной протяженностью нерестовых миграций: короткая — однолетний, длинная — двухлетний половой цикл.

Таким образом, специфика гаметогенеза сига и их ритм размножения указывает в первую очередь на особенности их биологии, а не на их южное происхождение. Нам также кажется, что не следует делать вывод о молодости или древности отдельных таксонов, анализируя лишь отдельные стороны их биологии; например, живорождение у акул, синхронность развития половых клеток у осетровых и т. д. отнюдь не говорят о молодости этих групп. Не правомочно также делать широкие выводы на основании изучения отдельных отрезков онтогенеза. В частности, морфо-экологические исследования только ранних этапов и стадий индивидуального развития сига, привели С. Г. Крыжановского [1943, с. 285] к ошибочному заключению, что «...сиговые рыбы в экологическом отношении однообразны и гомогенны». Однако этот вывод совершенно справедлив лишь в отношении эмбрионального периода. Действительно, для сига является характернымобразие условий икрметания и развития икры, протекающих в узком диапазоне температур, которые наступают в период осенней гомотермии. Полиморфизм же взрослых особей у сиговых рыб крайне велик. Это относится и к питанию, и к поведению, и к раз-

множению. Как видно из изложения и анализа, у сигов существенно меняется продолжительность начальных стадий зрелости гонад в период достижения возраста первого нереста, что определяет разную скорость наступления половой зрелости и влияет на структуру и скорость воспроизводства популяций. У производителей наблюдаются значительные изменения в скорости и сезонной приуроченности отдельных стадий зрелости гонад в течение ежегодного полового цикла, что связано с изменениями сроков икротетания. В связи с изменением условий существования производителей в отдельные годы, а также с протяженностью нерестовых миграций, могут возникать временные задержки в развитии половых клеток, с пропуском одного нерестового периода, или иметь место более постоянное двухлетнее развитие половых клеток. Все эти изменения обусловлены условиями существования, тесным образом связаны со спецификой обменных процессов и дают возможность виду шире использовать разнообразие условий среды для существования.

ОСОБЕННОСТИ ГАМЕТОГЕНЕЗА У ДРУГИХ ПРЭСНОВОДНЫХ И НЕКОТОРЫХ МОРСКИХ ВИДОВ РЫБ

Выяснив особенности развития половых клеток у многих видов средних широт в различных частях ареала, проанализировав характер гаметогенеза у видов рыб в северных водоемах, необходимо было для понимания закономерностей в ходе половой цикличности, ее становления и изменения, исследовать специфику развития половых клеток у близкородственных видов, которые бы относились к представителям южной фауны рыб. Мы выбрали для этих целей различные виды рыб одного семейства Gobiidae, изучение биологии которых было осуществлено в течение нескольких лет на Азовском море. Бычки оказались удобными по многим причинам. Во-первых, это — типичные «южане»; во-вторых, род *Gobius* представлен видами с различной биологией, в том числе экологией нереста; в-третьих, в связи с возможностью получения массового материала различными орудиями лова в разные сезоны года; в-четвертых, в связи с тем, что это — небольшие рыбки, можно было изучать их в экспериментальных условиях; мы соорудили разного рода садки и искусственные водоемы для выяснения, например, ритма размножения бычка-кругляка; малые размеры облегчали также гистологическую обработку большого материала: в течение трех лет обработали около 1500 экз. Размеры, форму тела и окраску самок и самцов в разные периоды жизни различных видов бычков, которые в большом количестве встречаются в промысловых уловах в районе косы Обиточной, можно видеть на рис. 49. Данные по биологии различных бычков в Азовском море также приводятся в табл. 18. По данным Т. С. Расса [1965], в последние годы значительно увеличилась в Азовском море численность солоноватоводных рыб — бычков и тюльки. Например, уловы бычков возросли в 5 раз. Увеличение численности солоноватовод-



РИС. 49. Самки и самцы различных видов бычков контрольного улова механической драгой (Азовское море, Обиточная коса, 1964 г.)

Слева: сверху — бычок-мартовик, в середине — бычок-песочник, внизу — бычок-песочник, самец; справа сверху вниз — самец-черныш; бычок-кругляк — неполовозрелый самец; самка бычка-кругляка

ных рыб, по мнению Расса, является следствием сокращения численности питающихся ими проходных хищных рыб — судака, хищных сельдей, белуги.

В отличие от широкораспространенных пресноводных видов рыб, биология размножения которых является относительно хорошо изученной, особенности размножения многих видов рыб южной ихтиофауны до настоящего времени остаются еще мало исследованными. Это связано, в частности, с трудностями получения материала в течение всего года для выяснения специфики гаметогенеза полового цикла, а также экологических наблюдений за процессом размножения рыб в течение всего, порой продолжительного, нерестового периода. Мало изученными являются также широкораспространенные в наших южных водоемах представители семейства бычковых рыб — Gobiidae. Первые исследования представителей этих рыб были связаны с выяснением их систематики [Пчелина, 1941; Крыжановский, Ильин, 1949; Световидов, 1964] и анализом отдельных сторон биологии: питание, темп роста, распределение и т. д.

Интерес к изучению размножения ряда видов рыб южных морей, и, в частности, Черного и Азовского, появился в результате исследований Т. В. Дехник [1969], связанных с выяснением морфоэкологической специфики развития и особенностей этапности эмбрионального развития многих видов, а также серия работ

Таблица 18

Некоторые данные по биологии бычков и их значение в промысле Азовского моря

Вид бычка	Возраст (годы) и длина разных групп (в см)					Питание (тип и основные компоненты)	Размножение* (сроки и тип икрометания)	Значение
	1	2	3	4	5			
Мартышек	7	16	22	—	—	Хищник, мелкая рыба (70,5%)	Вторая половина марта до начала апреля, при 10—16°. Нерест единовременный	До 20% от общего улова бычков (второе место)
Кругляк	5,0	♀ 11,4 ♂ 10,5	11,1	12,0	12,5*	Моллюски (98%), черви, ракообразные, иногда рыба	С апреля или начала мая при диапазоне t 9,7—30° до середины июля для начала августа**. Нерест порционный (6—6 порций)	Ведущее место (от 80 до 90% общего улова)
Песочник	—	♀ 9—12 (10,8) ♂ 8—12 (10,8)	10—13 (11,3) 10—16	—	—	Ракообразные, моллюски (80%), черви	С мая, в июле заканчивается. Нерест единовременный (?)	От 1 до 5—7% от общего улова (третье место)
Травяник	4,5	12	15	—	—	Хищник питается рыбой, ракообразными и моллюсками	С апреля по июль (?). Нерест порционный	Небольшое
Киповича	3,0	♀ ♀ ♂ ♂	—	—	—	—	С конца мая по август при t 19—20°. Нерест порционный (3 порции)**	Значения не имеет

* Данные по биологии размножения бычков скудные и отрывочные, а иногда противоречивые. ** Данные В. А. Костюченко [1961]. ** Данные В. К. Распекина [1967]. ** Данные К. И. Москальковой [1960].

Л. С. Овен [1961, 1962, 1976, 1978], Э. М. Калининой [1965] по выяснению особенностей размножения некоторых видов, которые удачно сочетали экологические наблюдения и гистологические исследования развития половых клеток и гонад с постановкой соответствующих экспериментов для выяснения ритма и специфики размножения. Их данные показали, что икрометание многих видов рыб протекает при строго определенных условиях: температурный режим в водоеме, освещенность, субстрат, глубина и т. д., что связывалось с теорией морфоэкологических групп, которая была разработана в основном на представителях пресноводных видов рыб С. Г. Крыжановским [1949], и теорией этапности развития, разработанной В. В. Васнецовым [1934, 1953а]. Исследования специфики размножения рыб в Черном и Азовском морях также показали, что статистический метод определения абсолютной индивидуальной плодовитости для многих видов рыб южных широт является не пригодным, так как они за продолжительный нерестовый период выметывают в десятки и даже в сотни раз большее количество икры по сравнению с расчетными данными, которые проводились ихтиологами у самок на IV стадии зрелости гонад (см. рис. 19). Такой подход к особенностям биологии размножения рыб и подсчета продуцируемой икры позволили авторам сделать основной вывод — о необходимости при определении индивидуальной абсолютной плодовитости рыб с непрерывным типом икрометания отказаться от статистической обработки материалов и перейти к анализу динамики развития ооцитов и количеству выметанной икры в течение всего длительного нереста.

Сезонный гаметогенез у бычков (кругляк — *Neogobius melanostomus* Pallas и мартышек — *Mesogobius batrachcephalus* Pallas) с различным ростом ооцитов и типом икрометания. Хорошо известно большое разнообразие бычковых рыб, это относится и к биологии отдельных видов, и к ярко выраженному половому диморфизму, и к срокам, времени и продолжительности икрометания отдельных видов. Первые детальные исследования по систематике и разработке способов определения бычков семейства Gobiidae Азовского и Черного морей были осуществлены Б. С. Ильиным [Ильин, 1927, 1949].

В 1941 г. в Зоологическом журнале появилась интересная работа С. Г. Крыжановского и З. М. Пчелиной «О принципе построения системы бычков семейства Gobiidae». Авторы предлагают учитывать в систематике бычков ранние и весьма специфичные моменты развития у разных видов и, в частности, происходит ли развитие с личинкой или без нее, и ряд других признаков связанных с оо-эмбрионадаптациями. Подсемейство собственно бычков Gobiinae характеризуется полиплазматической мелкой икрой. Личинки ведут пелагический образ жизни, плавательный пузырь имеется.

Подсемейство пуголовки — Benthophilinae — характеризуется олигоплазматической икрой, икра крупная, развитие без личинки, плавательный пузырь отсутствует. Однако, как отмечал Б. С. Иль-

ин, новая классификация бычков, предложенная С. Г. Крыжановским и З. М. Пчелиной, которые исходят из признаков разных стадий развития и внутренних особенностей строения взрослых особей, не пригодны для составления определителя. В более поздних работах по систематике и определению бычков на исследования С. Г. Крыжановского и З. М. Пчелиной лишь делаются ссылки в тексте. До настоящего времени еще многие виды бычков отдельными исследователями относятся к разным родам. Так, например, бычок-травяник у Ильина фигурирует под названием — *Zosterisessor ophicephalus* [1949, с. 26]; у Л. С. Берга — как *Gobius ophicephalus* [1949, с. 1080]. Бычок-кругляк у Ильина — *Gobius (Appolonia) melanostomus* [1927, 1949, с. 23], у Л. С. Берга — *Neogobius melanostomus* [1949, с. 1083], бычок-мартовик — *Mesogobius batrachosephalus* [Ильин, 1949, с. 22; Берг, 1949, с. 1096]. В определителе А. Н. Световидова бычок-мартовик включен в род *Gobius* — *Gobius batrachosephalus* [Световидов, 1964, с. 427].

О разногласиях и трудностях в систематике бычков указывается и в определителе рыб Черного моря А. Н. Световидова [1964]. Вот что он пишет по этому вопросу: «...относительно системы рода *Gobius* единого мнения нет. Ильин [1927, 1949] разделяет его на два рода (*Gobius L.* и *Zosterisessor Iljin* — *Zosterisessor whitley*), Берг [1949] — на три рода (*Gobius*, *Neogobius Iljin* и *Mesogobius*), Крыжановский и Пчелина [1941] — также на три (*Gobius*, *Eichwaldia Smitt* — *Eichwaldilla Whitley* и *Mesogobius*)» и далее: «...история происхождения и развития в этом вопросе, безусловно, имеет важное значение, однако разделение видов *Gobius s. l.* на упомянутые выше роды и отнесение их последними авторами к разным подсемействам и более крупным подразделениям „группам“, носят, по мнению Световидова, искусственный характер. Различаются эти роды и даже группы лишь по наличию или отсутствию плавательного пузыря, размерам икры и наличию или отсутствию пелагических личинок и определять их практически невозможно» [1964, с. 424—425].

Биология размножения бычковых рыб и особенно вопросы развития половых клеток, а тем более сезонный ход полового цикла до настоящего времени еще мало исследованы. Значительное сокращение годовых уловов бычков в 1945—1947 гг. заставило обратить внимание исследователей на причины снижения численности бычков в Азовском море, которые объяснялись некоторыми учеными ухудшением условий размножения бычков [Трифонов, 1955]. На основании анализа воспроизводительной способности, обследованию нерестилищ и условий нереста кругляка, песочника, ширмана, мартовика, рыжика и пугловки мы пришли к выводу, что причиной уменьшения численности бычков в 1946—1947 гг. являлось резкое ухудшение условий размножения, связанное с наличием в эти годы штормов и заилением, засорением нерестилищ бычков. Постепенная промывка и освобождение нерестилищ от заиленности обеспечили некоторое увеличение численности бычков в море. По мнению Г. П. Трифонова, пример с бычками, видами

короткоцикловыми, с большой эврибионтностью ко многим факторам среды, показывает, какие губительные последствия для запасов рыб могут иметь изменения условий нереста, если заранее не предусмотрены мероприятия по воспроизводству рыбных запасов в измененных условиях [Трифонов, 1955]. Перекликаются с данными Г. П. Трифонова и исследования В. П. Билько [1968] по выяснению биологии размножения (нерестилища, нерестовый субстрат, сроки, интенсивность и условия нереста бычков, а также особенности размножения бычков в условиях недостатка нерестового субстрата и т. п.) у семи видов бычков (песочник, кругляк, ратан, ширман, гонец, мартовик-кнут и мраморный бычок) в Днепровско-Бугском лимане. Билько сообщает, что «...сильные волны отрицательно влияют на размножение бычков, поскольку, размывая берега, засыпают нерестовый субстрат. Это не только вызывает гибель уже отложенной икры, но и ухудшает условия дальнейшего нереста вследствие уменьшения нерестового субстрата» [1968, с. 678]. Об отрицательном влиянии в настоящее время некоторых условий на интенсивность воспроизводства бычков в Азовском море, связанных, в частности, с интенсификацией механизированного промысла в районе нерестилищ бычков, свидетельствуют и наши наблюдения, которые проводились в течение 3 лет в районе косы Обиточной (на трассе Жданов — Геническ). О большом влиянии на численность бычков определенных условий на нерестилищах указывается и в работе В. К. Расщеперина [1967]. Непосредственные подводные наблюдения, которые были проведены В. К. Расщепериным в районах весеннего промысла бычка, показали, что механизированными драгами уничтожается от 40 до 70% гнезд отложенной и развивающейся в гнездах икры. Происходит значительный отлов самцов бычка, которые обеспечивают охрану развивающегося потомства, «перекопка» нерестилищ и разрушение гнезд бычков в районе их размножения. Поэтому для повышения эффективности воспроизводства бычка-кругляка и поддержания его численности на высоком уровне, по мнению Расщеперина, «...особое внимание должно быть обращено на недопустимость промысла бычка весной. Запрещение промысла в весенний период предупредит массовый лов годовиков, впервые вступающих в нерест и уничтожение гнезд с отложенной икрой. Несоблюдение этих условий может явиться причиной резкого снижения численности популяции бычка-кругляка на длительный срок» [1967, с. 18].

Для того чтобы рационально использовать запасы бычков, с одной стороны, необходимо регулировать сроки и места лова, правильно применять для отлова те или иные орудия лова, с другой стороны, эффективность рыбохозяйственных мероприятий будет зависеть от полноты сведений об особенностях воспроизводства отдельных видов бычков.

Таким образом, данные по выяснению численности бычка с анализом условий его воспроизводства, а также влиянием интенсивности промысла, убедительно свидетельствуют о коррелятив-

ных связях между ними. Поэтому сравнение различных звеньев репродуктивного процесса у двух видов бычков — мартовика и кругляка, видов различных не только по типу икрометания, но и по своей численности, представляли определенный практический и теоретический интерес.

Весной в первых числах апреля при достижении температуры воды около $+6^{\circ}$ бычок-кругляк подходит к прибрежным участкам для нереста. Сначала нагульные места в открытом море покидают самцы, которые первые подходят к нерестилищам для устройства «гнезда», а затем, по мере прогревания воды, подходят и самки [Трифонов, 1955; Кошелев, 1963].

Самки бычка-кругляка рано становятся половозрелыми. В наших уловах встречались особи со зрелыми яичниками в возрасте 1+ при длине тела 6,1 см. Основную массу в промысловых уловах составляют самки в 2- и 3-летнем возрасте, их средние размеры 10,5—11,5 см при общем весе около 33,1 г, а вес потрошенной рыбы равен 23,8 г. Самцы в нерестовом стаде представлены в основном трехлетками при средней длине 12,5 см, общем весе — 42,5 г и весе порки — 36,5 г. В нерестовом периоде принимают участие не все самцы. Некоторая их часть остается на нагульных участках, где они интенсивно питаются. Средний размер этих, не достигших половой зрелости самцов, — 12—13 см, возраст 3 года. Интересно отметить, что у самок в 5-летнем возрасте (длина около 14 см) наблюдаются в яичниках изменения в ооцитах, которые характерны для периода старости. Ооциты в яйценосных пластинках располагаются не компактно, а разбросаны по всей площади пластинок, интенсивно протекают резорбционные процессы, захватывающие ооциты всех фаз зрелости, в яичнике много гипертрофированных кровеносных сосудов. Сходные картины наблюдались нами у великовозрастных самок сига, леща, ерша и некоторых других видов рыб. В августе самцы-«черныши» бычка-кругляка, участвующие в нересте, теряют свою брачную окраску и начинают интенсивно питаться. Массовой гибели самцов-«чернышей» в конце нерестового периода нами не наблюдалось.

Для того чтобы выяснить характер размножения бычка-кругляка с длительным нерестовым периодом (апрель — начало мая до середины или начала августа) (количество развивающихся и выметываемых порций икры, промежутки между выметываемыми порциями, особенности развития ооцитов в течение всего нерестового периода, анализ половых желез у самцов в разные периоды размножения — в начале, середине и конце), были поставлены опыты в изолированных искусственных водоемах. В водоемы были посажены производители бычка-кругляка, положены черепицы для сооружения гнезда. Регулярно в этих водоемах проводился анализ кладки икры, брался датированный материал для гистологического изучения половых желез, проводились наблюдения за поведением самок и самцов.

После осмотра и приведения в порядок «гнезда», которое самец устраивает под черепицей, он дает сигнал, исполняя «нересто-

вые песни» [Протасов, 1965], после этого самки приближаются к гнезду короткими бросками и располагаются полукругом на расстоянии около 1 м от гнезда — наибольшего входа под перевернутую овальную черепицу. Затем самец начинает ухаживать за самкой, приглашая или просто загоняя ее в гнездо. Самка откладывает икру очень компактными сферическими рядами по всей окружности кладки (см. рис. 81). Во время выметывания икры самки переворачиваются вверх брюшком и медленно перемещаются около внутренней поверхности черепицы, касаясь ее уrogenитальными сосочками, через которые овулировавшие икринки выводятся одна за одной, плотно прилегая друг к другу. В случае, если в предварительно отложенной кладке несколько икринок погибли, то следующая самка заполняет эти опустевшие места, отложив одну-две икринки в образовавшуюся брешь. Это подтверждается тем, что из полового сосочка самок икринки выводятся поодиночке, причем по нашим наблюдениям, они уже и ориентированы определенным образом: венец из ворсинок хорiona — липкого слоя — располагается в хвостовой части овулирующей икринки. В период, когда самец бычка-кругляка заканчивает устройство гнезда и начинает загонять в него самку, края его грудных плавников несколько светлеют и очень рельефно выделяются на фоне дна. Может быть, наряду со звуковыми сигналами, эти светлые полосы по краю плавников также говорят особям другого пола о полной готовности самцов к нересту. Кладки икры бычка-кругляка мы находили разного размера, по-видимому, некоторые из них состоят из икры, отложенной многими самками (до 6—7 особей). Наблюдения в течение длительного нереста показали, что последующая генерация икры развивается в течение 15—20 дней. Это нам удалось доказать в экспериментальных водоемах. При этом интересно отметить, что время прохождения очередного полового цикла тесно связано со сроками и продолжительностью эмбрионального развития икры у бычка-кругляка. Эмбриогенез при температуре $19-26^{\circ}$ длится около 14—20 дней [Москалькова, 1960]. Таким образом, вырастив одно поколение бычков, самец освобождается от заботы о данном потомстве и через 1—2 дня приступает к новому половому циклу — к заботе о потомстве в следующей порции отложенной икры. Сходные данные о ритме развития отдельных порций икры были получены и в естественных условиях при изучении степени зрелости гонад у производителей в течение длительного нерестового периода.

При анализе нерестового стада бычка-кругляка в районе косы Обиточной (табл. 19), где расположены его нерестилища, было установлено, что процент самок с яичниками в V стадии зрелости колеблется в определенном интервале. Промежутки между увеличением числа самок со зрелыми яичниками равняются 15—20 дням, т. е. и в естественных условиях наблюдался такой же интервал при выметывании отдельных порций икры, как и в экспериментальных.

Таблица 19

Динамика изменения (в %) стадий зрелости половых желез в нерестовом стаде бычка-кругляка по данным промысловых уловов (р-н Обиточной косы, 1965 г.)

Стадия зрелости	Число и месяц					Стадия зрелости	Число и месяц				
	11.VI	26.VI	2.VII	9.VII	16.VII		11.VI	26.VI	2.VII	9.VII	16.VII
Самки						Самцы					
II	4,4	2,1	3,1	7,4	—	I	20,4	11,4	68,2	33,7	43,6
III	9,9	3,1	7,2	5,6	10	II	9,3	5,7	14,9	8,7	34,6
IV	81,3	28,1	51,5	35,2	55	III	3,7	6,7	3,0	6,3	2,6
V	4,4	58,4	28,9	7,4	—	IV	64,8	45,7	12,9	45,6	19,2
VI-II	—	8,3	9,3	44,4	35	V	1,8	30,5	1,0	2,2	—

На основании экспериментов и наблюдений за динамикой стадий зрелости гонад у производителей бычка-кругляка в районе его нерестилищ было установлено, что в течение нерестового периода самки выметывают около 6—8 порций икры. Промежутки между развитием отдельных порций икры равны 15—20 дням, что соответствует времени эмбриогенеза и продолжительности заботы самца о развивающемся потомстве. Какие же характерные особенности развития половых продуктов у самок бычка-кругляка в течение года? Самки зимуют с яичниками в IV стадии зрелости. Ооциты находятся в различных фазах накопления желтка, радиальная оболочка исчерчена слабо, ворсинки липкого слоя еще небольшие. Коэффициент зрелости колебался от 4 до 5,2.

В конце апреля, т. е. в начале нерестового периода, половые железы самок находятся в стадии IV—V. Полностью закончился процесс интенсивного вителлогенеза. Коэффициент зрелости повышается до 15—16. Ооциты первой порции дефинитивного размера. Оболочки развиты хорошо и особенно своеобразен липкий слой в виде сети ворсинок, который характерен для бычка-кругляка (рис. 52 и 53). В начале мая в контрольных уловах начинают попадаться самки, в яичниках которых можно обнаружить еще не сжатые и недеформированные опустевшие фолликулы. После выметывания очередной порции икры яичники переходят в стадию VI₁—IV₂. Эта посленерестовая стадия зрелости половых желез, стадия после выметывания отдельных порций икры, является характерной для видов рыб с крайне неравномерным ростом ооцитов и многократным икрометанием — выметыванием значительного количества порций икры в течение продолжительного нерестового периода, что является специфичным для видов рыб с непрерывным типом икрометания, например для черноморской султанки, которая выметывает большое количество икры не только за счет неравномерного развития ооцитов в период вителлогенеза, но и быстрого развития икры за счет «резервных» ооцитов — ооци-

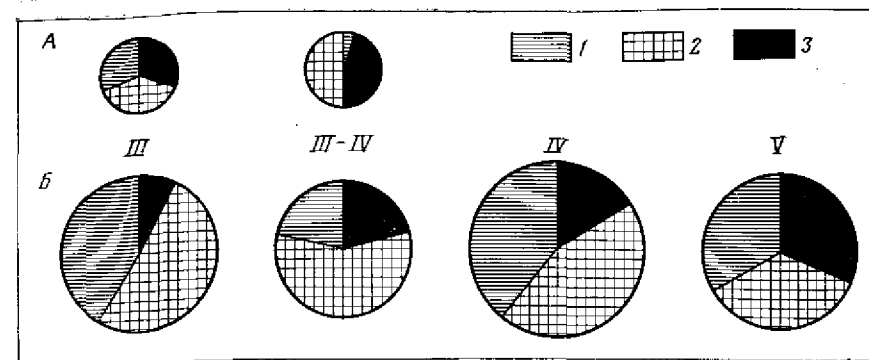


РИС. 50. Динамика содержания жира (в г) в различных органах самок бычка-кругляка на разных стадиях зрелости половых желез (в % от общего количества жира)

А — самки в период достижения сроков первого икрометания; Б — половозрелые особи в период последующего полового цикла: 1 — в мышцах; 2 — в печени и кишечнике; 3 — в яичниках; римские цифры — стадии зрелости половых желез

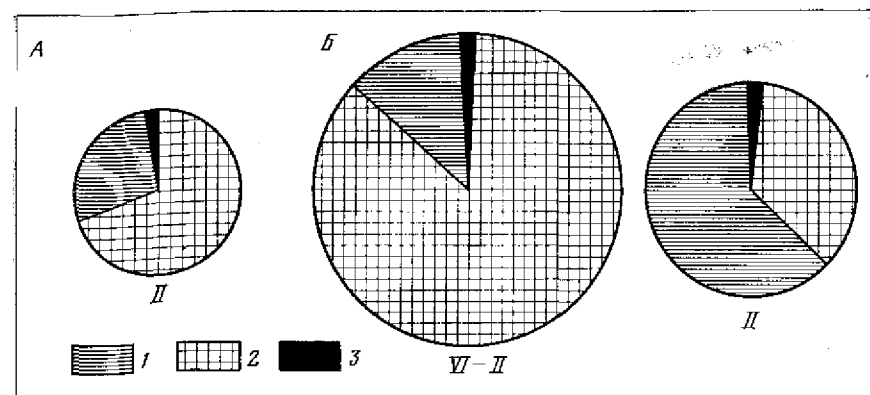


РИС. 51. Общее количество жира (в г) и его распределение по отдельным органам (в % от общего количества жира) у самок бычка-мартовика

А — в период первого икрометания; Б — в период последующего полового цикла у производителей бычка-мартовика: 1 — в мышцах; 2 — в печени и кишечнике; 3 — в яичниках; римские цифры — стадии зрелости половых желез

тов протоплазматического периода (см. рис. 19). После выметывания первой порции икры коэффициент зрелости резко снижается до 2—5, а затем в относительно короткое время (до 10 дней) повышается опять до 15—16. В течение всего нерестового периода в уловах встречаются самки с половыми железами на IV₁ и V₁ стадии зрелости. Иногда в конце июня (1965 г.) появляются единичные особи с яичниками в стадии VI₁—II₁, в отдельные годы (1964) полностью отнерестовавшие особи встречались в конце июля. Таким образом, продолжительность нерестового периода,

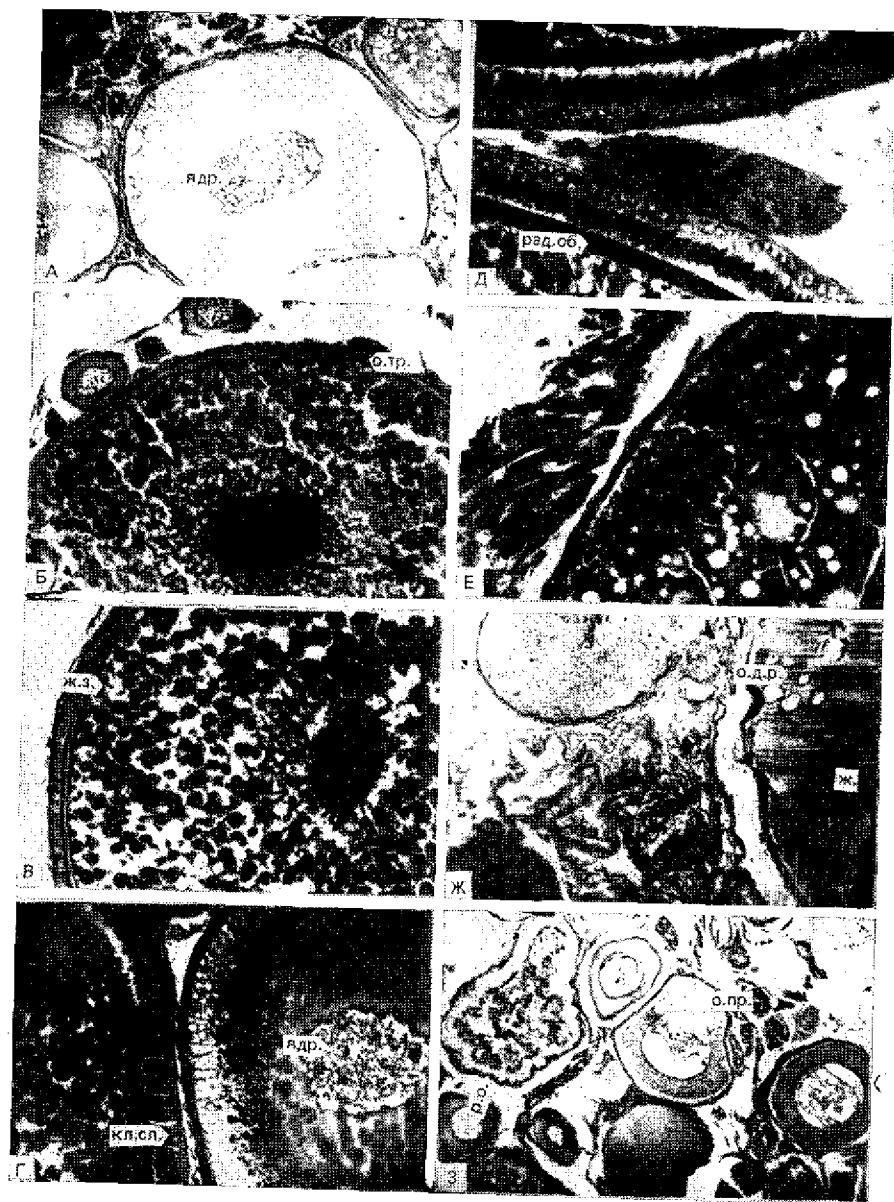


РИС. 52. Развитие ооцитов у бычка-кругляка на разных стадиях зрелости половых желез

А — начало трофоплазматического роста; Б — Д — разные фазы трофоплазматического роста ооцитов; Е — начало овуляции; Ж — процесс овуляции; З — комплекс ооцитов в яичнике после выметывания самкой всех порций икры (стадия V_{II} — II_{II})



РИС. 53. Сравнение строения яйцевых оболочек у видов рыб с различной экологией нереста

А — щука; Б — сиг; В — форель; Г — сазан; Д — сом; Е — плотва; Ж — бычок-кругляк; З — пескарь; И — окунь

и особенно его окончание может быть из года в год несколько различной. В сентябре в контрольных уловах уже встречались особи в III (III₁ и III₂), а основная масса самок с половыми железами — на VI₂—II₂ и II₁ стадиях зрелости. Однако единичные самки в нерестовом стаде имели яичники на IV₂ и V₂ стадиях. Сходные картины по неоднородности стадий зрелости гонад у особей всего нерестового стада отмечались нами у сазана, ерша и некоторых других видов рыб.

Из особенностей сперматогенеза бычка-кругляка следует подчеркнуть следующие. Не все самцы принимают участие в нересте, значительная их часть остается на местах нагула, в более глубоких участках моря. Половые железы у них не развиты и находятся на начальных стадиях зрелости (I—II). У самцов, подошедших к нерестилищам, семенники развиты хорошо. В течение всего нерестового периода половые клетки в семенниках находятся в зрелом состоянии, а участие самцов в продолжительном нересте, в оплодотворении и заботе о потомстве 6—8 поколений обеспечивается прерывистым выведением зрелых половых клеток (см. рис. 65). В конце августа — в сентябре половые железы самцов переходят в стадию VI—II, а затем II. В сентябре уже в семенниках начинается новая волна сперматогенеза, новый половой цикл, характеризующийся III стадией зрелости гонад.

У бычка-мартовика развитие ооцитов и половой цикл имеют совершенно иной вид. В половой железе самок бычка-мартовика ооциты развиваются синхронно, зимуют особи со зрелыми половыми клетками в гонадах, нерест происходит ранней весной — в начале марта. Продолжительность нерестового периода невелика. После икрометания половые железы самок переходят в типичную II₂ стадию зрелости гонад, характерную для всех других изученных нами видов рыб с равномерным ростом ооцитов и единовременным икрометанием (рис. 54, Г). У самцов зрелые сперматозоиды выводятся довольно быстро из семенных канальцев, и в семеннике, начиная со II стадии зрелости, возобновляется новое развитие клеток, наступает новый половой цикл.

Выясняя связь отдельных стадий зрелости яичников в течение полового цикла у двух видов бычков (кругляка и мартовика) с динамикой содержания жира в разных органах (мышцы, печень, половые железы), нам удалось подметить некоторые особенности содержания жира у этих двух видов рыб (см. рис. 50 и 51). После выметывания одной порции икры у бычка-мартовика резко сокращается содержание жира в мышцах и яичниках. У бычка-кругляка сокращение жира в мышцах наблюдается только в период интенсивного вителлогенеза, в дальнейшем распределение жира в мышцах, печени и яичниках приблизительно одинаково (V стадия зрелости гонад). Видны некоторые различия в содержании жира у особей, которые достигают сроков первого нереста (А) по сравнению с производителями (Б) (рис. 50 и 51).

Таким образом, анализ сезонного развития половых клеток и экологии размножения у близкородственных видов бычков Азов-

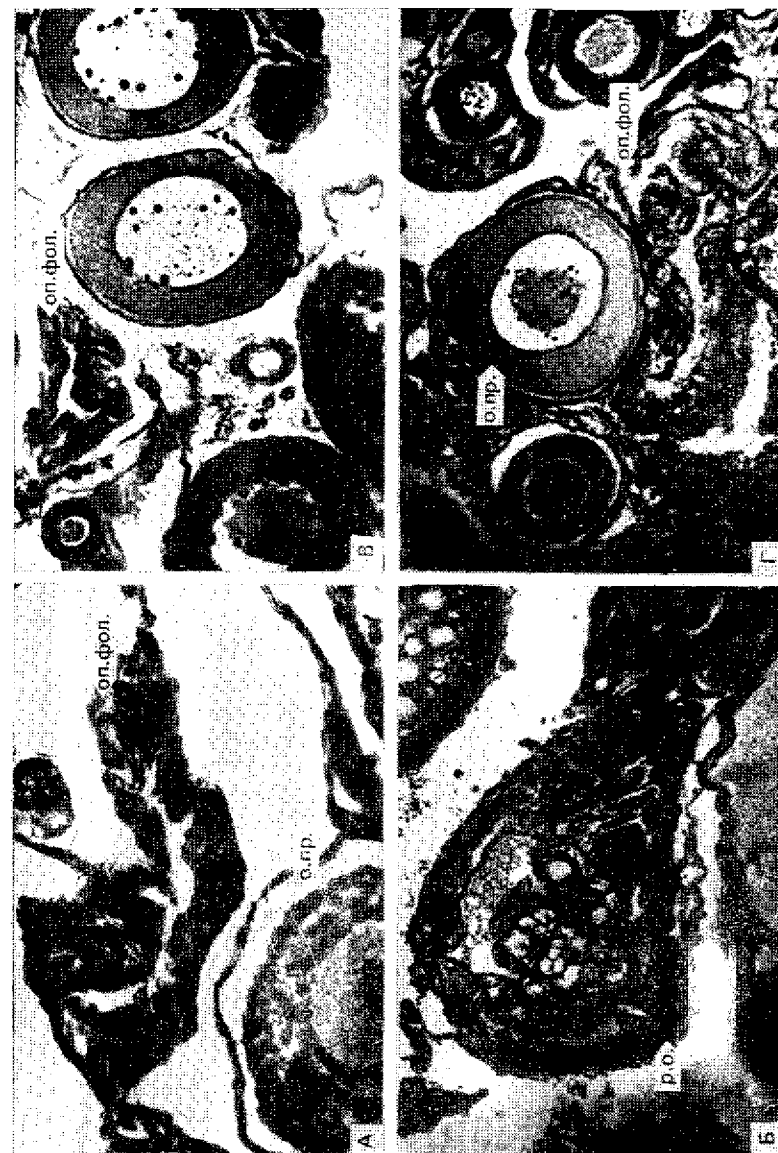


РИС. 54. Строение опустевшего фолликула и некоторые особенности резорбции ооцитов у различных видов рыб
А — бычок-кругляк; Б — палим; Г — бычок-мартовик

ского моря показал, что и у типичных представителей южной фауны имеются виды с различным ростом ооцитов и типом икрометания. У бычка-мартовика очередная генерация половых клеток развивается синхронно. Нерест единовременный, непродолжительный и протекает в начале — середине марта. У бычка-кругляка развивается значительное количество порций икры (6—8 порций за сезон), развитие ооцитов близко к перманентному (за счет неравномерности их развития в период трофо- и протоплазматического роста). Нерест непрерывный и наблюдается в течение длительного времени (с конца апреля или начала мая до конца июня или июля). Опыты, проведенные в изолированных искусственных водоемах, показали, что очередная порция икры у самок бычка-кругляка созревает в течение 15—20 дней (в среднем около 18 дней), т. е. за срок, пока самец занят заботой о потомстве, в течение эмбрионального и частично постэмбрионального периодов. Участие самцов в продолжительном нересте обеспечивается прерывистой спермацией зрелых половых клеток. Самки бычков зимуют с половыми клетками в конечных фазах вителлогенеза (I тип сезонного хода гаметогенеза). Задолго до выметывания икры происходит развитие своеобразного липкого слоя. Во время овуляции ворсинчатый липкий слой перемещается к анимальному полюсу икринки. Из урогенитальных сосочков икринки выводятся поодиночке с большим количеством липких ворсинок, располагающихся в виде «хвоста» сзади икринки.

По степени сложности развития половых клеток и прохождения полового цикла представителей бычков следует расположить в следующей последовательности: бычок-мартовик, бычок-песочник, бычок-травяник, бычок-кругляк.

На основании сравнительного эколого-морфологического анализа развития половых клеток у многих близкородственных видов рыб (пресноводных и некоторых морских), обитающих в различных зонах европейской части СССР, нам удалось показать следующее:

а) даже у близкородственных видов рыб наблюдается различный характер развития ооцитов, типы гаметогенеза и икрометания. Однако в каждом семействе можно обнаружить представителей с наиболее простым, а также типичным для всего семейства развитием половых клеток и прохождением полового цикла;

б) несмотря на некоторые общие черты в строении ооцитов, которые характерны для всего семейства в целом, бросается в глаза большое разнообразие ооадаптаций, связанных с особенностями экологии размножения отдельных видов рыб;

в) способы приспособленных изменений гаметогенеза и половых циклов видоспецифичны, а один и тот же адаптивный эффект у видов рыб с различными типами гаметогенеза и нереста может достигаться разными путями.

Таким образом, различные типы гаметогенеза, разная степень асинхронности развития половых клеток, особенности овуляции и спермации, разнообразные ооадаптации тесно связаны с экологи-

ей размножения отдельных видов рыб. Детальные сведения об особенностях гаметогенеза для каждого вида в отдельности помогают не только шире осветить биологию отдельных видов, но и понять потенциальные возможности приспособления каждого вида рыб, и в том числе их размножения, к измененным условиям существования, которые возникают в результате разнообразной деятельности человека.

Некоторые особенности развития половых клеток у других видов рыб. Остановимся на некоторых ооадаптациях, и, в частности, на описании развития и строения яйцевых оболочек, на особенностях строения опустевшего фолликула у многих рыб, а также на некоторых моментах оогенеза.

В процессе оогенеза, в основном в период накопления питательных веществ в половых клетках и овуляции, происходят сложные и видоспецифичные изменения в гезисе яйцевых оболочек. Особенности развития яйцевых оболочек посвящено много исследований [Крыжановский, 1949; Иванов, 1956, 1958; Садов, 1963; Соин, 1964, 1965; Соин и Унанян, 1964]. При развитии половых клеток у рыб различают следующие яйцевые оболочки: первичные, вторичные и третичные.

Первичные оболочки образуются самой яйцеклеткой. К ним относится собственно оболочка яйца — радиальная оболочка (*zona radiata*). Иногда в радиальной оболочке отчетливо виден наружный и внутренний слой, т. е. она подразделяется на *z. radiata externa* и *z. radiata interna*. У разных видов рыб она различна по толщине. Под *z. radiata* возникает слой кортикальных альвеол. При оплодотворении из него образуется перевителлиновая полость, а *z. radiata* поднимается над поверхностью яйцеклетки, образуя оболочку оплодотворения. Непосредственно над радиальной оболочкой располагается у некоторых видов рыб ворсинчатый слой, который обеспечивает приклеивание икры к различного рода субстратам (растения, камни, песок и т. п.). У других видов рыб (в основном пелагофилов) этот ворсинчатый слой вообще отсутствует. У некоторых же он сильно развит, при этом иногда с четко выраженной асимметрией в степени его развития на анимальном и вегетативном полюсе развивающейся яйцеклетки (многие виды бычков).

Вторичные оболочки — это те, которые образуются фолликулярным эпителием. К вторичным оболочкам относится имеющаяся у некоторых видов рыб студенистая оболочка, которая, по данным И. А. Садова [1963] и М. Ф. Иванова [1958], образуется за счет клеток фолликулярного эпителия. Однако у одних видов (сом) фолликулярная оболочка полностью превращается — образует в процессе оогенеза студенистый слой — клейкий слой.

Третичные оболочки, образуемые после овуляции и появляющиеся в половых протоках самок, нами не исследовались. Некоторые особенности развития и строения оболочек ооцитов, близких к дефинитивному состоянию у видов рыб с различной экологией нереста, мы приводим на рис. 53. На приведенном рисунке отчет-

ливо видна специфика в строении первичных и вторичных оболочек у видов рыб с различной экологией нереста. Помимо тесной связи с разными экологическими группами можно заметить и видовую специфику в генезисе и строении яйцевых оболочек у рыб (например, у сазана, сома и плотвы и т. д.).

М. Ф. Иванов [1958], изучая развитие студенистой оболочки в яйцеклетках некоторых рыб, заметил, что у сома мощный студенистый слой, в отличие от такого же в ооцитах других видов рыб, образуется за счет дегенерации, пикноза всех клеток фолликулярного эпителия, который полностью превращается в этот хорошо развитый студенистый слой, плотно окружающий зрелую половую клетку. При этом М. Ф. Иванов [1958, с. 60] отмечает, что в связи со «...своеобразным характером образования студенистой оболочки, объясняется, по мнению автора, тот факт, что в яичнике сома в перестовый и посленерестовый периоды полностью отсутствуют пустые фолликулы». При анализе половых желез у сома, только что отметавшего икру, мы видели остатки от «опустевшего фолликула», представленные только одним соединительнотканным слоем, действительно без фолликулярного эпителия, который обнаружен в опустевшем фолликуле у многих других видов рыб. Строение же самого опустевшего фолликула также разнообразно, правда в меньшей степени, чем структура яйцевых оболочек. Совершенно естественно, что в связи с различным строением яйцевых оболочек, — своеобразными ооадаптациями, тесно связаны и особенности в строении опустевшего фолликула. У большинства видов рыб он состоит из внутреннего фолликулярного слоя и наружного — соединительнотканного слоя с большим количеством кровеносных сосудов. Между ними у целого ряда видов рыб можно обнаружить промежуточный бесструктурный слой (мембрану). Сравнение опустевшего фолликула у разных видов рыб представлено на рис. 54 и 55. На приведенных рисунках видны не только особенности в строении опустевшего фолликула у различных видов рыб, но и своеобразие конечных фаз резорбции опустевшего фолликула и некоторых фаз рассасывания ооцитов.

Несколько подробнее остановимся на анализе развития половых клеток у сибирского осетра (*Acipenser baeri* Brandt) как представителя с разным наступлением половой зрелости, у которого первый нерест наблюдается в возрасте 12—14 лет, и низким ритмом размножения — половой цикл длится в течение нескольких лет (не менее 3—5). Позднее наступление половой зрелости у сибирского осетра, обусловленное своеобразным гидрологическим режимом р. Лены (низкие температуры воды, короткий вегетационный период, бедная кормовая база), тесно связано с продолжительным периодом трофоплазматического роста ооцитов. У некоторых самок II стадия зрелости гонад, по наблюдениям Н. В. Акимовой, продолжается до 7—9-летнего возраста. В течение всего этого времени отчетливо можно видеть сложные процессы, протекающие в ядре и цитоплазме развивающихся половых клеток. После появления характерной сетчатой структуры в цитоплазме, что

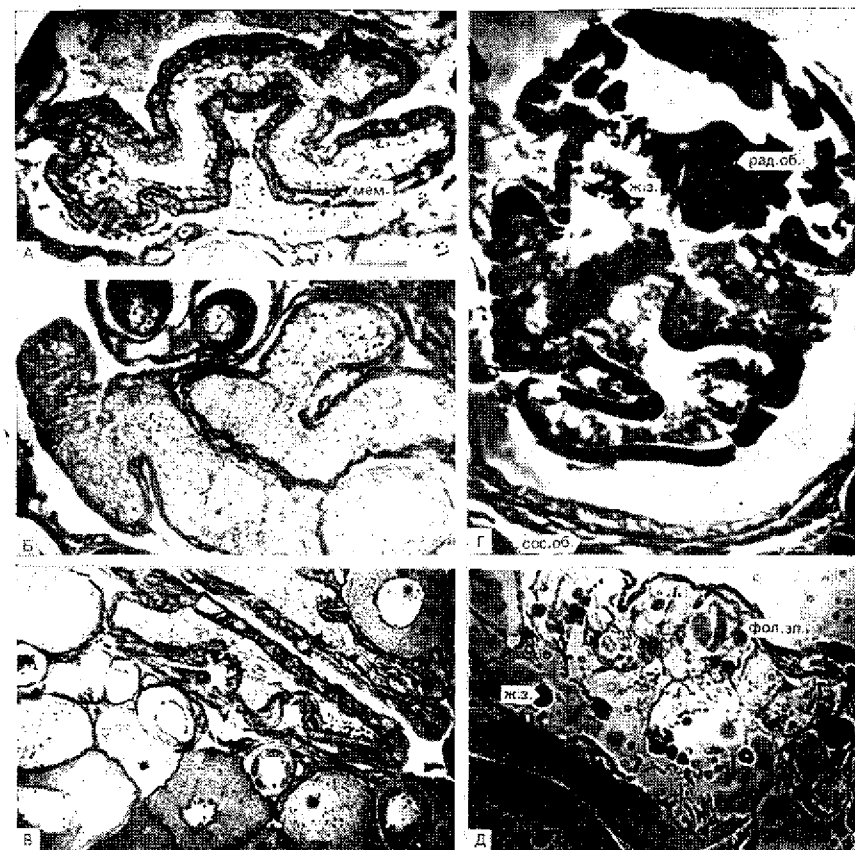


РИС. 55. Опустевшие фолликулы и невыметавшие ооциты в различных фазах резорбции в яичниках щуки

А — В — последовательные изменения опустевшего фолликула, Г и Д — процесс резорбции зрелого ооцита

было описано в оогенезе других осетровых рыб [Николюкин, 1964], начинается дальнейший период в развитии ооцитов — период накопления питательных веществ в развивающихся яйцеклетках (рис. 56). Фазы трофоплазматического роста ооцитов, которые характеризуют III и IV стадию зрелости яичника, протекают уже значительно быстрее (в среднем за 5—7 лет).

После относительно короткого нерестового периода (июнь — начало июля) гонады переходят в посленерестовую стадию VI—II, а затем во II стадию зрелости. Резорбционные посленерестовые процессы в половой железе протекают медленно, конечные фазы резорбции ооцитов наблюдались Н. В. Акимовой в течение всего последующего полового цикла, вплоть до нового нерестового пе-

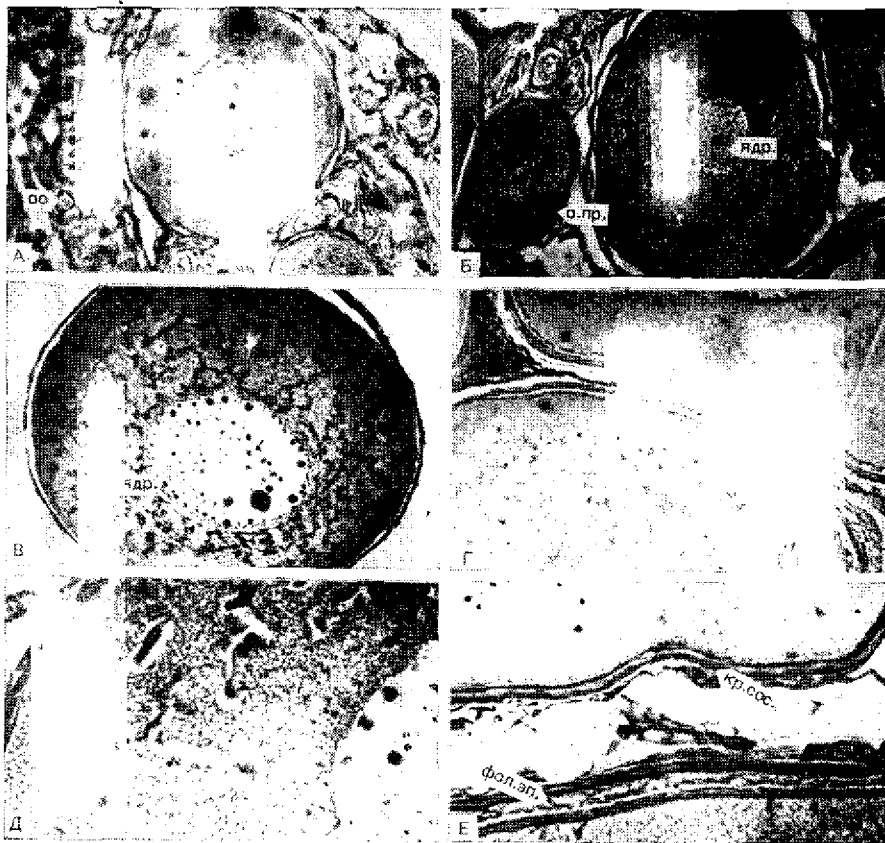


РИС. 56. Некоторые особенности строения ооцитов в течение периода их протоплазматического роста у сибирского осетра

А — самка 29, возраст — 7+, р. Натура, 3.VII 1963 г., $l=49$ см, $q=570$ г, q гонад — 4,7 г, коэффициент зрелости — 0,69; ♀ I—II. Видны ооциты в начале ядерно-цитоплазматических преобразований и оогонии. МБИ-6; об. 20, ок. 10, ув. в 250 раз; Б — самка 45, возраст — 8+, р. Натура, 4.VII 1963 г., $l=54$ см, $q=690$ г, q гонад — 4 г, коэффициент зрелости — 0,45. ♀ II. Виден ооцит в начальных фазах изменения цитоплазмы — появляется сетчатость и увеличивается число и величина ядрышек в ядре. МБИ-6; об. 20, ок. 10, ув. в 250 раз; В — самка 16, возраст — 10+, р. Натура, 14.VI 1963 г., $l=60$ см, $q=1120$ г, q гонад — 14,6 г, коэффициент зрелости — 1,5. ♀ II жировая. На срезе ооцит с четкой картиной «сетчатости» в цитоплазме, ядро с большим количеством крупных ядрышек. МБИ-6; об. 20, ок. 10, ув. в 250 раз; Г — самка 23, р. Лена, протока Арбын, 22.VI 1964 г., $l=69$ см, $q=1300$ г, q гонад — 16,7 г, коэффициент зрелости — 1,06, ♀ VI—II. Ооциты перед началом накопления питательных веществ. МБИ-6; об. 20, ок. 10, — Ув. в 250 раз; Д — строение ооцита в период бурных процессов в цитоплазме, виден характер сетчатой структуры, расположение ядрышек в ядре, появление первых признаков усложнения в строении оболочек. МБИ-6; об. 60, ок. 10, ув. в 625 раз; Е — усложнение строения оболочек ооцита (начало образования многослойных яйцевых оболочек) перед наступлением периода накопления питательных веществ в половых клетках МБИ-6; об. 60, ок. 10, ув. в 625 раз.

риода. Стадия VI—II длится не менее года. Не менее одного года длится и II_n стадия зрелости гонад. Длительность накопления питательных веществ в ооцитах у производителей сокращена по сравнению с особями, достигающими возраста первого икрометания приблизительно в два раза. Таким образом, весь половой цикл после первого, второго и т. д. нереста протекает в течение 3—5 лет. У отдельных особей его продолжительность может и увеличиваться.

Исследования особенностей гаметогенеза и прохождения полового цикла у сибирского осетра, которые проводятся под нашим руководством Акимовой, сочетаются с анализом динамики содержания жира в разных органах в течение всех стадий зрелости половых желез, на протяжении всей жизни особей. Выяснение же изменений в характере гаметогенеза, скорости полового созревания и ритма размножения, наряду с темпом роста и уровнем метаболизма у акклиматизированного сибирского осетра в ряде водоемов европейской части СССР, дает возможность судить уже не о потенциальных, а о реальных адаптивных возможностях данного вида, о путях и способах приспособления различных звеньев репродуктивного процесса, а также отдельных этапов и периодов онтогенеза к различным условиям существования (см. рис. 80).

Необходимо очень кратко остановиться на некоторых особенностях гаметогенеза салаки. Следует подчеркнуть, что для салаки является характерным, во-первых, весьма растянутый период подхода к нерестилищам самок и самцов с развитыми половыми продуктами; во-вторых, по сравнению с другими видами рыб (карповые, окуневые) у нее наблюдаются относительно высокие коэффициенты зрелости у самцов (до 21% по отношению к весу тела), т. е. близки к величинам коэффициента самок (средняя величина 19, максимальная 32, 78). Это связано, по-видимому, с особенностями размножения салаки и поведением самцов на нерестилищах. Во-первых, после нереста резорбционные процессы протекают быстро, а яичники отнерестившихся самок переходят в стадию VI—II (II_n). Во-вторых, небольшое количество невыметанных ооцитов на поздних фазах вителлогенеза присутствует в самих яйценосных пластинках, и бурные процессы их дегенерации протекают и завершаются в яйценосных пластинках. Если процессу дегенерации подвергается большое количество половых клеток (массовая резорбция), то она изолируется (отторгается) от общей массы развивающихся яйцеклеток новой генерации и довольно длительное время присутствует в яичнике в виде «рубца». В-третьих, анализ изменения опустевших фолликулов в процессе резорбции показал, что он протекает весьма своеобразно по сравнению с ранее изученными нами видами рыб [Кошелев, 1974, 1978; Анохина, 1969]. Процесс дегенерации протекает быстро; в нем принимают участие форменные элементы крови, в конце резорбции соединительнотканые элементы и капилляры непосредственно включаются в ткань яйценосящих пластинок и практически в даль-

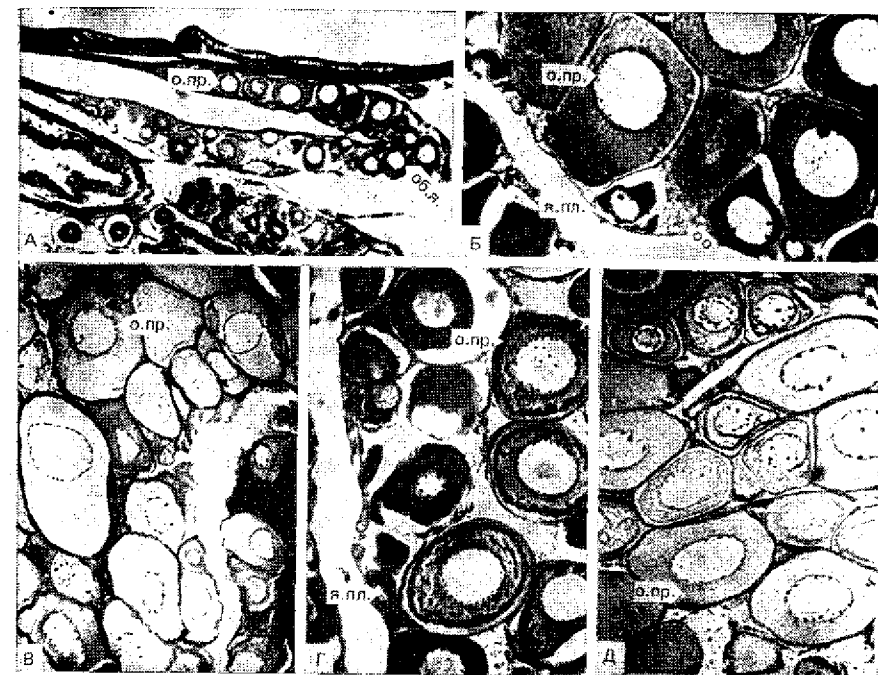
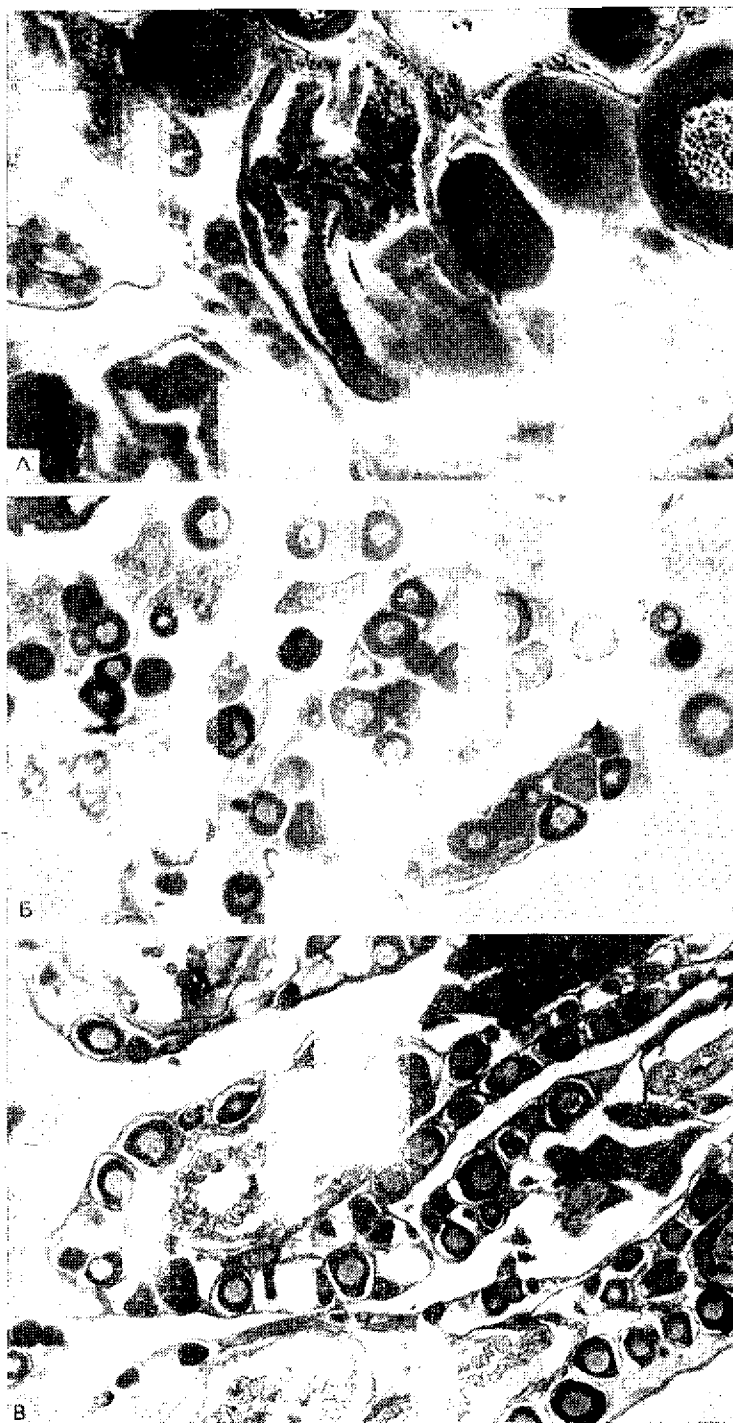


РИС. 58. Строение ооцитов на начальных стадиях зрелости половых желез у различных видов рыб

А — ерш; Б — окунь; В — щука; Г — плотва; Д — налим

нейшем не могут служить надежной меткой, говорящей о прошедшем периоде размножения данной самки (рис. 57).

Сравнивая строение ооцитов у разных видов рыб на начальных стадиях зрелости половых желез (рис. 58), следует подчеркнуть их большое сходство в строении. Это особенно видно после сравнения особенностей строения половых клеток в период трофоплазматического роста и ооцитов дефинитивного состояния. Однако, по-видимому, это только кажущееся сходство, на самом деле при тщательных цитологических исследованиях в период протоплазматического роста можно обнаружить существенные различия и

РИС. 57. Резорбция опустевших фолликулов (А и Б) и неовулировавших ооцитов (В) у салаки в течение VI₁—II₂... стадий зрелости гонад

А — салака 53, *l* — 15,7 см. Фиксация Буэном 8.VI 1979 г. Недавно был нерест. Пустые фолликулы в начале резорбции. МБИ-6, об. 9, ок. 12,5; Б — салака 58, *l* — 21,2 см. Фиксация Буэном 8.VI 1979 г. По краям яйценосущих пластинок видны опустевшие фолликулы в средней фазе резорбционного процесса и ооциты протоплазматического роста. МБИ-6, об. 9, ок. 12,5; В — салака 203, *l* — 13,6 см. Фиксация Буэном 20.VI 1979 г. Начало резорбции отдельных невыметанных ооцитов в яйценосущих пластинках и ооциты протоплазматического роста. МБИ-6, об. 3,5, ок. 12,5

в строении ядра, и цитоплазме, и в количестве, и в расположении ядрышек и т. д. и т. п. Для полного решения данного вопроса необходимы дальнейшие цитологические исследования развития половых клеток у различных видов рыб в период до достижения сроков первого икрометания.

Таким образом, наши наблюдения показывают, что в процессе приспособления рыб к различным условиям обитания меняются все звенья в репродуктивном цикле, и это, в частности, относится ко всему предэмбриональному периоду. Мы видим существенные различия во времени прохождения протоплазматического периода, в длительности и сезонной приуроченности процесса накопления питательных веществ в яйцеклетках, в степени асинхронности развития ооцитов, в характере выведения созревших половых клеток, в генезисе и строении яйцевых оболочек. Проведя сравнительные морфологические исследования различных звеньев репродуктивного процесса у рыб, мы четко видим и видоспецифические ооадаптации, эмбриоадаптации, а также приспособительные изменения особей в популяциях, различные формы и способы адаптивных изменений всего онтогенеза у отдельных видов в связи с условиями существования.

ОБСУЖДЕНИЕ ДАННЫХ

В результате анализа особенностей развития половых клеток у различных видов рыб, обитающих как в разнообразных популяциях в пределах всего ареала, так и населяющих водоемы северных, средних и южных широт, следует еще раз подчеркнуть разнообразие, видоспецифичность гаметогенеза у рыб. Специфика гаметогенеза у рыб тесно связана с экологией отдельных видов и является одним из важных звеньев в прохождении всего репродуктивного процесса. Без наличия строго определенного и видоспецифичного комплекса экологических факторов наблюдаются серьезные нарушения в развитии половых клеток: в степени неравномерности их роста, длительности развития, сезонной приуроченности отдельных фаз зрелости. Все эти изменения проявляются при серьезных и необратимых изменениях условий существования или в результате реконструкции природных водоемов, или в результате различных акклиматизационных мероприятий. Уже нами указывалось, что у рыб развивается большое количество половых клеток ($\frac{1}{3}$ до $\frac{1}{2}$ по отношению к весу самок). Это требует больших энергетических затрат со стороны материнского организма. Если период протоплазматического роста ооцитов у некоторых видов рыб в связи с изменением условий существования может значительно сокращаться или удлиняться, определяя тем самым скорость наступления половой зрелости самок, то период трофоплазматического роста половых клеток требует больших энергетических затрат со стороны материнского организма. Особенно они велики у видов рыб с большим коэффициентом зрелости, обитающих в северных водоемах. В этих условиях даже естественные

природные колебания гидрометеорологических факторов в отдельные годы вызывают серьезные изменения в характере и длительности развития половых клеток. Подобного рода изменения обнаруживаются у особей на границах ареала (северной и южной). У южных форм с низким коэффициентом зрелости, небольших по размерам рыб с ранним наступлением половой зрелости наблюдается и крайне неравномерный рост ооцитов и продолжительные и разнообразные типы икрометания. Однако и у представителей южной фауны рыб мы встречаем все типы развития половых клеток — от синхронного к асинхронному, до непрерывного (см. рис. 19).

При изменении условий существования, в первую очередь, меняется характер роста ооцитов: а) длительность фаз превителлогенеза, б) степень неравномерности роста ооцитов, в) скорость развития ооцитов в течение полового цикла. Все это отражается на половой и возрастной структуре популяций, а тем самым на скорости их воспроизводства. Эти изменения тесным образом связаны с физиологическим состоянием особей и в известной степени (здесь следует учитывать видовую специфику) могут регулироваться изменениями обменных процессов.

Таким образом, изменяя исторически сложившиеся условия существования видов рыб, мы изменяем весь ход гаметогенеза у особей данного вида, а тем самым характер и интенсивность воспроизводства видов рыб в различного рода измененных условиях их существования (водохранилища, водоемы — охладители энергетических объектов, все усиливающееся влияние на биологию рыб разнообразных антропогенных факторов, а также в результате акклиматизационных мероприятий и искусственного воспроизводства многих ценных видов рыб).

ПОЛОВЫЕ ЦИКЛЫ И РИТМ РАЗМНОЖЕНИЯ РЫБ

ГАМЕТОГЕНЕЗ, ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРОХОЖДЕНИЯ ПОЛОВЫХ ЦИКЛОВ И ОСОБЕННОСТИ НЕРЕСТА РЫБ

Исследования особенностей развития половых клеток в разные периоды жизни особей и в течение всего полового цикла, а также анализ влияния условий существования на гаметогенез и половую цикличность у рыб с различной биологией, позволили подойти к выяснению закономерностей прохождения и изменения половых циклов у многих пресноводных и некоторых морских видов рыб. Сравнительные эколого-морфологические исследования половой цикличности у рыб в различных водоемах (естественные водоемы разных широт и реконструированные — водохранилища, водоемы — охладители и т. д.) дали нам возможность судить о формах адаптации в репродуктивной цикличности и широте вариабильности в прохождении полового цикла у видов рыб с различной экологией размножения, т. е. вскрыть возможности вида приспосабливаться к разнообразным условиям обитания. Удалось обнаружить многие особенности в прохождении и изменении половых циклов и ритма размножения рыб, которые ускользали из поля зрения предыдущих ученых. Нами было показано, что у видов рыб с различным характером роста ооцитов (синхронным или асинхронным) имеются разные формы изменения полового цикла. Половая цикличность меняется во многих случаях без изменения ритма размножения, в результате изменения длительности прохождения отдельных стадий зрелости гонад в течение полового цикла. Причем эти изменения различны у видов рыб с разным сезонным ходом оогенеза, с разными сроками и календарной приуроченностью процесса интенсивного вителлогенеза в половых клетках. Половая цикличность меняется у рыб и с изменением ритма размножения особей. Причем эти изменения бывают разной продолжительности у видов рыб с синхронным и асинхронным ростом ооцитов, с единовременным и порционным икрометанием. Нам впервые удалось обнаружить, что ритм размножения рыб подвержен большим изменениям, и он тесно связан с условиями существования особей и экологией размножения данного вида. Как показывают наблюдения, наиболее простой и широко распространенный способ адаптации половой цикличности к различным условиям существования — это изменение длительности развития половых клеток и скорости прохождения отдельных стадий зрелости гонад в течение всего полового цикла.

Сравнительное изучение половых циклов у рыб начинается в

40-х годах советскими учеными [Кулаев, 1927, 1939, 1944; Мейен, 1927, 1939, 1940а, 1944; Дрягин, 1939, 1949а, б]. На основании детальных исследований особенностей оогенеза у отдельных пресноводных видов рыб В. А. Мейен наметил некоторые пути изменения половых циклов у самок костистых рыб под влиянием экологических условий и пришел к следующим основным заключениям. Во-первых, рыбы на одни и те же экологические условия реагируют различно в зависимости от их физиологического состояния, в котором решающее значение, по мнению В. А. Мейена, имеет степень развития половых желез, т. е. стадия зрелости яичника, нормальное развитие которых (прохождение каждой стадии зрелости гонад в течение полового цикла) может протекать при определенных экологических условиях. Во-вторых, под влиянием экологических условий половые циклы могут изменяться. При этом, с одной стороны, у некоторых видов рыб может меняться тип икрометания, например, единовременное икрометание может превращаться в порционное и наоборот; с другой стороны, половой цикл может меняться в результате разного времени прохождения отдельных стадий зрелости гонад в течение сезонного хода овариального цикла. В-третьих, на что обращает внимание В. А. Мейен, это то, что значительная изменчивость различных звеньев репродуктивного цикла (изменение сроков и мест икрометания, различные сроки выхода личинок из икры, неравномерность роста и созревания особей, распределение в течение всей жизни особей в различных участках водоема) расширяет экологическую нишу для отдельных видов и является необходимым источником для эволюции. Применяя гистологические методы при изучении сезонного хода развития половых клеток у некоторых пресноводных видов рыб (окунь, вобла, сазан и некоторые другие виды), В. А. Мейену удается показать, что наибольшие изменения в длительности прохождения приходятся на II стадию зрелости яичника, которая характеризовалась Мейеном ооцитами в фазе однослойного фолликула. Изменение в длительности II стадии зрелости влияет на скорость наступления половой зрелости — на возраст первого икрометания, т. е. определяет разную скороспелость особей в популяциях. Как предполагал Мейен, в изменениях сезонного хода развития половых желез большую роль должна играть та или иная длительность второй стадии яичника. Однако это предположение до сего времени так и оставалось предположением, так как не было подкреплено соответствующими наблюдениями. Исследования и некоторые предположения Мейена, связанные с выяснением изменений полового цикла самок костистых рыб под влиянием экологических условий, проведенные сорок лет тому назад, полностью подтверждаются в настоящее время. По нашим наблюдениям, именно на этой фазе, как ее называл В. А. Мейен, — фазе однослойного фолликула, в период развития ооцитов, который предшествует периоду накопления питательных веществ в развивающихся половых клетках, наблюдаются длительные изменения и, в частности, задержки в развитии ооцитов и гонад, что значительно удлиняет время прохождения второй стадии зрелости яичников,

которые могут порою длительное время находиться в «неактивном» состоянии как у молодых, так и у половозрелых взрослых особей.

На основании многолетнего изучения экологии размножения рыб в оз. Ильмень и анализе прохождения половых циклов у целого ряда пресноводных видов рыб с различным типом икротетания П. А. Дрягин [1939, 1949а, б, 1952а, б, 1961а, б, 1965, 1967] делает следующие выводы: 1) эволюция половых циклов шла в направлении от круглогодичного порционного нереста со сравнительно неустойчивой половой цикличностью к сезонному порционному икротетанию уже с более определенной цикличностью, и, наконец, к единовременному типу нереста; 2) в настоящее время круглогодично нерестующие виды рыб представлены преимущественно в тропических странах, порционно нерестующие рыбы в сезонным половым циклом — главным образом в умеренных широтах и единовременно нерестующие рыбы — отчасти в умеренных, а в большинстве в северных водоемах, в странах с континентальным климатом и укороченным вегетационным периодом; 3) у некоторых видов с проникновением их в северные широты (лещ, вьюн, ерш, чехонь) можно наблюдать и в настоящее время некоторые признаки переходного характера от порционного икротетания к единовременному. Особенно бурный процесс, выработки единовременного характера нереста с однократным половым циклом в течение года, по-видимому, совершался в ледниковый период. В качестве примера незаконченного процесса перехода некоторых видов рыб от порционного икротетания к единовременному Дрягин приводит виды рыб, у которых при единовременном икротетании (лещ, лососи, частично сиги и другие) наблюдаются отклонения от типичного синхронного роста ооцитов, особенно ясные в IV, V и VI стадиях зрелости гонад, проявляющиеся в наличии иногда довольно значительного количества промежуточных ооцитов в начальных фазах накопления желтка. Автор отмечает, что, видимо, можно признать, что тип порционного икротетания есть первичный, более общий и более пластичный, а единовременный тип икротетания является, в известной мере, специализированным и менее изменчивым. П. А. Дрягин [1949а] при анализе возникновения разных биоэкологических групп рыб выделяет несколько этапов в их становлении. Первичный этап — круглогодичный порционный нерест, затем этап возникновения сезонного порционного нереста, и, наконец — этап развития единовременного икротетания. При этом любопытно, что, по его мнению, у некоторых видов рыб процесс перехода от порционного икротетания к единовременному до сего времени еще полностью не закончился (лещ, чехонь, густера и др.).

Как покажет дальнейшее изложение сравнительных эколого-морфологических данных о закономерностях прохождения и изменения половых циклов у многих пресноводных видов рыб, которые были получены нами при изучении различных звеньев репродуктивного процесса у рыб в водоемах на всей территории европейской части СССР (природные водоемы разных широт и всевозможные реконструированные водоемы), многие из этих положений, которые

были сформулированы Дрягиным, не совсем точны, а некоторые не соответствуют действительности.

Как указывал И. Ф. Правдин [1966], в изучении жизненных циклов рыб до сего времени не изжиты недостатки, которые в той или иной мере отрицательно влияют на разрешение этого важного вопроса. Наиболее существенные недостатки, по мнению автора, это следующие: а) разноречивость в советской и зарубежной ихтиологической литературе в терминологии обозначений отдельных ступеней и моментов в онтогенезе рыб; б) игнорирование изучения жизненного цикла рыб в целом; в) недостаточный учет взаимозависимости между отдельными ступенями индивидуального развития и влияния их на жизненный цикл в целом [1966].

В настоящее время в ихтиологической литературе имеются самые различные точки зрения о скорости размножения рыб и о ритме половой цикличности. Одни исследователи, увлекаясь доказательством своей точки зрения, видят только тот или иной — меньший или больший размах в возрасте наступления половой зрелости, причисляя к этой категории всех, даже великовозрастных особей с неразвитыми половыми железами, яичники которых находятся во II стадии зрелости гонад. Вот, например, что писал по этому поводу А. В. Лукин [1949]: «Мнение, что многие рыбы мечут икру не ежегодно, основывается обычно на том, что среди рыб одинаковых размеров встречаются как яловые, так и половозрелые особи. В действительности же часто имеют место иные соотношения: рыбы после наступления половой зрелости мечут икру ежегодно, а наличие среди крупных экземпляров яловых особей обуславливается их поздним созреванием» (с. 65). Другие исследователи, а их, к сожалению, большинство, считают, что пропуски нерестового периода наблюдаются, например, у осетровых, так как они выметывают икру не ежегодно, а один раз в 3—5 лет [Шилов, 1964; Решетников, 1967; и др.]. Это совершенно неправильное представление, так как половой цикл может протекать даже несколько раз в течение года, чаще всего в течение года один раз, а иногда один половой цикл у полициклических видов рыб протекает в течение нескольких лет. Поэтому половая цикличность может встречаться (протекать) у различных видов рыб в совершенно различном ритме: в быстром — в течение нескольких раз в году, в среднем — в течение года, медленном — в течение нескольких лет, т. е. требуется различное время для развития и выметывания половых клеток и прохождения одного полового цикла у видов рыб с разной биологией. При этом в течение жизни особей ритм размножения может иногда несколько меняться. Как правило, увеличивается его продолжительность, ритм размножения становится медленнее в период старости, что указывалось для леща [Терещенко, 1917; Бервальд, 1949, 1964], стерляди [Янкович, 1958; Шилов, 1964] и других видов [Анисимова, 1952, 1955; Никольский, 1965; и др.].

Интересные наблюдения за скоростью прохождения половых циклов были проведены у стерляди разных возрастов в р. Дунай [Janković, 1958]. Д. В. Янкович удалось показать, что с возрастом

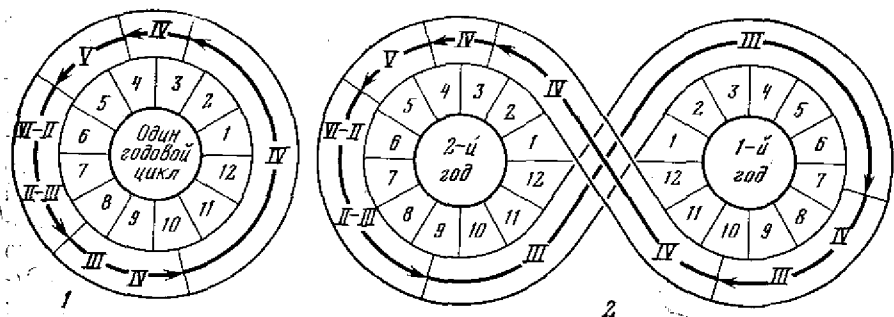


РИС. 59. Особенности сезонного хода развития половых желез у стерляди (р. Дунай) с однолетним половым циклом, который наблюдается у молодых производителей в течение нескольких первых репродуктивных циклов (1) и двухлетним развитием (2) половых клеток, которые характерны для великовозрастных особей [Draga Janković, 1958]

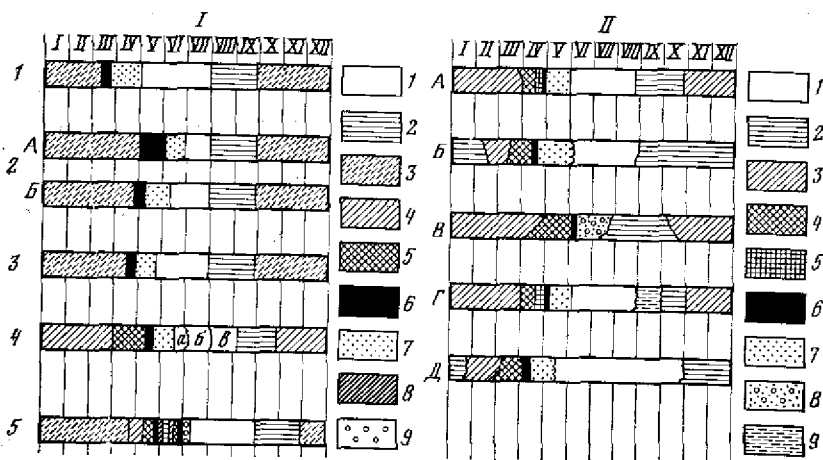


РИС. 60. Сравнение половых циклов у различных видов окуневых рыб (слева — окунь — 1—4, ерш — 5; справа — судак — А—Д) в водоемах разных широт 1 — оз. Зайсан [Дюнов, 1955]; 2 — оз. Ладожское; А — пелагическая и Б — прибрежная формы [Широкова, 1955]; 3 — подмосковные водоемы [Мейен, 1924]; 4 — оз. Глубокое [Кошелев, 1961, 1963]; 5 — оз. Глубокое; А — р. Дон; Б — р. Кубань; В — зал. Пяну [Трусов, 1949]; Г — Дубосарское водохр. [Статова, 1959]; Д — р. Кура — (наши данные); стадии зрелости яичников: 1 — II; 2 — III; 3 — IV; 4 — IV A; 5 — IV B; 6 — V; 7 — VI—II; 8 (слева) — VI—III; 8 (справа) — VI—III; 9 (слева) VI—II; 9 (справа) — II—III

у самок стерляди ритм размножения становится медленнее, половые клетки созревают не в течение одного года, а в течение двух лет (рис. 59). Как видно из сравнения длительности прохождения стадий зрелости гонад при одно- и двухлетнем половом цикле, основные изменения в продолжительности стадий зрелости и скорости развития половых клеток у стерляди с разным ритмом размножения

приходятся на период медленного и интенсивного вителлогенеза, т. е. на III и IV стадии зрелости яичника.

Интересные сведения о разном ритме размножения черноморско-азовской сельди [*Alosa kessleri pontica* (Eichwald)] в Дунае приводит А. Н. Световидов [1964]. В Дунае вторичный нерест через год наступает у 64,1% исследованных особей, через два года — у 33,8, через три — у 2,1. Однако многие вопросы о разном ритме размножения особей разного возраста, о неоднородности популяций по ритму размножения до настоящего времени еще остаются не выясненными. В ряде случаев приводятся не четко доказанные, зачастую субъективные сведения о ритме размножения отдельных видов рыб [Шилов, 1964; и др.].

Исследования показывают, что у полициклических видов рыб с единовременным типом икрометания одни процессы, протекающие в половой железе, последовательно заменяются другими. Мы попытались эти процессы уточнить не только по специфике развития ооцитов, половой железы в целом, но и по особенностям периодов жизни производителей в течение полового цикла, т. е. дать не только морфологическую оценку отдельным стадиям зрелости гонад, но и ввести в их характеристику физиологические и экологические критерии [Кошелев, 1965а, б, 1966, 1968, 1969, 1971а, б, 1977а, б, 1978]. В процессе развития половых клеток у видов рыб с порционным икрометанием в половой железе зачастую протекает одновременно несколько процессов, а стадии зрелости гонад являются как бы смешанными, характеризующиеся не только ооцитами разных фаз развития, но и прохождением нескольких процессов в половой железе одновременно. Поэтому изменения условий существования вызывают более существенные и длительные изменения в прохождении отдельных стадий зрелости в течение полового цикла у видов рыб с синхронным развитием ооцитов и единовременным типом икрометания. Фактический материал, изложенный в IV главе показывает, что почти у каждого вида происходят изменения в развитии половых клеток, характере и скорости прохождения половых циклов. В большинстве случаев изменения в них связаны с сезонной приуроченностью и с темпом прохождения отдельных стадий зрелости гонад в течение ежегодно повторяющегося полового цикла. В качестве примера можно привести данные по характеру половых циклов у различных пресноводных окуневых рыб (окунь, ерш, судак) в водоемах европейской части СССР (рис. 60).

При анализе материалов видно, что у окуня в разных водоемах наблюдаются незначительные изменения в продолжительности IV стадии зрелости гонад, что стоит в связи с разными сроками икрометания — в южных водоемах более ранним, в северных водоемах нерест происходит позднее. Ерш в водоемах средних широт успевает выметать две порции икры, соответственно и ритм прохождения полового цикла увеличивается. У судака в разных водоемах меняется и сезонная приуроченность отдельных стадий зрелости в течение полового цикла (например, самки судака в южных водоемах зимуют с менее зрелыми половыми клетками, чем особи в се-

верных водоемах) и последовательность в прохождении отдельных стадий зрелости яичника в течение полового цикла (например, в результате некоторой асинхронности в развитии ооцитов у самок судака в отдельных северных водоемах выпадает посленерестовая II_n стадия зрелости гонад, и новый половой цикл начинается со стадии III).

С другой стороны, наши наблюдения показывают, что изменения полового цикла могут происходить и с изменениями ритма размножения особей. Например, ерш в водоемах Севера выметывает только одну порцию икры, сазан может выметать одну, две и три порции, а на о-ве Ява — значительное количество порций икры в течение года. У быстрорастущего окуня (педагогический окунь, в пище которого преобладает рыба) половые клетки развиваются в течение одного года, нерест ежегодный (см. рис. 48, А, I). У медленно растущего окуня (прибрежная форма) наблюдается неежегодное икрометание, а половые клетки очередной генерации после первого нереста развиваются в течение двух лет (рис. 48, А, II). При сравнении длительности прохождения стадий зрелости гонад у окуня с ежегодным и двухлетним половым циклом значительное удлинение посленерестовой стадии зрелости половых желез (VI_{1...n}). В связи с замедлением резорбционных процессов в половой железе самок прибрежной тугорослой формы окуня происходит удлинение VI стадии зрелости, а новый половой цикл, связанный с накоплением питательных веществ в ооцитах, наступает не осенью после нереста, а только осенью следующего года. У многих пресноводных видов рыб на северной границе их распространения наблюдаются пропуски нерестового периода. Анализ яичников производителей с ежегодным размножением и половых желез самок с неежегодным икрометанием показывает, что задержки в основном приходятся на период превителлогенеза, т. е. процесс накопления питательных веществ в половых клетках не начинается у молодых ослабленных самок, и развитие ооцитов длится не год, а два года. Сравнение яичников различных видов рыб с ежегодным и неежегодным половым циклом представлено на рис. 61.

Половые циклы у рыб могут меняться в определенных для каждого вида пределах. Эти изменения обусловлены условиями существования особей и тесно связаны с интенсивностью и характером обмена веществ у производителей. Наиболее быстрый способ приспособления половой цикличности к различным условиям существования, и в том числе воспроизводства, — это изменение скорости развития половых клеток и длительности прохождения отдельных стадий зрелости гонад в течение всей жизни особей. Большое значение при изменении половой цикличности играет и тип сезонного хода гаметогенеза, степень асинхронности развития ооцитов. У видов рыб с различной степенью асинхронности развития и типом сезонного хода гаметогенеза обнаружены разные формы адаптивных преобразований в половых циклах и ритме размножения самок. Многолетние исследования различных звеньев репродуктивного процесса у многих видов рыб во внутренних водоемах и некоторых

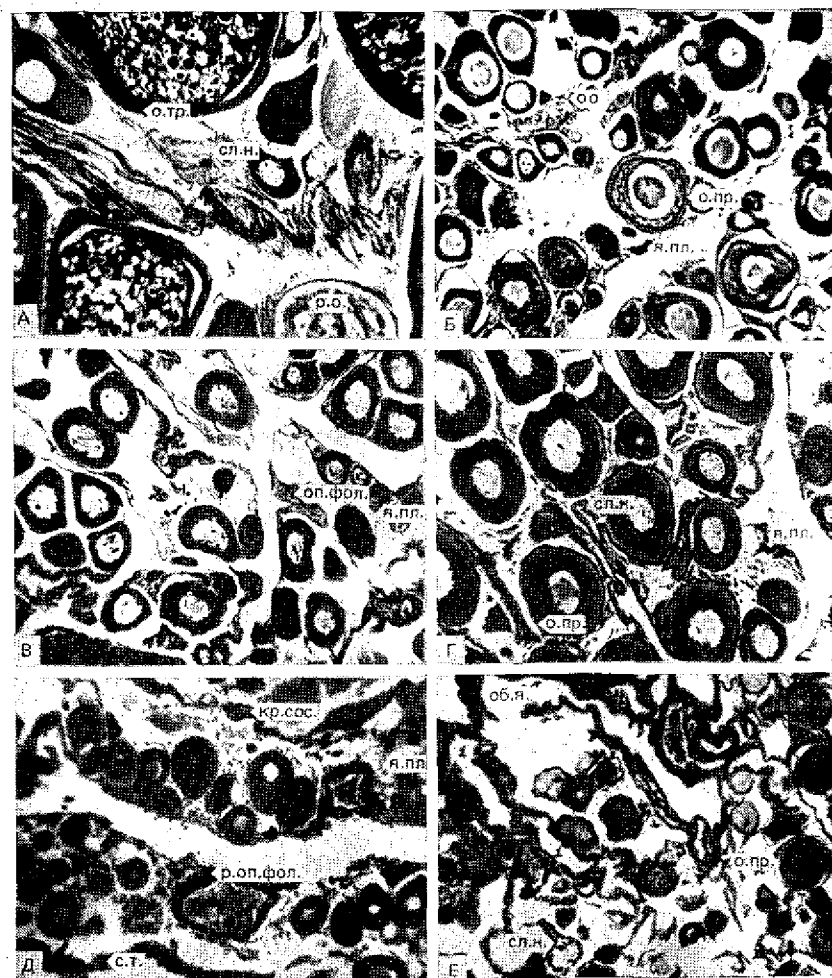


РИС. 61. Сравнение яичников различных видов рыб с однолетним развитием половых клеток и ежегодным икрометанием (слева — А, В, Д) и замедленным развитием ооцитов, приводящим к неежегодному нересту самок (справа — Б, Г, Е) (ок. 10, об. 8).

морских видов показывают, что изменения в половых циклах протекают в двух направлениях. С одной стороны, меняется длительность и календарные сроки прохождения отдельных стадий зрелости гонад в течение полового цикла без нарушения ритма размножения особей. С другой стороны, изменения скорости развития половых клеток и гонад у производителей приводят к нарушению (ускорению, а чаще замедлению) ритма размножения.

Изменения в половых циклах без нарушения ритма размножения наблюдаются:

а) у многих видов рыб с весенне-летним икрометанием, самки которых зимуют с половыми клетками в конечных фазах вителлогенеза (IV стадия зрелости) в результате сокращения продолжительности IV стадии нерест может протекать в более ранние сроки;

б) у видов рыб с осенне-зимним икрометанием происходит удлинение IV стадии, в результате чего самки нерестятся в разное время — от осени до начала весны (сиги);

в) у видов рыб с единовременным нерестом, но с некоторой неравномерностью развития половых клеток у самок в отдельных водоемах, иногда выпадают отдельные стадии зрелости гонад из сезонного хода развития половых желез, и новый половой цикл может начинаться не с типичной для этих видов стадий II_n, а со стадий II—III_n (в некоторых водоемах у судака, леща и др. видов);

г) у видов рыб с асинхронным ростом ооцитов и порционным нерестом в результате сокращения числа выметываемых порций новый половой цикл может начинаться со стадий III и даже IV (сазан, карась, линь, ерш и др.);

д) у видов рыб с разными типами сезонного хода развития половых клеток в результате перехода одного типа в другой, например, не с осенне-зимним, а с весенним процессом интенсивного трофоплазматического роста ооцитов (судак и др.).

Изменения в длительности прохождения отдельных стадий зрелости гонад в течение года без нарушения ритма размножения представлены на рис. 62. Сравнительный анализ прохождения и изменения полового цикла у видов рыб с различным типом сезонного хода гаметогенеза, без нарушения ритма размножения особей, дает нам в руки ключ для предсказания возможных изменений в половой цикличности и нужного для нас управления им. Например, зная, что данный вид относится к первому типу сезонного развития половых клеток, можно относительно легко добиться смещения сроков нереста на более ранние сроки: получить икру или ранней весной, или даже в конце осени — начале зимы. Сдвиги в сроках размножения уже сейчас используются рыбоведами для разведения карпа, сазана в водоемах прибалтийских республик. Можно также добиться изменения в длительности прохождения IV стадии зрелости гонад у видов рыб, которые относятся к III типу сезонного хода развития половых клеток и соответственно изменять время размножения особей, что могло бы иметь определенное значение для воспроизводства этих видов рыб в искусственных условиях рыбных заводов.

Изменения в половых циклах, по нашим данным, могут происходить также с ускорением или замедлением ритма размножения особей в результате:

а) изменения условий обитания особей разных экологических форм у видов рыб с однократным в течение года нерестом происходят пропуски нерестового периода, связанные с удлинением полового цикла. Эти изменения в большинстве случаев обнаружены у особей после первого—второго нереста (прибрежный окунь, малотычинковый сиг и т. д.);

б) крайне тяжелых условий обитания многих видов рыб с син-

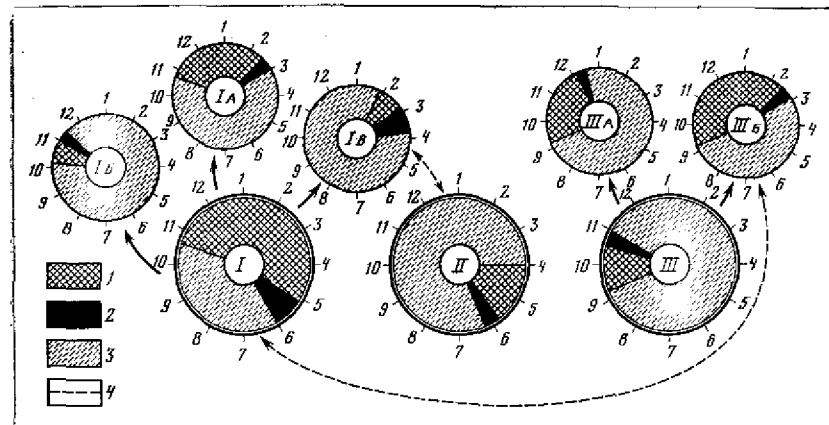


РИС. 62. Изменения сезонного хода гаметогенеза и времени размножения у рыб с разными типами сезонного хода развития половых клеток, связанные с различной скоростью интенсивного трофоплазматического роста ооцитов

I, II и III — основные типы сезонного хода развития половых клеток и возможные их изменения (римские цифры с буквенными индексами); 1 — время размножения — V стадия зрелости гонад; 2 — IV стадия зрелости яичников; 3 — все остальные стадии зрелости половых желез; 4 — сходство измененного полового цикла с тем или иным типом сезонного хода гаметогенеза; 1—12 — месяцы года

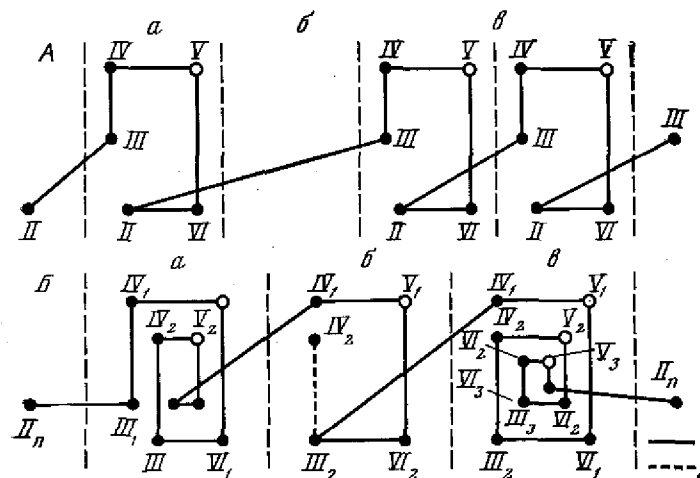


РИС. 63. Особенности изменения ритма размножения, последовательности и продолжительности стадий зрелости яичников у видов рыб с синхронным ростом ооцитов и единовременным икрометанием (А) и у видов рыб с асинхронным ростом ооцитов и порционным икрометанием (Б)

II—III—IV и т. д. III₁—IV₁ — стадии зрелости половых желез; а, б, в — особенности половой цикличности в течение данного нерестового периода; 1 — последовательность прохождения стадий зрелости гонад; 2 — резорбционные процессы в яичниках; V — выделена стадия зрелости (V₁, V₂, V₃ — выметывание 1-й, 2-й порций икры и т. д.)

хронным ростом ооцитов и единовременным типом икрометания, которые встречаются в водоемах, расположенных на северной границе ареала некоторых широкораспространенных пресноводных видов рыб;

в) массовой резорбции созревающих половых клеток, у видов рыб с синхронным ростом ооцитов происходят пропуски одного или двух нерестовых периодов (вобла, лещ и др.), а у видов с синхронным развитием половых клеток выметывается разное количество порций икры в течение данного нерестового периода (сазан, красноперка, ерш и др. виды);

г) чередования в темпе развития ооцитов и выметывания одной или двух генераций половых клеток в течение года, без асинхронности их роста в период вителлогенеза (голавль). (Однако эти данные требуют еще экспериментальной проверки);

д) наступления периода старости (ритм размножения может снижаться, а затем полностью затухать).

Как показали наши наблюдения, даже у видов рыб с однократным ежегодным половым циклом, но с разным типом сезонного хода развития половых клеток и времени размножения, изменения ритма размножения, а следовательно, и полового цикла, связанные с пропуском очередного нерестового периода, происходят за счет удлинения различных стадий зрелости гонад. Так, например, у прибрежной тугорослой формы окуня пропуски нерестового периода связаны со значительным удлинением посленерестовой стадии $VI_1—II_2$ (с 1—1,5 до 10—12 месяцев), что нарушает сроки развития очередной генерации половых клеток. Процесс накопления питательных веществ в ооцитах, который при однолетнем развитии половых клеток наступает спустя 3—4 месяца после размножения, при двухлетнем развитии ооцитов наблюдается только через 14—15 месяцев (см. рис. 48). У малотычинковой формы сига, размножающегося в октябре, посленерестовая стадия зрелости гонад (VI_n) даже у особей с ежегодным икрометанием весьма продолжительна (длится около 3—4 месяцев). У самок сига, которые пропускают нерестовый сезон после первого или второго икрометания, в результате неблагоприятных условий существования отнерестовавших производителей в весенне-летний период нагула, период резорбционных процессов длится около 6 месяцев. Начальный же период трофоплазматического роста ооцитов протекает в 2—3 раза медленнее, чем у особей с ежегодным ритмом размножения. В первом случае III стадия зрелости длится 3—4 месяца, во втором — стадия II—III и III охватывает промежуток в 10—12 месяцев (см. рис. 48). Изменения в скорости прохождения полового цикла у этих экологических форм обусловлены различными условиями существования особей и носят временный характер.

Как показывают наблюдения за изменениями ритма размножения рыб, в связи с неблагоприятными условиями существования производителей, они более существенны и продолжительны у видов рыб с синхронным развитием половых клеток и единовременным типом икрометания по сравнению с видами рыб с неравномерным ро-

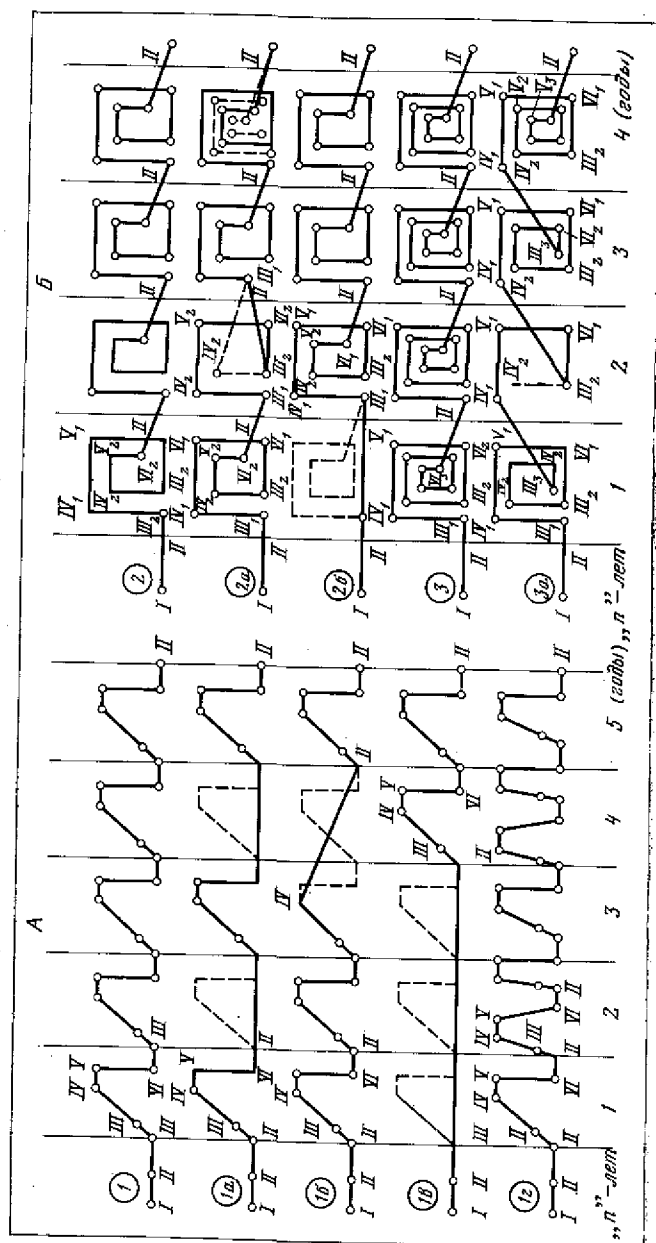
стом ооцитов и порционным нерестом (рис. 63). У видов рыб с синхронным ростом ооцитов и единовременным нерестом ритм размножения замедляется на один год (рис. 63, А, б). У видов рыб с неравномерным ростом ооцитов и порционным типом икрометания в связи с изменением условий может развиваться и выметываться разное количество порций икры в течение всего нерестового периода: две порции (рис. 63, Б, а), одна порция (рис. 63, Б, б) или три порции (рис. 63, Б, в).

Темп размножения видов рыб с порционным нерестом остается из года в год довольно высоким, только сокращается или увеличивается число выметываемых порций икры в отдельные годы, что наблюдалось (рис. 64) у многих видов рыб (сазан, ерш, красноперка, линь и др. виды).

У видов рыб с равномерным развитием ооцитов в период вителлогенеза и единовременным икрометанием наблюдаются более длительные пропуски в размножении — иногда половые клетки развиваются не в течение одного года, а в течение двух лет (рис. 64, 1а и 1б). В некоторых случаях, наоборот, ритм размножения может увеличиваться в результате развития в течение года двух генераций икры, за счет прохождения в течение лета двух половых циклов (рис. 64, 4з). Иногда у видов рыб с синхронным ростом ооцитов и единовременным икрометанием появляются разные экологические формы, одни из которых размножаются весной, другие осенью и, таким образом, эти виды рыб полнее используют и нерестилища, и кормовую базу водоема — расширяют адаптивные возможности вида.

Как показывают наши сравнительные эколого-морфологические исследования различных звеньев репродуктивного процесса у рыб, определенный экологический эффект достигается у отдельных видов рыб различными путями. Например, удлинение нерестового периода у видов рыб с равномерным развитием ооцитов может достигаться или в результате появления разных экологических форм, которые нерестятся в разное время, или в результате разного подхода самок к нерестилищам, что значительно увеличивает продолжительность всего нерестового периода (рис. 65, А). У видов рыб с неравномерным ростом ооцитов и порционным типом икрометания удлинение или сокращение продолжительности нерестового периода, может обеспечиваться за счет выметывания разного количества порций икры особями всего нерестового стада (рис. 65, А).

Участие самцов в длительном нерестовом периоде обеспечивается также разными способами (рис. 63, Б). В одних случаях это длительное выведение зрелых половых клеток из семенных канальцев (ерш), в других это прерывистая спермация, которая была обнаружена у бычка-кругляка, в-третьих, в процессе выведения зрелых сперматозоидов из семенника наблюдается новая волна сперматогенеза (сазан), в-четвертых, в результате крайней асинхронности развития половых клеток в течение всего нерестового периода (красноперка).



Несмотря на то что среди представителей разных семейств нами обнаружены виды рыб с разным типом икротетания и ритмом размножения особей (бычок-мартовик и бычок-кругляк, окунь и ерш, плотва и красноперка и т. д.), действительно имеется определенная тенденция к учащению ритма размножения рыб в южных водоемах по сравнению с северными. Это связано с комплексом экологических факторов: кратковременным периодом размножения, наличием кормовых организмов, условиями нагула особей и т. д. Однако и среди представителей южной фауны рыб встречаются виды с единовременным типом икротетания и синхронным развитием половых клеток, т. е. с относительно простым половым циклом и ритмом размножения. Проанализируем основные пути изменения половых циклов у рыб с разным характером роста ооцитов.

У видов рыб с синхронным ростом ооцитов и единовременным икротетанием в северных водоемах наблюдаются временные пропуски нерестового периода, а иногда и более постоянный двухлетний половой цикл. В водоемах средних широт, как правило, половой цикл у большинства видов рыб длится в течение одного года. В южных водоемах происходят некоторые изменения в характере половых циклов или наблюдается разный ритм размножения — однолетний половой цикл чередуется с развитием двух генераций икры в течение года, или появляются экологические формы с разным сроком нереста — весенним и осенним.

РИС. 64. Особенности изменения ритма размножения и половой цикличности у видов рыб с равномерным А и неравномерным Б развитием половых клеток и разным типом икротетания единовременным — А и порционным — Б

Арабские цифры — ежегодно повторяющиеся половые циклы (нерестовые периоды); римские цифры — стадии зрелости половых желез у рыб с единовременным и порционным икротетанием; сплошная ломаная линия — исходная форма прохождения полового цикла при ежегодно повторяющемся одноциклическом (1), двухциклическом (2) и трехциклическом (3) созревании половых продуктов; пунктирная линия — пропуски в размножении, связанные с изменением условий существования.

Слева: 1 — закономерно повторяющееся созревание половых желез у видов рыб с синхронным ростом ооцитов и ежегодным икротетанием; 1, а — двухлетнее созревание половых желез (наблюдаемое, например, у медленно растущей формы окуня и сиговых рыб); 1, б — пропуски в нересте, вызванные неблагоприятными условиями размножения и связанные с резорбцией созревших половых продуктов (отмечены у леща, плотвы и других видов); 1, в — позднее наступление половой зрелости (самки нерестятся впервые не в 4 года, а, например, в 7 лет); 1, г — раннее наступление периода старости; 1, д — чередование одно- и двухциклического созревания яичников (отмечено, например, у голавля в водоемах Молдавии).

Справа: 2 — ежегодно повторяющееся двухциклическое созревание гонад (установленное, например, у ерша в водоемах средних широт); 2а — пропуски нереста (второй нерестовый период), связанные с неблагоприятными условиями размножения (в некоторых случаях может наблюдаться большая неравномерность в росте ооцитов — четвертый нерестовый период); 2б — более позднее наступление периода взрослого, половозрелого организма, сроки первого икротетания несколько сдвинуты; 3 — регулярно протекающие в течение каждого года трехциклическое созревание яичников; 3а — изменение полового цикла в различные годы (например, у сазана в дельте Волги в связи с различными гидрологическими условиями в течение нереста; в маловодные годы на полоях дельты Волги выметывается одна порция, в многоводные годы — две порции икры, в авандельте самки сазана, по-видимому, выметывают три порции икры).

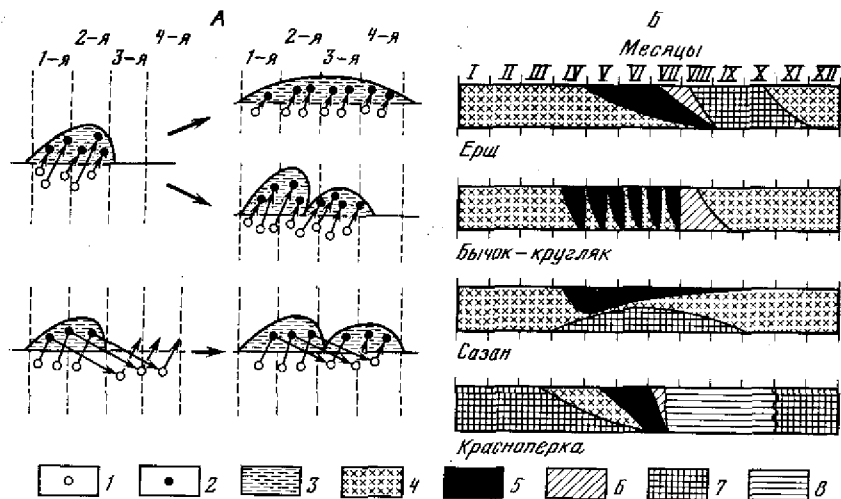


РИС. 65. Разные способы удлинения нереста у самок (А) с различным развитием ооцитов и типами икрометания и у самцов (Б), принимающих участие в продолжительном нерестовом периоде

1 — самки с яичниками в IV стадии зрелости; 2 — то же, в V стадии зрелости; стрелки — переход яичников из IV в V стадию; 3 — характер и продолжительность нерестового периода (1, 2, 3, 4-я недели); 4 — в зрелые сперматозоиды в семенниках (IV стадия зрелости); 5 — состояние текучести половых продуктов (V стадия зрелости); 6 — состояние выбоя (VI стадия зрелости); 7 — сперматогенез, к которому отнесено все развитие половых клеток от начала размножения сперматогоний до начала образования сперматозоидов (II, III стадии зрелости); 8 — присутствие половых клеток в I стадии сперматогенеза, т. е. сперматогоний в состоянии размножения (II стадия зрелости семенников)

У видов рыб с асинхронным ростом ооцитов и порционным икрометанием в северных водоемах значительно сокращено (до одной) число выметываемых порций икры. В средних широтах многие виды успевают выметать две порции икры. В южных водоемах эти же виды рыб выметывают зачастую большее количество порций икры. Наряду со сложным характером роста ооцитов и способами выметывания икры, у видов рыб южной фауны (см. рис. 19) наблюдается неодновременное созревание особей всего нерестового стада, что значительно усложняет анализ особенностей икрометания особей и зачастую он требует разнообразные экспериментальные методы для выяснения закономерностей гаметогенеза и икрометания.

Таким образом, половые циклы у рыб тесно связаны с условиями существования особей, с особенностями развития половых клеток и прохождения стадий зрелости гонад, а также с физиологическим состоянием организма. Половые циклы обеспечивают процесс адаптации репродуктивного цикла видов рыб к различным условиям существования. Изменение исторически сложившегося характера связей между организмом и средой, приводит к существенным изменениям в развитии половых клеток, прохождении половых цик-

лов и ритме размножения особей. Все это оказывает серьезное влияние на численность участвующих в размножении самок из половозрелой части нерестового стада, изменяя тем самым скорость воспроизводства экологических форм и популяций.

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РЕЗОРБИЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ В ЯИЧНИКАХ РЫБ

В течение последнего времени, в связи с усиливающимся влиянием антропогенных факторов и зарегулированием стока (от верховьев до низовьев реки) большинства рек европейской части СССР, исследователи все большее внимание стали уделять процессам развития половых клеток и ритмике функционирования воспроизводительной системы у ценных в промысловом отношении видов рыб и, в частности, тем, которые связаны с отклонениями в развитии ооцитов и скорости прохождения полового цикла, которые вызываются измененными условиями существования в реконструированных водоемах [Строганов, 1952, 1962; Иванова, 1953; Кошелев, 1957, 1960а, б, в, 1963а, б, в, 1965а, б, 1966, 1974, 1978, 1981; Сакун, 1957; Зеленин, 1960а, б; Чернышева, 1960; Баранникова, 1962а, б, 1967а, б, в, 1968, 1975а, б; Владимиров, Сухойван и Бугай, 1963; Чепурнова, 1964, 1972, 1975; Фалеева, 1965а, 1967, 1975; Козловский, 1968; Шихшабеков, 1968, 1971]. Процесс так называемого жирового перерождения икры был известен давно. Перерождение части невыметанной по какой-либо причине икры часто отмечалось в рыболовной практике, и эта икра именовалась термином «остаточная икра». Еще К. А. Киселевич [1924] в годовом отчете Астраханской ихтиологической лаборатории за 1923 г. писал, что некоторая часть воблы, по-видимому, не находя для себя подходящих нерестилищ и необходимых условий для размножения, или уходила обратно в море, или, вернее, не входила в реки (в связи с низким паводком в 1923 г.), оставаясь в море с невыметанной икрой, которая затем претерпевала жировое перерождение и рассасывалась. Г. Н. Монастырский [1952] в одной из работ, посвященной динамике численности промысловых рыб, анализируя соотношение остатка и пополнения, также отмечал, что величина остатка может изменяться в связи с неежегодным икрометанием самок. Незначительные изменения в величине остатка, по мнению Г. Н. Монастырского, могут быть в том случае, если часть производителей нерестится не каждый год, например в результате перерождения половых продуктов. В работе им приводится таблица, показывающая динамику не участвующих в нересте самок в различные годы в разных районах Каспия в результате перерождения половых клеток. Процент пропускающих нерестовый период самок в отдельные годы относительно невелик и колеблется от 1,4 до 17,6%. Большой процент пропускающих нерестовый период самок приходится на Эмбинский район (табл. 20). «Однако надо учесть, что нарушения нормального развития половых продуктов, — писал Монастырский, — вызывающие пропуски нереста очень редки» [1952, с. 90].

Таблица 20

Производители воблы с перерожденными
половыми продуктами в Северном Каспии
(в % к улову) [Монастырский, 1952]

Район	1934 г.	1935 г.	1936 г.
Западный	—	1,4	1,6
Восточный	—	6,7	12,4
Эмбинский	10,6	7,8	17,7

Как показывают наши наблюдения, а также анализ литературных данных по выяснению особенностей биологии размножения рыб в реконструированных водоемах с разной формой изменения гидрологического режима, число пропускающих нерест особей в результате перерождения созревающих половых клеток значительно возросло [Чепурнова, 1964, 1972, 1975; Шихшабеков, 1968, 1971; Поддубный, 1969; и др.]. Это говорит о том, что мы еще мало обращаем внимание на создание необходимых условий для прохождения отдельных звеньев репродуктивного цикла для каждого вида рыб, что приводит к снижению скорости воспроизводства отдельных видов, а порой, и к изменению видового состава фауны рыб в водоеме и снижению ценности и стабильности промысловых уловов.

В исследованиях, посвященных выяснению особенностей оогенеза у карповых и окуневых рыб и некоторых закономерностей прохождения полового цикла, В. А. Мейен [1927, 1939, 1944] уже отмечал, что после икрометания в яичниках VI стадии зрелости наблюдаются процессы рассасывания пустых фолликулов. Опустевшие дегенерирующие фолликулы исчезают и только еще незначительное количество неокончательно резорбированных невыметанных икринок указывает на прошедший у самок нерест. В этот момент заканчивается один половой цикл и начинается новый цикл развития половых клеток, новый цикл в функционировании воспроизводительной системы. Однако в исследованиях В. А. Мейена анализу резорбционных процессов в яичниках самок уделено крайне малое внимание, а посленерестовая стадия зрелости (VI) вообще выпала из поля зрения автора. Многие вопросы, связанные с выяснением закономерностей резорбционных процессов у рыб, являются неясными и в настоящее время, но интерес к анализу этих явлений значительно повысился в связи с тем, что в результате рассасывания половых клеток мы не можем получить икру для рыболовных целей, в результате резорбции мы обнаруживаем в уловах большое количество производителей в различные сезоны года, и в том числе весной, с яичниками во II_а стадии зрелости, что говорит о не ежегодном размножении самок. Все это заставляет исследователей проводить более детальное изучение этих процессов с постановкой опытов в природных и аквариальных условиях [Иванова, 1953, Сакун,

1957; Владимиров, 1959; Чернышева, 1960; Баранникова, 1962а, б; Персов, 1963, 1969; Чепурнова, 1964; Фалеева, 1965а, б; Статова, 1968; Негоновская, 1969; Шихшабеков, 1969, 1971; и др.]. В большинстве случаев исследования в этой области носили зачастую лишь сравнительный цитологический характер. В наших работах при исследовании этих процессов, наряду с детальным гистологическим изучением гонад в течение всего полового цикла, значительное внимание было уделено выяснению эколого-морфологических особенностей резорбционных процессов в яичниках самок в течение всего индивидуального развития у видов рыб с разной экологией нереста и типами развития половых клеток у особей в водоемах с естественным и измененным гидрологическим режимом. Резорбционные процессы нами рассматриваются, с одной стороны, как естественный физиологический процесс, наблюдаемый в половой железе самок в различные периоды онтогенеза, и, с другой стороны, как процесс, вызванный неблагоприятными условиями существования, что приводит к различного рода нарушениям в развитии икры, в длительности прохождения половых циклов и ритме размножения производителей. Как естественный процесс резорбция наблюдается: в период достижения особями сроков первого икрометания (резорбция части ооцитов протоплазматического периода), в яичниках отнерестившихся самок (посленерестовые резорбционные процессы, связанные с рассасыванием опустевших фолликулов и отдельных невыметанных икринок), в яичниках самок в период старости (дегенерация ооцитов, и, в частности, протоплазматического роста). Выясняя закономерности гаметогенеза и сезонных овариальных циклов у рыб, мы обратили особое внимание на резорбционные процессы, протекающие в яичниках отнерестившихся самок, так как они, по нашим данным, влияют и на количество выметанных половых клеток, и на темп развития последующих генераций, и на скорость прохождения половых циклов, изменяя тем самым ритм и скорость воспроизводства популяций у видов рыб в естественных и особенно в реконструированных водоемах.

На основании гистологического анализа яичников самок на II_а и II_б стадии зрелости, в течение которой всегда присутствуют конечные фазы резорбционных процессов и опустевших фолликулов, и отдельных неовулировавших ооцитов, мы смогли разработать также надежный способ разграничения рекрутов (пополнения) от производителей (остатка).

Как уже отмечалось выше, в связи с реконструкцией гидрологического режима многих внутренних водоемов у большинства видов рыб наблюдается частичное или массовое перерождение половых клеток, что приводит к снижению ритма размножения отдельных видов, уменьшению скорости воспроизводства популяций и изменению численности отдельных видов рыб в фауне и в промысловых уловах. Впервые широко обсуждался вопрос о ритме размножения рыб на Всесоюзной конференции в 1961 г., посвященной рыбному хозяйству внутренних водоемов, на которой многие докладчики отмечали, что основное внимание в настоящее время следует обра-

тить на биологию размножения рыб в условиях зарегулированного стока рек. В докладе Л. К. Ильиной и А. Г. Поддубного отмечалось, что при низком уровне и малой площади нерестилищ в Верхне-Волжских водохранилищах у фитофильных рыб наблюдается много производителей с невыметанными половыми продуктами. Процесс резорбции и последующее восстановление половой железы занимает продолжительное время — больше одного года. Эти производители не могут участвовать в размножении в следующую весну, что может сказаться, по мнению авторов, на колебаниях численности, особенно в том случае, если половозрелая часть стада неуклонно уменьшается в результате интенсивного промысла. В докладе В. И. Владимировой, посвященного вопросу размножения рыб Днепра в условиях зарегулированного стока, также отмечалось, что у многих фитофильных рыб ежегодно наблюдается перерождение невыметанной икры, достигающее больших масштабов у производителей синца и щуки. У значительной части самок сазана, карася и линя, кроме случаев перерождения икры, наблюдалось также ненормальное развитие яичников.

О неежегодном нересте большинства видов рыб в Норильской озерно-речной системе говорилось в докладе Верецагина, Красиковой, Ольшанского и Подлесного. О неежегодном нересте большинства сиговых рыб, и в том числе муксуна, в низовьях Лены было сообщено в докладе А. С. Дормидонтова [1961]. Доклад И. Т. Негоновской был полностью посвящен выяснению вопроса природы ялового стада и периодичности нереста севанской форели. Доклады, сделанные на совещании, наряду с большим числом статей, а иногда и попутных высказываний по исследовательским работам о влиянии измененного режима водоемов на характер гаметогенеза у различных видов рыб, связанный с перерождением, резорбцией созревающих ооцитов и неежегодным размножением производителей, говорят о важности и актуальности данной проблемы при изучении биологии размножения рыб в измененных условиях существования.

Наши исследования, связанные с выяснением особенностей биологии размножения некоторых видов рыб в Рыбинском водохранилище, выполненные еще в 1951 г., показали, что процесс резорбции в половой железе может протекать как естественный физиологический процесс, после выметывания отдельных порций икры у рыб с асинхронным ростом ооцитов и порционным типом икрометания и в посленерестовый период вскоре после выметывания одной генерации икры у видов рыб с синхронным ростом ооцитов и единовременным типом икрометания. В половой железе в это время наблюдается рассасывание лопнувших и опустевших фолликулов и отдельных невыметанных икринок, так называемой «остаточной икры». Как естественный физиологический процесс дегенерации рассасывание части развивающихся фолликулов наблюдается в период достижения сроков первого икрометания, что отмечалось нами у сегов и некоторых осетровых рыб, а Г. М. Персовым [1963, 1969] это явление было детально изучено на примере лососевых рыб. Про-

цесс естественной физиологической резорбции происходит и в период старости, что было обнаружено нами у сегов, а у некоторых видов рыб другими исследователями [Анисимова, 1956; и др.]. С другой стороны, процесс резорбции может быть вызван отсутствием необходимых условий как для нормального развития половых клеток, так и для икрометания. Причем, по нашим наблюдениям, массовая резорбция икры происходит у видов рыб с разным типом икрометания и вызывается различными абиотическими факторами: температура, уровенный режим в водоеме, отсутствие нерестового субстрата и т. д.

Как нам представляется, выяснение специфики резорбционных процессов, с одной стороны, как естественного физиологического процесса, наблюдаемого в различные периоды жизни особей, и, с другой стороны, как процесса, спровоцированного неблагоприятными условиями существования, наряду с выяснением особенностей резорбционных процессов у видов рыб с разной экологией размножения с учетом различных экологических факторов, вызывающих дегенерацию икры и влияющих на ритм размножения, структуру и скорость воспроизводства популяций, является перспективным и оригинальным в решении данной проблемы — проблемы видовых адаптационных возможностей различных звеньев репродуктивного цикла в связи с измененными условиями существования.

Процессы резорбции нас интересовали в следующем аспекте. Причины резорбционных процессов и когда они наступают? Как протекают процессы резорбции опустевшего фолликула и ооцитов различных фаз зрелости? Последовательность изменения и особенности дегенерации ооцитов и опустевших фолликулов? Есть ли возможность на основании анализа резорбционных процессов и особенно присутствия последних фаз дегенерации опустевшего фолликула или отдельных невыметанных икринок разделить впервые от повторно нерестующих самок, а также судить о выметывании первой, второй или последующих порций икры у видов рыб с порционным типом икрометания? Какова специфика резорбционных процессов у видов рыб с различным характером роста ооцитов и типом икрометания? Особенности влияния этих процессов на развитие последующих половых клеток и ритм размножения особей у видов рыб с разной экологией нереста? Возможно ли на основании анализа резорбционных процессов судить о длительности прохождения тех или иных стадий зрелости половых желез в течение полового цикла? Как влияют резорбционные процессы на развитие половых клеток новой генерации, ритм размножения особей, количество выметанной икры и скорость воспроизводства популяций?

Для того чтобы ответить на все перечисленные вопросы по выяснению резорбционных процессов в половой железе самок в связи с различными условиями существования производителей, необходимо было поставить методически правильное исследование. Необходимо было, во-первых, сравнительный метод исследования: выбор видов рыб, у которых можно легко разграничить резорбцию опустевшего фолликула и отдельных невыметанных икринок, резорб-

ционные процессы в половой железе у видов рыб с различным характером роста ооцитов и типом икротетания, выделить среди комплекса экологических факторов отдельные, которые приводят к массовому рассасыванию икры и изменению ритма размножения производителей видов рыб с разной экологией нереста; во-вторых, анализ экспериментов как в природной, так и в лабораторной обстановке для выяснения влияния условий существования на половой цикл самок у видов рыб с разной экологией нереста.

Первые исследования, проведенные, как уже говорилось, в районе Рыбинского водохранилища в 1951 г. и связанные с выяснением биологии размножения рыб в его условиях, показали, что в половой железе у видов с различным типом икротетания, — щука, плотва, язь — единовременный тип нереста; у линя, карася и других видов с порционным типом икротетания всегда остается какое-то количество невыметанной икры, что свидетельствует об участии данной самки в нересте текущего года. Эти первые исследования дали нам возможность на основании детального анализа развития половых желез в течение всего преднерестового, нерестового и посленерестового периодов уточнить сроки икротетания и иметь представление о количестве выметанных порций икры у видов рыб с порционным икротетанием. Причем гистологические результаты анализа резорбции отдельных невыметанных икринок в яичниках линя заставили нас в дальнейшем обратить особое внимание на детальный анализ резорбционных процессов, протекающих в половой железе, на специфику изменения опустевшего фолликула и ооцитов, близких к зрелости [Кошелев, 1960б]. Для этого необходимо было подобрать определенные объекты для исследования: виды, у которых можно было бы проследить динамику изменений только опустевших фолликулов, и виды, у которых выяснить последовательные изменения ооцитов в процессе резорбции, т. е. изучить эти процессы отдельно. Для этих целей наиболее удачными оказались близкородственные виды окуневых и осетровых рыб. Окунь, у которого в половой железе никогда не остается даже отдельных невыметанных икринок и все процессы посленерестовой резорбции, совершенно естественно, относятся лишь к изменениям опустевших фолликулов, и ерш, у которого наблюдается и процесс резорбции отдельных невыметанных икринок и опустевших фолликулов. Для выяснения последовательной картины изменения ооцитов, близких к зрелости в процессе резорбции среди осетровых, был выбран сибирский осетр, у которого все фазы резорбции неовулировавших ооцитов «маркированы» пигментными клетками, поэтому, анализируя половую железу отнерестовавших самок, всегда с уверенностью можно сказать, что это рассасываются или отдельные невыметанные по какой-либо причине икринки, или происходит процесс резорбции лопнувшего и опустевшего фолликула.

Проведенные исследования [Кошелев, 1957, 1960а, б, 1963а, б] показали, что резорбция икры и опустевших фолликулов различны, а следы резорбционных процессов в яичниках присутствуют в течение длительного времени, и это дает возможность судить не только

о сроках икротетания, длительности прохождения полового цикла, но и отделить пополнение (самок, достигающих сроков первого нереста) от остатка (самок, нерестящихся не первый раз в своей жизни). Этот анализ резорбционных процессов в половой железе помог в дальнейшем вскрыть закономерности в изменениях половой цикличности у видов рыб с различной экологией размножения [Кошелев, 1965а, 1968, 1970, 1974, 1978, 1981].

Следующим этапом исследований в этой области было выяснение условий, которые приводят уже к массовой резорбции созревающих половых клеток и резорбционных процессов, которые влияют на количество выметанной икры и ритм размножения особей. Исследования, проведенные в 1954—1955 гг. в дельте Волги, показали [Кошелев, 1957], что у видов рыб с различным характером роста ооцитов и типом икротетания, в связи с отсутствием необходимых условий для размножения, происходит массовый процесс резорбции отдельных порций икры у видов рыб с порционным типом икротетания, что ведет к сокращению количества выметанных порций икры в течение данного нерестового периода, а у видов рыб с синхронным ростом ооцитов — к пропуску данного нереста, а последующая генерация половых клеток развивается в течение двух лет, что снижает скорость воспроизводства видов рыб в условиях измененного гидрологического режима в водоемах (уровень и температура воды, нерестовый субстрат и т. д.). Более поздние исследования, проведенные в реконструированных водоемах, также показали, что изменения условий существования резко нарушают процесс гаметогенеза и приводят к существенным изменениям ритма размножения рыб, влияют на стабильность и ценность промысловых уловов в результате изменения в соотношении ценных и малоценных видов рыб.

Процесс резорбции отдельных невыметанных икринок «остаточной икры» в посленерестовый период у всех видов рыб, процесс дегенерации опустевшего лопнувшего фолликула, а также изменения в половой железе у особей в период старости связаны с естественными резорбционными процессами, которые всегда наблюдаются у особей в отдельные периоды жизни. Отдельные вопросы, связанные с исследованием резорбционных процессов разные периоды жизни особей, были проанализированы и другими исследователями. Г. М. Персов [1963, 1968, 1972] выясняет роль резорбционных процессов в становлении той или иной плодовитости у дальневосточных лососевых рыб.

Однако резорбционные процессы как естественный физиологический процесс существенно отличаются от тех, которые вызваны изменением исторически сложившихся условий воспроизводства для видов рыб в водоемах и влекут за собой нежелательные изменения в половых циклах. Наблюдаемая в этих случаях массовая резорбция половых клеток приводит к изменению ритма размножения особей. Причем, как показали наши исследования, проведенные в ряде водоемов в условиях естественного и зарегулированного стока рек, массовая резорбция созревающих половых клеток начинается в период достижения определенных нерестовых температур при от-

существовании или нерестового субстрата, или в результате падения уровня паводковых вод во время размножения рыб, или в результате резких и продолжительных понижений температуры воды в период размножения отдельных видов рыб. Подобного рода резорбционные процессы в половой железе, по нашим наблюдениям, вызывают различного рода задержки в развитии ооцитов последующей генерации, являются видоспецифичными и своеобразными для видов рыб с разным характером роста ооцитов. Все они вызывают различного рода изменения в ритме размножения [Кошелев, 1958, 1961а, 1965а, 1966, 1968, 1971б, 1974, 1977а, 1978, 1981].

В ихтиологической литературе довольно значительное место в последнее время уделено детальному описанию резорбции ооцитов у различных видов рыб: у некоторых карповых [Богословская, 1960]; у осетровых [Казанский, 1962; Садов, 1963]; у сьирти [Сакун, 1955, 1957]; у севанской форели [Негоновская, 1964а, б, 1969]; у леща, густеры и чехони [Чепурнова, 1964, 1972]; у стерляди, чехони и некоторых других видов рыб в серии прекрасно выполненных работ Т. И. Фалеевой [1965а, 1967, 1975]; атрезии ооцитов у щуки описали И. А. Баранникова [1962а, б], Е. И. Богословская [1960], у карася — Бич [Beach, 1959], у серебряного карася — М. П. Статова, у горчача — Бретшнайдер и Дювине де Вит [Bretschneider, Duyvene de Wit, 1941]; у золотой рыбки — Арндт и Бич [Arndt, 1960; Beach, 1959] и т. д. К настоящему времени процесс резорбции ооцитов, близких к дефинитивному состоянию, у многих видов рыб довольно хорошо исследован, и процесс дегенерации ооцитов, близких к зрелости, выглядит в следующем виде. Как правило, в начале происходят изменения в фолликулярном эпителии, клетки из плоских становятся цилиндрическими, происходит частичное его разрушение, желток, содержащийся внутри ооцита и располагающийся отдельными сферическими зонами, которые красятся по Маллори в разный цвет — по краям в синий, к центру в красный, перемещаются, образуя разноцветную мозаику, затем зерна желтка частично растворяются и фагоцитируются клетками фолликулярного эпителия. Радиальная оболочка разрушается в результате секреторной деятельности фолликулярного эпителия. Существенные изменения происходят в ядре ооцита. Радиальная оболочка, как было указано выше, разрушается, и ее отдельные фрагменты — деформированные участки собственно оболочки ооцита, окруженные соединительной тканью от остатков бывшего развивающегося ооцита, — длительное время сохраняются в яичнике, указывая тем самым на то, что у данной самки уже имелись ооциты, близкие к зрелости. Если подобного рода остатков значительное количество, то это связано с массовой резорбцией половых клеток, вызванной неблагоприятными условиями существования; если ооцитов в конечных фазах резорбции мало или они единичны, то это говорит об участии данной самки в нерестовом периоде, а следы от резорбированной рассосавшейся икры относятся к категории «остаточной икры», присутствующей в яичниках почти у всех видов рыб.

Несмотря на то что в литературе имеются цитологические дан-

ные по резорбции ооцитов различных фаз зрелости, однако сравнительного анализа резорбционных процессов, связанных с рассасыванием ооцитов различных фаз зрелости и изменениями опустевшего фолликула в течение посленерестовой стадии зрелости VI, наряду с детальным изучением прохождения всего полового цикла и изменением ритма размножения рыб, сделано не было. Наши исследования показали, что процесс дегенерации лопнувшего и опустевшего фолликула протекает несколько иначе, нежели процесс резорбции ооцитов периода трофоплазматического роста. По нашим наблюдениям, в случае рассасывания опустевшего фолликула происходит деформация оставшейся ткани от лопнувшего фолликула, которая в виде небольших комочков с липоидными включениями может длительное время сохраняться по краям яйценосных пластинок, указывая тем самым на прошедший нерест данной особи. Несколько иной след мы обнаруживали после резорбции ооцитов, близких к зрелости (рис. 68, 69, 70).

Однако до последнего времени в литературе имеются различные точки зрения о сходстве и различиях картин конечных фаз резорбции опустевшего фолликула и ооцитов различных фаз зрелости у рыб [Bühler, 1902; Ноаг, 1957; Богословская, 1960; Фалеева, 1965а, б; 1967, 1975; Сакун, 1957; Негоновская, 1969; и др.].

Для того чтобы представить все резорбционные процессы, протекающие в яичниках отнерестившихся самок, и выяснить, есть ли различия в конечных фазах резорбции опустевших фолликулов или ооцитов различных фаз зрелости, необходимо было детально исследовать особенности резорбции ооцитов и опустевших фолликулов у различных видов рыб в течение всего полового цикла, особое внимание обращая на посленерестовый период до начала развития половых клеток последующего полового цикла.

Как показали наши исследования, связанные с выяснением особенностей сезонного хода гаметогенеза окуневых рыб [Кошелев, 1959, 1961а, б, 1963а, б, в] и, в том числе у окуня, у которого еще в яичнике образуется единая кладка икры и после своеобразного процесса овуляции как единое целое выводится из полости яичника, в половой железе отнерестившихся самок никогда не остается даже единичных невыметанных икринок, и поэтому все резорбционные процессы, которые протекают в половой железе отнерестившихся самок, относятся к изменениям только опустевшего фолликула в посленерестовый период, а также конечные фазы резорбции опустевшего фолликула, которые наблюдаются в течение всего последующего полового цикла, представлены на рис. 66. После выведения единой кладки икры яйценосные пластинки сильно вытягиваются и по их краям отчетливо видны остатки от опустевшего фолликула ($\frac{1}{2}$ его окружности) (рис. 66, А). Пустой фолликул открыт, еще не произошли изменения в фолликулярном эпителии — отчетливо видно его сложное многослойное строение. У окуневых рыб, как правило, опустевший фолликул состоит из трех четко выраженных слоев: внутреннего слоя — собственно фолликулярного эпителия, промежуточного слоя — мембраны и наружного слоя — соеди-

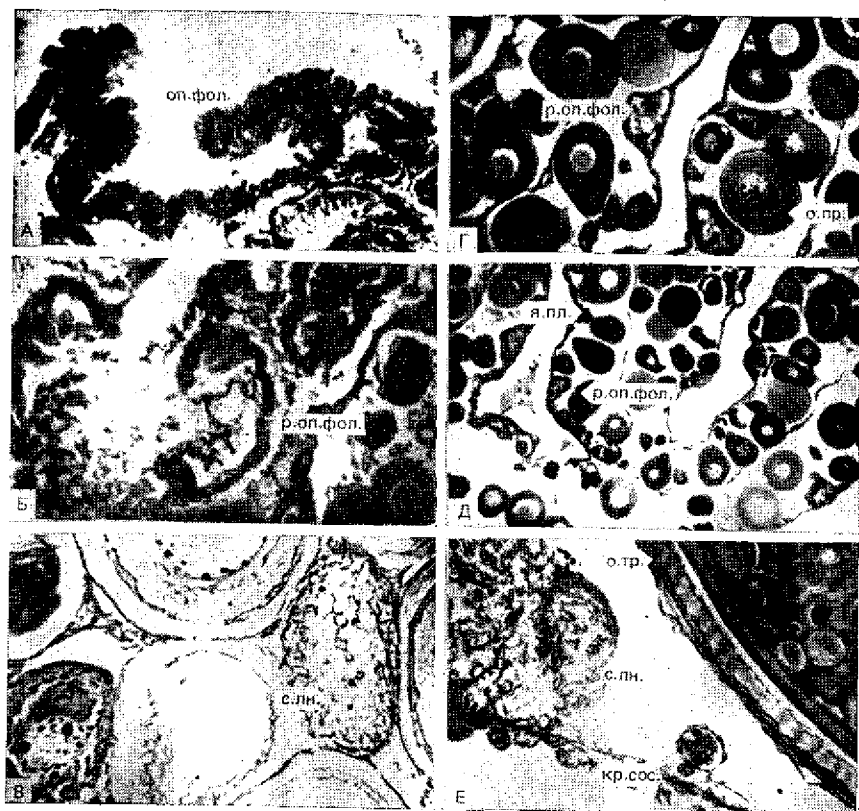


РИС. 66. Последовательные изменения опустевшего фолликула у отнерестившихся самок окуня

А — кладка икры только что вышла из яичника, видны еще «слипшиеся» части от опустевшего фолликула, по краям яйценосных пластинок; Б — начало «зарастания» оставшейся части опустевшего фолликула. Фолликул сжимается, его внутренняя полость заполняется клетками фолликулярного эпителия; Г — Д — дальнейшие изменения частей опустевших фолликулов в процессе резорбции; В и Е — конечные фазы резорбции следов от бывшего опустевшего фолликула на разных стадиях зрелости яичника

нительнотканного с многочисленными кровеносными сосудами, это так называемый, сосудистый слой. Через некоторое время происходят дальнейшие изменения в яичнике отнерестовавших самок. Яйценосные пластинки сжимаются, наблюдается деформация опустевшего фолликула. Его полость заполняется клетками фолликулярного эпителия и происходит его дальнейшее уплотнение. В конце VI стадии зрелости сжатые комочки ткани — следы резорбированного опустевшего фолликула — видны лишь по краям яйценосных пластинок (рис. 66, Г и Д). В дальнейшем следы предыдущего икрометания в виде конечных фаз резорбции опустевшего фолликула можно обнаружить на всех стадиях зрелости гонад последующе-

го полового цикла (рис. 66, В и Е). Наличие в яичнике следов резорбционных процессов в виде различных фаз резорбции опустевшего фолликула говорит о том, что данная самка принимала участие в нерестовом периоде текущего года. Только после окончания рассасывания опустевших фолликулов и завершения процесса резорбции до конечных фаз, когда опустевшие фолликулы значительно уплотнены (сжаты), в виде небольших деформированных комочков ткани, заполненных иногда небольшими группами клеток с жировыми включениями, начинается новый половой цикл.

Как уже отмечалось, развитие половых клеток последующего полового цикла начинается у видов рыб с синхронным развитием ооцитов и единовременным икрометанием только после завершения резорбционных процессов в яичнике отнерестившихся самок; происходит новая волна оогенеза — в ооцитах начинают накапливаться питательные вещества, т. е. наступает период вителлогенеза. Остатки от опустевшего фолликула у особей нерестящихся второй, третий и т. д. раз в своей жизни всегда присутствуют на всех стадиях зрелости яичника, вплоть до завершения периода овуляции, последующего полового цикла. Конечные фазы резорбции опустевшего фолликула расположены или по краям яйценосных пластинок в виде сжатых комочков соединительной ткани от остатков лопнувшего, опустевшего фолликула, иногда пустотелых, а иногда с клетками, содержащими липиды. В некоторых случаях эти остатки могут быть представлены также в виде деформированных участков соединительной ткани, непосредственно расположенной в оболочке яйценосных пластинок. Динамику резорбции опустевших фолликулов и своеобразие картин конечных фаз этого процесса можно видеть на приведенном рис. 66. На рис. 66, Е, недалеко от края яйценосной пластинки (в левом углу микрофотографии), представлен деформированный комочек от опустевшего фолликула в конечной фазе резорбции. Этот след прошедшего икрометания присутствует в яичнике одновременно с развитием ооцитов новой генерации и свидетельствует о том, что данная особь принимала участие в нересте прошлого года.

Таким образом, на основании детального анализа яичника окуня в разные периоды полового цикла мы смогли детально изучить и описать картину резорбционных процессов, которые относятся к последовательным изменениям только опустевших фолликулов в течение всей посленерестовой VI стадии зрелости половых желез. Причем нам удалось не только проследить изменения опустевшего фолликула в процессе резорбции в течение посленерестовой стадии зрелости яичника, но и показать, что конечные фазы резорбции опустевшего фолликула длительное время обнаруживаются по краям яйценосных пластинок в течение всего последующего полового цикла. Такой анализ половых желез дает возможность четко разграничить самок по гистологической картине яичника на впервые и повторно размножающихся, т. е. является весьма надежным способом разграничения пополнения (рекрутов) от остатка (производителей). Картины резорбции ооцитов, близких к зрелости у окуня,



РИС. 67. Резорбция ооцитов старшей генерации (будущая кладка икры) в половой железе самок окуня

наблюдаются крайне редко, и единичные самки окуня с рассасывающейся всей кладкой икры, которые были исследованы нами, говорят о своеобразии этого процесса у самок окуня (рис. 67). Эти картины рассасывания ооцитов генерации текущего года существенно отличаются от резорбции опустевших фолликулов и их спутать даже начинающему исследователю при анализе половых желез самок окуня почти невозможно.

Разобравшись в сути резорбционного процесса на наиболее удачном для этих целей объекте — окуне, мы сделали следующий шаг в анализе этих явлений, взяв для исследования близкий к окуню вид — ерша. В отличие от окуня у самок ерша после нереста протекают в яичнике одновременно процессы резорбции лопнувших фолликулов и отдельных ооцитов. Зная особенности изменения опустевшего фолликула у окуня, нам уже было сравнительно легче подойти к анализу резорбционных процессов в яичниках ерша. Как уже было указано выше (глава IV), у ерша в половой железе происходит развитие нескольких порций икры, что приводит к порционному выметыванию асинхронно развивающихся половых клеток. У самок ерша одновременно в половой железе протекает ряд процессов: это и процессы накопления питательных веществ в ооцитах, и процессы овуляции и резорбции отдельных по какой-либо причине невыметанных икринок и опустевших фолликулов. В связи с тем что процессы резорбции опустевшего фолликула и отдельных невыметанных икринок зачастую идут одновременно, обычно раз-

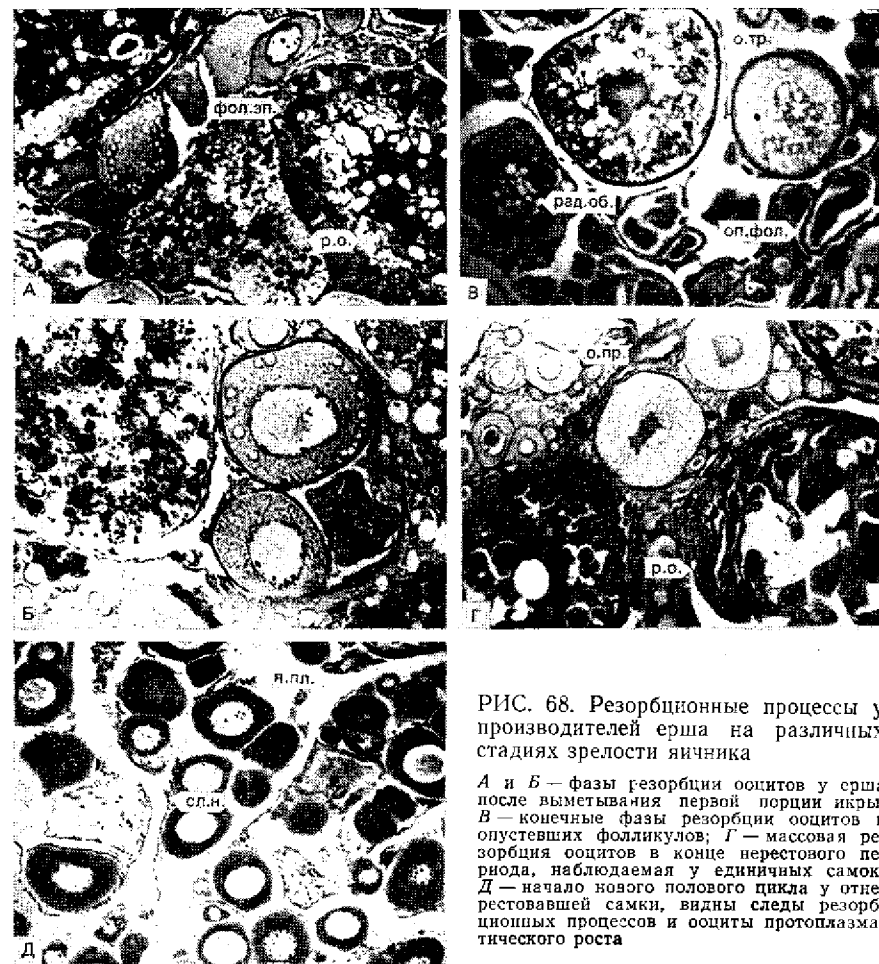


РИС. 68. Резорбционные процессы у производителей ерша на различных стадиях зрелости яичника

А и Б — фазы резорбции ооцитов у ерша после выметывания первой порции икры; В — конечные фазы резорбции ооцитов и опустевших фолликулов; Г — массовая резорбция ооцитов в конце нерестового периода, наблюдаемая у единичных самок; Д — начало нового полового цикла у отнерестовавшей самки, видны следы резорбционных процессов и ооциты протоплазматического роста

дифференцировать конечные фазы резорбции друг от друга несколько сложнее, чем у окуня. Однако, изучив последовательные картины изменения ооцитов и опустевших фолликулов, в большинстве случаев, мы довольно легко судили о принадлежности конечных фаз резорбции к одному или другому объекту: опустевшему фолликулу или ооциту периода трофоплазматического роста. Последовательные изменения опустевшего фолликула и резорбции ооцитов различных фаз зрелости представлены серией микрофотографий [рис. 68]. Как видно, в половой железе самок ерша после овуляции одной из порций икры происходят одновременно процессы резорбции опустевших фолликулов и отдельных по какой-либо причине невыметанных икринок (рис. 68, А, Б, В). Опустевший фолликул, так же как и у окуня, вначале незамкнут и открывается в полость яичника. Затем происходит постепенная деформация опустевшего

фолликула: он сжимается, заполняется клетками фолликулярного эпителия, а также клетками, содержащими липиды. Эти небольшие островки клеток, которые красятся по Маллори в зеленовато-желтоватый цвет, окруженные довольно толстым слоем соединительной ткани, находятся по краям яйценосных пластинок и особенно в участках, расположенных ближе к строге яичника (рис. 68, В, Д). В некоторых случаях резорбционные процессы у представителя с порционным типом икротетания — ерша — начинаются сразу же после выметывания первой порции икры. При этом в большом количестве рассасываются опустевшие фолликулы в связи с выметыванием первой порции икры и единичные невыметанные икринок. Эти процессы не влияют на развитие следующей порции и могут протекать в половой железе почти одновременно. После выметывания второй порции икры в половой железе протекают аналогичные процессы — рассасывание большого числа опустевших фолликулов и отдельных невыметанных икринок. Только в конце нерестового периода, когда заканчивается икротетание основной массы особей из половозрелой части популяции ерша в данном водоеме, у отдельных самок происходит массовая резорбция невыметанных по какой-либо причине икринок, что наблюдалось после завершения нереста ерша в ряде водоемов (рис. 68, Г, и рис. 30). Процесс резорбции отдельных невыметанных икринок после выметывания отдельных порций икры протекает следующим образом: происходит изменение фолликулярного эпителия, растворяется оболочка ядра и оно сливается с цитоплазмой ооцита, наблюдается перемешивание различно красящего желтка, его строго зональное расположение, которое можно видеть при окрашивании по методу Маллори, исчезает, расположение желтка становится мозаичным. В дальнейшем происходит полный фагоцитоз желтка. Радиальная оболочка разрушается, однако остатки ее в результате резорбции ооцитов, близких к дефинитивному состоянию, длительное время можно обнаружить в половой железе. Если процессу резорбции подвергаются более молодые ооциты, например в фазах вакуолизации, то рассасывание опустевшего фолликула (фаза его застарения), подобны резорбции ооцитов этих фаз зрелости. Однако гистологический анализ большого количества яичников ерша показывает, что конечные фазы резорбции опустевшего фолликула и отдельных неовулированных икринок отличаются друг от друга. При этом следует помнить, что массовая резорбция ооцитов, близких к зрелости у ерша — это редкое явление, а единичные рассосавшиеся ооциты по сравнению с многочисленными остатками от резорбции опустевших фолликулов, не искажают правильной оценки яичников отнерестившихся самок. Остатки от опустевших фолликулов и в большом количестве мы обнаруживали на всех стадиях последующего полового цикла, вплоть до наступления следующего нерестового периода. Конечные фазы резорбции располагаются по краям яйценосных пластинок и стромы яичника и указывают на то, что данная самка выметала ту или иную порцию икры или что данная особь участвовала в нересте прошлого года.

Таким образом, у ерша как вида с асинхронным ростом ооцитов и порционным икротетанием процессы резорбции опустевшего фолликула и отдельных невыметанных икринок протекают одновременно с процессами развития ооцитов последующих порций икры. В данном случае резорбционные процессы опустевшего фолликула и отдельных невыметанных икринок не задерживают развития последующих порций икры. Однако массовая резорбция отдельных порций икры приводит к некоторой задержке в развитии последующей генерации половых клеток, что наблюдалось не только у ерша, но и у многих видов рыб с порционным типом икротетания (сазан, карась и др.). По состоянию конечных фаз рассосавшихся опустевших фолликулов, которые подвергаются процессу резорбции, мы могли не только говорить о принадлежности данной самки к пополнению или остатку, т. е. могли разделить особей на впервые и повторно размножающихся, но и имели возможность, помимо визуальных наблюдений за нерестом и постановкой соответствующих экспериментальных исследований для определения времени и продолжительности икротетания рыб в отдельных водоемах, говорить о времени овуляции созревших ооцитов и темпе резорбционных процессов и, таким образом, установить начало и конец икротетания, а также определить промежуток между развитием половых клеток первой, второй и т. д. порциями икры. Как показали исследования, гистологический анализ половых желез не только позволяет выявить многие особенности прохождения полового цикла, связанные с темпом развития половых клеток у видов рыб с различным характером роста ооцитов, типом икротетания и ритмом размножения особей в связи с условиями существования, но и позволяет без анализа нерестовых отметок на чешуе, которые у многих видов рыб или отсутствуют (окуневые и др. виды), или являются метками, не относящимися к периоду размножения, а вызваны изменениями экологических условий в другие периоды жизни, говорить о первичности или повторности размножения особей, а также о выметывании самкой в данный нерестовый сезон первой или последующих порций икры.

Как показали наши сравнительные эколого-морфологические исследования сезонного хода развития половых клеток и всего полового цикла, включая последовательное и детальное изучение посленерестовой стадии зрелости (VI₁₋₃), у выбранных нами двух видов для решения данного вопроса — закономерностей резорбционного процесса у окуня и ерша, у которых различны и характер развития половых клеток в течение полового цикла и тип икротетания, картины резорбции опустевшего фолликула и ооцитов трофоплазматического роста отличаются друг от друга. На гистологических срезах половых желез довольно легко можно различить все, и в том числе конечные фазы резорбции, связанные или с последовательными изменениями опустевшего фолликула, или ооцитов различных фаз зрелости в процессе дегенерации. Нахождение в большом количестве конечных фаз резорбции опустевшего фолликула является надежным способом разграничения впервые или по-

вторно размножающихся самок, а для видов рыб с порционным типом икрометания, также и для разграничения сроков развития и выметывания первой или последующих порций икры и установления промежутков между развитием и выметыванием отдельных порций. Как показывают наблюдения, конечные фазы резорбции опустевшего фолликула сохраняются на всех стадиях зрелости, вплоть до наступления сроков последующего нереста. Однако на III_{2...n}, IV_{2...n} и особенно на V_{2...n} стадиях зрелости довольно трудно обнаружить эти остатки в яйценосных пластинках, так как большое количество развивающихся ооцитов в периоде трофоплазматического роста и близких к зрелости яйцеклеток затрудняет, во-первых, получение тонких гистологических срезов и, во-вторых, поиск небольших по размерам следов предыдущего икрометания. Однако во всех случаях, если мы пытались обнаружить остатки от предыдущего икрометания у великовозрастных самок, то это мы могли осуществить при тщательном изучении большой серии гистологических препаратов, и всегда эти остатки от резорбированного опустевшего фолликула в виде отдельных сгруппированных вместе клеток с жировыми включениями или без них, или в виде утолщения деформированного бесструктурного соединительнотканного слоя (мембраны) располагались по краям яйценосных пластинок ближе к строме яичника. Как было показано нами на примере окуни, а также в результате последующего анализа гаметогенеза у других видов рыб с синхронным ростом ооцитов (щука, плотва, лещ и др.), развитие ооцитов новой генерации наступает, как правило, только после завершения всех резорбционных процессов в яичниках отнерестившихся самок. Задержка резорбционных процессов, вызванная неблагоприятными условиями существования особей, изменяет длительность прохождения отдельных стадий зрелости половых желез и приводит к изменению ритма размножения особей. У видов рыб с порционным типом икрометания резорбция опустевших фолликулов и отдельных невыметанных икринок протекает одновременно с процессами развития ооцитов очередной порции икры, и лишь массовая резорбция ооцитов одной из порций икры приводит к изменению количества выметанной икры, а также к изменению ритма размножения видов рыб с порционным типом икрометания. Эти изменения ритма размножения происходят, по нашим данным, в течение данного нерестового периода и в отличие от ежегодно размножающихся видов рыб с синхронным ростом ооцитов и единовременным типом икрометания, у которых резорбционные процессы, вызванные неблагоприятными условиями существования производителей, приводят к пропуску последующего нерестового периода и связаны, таким образом, с длительной задержкой в развитии половых клеток. У видов рыб с асинхронным ростом ооцитов и порционным икрометанием это кратковременные задержки в развитии половых клеток, приводящие лишь к выметыванию большего или меньшего количества порций икры в данный нерестовый период (см. рис. 63).

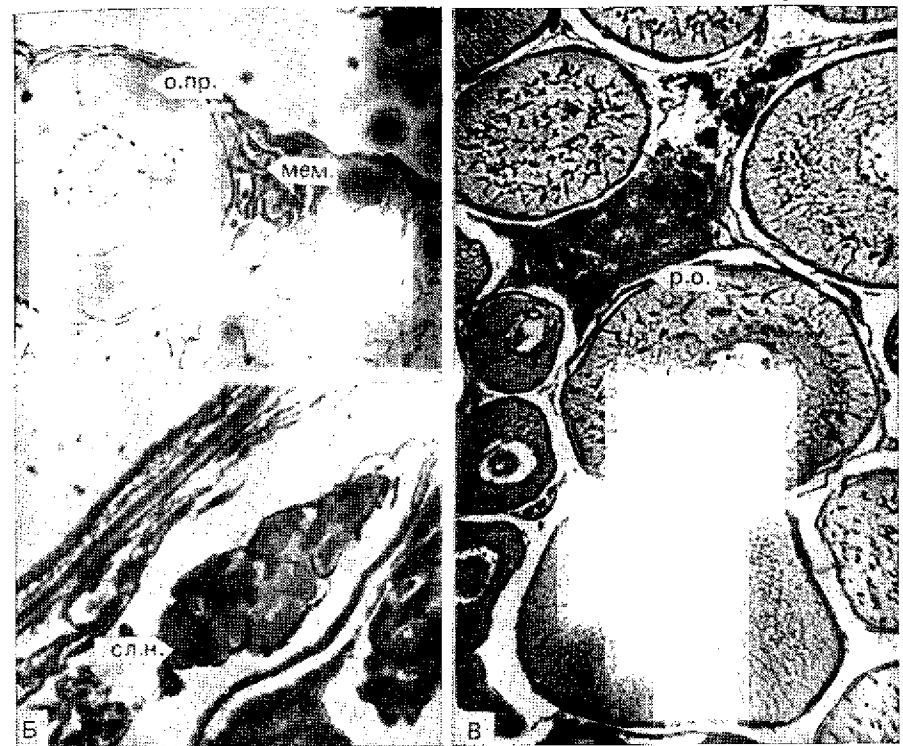


РИС. 69. Сравнение конечных фаз резорбции ооцитов прото- и трофоплазматического периодов и опустевших фолликулов в яичниках сибирского осетра в различные периоды жизни у молодых (А) и взрослых (Б, В) самок

Следующий вид, выбранный в качестве модельного объекта для выяснения ряда особенностей резорбционных процессов в яичниках самок, это — сибирский осетр. Этот выбор связан с тем, что у него все фазы резорбции ооцитов трофоплазматического периода «маркированы» пигментными клетками, которые присутствуют от резорбированного пигментного слоя, а опустевшие фолликулы — относительно крупные, и их конечные фазы резорбции легко можно отличить от конечных фаз резорбции ооцитов не только трофоплазматического, но и протоплазматического периода (рис. 69). При анализе резорбционных процессов в яичниках особей разного возраста нам удалось сделать следующий шаг в решении поставленных задач — есть ли различия в конечных фазах резорбции ооцитов различных фаз зрелости, и в том числе ооцитов периода протоплазматического роста с конечными фазами резорбции опустевших фолликулов, т. е. с большей убедительностью показать разницу резорбционных процессов в яичниках самок, достигающих сроков первого икрометания, и у половозрелых взрослых особей. Гистологический анализ половых желез у самок сибирского осет-

ра после первого и последующих нерестовых периодов показывает, что остатки от опустевших фолликулов представлены в виде сгустков ткани от бывшего соединительнотканного слоя (мембраны), входящего в структуру опустевшего фолликула. Они располагаются вблизи отдельных ооцитов и по краям оболочки яйценосных пластинок. Конечные фазы резорбции опустевшего фолликула представлены в половой железе повторно перестянувшихся самок или в виде отдельных участков деформированной ткани, иногда с небольшой полостью, в других случаях, без видимой полости, окруженной тонким слоем соединительной ткани — бывшей сосудистой оболочки развивающегося ооцита. Процесс резорбции ооцитов периода трофоплазматического роста существенно отличается у сибирского осетра от процессов резорбции опустевшего фолликула, так как в процессе резорбции ооцитов, близких к зрелости, всегда присутствуют пигментные зерна хорошо выраженного в этот период развития половых клеток пигментного слоя. Эти остатки пигмента присутствуют на всех фазах резорбции ооцитов этого периода развития. В конце резорбции мы наблюдаем в яичнике разрушенную радиальную оболочку, которая сильно деформирована, сжата в небольшой комочек, окружена соединительной тканью от рассосавшегося сосудистого слоя, с большим количеством зерен меланина. Эти данные свидетельствуют о конечных фазах резорбции ооцитов различных фаз трофоплазматического роста.

У самок сибирского осетра, не метавших икру, т. е. находящихся в продолжительном по времени периоде до наступления первого нереста, в яичнике также наблюдаются процессы резорбции ооцитов. При этом подвергается резорбции небольшая часть ооцитов протоплазматического периода, ооцитов, у которых только что начинается генезис яйцевых оболочек. В связи с этим конечные фазы резорбции представлены деформированной тонкой соединительнотканной оболочкой. Конечные фазы резорбции ооцитов периода протоплазматического роста существенно отличаются от конечных фаз резорбции ооцитов трофоплазматического периода и от конечных фаз резорбции опустевших фолликулов. Особенности конечных фаз резорбции ооцитов разных периодов развития и опустевшего фолликула можно видеть на рис. 69.

Последовательность фаз резорбции опустевшего фолликула и ооцитов, в основном ооцитов, близких к зрелости, мы изучили у многих видов рыб: щука, сига, у ряда представителей карповых, окуневых, бычковых, сельдевых и других семейств. Общая схема резорбции ооцита такова: ядро ооцита, его оболочка исчезает, содержимое ядра смешивается с цитоплазмой. Клетки фолликулярного эпителия из плоских становятся цилиндрическими, разрушаются, разрушают зону радиата и участвуют в выделении секрета и фагоцитозе желтка. В цитоплазме этих клеток иногда наблюдаются небольшие включения фагоцитируемого желтка. В этом процессе могут участвовать также клетки из окружающей ооцит соединительной ткани и кровяные элементы (лейкоциты, гистиоциты, клетки типа макрофагов). Объем ооцита постепенно уменьшается и,

наконец, на его месте обнаруживаются скопления клеток богатых пигментами, иногда называемым «пигментом изнашивания». Как показывают исследования Т. И. Фалеевой [1965а, б, 1975] и наши наблюдения, некоторые особенности резорбционного процесса зависят от вида рыб, от фазы развития ооцитов.

Схему резорбции опустевшего фолликула можно представить в следующем виде: после овуляции икры фолликул сжимается, внутренняя полость фолликула заполняется клетками фолликулярного эпителия, происходит деформация промежуточного соединительнотканного слоя (мембраны). В конечных фазах резорбции опустевшего фолликула остаются небольшие участки деформированного соединительнотканного слоя (мембраны), иногда с внутренней полостью, в некоторых случаях рядом с комочками этой ткани могут находиться группы клеток с липоидными включениями. Все эти деформированные остатки от бывшей структуры развивающегося фолликула окружены тонким слоем соединительной ткани с сетью капилляров.

Как показывают наблюдения, резорбционные процессы, связанные с рассасыванием отдельных выметанных икринок и опустевших фолликулов, имеют некоторые особенности не только у представителей различных семейств, но и у отдельных видов рыб, и связаны, в первую очередь, со спецификой развития ооцитов, генезисом яйцевых оболочек и строением опустевшего фолликула. У некоторых видов рыб — сига, ряпушки, осетровых и др. большую роль в резорбции ооцитов, близких к дефинитивному состоянию, играет кровеносная система. У других видов (щука, окуневые, карповые и др.) активное участие в резорбции ооцитов, близких к зрелости, принимают клетки фолликулярного эпителия, за счет интенсивной деятельности которых происходит фагоцитоз желтка и резорбция ооцита. Таким образом, наряду с общими для многих видов рыб моментами, присущими для резорбционных процессов в яичниках самок в разные периоды их жизни, имеется и видовая специфика в прохождении процессов рассасывания и ооцитов трофоплазматического периода, и опустевших фолликулов.

Особенности резорбционных процессов нам удалось выявить у представителей с разным типом сезонного хода развития половых клеток и временем икрометания. У видов рыб с осенним нерестом в течение длительного времени в половой железе видны опустевшие фолликулы и отдельные невыметанные ооциты на начальных фазах рассасывания. У видов рыб с весенне-летними сроками икрометания резорбционные процессы протекают быстрее. При этом у видов с непрерывным типом икрометания, что является характерным для представителей южной фауны, резорбционные процессы протекают значительно быстрее, чем у рыб в водоемах средних широт. Особенно быстро они заканчиваются у тропических видов рыб. У видов рыб с единовременным типом икрометания и синхронным развитием ооцитов очередной генерации новая волна оогенеза — новый половой цикл — начинается после завершения резорбционных процессов в половой железе. У видов рыб с неравномер-

ным типом развития ооцитов и порционным нерестом процессы резорбции и развития очередной порции протекают одновременно. В связи с этим замедление скорости резорбции в половой железе у видов рыб с синхронным развитием ооцитов и единовременным типом икрометания приводит к продолжительным изменениям длительности прохождения полового цикла; мы наблюдали не однолетнее, а двухлетнее развитие половых клеток у медленно растущей формы окуня, малотычинковой формы сига, у многих видов рыб на северной границе их ареала. С другой стороны, спровоцированная резорбция большого числа развивающихся половых клеток, которая наступает при отсутствии необходимых условий для размножения, вызывает разные по продолжительности изменения в половых циклах. Она возникает при отсутствии или нерестового субстрата, или в результате падения уровня воды во время нереста, или в связи с резким похолоданием воды в период нереста, а также в случае преграждения доступа к местам икрометания. В результате отсутствия необходимых условий для размножения и массовой резорбции ооцитов старшей генерации происходят более длительные задержки в развитии очередной генерации у видов рыб с синхронным развитием ооцитов и единовременным типом икрометания по сравнению с видами рыб с асинхронным вителлогенезом и порционным нерестом. У видов рыб первой группы продолжительность полового цикла удлиняется на годы, а у видов рыб второй группы — на месяцы. Посленерестовые следы в виде конечных фаз резорбции опустевшего фолликула мы обнаруживали на всех стадиях зрелости яичника в течение последующего за нерестом полового цикла.

Следует отметить, что одни исследователи [Bühler, 1902; Садов, 1963] отмечают, что ткань опустевшего фолликула включается в оболочку яйценесущих пластинок, а ядерное вещество идет на построение последующих развивающихся половых клеток. Другие исследователи считают, что конечные фазы резорбции опустевшего фолликула и ооцитов одинаковы и не отличимы друг от друга [Нога, 1957; Фалеева, 1965а, 1967]. По нашим данным, следы резорбционных процессов могут длительное время присутствовать в половой железе. Это характерно для представителей окуневых, карповых, осетровых и других рыб. Однако у некоторых видов рыб (сиг, ряпушка, салака) они выявляются с большими трудностями, а у видов рыб, обитающих в южных водоемах, резорбционные процессы могут протекать весьма быстро и, порой, нахождение посленерестовых следов весьма затруднительно. Конечные фазы резорбционных процессов зачастую различаются не столько качественно, сколько количественно, по величине (объему) конечных фаз резорбции. Совершенно естественно, что, например, у осетровых рыб, комочек ткани от опустевшего фолликула значительно будет больше и иметь большую толщину деформированного слоя, чем при конечных фазах резорбции ооцитов протоплазматического роста.

Обобщая исследования по выяснению резорбционных процессов в яичниках различных пресноводных и некоторых морских видов

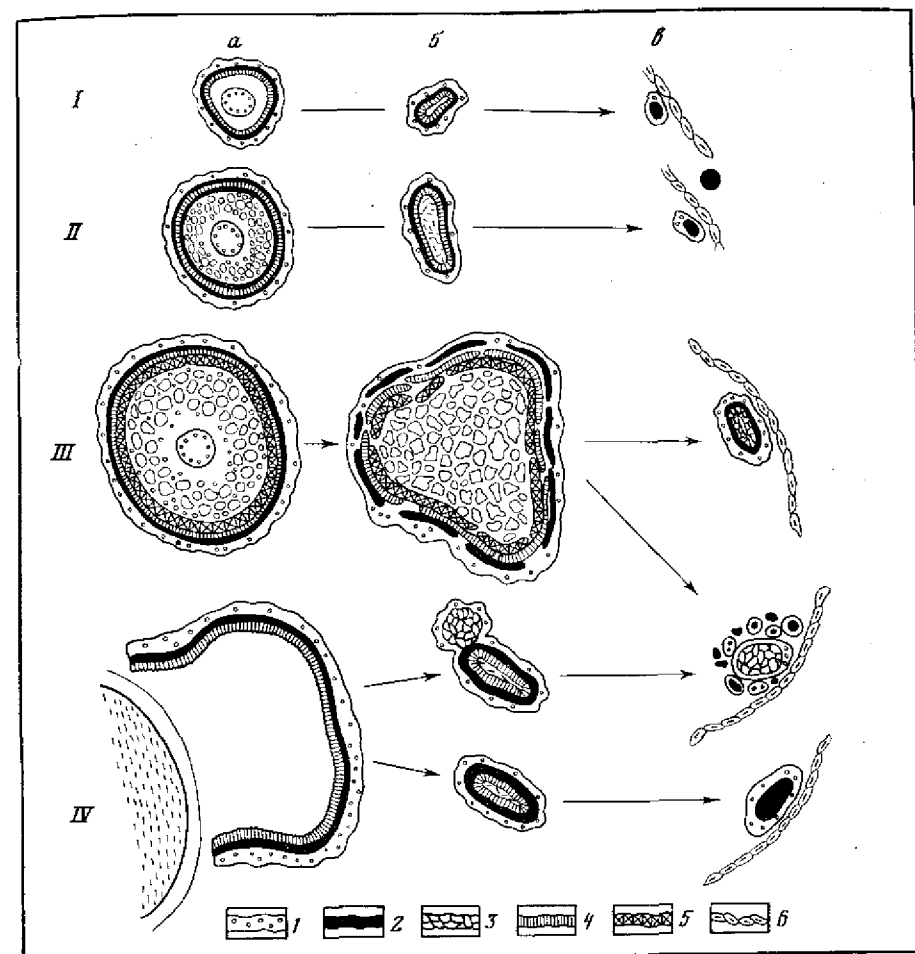


РИС. 70. Особенности резорбционных процессов в яичниках рыб

I — фаза периода протоплазматического роста ооцитов; II—III — то же, трофоплазматического роста; IV — процесс резорбции опустевшего фолликула; а, б, в — различные фазы резорбционного процесса; 1 — сосудистая оболочка; 2 — промежуточный слой мембраны; 3 — группа клеток с липоидными включениями; 4 — фолликулярный эпителий; 5 — радиальная оболочка; 6 — соединительнотканый слой яйценесущих пластинок и внутренней оболочки яичника

рыб, мы представили процессы развития ооцитов (специфику прохождения ооцитами различных фаз зрелости) и последовательность резорбционного процесса ооцитов и опустевшего фолликула на рис. 70. Видно, что резорбция ооцитов в начале большого роста — однослойный фолликул или начало вакуолизации — сходна с фазами резорбции опустевшего фолликула. Конечные картины резорбции ооцитов этих фаз зрелости очень похожи на завершающие фа-

зы рассасывания опустевшего фолликула. Резорбция ооцитов трофоплазматического роста, когда в яйцеклетке уже хорошо развиты яйцевые оболочки и ярко выражена радиальная оболочка (собственно оболочка ооцита), происходят в процессе рассасывания значительные изменения в фолликулярном эпителии, разрушается радиальная оболочка, деформированные участки которой длительное время присутствуют по краям яйцenesущих пластинок. В некоторых случаях дегенерация ооцитов, имеющих пигментный слой, как бы маркирована пигментными клетками, вплоть до конечных фаз.

Таким образом, нашими сравнительными эколого-морфологическими исследованиями, связанными, в частности, с анализом резорбционных процессов в половой железе самок в разные периоды онтогенеза, была показана разница в строении половых желез у самок, достигающих сроков первого нереста, и особей, участвующих во втором, третьем и т. д. нерестовом периоде. Это дало нам возможность довольно легко разграничивать пополнение (рекрутов) от остатка (производителей), а также устанавливать время наступления половой зрелости у особей в различных популяциях. Зная скорость прохождения резорбционных процессов, мы смогли судить и о продолжительности полового цикла, т. е. могли выяснить ритм размножения самок в течение жизни в разных условиях существования. На основании изучения VI₂... стадии зрелости, связанного с детальным анализом резорбционных процессов в половой железе отнерестившихся самок мы смогли уточнить сроки нереста (начало и конец) и число выметанных порций икры. Спровоцированная резорбция дала нам возможность понять, с одной стороны, наличие необходимых условий для размножения, с другой, выявить особенности изменения ритма размножения рыб с различным характером роста ооцитов и нерестом. Если материалы по сравнительному эколого-морфологическому анализу гаметогенеза у различных видов рыб явились фундаментом настоящей работы, то подобные же исследования резорбционных процессов явились способом выяснения многих особенностей в прохождении полового цикла и ритма размножения особей в связи с различными условиями их существования.

ОБСУЖДЕНИЕ ДАННЫХ

Половые циклы и ритм размножения рыб, своеобразие которых происходило в течение длительного времени между организмом и средой обитания (условиями воспроизводства), в новых необратимо измененных условиях существования (разнообразные реконструированные водоемы, акклиматизационные мероприятия и т. д.) существенно меняются. Меняется характер и длительность развития яйцеклеток в течение полового цикла, ритм размножения особей именно при существенных и необратимых изменениях условий существования, которые возникают в разнообразных реконструированных водоемах, а также в результате деятельности человека на изменение естественных условий воспроизводства ценных видов рыб. Как показывают наблюдения, нельзя переносить выявленную

специфику в особенностях изменения полового цикла и ритма размножения у одного вида на другие виды рыб. Такой перенос чреват большими потерями при их искусственном воспроизводстве, так как для прохождения полового цикла и необходимого ритма воспроизводства требуется смена видоспецифичных комплексов экологических факторов, а сходный экологический эффект (приспособление в различных звеньях репродуктивного процесса) может достигаться у видов рыб разными способами. В меньшей степени эти изменения обнаружены у видов рыб с неравномерным ростом ооцитов и порционным типом икрметания, у которых зачастую сохраняется высокая скорость их воспроизводства в водоемах с изменным гидрологическим режимом. В большей мере (по продолжительности и значимости воспроизводства) они встречаются у видов рыб с синхронным ростом ооцитов и единовременным типом икрметания.

Среди видоспецифичного комплекса экологических факторов, необходимого для прохождения различных звеньев репродуктивного процесса у рыб, имеются ведущие и второстепенные. Их роль в процессе воспроизводства может меняться и, казалось бы, второстепенные экологические факторы становятся основными, лимитирующими воспроизводство данного вида в измененных условиях существования. Однако во всех случаях изменения в длительности прохождения полового цикла связаны с сокращением или увеличением периода трофоплазматического роста ооцитов, т. е. периода превителлогенеза. Эти особенности в развитии яйцеклеток и прохождении половых циклов тесно связанные с изменением условий существования особей и спецификой их обмена веществ. Несоблюдение определенных условий в течение развития икры и прохождения полового цикла приводит к нарушениям в гаметогенезе, а иногда и к массовой резорбции половых клеток. Таким образом, развитие половых клеток и функционирование репродуктивной системы могут служить надежным показателем степени влияния антропогенных воздействий на скорость воспроизводства видов рыб, на их процветание или исчезновение в измененных условиях существования.

Знания необходимого комплекса и диапазона экологических факторов для прохождения различных звеньев репродуктивного процесса, в том числе полового цикла, необходимы для оптимизации технологии при искусственном воспроизводстве ценных видов рыб в условиях интенсивного рыбоводства, аквакультуре и управляемых высокопродуктивных водных экосистем.

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ (ЕСТЕСТВЕННЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ) НА ГАМЕТОГЕНЕЗ, ПОЛОВЫЕ ЦИКЛЫ И НЕРЕСТ РЫБ

Многолетние сравнительные эколого-морфологические исследования особенностей воспроизводства рыб в различных водоемах — разнообразных естественных в различных частях ареала, а также реконструированных, в первую очередь, свидетельствуют об изменении в различных звеньях воспроизводства отдельных видов. Казалось бы, биология размножения многих видов рыб во внутренних водоемах достаточно хорошо изучена, но в непрерывно и необратимо меняющихся условиях обитания, эти сведения оказываются недостаточными, они статичны и не дают представления о динамичности происходящих изменений в различных звеньях репродуктивного процесса из-за все возрастающей деятельности человека на водные экосистемы.

Необходимость этих сведений очевидна, так как зачастую воспроизводство рыб является одним из узких мест в повышении численности ценных видов рыб в промысловых водоемах имеющих рыбохозяйственное значение, а развитие половых клеток и функционирование гонад — показатели степени допустимого вмешательства в естественную природу водоемов, сложившихся в течение длительного времени. Только в результате эксперимента, который может протекать как в естественной, так и в лабораторной обстановке, мы полнее можем представить особенности кинетики и видоспецифичности изменений в различных звеньях репродуктивного процесса массовых и ценных видов рыб с целью направления их особенностей развития и воспроизводства в нужную для человека сторону.

ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ РЫБ В ЕСТЕСТВЕННЫХ И РЕКОНСТРУИРОВАННЫХ ВОДОЕМАХ

Как показывают многолетние наблюдения за воспроизводством животных в неволе, и в том числе рыб, для получения потомства требуются определенные видоспецифичные комплексы экологических факторов как для развития половых клеток, так и их выметывания, а также дальнейшего развития. В течение длительного времени у рыб устанавливались определенные взаимоотношения биологических ритмов, да и всего онтогенеза в целом с конкретным комплексом экологических факторов и с их закономерной динамичностью.

Наши исследования, проведенные на многих внутренних водоемах с различным гидрологическим режимом, показывают, что среди видов рыб с весенне-летними сроками размножения намечаются две линии адаптации в экологии их нереста, связанные с характером прохождения паводковых вод, со спецификой уровня режима половодья: временем и высотой подъема воды, продолжительностью половодья, сроками наступления пика паводка, интенсивностью спада паводковых вод и т. д. Одна группа видов рыб, нерест которых происходит или в самом начале подъема паводковых вод (щука, окунь, судак) или в межень (ерш, красноперка, линь и др.), в меньшей степени связана с подъемом уровня воды в водоеме, а сроки их нереста зачастую зависят не от сроков и времени прохождения половодья, а от наступления пороговых температур, при которых начинают размножаться эти виды рыб. Их нерестилища, как правило, расположены в протоках и прибрежных участках рек и озер. Поэтому нерестилища для этих видов рыб в большинстве случаев имеются независимо от сроков и характера прохождения паводковых вод в водоеме.

Другая группа видов рыб нерестится на мелководных участках водоемов и наличие нерестилищ для них в большей степени обусловлено уверенным режимом половодья, так как места для их размножения появляются только после подъема воды и затопления лугов внешними водами. К этой группе следует отнести таких фитильных рыб, как вобла, лещ; особенно чувствителен к колебаниям уровня воды во время нереста сазан, а также некоторые пелагофилы, например чехонь.

Исследования особенностей воспроизводства различных видов рыб проводились в естественных водоемах в годы с различными гидрометеорологическими условиями, а также в водоемах, расположенных в различных частях ареала массовых пресноводных видов рыб. Связь особенностей хода паводка в условиях естественного (бытового) стока в маловодный 1954 и многоводный 1955 годы и сроки нереста рыб в низовьях дельты Волги представлены нами на рис. 71. Как видно, нерест щуки и судака происходит в самом начале подъема паводковых вод и не связан с началом затопления обширной пойменной системы; нерест же воблы, леща и сазана и в какой-то степени красноперки и линя наблюдается в период затопления обширных территорий пойм и ильменей (рис. 71). Исследования специфики размножения судака в условиях еще не полностью зарегулированного стока Волги показали, что нерест судака начинается в низовьях дельты Волги при достижении определенной температуры воды в протоках и ериках — около 7,5—8°. Высота же паводка может быть различной в отдельные годы (табл. 21). Из данных, приведенных в табл. 21, видно, что нерест судака в разные годы, в годы с различной динамикой и высотой паводковых вод, наступает при совершенно определенной температуре воды в районе нерестилищ. Высота же уровня режима в это время может быть весьма различной. Однако не следует думать, что колебания уровня воды во время размножения судака в условиях

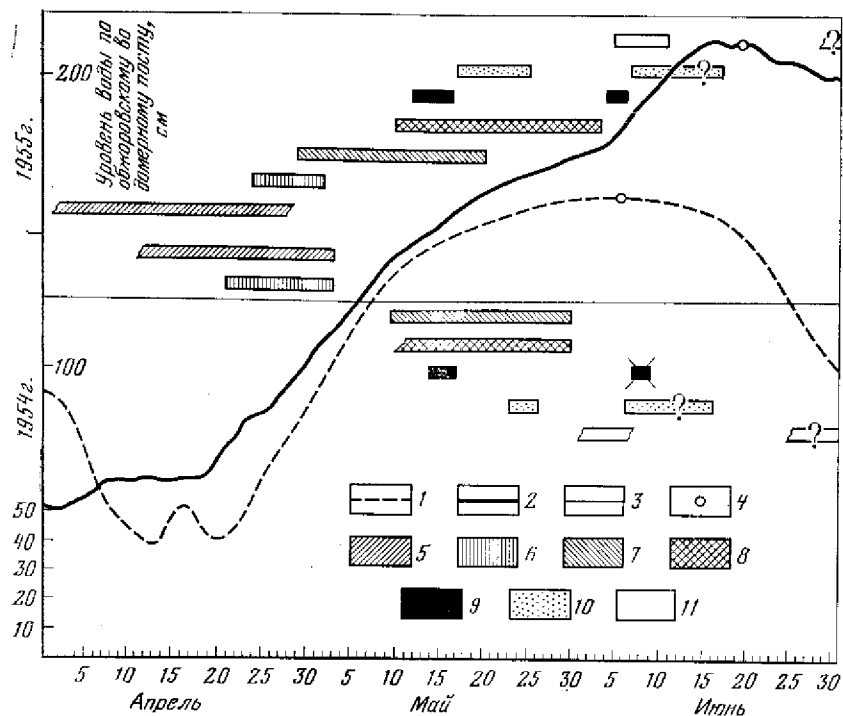


РИС. 71. Особенности прохождения паводковых вод и сроки нереста рыб в мало- и многоводные годы в нижней зоне дельты Волги

1 — паводок 1954 г.; 2 — то же, 1955 г.; 3 — начало интенсивного образования пойменной системы; 4 — наступление пика паводка; 5 — щука; 6 — судак; 7 — воля; 8 — лещ; 9 — сазан; 10 — краснопёрка; 11 — линь

зарегулированного гидрологического режима в водоемах не играют роли в воспроизводстве судака во внутренних водоемах. Имеются многочисленные наблюдения, что спад воды во время размножения судака приводит к массовой гибели не только отложенной икры, но и самих производителей на местах размножения (Владимиров и др., 1963; Бойко, 1967; Кукуралдзе, 1965; Петрова, 1981; и др.).

Несмотря на необходимость присутствия определенного комплекса экологических факторов для успешного и эффективного воспроизводства для отдельных видов рыб температура воды является зачастую одним из основных и ведущих экологических факторов — посредником между организмом и благоприятными условиями воспроизводства данного вида (судак, щука, сибирский бычок и т. д.). Пороговая температура, определяющая начало размножения судака, в разные годы даже в одном водоеме наступает в разное время. В связи с этим значительно смещаются сроки размножения судака — почти на месяц.

Нерест видов рыб, который происходит на залитых полами водными участками ильменно-пойменной системы, его начало и продол-

Таблица 21
Зависимость начала размножения судака от температуры воды на нерестилищах (низовья дельты Волги)

Год	Начало и конец нереста	Температура воды в протоках и ериках (в °C)	Высота паводка по Обжоровскому водожерному посту (в см)
1953	с 21.IV по 8.V	7,3	64
1954	в начале 3-й декады апреля по 3.V	7,8	75
1955	с 24.IV по 2.V	7,4	83

жительность в большей степени связан и обусловлен характером и динамикой прохождения уровня режима в водоеме, а не только температурным режимом в период половодья. Для начала размножения этих видов рыб должны быть залиты обширные площади с вегетирующим растительным покровом, затопление которых происходит при определенном подъеме уровня паводковых вод, а затем наблюдается быстрый прогрев воды на этих мелководных нерестилищах, т. е. достижение определенной пороговой температуры для икрометания, что уже является как бы вторым звеном в цепи (комплексе) экологических факторов, связанных с прохождением репродуктивного цикла этих пресноводных видов рыб.

Интересные данные о связи уровня режима со сроками икрометания были получены при изучении экологии нереста сазана в низовьях дельты Волги в годы с различным уровнем режима. Нерест сазана на полях начинается только после достижения на них определенной глубины и происходит через неделю с момента затопления ильменно-пойменной системы (рис. 72 и табл. 22). В середине и конце мая мелководные участки, где нерестится сазан, прогреваются довольно быстро, существенных и продолжительных перепадов температуры воздуха, а следовательно, и воды в это время не наблюдается, поэтому температурные условия для размножения сазана в это время, как правило, не ограничивают ни сроков, ни продолжительности нерестового периода. Начало нереста сазана и продолжительность его на ильменно-пойменной системе в основном зависят от времени затопления их внешними водами. Продолжительность нерестового периода и число выметываемых порций икры сазаном на ильменно-пойменных нерестилищах зависят от длительности и характера прохождения паводковых вод (начало паводка, продолжительность подъема воды, времени наступления пика паводка и интенсивность спада вод).

В годы с продолжительным и высоким уровнем паводковых вод самки сазана в ильменно-пойменной системе успевают выметать две порции икры. Сокращение паводка и изменение динамики прохождения паводковых вод во время размножения сазана приводит к развитию и выметыванию лишь одной порции икры, а падение

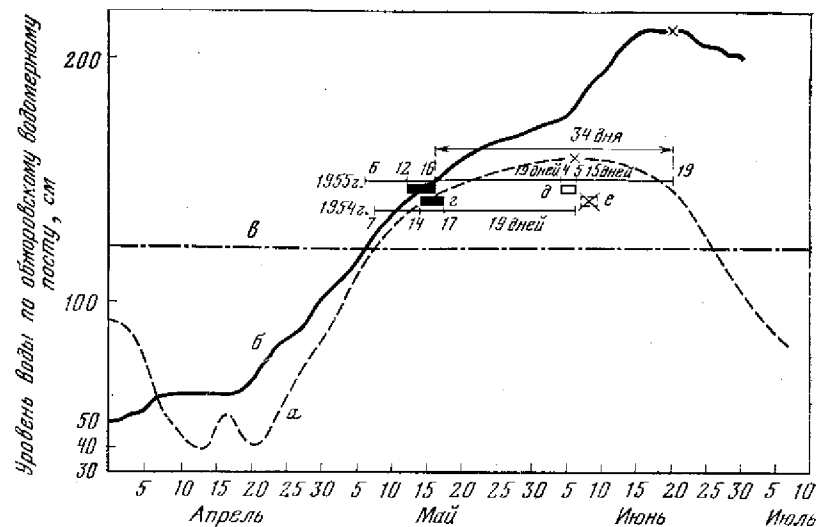


РИС. 72. Связь динамики прохождения паводковых вод с количеством выметываемых сазаном порций икры в полях дельты Волги

а — паводок 1954 г.; *б* — то же 1955 г.; *в* — уровень затопления поля; *г* — сроки выметывания 1 порции икры; *д* — то же, второй порции икры; *е* — 2-я порция икры не выметывается в связи с падением уровня паводковых вод

Цифры — сроки развития и выметывания отдельных порций икры, ограниченные датами, — от начала затопления пойменной системы до наступления пика паводка (X) — в связи с длительностью и особенностями прохождения паводковых вод в разные годы (маловодный 1964 г. и многоводный — 1965 г.)

уровня воды во время нереста — к дегенерации созревающих половых клеток и приостановке процесса икрометания. Подобного рода данные были получены нами и нашими сотрудниками при изучении экологии нереста сазана в условиях неустойчивого, непостоянного уровня воды после зарегулирования естественного стока в ряде водоемов. Падение уровня воды во время размножения сазана во всех случаях приводило к прекращению икрометания и резорбции развивающихся ооцитов. Временные перерывы в размножении могут быть вызваны также длительными понижениями температуры воды в течение нерестового периода сазана. Если колебания уровня воды во время размножения сазана — частое явление, то длительное понижение температуры воды в разгар нереста сазана наблюдается в южных, да и в водоемах средних широт довольно редко.

Проведенные наблюдения за экологией нереста многих видов рыб во внутренних водоемах показывают, что для отдельных видов рыб требуется видоспецифичный комплекс экологических факторов для прохождения отдельных звеньев репродуктивного цикла. При этом ведущим экологическим фактором в прохождении определенного звена в репродуктивном цикле может быть один из них и он будет играть ведущую роль в воспроизводстве данного вида.

Таблица 22

Связь паводкового режима со временем и числом выметываемых порций икры
сазаном в низовьях дельты Волги (Обжоровский участок Астраханского
госзаповедника)

Год	Начало затопления полей	Сроки и выметываемые порции икры		Наступление пика паводка
		1-я порция	2-я порция	
1952	19.V	28—30.V	—	21.VI
1953	1.V	7—16.V	Первая лядидневка июня *	13.V
1954	7.V	14—17.V	—	5.VI
1955	6.V	12—16.V	4—5.VI	19.VI

* Непосредственных наблюдений за нерестом не было. Предположительные сроки выметывания 2-й порции икры.

в конкретном водоеме. При изучении одного и того же вида в различных реконструированных водоемах в качестве узкого места в воспроизводстве могут выступать разные экологические факторы: отсутствие нерестового субстрата, спад воды с нерестилищ в разгар размножения, отсутствие необходимых пороговых температур для начала икротетания и т. д. Например, выяснение причин резорбционных процессов у производителей сазана в водоемах-водохранилищах «балочного» типа, расположенных на территории полевых полос Камышин—Волгоград, недостающее звено в успешном воспроизводстве сазана в водоемах подобного типа—это отсутствие нерестового субстрата, что приводит к резорбции созревающих половых клеток и воспроизводства сазана в водоемах, где не имеется прибрежной растительности: наши наблюдения во время полевых работ на водоемах полевых полос и данные С. А. Ивановой [1953]. С другой стороны, при анализе условий воспроизводства сазана в низовьях дельты Волги [Кошелев, 1957, 1958], а также наблюдения нашего аспиранта М. М. Шихшабекова [1969], проведенные в низовьях р. Терека в условиях зарегулированного гидрологического режима (Аракумская система водоемов), говорят о том, что для успешного икротетания сазана на полях и мелководных участках со свежесоздаваемой вегетирующей растительностью, наряду с наличием нерестового субстрата и определенной температуры воды в течение всего нерестового периода, имеют большое значение перепады уровня воды, прерывающие не только процесс икротетания сазана, но и вызывающие резорбцию половых клеток, гибель выметанной икры и молоди, что резко снижает эффективность воспроизводства сазана в такие годы. В водоемах Молдавии, при анализе воспроизводства карпа А. М. Зелениным [1958] отмечалось, что важное значение в количестве продуцируемой икры имеют условия зимовки карпа и правильная пересадка производителей из нагульных прудов в нерестовые и обратно. Условия зимовки и обитания в нагульных

и нерестовых прудах сказываются на степени асинхронности развивающихся половых клеток и на количестве выметанных порций икры карпом в условиях прудового хозяйства [Зеленин, 1958; Ирихимович, Зеленин, 1956; Черфас, 1933]. О возможном получении в условиях прудового рыбоводства от самок сазана одно- или двухкратного выращивания молоди в прудах, в результате создания условий для выметывания производителями сазана одной или двух порций икры, сообщалось еще в 1933 г. Б. И. Черфасом [1933]. В водоемах, расположенных севернее естественной границы распространения сазана, основным и ведущим экологическим фактором, определяющим успех воспроизводства этого вида, будет являться уже температура воды, при которой может осуществляться нерест.

Изложенные данные о наличии своеобразного комплекса экологических факторов, необходимого для прохождения отдельных звеньев репродуктивного процесса и о влиянии отдельных из них на воспроизводство вида в реконструированных водоемах или в искусственных рыбоводных условиях, можно было бы расширить примерами и из других семейств (окуневые, лососевые, осетровые и др.). Следует, однако, подчеркнуть, что крайне необходимо знать видовую экологическую пластичность в прохождении отдельных звеньев репродуктивного цикла и уметь направлять процессы воспроизводства в нужном для нас направлении. Если в естественных природных водоемах широту отношений организма со средой, включая репродуктивные и жизненные циклы, можно проанализировать в годы с различными гидрометеорологическими условиями, а также в водоемах, расположенных в разных частях ареала, то в разнообразных реконструированных водоемах эти взаимоотношения организм — среда проявляются довольно быстро и в наиболее четком виде.

В связи с тем что среди комплекса экологических факторов, которые необходимы для размножения видов рыб как в природных, так и в реконструированных водоемах, особо выделяются температурные условия и уровень режим в водоемах, остановимся подробнее на особенностях воспроизводства рыб в связи с температурным и уровнем режимом в водоемах, а также с местом выметывания и условиями развития оплодотворенной икры у видов рыб с разными типами развития половых клеток и икротетания.

СВЯЗЬ РАЗМНОЖЕНИЯ С РАЗЛИЧНЫМИ ФАКТОРАМИ СРЕДЫ (НЕРЕСТОВЫЙ СУБСТРАТ, ТЕМПЕРАТУРА, ГИДРОЛОГИЧЕСКИЙ РЕЖИМ И Т. Д.)

Уже давно было известно, что пресноводные виды рыб нерестятся в определенные сезоны года. Большинство видов размножается весной, некоторые — летом и осенью, отдельные — зимой. Однако сравнительно недавно было показано [Дрягин, 1939, 1949а, б, 1952а, б; Лукин, 1948а, б], что для наступления икротетания требуются определенные видоспецифичные, так называемые пороговые температуры воды, которые в ряде случаев могут меняться лишь в

Таблица 23

Температура воды (в °С), при которой начинается нерест некоторых видов рыб

Вид	Нижняя предельная температура нереста [Строганов, 1962]	Температура в начале икротетания [наши данные]	Водоем
Шука	—	4—7,5	Дельта Волги, озера средних широт
Окунь	—	около 8	Оз. Глубокое
Ерш	—	6—7 до 15	Учинское водохранилище
Судак	12—14	7,5—8	Дельта Волги
Вобла	10—20	10—21 14—15 от 8 до 12—15	Низовья Терека Дельта Волги Авандельта Волги
Плотва	5—10	около 10	Оз. Глубокое
Карп	17—18	—	—
Сазан	—	17—18	Дельта Волги
Линь	19—20	около 19	Рыбинское водохранилище, Дельта Волги
Карась-золотой	—	19—20	Рыбинское водохранилище
Карась-серебряный	20—22	—	То же
Лещ	13*	13—16	Сямозеро
	10—13**	16—20	Оз. Глубокое
	17—20**	17,6	Дельта Волги
Красноперка	—	17,5	То же
Сиг	—	около 4	Сямозеро и Чунозеро
Налим	0,2—4	—	То же

* Оз. Ильмень. ** Средняя Волга. *** Дельта Волги.

ограниченных пределах. Всем хорошо известно, что среди рыб можно наметить группы холодолюбивых и теплолюбивых видов. При этом отношение к той или иной температуре — низкой или высокой — проявляется не только в период икротетания, но и в период эмбрионального развития и всей жизни взрослых особей.

Исследования экологии нереста у большинства пресноводных видов рыб в различных водоемах европейской части Советского Союза показывают, что температура воды играет зачастую ведущую роль как в начале размножения, так и в непрерывном икротетании большинства видов рыб. Сравнительные и обобщенные данные о связи начала нереста с достижением определенной температуры воды, при которой начинается размножение видов рыб в различных водоемах, представлены в табл. 23. Температура воды в начале нереста имеет разную величину в водоемах разных широт. Некоторые неточности в величине пороговой температуры, при которой начинают размножаться отдельные виды рыб, могут порой возникать в связи с разной методикой определения пороговой температуры как в начале икротетания, так и в течение всего нерестового периода.

Несмотря на важность влияния экологических факторов и, в частности, температурного режима водоемов, несмотря на детальное выяснение влияния отдельных экологических факторов на развитие рыб, в том числе влияние температуры воды на нерест, эмбриональное развитие, рост особей и обмен веществ, исследователи зачастую упускают из вида следующее:

во-первых, исторические корни температурной адаптации отдельных видов рыб;

во-вторых, видоспецифичность температурной зоны адаптации;

в-третьих, наличие тесной связи не только этапов и периодов индивидуального развития с температурным режимом в водоеме, но и со спецификой биологических ритмов. Если размножение происходит при определенной температуре воды в разные сезоны года (весна, лето, осень или зима), то это значит, что и все последующие процессы репродуктивного цикла должны проходить в строго определенных температурных границах, оптимальных для прохождения всего онтогенеза особи данного вида рыб;

в-четвертых, всякие изменения температурного режима в водоемах оказывают существенное влияние на весь онтогенез, на все звенья репродуктивного цикла — начиная от развития половых клеток — вплоть до процесса оплодотворения.

Выясняя величину пороговой температуры, при которой происходит нерест пресноводных рыб, следует иметь в виду эти положения и помнить, что температура воды влияет на все развитие особей и что взрослые производители, как правило, выметывают половые клетки в такие сроки и при такой температуре воды, которые являются оптимальными для дальнейшего развития потомства. Таким образом, расселение и процветание вида, наряду с наличием определенной среды для существования тесным образом связано и с температурным режимом водоемов. Связь распространения с температурой окружающей среды является одним из решающих факторов расселения представителей всех холонокровных животных — рыб, амфибий и рептилий.

В послеледниковое время колебания климата приводили к серьезным изменениям в составе фауны рыб. Так, например, во время климатического оптимума, около 5 тыс. лет тому назад, когда было несколько теплее, фауна рыб бассейна Белого моря содержала до 40% и более тепловодных видов, как жерех — *Aspius aspius* (L.), красноперка — *Scardinius erythrophthalmus* (L.) и синец — *Abramis ballerus* (L.). Теперь эти виды в бассейне Белого моря не встречаются, они, несомненно, были вытеснены отсюда похолоданием, происшедшим еще до начала нашей эры [Никольский, 1948, 1953в, 1954].

С изменением температуры окружающей среды, и в том числе воды, теснейшим образом связаны изменения интенсивности обмена веществ у рыб. Во многих случаях изменения температуры воды выступают как сигнальный фактор, как натуральный раздражитель, определяющий начало того или иного процесса: нерестовой миграции, нереста, зимовки и т. д. В работе Н. С. Строганова

[1956], посвященной физиологической приспособляемости рыб к температуре среды, указывается, что «...рыбы разного физиологического состояния и разные в систематическом отношении вырабатывают при данной температуре (в пределах физиологической нормы) свою температурную зону адаптации, в которой обмен веществ протекает наиболее устойчиво (выделено нами. — Б. К.), т. е. мало зависит от изменения температуры среды» [с. 30—31]. Автор отмечает далее, что обмен веществ является узловым процессом во всех процессах физиологической приспособляемости, он делает следующий вывод: «...азотистый обмен у рыб (окуня, гамбузии) протекает в температурной зоне адаптации наиболее устойчиво, устойчивее, чем потребление кислорода. Особая роль белков в энергетике организма проявляется также и в адаптационном процессе» [с. 16]. Далее автор указывает, что для организма опасно не изменение уровня обмена, а нарушение в соотношениях отдельных звеньев процесса обмена, его дисгармония, нарушение его качества. По его мнению «...физиологическое благополучие организма или его приспособленность к данной температуре можно видеть в его способности вырабатывать температурную зону адаптации» [с. 65]. Из некоторых фактических данных по экологии размножения пресноводных видов рыб, эта температурная зона адаптации, по терминологии Н. С. Строганова, имеет место и играет большую роль не только в регуляции обмена веществ, но и в прохождении отдельных звеньев репродуктивного цикла, и в том числе в осуществлении процесса размножения, особенностях развития икры и эмбрионов, а также во всех последующих этапах и периодах онтогенеза.

Выясняя разные стороны физиологической приспособляемости рыб к температуре окружающей среды, Строганов, к сожалению, уделял крайне мало внимания адаптации видов рыб к определенной температуре размножения. Мы не можем соглашаться с некоторыми заключениями Н. С. Строганова. В частности, автор пишет: «...если организм, «задыхаясь» от воздействия неблагоприятного фактора, тратит много энергии на преодоление этого фактора, он отказывается от размножения. Чтобы сохранить индивидуальную жизнь, организм снижает или прекращает размножение, но зато усиливает приспособляемость, увеличивает выживаемость» [с. 114]. Это уже «чрезвычайное» для популяции и существования вида в целом. Не вдаваясь в полемику с автором, остановимся подробнее на анализе связей между температурой воды с особенностями экологии размножения пресноводных видов рыб.

Исследования А. В. Лукина [1949а], посвященные выяснению роли температурного фактора в процессе приспособления организма рыб к условиям внешней среды, наиболее благоприятными для воспроизводства, показали, что сроки икрометания весенненерестующих рыб определяются как приспособлением к соответствующим условиям окружающей среды, так и готовностью самого организма к размножению. В том и другом случае особо важное значение имеет температура воды. Как отмечает Лукин, определенно-

му комплексу условий внешней среды, важному для воспроизводства стада, но не имеющему прямого воздействия на организм производителей, соответствует обычно вполне определенный термический режим водоема. Разбирая и анализируя данные о роли температурного фактора в воспроизводстве рыб, Лукин делает следующий вывод: «...в результате естественного отбора в данной популяции выживает потомство особей, размножающихся при оптимальных условиях и сопутствующих им температурах. Таким путем устанавливается зависимость сроков икротетания от температуры воды. Этим обеспечивается размножение в сроки, наиболее благоприятные для выживания молоди, и, таким образом, в данном случае роль температуры в значительной степени сводится к роли „фактора среды“ между средой и организмом» [с. 86].

Как показали наблюдения А. Л. Штейнфельд [1948] о зависимости сроков размножения весенненерестующих рыб от температуры воды на пойме и в русле Волги, имеются весьма существенные различия в температурном режиме для некоторых видов рыб на местах нереста по сравнению с теми участками, где держатся производители перед размножением. Только для отдельных видов рыб эти показатели температуры воды в какой-то степени являются сходными. По мнению автора, соотношение сроков нереста и температурного режима в течение паводка дает возможность предсказывать время икротетания рыб по особенностям изменения и динамике температур в преднерестовый период, что имеет большое значение в рыбоводных мероприятиях, проводимых в естественных условиях.

Оригинальные исследования В. В. Васнецова [1940], посвященные выяснению особенностей поведения полупроходных рыб (вобла, лещ, сазан) на нерестилищах в низовьях дельты Волги, наряду с интересными сведениями по поведению производителей во время икротетания, показали, что нерест рыб (воблы и сазана) начинается только при достижении определенной температуры. Вобла нерестилась при температуре 11,5—15,5°, сазан — 18—22°. По наблюдениям Васнецова, в участках, где температура воды или ниже или выше данного диапазона пороговых температур для размножения, нереста не наблюдалось, хотя эти участки и были расположены в непосредственной близости к местам, где наблюдался интенсивный нерест этих видов рыб. Понижение температуры воздуха, и вслед за этим похолодание воды на нерестилищах, прерывает процесс размножения. В связи с этим Васнецов указывает на интересную особенность в размножении сазана, с которой столкнулись и мы в полевых исследованиях, — нерест происходит только днем, ночью икротетания никогда не наблюдается, так как в ночное время суток, по наблюдениям Васнецова, температура воды на нерестилищах понижалась до 15°.

Таким образом, чистозоологические наблюдения Васнецова, проведенные еще в 40-х годах, уже указывали на большую роль температуры воды для осуществления процесса размножения рыб и роль поведения производителей во время нереста, что обеспечи-

вало наиболее полное оплодотворение икры, ее рассеивание, прикрепление к нерестовому субстрату и дальнейшее эмбриональное развитие в определенных экологических условиях, которые характерны для фитофильной группы видов. Основной и важный вывод наблюдений В. В. Васнецова — для определения пороговой температуры икротетания необходимо измерять температуру в непосредственной близости от мест выметывания икры производителями, в противном случае могут быть значительные отклонения от истинных величин нерестовых пороговых температур. Именно такого рода ошибки допускают в своих работах многие исследователи, изучающие биологию видов рыб, и в том числе экологию нереста; они измеряют и дают средние значения динамики изменения температуры в водоеме и связывают ее с началом икротетания отдельных видов рыб, которые размножаются часто в совершенно иных участках данного водоема. Так, например, изучая связь температуры воды и паводка с началом и продолжительностью нереста сазана на полях Волго-Иргизской поймы, А. Н. Яковлева [1950] приводит динамику температуры в русле Волги, а не ее изменения на полях поймы, где собственно и происходит нерест. В связи с этим и заключение автора о том, что ограничивающим фактором для продолжительного нереста сазана в полоях Волго-Иргизской поймы является температура воды, неверно обосновано, так как динамика температуры приводится в совершенно других участках, ничего общего не имеющих с местами размножения.

Исследования показывают, что нельзя давать строго определенную пороговую температуру нереста для вида, обитающего в водоемах разных широт. Это связано с тем, что у каждого вида рыб имеется определенная зона (диапазон) температурной адаптации. В водоемах разных широт температурный режим весьма различен, поэтому и наблюдаются разные величины температур в начале нереста популяций одного и того же вида, обитающего в южных и северных водоемах, а также в водоемах средних широт. Так, например, в оз. Ильмень лещ нерестится при 13—18°, в Сямозере при 13—16°, в Аральском море начинается при 15—16°, в дельте Волги, по нашим данным, она равна 17,6—18°, в оз. Глубоком — 16—20° (средняя 18°), в Аракумских водоемах Дагестана — 12—14° и т. д. Таким образом, для вида в целом пороговая температура для нереста имеет определенный диапазон и размах колебаний. Ниже будет изложено, что это тесно связано с дальнейшим развитием оплодотворенной икры, выклевом и развитием молоди.

Не приводя многих данных о связи между определенной температурой воды в водоеме и началом икротетания рыб, хотелось бы подчеркнуть лишь следующее: во-первых, температура воды играет существенную роль не только для сроков размножения пресноводных видов развития половых клеток, и в частности, в сроках прохождения интенсивного трофоплазматического роста ооцитов; во-вторых, достижение определенных пороговых температур для нереста в водоеме не всегда сразу же приводит к размножению того или иного вида, необходим какой-то промежуток времени для

дозревания половых клеток и перехода половых желез из IV в V стадию зрелости гонад.

Достижение определенных температур в водоеме, близких к нерестовым, стимулирует и созревание половых клеток, и преднерестовое поведение производителей и т. п. Это наблюдалось нами и у многих окуневых, карповых, бычковых и других семейств. Поэтому начало нереста приурочено к достижению определенных температур воды в водоеме и размножение осуществляется только в определенной зоне температурной адаптации данного вида. Однако в некоторых случаях при достижении соответствующих пороговых температур нерест может несколько задерживаться из-за неподготовленности особей к икрометанию.

В этом плане любопытны наблюдения за изменением минимальной и максимальной суточной температуры воды в прибрежной зоне в преднерестовый период леща, в связи с началом его размножения, проведенные в течение ряда лет А. П. Щербаковым [1967] на оз. Глубоком. Анализируя изменения температур воды в озере и сроки икрометания леща за пять лет (1951—1955 гг.), А. П. Щербаков показал, что нерест леща в озере может начинаться при несколько различной температуре воды, но их интервал в начале не очень широк. Не будет ошибкой принять, как отмечает Щербаков [1967], что в среднем нерест происходит при минимальной суточной температуре воды в прибрежной зоне (где наблюдается икрометание леща. — Б. К.) около 18°. Вместе с тем прогревание воды до этой температуры совсем еще не означает, что нерест обязательно наступит. Данные о динамике температуры воды и сроках нереста леща, приведенные на рис. 73, позволили автору сделать лишь один вывод негативного характера, а именно: нерест леща на озере не начинается, пока минимальная суточная температура воды в прибрежной зоне не поднимется до 18°.

Анализируя данные о связи нереста леща с температурным режимом в водоеме, также видно, что при поздней и затяжной весне нерест леща наблюдается позднее, а в годы с пониженной температурой нерест приостанавливается и проходит как бы двумя волнами (рис. 73, 1954 г.). Однако, если в водоеме температура достигла определенной величины, при которой начинается нерест, особи полностью готовы к выметыванию половых клеток, но имеются препятствия к подходу на нерестилища, отсутствует нерестовый субстрат и т. д., то через некоторое время начинается массовая резорбция ооцитов старшей генерации.

Как показывают наблюдения, температура воды является сигнальным фактором и «посредником» между организмом производителей и комплексом экологических факторов, которые необходимы для дальнейшего развития икры, молоди и прохождения всех этапов и периодов онтогенеза. Опыты по инкубации икры в различных диапазонах температур показывают, что их диапазон различен для разных видов рыб, а оптимальные условия развития эмбрионов лежат где-то в пределах температурной зоны адаптации, при которых

начинается размножение данного вида [Резниченко и др., 1967, 1968; Гулидов, 1962, 1966, 1967, 1968; Мунтия, 1968; и др.].

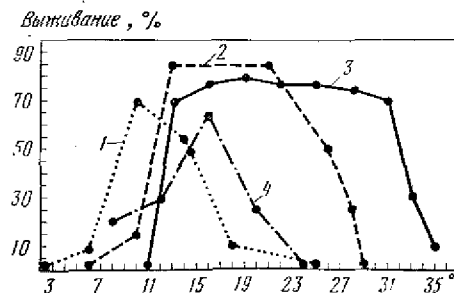
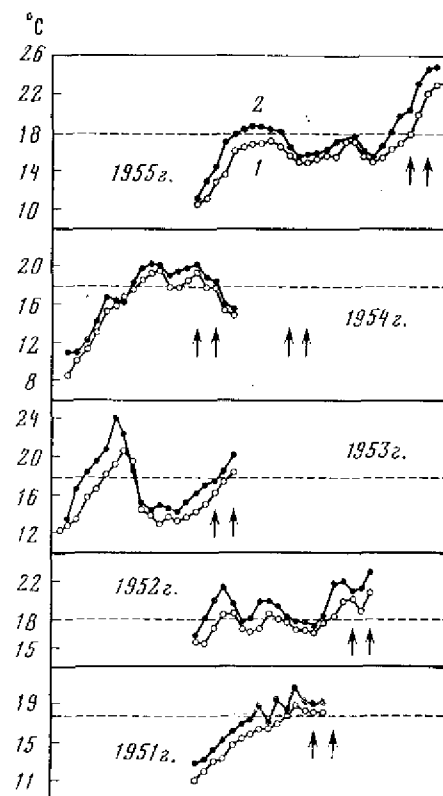
Опыты по инкубации икры в постоянных температурах ряда видов показали, что для представителя холодноводных видов рыб — щуки [Резниченко и др., 1967] — является характерным, а при нересте и последующем эмбриональном развитии прикрепленной на растительный субстрат икры температура на нерестилищах щуки колеблется от 2 до 23°. Выживание икры щуки, по данным авторов, ограничено диапазоном от 2 до 25°; температуры 2 и 25° являются соответственно, нижней и верхней летальными границами зоны адаптации этого вида. Наибольшее количество эмбрионов щуки выживает при инкубации икры при 10°. Как раз наиболее продолжительное время на нерестилищах щуки держится температура воды в интервале 9—12°. При более низких, а также при более высоких температурах количество выклюнувшихся физиологически полноценных и неуродливых личинок уменьшается (рис. 74). Наши экологические наблюдения показывают, что щука начинает нереститься не ниже 4° в дельте Волги, например при $t=4-7,5^\circ$, т. е. пороговая температура в начале нереста чрезвычайно близка к тем оптимальным температурным границам, в которых развивается в дальнейшем оплодотворенная икра.

РИС. 73. Связь нереста леща с температурным режимом в прибрежной зоне водоема (местах размножения леща)

1 — изменения минимальной и 2 — максимальной суточной температуры воды в прибрежной зоне оз. Глубокого в период, предшествующий нересту; стрелки — время нереста [Щербакова 1967]

РИС. 74. Особенности температурного режима при развитии зародышей различных видов рыб [Резниченко, 1981]

1 — щука; 2 — лещ; 3 — карп; 4 — осетер



Опыты по инкубации икры судака в условиях постоянных температур и при перепадах ее во время развития, проведенные С. П. Мунтяном [1968], показывают, что температуры 6,5 и 26,5° являются соответственно нижней и верхней летальными границами для развивающейся икры судака. Наибольшее количество нормальных зародышей выклеивается при 11,5—14°. При перепадах температуры в течение инкубации не более 5° развитие икры судака протекает нормально. По мере понижения температуры воды в опытах появляется все большее количество физиологически неполноценных, уродливых зародышей. Наблюдения за динамикой температуры воды в начале икрометания судака, проведенные в течение ряда лет указывают на ее постоянство (7,5—8°), т. е. опять она близка к тем оптимальным температурам, полученным в экспериментальных условиях [Мунтян, 1968]. Для представителя тепловодных видов рыб — линя — также было установлено, что выживание развивающейся икры линя при постоянных температурах ограничено диапазоном температур от 10 до 35°. Температуры 10 и 35° являются нижней и верхней летальными границами инкубации икры линя. На нерестилищах линя, по наблюдениям П. Н. Резниченко, Н. В. Котляревской и М. В. Гулидова [1968], наблюдается колебание от 16 до 26,5°. Наиболее продолжительное время удерживается температура в диапазоне 22—24°; более 1/3 всего времени (34,4%). Наши данные по экологии нереста линя в разных водоемах также показывают, что он наступает при 19°, т. е. пороговая температура для начала размножения является весьма близкой к оптимальной для нормального развития эмбрионов. Значительное количество икры линя выживает как раз в диапазоне от 18 до 30°, ниже 18° выживание икры резко снижается.

Все данные убедительно говорят о тесной связи между определенной пороговой температурой, необходимой для начала икрометания отдельных видов рыб, и последовательной сменой комплекса экологических условий для оптимального развития икры и молоди и дальнейших этапов и периодов индивидуального развития. Выясненные связи между динамикой температуры воды и прохождением отдельных звеньев репродуктивного цикла у рыб используются в практике рыборазведения, например для смещения нереста рыб на более ранние сроки, в частности в карповодстве (Молдавия, водоемы Прибалтики и Ленинградской обл.); для получения после гипофизарных инъекций половых продуктов от осетровых видов рыб в определенное время суток и инкубации икры в заводских условиях; для предсказания сроков нереста многих видов рыб в естественных и реконструированных водоемах; для биологически обоснованного поддержания оптимальных температур при инкубации икры в искусственных условиях — рыбозаводов.

Резюмируя данные и о связи температуры воды с экологией нереста пресноводных видов рыб, следует подчеркнуть основные моменты.

Роль температуры воды в биологических циклах, и в том числе воспроизводстве видов рыб — представителей пойкилотермных

животных, весьма существенна. Она оказывает влияние не только на интенсивность обменных процессов, на скорость индивидуального развития, но и является одним из решающих факторов в прохождении отдельных звеньев репродуктивного цикла. Например, все процессы развития половых клеток и особенно период трофоплазматического роста ооцитов связаны с той или иной температурой воды, которая способствует целенаправленному изменению обмена веществ и его сосредоточению на прохождении процесса накопления питательных веществ в развивающихся половых клетках. Только при достижении видоспецифичных пороговых температур наступает и протекает процесс икрометания и происходит дальнейшее развитие потомства. В специфичной для каждого вида температурной зоне адаптации.

Как и многие явления в природе, так и температура воды подвержена постоянным колебаниям: сезонным, месячным, суточным и т. д. На разных участках водоема динамика и амплитуда колебания температур различна, более значительные изменения ее наблюдаются в весенне-летний период на мелководьях по сравнению с более глубокими участками водоема, в течение летней и зимней стратификации, осенней, а также полной или частичной весенней гомотермии. Нерест видов рыб протекает в определенных температурных границах, величина которых может несколько изменяться, не выходя за пределы видовой температурной зоны адаптации. При этом, как правило, виды рыб, размножающиеся ранней весной и осенью, имеют более ограниченный диапазон температур, чем виды рыб, нерест которых протекает в летнее время, а икра выметывается на растительность. Таким образом, для каждого вида рыб температура воды, при которой начинается нерест, является как бы посредником между организмом и оптимальными условиями дальнейшего развития потомства.

Значительные колебания температуры воды и продолжительное понижение ее в водоеме (ниже пороговой для размножения данного вида) не только задерживают сроки размножения рыб, но и приводят к перерывам в процессе икрометания, вызывают у некоторых видов рыб массовую резорбцию ооцитов старшей генерации, что существенно отражается на скорости воспроизводства, на урожайности отдельных поколений, а следовательно, и на величине и стабильности промысловых уловов. Если температура воды для многих видов рыб является сигнальным фактором, натуральным раздражителем, зачастую непосредственно влияющая на обмен веществ, сроки нереста и развитие потомства, то в пресноводных водоемах, и в частности в реках и некоторых озерах, характер прохождения паводковых вод (начало половодья, высота пика паводка, интенсивность подъема уровня воды, продолжительность половодья, характер спада паводковых вод и т. д.) является для некоторых видов рыб ведущим экологическим фактором не только для успешного прохождения нереста, но и для эффективного воспроизводства отдельных видов рыб в водоеме. Определенная динамика уровня режима обеспечивает необходимые условия для раз-

множения на нерестилищах фитофильных рыб и некоторых других экологических групп, в частности пелагофилов.

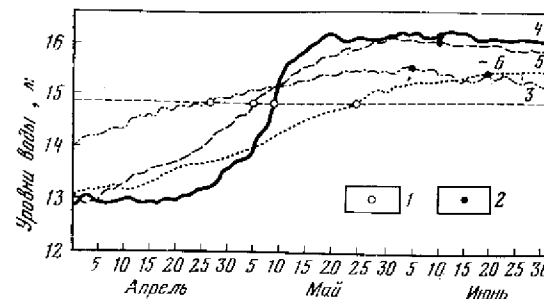
В определенные календарные сроки, которые в водоеме также складывались в течение длительного времени, затапливаются участки — нерестилища, где имеются нерестовый субстрат, определенные температурные и кислородные условия, необходимая смена кормовых организмов для питания молоди и т. д. Таким образом, так же как и температура воды, при которой проходят отдельные звенья репродуктивного цикла и, в том числе начинается нерест, динамика уровня в течение весенне-летнего периода, в период размножения основных промысловых видов рыб, создает необходимые условия для размножения, развития икры и молоди и является необходимым звеном для успешного осуществления и прохождения многих процессов репродуктивного цикла.

Выяснение влияния многолетних колебаний уровня Оби на рост, плодовитость и размножение некоторых видов рыб привели Б. К. Москаленко [1956] к выводу о следующей последовательности факторов, влияющих, в конечном итоге, на промысловую продуктивность рыбных стад, т. е. эффективность воспроизводства: высот уровня на речной магистрали → продолжительность стояния уровня заливных водоемов пойменной системы → продолжительность летнего откорма рыбы → темп ее роста → размеры ко времени полового созревания → величина плодовитости. В представленной последовательной цепочке экологических факторов репродуктивного цикла, начиная от особенностей динамики уровня режима до величины плодовитости особей в отдельные годы в водоеме, на наш взгляд, пропущено одно звено — интенсивность нереста.

Интенсивность нереста многих видов рыб тесно связана с продолжительностью затопления нерестилищ, о чем мы неоднократно отмечали в своих работах [Кошелев, 1957, 1958, 1968]: данные об экологии нереста сазана (см. рис. 72 и табл. 22), о специфике размножения судака (см. табл. 21) и многих других видов рыб в естественных и реконструированных водоемах, расположенных на всей территории европейской части СССР. Так, например, на основании анализа условий размножения весенненерестующих видов рыб в маловодный (1954) и многоводный (1955) годы нам удалось выявить не только специфику адаптивных изменений в экологии размножения отдельных видов рыб, но и сделать следующий вывод: «...в связи с предстоящей возможностью искусственного регулирования стока и уровней весеннего половодья в низовьях дельты р. Волги желательнее создать для обеспечения интенсивного и эффективного нереста многих видов ценных промысловых рыб такой гидрологический режим, когда нерестилища заливаются полыми водами в первой половине мая, а ильменно-полойная система находится в залитом состоянии до середины июня. После этого срока необходим постепенный спад воды с нерестилищ за счет медленного уменьшения высоты паводка» [Кошелев, 1958, с. 18].

РИС. 75. Связь сроков икрометания чехони в начале (1) и конце (2) нереста с уровнем режимом половодья в Каховском водохранилище [Владимиров и др., 1963]

9 — в 1957 г., 4 — 1958 г., 6 — 1959 г., 6 — 1960 г.



Остановимся еще на одном примере — о связи размножения представителя пелагофильной группы рыб — чехони — с динамикой уровня режима в водоеме (рис. 75). Нерест чехони наблюдается при определенном подъеме уровня воды в водоеме и заканчивается незадолго до наступления пика паводка. Четырехлетние наблюдения в Каховском водохранилище показывают на четкую связь начала, продолжительности и окончания нереста с динамикой прохождения паводковых вод (интенсивность подъема паводковых вод, продолжительность подъема воды, характер спада полых вод и т. д.).

Изменения уровня режима в водоемах, вызванные реконструкцией стока на всех участках речной системы, низкие и поздние паводки, колебания уровня воды во время размножения рыб с весенне-летними сроками размножения приводит к приостановке нереста, резорбции половых клеток, выметыванию меньшего количества икры, а иногда и массовой гибели развивающейся икры, личинок, молоди рыб и производителей на нерестилищах. Это иногда подрывает запасы рыб в водоеме и отрицательно сказывается на величине и ценности промысловых уловов. Совершенно естественно, что в водоемах наряду с выработкой видоспецифичной температурной зоны адаптации, при которой начинается нерест, происходило приспособление рыб к определенному (среднегодовому, среднемноголетнему) уровню режиму водоема, — такому, когда внешними водами быстро заливались обширные ильменно-полойные участки рек и озер с прошлогодней луговой растительностью, служившей хорошим субстратом для развития выметанной икры. Паводок, как правило, должен быть длительным с медленным снижением уровня, что дает возможность выклюнувшейся молоди полностью использовать кормовые ресурсы мелководной, заливаемой полыми водами зоны, обеспечивая ее быстрый рост и своевременный скат молоди с нерестилищ.

В природных водоемах — реках и озерах, — как правило, повышение паводковых вод и их спад протекает относительно плавно, без резких скачков, и это обстоятельство обеспечивает при наличии других благоприятных условий (температура, глубина, течение, нерестовый субстрат) успешность естественного воспроизводства весенненерестующих рыб. Маловодные годы, как правило,

неблагоприятны для нереста ценных рыб из-за недостатка заливаемых на пойме нерестилищ. В многоводные годы заливаются большие площади нерестилищ, но резкие похолодания, несовпадение оптимальных уровней воды с оптимальными температурами для развития икры и молоди или резкие колебания уровня воды в период нереста оказывают отрицательное влияние на эффективность естественного воспроизводства, вызывая «неурожайные» годы. Это было показано на многих водоемах и, в частности, при анализе нерестилищ в низовьях дельты Волги было установлено, что высота паводка влияет на количество и качество нерестилищ, на кормовую базу молоди и многие другие моменты, снижающие интенсивность воспроизводства ценных видов. Наиболее сильно страдают при этом ценные промысловые виды рыб, такие, как сазан, лещ, судак, щука и др., более требовательные к условиям воспроизводства, чем малоценные рыбы (окунь, плотва, ерш и др.), лучше приспособленные к разнообразным условиям воспроизводства. Эти виды рыб с широким диапазоном изменчивости различных звеньев репродуктивного цикла при неукоснительно меняющихся условиях обитания оказываются в более выгодном отношении по сравнению со стенобионтными видами рыб. В этом кроется одна из главных причин замещения ими ценных рыб. И этот процесс ускоряется при неправильном ведении рыбного хозяйства.

В водохранилищах условия для естественного воспроизводства весеннерестующих видов рыб могут быть более благоприятными, чем в естественных водоемах. К числу особенно благоприятных факторов следует, прежде всего, отнести возможность искусственного регулирования подъема и сброски уровня в период нереста наиболее ценных промысловых рыб, которое бы исключало резкие колебания, губительные для их естественного воспроизводства. Следовательно, в водохранилищах большого рыбохозяйственного значения режим уровня должен разрабатываться с учетом интересов рыбного хозяйства. Согласование этого вопроса с ГЭС и другими ведомственными организациями вполне возможно.

Основными промысловыми рыбами наших крупнейших равнинных водохранилищ являются лещ, сазан, судак, щука, синец и др. Для нереста главных из этих рыб — леща и сазана, как уже указывалось выше, требуются мелководные нерестилища с луговым растительным субстратом, с глубинами от 0,2—1,0 м. Наблюдениями установлено, что резкие колебания уровня в течение суток и разных декад в период их нереста, развития икры и личинок губительны для естественного воспроизводства этих рыб, о чем свидетельствуют не только наши данные, но и наблюдения ряда исследователей [Кононов, 1941, 1949; Москаленко, 1956; Тюрин, 1961 а, б; Владимиров и др., 1963; и мн. др.].

Правильное, биологически оправданное регулирование уровня режима, даже без применения огромного арсенала других разнообразных рыбоводных мероприятий, повышающих эффективность воспроизводства рыбных запасов, могут обеспечить надежное и постоянное естественное воспроизводство с различно регулируе-

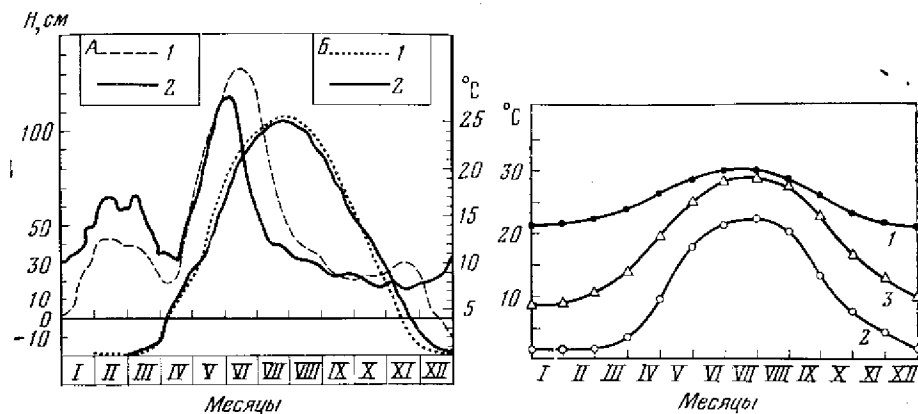


РИС. 76. Изменение уровня (А) и температурного режима (Б) в низовьях дельты Волги

Уровни воды в протоке Быстрой (Дамчикский участок заповедника) даны по пятидневкам, температура воды — по декадам, 1 — до зарегулирования стока реки (1945—1958 гг.); 2 — после зарегулирования (1959—1964 гг.) [Тряпицина, 1970]

РИС. 77. Сравнение динамики температурного режима в течение года во внутренних водоемах Кубы (1), средних широтах СССР (2) и водоемах — охладителях энергетических объектов (3) [Привезенцев, 1981]

мым режимом, что повлияет на ценность (видовой состав) и стабильность промысловых уловов. Во многих исследованиях, зачастую, не вскрываются закономерности в прохождении отдельных звеньев репродуктивного цикла, не вскрываются пути и формы приспособления видов к измененным условиям обитания. Приведенные рисунки 76 и 77 показывают характер изменения температуры в естественных водоемах разных широт и в реконструированных (водоемы — охладители ТЭС и АЭС), а также температуры и уровня воды в низовьях Волги до зарегулирования стока реки (1945—1958 гг.) и после его изменения (1959—1964 гг.). Изменения в температурном и уровне воды весьма существенны и они не безразличны для прохождения всех звеньев репродуктивного процесса у видов рыб, которые там обитают и которых мы хотим вылавливать в большом количестве и в определенном видовом соотношении.

В результате гидростроительства и полностью зарегулированного гидрологического режима в реках изменения температурного режима в водоемах — охладителях и т. д. меняются исторически сложившиеся условия существования рыб, что влияет на все звенья репродуктивного цикла: характер и скорость гаметогенеза, специфику прохождения половых циклов, количество развивающейся и выметываемой икры, время нереста, на условия, которые создаются на нерестилищах, развитие эмбрионов и молоди и т. д., а тем самым на сообщество рыб в водоеме (рис. 81). Например, в водо-

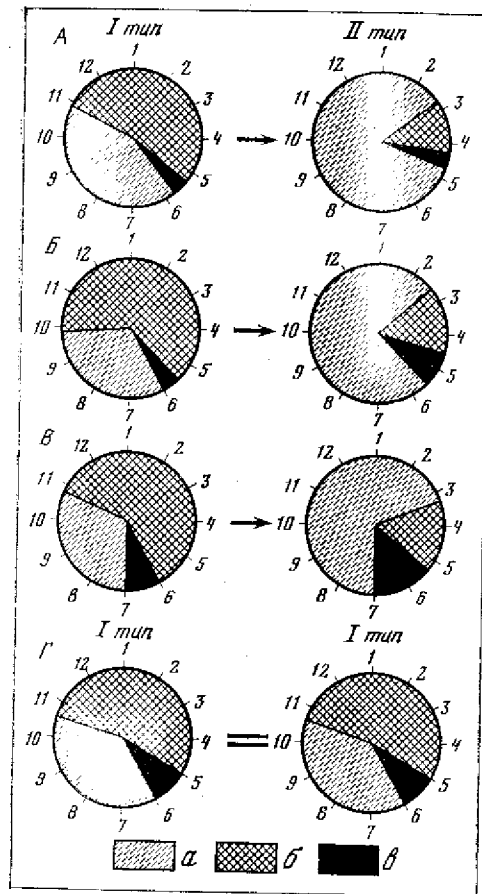


РИС. 78. Особенности развития половых клеток у видов рыб в водоемах с различным температурным режимом (I — водоемы средних и II — низких широт)

A — судак; Б — лещ; В — линь; Г — сазан; плотва: а — II—III стадия; б — IV стадия; в — V стадия

емах разных широт существенно меняется сезонный ход гаметогенеза (рис. 78).

Какие же основные изменения в гидрологическом режиме происходят в результате зарегулирования стока рек, влияющие на воспроизводство рыбных запасов, если не учитываются интересы рыбного хозяйства. Изменяется характер прохождения уровня паводковых вод: паводок более низкий, кратковременный, проходит в разное время, что связано с различными сроками сработки воды; по сравнению со средними многолетними данными подъем и спад уровня паводковых вод, а также высота половодья, пик паводка и скорость его спада значительно изменены и непостоянны.

Происходят колебания уровня режима в течение всего года, особенно в течение зимней сработки воды, что губительно отражается на нерестилищах фитофильных видов рыб; иногда наблюдаются существенные изменения в высоте уровня воды даже в течение суток. Изменяется температурный режим водоемов, изменены гидрохимический режим и биогенный сток, все это влияет и на продуктивность водоемов и на многие звенья репродуктивного цикла рыб.

Происходят изменения гидрологического режима не только в различных участках реконструированных водоемов, но и на местах размножения многих видов рыб:

а) нерестилища фитофильных видов рыб заливаются поздно, порой отсутствует необходимый субстрат в виде растительности, которая уничтожается в результате неправильного регулирования уровня воды в течение года, особенно в связи со значительной сработкой воды в зимнее время;

б) ранний и быстрый спад весенних паводковых вод приводит к массовой гибели отложенной икры, личинок, молоди, а порой и производителей на нерестилищах. Поздний паводок и колебания уровня воды во время размножения рыб прерывают размножение, ведут к резорбции созревающих половых клеток.

Таким образом, все эти изменения исторически сложившихся условий естественного размножения многих пресноводных видов рыб в результате реконструкции природных водоемов изменяют ход половой цикличности, время и длительность размножения, ритм икротетания и т. д., что отражается на скорости воспроизводства отдельных видов рыб в водоеме, на видовом составе фауны рыб, на величине, ценности и стабильности промысловых уловов.

ВЫЯСНЕНИЕ СТЕПЕНИ ДЕЙСТВИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ПРОХОЖДЕНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ЗВЕНЬЕВ РЕПРОДУКТИВНОГО ПРОЦЕССА У РЫБ

Сравнительные морфоэкологические исследования различных звеньев репродуктивного процесса у многих видов рыб внутренних водоемов в связи с различными условиями существования (разные участки ареала, разнообразные экологические формы отдельных видов, различные реконструированные водоемы) показали, что все звенья в воспроизводстве видов тесно взаимосвязаны друг с другом, видоспецифичны, протекают при наличии определенных экологических факторов, имеют определенный диапазон и амплитуду эколого-физиологической и морфологической изменчивости.

Установлено, что не только ооадаптации, эмбриоадаптации и адаптивные особенности взрослых особей приспособлены к определенным условиям существования, которые исторически складывались в течение длительного времени в пределах данного ареала каждого вида рыб, но и своеобразие развития отдельных органов, систем органов, а также особенности биологических ритмов имеют тесную связь с наличием определенных, и в том числе сезонных, абиотических и биотических факторов среды. Наблюдаемые в последнее время значительные изменения в величине промысловых уловов [Расс, 1965; Бердичевский и Лебедев, 1968; Гуревич, Лопатин, 1962; и мн. др.] в видовом составе вылавливаемых рыб связаны не только с непосредственным влиянием промысла и порой биологически необоснованным комплексом рыболовных мероприятий, но и изменением исторически сложившихся взаимосвязей между всем онтогенезом и биологическими ритмами и средой обитания, которая порой бывает существенно изменена в результате хозяйственной деятельности человека. Остановимся лишь на очень немногих примерах, хотя их можно было бы привести в неограниченном количестве.

Анализируя динамику промысловых уловов в Черном и Азовском морях, Т. С. Расс [1965] пришел к выводу, что уловы и численность разных экологических групп имеют разную тенденцию к

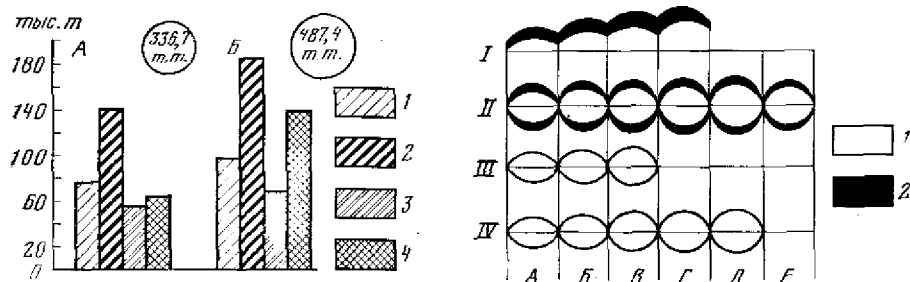


РИС. 79. Сравнение уловов видов рыб в пресноводных водоемах СССР в 1970 г. (А) и 1975 г. (Б) [Студенецкий, 1979]

1 — озера; 2 — реки; 3 — водохранилища; 4 — пруды

РИС. 80. Создание необходимых условий для прохождения различных периодов онтогенеза при различных формах рыбоводного процесса

1 — условия среды, близкие к оптимальным; 2 — резервные (потенциальные) возможности онтогенеза при значительно измененных условиях среды; I — получение товарной продукции; II — широта отношений всего онтогенеза со средой; III — выращивание посадочного материала; IV — создание ремонтного стада; А — нерестовый период (получение икры и молок, оплодотворение); Б — эмбриональный период; В — личиночный и мальковый периоды; Г — период созревающего организма; Д — период взрослого (половозрелого) организма; Е — период старости

изменению. Среди проходных рыб, по данным Расса, наиболее сократились уловы осетровых, леща, судака (в 5—9 раз); далее сельди, тарань, чехонь (в 2—3 раза); уловы сазана и остальных полупроходных и пресноводных рыб сократились в 1,3 раза. Сравнение динамики уловов в Черном и Азовском морях говорит не только о снижении общих уловов, но и об изменениях в соотношении вылавливаемых видов рыб, в снижении ценности промысловых уловов. Причины произошедших изменений не только из-за нарушения условий существования под влиянием антропогенных факторов на условия жизни проходных, полупроходных и многих жилых видов рыб, что само по себе уже приводит к изменениям в соотношении численности разных экологических групп, а это, в свою очередь, приводит к неполноте заполнения определенных экологических ниш в водоеме и, в частности, изменяет равновесие хищника-жертвы, а это опять приводит к дальнейшим изменениям отдельных видов рыб в водоеме и т. д., но и в непрерывных и необратимых изменениях и дисгармонии исторически сложившихся связей между отдельными организмами — прохождении их биологических ритмов, а иногда и отдельных этапов и периодов онтогенеза с условиями существования, что приводит к сокращению численности одних видов, расцвету и изобилию — других, менее прихотливых — эврибионтных, скороспелых, короткоциклового с высокой скоростью воспроизводства.

С. А. Студенецкий [1979], анализируя основные направления развития рыбного хозяйства внутренних водоемов СССР, в част-

Таблица 24

Изменение числа (в %) самок леща и сига с резорбцией икры в Рыбинском водохранилище [Поддубный, 1969]

Годы и район	Лещ	Сиг
1953—1958	17,7	16,7
1959—1965	25,3	31,4

Волжский плес

защищенное побережье 8,7* —

устьевой участок 25,0 —

Центральный плес

устье протока 34,8 —

открытое побережье 43,3 —

* Число самок леща с резорбцией икры в % к общему числу самок старше 7 лет.

ности, отметил, что увеличение улова рыбы в пресноводных водоемах СССР происходило и будет осуществляться за счет увеличения прудового рыбоводства и рыбохозяйственного освоения озер, а также рек и водохранилищ, которые предполагается использовать прежде всего как нагульные водоемы (рис. 79). При этом для оптимизации биотехнологии воспроизводства ценных видов рыб необходимо хорошо знать широту отношений организма в течение всего онтогенеза со средой и скрытые (потенциальные) возможности его развития для получения максимальной и необходимой продукции при их искусственном воспроизводстве (рис. 80).

Еще Г. Н. Монастырский [1952] отмечал, что при естественном бытовом стоке Волги нарушения нормального развития половых клеток, вызванные неблагоприятными условиями воспроизводства и приводящие к пропуску нерестового периода, были редким явлением. Эти нарушения обнаруживались у единичных особей, и поэтому существенно не влияли на соотношение пополнения и остатка и не снижали количества нерестящихся производителей. Поэтому при анализе динамики численности отдельных видов рыб ими можно было пренебречь. Однако в последнее время после создания на Волге и на других реках каскада водохранилищ при существенно измененном гидрологическом режиме на всех участках реконструированных рек в нерестовом стаде все чаще стали встречаться особи, не принимающие участия в размножении, в связи с отсутствием необходимых условий для их воспроизводства [Владимиров и др., 1963; Гордеев, 1968; Ильина, Гордеев, 1970; Зеленин, 1960 а, б; Кошелев, 1957, 1965 а, б, 1966; Поддубный, 1969; Спановская, Григораш, 1963; Чепурнова, 1964; и др.] В отдельные годы в реконструированных водоемах процент пропускающих нересто-

Таблица 25

Изменение числа (в %) производителей леща, судака и щуки с резорбцией икры в р. Днепр по данным контрольных уловов (Владимиров и др., 1963)

Годы	Лещ *	Судак *	Щука **		
			всего самок	с резорбцией	
				всего	%
1953	5,6	1,9	—	—	—
1957	6,4	—	—	—	—
1958	1,5	3,8	—	—	—
1959	5,7	9,8	195	63	61,0
1930	—	0	96	40	41,7
1961	14,9	0	57	39	68,4

* Прилоганный участок.

** На IV—V стадии, нерестовый период апрель — июнь.

вый период производителей очень высок, а в нерестовом стаде у некоторых видов рыб часто не участвует в икрометании до 40—50% производителей от всей величины остатка.

Некоторое представление о числе производителей с перерожденной икрой, в связи с отсутствием необходимых условий для икрометания отдельных видов рыб в различных участках реконструированных водоемов (Волга и Днепр), можно видеть в табл. 24 и 25. Отсутствие необходимых условий для размножения снижает интенсивность воспроизводства отдельных видов, отражается на урожайности и численности отдельных поколений, а это сказывается на видовом составе не только промысловых уловов, но и на видовом составе рыб в ряде реконструированных промысловых водоемов.

ВЗАИМОСВЯЗИ РАЗЛИЧНЫХ ЗВЕНЬЕВ РЕПРОДУКТИВНОГО ПРОЦЕССА У ВИДОВ РЫБ С РАЗНОЙ ЭКОЛОГИЕЙ НЕРЕСТА

Сравнительные морфо-экологические исследования различных звеньев репродуктивного цикла у рыб показали, что имеется тесная связь во всех звеньях репродукции, например, выметывание икры в толщу воды — пелагофильная группа видов рыб, а это тесно связано с поведением производителей во время нереста, продолжительностью движения сперматозоидов и способностью икры к оплодотворению, с особенностью строения оплодотворенной икры, эмбрионального развития и т. д. В этом плане экология размножения рыб не изучалась, и, по-видимому, в связи с этим многие особенности полового диморфизма у самых распространенных видов оставались загадкой для зоологов, а поведение производителей во время размножения — белым пятном в биологии многих видов рыб.

«Биология размножения пресноводных рыб оставалась до последнего времени одной из наиболее слабо изученных областей прикладной ихтиологии», писал еще в 1948 г. А. В. Лукин. Еще хуже, по его мнению, обстояло дело с изучением окружающей среды в смысле ее влияния как на характер икрометания, так и на воспроизводство популяции в целом. По мнению Лукина [1948, а], «рыбы, мечущие икру в период, наиболее благоприятный для выживания потомства, имеют однократный нерест, в то время как при условиях неблагоприятных наблюдается порционное икрометание» [с. 571]. А. В. Лукину удалось впервые связать характер (тип) икрометания речных видов рыб с местами и сроками нереста. В начале паводка, когда условия, как он пишет, благоприятны для воспроизводства, выметывают в основном икру рыбы с однократным типом нереста. В меженный период, в период спада паводковых вод, преимущественно размножаются виды рыб с порционным типом икрометания. Материалы Лукина представлены в табл. 26. Как видно из данных, в меженный период наблюдается в основном порционное икрометание. Единоновременный нерест, как правило, встречается в начале или в середине паводка. Виды рыб, размножающиеся в это время, имеют в большинстве случаев кратковременный нерест.

Однако следует подчеркнуть, что тот или иной тип икрометания, длительность нереста — это приспособление вида к определенным условиям воспроизводства.

Несмотря на наружное оплодотворение, которое у рыб происходит в самых различных экологических условиях, икра выметывается на быстром течении, при отсутствии течения — на растительность или песок, в толщу воды и т. д., процент оплодотворенной икры в естественных условиях, как правило, бывает всегда высоким. М. И. Тихий в связи с этим высказал интересную мысль, что «...положение производителей в момент полового акта весьма приспособительно к быстрому смешиванию икры и молок даже на течении, а оплодотворяющая способность спермы и способность икры к оплодотворению сохраняется относительно долго по сравнению со скоростью самого оплодотворения» [Тихий, 1939, с. 67]. Специализированное движение у рыб, по мнению автора, при наружном оплодотворении имеет черты, присущие бесхвостым амфибиям. Своеобразное строение воспроизводительной системы у рыб, по нашим наблюдениям, тесным образом связано с особенностями биологии размножения отдельных видов.

Морфофункциональная и экологическая специфика в различных звеньях репродуктивного цикла у видов рыб с различной биологией размножения протекает в следующих основных направлениях: во-первых, у видов рыб *разных* экологических групп мы обнаруживаем не только *разное* поведение производителей во время нереста, не только *различные* формы эмбриоадаптаций, но и *разные* формы ооадаптаций; например, разную способность икры к оплодотворению (длительность этого периода), ту или иную подвижность и оплодотворяющую способность сперматозоидов; во-вторых,

Таблица 26
Зависимость характера икрометания речных видов рыб от мест и сроков нереста
[Лукин, 1948, а]

Места нереста	Пойма			
Сроки нереста	начало паводка	середина паводка	конец паводка	межень
Условия нереста	неблагоприятные	благоприятные	неблагоприятные	крайне неблагоприятные
Виды с однократным нерестом	щука	серушка, лещ, синец, сом, судак, окунь	—	—
Виды с порционным икрометанием	вьюн, голец, ниповка	ерш	уклейка, густера, сазан	красноперка, овсянка, карась золотой, карась серебряный, линь
Число видов	4	7	3	5
Процент видов рыб с однократным нерестом	25	86	0	0
Места нереста	Русло			
Уровеньный режим	паводок		межень	
Условия нереста	благоприятные		неблагоприятные	
Число видов	8		5	
Процент видов рыб с однократным нерестом	100		20	

различное строение половых желез в связи с особенностями развития и выметывания половых клеток, разные способы выведения икры и молок, связанные с различной длительностью нерестового периода; в-третьих, различные формы полового диморфизма, связанные с особенностями экологии размножения рыб, и в том числе с поведением производителей во время размножения.

Все перечисленные особенности в поведении производителей во время нереста, разнообразные ооадаптации, специфика полового диморфизма обеспечивают наиболее полное оплодотворение икры и дальнейшее развитие потомства. Они выработались у видов рыб в результате адаптации и естественного отбора к существованию и воспроизводству себе подобных в чрезвычайно разнообразных экологических условиях. Наряду с оригинальными исследованиями

экологии размножения рыб, проведенными М. И. Тихим, показавшим определенную связь между поведением производителей и условиями размножения рыб, в работах С. Г. Крыжановского [1949, 1950] была установлена прямая связь между характером размножения видов рыб разных экологических групп с различной продолжительностью оплодотворения икры: у пелагофилов способность яиц к оплодотворению сохраняется длительное время, например, у таких видов, как чехонь, сахалинская сельдь и другие. У группы литофильных видов рыб она непродолжительна. Одна из особенностей размножения сахалинской сельди, которая отличает ее от многих других видов рыб, выражается в том, что сельдь для нереста в очень больших количествах концентрируется на сравнительно ограниченных участках побережья, где происходит овуляция и выведение огромного количества сперматозоидов. В процессе икрометания в воду выделяется такое количество сперматозоидов, что морская вода, по описанию С. Г. Крыжановского, на большом расстоянии приобретает беловато-молочный цвет, по которому можно даже обнаружить нерестилища сельди на очень большом расстоянии от них через несколько часов после нереста [Крыжановский, 1956]. В связи со своеобразным способом размножения сельди были обнаружены Крыжановским и разнообразные приспособления находящихся в морской воде выметанных половых клеток. Яйца сельди длительное время (до 4 ч) сохраняют способность к оплодотворению. Сперматозоиды долго не теряют оплодотворяющую способность и сохраняют ее и в неподвижном состоянии. Эта способность к оплодотворению сохраняется до 48 часов. Длительное сохранение яйцами и сперматозоидами сельди оплодотворяющей способности в воде благоприятствует полному оплодотворению и обеспечивает в естественных кладках предельно низкое число неоплодотворенных икринок, что создает благоприятные и необходимые условия для развития икры, склеенной в комки и многослойные пласты [Крыжановский, 1956]. Как указывает С. Г. Крыжановский, в кладках карповых рыб количество неоплодотворенных икринок чрезвычайно возрастает во второй половине нереста. Это связано, по его мнению с сокращением количества самцов в нерестовых стаях. Взаимосвязь способности к оплодотворению икры от мест, времени и других экологических условий размножения можно обнаружить у всех других видов рыб. У одних видов она мала, у других эта способность к оплодотворению значительно увеличивается [Строганов, 1938, 1962; Крыжановский, 1949; 1956; Дрягин, 1952а, б; Гинзбург, 1963, 1968].

При изучении экологии размножения различных пресноводных видов рыб нас интересовали связи между особенностями строения яичников и семенников и спецификой поведения производителей у видов рыб, нерест которых происходит в разное время и на различных участках водоема [1957, 1958, 1960а, 1969]. Было замечено, что половой диморфизм, хорошо выраженный у самок и самцов линя в особенностях строения брюшных плавников у половозрелых особей, связан с особенностями экологии его нереста (Ко-

шелев, 1960а). У самок линия нет утолщенного луча в брюшных плавниках, а у самцов он сильно развит. Эти примеры полового диморфизма вошли в руководства и учебники. Этот пример полового диморфизма никак не освещается с точки зрения морфофункционального, приспособительного значения. Своеобразное строение брюшных плавников у самок и самцов связано с тем, что особи линия нерестятся на довольно глубоких участках водоема. Нерестилища линия расположены на глубине 1—1,5 метра, тогда как нерест других видов рыб протекает на более мелководных участках (лещ, сазан, карась, плотва, красноперка и многие другие фитофильные виды). О своеобразии участков в водоеме, на которых нерестится линия, говорят также данные, полученные при разведении линия в прудах [Вавилкин, 1950, 1955]. Эти участки для икрометания линия являются не случайными, а связаны со своеобразным поведением производителей во время выметывания и оплодотворения икры. В отличие от других видов рыб, у которых наблюдаются различные нерестовые скопления: образование своеобразных «гнезд» во время выметывания и оплодотворения икры, большие скопления производителей во время рассеивания икры на растении — группа различных фитофильных рыб с весенне-летним нерестом. Выбор довольно глубоких мест для нереста линия связаны с тем, что во время икрометания самка и самец вместе поднимаются к поверхности, самец обхватывает своими расширенными брюшными плавниками брюшко самки и в это время происходит выметывание и оплодотворение икры. В данном случае особенности в строении брюшного плавника — яркий пример полового диморфизма — связаны со спецификой биологии размножения линия. Эта особенность в экологии его размножения имеет и практическое значение — в отличие от создания комплекса необходимых условий для воспроизводства у других фитофильных видов рыб линию необходимы лишь относительно глубокие участки, где он мог бы успешно нереститься.

Изучение поведения производителей на местах икрометания у других видов рыб показали, что у карася во время выметывания икры и ее оплодотворения, так же как и у сазана, леща и плотвы, образуются определенные нерестовые скопления. Поведение самок и самцов во время размножения тесно связано с обеспечиванием наиболее полного оплодотворения икры у видов рыб с разной экологией нереста. Как было отмечено выше, у сазана образуются во время процесса икрометания определенные скопления, так называемые «гнезда», обычно на одну самку приходится два—пять самцов, а в некоторых случаях даже больше. Самцы непрерывно следуют за самкой. Когда самка останавливается, то начинаются круговые движения всех рыб, в этот момент образуются небольшие водовороты и происходит выметывание икры и ее оплодотворение. Все это опять обеспечивает наиболее полное оплодотворение икры, ее равномерное рассеивание и приклеивание к субстрату.

Сходное поведение производителей во время выметывания икры и ее оплодотворение мы наблюдали у карася, плотвы, леща, крас-

ноперки и многих других видов. Например, при нересте карася на местах нереста скапливается определенное количество самок и самцов. После выметывания икры она оплодотворяется сперматозоидами, которые в достаточном количестве присутствуют на данном микроучастке, а икра равномерно приклеивается на подводную мягкую растительность.

Как показали исследования, размеры, величина семенников у разных видов рыб тесно связаны с особенностями выметывания и оплодотворения икры. Нами было проведено сравнение коэффициентов зрелости половых желез у самцов с разной экологией размножения. При этом учитывалось абсолютное количество зрелых сперматозоидов в половой железе, специфика сперматогенеза в течение всего нереста, но не изучалась подвижность сперматозоидов. Сравнительные данные по размеру семенников показали, что, чем больше контакт производителей в процессе размножения, тем ниже коэффициент зрелости семенников. Например, у морского окуня при внутреннем оплодотворении он крайне низкий — меньше единицы [Сорокин, 1957].

В других случаях, когда происходит икрометание без образования своеобразных групп «гнезд» с определенным поведением производителей во время выбрасывания половых клеток, он довольно большой; например у карася, средний коэффициент зрелости перед нерестом у самок равен 15,9, а у самцов — около 5,5, у самок воблы — около 20,4, у самцов — 6,5 и т. д. У самцов же линия по сравнению с другими видами рыб коэффициент зрелости семенников относительно низкий и в среднем равняется 0,72, в то время как колебания коэффициента зрелости у самок ограничены пределами от 3,8 до 24. При анализе множества производителей при изучении биологии размножения линия в Рыбинском водохранилище, в дельте Волги и в некоторых других водоемах было отмечено, что семенники по сравнению с половыми железами самок у линия на всех стадиях зрелости половых желез небольшого размера. Как правило, семенники линия занимают небольшую часть брюшной полости, тогда как у карася, сазана семенник в IV стадии зрелости занимает значительную ее часть (рис. 81, Д и Е).

Остановимся еще на одном примере, свидетельствующем о связи между половым диморфизмом и спецификой экологии размножения бычка-кругляка. Известно, что самки и самцы бычка-кругляка легко различаются по строению половых сосочков, расположенных на брюшной стороне особей. У самок половых сосочков два, у самцов — один (рис. 81, Б). Эти различия самок и самцов как примеры полового диморфизма у рыб фигурируют во многих учебниках, различного рода руководствах и определителях. Наши исследования гаметогенеза и экологии нереста бычка-кругляка показали, что еще задолго до периода овуляции, у развивающихся ооцитов на IV стадии зрелости гонад имеется уже четко выраженная асимметрия: на анимальном полюсе ворсинчатый клейкий слой развит значительно сильнее, ворсинки имеют длину до 0,4 мм по сравнению с вегетативным полюсом и всей остальной поверхностью

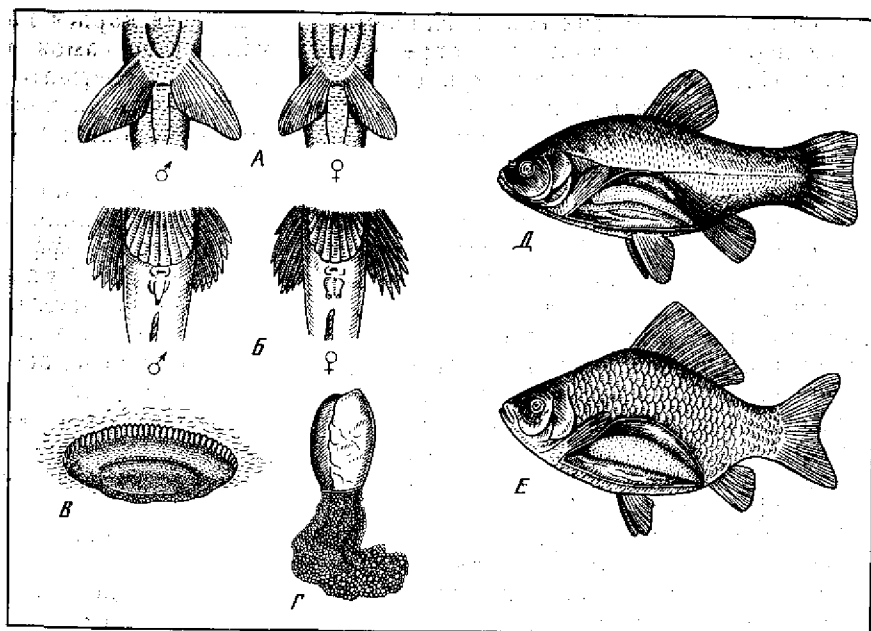


РИС. 81. Некоторые особенности полового диморфизма и строения половых желез у рыб, связанные со спецификой экологии размножения

А — брюшные плавники самца и самки диня; В — уrogenитальные сосочки самца и самки бычка-кругляка; В — кладка икры бычка-кругляка; Г — половая железа окуня и выведение единой кладки из голады; Д — строение и величина семенников (IV стадия зрелости) у диня; Е — то же, у карася

социта, где ворсинки не длиннее 0,04 мм. По-видимому, из каждой доли двухлопастного яичника созревшие икринки выводятся наружу из одного уrogenитального сосочка, имеющего связь с данной лопастью половой железы. Икринки по одной выводятся вегетативным полюсом вперед, сзади икринки тянется «хвост» в виде скопления массы ворсинок, которые образуются в результате сползания ворсинчатого слоя со всей поверхности овулировавшего ооцита. Благодаря этому икринки располагаются в кладке строгими сферическими рядами, что обеспечивается и своеобразным строением уrogenитальных сосочков и самих икринок и поведением производителей бычка-кругляка во время размножения (рис. 81, В и В).

Направленное выделение икры из уrogenитальных сосочков и прикрепления икринок бычка-кругляка к субстрату анимальным полюсом подтверждается и непосредственными наблюдениями за процессом икрометания этого вида в аквариальных условиях, проведенными нереста ряда литофильных видов рыб Черного моря Э. М. Калининой [1965].

Таким образом, исследования показывают, что у каждого вида рыб имеются свои, присущие данному виду особенности в экологии нереста. Многие своеобразные черты в строении репродуктивной

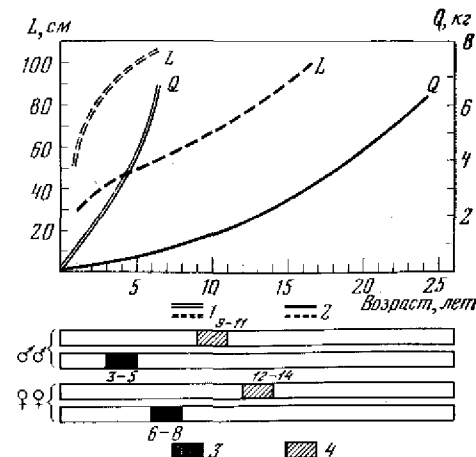
системы становятся понятными после анализа особенностей размножения отдельных видов рыб. Начало нереста тесно связано с наличием видоспецифичного комплекса экологических факторов, однако в роли ведущего, определяющего фактора для размножения различных видов как в отдельных водоемах, так и для одного и того же вида в различных водоемах могут выступать некоторые из них. Все звенья репродуктивного процесса у рыб тесно связаны друг с другом и обусловлены исторически сложившейся приспособленностью видов рыб к определенным экологическим условиям. Реакция отдельных звеньев репродуктивного процесса у рыб на изменения условий существования разнообразна, а равнозначное экологическое приспособление может достигаться разными способами. Изменения в одном звене репродуктивного цикла отражаются на прохождении последующих процессов, а это приводит к изменению исторически сложившегося характера связей между организмом и средой, возрастной и половой структурой популяций, скорости воспроизводства, падению или увеличению численности отдельных видов, что влияет на стабильность и ценность промысловых уловов.

ОБСУЖДЕНИЕ ДАННЫХ

Влияние экологических факторов на особенности прохождения различных звеньев репродуктивного процесса у рыб свидетельствует о том, что мы еще недостаточно знаем об адаптивных возможностях в изменении отдельных звеньев репродуктивного цикла и всего онтогенеза у многих, даже, казалось бы, хорошо изученных и повсеместно распространенных видов рыб. Нам кажется, что это связано с тем, что биология размножения многих видов рыб ранее изучалась в естественных природных водоемах, где в течение многих веков вырабатывались определенные отношения в характере воспроизводства и развития с ежегодно меняющимися в определенных пределах гидрометеорологическими условиями и всей ди-

РИС. 82. Особенности изменения скорости полового созревания и темпа роста сибирского осетра в естественных и экспериментальных условиях [Акимов и др., 1980; Акимов, 1981]

Линейный (L) и весовой (Q) рост осетров в р. Лена (2) и Конаково (1); возраст полового созревания самок и самцов осетра в р. Лена (4) и Конаково (3)



наличием экосистем природных естественных водоемов. Существенные и необратимые изменения в фауне рыб во многих реконструированных водоемах (водоемы-охладители полностью зарегулированный сток ряда рек и существенно измененный гидрологический режим некоторых внутренних водоемов, изменение видового состава водоемов в результате интенсивного лова, акклиматизационных мероприятий и т. п.) приводят к неожиданным проявлениям в изменениях характера воспроизводства и развития особей отдельных видов рыб, которые выпадали из поля зрения ученых при анализе особенностей прохождения различных звеньев репродуктивного процесса, всего онтогенеза лишь в естественных природных водоемах. Т. е. в данном случае мы имели подробные сведения о динамике исторически сложившихся процессов, а не особенностей кинетики процессов воспроизводства и развития в условиях, выходящих за рамки средних многолетних, в существенно и необратимо измененных условиях существования особей многих видов рыб. Зачастую именно эти скрытые потенциальные возможности видовых адаптаций играют существенную роль в повышении эффективности при их искусственном разведении (рис. 82).

Таким образом, наиболее полное выяснение степени действия (конкретные градиенты и их амплитуда) разнообразных экологических факторов в течение всего онтогенеза (включая воспроизводство и жизненные циклы) — это основной путь повышения эффективности и оптимизации технологии при различных формах искусственного разведения ценных видов рыб.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В течение длительной эволюции у видов рыб вырабатывались определенные отношения со средой. Этот историзм проявляется и в особенностях особей у видов с разной экологией онтогенеза, а также на популяционном и экосистемном уровнях. В большинстве случаев многовековые естественные колебания экологических факторов в природе, как правило, не выходили за пределы адаптивных возможностей отдельных видов рыб в их также исторически сложившихся ареалах. Разносторонняя деятельность человека (урбанизация, гидростроительство, ирригация, массовое использование водоемов в качестве охладителей энергетических объектов, акклиматизация, интенсификация рыбоводства и аквакультуры и т. д.) существенно влияет на экологию и фауну рыб и, в первую очередь, на условия и интенсивность их воспроизводства, что наряду с другими факторами приводит к сокращению одних видов, к увеличению численности других, определяя тем самым ценность и величину промысловых уловов, другими словами ценность и величину рыбной продукции.

На территории нашей страны расположено бесчисленное множество больших и малых водоемов. Общая площадь озер, водохранилищ и прудов составляет около 30 млн. га, а протяженность рек, имеющих рыбохозяйственное значение, около 0,5 млн. км. К началу 80-х годов в СССР находилось в эксплуатации около 1000 водохранилищ, наиболее важное народнохозяйственное значение среди них имеют 205 водохранилищ, из которых 89 используется преимущественно в интересах рыбного хозяйства [Макаров, 1971; Буторин, 1979]. Проблема рационального использования таких значительных водных пространств ставит серьезные задачи перед ихтиологами и рыбоведами по сохранению и увеличению рыбных запасов. Происходят глубокие изменения гидрологического, термического и гидрохимического режима многих водоемов.

Повышенный температурный режим в водоемах, не говоря о других антропогенных факторах, несомненно может оказаться одним из главных лимитирующих факторов для воспроизводства и существования многих видов. Изменение водной среды вызвало необходимость полной реконструкции ихтиофауны ряда водоемов (см. рис. 81). Так, дальневосточные растительноядные рыбы, акклиматизированные во многих водоемах юга нашей страны, в настоящее время составляют 22,2% всех прудовых рыб. Академик С. С. Шварц [1975] в работе «Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование» отмечал, что, во-первых, мы, глобально из-

меняя природу, зачастую не ставим вопроса о том, как она на эти изменения реагирует: во-вторых, в процессе хозяйственной деятельности человека существенно меняется структура биоценозов, в которых начинают преобладать отдельные виды, преимущественно эврибионтные.

В течение длительного времени протекала эволюция онтогенезов у различных видов рыб к определенному комплексу экологических факторов. Нашими многолетними сравнительными эколого-морфологическими исследованиями особенностей воспроизводства рыб в связи с разнообразными условиями существования особей в разнотипных популяциях показано, что для прохождения различных звеньев репродуктивного процесса требуется видоспецифичный комплекс экологических факторов (гидрологический, термический и гидрохимический режим, наличие необходимого нерестового субстрата и кормовых организмов и т. д.). Изменяя условия существования видов рыб, мы в первую очередь изменяем условия их воспроизводства. Период размножения является, как правило, одним из узких мест в динамике их численности, а некоторые факторы среды становятся лимитирующими в прохождении различных звеньев репродуктивного процесса. Наши данные согласуются с положениями Ю. Одума, который в «Основах экологии» пишет: *«...период размножения является обычно критическим; в этот период многие факторы среды часто становятся лимитирующими... Пределы толерантности для размножающихся особей, развития яиц, эмбрионов и личинок уже, чем для неразмножающихся взрослых животных»* (выделено нами.— Б. К.) [1975, с. 141].

В разнообразных реконструированных водоемах с изменяющейся фауной рыб необходимо: 1) собрать наиболее полные эколого-морфологические сведения о многообразии отношений развивающегося организма со средой и степени действия разнообразных естественных и искусственно создаваемых человеком экологических факторов в течение всей жизни особей каждого ценного вида; 2) сочетать сравнительные и комплексные эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования с анализом и моделированием процессов размножения и развития рыб в экспериментальных условиях (в природе и лаборатории); 3) выяснять потенциальные возможности изменения онтогенеза, структуры популяций и преобразования фауны рыб в непрерывно и необратимо меняющихся условиях существования; 4) изучать диапазон реакции при действии разнообразных экологических факторов на прохождение всех этапов развития, различных звеньев репродуктивного процесса и жизненных циклов с целью определения оптимальных условий для искусственного разведения каждого промыслового вида.

Если раньше мы стремились лишь максимально эксплуатировать рыбные богатства внутренних водоемов, то сейчас одна из основных задач — интенсификация рыбоводства. На смену стратегии экстенсивного рыболовства выдвигается на первый план стратегия интенсивного рыбоводства. «Нужно создавать новое направление, не просто ловить, а выращивать рыбу от икринки до товар-

ного веса, нужно взять в руки все биологические процессы и контролировать их, чтобы со временем не зависеть даже от погодных условий» [Ваняев, Ставский, 1981, с. 12]. Всем ясно, чтобы разводить промысловые виды и получать необходимую и максимальную продукцию с управляемых водных экосистем, надо детально знать биологию разводимых объектов. Практика любого «водства» (птицеводства, овцеводства и т. д.) показывает, что эффективность рыбоводных мероприятий зависит от полноты знаний биологии разводимых объектов в течение всего онтогенеза (от процесса получения икры и молок до создания молочного стада); от глубины наших сведений о степени действия различных экологических факторов (естественных и искусственно создаваемых в течение всей жизни особей ценных видов рыб).

Поэтому наиболее полное выяснение широты отношений развивающегося организма со средой обитания — это основной путь оптимизации технологических процессов при их искусственном разведении с целью получения максимальной и нужного качества продукции с управляемых водных экосистем. Для выяснения диапазона отношений развивающегося организма (от зарождения и до смерти особи) со средой и степени действия различных естественных и антропогенных факторов в течение всего онтогенеза с целью создания оптимальных условий при искусственном разведении хозяйственно важных видов рыб необходимо значительно усилить и в дальнейшем эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования проводить в трех аспектах:

а) изучать особенности размножения и развития особей в разнотипных популяциях, обитающих в разнообразных естественных водоемах в пределах всего ареала (выяснение диапазона и особенностей реакций всего онтогенеза в разнотипных популяциях в пределах естественного ареала);

б) выяснить особенности размножения и развития особей в разнообразных реконструированных водоемах с существенно измененными условиями обитания (выяснение диапазона и особенностей реакции всего онтогенеза особей в результате эксперимента в природной обстановке);

в) вскрывать особенности размножения и развития особей видов рыб разных экологических групп в экспериментально запрограммированных условиях их выращивания (выяснение диапазона и особенностей реакций всего онтогенеза особей в эксперименте).

Как нам представляется, именно целенаправленные экспериментальные исследования как в природной, так и в лабораторной обстановке быстрее могут дать ответ на поставленные практикой вопросы: какова степень действия тех или иных экологических факторов (естественных и антропогенных) на особенности прохождения всего онтогенеза (включая воспроизводство и жизненные циклы) у отдельных ценных видов рыб?

Какие необходимо создать условия для искусственного разведения того или иного промыслового вида рыб с целью получения максимальной рыбной продукции при разных формах рыбоводства с управляемых водных экосистем? Только в данном случае мы сможем не только объяснить происходящие изменения в фауне рыб в результате изменения естественных природных водоемов при все усиливающемся влиянии разнообразных антропогенных факторов на водные экосистемы, но и прогнозировать эти изменения и умело направлять до сего времени стихийно протекающие процессы в нужную для человека сторону с целью интенсификации рыбоводства и получения максимальной рыбной продукции.

В связи с различными условиями существования особей видов рыб с разной экологией в разнообразных реконструированных водоемах происходят серьезные изменения в воспроизводстве и развитии рыб. Изменяя любое звено биологического процесса (от гаметогенеза до периода старости), мы тем самым изменяем весь онтогенез, а это влияет на характер приспособительных преобразований популяций и на фауну рыб в данном водоеме. Как показывают наши наблюдения и, других исследователей, все звенья репродуктивного процесса и развития рыб требуют для своего прохождения определенного комплекса экологических факторов, становление которого проходило в течение длительной эволюции отдельных видов. При этом степень и характер действия на воспроизводство и развитие даже одного экологического фактора может быть различным, а в роли ведущего (определяющего прохождение данного процесса) в течение развития особей различных видов рыб могут выступать те или другие экологические факторы, например, для начала икрометания одних видов среди комплекса экологических факторов решающее значение приобретает наличие нерестового субстрата, для других — определенный уровень воды водоема, для третьих — достижение определенной температуры, при которой начинается размножение данного вида. Диапазон и амплитуда действия отдельных экологических факторов могут меняться и в процессе развития особей у различных видов рыб. Например, многочисленные данные по анализу влияния температурного режима на размножение и развитие рыб свидетельствуют о том, что наиболее «узок» и видоспецифичен диапазон ее действия на ранние периоды размножения и развития (начало икрометания и эмбриогенез). В дальнейшем процесс развития молоди и взрослых особей может протекать при иных температурах и они могут иметь свой видоспецифичный диапазон и размах варибельности данного экологического фактора, а также различные температурные условия для оптимального течения всего хода развития особей у видов рыб с различной экологией. Все это разнообразие в требованиях к условиям среды в воспроизводстве и развитии особей у видов рыб с разной экологией необходимо не только хорошо знать, но и учитывать при создании оптимальных условий при их искусственном разведении с целью получения необходимой и максимальной продукции при различных формах рыбоводного процесса (процесс получения

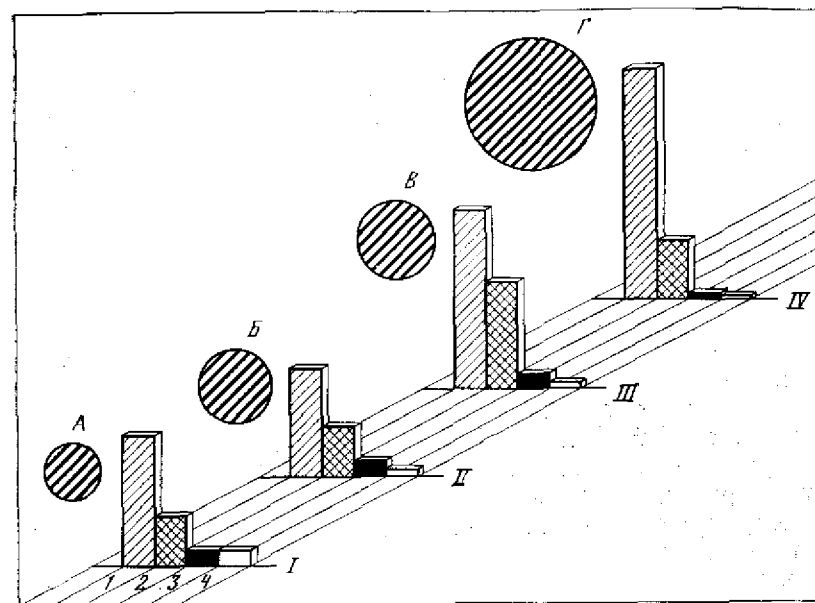


РИС. 83. Динамика и видовой состав рыб в водоеме-охладителе Литовской ГРЭС

I — исходное состояние продуктивности (I) и основных промысловых видов рыб; II — 1967—1970 гг. — первый период; III — 1971—1974 гг. — второй период; IV — 1975—1980 гг. — второй период; A — D — изменение продуктивности водоема (увеличилась в 3,8 раза); 1 — плотва, 2 — лещ, 3 — хариус, 4 — дель

икры и молок, инкубация икры, получение личинок и мальков, а также полноценного посадочного материала, выращивание товарной рыбы, создание ремонтного стада и т. д.) (см. рис. 80).

При значительных и необратимых изменениях условий существования рыб происходят серьезные изменения в градиентах действия отдельных экологических факторов или их комплекса на воспроизводство и развитие отдельных видов рыб, что приводит к изменению видового состава и перегруппировке их в фауне в водоеме с повышенным влиянием различных форм антропогенного воздействия, в которой начинают преобладать зачастую малоценные, сорные эврибионтные виды (рис. 83).

У рыб, пойкилотермных животных, развивается значительное количество половых клеток, богатых запасными питательными веществами. Коэффициент зрелости у самок многих видов рыб, т. е. отношение веса гонад к весу особей, колеблется от 20 до 70%. Для развития такого значительного количества икры и обеспечения процесса интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах необходимы значительные энергетические затраты со стороны материнского организма. Поэтому у рыб процесс интенсивного вителлогенеза начинается только при накоплении в теле самок опре-

деленного количества пластических и энергетических веществ, при условии своевременного включения в систему общего обмена — обмена генеративного, обеспечивающего этот процесс развития половых клеток. При этом в связи с особенностями обменных процессов у видов рыб с различной экологией (планктофагов, бентофагов, хищников; скороспелых и позднеспелых, разной биологии нереста) обнаруживается и различная степень связи между обменными процессами и особенностями гаметогенеза и спецификой выметывания половых клеток, а также со своеобразием резорбционных процессов в яичниках.

Сравнительными эколого-морфологическими исследованиями особенностей гаметогенеза и нереста у видов рыб с различной экологией размножения была изучена не только видовая специфика в прохождении различных звеньев репродуктивного процесса, но и пути и формы их изменения в связи с различными условиями существования особей. Было показано, что различная степень асинхронности развития ооцитов тесным образом связана с типом выметывания икры: синхронное развитие ооцитов в период вителлогенеза — единовременное икрометание; прерывистая асинхронность развития ооцитов в период вителлогенеза — порционное икрометание, непрерывная асинхронность развития ооцитов в период малого и большого их роста — многопорционное икрометание; непрерывное развитие ооцитов — крайне многопорционное икрометание; прерывистый переход синхронно развивающихся ооцитов из фазы Е в F — многопорционное икрометание. Установлено, что степень асинхронности развития ооцитов сокращается от низких к высоким широтам. Обнаружено, что даже среди близкородственных видов рыб южной фауны встречаются виды с синхронным развитием ооцитов и единовременным нерестом и виды с непрерывной асинхронностью развития ооцитов и единовременным нерестом и виды с непрерывной асинхронностью развития ооцитов и многопорционным икрометанием. В водоемах разных широт степень асинхронности развития ооцитов может несколько меняться: в северных водоемах у видов рыб с прерывистой асинхронностью развития ооцитов в период вителлогенеза они несколько ниже, чем у особей того же вида, обитающего в южных водоемах. Наблюдения показывают, что зачастую у видов рыб с синхронным развитием ооцитов на северной границе ареала наблюдается некоторая асинхронность в развитии половых клеток. По-видимому, эти и многие другие особенности развития ооцитов у рыб тесно связаны с особенностями существования особей и, в первую очередь, с характером обменных процессов, т. е. при более благоприятных условиях существования степень асинхронности развития ооцитов уменьшается, и, наоборот, при неблагоприятных — усиливается. Это, по-видимому, тесным образом связано с физиологическим состоянием самок, особенностями обменных процессов в течение полового цикла, о чем свидетельствуют не только данные экспериментов [Беккер, 1959, 1959а, б], но и экологическая физиология некоторых видов [Шульман, 1959; Шульман и др., 1970]. Лишь у немногих видов рыб, по-видимому,

происходит и смена степени асинхронности развития ооцитов в период вителлогенеза и в типе икрометания.

Самцы всех видов рыб выметывают половые клетки отдельными порциями и, благодаря этому, длительное время принимают участие в нересте. Процесс сперматогенеза у самцов, принимающих участие в продолжительном нересте, весьма различен (см. рис. 65), так же как и способы образования семенной жидкости [Буцкая, 1959, 1975; Турдаков, 1972; Белова, 1978, 1981]. Обнаружены и изучены три типа сезонного развития половых клеток, связанных со временем интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах и сроками размножения: 1) процесс интенсивного вителлогенеза завершается осенью, самки зимуют со зрелыми половыми клетками (первый тип); 2) процесс интенсивного вителлогенеза протекает весной, незадолго до размножения самок (второй тип); 3) интенсивный вителлогенез протекает быстро, в осенний период, незадолго до нереста самок (сиги) (третий тип). Показано, что в водоемах разных широт наблюдается переход одного типа сезонного хода гаметогенеза в другой. Например, у ряда видов рыб первый тип сезонного хода гаметогенеза, наблюдаемый в водоемах средних широт, переходит во второй тип в южных водоемах, что, по-видимому, связано с особенностями обменных процессов у самок, обитающих в водоемах с различным температурным режимом в течение года. Возможно, что обнаруженная нами связь между температурным режимом водоемов и особенностями изменения сезонного хода развития половых клеток определяется более ранним или более поздним временем включения в общий обмен генеративного обмена. В условиях значительно измененного температурного режима, например в водоемах-охладителях, у некоторых видов рыб вообще не наступает процесса интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах.

Для каждого из пяти периодов в развитии ооцитов у рыб (см. табл. 4) необходим определенный комплекс условий, без наличия которых происходят различного рода нарушения в характере протекающих процессов и изменения в длительности прохождения стадий зрелости гонад в период достижения возраста половой зрелости и ежегодно повторяющегося полового цикла. Наиболее быстрый путь приспособления рыб к различным условиям воспроизводства — это изменение скорости развития половых клеток и гонад. При этом в большей степени изменяется продолжительность превителлогенеза, и в меньшей — интенсивное накопление питательных веществ в половых клетках. Это определяет время наступления половой зрелости, особенно сезонного развития ооцитов и ритм размножения, что тесно связано с особенностями всего онтогенеза и с адаптивными преобразованиями и скоростью воспроизводства популяций.

Временные пропуски нереста, обнаруженные нами у разных видов рыб (медленнорастущая прибрежная экологическая форма окуня, малотычинковая форма сига и т. д.), вызваны неблагоприятными условиями существования самок и связаны с задержкой про-

цесса интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах. Они наблюдаются, как правило, у молодых самок после первого — второго периодов размножения, когда энергетические ресурсы организма крайне истощены, а восстановительные процессы низки. Поэтому не правы исследователи, считающие [Дрягин, 1940, 1952а, б; Лукин, 1949; и др.], что рыбы после первого нереста всегда выметывают икру ежегодно.

Широкие сравнительные эколого-морфологические исследования особенностей резорбционных процессов проведены в яичниках рыб с разной экологией. Они показали, что резорбция половых клеток как естественный процесс наблюдается в яичниках в разные периоды жизни самок: некоторой части ооцитов протоплазматического роста у молодых и старых особей, «остаточной икры» после каждого нерестового периода. В это же время рассасываются и все лопнувшие (опустевшие) фолликулы после овуляции и вымета икры. У видов с асинхронным развитием ооцитов процессы резорбции отдельных невыметанных икринок идут зачастую параллельно с развитием очередной порции икры. У видов с синхронным развитием ооцитов эти процессы могут протекать дольше, что указывает на неблагоприятные условия существования самок и их значительное истощение после нереста, приводящего иногда к пропуску последующего нереста. В половых железах самок, участвовавших в нересте, всегда присутствуют следы резорбционного процесса в виде конечных фаз лопнувшего (опустевшего) фолликула и отдельных невыметанных ооцитов. Детальный эколого-морфологический анализ резорбционных процессов дал возможность выявить скорость наступления половой зрелости, разграничить пополнение от остатка, уточнить сроки размножения рыб, знать количество выметываемых порций икры у видов с прерывистым развитием ооцитов в период вителлогенеза, установить сроки наступления периода старости. Конечные фазы резорбции у разных видов рыб имеют некоторые своеобразные черты в связи с различным строением оболочек ооцитов в период их развития, а также разным строением (наличием тех или иных слоев) лопнувшего фолликула. Конечные же фазы резорбции неовулировавших ооцитов периода протоплазматического роста и опустевшего фолликула у большинства видов рыб хорошо отличаются друг от друга.

Одинаковый экологический эффект может у разных видов рыб достигаться разными путями. Пример: 1) удлинение нерестового периода достигается за счет разного количества развивающихся и выметываемых порций икры, или за счет неодновременного созревания особей всего нерестового стада; 2) наиболее полное оплодотворение выметанной икры у видов рыб разных экологических групп достигается путем или сохранения разной по времени способности к оплодотворению икры и оплодотворяющей способности сперматозоидов, или за счет своеобразного поведения производителей во время нереста — плавучесть икры — или за счет увеличения объема, или за счет изменения удельного веса икринок (наличие жировой капли и т. п.) и мн. др.

В течение онтогенеза рыб в различных условиях существования особей наблюдается разная скорость развития отдельных органов. Например, начало функционирования половых желез наблюдается в разном возрасте, а иногда и в разные периоды их онтогенеза, т. е. у особей отдельных видов рыб происходят существенные изменения в продолжительности и характере всего индивидуального развития, что влечет к изменениям и в скорости развития и в функционировании отдельных органов. Зачастую условия, благоприятные для роста рыбы, оказываются неблагоприятными для развития у них воспроизводительной системы. Например, в условиях продолжительного действия повышенных температур воды (выше 12°) в водоеме половая железа может вообще не функционировать, несмотря на высокий темп линейного и весового роста особей, а ооциты в яичниках таких самок длительное время находятся в периоде протоплазматического роста, т. е. у таких самок не наблюдается накопления питательных веществ в ооцитах без понижения относительно высоких температур воды в водоеме.

Изменения в скорости развития половых желез и времени наступления половой зрелости, ритме размножения, продолжительности функционирования половых желез, количестве развивающихся и выметываемых половых клеток оказывают большое влияние на структуру популяций (возрастную и половую), на скорость их воспроизводства, на их приспособительные возможности.

Представляется неверным утверждение исследователей [Кузнецов, 1979; и др.], что в измененных условиях обитания у рыб появляются совершенно новые экологические группы, например кладофилы и т. п., как адаптация к значительно измененным условиям обитания. По-видимому, эти изменения связаны с реализацией скрытых (потенциальных) до сего времени возможностей в развитии особей и в приспособительных преобразованиях популяций у различных видов рыб, т. е. проявляется многообразие отношений организма со средой как адаптивный ответ развития особей и популяций на эти изменения, т. е. реализация того, что имеется в наличии или в потенции у вида в целом.

Многолетние исследования показывают, что в ряде случаев без соответствующего экспериментального исследования бывает трудно сделать объективные выводы о специфике прохождения различных звеньев репродуктивного процесса и онтогенеза. Например, о диапазоне и широте действия различных экологических факторов на воспроизводство и развитие, судить о скрытых (потенциальных) возможностях в прохождении отдельных звеньев репродуктивного процесса и всего развития особей, об особенностях экологии размножения — числе развивающихся порций и количестве выметанной икры у видов рыб с непрерывным развитием ооцитов и многопорционным икрометанием и т. д.

Решение основного вопроса — «быть или не быть?» — возможность существовать, выжить или исчезнуть данной популяции в значительно и необратимо измененных условиях обитания связано с наличием и реализацией имеющихся у вида в целом, зачастую

скрытых (потенциальных) и еще не обнаруженных возможностей как на организменном (адаптационные возможности онтогенеза), так и на популяционном уровне (адаптивные возможности популяций) у разных видов рыб. При необратимых и существенных изменениях среды обитания происходит, как уже отмечалось, упрощение (сокращение) видового состава рыбного сообщества, в котором начинают преобладать лишь некоторые эврибионтные виды рыб. Одним из «узких» мест в этой проблеме сукцессий является отсутствие необходимых условий для воспроизводства отдельных видов рыб (например, определенного нерестового субстрата, комплекса факторов — температуры, газового режима и т. д. — для выметывания и развития икры, условий для дальнейшего развития молоди).

При решении вопроса о разнообразии отношений развивающегося организма со средой, о диапазоне и широте этих отношений в течение всего онтогенеза необходим детальный и комплексный анализ действия различных экологических факторов на развитие, а также сведения о видоспецифичном комплексе экологических факторов, обуславливающих прохождение каждого этапа развития, и о разной значимости того или иного фактора в онтогенезе, и, в том числе, в прохождении различных звеньев репродуктивного процесса и жизненных циклов у видов рыб с разной биологией.

Раньше в большей степени изучались морфо-экологические особенности развития особей у отдельных видов рыб в естественных природных водоемах. В настоящее время требуется большое внимание обращать на динамику изменчивости развития особей под влиянием разносторонней деятельности человека, существенно и необратимо изменяющей условия обитания как особей отдельных видов рыб, так и видовой состав рыб в целом. В большей степени, чем раньше, обращается внимание на эколого-морфологические особенности развития особей близкородственных видов с разной биологией, различным экологическим формам у одного вида, анализу специфики размножения и развития особей в разнотипных популяциях в разных участках ареала у эври- и стенобионтных видов рыб, а также данным, полученным в естественной природной обстановке (различные реконструированные водоемы) и в лаборатории. Анализ данных, полученных в эксперименте в природной обстановке (разнообразные реконструированные водоемы, акклиматизационные мероприятия и т. д.) и проверенных в лабораторных условиях, дает нам возможность судить о закономерностях прохождения и изменения различных звеньев репродуктивного процесса, жизненных циклов и всего онтогенеза в целом.

Мы стремились не только выяснить закономерности прохождения и изменения гаметогенеза у рыб с разной экологией размножения, но и специфику развития и функционирования половых желез у самок в разных условиях существования, а это все рассматривать в связи с особенностями онтогенеза в целом. При этом значительное внимание уделялось приспособительным изменениям популя-

ций у отдельных видов рыб в пределах ареала, а также анализу изменения рыбных сообществ в реконструированных водоемах. Исследования свидетельствуют: во-первых, о разных закономерностях течения этих процессов (на уровне клеток, органов, организма, популяции или всего сообщества рыб в целом), о различной степени изменчивости и устойчивости различных биологических систем; во-вторых, о тесной связи между этими звеньями биологического процесса, изменяя начальные звенья этого процесса, например, гаметогенез, мы тем самым изменяем весь онтогенез, а изменяя условия существования особей — мы изменяем гаметогенез и экологию нереста и т. д., а это все связано с преобразованиями популяций и фауны рыб в целом.

В течение последнего времени стали интенсивно проводиться исследования по экологии животных и в том числе рыб. При этом пока в большей степени изучается экология видов (аутоэкология) и в меньшей степени экология природных комплексов организмов (экосистем, биогеоценозов) — синэкология. Однако, как в первом случае (аутоэкологические исследования), при выяснении особенностей экологии отдельных видов необходимо хорошо знать реакцию видов и приспособления их к условиям среды, т. е. выяснять широту взаимоотношений особей со средой у вида в целом, так и во втором случае (синэкологические исследования) при анализе степени устойчивости экосистем-сообществ необходимым и основным звеном является изучение особей в разнообразных популяциях. Таким образом, исследования экологии и эволюции онтогенеза особей у различных видов рыб, т. е. эколого-морфологические исследования всего развития особей, лежат в основе как синэкологических, так и аутоэкологических работ.

Для более детального анализа экологии и эволюции онтогенеза у ценных видов рыб, а также для выяснения оптимальных условий развития хозяйственно важных объектов при их искусственном разведении, необходимо: а) изучать особенности размножения и развития особей в разнообразных популяциях в пределах всего ареала (работы по программе МАБ); б) исследовать особенности размножения и развития особей в разнообразных вновь создаваемых водоемах (водохранилища, водоемы-охладители энергетических объектов и т. п.); в) выяснять особенности размножения и развития особей в экспериментальных запрограммированных условиях их содержания с целью управления онтогенезом и продуктивностью водных экосистем.

Для выяснения не только имеющихся, но и резервных (потенциальных) адаптивных возможностей в прохождении различных звеньев репродуктивного процесса и всех этапов онтогенеза у каждого промыслового вида рыб необходимы продолжительные и целенаправленные эксперименты в природной и лабораторной обстановке, анализ результатов действия измененных условий развития даже не в течение жизни одного поколения, а многих поколений.

Таким образом, анализируя особенности онтогенеза по линии особь — популяция — вид, полное выясняем экологические и

эволюционные реакции на уровне организма, а по линии—особь—популяция—экосистема—изучаем эволюционные преобразования сообществ. Хочу также напомнить высказывание Р. Риклефса («Основы общей экологии»): «Экологи удивительно невежественны во всем, что касается устойчивости природных систем—какие внутренние механизмы сообществ в этом участвуют и как они действуют? Какова относительная устойчивость различных сообществ? Не так-то просто распознать устойчивость даже там, где она имеет место. Почему это свойство природы так трудно уловимо? Устойчивость представляет собой кульминационную точку всех экологических взаимозависимостей, это—сумма всех компонентов и взаимодействий, составляющих сообщество,—синтез всех свойств низшего порядка, проявляющихся на уровне сообщества, популяции и организма. Чтобы понять сущность устойчивости, мы должны понимать экологические и эволюционные реакции и взаимосвязи на всех уровнях» (выделено нами.—Б. К.) [1979, с. 394].

В условиях существенной реконструкции водных систем—полностью зарегулированный сток многих рек, создание сети разнообразных водохранилищ, использование большого числа водоемов в качестве водоемов-охладителей энергетических объектов, интенсивная эвтрофикация многих внутренних водоемов, переброска стока многих рек с севера на юг—необходим совершенно иной подход к решению проблемы повышения воспроизводства рыбных богатств. Для этого, по-видимому, еще не достаточно только детального знания экологии размножения и развития ценных видов рыб, а надо научиться искусственно формировать продуктивные экосистемы, привлекая для этих целей даже далеко не традиционные для нашей страны объекты разведения (рыбоводства). Если мы сумеем выяснить сложные процессы, связанные со степенью устойчивости и изменчивости биологических систем (организм, популяция, экосистемы), на основании детального и одностороннего анализа кинетики протекающих процессов на разном уровне биосистем и перейдем от простой формы эксплуатации рыбных ресурсов в водоемах к управлению продуктивностью водных экосистем, то мы сумеем не только предвидеть и предотвратить нежелательные для нас изменения в фауне рыб, но и повысить их продуктивность.

ЛИТЕРАТУРА

- Айзенштадт Т. Б., Баранов В. С., Боровков А. Б. и др. Современные проблемы онтогенеза. М.: Наука, 1977. 319 с.
- Акимов Н. В. Созревание и половые циклы у осетровых (на примере сибирского осетра р. Лены).—В кн.: Исследования размножения и развития рыб: (Метод. пособие). М.: Наука, 1981, с. 48—57.
- Акимов Н. В., Соколов Л. И., Смольянов И. И., Малютин В. С. Сравнительный анализ роста и гаметогенеза сибирского осетра р. Лены в природных и экспериментальных условиях.—В кн.: Внутривидовая изменчивость в онтогенезе животных. М.: Наука, 1980, с. 48—57.
- Алеев Ю. Г. О типе нереста у *Sprattus phalericus* (Risso).—ДАН СССР, 1952а, т. 82, № 1, с. 161—162.
- Алеев Ю. Г. К экологии размножения черноморской ставриды (*Trachurus trachurus* L.).—ДАН СССР, 1952б, т. 83, № 5, с. 753—755.
- Алеев Ю. Г. О значении низкой температуры для стимуляции трофоплазматического роста овоцитов у рыб.—ДАН СССР, 1956, т. 110, № 3, с. 491—493.
- Алиев Д. С. Ихтиофауна пресноводных озер западного Узбека.—Тр. Мургабской гидробиол. ст. Ашхабад, 1953, вып. 2, с. 7—75.
- Анисимова И. М. Сравнительный анализ овогенеза некоторых видов костистых рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Мосрыбвтуз, 1952.
- Анисимова И. М. Сравнительный анализ овогенеза некоторых видов костистых рыб.—Тр. Мосрыбвтуза, 1955, вып. 7.
- Анисимова И. М. Гонады 20-летних карпов.—Изв. Моск. рыбовод.-мелиор. опыт. ст., 1956, № 1, с. 225—228.
- Анисимова И. М. Особенности эмбрионального развития потомства, полученного от производителей различного возраста.—Докл. Моск. с.-х. акад., 1961, вып. 69, с. 167—170.
- Анисимова И., Мартышев Ф., Привезенцев Ю. Возрастной подбор производителей.—Рыбоводство и рыболовство, 1961, № 2, с. 21—26.
- Анохина Л. Е. Закономерности изменения плодовитости рыб на примере весенне- и осенненерестующей салаки. М.: Наука, 1969. 295 с.
- Анпилова В. И. Влияние температуры на половое созревание баунтовского сига *Coregonus lavaretus baunti* (Muchomedjarov).—ДАН СССР, 1959, т. 129, № 5, с. 1162—1164.
- Анпилова В. И. Развитие воспроизводительной системы у сига с ранневесенним нерестом в новых условиях обитания.—В кн.: Вопр. экологии. М.: Высш. шк., 1962, т. 5, с. 7.
- Анпилова В. И. О систематическом положении баунтовского сига *Coregonus lavaretus baunti* (Muchomedjarov).—Изв. ГосНИОРХ, 1967а, т. 62, с. 129—140.
- Анпилова В. И. Биология и разведение баунтовского сига *Coregonus lavaretus baunti* (Muchomedjarov).—Изв. ГосНИОРХ, 1967б, т. 63, с. 74—123.
- Апекин В. С. Исследования по физиологии созревания и нереста морских рыб.—Тр. ВНИРО, 1976, т. 115, с. 5—12.
- Аршавский И. А. К механизму возникновения физиологической незрелости новорожденных животных.—Тр. ИМЖ им. А. Н. Северцова АН СССР, 1957, вып. 22, с. 37—46.
- Аршавский И. А. Очерки по возрастной физиологии. М.: Медицина, 1967. 476 с.
- Аршавский И. А. Биология периода новорожденности у млекопитающих.—В кн.: Биологические основы периода новорожденности. М.: Наука, 1968, с. 7—22 (Тр. МОИП; Т. 29).
- Астауров Б. Л. Проблемы индивидуального развития: (Итоги и задачи).—Журн. общ. биологии, 1968, т. 29, № 2, с. 139—152.

- Астраускас А. С. Особенности формирования и рыбохозяйственное значение водохранилища — охладителя Литовской ТЭС: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЗИП, 1976.
- Баранникова И. А. Анализ влияния Нарвской ГЭС на ихтиофауну реки Нарвы.— Учен. зап. ЛГУ, Сер. биол. наук, 1962а, № 311. Вып. 48, ч. II, с. 109—125.
- Баранникова И. А. Функциональные основы миграционного поведения анадромных рыб.— В кн.: Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения животных. М.; Л.: Наука, 1962б, с. 32—52.
- Баранникова И. А. О нейрогормональной регуляции миграций проходных рыб в связи с их поведением в условиях гидростроительства.— В кн.: Поведение рыб в зоне гидротехнических сооружений. М.: Наука, 1967а, с. 99—106.
- Баранникова И. А. Гистофизиологические основы внутри популяционной дифференциации у рыб.— В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М.: Наука, 1967б, с. 44—53.
- Баранникова И. А. Изучение реакции популяции осетровых на нарушение условий миграции и нереста.— Тр. ЦНИОРХ, 1967в, т. 1, с. 53—77.
- Баранникова И. А. Функциональные основы миграции рыб.— Вестн. ЛГУ, Сер. биол., 1968, № 9, вып. 2, с. 69—72.
- Баранникова И. А. Функциональные основы миграции рыб. Л.: Наука, 1975а, 208 с.
- Баранникова И. А. Гормональная регуляция размножения и проблема стимуляции созревания половых желез в связи с задачами рыбного хозяйства.— В кн.: Гормональная регуляция полового цикла рыб в связи с задачами воспроизводства рыбных запасов. М.: Наука, 1975б, с. 23—33 (Тр. ВНИРО; Т. 111. Ч. 1).
- Баранникова И. А. Гипофизарно-овариальные взаимосвязи у осетровых при нормальном половом цикле и при его нарушениях.— Тр. ВНИРО, 1975в, т. 111, ч. 1, с. 86—96.
- Беккер В. Э. О влиянии условий существования на развитие гонад и порционность икротения у золотого карася.— ДАН СССР, 1957, т. 117, № 5, с. 889—891.
- Беккер В. Э. Особенности вителлогенеза у самок золотого карася (*Carassius auratus* L.) в условиях повышенной плотности населения.— ДАН СССР, 1958, т. 121, № 6, с. 1086—1089.
- Беккер В. Э. Влияние плотности населения на процесс овогенеза у золотого карася: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Мосрыбвтуз, 1959а.
- Беккер В. Э. О влиянии плотности населения рыб на их рост и воспроизводительную способность.— Тр. Моск. техн. ин-та рыб. промысл. и хоз-ва им. А. И. Микояна, 1959б, вып. 10, с. 210—218.
- Белова Н. В. Эколого-физиологические особенности спермы прудовых карповых рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1978.
- Белова Н. В. Некоторые методы изучения преднерестового и нерестового периодов жизни самок рыб.— В кн.: Исследования размножения и развития рыб: (Метод. пособие). М.: Наука, 1981, с. 58—66.
- Белянина Т. Н. Эколого-физиологические закономерности формирования структуры популяции беломорской корюшки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИМЖ АН СССР, 1965.
- Белянина Т. Н. Сезонные изменения жирности беломорской корюшки в связи с созреванием гонад.— В кн.: Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М.: Наука, 1966а, с. 156—180.
- Белянина Т. Н. Плодовитость корюшки и определяющие ее факторы.— В кн.: Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М.: Наука, 1966б, с. 181—199.
- Белянина Т. Н. Некоторые сравнительные данные по биологии сетки и корюшки.— В кн.: Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука, 1971, с. 153—168.
- Бервальд Э. А. Особенности нерестовой биологии основных промысловых рыб Аральского моря.— Зоол. журн., 1949, т. 28, вып. 4, с. 345—350.
- Бервальд Э. А. Материалы к установлению оптимальной длины и навески промысловых рыб.— Вопр. ихтиологии, 1961, т. 1, вып. 4(21), с. 681—689.
- Бервальд Э. А. Пути организации рационального рыбного хозяйства во внутренних водоемах. Ростов н/д: Изд-во Рост. ун-та, 1964, с. 3—147.
- Берг Л. С. Новые данные по биологии лосося (*Salmo salar*).— Усп. соврем. биологии, 1937, т. 6, вып. 1, с. 5—19.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948, ч. 1, с. 3—466; 1949, ч. 2, с. 496—925.
- Бердичевский Л. С. Биологические основы рационального использования рыбных запасов. М.: Науч. совет по пробл. гидробиологии, ихтиологии и использ. биол. ресурсов водоемов, 1963, 95 с.
- Бердичевский Л. С. Биологические основы рационального использования рыбных запасов: Докл. при присвоении учен. ст. д-ра биол. наук honoris causa. М., 1964, 36 с.
- Бердичевский Л. С., Лебедев В. Д. О реконструкции ихтиофауны Каспийского моря.— В кн.: Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. М.: Наука, 1968, с. 69—80.
- Бескровный О. М., Сукачева О. А. Гистологический анализ гонад чудского сига, акклиматизируемого в водоемах Харьковской области.— ДАН УССР, 1959, вып. 1.
- Бескровный О. М., Сукачева О. А. Гистологический анализ зимнего и весеннего периодов развития гонад чудского сига, акклиматизируемого в водоемах Харьковской области.— ДАН УССР, 1960, вып. 2.
- Билько В. П. Размножение черноморских бычков в Днепровско-Бугском лимане.— Вопр. ихтиологии, 1968, т. 8, вып. 4(51), с. 669—678.
- Богословская Е. И. О желтом теле в гонадах рыб.— Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1960, № 1, с. 21—26.
- Борисенко Е. Я. Разведение сельскохозяйственных животных. М.: Колос, 1967, 463 с.
- Бруенко В. П., Дячук И. Е. Структура нерестовых стад, рост и половое созревание леща *Abramis brama* (L.).— Вопр. ихтиологии, 1971, т. 11, вып. 6(71), с. 955—968.
- Буторин Н. В. Некоторые результаты и перспективы гидробиологического изучения водохранилищ.— В кн.: Биологические ресурсы внутренних водоемов СССР. М.: Наука, 1979, с. 50—57.
- Буцкая Н. А. Об особенностях функции семенника у рыб с различными типами нереста.— ДАН СССР, 1955, т. 100, № 4, с. 809—912.
- Буцкая Н. А. Особенности функции семенника рыб, связанные с различиями в типах нереста.— В кн.: Второе совещ. эмбриологов СССР: Тез. докл. М.: Изд-во МГУ, 1957.
- Буцкая Н. А. Фолликулярный эпителий семенников и особенности его функции, связанные с типом нереста (на примере окуневых).— Зоол. журн., 1959, т. 38, вып. 12, с. 1844—1849.
- Буцкая Н. А. Некоторые особенности функции семенников у рыб с различными типами нереста.— В кн.: Экологическая пластичность половых циклов и размножения рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1975, с. 108—122.
- Бушницэ Т., Кристиан А. Разновидности серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch.) в водах Румынии и причины, их вызывающие.— Rev. biol., 1959, т. 4, № 1.
- Вавицкий А. С. Биология и разведение линя в прудовом хозяйстве: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Мосрыбвтуз, 1950.
- Вавицкий А. С. Условия и особенности нереста линей.— Тр. Моск. техн. ин-та рыб. пром-сти и хоз-ва им. А. И. Микояна, 1955, вып. 7, с. 149—161.
- Васнецов В. В. Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых.— Зоол. журн., 1934, т. 13, вып. 3, с. 540—583.
- Васнецов В. В. Рост рыб как адаптация. (Бюл. МОИП). Отд. биол., 1947, т. 52, вып. 1, с. 23—34.
- Васнецов В. В. Окунь, ёрш, бирючок.— В кн.: Промысловые рыбы СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1949, с. 571—574, 580—582, 583—584.
- Васнецов В. В. Влияние первого года заливания на рыбное население Рыбинского водохранилища.— Тр. Биол. ст. «Борок», 1950, вып. 1, с. 203—235.
- Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб.— В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953а, с. 207—217.

Васнецов В. В. О закономерностях роста рыб.— В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии, 1953б, с. 218—226.

Васнецов В. В. Искусственные нерестилища проходных рыб.— *Вопр. ихтиологии*, 1954, вып. 2, с. 69—74.

Васнецов В. В. Опыт исследования поведения полупроходных рыб на нерестилищах.— *Тр. Астрах. гос. заповедника*, 1961, вып. 5, с. 163—176.

Вебер Д. Г. О размножении налима в Сямозере.— *Тр. Сямозер. комплекс. экспедиции Карел. фил. АН СССР*, 1961а, т. 2.

Вебер Д. Г., Кожина Е. С., Потапова О. И., Титова В. Ф. Материалы по биологии основных промысловых рыб Сямозера.— *Тр. Сямозер. комплекс. экспедиции Карел. фил. АН СССР*, 1961б, т. 2, с. 82—113.

Вирбицкас Ю., Гярулайтис А., Мисюнене Д., Синявичене Д. Биология и промысел судака в водоемах Литвы. Вильнюс: Минтис, 1974. 280 с.

Владимиров В. И. Условия размножения рыб в нижнем Днепре и прогноз воспроизводства их запасов в связи со строительством Каховского гидроузла.— *Тр. Ин-та гидробиологии АН УССР*, 1953, № 31, с. 121—153.

Владимиров В. И. Влияние зарегулирования стока р. Днепра Каховской ГЭС на развитие половых продуктов у сельди.— *Зоол. журн.*, 1959, т. 38, вып. 10, с. 1573—1582.

Владимиров В. И. Критические периоды в развитии личинок у рыб.— *Вопр. ихтиологии*, 1964, т. 4, вып. 1.

Владимиров В. И., Семенов К. И., Жуковский В. Н. Качество родителей и жизнестойкость потомства на ранних этапах жизни у некоторых видов рыб.— В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука, 1965, с. 19—32.

Владимиров В. И., Сухойван П. Г., Бугай К. С. Размножение рыб Днепра в условиях зарегулированного стока и охрана рыбных запасов.— В кн.: Тез. докл. Совещ. по биол. основам рыб. хоз-ва во внутр. водоемах СССР. М., 1961, т. 4, с. 34—39.

Владимиров В. И., Сухойван П. Г., Бугай К. С. Размножение рыб в условиях зарегулированного стока рек. Киев: Изд-во АН УССР, 1963. 394 с.

Вольскис Р. С. Продуктивность вида и ее исследование в пределах ареала (на примере представителей семейства карповых). Вильнюс: Минтис, 1973. 155 с.

Вольскис Р. С. Метод комплексного исследования вида на всем пространстве ареала.— *Журн. общ. биологии*, 1977, т. 38, № 5, с. 768—770.

Вольскис Р. С. Метод комплексного исследования вида на всем пространстве ареала и его применение.— В кн.: Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс: Минтис, 1978, ч. III, с. 121—132.

Воронцов Н. Н. Неравномерность темпов преобразования органов и принцип компенсации функции.— *Зоол. журн.*, 1963, т. 42, вып. 9, с. 1289—2305.

Вотинов Н. П. Половое созревание муксуна *Coregonus muksun* (Pall.) в условиях перерыва нерестовой миграции.— *Зоол. журн.*, 1960, т. 134, № 3, с. 699—701.

Вотинов Н. П. Муксун как объект искусственного разведения и акклиматизации.— *Тр. Обь-Тазовского отд-ния ГосНИОРХ. Н. С.*, 1963, т. 3, с. 115—137.

Галкина Л. А. Явление дегенерации половых клеток у тихоокеанской сельди.— *ДАН СССР*, т. 126, № 2, с. 404—405.

Гербицкий Н. Л. Развитие овоцитов у зеркального карпа и его зависимость от температуры.— *Бюл. эксперим. биологии и медицины*, 1937, т. 3, вып. 2.

Гербицкий Н. Л. Возрастные и сезонные изменения в овоцитах зеркального карпа.— *Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии*, 1939, т. 21, вып. 2, с. 241—254.

Гербицкий Н. Л. Специфика и задачи экологической гистофизиологии как одного из направлений гистологических исследований.— *Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии*, 1956, т. 33, № 2, с. 14—21.

Гербицкий Н. Л. Внутривидовая биологическая дифференциация и ее значение для вида в мире рыб.— *Вестн. ЛГУ*, 1957, № 21. Сер. биол., вып. 4, с. 82—92.

Гербицкий Н. Л. Эколого-гистофизиологическое направление в ихтиологических исследованиях.— В кн.: Тр. Всесоюз. совещ. по биол. основам рыб. хоз-ва. Томск, 1959, с. 31—36.

Гербицкий Н. Л. Теория биологического прогресса вида и ее использование в рыбном хозяйстве.— В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука, 1965а, с. 77—84.

Гербицкий Н. Л. Сложные формы поведения как элемент видовых адаптаций.— В кн.: Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения животных. М.; Л.: Наука, 1965б, с. 23—32.

Гербицкий Н. Л. Современное состояние вопроса о нейро-гормональной регуляции полового цикла у рыб и биотехника гормональных воздействий в рыбоводстве применительно к растительноядным рыбам.— В кн.: Материалы 7-й сесс. смешан. Комис. по принятию соглашения о рыболовстве в водах Дуная. Киев: Наук. думка, 1966, с. 88—98.

Гербицкий Н. Л. Элементы теории и биотехники управления ареалом осетровых.— *Тр. ЦНИОРХ*, 1967, т. 1, с. 11—21.

Герхард У. Биология размножения в мире животных. М.; Л.: Биомедгиз, 1937.

Гинзбург А. С. Инструкция по искусственному осеменению икры осетровых рыб. М.: Главрыбвод Гос. комитета по рыб. хоз-ву при СНХ СССР, 1963. 12 с.

Гинзбург А. С. Оплодотворение у рыб и проблема полиспермии. М.: Наука, 1968. 358 с.

Гинзбург А. С., Детлаф Т. А. Развитие осетровых рыб, созревание яиц, оплодотворение и эмбриогенез. М.: Наука, 1969, с. 5—130.

Гончаров Б. Ф. Использование метода гипофизарных инъекций в рыбоводстве. Некоторые итоги и перспективы.— В кн.: Исследования размножения и развития рыб: (Метод. пособие). М.: Наука, 1981, с. 16—48.

Горбунов К. В., Коблицкая А. Ф., Косова А. А. Значение аванделы р. Волги для воспроизводства полупроходных рыб.— *Тр. Астрах. заповедника*, 1965, вып. 10, с. 375—441.

Гордеев Н. А. Новый этап в формировании ихтиофауны Рыбинского водохранилища.— В кн.: Первая конф. по изучению водоемов бассейна Волги: (Тез. докл.). Тольятти, 1968, с. 166—167.

Гримм О. А. Мечут ли рыбы икру ежегодно? — *Вестн. рыб. промысл.*, 1886, № 1.

Громов И. А. Некоторые особенности размножения и созревания Амурского сазана.— В кн.: Тез. докл. Совещ. молодых ученых ВНИРО. М., 1963, с. 14—16.

Гулидов М. В. Некоторые особенности эмбрионального развития рыб временно пересыхающих тропических водоемов.— В кн.: Морфоэкологические исследования развития рыб. М.: Наука, 1968, с. 136—141.

Гулидов М. В. Морфо-физиологические особенности развития зародышей рыб при различных кислородных условиях инкубации. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1970.

Гуляева А. М. Материалы по биологии окуня (*Perca fluviatilis* L.) Онежского озера.— *Тр. Карело-Финск. отд. ВНИОРХ (Петрозаводск)*, 1951, т. 3, с. 150—168.

Гуревич Г. М., Лопатин С. З. Добыча рыбы и морского зверя в Каспийском бассейне. Астрахань: Волга, 1962. 176 с.

Дажо Р. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 415 с.

Дзгбуадзе Ю. Ю. Рост леща в водоемах разных широт.— В кн.: Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука, 1979, с. 74—92.

Дехник Т. В. Систематизация рыб Черного моря по способам их размножения.— *Вопр. ихтиологии*, 1969, т. 9, вып. 6(59), с. 1032—1035.

Деметьева Т. Ф. Влияние условий паводка на величину приплода волжского леща.— *Рыб. хоз-во*, 1941, № 1, с. 25—26.

Деметьева Т. Ф. Колебание численности леща южных морей.— *Докл. ВНИРО*, 1947, № 8, с. 1—4.

Деметьева Т. Ф. Рост рыб в связи с проблемой динамики численности.— *Зоол. журн.*, 1952, т. 31, вып. 4, с. 634—637.

Державин А. Н. К изучению ритмов развития и сезонности размножения животных.— *Изв. АН АЗССР*, 1946, вып. II, № 8.

Детлаф Т. А., Гинзбург А. С. Зародышевое развитие осетровых рыб (севрюги, осетра и белуги) в связи с вопросами их разведения. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 204 с.

Дислер Н. Н. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 309 с.

- Дислер Н. Н., Резниченко Н. Н., Соин С. Г. Теория экологических групп рыб.— В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука, 1965, с. 119—128.
- Дмитриева Е. Н. Морфо-экологический анализ двух видов карася.— Тр. Ин-та морф. жив. АН СССР, 1957а, вып. 16, с. 102—170.
- Дмитриева Е. Н. Этапы развития леща, тарани и судака в Таганрогском заливе.— Тр. Ин-та морф. животн. АН СССР, 1957б, вып. 16, с. 77—101.
- Добрынская Л. А. Об отличиях в изменчивости интерьерных признаков рыб и наземных позвоночных.— В кн.: Тез. докл. Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1964, с. 37—38.
- Дольник В. Р. Механизм энергетической подготовки птиц к перелету и факторы, ее определяющие.— В кн.: Экология и миграция птиц Прибалтики. Рига, 1961, с. 281—288.
- Дольник В. Р. Физиологические основы миграции птиц.— В кн.: Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения животных. М.; Л.: Наука, 1965, с. 12—22.
- Дольник В. Р. Роль жировых депо в регуляции метаболизма и поведения птиц во время миграции.— Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 8, с. 1205—1216.
- Дормидонтов А. С. Вопросы рационального использования промысловых рыб низовья р. Лены.— В кн.: Тез. докл. Совещ. по биол. основам рыбн. хоз-ва на внутр. водоемах СССР. М., 1961, т. 4, с. 9—12.
- Дормидонтов А. С. Чир — *Coregonus nasus* (Pall.) Восточной Сибири: (Экология и промысел): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, Изд-во МГУ, 1971.
- Дрѣ Ф. Экология. М.: Атомиздат, 1976. 164 с.
- Дрягин П. А. Порционное икротение у карповых рыб.— Изв. ВНИОРХ, 1939, т. 21, с. 81—119.
- Дрягин П. А. О яловости у рыб.— В кн.: Информ. сб. консультационного бюро ВНИОРХ, 1940, № 4, с. 9—13.
- Дрягин П. А. Биоэкологические группы рыб и их происхождение.— ДАН СССР, 1949а, т. 66, № 1, с. 121—123.
- Дрягин П. А. Половые циклы и нерест рыб.— Изв. ВНИОРХ, 1949б, т. 28, с. 3—113.
- Дрягин П. А. О полевых исследованиях размножения рыб.— Изв. ВНИОРХ, 1952а, т. 30, с. 3—70.
- Дрягин П. А. Приспособления в кладках икры у рыб в зависимости от величины икринок.— ДАН СССР, 1952б, т. 86, № 1, с. 173—175.
- Дрягин П. А. О возрастной структуре популяций у рыб.— Зоол. журн., 1953а, т. 32, вып. 1, с. 88—92.
- Дрягин П. А. Акклиматизация рыб во внутренних водоемах СССР.— Изв. ВНИОРХ, 1953б, т. 32 (М.: Пищепромиздат), с. 10—98.
- Дрягин П. А. Основные направления в изучении жизненных циклов рыб.— В кн.: Тез. докл. 9-й науч. конф. по изучению водоемов Прибалтики. 1961а.
- Дрягин П. А. Основные направления в изучении циклов рыб.— Науч.-техн. бюл. ГосНИОРХ, 1961б, № 13—14, с. 113—117.
- Дрягин П. А. Формирование рыбных запасов в водохранилищах СССР.— В кн.: Водохранилища СССР и их рыбохозяйственное значение. М., 1961в, с. 382—394. (Изв. ГосНИОРХ; Т. 50).
- Дрягин П. А. О циклическости в жизненных явлениях у пресноводных рыб: (Вопр. гидробиол.) — В кн.: Тез. докл. 1-го съезда ВГБО. М., 1965, с. 139—140.
- Дрягин П. А. Об исследованиях особенностей порционного нереста рыб.— В кн.: Вопр. ихтиологии и гидробиологии внутр. водоемов. М., 1967, с. 26—30.
- Дрягин П. А., Муратова Р. Х. Наблюдения над размножением некоторых рыб в пойме р. Волги около г. Чебоксар весной 1940 и 1941 гг.— Тр. Тат. отд-ния ВНИОРХ, 1948, вып. 3, с. 90—102.
- Дрягин П. А., Галкин Г. Г., Сорокин С. М. Условия размножения и рост рыб в Цимлянском водохранилище в первый год его существования.— Изв. ВНИОРХ, 1954, т. 34, с. 134—155.
- Дрягин П. А., Пирожников П. Л., Покровский В. В. Поллиморфизм сиговых рыб (*Coregoninae*) и его биологическое и рыбохозяйственное значение.— Вопр. ихтиологии, 1969, т. 9, № 1 (54), с. 14—25.
- Емельянов С. В. Реакция животных на внешние воздействия в различные пе-

- риоды развития (к проблеме управления развитием разводимых животных).— Зоол. журн., 1957, т. 36, вып. 1, с. 49—63.
- Емельянов С. В. Гетерохронии в закладке и темпе развития органов позвоночных и их связь с условиями развития животных. Киев, 1958 (Тр. 6-го Всесоюз. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов; Т. 1).
- Емельянов С. В. Гетерохронии в закладке органов позвоночных животных.— Тр. ИМЖ АН СССР, 1963, вып. 38, с. 17—76.
- Емельянов С. В. Темп индивидуального развития животных и его роль в эволюции.— Зоол. журн., 1966, т. 45, вып. 3, с. 321—333.
- Емельянов С. В. Современное состояние и задачи проблемы эволюции темпов индивидуального развития животных.— В кн.: Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции. М.: Наука, 1968а, с. 9—20.
- Емельянов С. В. Разработка в СССР идей А. Н. Северцова об индивидуальном и историческом развитии организмов.— Журн. общей биологии, 1968б, т. 29, № 1, с. 3—11.
- Еремеева Е. Ф., Смирнов А. И. Теория этапности развития и ее значение в рыбоводстве.— В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука, 1965, с. 129—138.
- Ефимова А. И. Возраст наступления половой зрелости и рост рыб — важнейшие показатели численности их.— Изв. ВНИОРХ, 1953, т. 32, с. 249—258.
- Жадин Б. Ф. Балхашский окунь (*Perca schrenkii* Kessler): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ: Изд-во ЛГУ, 1948.
- Жадин Б. Ф. О происхождении балхашского окуня (*Perca schrenkii* Kessler).— ДАН СССР, 1949, т. 66, № 3, с. 499—502.
- Жуковский В. Н., Дьячук Н. Е. Зависимость биометрических показателей овулировавших икринок от некоторых биологических показателей самок тарани и красноперки.— Вопр. ихтиологии, 1964, т. 4, вып. 2 (31), с. 293—303.
- Зайцев А. В. Сезонные изменения микроструктуры гипофиза у костистых рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. ИМЖ АН СССР, 1953.
- Зайцев А. В. Годичный цикл семенников щуки.— ДАН СССР, 1955, т. 101, № 1, с. 185—187.
- Зайцев А. В. Годичный цикл яичников щуки.— ДАН СССР, 1956, т. 106, № 6, с. 1115—1117.
- Зайцев А. В. Изучение структуры и функции щитовидной железы у самок малотычинкового лапландского сига (*Coregonus lavaretus* L.) при ежегодном и неежегодном икротении.— ДАН СССР, 1971, т. 198, № 5, с. 1228—1231.
- Замахаев Д. Ф. О типах размерно-половых соотношений у рыб.— Тр. Моск. техн. ин-та рыб. пром-сти и хоз-ва им. А. И. Микояна, 1959, вып. 10, с. 183—209.
- Замахаев Д. Ф. К вопросу о влиянии роста первых лет жизни рыбы на последующий ее рост.— Тр. ВНИРО, 1964, т. 50, с. 109—142.
- Захарова Л. К. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища.— Тр. Биол. ст. Борок, 1955, вып. 2, с. 200—265.
- Захарова Л. К. Распределение нерестилищ промысловых рыб в Рыбинском водохранилище.— Тр. Биол. ст. Борок, 1958, вып. 3, с. 304—320.
- Земляная Г. П. Потенция зачаткового эпителия у половозрелых костистых рыб.— Тр. 5-го Всесоюз. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, 1951, с. 704—705.
- Земская К. А. Рост и половое созревание северокаспийского леща в связи с изменением его численности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 1954.
- Земская К. А. Рост и половое созревание северокаспийского леща в связи с изменением его численности.— Тр. ВНИРО, 1958, т. 34, с. 63—86.
- Земская К. А. Методика изучения биологических свойств популяций рыб и их изменений.— Тр. ВНИРО, 1964, т. 52, с. 39—44.
- Зеленин А. М. Годовые циклические изменения половых желез у самок карпа.— В кн.: Тез. Докл. секции гидробиологии и ихтиологии. Кишинев: Парт. изд-во ЦК КП Молдавии, 1957а, с. 9—10.
- Зеленин А. М. Зависимость овогенеза у карпов от темпа их роста.— Изв. Молд. фил. АН СССР, 1957б, № 2—3 (35—36), с. 139—149.

Зеленин А. М. Анализ годичных циклов половых желез у самок карпа.— Изв. Молд. фил. АН СССР, 1957в, № 7 (40), с. 75—86.

Зеленин А. М. Анализ полового цикла и нереста карпа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Кишинев: ИМЖ АН СССР, 1958.

Зеленин А. М. Морфофизиологическое состояние гонад и характер нереста некоторых видов рыб Дубоссарского водохранилища в связи с особенностями его гидрологического режима.— В кн.: 3-е Всес. совещ. эмбриологов: Тез. докл. М.: Изд-во МГУ, 1960а, с. 60—61.

Зеленин А. М. Особенности овогенеза и нереста некоторых видов рыб Дубоссарского водохранилища, как проявление адаптации к изменившимся условиям обитания.— Тр. Юбил. Дарвинск. конф., Кишинев, 1960б, с. 367—369.

Иванов М. Ф. О закономерности развития яйцевых клеток рыб.— Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1951а, № 9, с. 59—76.

Иванов М. Ф. Материалы к изучению развития яйцевых клеток рыб.— В кн.: Тр. 5-го Всес. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, 1951б, с. 705—707.

Иванов М. Ф. Яйцевые оболочки рыб, их сравнительная морфология и экологическое значение.— Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1956, № 21, вып. 4, с. 79—90.

Иванов М. Ф. Развитие студенистой оболочки яйцевых клеток некоторых рыб.— Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1958, вып. 4, с. 57—62.

Иванов М. Ф., Додзина Ф. И. Гистологический анализ половых желез волжских проходных сельдей в период миграции и нереста.— Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол., 1957, № 228, вып. 44, ч. 1, с. 155—180.

Иванова С. Н. Анализ плодовитости и порционности икротетания сазана *Cyprinus carpio* L. оз. Балхаш.— Вopr. ихтиологии, 1971, т. 11, вып. 5 (70), с. 778—784.

Иванова С. А. Предварительные данные по гистологическому изучению гонад стерляди *Acipenser ruthenus* в естественных, прудовых и аквариальных условиях.— Вестн. МГУ, 1949, № 5, с. 107—112.

Иванова С. А. Резорбция гонад у карпа в водоемах пограничной полосы в связи с отсутствием в этих водоемах нерестового субстрата.— В кн.: Водоемы государственной лесной пограничной полосы Камышин—Сталинград и вопросы их рыбохозяйственного освоения. М.: Изд-во МГУ, 1953, с. 265—269.

Ильин Б. С. Определитель бычков (Fam. Gobiidae) Азовского и Черного морей.— В кн.: Предв. сообщ. Тр. Аз.-Черн. науч. промысл. экспед., 1927, вып. 2, с. 128—143.

Ильин Б. С. Краткий обзор черноморских бычков (Pisces, Gobiidae).— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1949, т. 54 (3), с. 16—30.

Ильина Л. К. Об эффективности размножения рыб и распределении молоди в Горьковском водохранилище.— Тр. Ин-та биологии водохр., 1960, вып. 3 (6), с. 195—201.

Ильина Л. К. Влияние высоты уровня на нерест рыб в Рыбинском водохранилище в 1960 г.— Бюл. Ин-та биологии водохр., 1962, № 13, с. 26—30.

Ильина Л. К. О сроках нереста рыб в Рыбинском водохранилище.— Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 93—94.

Ильина Л. К. Состояние стад промысловых рыб Ивановского водохранилища.— В кн.: Биология рыб волжских водохранилищ. М.; Л.: Наука, 1966, вып. 10 (13), с. 182—190.

Ильина Л. К., Поддубный А. Г. Режим уровня верхневолжских водохранилищ и его регулирование в интересах рыбного хозяйства.— В кн.: Тез. докл. Совещ. по биол. основам рыб. хоз-ва, на внутр. водоемах СССР, 1961, II, с. 15—17.

Ильина Л. К., Поддубный А. Г. Режим уровней верхневолжских водохранилищ и его регулирования в интересах рыбного хозяйства.— В кн.: Рыб. хоз-во внутр. водоемов СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 47—56.

Ильина Л. К., Гордеев Н. А. Динамика условий размножения фитофильных рыб на разных этапах формирования водохранилищ.— Вopr. ихтиологии, 1970, т. 10, вып. 3 (62), с. 406—410.

Инструкция по определению пола и степени зрелости половых продуктов у рыб. М.; Л.: Пищепромиздат, 1938, 22 с.

Иоганзен Б. Г. Методы исследования динамики плодовитости рыб.— 2-я экологическая конф. по проблеме: Массовые размножения животных и их прогноз. Тез. докл., 1950, ч. 2, с. 16—20.

Иоганзен Б. Г. Плодовитость рыб и определяющие ее факторы.— Вopr. ихтиологии, 1955а, вып. 3, с. 57—68.

Иоганзен Б. Г. К изучению плодовитости рыб.— Тр. Томск. гос. ун-та. Секция зоол. и гидробиол., 1955б, т. 131, с. 139—162.

Иоганзен Б. Г. Плодовитость рыб как приспособление к выживанию.— В кн.: Тез. докл. Совещ. по биол. основам рыб. хоз-ва. Томск, 1956, с. 40—41.

Исаев А. И., Карзинкин Г. С., Кожин Н. И., Никольский Г. В., Черфас Б. И. О теоретических основах рыбоводства.— В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука, 1965, с. 7—18.

Ирихимович А. И. Некоторые особенности размножения голавля (*Leuciscus cephalus* L.), обитающего в Дубоссарском водохранилище.— Изв. Молд. фил. АН СССР, 1958, № 8 (53), с. 81—95.

Ирихимович А. И., Зеленин А. М. К вопросу определения плодовитости у карпов как порционнонерестующих рыб.— Изв. Молд. фил. АН СССР, 1956, № 5(32), с. 59—72.

Ирихимович А. И., Конрадт А. Г., Зеленин А. М. Смещение нереста карпов на более ранние сроки.— Изв. Молд. фил. АН СССР, 1956, № 5(32), с. 33—57.

Ирихимович А. И., Кубрак И. Ф. Некоторые вопросы воспроизводства чудского сига в связи с его акклиматизацией в прудах Молдавии.— Изв. Молд. фил. АН СССР, 1959, № 8(62), с. 3—10.

Ирихимович А. И., Статова М. П., Кубрак И. Ф. Половой цикл самок чудского сига, акклиматизируемого в прудах Молдавии.— Тр. Ин-та биол. Молд. фил. АН СССР, 1960, т. 2, вып. 2, с. 77—100.

Исаков Ю. А. Процесс синантропизации животных, его следствия и перспективы.— В кн.: Синантропизация и domestикация животных: (Материалы к совещанию). М.: Изд-во МГУ, 1969а, с. 3—6.

Исаков Ю. А. Пути одомашнивания и подхода к разведению животных. М.: Изд-во МГУ, 1969б, с. 103—109.

Казанский Б. Н. Новые исследования по нересту и развитию рыб Нижней Волги: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.: ЛГУ, 1949.

Казанский Б. Н. Особенности функций яичника и гипофиза у рыб с порционным икротетанием.— Тр. Лабор. основ рыбоводства, 1949 (Л.: Изд-во ЛГУ), т. 2, с. 64—120.

Казанский Б. Н. Влияние гипофиза на ядерные процессы в овоцитах у рыб.— ДАН СССР, 1950, т. 75, № 2, с. 311—314.

Казанский Б. Н. Экспериментальный анализ роста овоцитов у рыб.— ДАН СССР, 1951а, т. 80, № 2, с. 277—280.

Казанский Б. Н. Особенности овогенеза в связи с различной биологией размножения у костистых рыб.— В кн.: Тр. 5-го Всесоюз. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, 1951б, с. 707—710.

Казанский Б. Н. Экспериментальный анализ порционного икротетания у рыб.— Зоол. журн., 1952, т. 31, вып. 6, с. 883—896.

Казанский Б. Н. Ядерные изменения в овоцитах осетра при переходе организма в перестое состояние после гипофизарной инъекции.— Там же, 1954а, т. 98, № 6, с. 1045—1048.

Казанский Б. Н. Результаты работы по повышению эффективности Куринского осетроводства в связи со строительством Мингечаурской ГЭС.— Тр. Конф. по вопр. рыб. запасов Куры в связи со строительством Мингечаурского гидроузла. Баку, 1954б, с. 25—44.

Казанский Б. Н. Анализ процесса созревания яйцеклеток, овуляции и оплодотворения у осетровых.— В кн.: Пробл. соврем. эмбриологии. Л., 1956, с. 11—18.

Казанский Б. Н. Анализ явлений, происходящих в яйцеклетках осетровых при применении гипофизарных инъекций.— Тр. Совещ. по рыбоводству. М.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 130—138.

Казанский Б. Н. Экспериментальный анализ сезонности размножения осетровых Волги в связи с явлением внутривидовой биологической дифференциации.— Учен. зап. ЛГУ, № 311. Сер. биол. наук, 1962, вып. 48, с. 19—45.

Казанский Б. Н. Закономерности гаметогенеза и экологическая пластичность размножения рыб.— В кн.: Экологическая пластичность половых циклов и размножения рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1975, с. 3—32.

Калабухов Н. И. Сокращение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации.—Журн. общ. биологии, 1946, т. 7, № 6, с. 417—434.

Калабухов Н. И., Ладыгина Н. М. Возникновение эколого-физиологических особенностей у млекопитающих под воздействием внешней среды.—Зоол. журн., 1953, т. 32, вып. 2, с. 294—299.

Калабухов Н. И. Годичные сдвиги эколого-физиологических особенностей грызунов как один из критериев для прогноза колебаний их численности.—В кн.: Тез. докл. совещ. «Современные проблемы изучения динамики численности популяции животных». М., 1964.

Калинина Э. М. Экология нереста литофильных рыб.—В кн.: Вопр. гидробиологии: Тез. докл. 1-й съезд ВГБО. М., 1965, с. 195—197.

Карзинкин Г. С. Основы биологической продуктивности водоемов. М.: Пищепромиздат, 1952. 341 с.

Карзинкин Г. С. Пути и методы повышения биологической продуктивности нерестово-вырастных хозяйств дельты Волги.—Тр. ВНИРО, 1956, т. 32, с. 5—21.

Карзинкин Г. С., Кожин Н. И. Пути повышения рыбопродуктивности нерестово-вырастных хозяйств дельты р. Волги.—Тр. ВНИРО, 1953, т. 24, с. 5—57.

Кесслер К. Ф. Естественная история губерний Киевского учебного округа.—В кн.: Рыбы, 1856.

Кирпичников В. С. Продвижение карпа и сазана на север.—Тр. Совещ. по пробл. акклиматизации рыб и кормовых беспозвоночных, вып. 3. М., 1954, с. 121—129.

Кирсингу А., Лаугасте К. О сезонных изменениях белкового обмена у леща.—В кн.: II Всесоюз. конф. по экологической физиологии рыб: Тез. докл. М.: Наука, 1973, с. 211—212.

Киселевич К. А. Годовой отчет Астраханской ихтиологической лаборатории за 1923 г.—Тр. Астрах. ихтиол. лабор., 1924, т. 6, вып. 1, с. 162.

Киселевич К. А. Промысловые рыбы Волго-Каспийского района, их привычки и особенности. Астрахань: Изд. Астрах. губполитпросвета, 1926. 49 с.

Коблицкая А. Ф. К вопросу о смещении мест нереста рыб в низовьях дельты Волги.—В кн.: Тез. докл. Совещ. по пробл. уровня Каспийск. моря. Астрахань, 1956, с. 110—112.

Коблицкая А. Ф. Значение низовьев дельты р. Волги для нереста рыб.—Вопр. ихтиологии, 1957, вып. 9, с. 29—54.

Коблицкая А. Ф. Нерест воблы, леща и сазана в низовьях дельты Волги в 1952—1955 гг.—Тр. Астрах. заповед. Астрахань: Волга, 1958а, вып. 4, с. 197—208.

Коблицкая А. Ф. Сезонные миграции молоди рыб в низовьях дельты Волги в период, предшествующий зарегулированию стока.—Там же, 1958б, вып. 4, с. 209—235.

Коблицкая А. Ф. К вопросу о смещении нерестилищ в низовьях дельты Волги.—Тр. океаногр. комис., 1959, т. 5, с. 236—242.

Коблицкая А. Ф. Нерестовое значение ильменей нижней зоны дельты Волги в зависимости от гидрологического режима.—Тр. Астрах. заповед. Астрахань: Волга, 1961а, вып. 5, с. 180—200.

Коблицкая А. Ф. Влияние изменений различных факторов среды на характер и эффективность нереста полупроходных рыб в низовьях дельты Волги.—Тр. Совещ. по динамике численности рыб ихтиол. комис. АН СССР, 1961б, вып. 13, с. 265—276.

Коблицкая А. Ф. Новые данные о биологии бычка-бубыря — *Pomatoschistus caucasicus* (Kougaitsky) Berg. из авандельты Волги.—Вопр. ихтиологии, 1961в, вып. 2(19), с. 253—261.

Коблицкая А. Ф. Новый метод оценки нерестилищ пресноводных рыб по их личинкам на примере рыб дельты Волги.—В кн.: Рыбное хозяйство внутренних водоемов СССР, 1963а.

Коблицкая А. Ф. Изучение нерестилищ пресноводных рыб. (Методическое пособие). Астрахань: Изд-во Волга, 1963б. 64 с.

Коблицкая А. Ф. Изучение нереста пресноводных рыб: (Метод. пособие). М.: Пищевая пром-сть, 1966. 110 с.

Кожин Н. И. Пути воспроизводства полупроходных рыб в дельте р. Волги.—Тр. ВНИРО, 1941, т. 16, с. 13—22.

Кожин Н. И. Колебания численности промысловых рыб Каспия и воспроизводство их запасов.—Тр. ВНИРО, 1951, т. 19, с. 61—82.

Кожин Н. И. Итоги и задачи научно-исследовательских работ по воспроизводству рыбных запасов в южных водоемах в связи с гидростроительством.—Тр. Всесоюз. конф. по вопр. рыб. хоз-ва, 1953, вып. 1, с. 237—253.

Кожин Н. И., Никольский Г. В. Задачи ихтиологии в связи с реконструкцией стока наших южных рек.—Журн. общ. биологии, 1951, т. 12, № 1, с. 31—33.

Кожин Н. И., Летичевский М. А. Нерестово-вырастные хозяйства. М.: Пищепромиздат, 1953. 46 с.

Козловский Д. А. Резорбция половых продуктов у рыб как стимул перестройки их биологии.—Вопр. ихтиологии, 1968, т. 8, вып. 6(53), с. 1009—1014.

Коновалова Л. Ф. Биологические особенности окуня, как компонента озерной ихтиофауны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Мосрыбвтуз, 1952.

Коновалова Л. Ф. Особенности биологии размножения окуня.—Тр. биол. ст. Борок, 1955, т. 2, с. 266—277.

Константинов К. Г. Данные по биологии размножения судака (*Lucioperca lucioperca* L.).—ДАН СССР, 1949, т. 67, вып. 1, с. 181—183.

Константинов К. Г. Сравнительный анализ морфологии и биологии окуня, судака и берша на разных этапах развития.—Тр. ИМЖ АН СССР, 1957, вып. 16, с. 181—236.

Константинова Н. А. Динамика основных биологических показателей леща северной части Аральского моря.—Вопр. ихтиологии, 1958, вып. 10, с. 60—89.

Константинова Н. А. Об экологии и относительной численности сазана Нижней Волги в 1957—1959 гг.—Зоол. журн., 1961, т. 40, вып. 6, с. 873—881.

Конрадт А. Г. Развитие воспроизводительной системы чудского сига в прудах Молдавии.—Изв. Молд. фил. АН СССР, 1956, № 2(29), с. 97—126.

Костюченко В. А. Возраст и темп роста бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas) в Азовском море.—Тр. АзЧерНИРО, 1961, вып. 19, с. 45—60.

Кошелев Б. В. Некоторые данные по биологии размножения сазана в дельте р. Волги.—Зоол. журн., 1957, т. 36, вып. 8, с. 1217—1227.

Кошелев Б. В. Особенности созревания икры и нереста рыб.—В кн.: Тез. докл. молодежн. конф., посв. 40-летию ВЛКСМ. М.: ИМЖ АН СССР, 1958, с. 14—15.

Кошелев Б. В. Экология нереста весенненерестующих рыб в дельте р. Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1958.

Кошелев Б. В. Сравнительное изучение полового цикла самок ерша и окуня.—В кн.: Тез. докл. науч. молодежн. конф. ИМЖ АН СССР. М., 1959, с. 16—17.

Кошелев Б. В. Особенности овогенеза у костистых рыб с двумя типами икротетания.—В кн.: Тез. докл. 3-го Всесоюз. совещ. эмбриологов. М.: МГУ, 1960а, с. 82—83.

Кошелев Б. В. Некоторые данные по биологии размножения линя в Рыбинском водохранилище.—Тр. Дарвинск. гос. заповед. Вологда, 1960б, вып. 6, с. 423—430.

Кошелев Б. В. Морфологические особенности изменения невыметанных икринок и пустых фолликулов в процессе резорбции.—В кн.: Тез. докл. 4-й молодежн. науч. конф. ИМЖ АН СССР. М., 1960в, с. 26.

Кошелев Б. В. Сезонные особенности созревания икры у рыб с двумя типами икротетания.—ДАН СССР, 1961а, т. 136, № 1, с. 214—217.

Кошелев Б. В. Изменение половых циклов у рыб с единовременным икротетанием в связи с изменением условий существования.—Вопр. ихтиологии, 1961б, т. 1, вып. 4(21), с. 716—724.

Кошелев Б. В. Закономерности изменения половых циклов у рыб.—В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука, 1961в, с. 33—40.

Кошелев Б. В. Влияние особенностей созревания икринок у рыб на плодовитость и структуру нерестового стада.—В кн.: Вопр. экологии, т. 5: (По материалам 4-й экол. конф.). М.: Высш. шк., 1962, с. 105—106.

Кошелев Б. В. Морфо-экологические особенности овогенеза у близких видов окуневых рыб.—Тр. ИМЖ АН СССР, 1963а, вып. 38, с. 189—231.

Кошелев Б. В. Сезонные особенности овогенеза и половых циклов у рыб с синхронным и асинхронным ростом овоцитов.—В кн.: Тез. докл. 4-го совещ. эмбриологов. Л.: ЛГУ, 1963б, с. 92—93.

- Кошелев Б. В. Некоторые особенности овогенеза и половых циклов у рыб в северных водоемах: Тез. докл. на сессии Уч. совета Карельск. фил. АН СССР, 12—15 марта 1963. Петрозаводск, 1963в, с. 80—81.
- Кошелев Б. В. Закономерности изменения половых циклов у рыб.— В кн.: Тез. докл. Совещ. по теорет. вопросам рыбоводства. М., 1964, с. 16—17.
- Кошелев Б. В. Стадии зрелости и половые циклы у различных видов рыб.— В кн.: 5-я сес. Уч. совета по проблеме «Теорет. основы рац. использ. воспроизводства и повышения рыбных и нерыбных ресурсов Белого моря и внутр. водоемов Карелии»: Тез. докл. Петрозаводск, 1965а, с. 52—54.
- Кошелев Б. В. Закономерности изменения половых циклов у рыб.— В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука, 1965б, с. 33—40.
- Кошелев Б. В. Некоторые особенности половых циклов у рыб с синхронным и асинхронным ростом овоцитов в водоемах различных широт.— В кн.: Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М.: Наука, 1966, с. 79—92.
- Кошелев Б. В. Изменения скорости развития половых желез и ритма созревания овоцитов у рыб как форма приспособления к различным условиям существования.— В кн.: Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции. М.: Наука, 1968, с. 38—64.
- Кошелев Б. В. Особенности развития половых клеток у пресноводных видов рыб в связи со спецификой биологии размножения.— В кн.: Тез. докл. 9-й Международ. эмбриол. конф. М.: Наука, 1969, с. 45.
- Кошелев Б. В. Роль темпов гаметогенеза и овариальных циклов в воспроизводстве популяций и видов рыб в различных условиях существования.— В кн.: Тез. докл. 3-го совещ. по пробл.: Темп индивидуального развития животных. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1970, с. 23—24.
- Кошелев Б. В. Некоторые закономерности роста и времени наступления первого икрометания у рыб.— В кн.: Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука, 1971а, с. 186—218.
- Кошелев Б. В. Гаметогенез, половые циклы и биология размножения рыб (морфо-экологическое исследование): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1971б.
- Кошелев Б. В. Гаметогенез, половые циклы и биология размножения рыб.— В кн.: Тез. докл. 1-го Европейского ихтиол. конгр. Югославия, Сараево, 1973, с. 80—81.
- Кошелев Б. В. Изменчивость половой цикличности у видов рыб внутренних водоемов.— В кн.: Тез. Всесоюз. совещ. по проблеме «Вид и его продуктивность в ареале». Л., 1974а, с. 51—53.
- Кошелев Б. В. Исследование закономерностей гаметогенеза и половых циклов у рыб в различных частях ареала.— В кн.: Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов, ч. I. Вильнюс: Минтис, 1974, с. 37—44.
- Кошелев Б. В. Анализ скрытых адаптационных возможностей в прохождении различных звеньев репродуктивного процесса у разных видов рыб внутренних водоемов.— В кн.: Основы биопродуктивности внутр. водоемов Прибалтики. Вильнюс: Минтис, 1975, с. 230—231.
- Кошелев Б. В. Роль темпов гаметогенеза и овариальных циклов в воспроизводстве популяций и видов рыб в различных условиях существования.— В кн.: Эволюция темпов индивидуального развития животных. М.: Наука, 1977а, с. 186—199.
- Кошелев Б. В. Изучение широты отношений развивающегося организма со средой (на примере костистых рыб).— В кн.: Норма и патология в водной токсикологии: Тез. докл. Байкальск, 1977б, с. 21—24.
- Кошелев Б. В. Эколого-морфологическое исследование гаметогенеза, половой цикличности и размножения рыб.— В кн.: Эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования развития рыб. М.: Наука, 1978, с. 10—42.
- Кошелев Б. В. Эколого-морфологические исследования размножения и развития рыб.— В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии. М.: Наука, 1979, с. 87—88.
- Кошелев Б. В. Выяснение степени эври- и стенобионтности в размножении и развитии рыб.— В кн.: Экология размножения и развития рыб. М.: Знание, 1980, с. 5—16.
- Кошелев Б. В. Изменение нормы реакции при адаптации рыб к новым условиям существования.— В кн.: Пробл. водной токсикологии. М., 1981а.
- Кошелев Б. В. Изучение размножения рыб (гаметогенез, скорость полового созревания, половая цикличность, ритм икрометания и экология нереста).— В кн.: Исследования размножения и развития рыб: (Метод. пособие). М.: Наука, 1981б, с. 5—16.
- Кривобок М. Н. Роль плодовитости в процессе созревания яичников у рыб с растянутым нерестом.— В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука, 1965, с. 98—105.
- Кривобок М. Н., Тарковская О. И. Обмен веществ у производителей волго-каспийских осетра и севрюги.— В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М.: Наука, 1967, с. 79—85.
- Кривобок М. Н., Тарковская О. И. Жировой и белковый обмен у Волгокаспийских осетра и севрюги при созревании половых желез.— Тр. ВНИРО, 1970, т. 69, вып. 2, с. 109—132.
- Крыжановский С. Г. Наблюдения над лещом Глубокого озера.— Тр. гидробиол. ст. на Глубоком озере, 1928, т. 6, вып. 4, с. 1—17.
- Крыжановский С. Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб.— Тр. ИМЖ АН СССР, 1949, вып. 1. 236 с.
- Крыжановский С. Г. Теоретические основы эмбриологии.— Усп. соврем. биологии, 1950, т. 30, вып. 3(6), с. 382—413.
- Крыжановский С. Г. Особенности зрелых яиц костистых рыб.— Вопр. ихтиологии, 1953, вып. 1, с. 37—62.
- Крыжановский С. Г., Пчелина З. М. О принципе построения системы бычков семейства Gobiidae.— Зоол. журн., 1941, т. 20, вып. 3, с. 446—455.
- Крыжановский С. Г., Смирнов А. И., Соин С. Г. Материалы по развитию рыб р. Амура.— Тр. Амурск. ихтиол. экспед. Н. С. отдел зоол. М.: Изд-во МОИП, 1951, т. 2, вып. 24, с. 5—222.
- Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н., Смирнова Е. Н. Эколого-морфологические закономерности развития окуневых рыб.— Тр. ИМЖ АН СССР, 1953, вып. 10. 138 с.
- Кубанцев Б. С. Основы экологии. Волгоград: Волгоградский пед. ин-т, 1973. 239 с.
- Кубрак И. Ф. Материалы по созреванию чудского сига местного поколения в прудах Молдавии.— В кн.: Вопр. гидробиологии и ихтиологии водоемов Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1961, с. 40—49.
- Кудерский Л. А. Материалы по внутривидовой изменчивости судака.— 1958, вып. 13, с. 70—107.
- Кузнецов В. А. Особенности воспроизводства рыб в условиях зарегулированного стока реки. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1978. 160 с.
- Кузнецов Г. В. Некоторые экологические аспекты суточного ритма млекопитающих: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1971.
- Кузнецова И. И. О путях регулирования численности полупроходных рыб Северного Каспия.— Зоол. журн., 1951, т. 30, вып. 6, с. 572—577.
- Кузнецова И. И. Экология нереста воблы.— Тр. ВНИРО, 1953, т. 24, с. 254—275.
- Кукурадзе А. М. Плодовитость судака (*Luciorerca luciorerca* L.) дельты Дуная.— Вопр. ихтиологии, 1965, т. 5, вып. 3(36), с. 448—454.
- Кузьмин А. Г., Милосердов В. Г., Юшков Н. Г. Размещение перестилищ, полупроходных рыб в дельте реки Волги.— Тр. ВНИРО, 1941, т. 16, с. 133—146.
- Кузьмин А. Н. Развитие воспроизводительной системы у карпов, обитающих в разных широтах.— Изв. ВНИОРХ, 1957а, т. 43, вып. 1, с. 3—65.
- Кузьмин А. Н. Развитие воспроизводительной системы у карпов, обитающих в разных широтах (в связи с возрастом и ростом): Автореф. ... канд. биол. наук. Л.: ГосНИОРХ, 1957б.
- Кузьмин А. Н. Гаметогенез и сравнительный анализ развития воспроизводительной системы у леща, выращиваемой в разных климатических зонах.— Изв. ГосНИОРХ, 1967, т. 63, с. 9—40.
- Кулаев С. И. Наблюдения над изменением семенников речного окуня в течение годового цикла.— Рус. зоол. журн., 1927, т. 7, вып. 3, с. 17—59.

Кулаев С. И. Зачатковые клетки в семенниках половозрелого речного окуня (*Perca fluviatilis* L.).— Рус. зоол. журн., 1928, т. 8, вып. 3, с. 99—126.

Кулаев С. И. Годовой цикл и шкала зрелости семенников половозрелой плотвы (*Rutilus rutilus* L.).— Зап. Болшевской биол. ст., 1939, вып. 11, с. 3—38.

Кулаев С. И. Строение и цикл развития семенников половозрелого сома (*Silurus glanis* L.).— Зоол. журн., 1944, т. 23, вып. 6, с. 330—341.

Ланге Н. О., Дмитриева Е. Н., Песериди Н. Е., Исламгазиева Р. Б. Особенности развития молоди костистых рыб реки Урал. М.: Наука, 1977. 112 с.

Ланин Ю. Е., Юровицкий Ю. Г. О внутривидовых закономерностях созревания и динамики плодовитости у рыб.— Журн. общ. биологии, 1959, т. 20, № 6, с. 439—446.

Ланицкий И. И. Овогенез и годичный цикл яичников у сига-лудогы (*Coregonus lavaretus ludoga* Pol.).— Тр. Лаб. основ рыбовод., 1949, т. 2, с. 37—63.

Ланицкий И. И. Динамика численности основных промысловых рыб Цимлянско-го водохранилища и состояние их запасов.— Вопр. ихтиологии, 1960, вып. 15, с. 3—25.

Латиф А. Ф. О некоторых особенностях предовуляционных изменений ядра в ооцитах ерша *Acerina cernua* L.— Вестн. ЛГУ. Сер. биол., № 2, 1966, т. 21, № 9, с. 44—48.

Левин Л. А. О некоторых особенностях полового цикла леща Рыбинского водохранилища.— Изв. ВНИОРХ, 1953, т. 33, с. 62—71.

Летичевский М. А. К вопросу о плодовитости рыб юга Аральского моря.— Зоол. журн., 1946, т. 25, вып. 4, с. 351—356.

Летичевский М. А. О нерестовом значении авандельты р. Волги.— Тр. Волго-Касп. науч. рыбохоз. ст., 1947а, т. 9, вып. 1, с. 95—114.

Летичевский М. А. Нерестовое значение авандельты р. Волги.— Докл. ВНИРО, 1947б, № 7, с. 1—7.

Летичевский М. А. Половое созревание сазана дельты р. Волги в зависимости от условий откорма.— Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 1, с. 136—138.

Лужин Б. П. Об акклиматизации леща в озере Иссык-Куль.— Изв. АН Кирг. ССР. Сер. биол. наук, 1959, т. 1, вып. 4, с. 97—101.

Лукаш Б. С. Материалы к филогении карповых рыб (Сем. Cyprinidae).— Тр. Карел. фил. АН СССР, 1956, вып. 5, с. 13—38.

Лукин А. В. О роли температурного фактора в процессе приспособления размножения рыб к условиям среды.— ДАН СССР, 1947, т. 58, № 4, с. 717—718.

Лукин А. В. Зависимость плодовитости рыб и характер их икротетания от условия обитания.— Изв. АН СССР. Сер. биол. наук, 1948а, № 5, с. 565—574.

Лукин А. В. Сазан средней Волги (Татреспублика) и пути его хозяйственного использования.— Тр. Тат. отд-ния ВНИОРХ, 1948б, вып. 4, с. 103—124.

Лукин А. В. О нересте рыб средней Волги.— Природа, 1949, № 11, с. 60—62.

Лукин А. В. О роли температурного фактора в процессе приспособления организма рыб к условиям внешней среды, наиболее благоприятным для воспроизводства.— Изв. Каз. фил. АН СССР. Сер. биол. и с.-х. наук, 1949а, № 1, с. 81—86.

Лукин А. В. Возраст полового созревания и продолжительность жизни рыб как один из факторов борьбы за существование.— Изв. Каз. фил. АН СССР. Сер. биол. и с.-х. наук, 1949б, № 1, с. 63—79.

Лукин А. В., Штейнфельд А. Л. Плодовитость главных промысловых рыб средней Волги.— Изв. Каз. фил. АН СССР. Сер. биол. и с.-х. наук, 1949в, вып. 1, с. 87—106.

Лукин Е. И. Различия в скорости эволюционных систем органов и приспособлений к размножению и развитию животных.— Зоол. журн., 1964, т. 43, вып. 8, с. 1105—1119.

Лукишене Д. К. Воздействие термического режима водоема-охладителя Литовской ГРЭС на воспроизводство рыб (1. Особенности полового цикла леща).— Тр. АН Лит ССР. Сер. 13, 1978, т. 4(84), с. 81—91.

Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: Изд-во ин. лит-ры, 1957. 404 с.

Макаров А. И. Водохранилища СССР и их комплексное использование.— В кн.: Вопр. компл. использ. водохранилищ: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Киев: Наук. думка, 1971, с. 3—6.

Макарова Н. П. О некоторых закономерностях жиронакопления у сазана.— В кн.: Тр. Совещ. по динамике численности рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 397—401.

Макеева А. П., Никольский Г. В. Половая структура нерестовой популяции рыб. ее приспособительное значение и способы регуляции.— В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука, 1965, с. 53—72.

Максудов И. Х. Материалы к познанию биологического механизма регуляции плодовитости рыб.— Зоол. журн., 1944, т. 23, вып. 5, с. 228—239.

Макфедьен Э. Экология животных. Цели и методы. М.: Мир, 1965. 375 с.

Малдугите Д. К. Некоторые данные по овогенезу карповых рыб в природных и искусственных водоемах Литовской ССР.— В кн.: Тез. докл. молодежи. науч. конф. ИЭМЭЖ АН СССР. М., 1968, с. 35—36.

Малигонов А. А. Исследование по вопросам биологии сельскохозяйственных животных.— Тр. Кубанск. с.-х. ин-та, 1925, т. 3, с. 149—377.

Маркун М. П. Возраст и рост Уральского леща (по материалам 1926 г.).— Изв. отд. прикл. ихтиол. и науч.-промыш. исслед., 1927, т. 6, вып. 2.

Маркосян А. К., Чикова В. М. Сазан озера Арпи-лич.— Тр. Севанской гидробиол. ст. Ереван, 1955, т. 14, с. 197—208.

Мартышев Ф. Г. Рост и развитие потомства карпа от производителей разного возраста.— Докл. Моск. с.-х. акад. им. Тимирязева, 1961, вып. 69.

Матвеев Б. С. Современные задачи эволюционной морфологии.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1936а, № 5, с. 863—890.

Матвеев Б. С. К вопросу о расхождении признаков в онтогенезе.— Тр. Новорос. биол. ст., 1936б, т. 2, вып. 1, с. 149—156.

Матвеев Б. С. Эмбриологические основы изучения эволюционного процесса.— Зоол. журн., 1940а, т. 19, вып. 4, с. 530—547.

Матвеев Б. С. О расхождении признаков в онтогенезе костистых рыб.— Сб. памяти акад. А. Н. Северцова, 1940б, т. 2, ч. 1, с. 68—122.

Матвеев Б. С. Проблема гетерохронии, т. е. разновременности (асинхронности) в процессах развития в свете учения Ч. Дарвина.— Журн. общ. биологии, 1959, т. 20, № 5, с. 359—369.

Машковцев А. А. Роль функции в развитии морфологических структур у позвоночных животных (к проблеме эволюции механики индивидуального развития).— Усп. соврем. биологии, 1935а, т. 4, вып. 3, с. 289—310.

Машковцев А. А. Роль функции при развитии органов позвоночных животных.— Тр. Лаб. эволюц. морф. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935б, т. 2, вып. 3, с. 31—52.

Машковцев А. А. Биологическое и физиологическое значение полового диморфизма у позвоночных животных (нервно-эмоциональная теория половых циклов).— Журн. общ. биологии, 1940, т. 1, № 1, с. 153—175.

Медников Б. М. Экологические формы рыб и проблема симпатрического видообразования.— Зоол. журн., 1963, т. 42, вып. 1, с. 70—77.

Мейен В. А. Наблюдения над годичными изменениями яичника у окуня (*Perca fluviatilis* L.).— Зоол. журн., 1927, т. 7, вып. 4, с. 75—102.

Мейен В. А. Очередные задачи методики определения стадий созревания половых продуктов у рыб.— Тр. 1-й Всекасп. науч. рыбохоз. конф., 1936, т. 1, с. 21—22.

Мейен В. А. К вопросу о годовом цикле изменений яичников костистых рыб.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1939, № 3, с. 389—420.

Мейен В. А. Годовой цикл изменений яичников воблы Северного Каспия. Вобла Северного Каспия.— Тр. ВНИРО, 1940а, т. 2, с. 99—114.

Мейен В. А. Изучение процессов размножения рыб в Астраханском государственном заповеднике.— В кн.: К 20-летию Астрах. зап. (Сб. статей). М.: Глав. Упр. по заповед., зоопаркам и зоосадам, 1940б, с. 4—52.

Мейен В. А. О причинах колебания размеров икринок костистых рыб.— ДАН СССР, 1940в, т. 28, № 7, с. 654—656.

Мейен В. А. Пути воспроизводства проходных рыб Волги.— Тр. ВНИРО, 1941, т. 16, с. 3—12.

Мейен В. А. Изменения полового цикла самок костистых рыб под влиянием экологических условий.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1944, № 2, с. 65—76.

Мейснер В. И. Промысловая ихтиология, гл. 4 (Размножение рыб). М., 1933.

- Милановский Ю. Е. Обыкновенный окунь (*Perca fluviatilis* L.) в бассейне р. Амура.—Тр. Амурск. ихтиол. экспед., 1951, т. 2, с. 251—256.
- Михеев П. В. Искусственные плавающие нерестилища. М.: Пищепромиздат, 1951. 43 с.
- Монастырский Г. Н. О типах нерестовых популяций у рыб.—Зоол. журн., 1949, т. 28, вып. 6, с. 535—544.
- Монастырский Г. Н. Динамика численности промысловых рыб.—Тр. ВНИРО, 1952, т. 21, с. 3—162.
- Монастырский Г. Н. О типах нерестовых популяций у рыб.—В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.: Наука, 1953, с. 295—305.
- Морозов А. В. О расхождении в росте молоди рыб и причинах этого происхождения.—Зоол. журн., 1951, т. 30, вып. 5, с. 457—465.
- Морозова Н. Н. Лещ Аральского моря.—Изв. ВНИОРХ, 1952, т. 30, с. 74—96.
- Москаленко Б. К. Влияние многолетних колебаний уровня реки Оби на рост, плодовитость и размножение некоторых рыб.—Зоол. журн., 1956, т. 35, вып. 5, с. 746—752.
- Москаленко Б. К. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна.—Тр. Обь-Газовск. отд. ВНИОРХ, Тюмень. Н. С., 1958, т. 1, с. 1—251.
- Мунтян С. П. Количество нормальных зародышей судака в опытах при ступенчатых изменениях температуры.—В кн.: Тез. докл. молодеж. науч. конф. ИЭМЭЖ АН СССР. М., 1968, с. 42—43.
- Натали В. Ф., Натали А. И. Развитие и дифференцировка гонад у карповых рыб в связи с проблемой превращения полов.—Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина, 1947, т. 40, вып. 3, с. 3—64.
- Наумов В. М. Половой цикл самок мурманской сельди.—Рыб. хоз-во, 1939, № 11, с. 34—39.
- Наумов В. М. Овогенез и экология полового цикла мурманской сельди (*Clupea harengus harengus* L.).—Тр. ПИНРО, 1956, с. 176—225.
- Наумов Н. П. Экология животных. М.: Сов. наука, 1955. 533 с.
- Наумов Н. П. Экология животных. М.: Изд-во МГУ, 1963. 618 с.
- Негоновская И. Т. О природе ялового стада и периодичности нереста севанской форели.—В кн.: Тез. докл. Совещ. по биол. осн. рыб. хоз-ва на внутр. водоемах СССР, 1961, т. 3, с. 55—56.
- Негоновская И. Т. Овогенез и половые циклы у разных форм севанской форели.—В кн.: Тез. докл. Совещ. по теор. вопр. рыбовод. М.: Изд-во АН СССР, 1964а.
- Негоновская И. Т. О природе ялового стада и периодичности нереста севанской форели.—Изв. ГосНИОРХ, 1964б, т. 57, с. 188—192.
- Негоновская И. Т. Овогенез и шкала зрелости яичников севанской форели (*Salmo ischchan* (Kessler)).—Биол. журн. Армении АН Арм.ССР, 1966а, т. 19, № 4.
- Негоновская И. Т. Овогенез и овариальные циклы у различных рас севанской форели *Salmo ischchan* (Kessler): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ГосНИОРХ, 1966б.
- Негоновская И. Т. Процессы резорбции пустых фолликулов и овоцитов в яичниках севанской форели (*Salmo ischchan* [Kessler]).—Изв. ГосНИОРХ, 1969, т. 65, с. 209—222.
- Николаев И. И. Метеорология и рыбное хозяйство.—Вопр. ихтиологии, 1954, вып. 2, с. 45—56.
- Никитинский В. Я. Двухлетние наблюдения над икрометанием некоторых озерных рыб.—Рус. гидробиол. журн., 1928, т. 7, № 5—7, с. 152—155.
- Николюкин Н. И. Некоторые наблюдения по гистологическому строению гонад гибридов осетровых рыб.—Тр. ВНИРО, 1964, т. 55, с. 145—158.
- Никольский Г. В. Аральский сазан. Материалы по систематике, биологии и промыслу.—Тр. Аральск. отд. ВНИОРХ, 1934, т. 3, с. 70.
- Никольский Г. В. Рыбы Аральского моря. М., 1940. 215 с.
- Никольский Г. В. К познанию особенностей формирования и развития ихтиофауны водохранилищ в отдельных географических зонах Советского Союза.—Зоол. журн., 1948, т. 27, вып. 2, с. 149—158.
- Никольский Г. В. О типе динамики стада и характере нереста горбуши (*Oncorhynchus gorbusha* (Walb.)) и кеты в Амуре (*Oncorhynchus keta* (Walb.)).—ДАН СССР, 1952, т. 86, № 4, с. 873—875.
- Никольский Г. В. О некоторых закономерностях динамики плодовитости рыб.—В кн.: Очерки по общим вопр. ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953а, с. 199—206.
- Никольский Г. В. О теоретических основах работ по динамике численности рыб.—Тр. Всесоюз. конф. по вопр. рыб. хоз-ва, 1953б, вып. 1, с. 77—93.
- Никольский Г. В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значение их анализа для зоогеографии.—В кн.: Очерки по общим вопр. ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953в, с. 65—76.
- Никольский Г. В. Частная ихтиология. М.: Сов. наука, 1954. 458 с.
- Никольский Г. В. Рыбы бассейна Амура: (Закономерности размножения жилых рыб бассейна Амура). М.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 483—490.
- Никольский Г. В. О влиянии вылова на структуру популяции промысловой рыбы.—Зоол. журн., 1958, т. 37, вып. 1, с. 41—56.
- Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М.: Наука, 1965.
- Никольский Г. В. Экология рыб. М.: Высш. шк., 1974. 365 с.
- Никольский Г. В., Морозова П. Н. О факторах, определяющих величину поголовья стада промысловых рыб Аральского моря.—Зоол. журн., 1946, т. 25, вып. 4, с. 347—380.
- Никольский Г. В., Алиев Д. С., Милановский Ю. Е. Рыбы-мелиораторы.—Новое в жизни, науке, технике. Сер. биол., № 4. М.: Знание, 1979. 65 с.
- Новиков Г. А. Основы общей экологии и охраны природы. Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. 350 с.
- Овен Л. С. О специфике порционного икрометания и о плодовитости черноморской султанки *Mullus barbatus* Essipov.—Вопр. ихтиологии, 1961а, вып. 17, с. 33—38.
- Овен Л. С. Овогенез и годичный цикл изменений яичников у черноморской султанки *Mullus barbatus* Essipov.—Тр. Карадаг. биол. ст. АН УССР, 1961б, вып. 17, с. 7—23.
- Овен Л. С. Об особенностях полового цикла, порционного икрометания и плодовитости черноморской султанки *Mullus barbatus ponticus* Essipov и некоторых других рыб Черного моря. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Одесса: ОГУ, 1962.
- Овен Л. С. Особенности овогенеза и характер нереста морских рыб.—Киев: Наук. думка, 1976. 132 с.
- Овен Л. С. Особенности гаметогенеза и типы нереста морских рыб: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1978.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Остроумов А. А. О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища.—Тр. биол. ст. Борок, 1955, т. 2, с. 166—183.
- Персов Г. М. Половая функция самцов осетровых (гистологическое и экспериментальное исследование): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1947.
- Персов Г. М. Закладка половых желез и дифференцировка пола у стерляди (К вопросу об источниках пополнения фонда половых клеток).—В кн.: Тез. докл. 2-го совещ. эмбриологов СССР. М.: Изд-во МГУ, 1957а.
- Персов Г. М. Экспериментальные и цитологические данные о процессе оплодотворения у стерляди в связи с методикой осеменения.—В кн.: Тр. Совещ. по рыбовод. М.: Изд-во АН СССР, 1957б, с. 139—149.
- Персов Г. М. К вопросу об источниках пополнения фонда половых клеток (на примере стерляди и других осетровых).—Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, 1958, т. 35, № 3, с. 51—57.
- Персов Г. М. Процесс анатомической и цитологической дифференцировки пола у лососевых рыб рода *Salmo*.—Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук, 1962, № 311, вып. 48.
- Персов Г. М. «Потенциальная» и «конечная» плодовитость рыб на примере горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walb.), акклиматизируемой в бассейнах Белого и Баренцева моря.—Вопр. ихтиологии, 1963, т. 3, вып. 3(28), с. 490—496.
- Персов Г. М. Состояние половых желез у кеты и горбуши при переходе к мор-

- скому этапу жизни и темп их полового созревания.— Тр. Мурман. морск. биол. ин-та Кольск. фил. АН СССР, 1965, вып. 9(13), с. 95—105.
- Персов Г. М. Ранний период гаметогенеза у проходных лососей.— Тр. Мурман. морск. биол. ин-та Кольск. фил. АН СССР, 1966а, вып. 12(16), с. 7—44.
- Персов Г. М. Ранний период гаметогенеза у осетровых.— В кн.: Вопр. экологии. Материалы к III совещ. зоологов Сибири. Томск: Изд-во Томск. Гос. ун-та, 1966б.
- Персов Г. М. Изменения в темпе развития гонад у тихоокеанских лососей в ходе их эволюции.— В кн.: Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции. М.: Наука, 1968, с. 66—82.
- Персов Г. М. Дифференцировка пола и становление индивидуальной плодовитости у рыб: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1969.
- Персов Г. М. Надежность функционирования воспроизводительной системы рыб.— Вопр. ихтиологии, 1972, т. 12, вып. 2(73), с. 258—272.
- Персов Г. М. Дифференцировка пола у рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1975. 148 с.
- Персональная Н. С. Эмбриональное развитие окуневых и их гибридов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1946.
- Петрова А. Н. Динамика численности и рациональное использование запасов уральского полупроходного судака бассейна Северного Каспия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ГосНИОРХ, 1980. 22 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
- Пирс Э. Гистохимия. М.: Изд-во ин. лит-ры, 1962. 962 с.
- Поддубный А. Г. Условия размножения чехони в Рыбинском водохранилище.— Зоол. журн., 1958, т. 37, вып. 11, с. 1701—1709.
- Поддубный А. Г. Территориальные группировки рыб в водохранилищах: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1969.
- Пожидаев Е. А. Оогенез млекопитающих (его значение для эмбрионального развития в норме и патологии). Л.: Медицина, 1967. 169 с.
- Покровский В. В. Материалы по исследованию внутривидовой изменчивости окуня (*Perca fluviatilis* L.).— Тр. Карело-Финск. отд. ВНИОРХ, 1951, т. 3, с. 95—149.
- Поликарпова Е. Ф. Внешние факторы и половой цикл птиц.— Журн. общ. биологии, 1941, т. 2, № 1, с. 39—70.
- Поликарпова Е. Ф. Зависимость икротемпературы от внешней среды.— Изв. АН СССР, Отд. биол. наук, 1942, № 1—2, с. 7—16.
- Поляков Г. Д. Некоторые закономерности популяционной изменчивости рыб: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1970а.
- Поляков Г. Д. Закономерность изменчивости организмов на примере с рыбами.— Вопр. ихтиологии, 1970б, т. 10, вып. 2(61), с. 194—202.
- Пономарева И. Н. Общая экология. Л., 1975. 162 с.
- Попов М. Д. Морфологический цикл фолликулярного эпителия и его значение в развитии овоцита: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Мосрыбвуз, 1947.
- Попов М. Д. Морфология цикла желтого тела (*Delphinus delphinus* L.).— Тр. Мосрыбвуза, 1951, вып. 4, с. 124—142.
- Попова О. А. Некоторые особенности экологии щуки и окуня в дельте Волги.— Вопр. ихтиологии, 1960, вып. 15, с. 55—70.
- Попова О. А. Экология щуки и окуня в дельте Волги. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИМЖ АН СССР, 1965.
- Попова О. А. Биологические показатели щуки и окуня в водоемах с различным гидрологическим режимом и кормностью.— В кн.: Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука, с. 102—152.
- Потапова О. И. Материалы к размножению леща в Сямозере.— Тр. Карело-финск. отд-ния ВНИОРХ, 1951, т. 3, с. 181—187.
- Потапова О. И. Условия размножения леща в Миккельском озере.— Тр. Карел. фил. АН СССР, 1956, вып. 2, с. 147—163.
- Потапова О. И. О размножении леща в Сямозере и возможности организации нерестово-выростных водоемов для леща.— Тр. Сямозерск. комп. эксп., т. 2, Петрозаводск, 1962, с. 147—161.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1966. 306 с.
- Привезенцев Ю. А. Пути повышения эффективности воспроизводства рыбы в термальных водах: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ТСХА, 1981.

- Привезенцев Ю. А., Власов В. А. Эффективность использования корма и рост сеголетков телляпин и карпа в зависимости от температуры воды.— Изв. ТСХА, 1979, вып. 1, с. 149—155.
- Привезенцев Ю. А., Иванова Е. Ф., Федотенков В. И. Подращивание личинок карпа в прудах под пленочными покрытиями. М.: Колос, 1981. 6 с.
- Привольнев Т. И. К вопросу о происхождении лососевых и сиговых рыб в свете физиологических данных.— Изв. ГосНИОРХ, 1967, т. 62, с. 31—38.
- Протасов В. Р. Исследование овогенеза волжского леща: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 1952.
- Пучков Н. В. Физиология рыб. М.: Пищепромиздат, 1954. 371 с.
- Равен Х. Оогенез. М.: Мир, 1964. 306 с.
- Расс Т. С. О периодах жизни и закономерностях развития и роста рыб.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1948, № 3, с. 295.
- Расс Т. С. Значение строения икринок и личинок для систематики рыб.— В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 183—198.
- Расс Т. С. Рыбные ресурсы европейских морей СССР и возможности их пополнения акклиматизацией. М.: Наука, 1965. 106 с.
- Расс Т. С. Географические закономерности размножения и развития рыб. Биологические процессы в морских и континентальных водоемах: Тез. докл. II съезда ВГБО. Кишинев, 1970, с. 317—318.
- Ращеперин В. Н. Биология и результаты размножения азовского бычка-кругляка.— В кн.: Тез. докл. на совещ. молодых ученых ВНИРО. М.: ВНИРО, 1963, с. 28—29.
- Резниченко П. Н., Гулидов М. В. Зависимость выживания зародышей леща *Abtamis brama* (L.) от температуры инкубации.— В кн.: Эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования развития рыб. М.: Наука, 1978, с. 108—114.
- Резниченко П. Н., Котляревская Н. В., Гулидов М. В. Выявление экологической специфики икры щуки к температурному фактору методом инкубации при постоянных температурах.— В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М.: Наука, 1967.
- Рейнгард Л. В., Трудова Т. В. Сравнительная характеристика годового цикла развития гонад главных промысловых рыб озера Ленинград.— В кн.: Материалы к науч.-итог. конф. Днепротр. ун-та, 1961а, с. 32—33.
- Рейнгард Л. В., Трудова Т. В. Годовой цикл развития гонад окуня (*Perca fluviatilis* L.) оз. Ленинград.— В кн.: Материалы к науч.-итог. конф. Днепротр. ун-та, 1961б, с. 34.
- Россолимо Л. Л. Некоторые особенности температурного режима малых озер.— Тр. Моск. техн. ин-та рыб. пром-сти и хоз-ва, 1959, вып. 10, с. 3—20.
- Решетников Ю. С. Питание разных внутривидовых форм сига из ряда озер Лапландского заповедника.— Вопр. ихтиологии, 1964, т. 4, вып. 4(33), с. 679—694.
- Решетников Ю. С. Особенности роста и созревания сигов.— В кн.: Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М.: Наука, 1966, с. 93—155.
- Решетников Ю. С. Периодичность размножения у сигов.— Вопр. ихтиологии, 1967, т. 7, вып. 6(47), с. 1019—1031.
- Решетников Ю. С. О периодичности размножения сигов Кольского полуострова.— Тр. Карельск. отд. ГосНИОРХ, 1968, т. 5, вып. 2, с. 112—116.
- Решетников Ю. С. Изменчивость рыб и экологическое прогнозирование.— В кн.: Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука, 1979, с. 5—12.
- Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
- Решетников Ю. С., Белянина Т. Н., Паранюшкина Л. П. Характер жиронакопления и созревания сигов.— В кн.: Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука, 1971, с. 60—77.
- Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
- Романичева О. Д. Биология размножения леща и волблы в прудельтовых водоемах Сыр-Дарьи: (Материалы биол. обоснования улучшения воспроизводства поголовья их стад): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 1950.
- Ромейс Б. Микроскопическая техника. М.: Изд-во ин. лит-ры, 1953. 718 с.

- Роскин Г. И. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука, 1946. 328 с.
- Роскин Г. И., Левинсон Л. Б. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука, 1957. 467 с.
- Рубан Н. А. Гистологические изменения гонад и щитовидной железы кемской семги *Salmo salar L.* в период речной миграции и нереста.—Тр. Карело-Финск. отд. ВНИОРХ, 1951, т. 3, с. 41—57.
- Сабанеев Л. П. Рыбы России. Жизнь и ловля (уженье) наших пресноводных рыб. 1911. 1062 с.
- Садов И. А. Строение и формирование оболочек яиц осетровых и некоторых костистых рыб.—Тр. Ин-та морф. жив. АН СССР, 1963, вып. 38, с. 110—186.
- Сакун О. Ф. Анализ функции половых желез у самцов и самок рыб в связи с характером нереста (на примере сырты *Vimba vimba*).—ДАН СССР, 1954, т. 98, № 3, с. 505—507.
- Сакун О. Ф. Процесс созревания яйцеклеток у сырты (*Vimba vimba L.*).—ДАН СССР, 1955, т. 102, № 1, с. 181—183.
- Сакун О. Ф. Анализ состояния половых желез у сырты, проходящей через Кегумский рыбоход.—Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук, 1957, № 228, вып. 44, с. 181—191.
- Сакун О. Ф. Возникновение изменений в гаметогенезе и половом цикле у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) за пределами естественного ареала.—Вопр. ихтиологии, 1965, т. 5, вып. 4(37), с. 639—651.
- Сакун О. Ф. Переход к мейотическим делениям ооцитов с незавершенным вitellogenезом под влиянием гормональной стимуляции у семги *Salmo salar L.*—ДАН СССР, 1966, т. 169, № 1, с. 241.
- Сакун О. Ф., Буцкая Н. А. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. Мурманск: Главрыбвод, 1968. 47 с.
- Салазкин А. А. Рыбохозяйственная характеристика озер Тюменской области в связи с вопросом акклиматизации сиговых рыб.—Изв. ГосНИОРХ, 1967, т. 63, с. 124—143.
- Салехова Л. П. Гермафродитизм морского карася *Diplodus annularis* (L.).—Тр. Севаст. биол. ст., 1961, т. 14, с. 257—268.
- Салехова Л. П. О самооплодотворении и развитии самооплодотворенной икры каменного окуня *Serranus scriba* (L.).—Вопр. ихтиологии, 1963, т. 3, вып. 2(27), с. 275—287.
- Салехова Л. П. Половая структура популяции морского карася *Diplodus annularis* (L.) в связи с особенностями его онтогенеза.—В кн.: Вопр. гидробиологии. М.: Наука, 1965.
- Салехова Л. П. Инверсия пола, размножения и развития морского карася *Diplodus annularis* (L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград: Рыбвтуз, 1966.
- Световидов А. Н. К вопросу о возрасте и росте окуня, плотвы и щуки оз. Круглого.—Рус. зоол. журн., 1929, т. 9, вып. 4, с. 3—22.
- Световидов А. Н. Рыбы Черного моря.—М.; Л.: Наука, 1964. 522 с.
- Свирижев Д. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. Собр. соч., т. 5. М., 1949. 536 с.
- Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции. Изд. 3-е. М.: Изд-во МГУ, 1967. 140 с.
- Северцов С. А. О взаимоотношении между продолжительностью жизни и плодовитостью различных видов млекопитающих и птиц.—Изв. АН СССР, 1930, вып. 9.
- Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 316 с.
- Семенов В. В. Резорбция ооцитов у сельдей рода *Clupea*.—В кн.: Исследование фауны морей, XVI (XXIV). Биология беломорской сельди. Л.: Наука, 1975, с. 179—183.
- Сергеев А. Температура пресмыкающихся в естественных условиях.—ДАН СССР, 1939, т. 22, № 1, с. 49—52.
- Сергеев Р. С., Пермитин И. Е., Ястребков А. А. О плодовитости рыб Рыбинского водохранилища.—Тр. биол. ст. Борок, 1955, т. 2, с. 278—300.
- Сиверцов А. П. Некоторые показатели роста карпа.—Докл. ТСХА, 1963, вып. 90 (зоотехния), с. 192—197.
- Сидоров Г. П. О нересте сига в Тундровых Вашуткиных озерах бассейна р. Печоры.—Вопр. ихтиологии, 1965, т. 5, вып. 3(36), с. 442—447.
- Синевичене Д. П. Гистофизиологический анализ воспроизводительной системы судака водоемов Литвы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс: 1969.
- Смирнов А. И. Порционность икротетания пелагофильных рыб Черного моря.—ДАН СССР, 1950, т. 70, № 1, с. 129—132.
- Смирнов А. И. Биология размножения и развития черноморской султанки (*Mullus barbatus ponticus Essipov*).—Бюл. МОИП, 1953, т. 63, вып. 4, с. 35—46.
- Смирнов А. И. Нерестовый этап и его специфика в развитии рыб.—В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука, 1965, с. 147—154.
- Соин С. Г. Приспособительные особенности рыб в связи с различными условиями дыхания.—Докл. на соиск. учен. ст. д-ра биол. наук. М.: Изд-во МГУ, 1965, с. 3—58.
- Соин С. Г. Приспособительные особенности развития рыб. М.: Изд-во МГУ, 1968. 88 с.
- Соин С. Г., Унанян Ю. М. Особенности строения и адаптивное значение вторичной яйцевой оболочки корюшек (*Osmeridae*).—ДАН СССР, 1964, т. 154, № 5, с. 1238—1239.
- Соколов Л. И. О росте сибирского осетра (*Acipenser baeri* Brandt) р. Лены.—Вестн. МГУ. Сер. биол.-почв., 1965, № 1, с. 3—12.
- Соколов Л. И. Сибирский осетр (*Acipenser baeri* Brandt) р. Лены: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1966.
- Сорокин В. П. Оогенез и половой цикл у трески (*Gadus morhua morhua L.*).—Тр. ПИНРО, 1957, вып. 10, с. 125—144.
- Спановская В. Д., Григораш В. А. Материалы по экологии размножения рыб Учинского водохранилища. Учинское и Можайское водохранилища: (Гидробиол. и ихтиол. исследования). М.: Изд-во МГУ, 1963.
- Спановская В. Д., Григораш В. А., Лягина Т. Н. Динамика плодовитости рыб на примере плотвы *Rutilus rutilus* (L.).—Вопр. ихтиологии, 1963, т. 3, вып. 1(26), с. 67—83.
- Статова М. П. Изменения гонад и гипофиза самок судака (*Luciopeca luciopeca L.*) Дубоссарского водохранилища в процессе полового созревания.—Изв. Молд. фил. АН СССР, 1959, № 7(61), с. 77—93.
- Статова М. П. Биология серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) водоемов Молдавии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Кишинев: ИЗИФ АН МССР, 1968.
- Статова М. П. Изменения в процессе овогенеза у некоторых порционно-нерестующих рыб в водоеме-охладителе Молдавской ГРЭС.—В кн.: Основы биопродуктивности внутренних водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1975, с. 385—386.
- Стрекалов И. И. Новые направления в развитии лососевого рыбного хозяйства: (Итоги науки). Зоология, Сер. биол., 1968, с. 97—112.
- Строганов Н. С. Выживаемость спермы волжской сельди (*Caspialosa volgensis*) при различных внешних условиях.—Зоол. журн., 1938, т. 17, вып. 2, с. 316—336.
- Строганов Н. С. Половое созревание стерляди и роль среды в его осуществлении.—ДАН СССР, 1952, т. 87, № 2, с. 317—320.
- Строганов Н. С. Физиологическая приспособляемость рыб к температуре среды. М.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 73—152.
- Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. М.: Изд-во МГУ, 1962. 420 с.
- Студенецкий С. А. Основные направления развития рыбного хозяйства внутренних водоемов СССР.—В кн.: Биологические ресурсы внутренних водоемов СССР. М.: Наука, 1979, с. 5—15.
- Суворова Е. К. Основы ихтиологии. М.: Наука, 1948. 579 с.
- Сыроватская Н. И. О типе икротетания донского леща.—ДАН СССР, 1949, т. 66, № 5, с. 1001—1004.
- Танасийчук В. С. К вопросу о причинах колебания численности леща и воблы в Северном Каспии.—ДАН СССР, 1952а, т. 21, с. 195—212.
- Танасийчук В. С. Нерест рыб в реке Урале.—Тр. Касп. бас. фил. ВНИРО, 1952б, т. 12, с. 35—76.

- Танасийчук Н. П. Промысловые рыбы Волго-Каспия. М.: Пищепромиздат, 1951. 88 с.
- Танасийчук Н. П. Изменения в составе и распределении ихтиофауны Северного Каспия, происходящие в связи с уменьшением речного стока и понижением уровня моря.— В кн.: Вопросы экологии. Киев, 1957, т. 1, с. 257—266.
- Телкова Л. П. Опыт стимулирования овуляции у рыб.— Вopr. ихтиологии, 1954, вып. 2, с. 112—113.
- Терентьев П. В. Методические соображения по изучению внутривидовой географической изменчивости.— В кн.: Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюции. Тез. докл. Свердловск, 1964, с. 132—133.
- Терентьев П. В. Методические соображения по изучению внутривидовой географической изменчивости.— Тр. совещ. «Внутривидовая изменчивость и микроэволюция», Свердловск, 1966, с. 3—20.
- Терещенко К. К. Вобла, ее рост и плодовитость.— Тр. Астрах. ихтиол. лаб., 1913а, т. 3, вып. 2.
- Терещенко К. К. Нерест рыбы в дельте р. Волги в 1909 г.— Тр. Астрах. ихтиол. лаб., 1913б, т. 2, вып. 4, с. 7—34.
- Терещенко К. К. Леиш (Abramis brama L.) Каспийско-Волжского района, его промысел и биология.— Тр. Астрах. ихтиол. лаб., 1917, т. 4, вып. 2, с. 1—117.
- Титова В. Ф. О размножении сямозерского многотычинкового сига.— Тр. Карельск. фил. АН СССР, 1962, вып. 33.
- Титова В. Ф. Сиг Сямозера (*Coregonus lavaretus* Pallasii N. exilis Pravdin): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: ГосНИОРХ, 1967а.
- Титова В. Ф. О некоторых биологических особенностях многотычинкового сига Сямозера.— Изв. ГосНИОРХ, т. 62: Вopr. ихтиологии и гидробиологии внутр. водоемов, 1967б, с. 125—128.
- Тихий М. И. Наблюдения над икрометанием весенненерестующих рыб.— Изв. ВНИОРХ, 1939, т. 21, с. 65—80.
- Толчанов В. С. К познанию биологии ерша (*Acerina serpius* (L.)) реки Камы.— Изв. Естеств.-науч. ин-та при Пермском ун-те, 1951, т. 13, вып. 2—3, с. 173—190.
- Толчанов В. С. Материалы по биологии окуня *Perca fluviatilis* (L.) Средней Камы.— Изв. Естеств.-науч. ин-та при Пермск. гос. ун-те, 1952, т. 13, вып. 4—5, с. 374.
- Трифонов Г. П. Биология размножения азовских бычков.— Тр. Карадаг. биол. ст. Симферополь: Крымиздат, 1955, вып. 13, с. 5—46.
- Трудова Т. К. Сезонные цитохимические изменения ооцитов судака *Luciorerca luciorerca* (L.) Днепровского водохранилища (оз. Ленина): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепрпетровск, 1965.
- Трусов В. З. Гистологический анализ так называемой IV стадии зрелости яичников судака.— Тр. Лаб. основ рыбководства, 1947, т. 1, с. 155—167.
- Трусов В. З. Годичный цикл яичников донского судака (*Luciorerca luciorerca* L.) и особенности отдельных моментов цикла у судака других водоемов.— Тр. Лаб. основ рыбководства, 1949, т. 2, с. 121—147.
- Трусов В. З. Опыт рыбководного использования производителей осетровых, скапливающихся в нижнем бьефе Волгоградской плотины.— Изв. ГосНИОРХ, 1967, т. 63, с. 206—229.
- Тряпицына Л. Н. Особенности распределения и биологии рыб в авандельте Волги.— Тр. Астрах. заповед., 1965, вып. 10, с. 315—357.
- Тряпицына Л. Н. Материалы по плодовитости рыб семейства карповых в дельте Волги.— Тр. Астрах. заповед., 1970, вып. 13, с. 279—309.
- Тряпицына Л. Н. Экология краснопёрки *Scardinius erythrophthalmus* (L.) и густеры *Blicca bjoerkha* (L.) дельты Волги в условиях зарегулированного стока: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во МГУ, 1971. ИЭМЭЖ АН СССР.
- Турдаков А. Ф. Воспроизводительная система самцов рыб. Фрунзе: Илим, 1972. 280 с.
- Турдаков Ф. А., Турдаков А. Ф. Партогенез и другие особенности развития исыкульского чебачка.— Изв. АН КиргССР, 1959, т. 1, вып. 4, с. 3—44.
- Тюрин П. В. Рыбохозяйственная классификация водохранилищ и методика определения их рыбопродуктивности.— Изв. ГосНИОРХ, 1961а, т. 50, с. 429—444.
- Тюрин П. В. Влияние уровня режима в водохранилищах на формирование рыбных запасов.— Изв. ГосНИОРХ, 1961б, т. 50, с. 395—410.
- Тюрин П. С. О сроках размножения некоторых позвоночных животных в Киргизии.— Изв. АН Кирг. ССР. Сер. биол. наук, 1959, т. 1, вып. 4, с. 161—165.
- Успенский С. М. О сущности географического изоморфизма у гомотермных животных.— Зоол. журн., 1963, т. 42, вып. 9, с. 1392—1402.
- Фалеева Т. И. Анализ атрезии овоцитов у рыб в связи с адаптивным значением этого явления.— Вopr. ихтиологии, 1965а, т. 5, вып. 3, (36), с. 455—470.
- Фалеева Т. И. Функциональные основы нерестового поведения и заботы о потомстве у рыб.— В кн.: Биол. значение и функциональная детерминация миграционного поведения животных. М.; Л.: Наука, 1965б, с. 60—66.
- Фалеева Т. И. Биологическое значение и функциональный механизм атрезии овариальных фолликулов у рыб.— В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М.: Наука, 1967, с. 59—65.
- Фалеева Т. И. Особенности процесса атрезии овариального фолликула у ерша *Acerina serpius* (L.) при разных температурах.— В кн.: Экологическая пластичность половых циклов и размножения рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1975, с. 123—139.
- Филатов Д. П. К биологии и морфологии аральских рыб.— Рус. Зоол. журн., 1925, т. 5, вып. 1—2, с. 36—52.
- Филатов Д. П., Дулаков С. Н. Материалы к изучению рыб Аральского моря.— Бюл. Средне-азиатского гос. ун-та, 1926, вып. 14, с. 203—230.
- Филатов Д. П., Дулаков С. Н. Шкала зрелости самок судака: Инструкция по определению пола и степени зрелости половых продуктов у рыб. М., 1938.
- Чепурнова Л. В. Половой цикл днестровского рыбца (*Vimba vimba patio corinats* (Pallas.)) — Учен. зап. Кийшнев. ун-та, 1958, т. 32 (ихтиологический), с. 175—183.
- Чепурнова Л. В. Функциональные изменения гаметогенеза и полового цикла у полупроходных рыб Днестра при нарушении условий миграций и нереста: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1964.
- Чепракова Ю. И. О связи между содержанием жира в икре и морфологическими особенностями самок воблы.— ДАН СССР, 1960, т. 135, № 1, с. 233—235.
- Чепракова Ю. И. Изменение количества жира в теле мелкой беломорской сельди Кандалакшского залива в связи с ее биологией.— Тр. Ин-та морф. жив. АН СССР, 1962, вып. 42, с. 138—145.
- Чепракова Ю. И. Изменение качественных показателей икры при повторном нересте.— В кн.: Теоретические основы рыбководства. М.: Наука, 1965, с. 73—76.
- Чепракова Ю. И. Эколого-физиологические закономерности созревания рыб на примере малопозвонковой сельди и воблы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1970.
- Чепракова Ю. И. Формирование нерестовых стад малопозвонковой сельди Белого моря в Кандалакшском заливе.— В кн.: Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука, 1971, с. 220—221.
- Чепракова Ю. И., Васецкий С. Г. Особенности зрелой икры воблы (*Rutilus rutilus caspicus* (Jak.) в связи с характером нерестового стада.— Вopr. ихтиологии, 1962, т. 2, вып. 2(23), с. 262—274.
- Чепурнова Л. В. Влияние гидростроительства на популяции рыб Днестра. Кийшнев: Штинца, 1972. 59 с.
- Чепурнова Л. В. Размножение днестровских рыб (осетровых, сельдевых, окуневых). Кийшнев: Штинца, 1975. 52 с.
- Черненко Е. В. Об эволюции и цитотаксономии лососевых рыб семейства Salmonidae.— Вopr. ихтиологии, 1969, т. 9, вып. 6(59), с. 971—980.
- Чернышев О. Б. О несоответствии между возрастом, ростом и степенью зрелости половых продуктов у двух- и трехгодовалых самок сазана (*Cyrpinus carpio* L.) из оз. Солонцы (Днепровско-Бугский лиман).— Тр. Лаб. основ рыбковод., 1947, т. 1, с. 168—176.
- Чернышев О. Б. Типы половых циклов у рыб средних широт.— В кн.: Тез. докл. 3-го Всесоюз. совещ. эмбриологов. М.: МГУ, 1960, с. 180.
- Чернышева В. М. Реакция половых желез у рыб на изменение экологических ус-

- ловий.— В кн.: Тез. докл. 3-го Всесоюз. совещ. эмбриологов. М.: МГУ, 1960, с. 181.
- Черкас Б. И. Сазан как объект прудового хозяйства.— Рыб. хоз-во, 1933, № 2, с. 30—35.
- Черкас Б. И. Рыбоводство в естественных водоемах. М.: Пищепромиздат, 1950. 527 с.
- Черкас И. Б. Исследование однополый и двухполый формы серебряного караса *Carassius auratus gibelio* Bloch в связи с естественным гиногенезом у данного вида: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИБР АН СССР, 1968.
- Чирвинский Н. П. Избр. соч. в двух томах. М., 1949, т. 1. 528 с.
- Чугунова Н. И. Рост и созревание воблы Северного Каспия в зависимости от условий откорма.— Тр. ВНИРО, 1951, т. 18, с. 153—170.
- Чугунова Н. И. Биология судака Азовского моря.— Тр. Азово-Черн. науч. промысл. экспед., 1931, вып. 9.
- Чугунова Н. И. О морском судаче Каспийского моря.— Бюл. Всекасп. науч. рыбохоз. экспед., 1932, № 3—4.
- Чугунова Н. И. Биология и промысел морского судака (*Luciperca marina* Cuv.) в Каспийском море.— Докл. ВНИРО, 1947, № 10.
- Чугунова Н. И., Егерман Ф. Ф. Морской судак *Luciperca marina*.— Бюл. Всекасп. науч. рыбохоз. экспед., 1932, № 5—6.
- Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб: (Методическое пособие по ихтиологии). М.: Изд-во АН СССР, 1959. 162 с.
- Чугунова Н. И., Петрова Е. Г. Приспособительные особенности нереста черноморской хамсы (созревание и плодовитость).— Вopr. ихтиологии, 1953, вып. 1, с. 68—72.
- Шапошников Г. Х. Лещ и перспектива его существования в водохранилище на Волге.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1948, т. 8, вып. 3, с. 467—502.
- Шатуновский М. И. Роль исследований обмена веществ в решении некоторых вопросов динамики численности рыб.— В кн.: Соврем. вopr. экол. физиологии рыб. М.: Наука, 1979, с. 34—41.
- Шатуновский М. И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 1980а. 283 с.
- Шатуновский М. И. Эколого-физиологические исследования рыб в онтогенезе.— В кн.: Экология размножения и развития рыб. М.: Знание, 1980б, с. 29—47.
- Шатуновский М. И., Белянина Т. Н. Созревание и плодовитость рыб в пределах поколения в связи с их физиологической неоднородностью.— В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М.: Наука, 1967, с. 38—44.
- Шварц С. С. К вопросу о специфике вида у позвоночных животных.— Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 3, с. 507—524.
- Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных.— Тр. Ин-та биол. Уральск. фил. АН СССР, 1960, вып. 14, с. 113—177.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса.— Тр. Ин-та экол. растений и животных Уральск. фил. АН СССР, 1969, вып. 65. 199 с.
- Шварц С. С. К истории основных понятий современной экологии.— В кн.: Очерки по истории экологии. М.: Наука, 1970, с. 89—105.
- Шварц С. С. Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование.— Докл. на юбилейной сес. АН СССР. М.: Наука, 1975. 23 с.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Шварц С. С., Большаков В. Н., Пастолова О. А. Новые данные о различных путях приспособления животных к изменению среды обитания.— Зоол. журн., 1964, т. 43, вып. 4, с. 483—487.
- Шиланкова А. К. Шука, окунь и ерш водоемов Иргиз-Тугайского бассейна: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата: Казах. ГУ, 1955.
- Шиллабер Ч. Микрофотография. М.: Изд-во ин. лит-ры, 1951.
- Шилов В. И. Возрастные и сезонные изменения яичников леща в условиях формирования Волгоградского водохранилища.— Тр. Саратов. отд. ГосНИОРХ, 1962, т. 7, с. 118—129.

- Шилов В. И. Созревание и повторность нереста стерляди Волгоградского водохранилища.— В кн.: Осетровые южных морей Советского Союза.— Тр. ВНИРО, 1964, т. 56, вып. 3, с. 79—104.
- Шипунов Ф. Я. Организованность биосферы. М.: Наука, 1980. 291 с.
- Ширкова А. И. Биология и рыбохозяйственное значение окуня Ладожского озера и Псковско-Чудского водоема: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ГосНИОРХ, 1955.
- Ширкова А. И. Окунь Ладожского озера.— Изв. ВНИОРХ, 1956, т. 38, с. 143—149.
- Ширкова М. Я. Гаметогенез и структура нерестовой популяции балтийской трески (*Gadus morhua callarias* L.). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград: Рыбвтуз. 1971.
- Шихшабеков М. М. Особенности размножения полупроходных рыб в Аракумских водоемах Дагестана.— В кн.: Тез. докл. молодежн. науч. конф. ИЭМЭЖ АН СССР, 1968, с. 68—70.
- Шихшабеков М. М. Наличие различных форм воблы, леща, сазана в Аракумских водоемах Дагестана.— Вopr. ихтиологии, 1969, т. 9, № 1, (54), с. 46—50.
- Шихшабеков М. М. Резорбция гонад у некоторых полупроходных рыб Аракумских водоемов (Дагестанская АССР) в результате зарегулирования стока.— Вopr. ихтиологии, 1971, т. 11, вып. 3(68), с. 526—530.
- Шихшабеков М. М. Определение стадий зрелости и приготовления гистологических препаратов половых желез рыб: (Метод. пособие). Махачкала: Дагестанское кн. изд-во, 1977. 25 с.
- Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста.— В кн.: Рост животных. М., 1935, с. 8—60.
- Шмидт П. Ю., Платонов Г. П. Сезонность в отношениях рыб к низким температурам.— ДАН СССР. Нов. Сер., 1938, т. 19, № 3, с. 177—184.
- Шмидтов А. И., Варфоломеев В. В. Значение ерша (*Acerina septuaginta* L.) в рыбном хозяйстве и его морфо-биологические особенности в Нижней Каме и Средней Волге.— Учен. зап. Каз. ун-та, 1952, т. 112, кн. 7, с. 85—116.
- Штейнфельд А. Л. О зависимости сроков размножения весенне-нерестующих рыб от температуры воды на пойме и в Волге.— Тр. Татарск. отд. ВНИОРХ, 1948, вып. 2, с. 98—102.
- Шульман Г. Е. Химический состав азовской хамсы в преднерестовый, нерестовый и предмиграционный периоды годового жизненного цикла.— Вopr. ихтиол., 1959, вып. 13, с. 170—181.
- Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности состояния рыб в различные периоды годового цикла: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1969.
- Шульман Г. Е., Ревина Н. И., Сафьянова Т. Е. Связь физиологического состояния с особенностями овогенеза пелагических рыб.— Тр. ВНИРО, 1970, т. 69, с. 145—159.
- Щербаков А. П. Глубокое озеро. М.: Наука, 1967. 377 с.
- Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 358 с.
- Яблоков А. В. Морфологическая изменчивость в популяциях млекопитающих.— В кн.: Итоги науки. Сер. биол. Зоология, 1968, с. 45—85.
- Яковлева А. Н. Биологические особенности леща Нижней Волги.— Тр. Саратов. отд. ВНИОРХ, 1950, т. 4, с. 75—100.
- D'Ancona U. Ulteriori osservazioni e considerazioni sull'ermafroditismo e il differenziamento sessuale dell'orata (*Sparus auratus* L.).— Publ. Staz. zool., Napoli, 1941, vol. 18.
- D'Ancona U. Ermafroditismo ed intersessualita.— Med. and Biol. Engineering, 1943, vol. 3.
- D'Ancona U. Nuovo contributo alle conoscenze sul differenziamento sessuale del Pesci.— Atti. Ist. veneto sci. lett. ed arti. Cl. sci. mat. e natur., 1943, vol. 2.
- D'Ancona U. Sessualita del soma e sessualizzazione delle cellule germinali.— Atti. Ist. veneto, sci. lett. ed arti. Cl. sci. mat. e natur., 1944, vol. 11, N 103.
- D'Ancona U. Sexual differentiation of the gonads and the sexualization of the germ cells in Teleosts.— Nature, 1945, N 156.

D'Ancona U. L'ermafroditismo nel genere *Diplodus* (sin *Sargus*, Teleostei).—Boll. Soc. ital. biol. sper., 1945, vol. 20.

D'Ancona U. Ermafroditismo e gonocorismo in alcuni Sparidi.—Boll. Soc. ital. biol. sper., 1946, vol. 22.

D'Ancona U. Ermafroditismo ed intersessualità nei Teleostei.—*Experientia*, 1949, vol. 10.

D'Ancona U. Il differenziamento sessuale della gonade e l'inversione sessuale degli Sparidi.—*Arch. oceanogr. e limnol.*, 1949, vol. 6, fasc. II/III.

Alm G. Reasons for the occurrence of stunted fish populations (with special regard to the perch).—In: *Rept. Swedish Inst. Freshwater Fishery*, Stockholm, 1946.

Alm G. Connection between maturity size and age in fishes (Experiments carried out at the Kalärne Fishery Research Station).—*Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm Rep.*, 1959, N 40, p. 5—145.

Arndt E. A. Histologische und histochemische Untersuchungen über die Oogenese und bipolare Differenzierung von Süßwasser—Teleosteen.—*Protoplasma*, 1956, Bd. 47, H. 1/2, p. 1—36.

Arndt E. A. Untersuchungen über die Eihüllen von Cypriniden.—*Ztschr. Zellforsch.*, 1960, Bd. 52, H. 3, S. 315—327.

Barr W. A. The endocrine control of the sexual cycle in the plaice, *Pleuronectes platessa* (L.). I. Cyclical changes in the normal ovary.—*Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1963, vol. 3, N 3, p. 197—204.

Barr W. A. The endocrine physiology of fishes.—*Ann. Rev. Oceanogr. and Mar. Biol.*, 1965, vol. 3, p. 257—298.

Beach A. W. Seasonal changes in the cytology of the ovary and of the pituitary gland of the golandfish.—*Canad. J. Zool.*, 1959, vol. 37, p. 615.

Benas M. I. La pratique de la carpiiculture dans les étangs des environs de Bandoneng (Java).—*C. r. Acad. agr. France*, 1932, vol. 18, N 35.

Bowers A. B., Holliday F. G. T. Histological changes in the gonad associated with the reproductive cycle of the herring (*Clupea harengus* L.).—*Rept. Mar. Res. Dep. Agr. and Fish. Scotland*, 1961, N 5.

Bretschneider L. H. Oogenesis.—In: *Woederman M. W., Raven Chr. P. Experimental embryology in Netherlands, 1940—1945*. New York; Amsterdam: Elsevier publ. Co., 1946, p. 132.

Bretschneider L. H., Duyvene de Wit J. J. Histo-physiologische Analyse der sexuell endokrinen Organisation des Bitterlingweibchens (*Rhodeus amarus*).—*Ztschr. Zellforsch.*, 1941, Bd. 31, H. 2.

Bretschneider L. H., Duyvene de Wit J. J. Sexual endocrinology of non-mammalian vertebrates.—In: *Monogr. of the Progr. of Res. in Holland during the war*. Amsterdam, 1947, vol. 2.

Brock J. Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische.—*Morphol. Jb.*, 1878, Bd. 4.

Burke W., Kellner G. Die Bildung von corpora lutea aus der Granulosa nichtgeplatzter follikel im Rattenovar.—*Arch. Gynäkol.*, 1954, Bd. 185, N 1.

Bühler A. Rückbildung der Eifollikel bei Wirbeltieren.—*Morphol. Jb.*, 1902, Bd. 30, H. 3.

Dodd J. M. The hormones of sex and reproduction and their effects in fish and lower chordates.—*Mem. Soc. Endocrinol.*, 1955, vol. 10, N 4.

Erhardt H. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Eihüllen des marinen Teleosters *Lutjanus synagris*.—*Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch.*, 1976, Bd. 28, S. 90—105.

Eschmeyer P. H., Bailey R. M. The pygmy whitefish, *Coregonus coulteri*, in Lake Superior.—*Trans. Amer. Fish Soc.*, 1955, vol. 84.

Flügel H. On the fine structure of the zona radiata of growing trout oocytes.—*Naturwissenschaften*, 1964, Bd. 51, H. 22, S. 542.

Flügel H. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Hüllen der Oozyten und Eier des Flußbarsches *Perca fluviatilis*.—*Ztschr. Zellforsch.*, 1967, Bd. 77, H. 2, S. 244—256.

Gitting K. J. Beiträge zur Kenntnis der Grundlagen der Fortpflanzung und zur Fruchtbarkeitsbestimmung bei marinen Teleosteen.—*Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch.*, 1961, Bd. 8, H. 1, S. 1—41.

Hickling C. F. The natural history of the hake. Pt III. Seasonal changes in the condition of the hake.—*Fish. Invest. Ser. II*, 1930, vol. 12.

His W. Untersuchungen über das Ei und die Eientwicklung bei Knochenfischen. Leipzig: Verl. F. C. W. Vogel, 1873. 54 S.

Hisaoka K. K., Firlit C. F. The localization of nucleic acids during oogenesis in the zebrafish.—*Amer. J. Anat.*, 1962, vol. 110, N 3, p. 203—215.

Hisaw F. L., jun., Hisaw F. L. Corpora lutea Elasmobranch fishes.—*Anat. Rec.*, 1959, vol. 135, p. 269.

Hoar W. S. Reproduction in teleost fish.—*Mem. Soc. Endocrinol.*, 1955, vol. 4, p. 5.

Hoar W. S. The gonads and reproduction.—In: *The physiology of fishes*/Ed. M. E. Brown. N. Y.: Acad. press Inc., 1957a, vol. 1, p. 287—321.

Hoar W. S. Endocrine organs (Chap. VI) and the gonads and reproduction (Chap. VII).—In: *The physiology of fishes*/Ed. M. E. Brown. N. Y.: Acad. press Inc., 1957b, vol. 1, p. 287—321.

Hoar W. S., Randall D. I. Fish physiology. N. Y., 1969. Vol. 3.

Honma V. Studies on the endocrine gland of the salmonoid fish, ayu, *Plecoglossus altivelis* Temminck et Schlegel. IV. The fate of the unspawned eggs and the new crops of oocytes in the spent ovary.—*Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1961, vol. 27, N 10.

Janković D. Ekologija dunavske kečige (*Acipenser ruthenus* L.).—*Biološki Institut N. R. Srbije: Posebna izd.*, Knj. 2. Beograd, 1958.

Järnefelt H. Untersuchungen über die Fische und ihre Nahrung im Tuusulasee.—*Acta Soc. fauna et flora fenn.*, 1923, N 52.

Kanoh J. Über das Ei und einige seiner Charakteristika bei einem japanischen Knochenfisch, Aya (*Plecoglossus altivelis*).—*Jap. J. Ichthyol.*, 1952, vol. 2, N 4/5, p. 147—155.

Konopačka B. Recherches histochimiques sur le développement des poissons. I. La vitellogénèse chez le goujon (*Gobio fluviatilis*) et la carpe (*Cyprinus carpio*).—*Bull. Intern. Acad. pol. Sci. Lett., Sér.*, 1935, vol. 11, N 3—5, p. 163—182.

Konopačka B. Recherches histochimiques sur le développement des poissons. II. La vitellogénèse chez certains téléostéens de mer (*Gobius paganellus*, *Smaris alcedo*, *Crenilabrus pavo*, *Atherina Boyeri* et *Atherina hepsetus*).—*Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 1937, vol. 16, fasc. 3, p. 327—362.

Košev B. V. Ecomorphological investigations on the reproduction and development of fishes.—In: *Topical problems of ichthyology: Proc. Symp. held in Brno, March 22—24, 1981*, Brno, 1981, p. 53—58.

Loewe F. Über Neu- und Rückbildung im Ovarium vom Maifisch (*Clupea alosa*).—*Arch. mikroskop. Anat.*, 1903, Bd. 63.

Lyngnes R. Rückbildung der ovulierten und nicht ovulierten Follikel im Ovarium der Myxine glutinosa L.—*Skr. Norske vid.-akad. Oslo, Kl. I*, 1936, bd. 4.

Mallone T. E., Hisaoka K. K. A histochemical study of formation of dentoplasmatic components in developing oocytes of the zebrafish, *Brachiodanio rerio*.—*J. Morphol.*, 1963, vol. 112, N 1, p. 61—75.

Malservisi A., Magnin E. Changements cycliques annuels se produisant dans les ovaires de *Perca fluviatilis* flavescens (Mitchill) de la région de Montréal.—*Natur. canad.*, 1968, vol. 95, N 4, p. 929—945.

Märza V. D. Histophysiology of the oogenesis.—*Actual. Sci. et Ind.*, 1938, vol. 751, p. 4.

Mas F. Quelques particularités histochimiques des oocytes de *Perca fluviatilis* L.—*Bull. Soc. zool. France*, 1952, vol. 77, N 2/3, p. 237—238.

Mas F. Contribution à l'histologie de l'oogenèse chez un téléostéen: *Perca fluviatilis* L.—*Bull. Soc. zool. France*, 1953, vol. 77, N 5/6, p. 414—425.

Owsiannikow Ph. Studien über das Ei hauptsächlich bei Knochenfischen.—*Mem. de l'Acad. imperiales des sciences de St. Petersburg, Sér.*, 7, 1885, Bd. 33, N 4.

Pavlov D. S., Vorobjeva E. I., Satunovskij M. I., Košev B. V. Ichthyological research in the Institute of Evolutionary Animal Morphology and Ecology.—In: *Topical problems of ichthyology: Proc. Symp. held in Brno, March 22—24, 1981*. Brno, 1981, p. 5—12.

Sathyanesan A. G. A histological study of the ovular atresia in the catfish *Mystus seenghala* (Sykes).—*Rec. Ind. Mus.*, 1961, (1963), vol. 59, N 1/2.

- Sivertsen E. Torskens giining. Med. saerling hanblikk paden arlig cyklus generasjons — organenes tilstrand. — Rep. Norveg. Fish. and Mar. Invest., 1935, vol. 4, N 10.
- Stailey H., Chieffi G., Botte V. Histological and histochemical observations on the testis of *Gobius paganellus*. — Ztschr. Zellforsch., 1965, Bd. 65, H. 3, S. 350—352.
- Sterba G. Zur Differenzierung der Eihüllen bei Knochenfischen. — Ztschr. Zellforsch., 1957, Bd. 46, H. 6, S. 717—728.
- Sterba G. Die Eihüllen des Schmerlen — Eies (*Nemachilus barbatula* L.). — Ztschr. mikrosk.-anat. Forsch., 1958, Bd. 63, H. 4, S. 581—588.
- Sterba G., Müller H. Elektronenmikroskopische Untersuchungen über Bildung und Struktur der Eihüllen bei Knochenfischen. I. Die Hüllen junger Oozyten von *Cynolebias belotti* Steindachner (*Cyprinodontidae*). — Zool. Jb. Abt. 2, 1962, Bd. 80, N 1, S. 65—80.
- Sterba G., Gajdůšek J., Libosvářský J. Morphology of *Abramis brama* oocytes from the water reservoir Mostišť. — Folia zool., 1979, vol. 28, N 3, s. 283—288.
- Stromsten R. A. The development of the gonades in the gold fish, *Carassius auratus* (L.). — University of Iowa Studies in Nature History, 1931, vol. 13, N 7, p. 1—45.
- Svårdson G. Note on spawning habits of *Leuciscus erythrophthalmus* (L.), *Abramis brama* (L.) and *Esox lucius* (L.). — Ann. Rep., 1949, N 29.
- Thomopoulos A. Sur l'oeuf de *Perca fluviatilis* L. — Bull. Soc. zool. France, 1953, vol. 78, N 2/3, p. 106—114.
- Trifonowa A. Parthenogenese der Fische. — Acta zool., 1934, bd. XV.
- Tromp-Blom N. The ovaries of *Gasterosteus aculeatus* (L.) before, during and after the reproductive period. — Proc. Koninkl. ned. akad. wetensch. C, 1959, bd. 62, N 3.
- Turner C. L. The seasonal cycle in the spermary of the perch. — J. Morphol., 1919, vol. 32.
- Volf Fr. Chovná hodnota labského kapří. — Sb. Čs. acad. zeměd. věd., 1954, Bd. 27, N 2/3, p. 301—306.
- Wallace W. Observations on ovarian and follicles in certain teleostean and elasmobranch fishes. — Quart. J. Microsc. Sci., N. Ser., 1904, vol. 47, p. 2.
- Wheeler J. F. G. The growth of the egg in the dab (*Pleuronectes limanda* L.). — Quart. J. Microsc. Sci., 1924, vol. 68, p. 4.
- ✓ Wootton R. J. Energy costs of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes. — In: Fish Phenol.: Anabolic Adaptiveness Teleosts. Proc. Symp. L., 1979, p. 133—159.
- Yamamoto K. Studies on the formation of fish eggs. V. The chemical nature and the origin of the yolk vesicle in the oocytes of the herring, *Clupea pallasii*. — Annot. zool. jap., 1955a, vol. 28, N 3, p. 158—162.
- Yamamoto K. Studies on the formation of fish eggs. VI. The chemical nature and the origin of the yolk vesicle in the oocyte of the smelt, *Hypomesus japonicus*. — Annot. zool. jap., 1955b, vol. 28, N 4, p. 233—237.
- Yamamoto K. Studies on the formation of fish eggs. I. Annual cycle in the development of ovarian eggs in the flounder, *Liopsetta obscura*. — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, 1956a, vol. 12, N 3, p. 362—373.
- Yamamoto K. Studies on the formation of fish eggs. IV. The chemical nature and the origin of the yolk vesicles in the oocyte of the flounder, *Liopsetta obscura*. — Jap. J. Zool., 1956b, vol. 2, N 5, p. 567—577.
- Yamamoto K. Studies on the formation of fish eggs. VII. The fate of the yolk vesicle in the oocytes of the herring *Clupea pallasii*, during vitellogenesis. — Annot. zool. jap., 1956c, vol. 29, N 2, p. 91—96.
- Yamamoto K. Studies on the formation of fish eggs. VIII. The fate of the yolk vesicle in the oocyte of the smelt, *Hypomesus japonicus*, during vitellogenesis. — Embryologica, 1956d, vol. 3, N 2, p. 131—138.
- Yamamoto K. Studies on the formation of fish eggs. IX. The fate of the yolk vesicle in the oocyte of the flounder, *Liopsetta obscura*, during vitellogenesis. — Bull. Fac. Fisch. Hokkaido Univ., 1956e, vol. 7, N 3, p. 208—217.
- Yamamoto K. Vitellogenesis in fish eggs. — Symp. Cell. Chem., 1958, vol. 8, p. 119—134.
- Yamamoto K., Yamazaki F. Rhythm of development in the oocyte of the Gold fish, *Carassius auratus*. — Bull. Fac. Fisheries, Hokkaido Univ., 1961, vol. 12, N 2, p. 93—110.
- Yamamoto K. a. Yoshioka H. Rhythm of development in the oocyte of the medaka, *Oryzias latipes*. — Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 1964, vol. 15, N 1, p. 5—19.
- Yamamoto T. Cortical changes in eggs of the goldfish (*Carassius auratus*) and the pond smelt (*Hypomesus olidus*) at the time of fertilization and activation. — Jap. J. Ichthyol., 1954, vol. 3, N 3—5, p. 162—170.
- Yamamoto T. Ovulation in the salmon, herring and lamprey. — Jap. J. Ichthyol., 1955, vol. 4, N 4—6.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Глава 1	
ОБЗОР ОСНОВНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО ПРОБЛЕМЕ	8
Глава 2	
МЕТОДИЧЕСКИЕ ПРИЕМЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	31
Глава 3	
НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СОЗРЕВАНИЯ РЫБ	42
•Смещение сроков наступления половой зрелости у рыб по отношению к возрасту, размеру и весу особей в различных условиях существования	45
Особенности развития ооцитов у рыб в период наступления половой зрелости (сроков первого икрометания)	56
•Связь обмена веществ со скоростью развития половых желез у рыб	60
Связь времени наступления половой зрелости с условиями существования, возрастной структурой и скоростью воспроизводства популяций	64
Обсуждение данных	69
Глава 4	
ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГАМЕТОГЕНЕЗА И РАЗМНОЖЕНИЯ РЫБ	78
Особенности развития половых клеток у рыб с разной экологией размножения	78
Особенности гаметогенеза окуневых (сем. Percidae) и карповых (сем. Cyprinidae) рыб	88
Особенности гаметогенеза сиговых рыб (Coregoninae)	141
Особенности гаметогенеза у других пресноводных и некоторых морских видов рыб	172
Обсуждение данных	194
Глава 5	
ПОЛОВЫЕ ЦИКЛЫ И РИТМ РАЗМНОЖЕНИЯ РЫБ	196
Гаметогенез, закономерности прохождения половых циклов и особенности нереста рыб	196
Эколого-морфологический анализ резорбционных процессов в яичниках рыб	211
Обсуждение данных	232

Глава 6

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ (ЕСТЕСТВЕННЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ) НА ГАМЕТОГЕНЕЗ, ПОЛОВЫЕ ЦИКЛЫ И НЕРЕСТ РЫБ	234
Особенности размножения рыб в естественных и реконструированных водоемах	234
Связь размножения с различными факторами среды (нерестовый субстрат, температура, гидрологический режим и т. д.)	240
Выяснение степени действия различных экологических факторов на происхождение различных звеньев репродуктивного процесса у рыб	255
Взаимосвязи различных звеньев репродуктивного процесса у видов рыб с разной экологией нереста	258
Обсуждение данных	265
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	267
Литература	279

Борис Викторович Кошелев
ЭКОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ РЫБ

Утверждено к печати
Институтом эволюционной морфологии
и экологии животных
АН СССР

Редактор издательства Т. Н. Маркова
Художник Н. А. Седельников
Художественный редактор Н. Н. Власик
Технический редактор Т. В. Полякова
Корректоры Т. С. Козлова, К. П. Лосева

ИБ № 27300

Сдано в набор 02.09.83

Подписано к печати 21.11.83

Т-21812. Формат 60×90^{1/16}

Бумага книжно-журнальная

Гарнитура латинская

Печать высокая

Усл. печ. л. 19,5. Уч.-изд. л. 22,1. Усл. кр. отт. 19,5

Тираж 1700 экз. Тип. зак. 4691

Цена 3 р. 60 к.

Издательство «Наука»
117864 ГСП-7, Москва В-485
Профсоюзная ул., 90

2-я типография издательства «Наука»
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10