

А. П. МАКЕЕВА

# ЭМБРИОЛОГИЯ РЫБ

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА  
1992

**Макеева А. П. Эмбриология рыб.**— М.: Изд-во МГУ, 1992— .  
216 с. — ISBN 5-211-01647-5

Монография содержит основы современных знаний о закономерностях гаметогенеза и раннего онтогенеза рыб. Рассмотрено развитие и морфология половых клеток, типы нереста и половые циклы рыб разных широт, особенности размножения и развития представителей различных систематических и экологических групп. Большое внимание уделено классификации яиц и периодизации раннего онтогенеза. Освещены вопросы гормональной регуляции созревания и размножения, а также использования данных по эмбриологии в практике рыбного хозяйства.

*Для биологов широкого профиля, ихтиологов, эмбриологов и работников рыбной промышленности.*

**Рецензенты:**

Профессор **Т. С. Расс**, ст. научный сотрудник **В. В. Махотин**.

Печатается по постановлению  
Редакционно-издательского совета  
Московского университета

Научное издание

**МАКЕЕВА АЛЛА ПЕТРОВНА**

**ЭМБРИОЛОГИЯ РЫБ**

Зав. редакцией **Н. М. Глазкова**. Редактор **Н. М. Горелик**. Художественный редактор **Ю. М. Добрянская**. Художник **Р. Б. Гордон**. Технический редактор **О. В. Андреева**, **Н. И. Смирнова**. Корректор **М. И. Эльмус**

ИБ № 4158

Сдано в набор 22.01.91. Подписано в печать 29.06.92. Формат 60×90/16. Бумага тип. № 2

Гарнитура литературная. Офсетная печать. Усл. печ. л. 13,50. Уч.-изд. л. 14,38.

Тираж 600 экз. Заказ № 12. Изд. № 1540.

Ордена «Знак Почета» издательство Московского университета.

103009, Москва, ул. Герцена, 5/7.

Типография ордена «Знак Почета» изд-ва МГУ.

119899, Москва, Ленинские горы.

М 1907000000-151  
077(02)—92 КБ № 26-11-92

ISBN 5-211-01647-5

© Макеева А. П., 1992

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Эмбриология рыб как самостоятельная ветвь эмбриологии позвоночных животных стала развиваться в первой половине XX столетия. В значительной степени этому способствовали научные исследования школы академика А. Н. Северцова, направленные на выявление общих закономерностей эволюционных изменений онтогенеза позвоночных, а также проведение углубленных прикладных исследований в области размножения и развития рыб. Эмбриология рыб тесно связана с вопросами рационального использования рыбных ресурсов, проведением охранных мероприятий на естественных водоемах, разработкой биотехники искусственного воспроизводства рыбных запасов. Важность эмбриологии рыб еще более возросла в последние годы в связи с нарушениями экологической обстановки в водоемах, вызванными хозяйственной деятельностью человека. К текущему времени накоплен большой фактический материал по развитию у рыб половых клеток, об условиях их воспроизводства, по специфике раннего онтогенеза, значительно отличающегося от онтогенеза прочих классов позвоночных и имеющего существенные особенности у представителей разных систематических групп.

В настоящей книге автор стремился дать обзор современных сведений по различным разделам эмбриологии рыб. Основу книги составляют лекции, читаемые на кафедрах ихтиологии и (в некоторые годы) эмбриологии биологического факультета Московского университета. Этот курс более 40 лет назад начал создавать основатель экологического направления в эмбриологии рыб, профессор С. Г. Крыжановский, после него лекции продолжал читать профессор С. Г. Соин. Автор старался сохранить традиции своих предшественников, но огромный объем нового материала и появление современных аспектов исследований, связанных с интенсивно развиваемой аквакультурой потребовали существенной переработки ранее читавшегося курса и его значительного расширения. В него введены разделы по гаметогенезу рыб, гормональной регуляции развития половых желез, современные отечественные и зарубежные данные по специфике размножения и развития рыб. К сожалению, небольшой объем книги не позволил использовать все материалы в полной мере. По этой же причине, а также в связи с тем, что некоторые разделы читаются в других лекционных курсах, в ней мало отражены процессы органогенеза, не вошли интенсивно развиваемые сейчас эколого-физиологические и эколого-биохимические аспекты раннего онтогенеза.

Книга предназначена прежде всего студентам и аспирантам университетов, рыбохозяйственных и сельскохозяйственных вузов, преподавателям средних специальных учебных заведений. Она может оказать помощь тем молодым научным работникам, которые ведут исследования в области эмбриологии рыб.

Автор приносит искреннюю благодарность сотрудникам кафедры ихтиологии МГУ Д. А. Павлову, В. В. Махотину, Б. В. Веригину, Н. Г. Емельяновой, Н. В. Беловой, А. Б. Бурлакову и другим за внимание к данной работе и критические замечания, зав. кафедрой проф. Д. С. Павлову за поддержку при написании книги, проф. Института океанологии АН СССР Т. С. Рассу, о необыкновенным вниманием отнесшемуся к рукописи и давшему много ценных советов. Автор благодарит также всех лиц, предоставивших для книги иллюстрации, и В. Г. Махотину за помощь в подготовке ряда рисунков.

## ПРЕДМЕТ, СОДЕРЖАНИЕ И НАПРАВЛЕНИЯ В ЭМБРИОЛОГИИ РЫБ

1. **Предмет и содержание.** Эмбриология (от греч. *émbryon* — зародыш) исторически сложилась как наука о развитии организмов в ранний, зародышевый период жизни. С течением времени круг интересов исследователей значительно расширился, и традиционное название перестало соответствовать содержанию науки. В настоящее время эмбриология изучает не только особенности развития зародышей, но также развитие половых клеток — гаметогенез, морфологию и физиологию гамет, оплодотворение, развитие организмов до выхода из яйцевых оболочек или рождения, а также некоторое время и после него. Эмбриология исследует причины и механизмы морфообразовательных процессов и отношения организмов со средой.

Развитие организма — это приспособительный процесс качественных и количественных изменений, происходящих у него на протяжении всего жизненного цикла, или онтогенеза, от зарождения до смерти, процесс, состоящий из ряда крупных интервалов времени — периодов. У рыб различают периоды — эмбриональный, личиночный, мальковый (ювенильный), половозрелого организма и старости. Первые три из них являются предметом изучения эмбриологии.

2. **Краткая история предмета.** Эмбриология рыб — это составная часть общей эмбриологии позвоночных животных. Основы ее заложены «отцом эмбриологии» — академиком Петербургской академии наук К. М. Бэром. Им впервые было описано и опубликовано в 1835 г. достаточно подробное описание развития карповой рыбы — густеры *Blicca bjoerkna*. До работы Бэра, несмотря на сравнительную доступность материала по рыбам, эмбриологи не работали с ними, а уделяли основное внимание развитию представителей других классов позвоночных животных — млекопитающих и птиц. Исключение может составить лишь описание плаценты у живородящей куньей акулы, выполненное еще в IV в. до н. э. знаменитым мыслителем прошлого Аристотелем.

К. М. Бэру принадлежат фундаментальные исследования по эмбриологии позвоночных животных. Он создал учение о зародышевых листках, которое предшествовало работам в этой области А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова. Бэр сделал много важных открытий, изучая раннее развитие животных; он сформулировал

закон зародышевого сходства, согласно которому у зародыша возникают сначала общие признаки типа, затем появляются признаки класса, рода, вида и, наконец, индивидуальные. Труды Бэра положено начало сравнительно-эмбриологическому направлению. Однако оно стало развиваться лишь во второй половине XIX в., после выхода в свет основных трудов Ч. Дарвина, и прежде всего «Происхождения видов путем естественного отбора» (1859). Эмбриологические исследования, выполненные на позвоночных и беспозвоночных животных, были направлены на укрепление эволюционных идей Дарвина. Они использовались также для выяснения родственных отношений между отдельными видами и систематическими группами животных и для построения их естественной системы. Начало развития эволюционного направления в эмбриологии связано с именами А. О. Ковалевского, выполнившего оригинальные и очень важные для понимания происхождения позвоночных животных работы по развитию низших хордовых — асцидий и ланцетника, и И. И. Мечникова, изучавшего ранний онтогенез многих беспозвоночных животных.

Сведения о развитии разных групп животных послужили Э. Геккелю и Ф. Мюллеру основой для формулировки биогенетического закона, согласно которому онтогенез или индивидуальное развитие есть краткое повторение филогенеза, т. е. развития вида. Идея связи онтогенеза и филогенеза, сформулированная в биогенетическом законе, сыграла определенную роль в развитии эмбриологии и эволюционной морфологии, но сам закон неоднократно подвергался серьезному анализу многих исследователей (подробнее см.: Иванов, 1937, 1945; Крыжановский, 1939; Токин, 1987 и др.).

После первой публикации Бэра новые сведения о развитии рыб появились лишь через несколько десятков лет. Это были исследования по костистым рыбам Гиса (His, 1870), Эллахера (Oellacher, 1872), Овсянникова (1874), Купфера (Kupfer, 1884), Горюновича (1885), Рейнгарда (Reinhard, 1898), Яблоновского (1898) и др., по хрящевым рыбам — Гертвига (Hertwig, 1874), Гиса (His, 1877), Бальфура (Balfour, 1876—1888) и др. Все эти и последующие работы имели большое значение для развития сравнительно-эмбриологического направления в эмбриологии рыб.

**3. Современные направления в эмбриологии рыб.** Выяснение закономерностей размножения и развития рыб составляет одну из главных проблем теоретической эмбриологии и важнейшую проблему рыбохозяйственной практики. Это обусловлено разработкой методов управления динамикой численности промысловых рыб для увеличения рыбопродуктивности водоемов, выявления путей повышения урожайности молоди для пополнения их стад. Решение этой проблемы связано с выявлением закономерностей полового созревания рыб и гаметогенеза, формирования их плодовитости, специфики раннего онтогенеза и влияния на эти процессы как природных факторов, так и внесенных хозяйственной деятельностью человека.

Остановимся на некоторых современных направлениях.

**Эволюционное направление.** А. Н. Северцов еще в начале XX в. много внимания уделял изучению эмбрионального и постэмбрионального развития рыб для установления морфологических закономерностей эволюции различных групп хордовых животных. Эмбриологический метод исследования был применен им к восстановлению древнейших предков позвоночных, не сохранившихся в ископаемом состоянии. Его последующие исследования по развитию костистых рыб легли в основу теоретических работ о соотношении между онтогенезом и филогенезом у животных и созданию теории филэмбриогенезов (Северцов, 1949). Это направление продолжает развиваться и в настоящее время. Значительное внимание уделяется уточнению родственных связей между отдельными видами и систематическими группами, а также выяснению путей эволюционных изменений в раннем онтогенезе (Соин, 1966, 1980; Павлов, 1989; Balon, 1985; и др.) и общим проблемам развития рыб (Кауфман, 1990).

**Условия размножения.** Это направление связано с изучением естественного воспроизводства рыб: сроков и мест нереста, субстрата для откладки яиц, условий развития зародышей, личинок и молоди рыб, а также закономерностей полового созревания, характера нереста и качества потомства. Значительный вклад в изучение закономерностей размножения рыб внесли многие отечественные ученые (П. А. Дрягин, С. Г. Крыжановский, В. И. Казанский, Т. С. Расс, Б. Н. Казанский, Б. В. Кошелев, Л. С. Овен, Л. А. Лисовенко и многие другие). Ими рассмотрены такие важные вопросы, как типы оогенеза и икрометания, показатели созревания гонад (коэффициенты и индексы зрелости), условия размножения и развития различных видов, направления эволюционных изменений половых циклов.

**Гаметогенез** привлекает большое внимание исследователей в связи с необходимостью решения не только некоторых теоретических, но и ряда практических вопросов по биологическому обоснованию искусственного рыборазведения, акклиматизации, выяснению влияния гидростроительства на воспроизводство рыб. Для решения этих задач необходимо детальное знание закономерностей развития половых желез и их циклических изменений. Исследование гаметогенеза у рыб ведется в нашей стране довольно широко. Важные исследования по оогенезу в 30—40-х гг. выполнены В. А. Мейеном, а по сперматогенезу — С. И. Кулаевым. В отличие от более ранних работ, затрагивавших лишь отдельные моменты развития половых клеток, эти исследователи изучали весь цикл изменений половых желез в течение года. Их наблюдения легли в основу создания шкал зрелости, построенных как на визуальных наблюдениях, так и на гистологических данных. Важные закономерности в стадийном развитии ооцитов, вскрытые Б. Н. Казанским (1962), показали возможность длительной задержки развития ооцитов у некоторых рыб не только перед началом трофоплазматического роста, но и перед созреванием,

в конце вителлогенеза. Фундаментальные работы по гаметогенезу, позволившие выявить закономерности и особенности этого процесса у представителей разных систематических групп, были выполнены в последующие годы О. Ф. Сакун, Н. А. Буцкой, Г. М. Персовым, И. Т. Негоновской, Д. А. Чмилевским, Б. В. Кошелевым, Н. Г. Емельяновой, О. Л. Христофоровым, В. Н. Ивановым и другими исследователями.

Другое направление в изучении оогенеза рыб связано с выяснением путей и форм адаптации к меняющимся условиям среды у рыб с разным типом икротетания или у рыб, обитающих в разных широтах (Овен, 1976; Кошелев, 1984; и др.).

Морфологии и свойствам яиц и спермиев рыб, их изменениям в процессе оплодотворения, выяснению наилучших условий осеменения яиц посвящен ряд оригинальных исследований. Они вошли в монографию А. С. Гинзбург «Оплодотворение у рыб и проблемы полиспермии» (1968). В этой книге впервые в мировой литературе дан всесторонний анализ проблемы полиспермии и обсужден вопрос о механизме элиминации избыточных спермиев, а также обобщаются все известные материалы о строении яиц и спермиев и соединения гамет у рыб.

В 40-х гг. в связи с развитием искусственного воспроизводства рыб сотрудниками школы профессора Ленинградского университета Н. Л. Гербильского было проведено гистологическое изучение эндокринных и половых желез рыб. Благодаря сочетанию гистологических наблюдений с экспериментами и материалами по биологии размножения рыб, эти работы внесли ясность в ряд проблем, связанных с заводским методом воспроизводства рыб, существенно дополнили представления о коррелятивных связях между половой и эндокринной системами. Они легли в основу метода гипофизарных инъекций, который используют в рыбоводстве для стимуляции созревания половых клеток и перехода рыб в так называемое «текущее» состояние. Работы Н. Л. Гербильского и других исследователей в области эндокринологии рыб — И. А. Баранниковой, А. Б. Бурлакова, Б. Ф. Гончарова, Г. А. Зенкевича — и другие широко используются в практике рыборазведения.

Эколого-морфологическое направление — это важный этап в развитии отечественной эмбриологии. Основателями его были профессора Московского университета — С. Г. Крыжановский и В. В. Васнецов, обосновавшие необходимость познания развивающегося организма во всех деталях, выявления приспособительной сущности и взаимосвязи всех этапов онтогенеза. Уже в ранних работах эти исследователи пытались выявить адаптивную сущность строения рыб в раннем онтогенезе. К числу их относится, например, исследование С. Г. Крыжановского (1933), посвященное изучению функционального и приспособительного значения эмбриональных органов дыхания и псевдобранхий у рыб.

Основу экологической эмбриологии рыб составляют представ-

ления об этапности развития рыб В. В. Васнецова (1948, 1953) и экологических группах рыб С. Г. Крыжановского (1949). Суть их состоит в том, что развитие организма представляет собой процесс, совершающийся отдельными, качественно различными, этапами, последовательно связанными между собой. При этом в течение всех моментов своей жизни организм находится в единстве со средой. В соответствии с таким представлением среда специфична как у отдельных видов рыб, так и у одного и того же вида на разных этапах развития. За последние десятилетия выполнено значительное число исследований, в которых рассматриваются эколого-морфологические особенности развития отдельных видов или систематических групп (Гулидов, 1968; Детлаф и др., 1981; Дислер, 1977; Заки, 1978; Макеева, 1980; Махотин, 1982; Москалькова, 1978; Павлов, 1989; Смирнов, 1975; Смирнова, 1978; Соин, 1980, 1981; Черняев, 1968, 1977; Шадрин, 1989; и др.).

Это направление имеет большое практическое значение для биологического обоснования рыбохозяйственных мероприятий, и прежде всего, для повышения эффективности искусственного разведения и естественного воспроизводства рыб.

Исследования ихтиопланктона — это направление, связанное с количественным и качественным изучением икры и личинок морских рыб и их распределением в водах мирового океана. Исследование ихтиопланктона обусловило разработку специальной методики определения икринок и личинок, а также однотипной периодизации развития рыб (Расс, 1946, 1972; Перцева, 1936; Перцева-Остроумова, 1961; Дехник, 1973; и др.). Эти исследования осветили в количественном, экологическом и биогеографическом аспектах вопросы естественного воспроизводства морской ихтиофауны. Они способствовали разработке практических предложений, приведших к успешному развитию промысла некоторых видов и к объективной оценке ресурсов, а также к обоснованию акклиматизации морских видов рыб в северных и южных морях европейской части СССР.

Экспериментальная эмбриология. Начало экспериментальному направлению в эмбриологии рыб было положено в конце XIX в. В. Ру. Исследования в этой области привели к ряду важных открытий, в частности явлений регуляции и индукции. Экспериментальное направление успешно развивается и в настоящее время с использованием методов биохимии, биофизики и молекулярной биологии. Фундаментальные исследования по выяснению биохимических основ развития выполнены в Институте биологии развития АН СССР (А. А. Нейфах, Н. Н. Ротт и др.). В МГУ проведены работы по пересадке ядер зародышей в энуклеированные яйцеклетки рыб для выяснения потенций развития (Н. В. Дабагян, Л. А. Слепцова и др.), изучают вопросы энергетики развития и влияния температуры на ранний онтогенез (Г. Г. Новиков и др.).

Использование методов инъекций окрашенных частиц мела

в разные участки бластодермы развивающихся яиц рыб позволили исследовать морфогенетические перемещения клеток бластодермы, внести изменения в представления о процессе гастрюляции и существенные поправки в карты презумптивных зачатков органов костистых рыб (Ballard, 1973, 1981).

Все направления в области изучения размножения и развития рыб внесли значительный вклад в развитие отечественной ихтиологии и оказали большую помощь в решении ряда практических задач рыбного хозяйства страны. Они послужили основой для разработки биотехнологии заводского разведения ценных промысловых рыб, таких, как осетровые, лососевые, карповые и некоторые другие. На основе накопленных знаний в этих областях решался и ряд других существенных вопросов рыбного хозяйства, таких, как акклиматизация рыб, рационализация лова во внутренних водоемах, освоение новых промысловых районов Мирового океана.

# ОБОСОБЛЕНИЕ ПЕРВИЧНЫХ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК И РАЗВИТИЕ ГОНАД

## I. 1. ОБОСОБЛЕНИЕ, МОРФОЛОГИЯ И МИГРАЦИЯ ПЕРВИЧНЫХ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК

Первичные, или зачатковые, половые клетки (ППК) у ряда видов рыб были обнаружены на стадиях закладки тела зародышей и обрастания желтка бластодермой еще до начала органогенеза (на стадии гастролы, как обычно отмечали авторы). У рисовой рыбки — медаки *Oryzias latipes* и большеротого окуня *Micropterus salmoides* ППК отмечены незадолго до замыкания желточной пробки в задней части зародыша среди клеток энтомезодермы (гипобласта) (рис. I.1). Иногда их находили и в эктодерме,

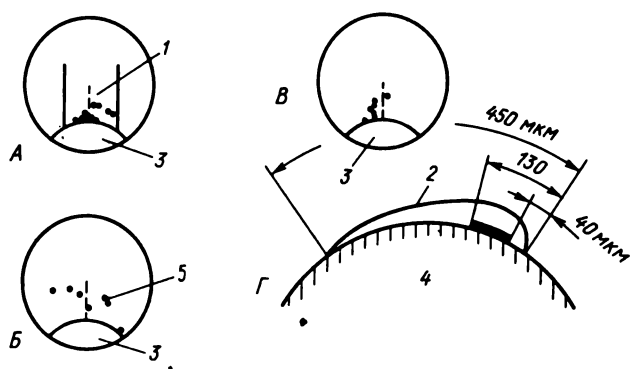


Рис. I. 1. Расположение первичных половых клеток (5) у зародышей медаки на стадии гастролы (по Gamo, 1961). А—В — вид со спины, Г — вид сбоку. 1 — область закладки зародыша, 2 — зародыш, 3 — желточная пробка, 4 — желточный мешок

но далее клетки мигрировали в нижележащие слои — мезодерму и энтодерму. В ряде случаев ППК частично или полностью погружаются в перибласт и входят в контакт с его ядрами (Gamo, 1961). Для одной костистой рыбы — микрометруса *Micrometrus aggregatus* еще в конце XIX в. предположительно указывалась возможность обособления ППК на 5-м делении дробления, т. е. на стадии 64 бластомеров (Eigenmann, 1891). Однако подтверждения этой гипотезе пока еще нет.

Первичные половые клетки отличаются от соматических большей величиной. Диаметр их колеблется от 8 до 30 мкм (у лосося *Salmo salar* — 10—21 мкм, фундулуса *Fundulus heteroclitus* — 9—13, гуппи *Poecilia reticulata* — 13—19, сырти *Vimba vimba* — 20—26, карпа (сазана) *Cyprinus carpio* — 13—18, медаки — 20—30 (Турдаков, 1972)). Обнаружение у рыб ППК во время их обособления от соматических клеток обычными методами световой микроскопии представляет значительные трудности. Это обусловлено тем, что в них отсутствуют вещества, легко распознаваемые гистохимическими методами, т. е. своеобразные маркеры этих клеток. У представителей других классов позвоночных такие маркеры ППК имеются — это гликоген у ряда птиц и некоторых млекопитающих, щелочная фосфатаза у аксолотля (личинки амбистомы), цыпленка, мыши (Айзенштадт, 1984). Однако у хрящевых (*Pristiurus melanostomus*, *Raja batis*) и ряда костных (*Lepisosteus*, *Amia*, *Acipenseridae*, *Tilapia*, карп и др.) рыб в ППК обнаружены глыбки желтка (Турдаков, 1972; Персов, 1975). У костистых рыб желток (или продукты его расщепления как следствие функции перибласта) встречается в ППК редко, не во всех клетках и рано исчезает. В одной ППК находится 1—2 гранулы (рис. 1.2), в то время как в ППК осетро-



Рис. 1.2. Первичная половая клетка зародыша карпа (по Макеевой и др., 1988). 1 — ППК с гранулами желтка, 2 — proneфрический каналец, 3 — спинная аорта, 4 — задняя кардинальная вена, 5 — зачаток кишки, 6 — желток

вых — до 30. Исчезают же они из ППК у осетровых при переходе личинок на экзогенное питание, причем у видов, переходящих на такое питание в более раннем возрасте, раньше исчезает и желток: у стерляди *Acipenser ruthenus* через 5 сут. после вылупления из яйцевых оболочек, а у русского осетра *A. gueldenstaedti* только через 8—9 сут (Персов, 1975). У осетровых и некоторых костистых рыб (кефаль-остронос *Liza saliens*) в ППК иногда присутствуют плотные околядерные тельца.

Первичным половым клеткам свойственны четкие очертания контуров ядра и цитоплазмы, сдвинутое в сторону цитоплазмы ядерно-цитоплазматическое отношение, округлая форма клеток

часто с выступами типа псевдоподий. Ультраструктура ППК у рыб, как и прочих животных, отличается от ультраструктуры соматических клеток. Наиболее характерным признаком служит наличие в цитоплазме электронно-плотного материала ядерного происхождения, расположенного между митохондриями (рис. 1.3).

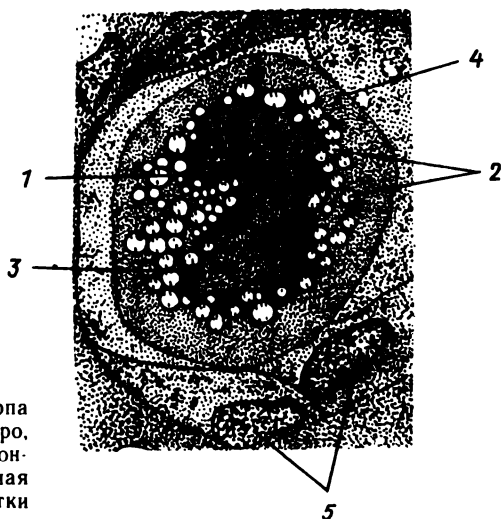


Рис. 1.3. Ультраструктура ППК карпа (по Макеевой и др., 1988). 1 — ядро, 2 — митохондрии, 3 — интермитохондриальный цемент, 4 — клеточная мембрана, 5 — соматические клетки

Этот материал называют интермитохондриальным цементом, или перинуклеарным тельцем. Обычно эти тельца столь малы, что в световой микроскоп не видны. Если они достигают больших размеров, очевидно, их можно обнаружить и с помощью обычного микроскопа. Не исключено, что именно эти тельца и были описаны в ППК осетровых рыб и остроноса.

Относительно роли интермитохондриального цемента в ППК высказано несколько гипотез. По одной из них эти структуры имеют морфогенетическое значение, поскольку образованы скоплением неактивной мРНК (информосомами). По другой — они выделяются из ядра под влиянием цитоплазматических факторов, детерминирующих развитие половых клеток. Не исключено, что интермитохондриальный цемент предохраняет ядра ППК от вступления их на путь дифференциации соматических клеток и позволяет сохранить тотипотентность, т. е. способность к развитию целого организма (Айзенштадт, 1984). В ППК рыб обнаружены удлиненные цистерны эндоплазматической сети, малое число пор в ядерной мембране, у некоторых видов присутствие пористых пластинок, образующихся почкованием от ядерной мембраны (Hogan, 1978).

Обособление ППК от соматических клеток прослежено пока на небольшом числе видов, поэтому специфика этого процесса, сроки появления клеток и их число у разных видов пока еще мало известны.

Для рыб, как и других позвоночных, характерно появление

ППК вне гонад, т. е. экстрагонадно, поэтому на более поздней стадии развития происходит миграция их в область будущей закладки половых желез. Локализация ППК во время обособления определяет путь их миграции. Обычно миграция ППК происходит по внутреннему листку боковой пластинки — спланхноплевре (кета *Oncorhynchus keta*, гуппи). У некоторых видов (ильная рыба *Amia calva*, панцирник *Lepisosteus*, медака) миграция сначала происходит по энтодерме, а затем по боковой пластинке. Мигрирующие клетки концентрируются около предпочечных канальцев (см. рис. 1.2). При случайном попадании в несвойственные им части зародыша (почечные канальцы, нервную трубку, печень) они находятся там некоторое время, а затем гибнут. Во время миграции митотических делений ППК не происходит (Персов, 1975; Моисеева, 1983).

Какие механизмы обеспечивают миграцию ППК у рыб пока не известно. Наличие у них псевдоподий позволяет предположить возможность активных движений. Не исключена и пассивная миграция в составе соматических клеток при их морфогенетических перемещениях.

Завершившие миграцию ППК находятся под пронефрическими протоками поодиночке на некотором расстоянии друг от друга. У стерляди они располагаются на уровне 15—33-го сомита, у лосося — 12—19-го, пеляди — *Coregonus peled* — 7—40-го, карпа — 7—10-го. Завершается миграция ППК у разных видов не в одном возрасте: так, среди лососевых рыб у горбуши *O. gorbuscha* — через 12—15 сут после вылупления, кеты — через 49, кижуча *O. kisutch* — 21, сима — *O. masu* — 22, атлантического лосося *S. salar* — 60—85 сут (Персов, 1975).

## 1.2. РАЗВИТИЕ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОЛОВЫХ ЖЕЛЕЗ

Перитонеальный эпителий в области расположения ППК образует небольшие утолщения — половые складки, или валики. Клетки мезенхимы и перитонеального эпителия обрастают ППК, в результате образуется гонада (рис. 1, 4, А). Число ППК, вошедших в зачаточную гонаду, связано как с видовыми особенностями, так и со сроками миграции. Обычно оно колеблется от 20 до 80, например у севрюги от 25 до 74, лосося — 27—85, горбуши — 27, гуппи — 17—35, макропода *Macropodus* — 20—48.

В зачатке гонады ППК располагаются сначала на некотором расстоянии друг от друга. Они имеют светлую цитоплазму, ядра их округлы или полиморфны, т. е. лопастевидны. Вскоре ППК начинают митотически делиться. Появляющиеся половые клетки называются гониями. Морфология их сходна с морфологией ППК. Деления гониев у лососевых рыб происходят уже в эмбриональный период жизни, у карповых — в личиночный. Размножение гониев происходит столь интенсивно, что число их возрастает за короткое время до нескольких сотен и даже тысяч: у горбуши — за один месяц от 50 клеток до 3 тыс., у бычка-кругляка *Neogobius*

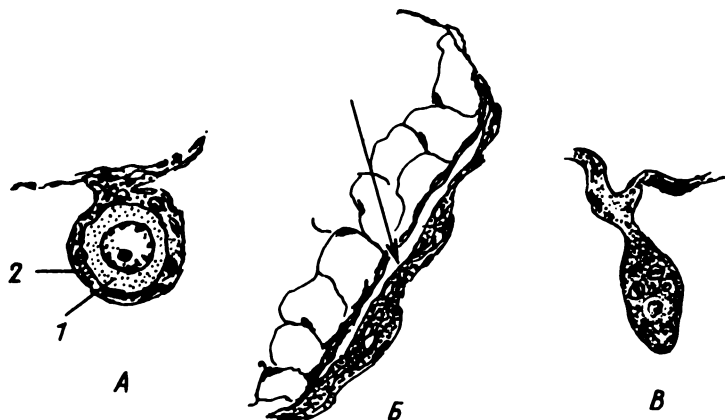


Рис. 1.4. Закладка (А) и анатомическая дифференцировка (Б, В) гонад у белого толстолобика (рис. по фото Емельяновой, 1976). 1 — ППК, 2 — соматические клетки. Б — яичник (стрелкой отмечена овариальная полость), В — семенник

*melanostomus* — за две недели от 73 до 2 тыс. (Персов, 1975; Моисеева, 1983).

Однако в этот период онтогенеза пол рыб по морфологии половых желез и гониев определить еще нельзя — и гонады и клетки имеют одинаковое строение у обоих полов. Этот период в развитии половых желез называют индифферентным. Позднее происходит сексуализация гонад, т. е. развитие их в сторону определенного пола.

Различают цитологическую и анатомическую дифференциацию половых желез в сторону самки или самца (Персов, 1975). При цитологической дифференциации изменения затрагивают половые клетки: у самок появляются ооциты, у самцов же продолжаются деления сперматогониев, формирование цист и канальцев.

Анатомическая дифференциация половых желез связана с морфологическими изменениями их у самок и самцов. Признаки анатомической дифференциации различны у разных видов. Так, например, у хрящевых рыб пол эмбриона можно определить по особенностям развития мюллерова канала. У самок осетровых в гонаде рано появляется продольная щель — борозда, около которой концентрируются гонии. У лососей рода *Salmo* анатомическими признаками дифференциации гонад служат различия в расположении половых клеток и крупного кровеносного сосуда: у самок гонии лежат в латеральной части гонады, а сосуд — в медиальной, у самцов гонии концентрируются в вентральной части гонады, а сосуд находится в дорсальной. У самок пеляди передняя часть гонады расширена, тогда как у самцов они равномерны по толщине на всем протяжении.

У самок окуня *Perca fluviatilis*, бельдюги *Zoarces viviparus* меченосца *Xiphophorus* в эмбриональный период жизни происходит

слияние двух зачатков гонад и развитие единого яичника, у самцов гонады остаются парными. У карповых рыб главными признаками дифференциации гонад служат их форма и способы прикрепления в полости тела; у самок яичники уплощены, верхняя их часть на всем протяжении укрепляется в полости тела брыжейкой — мезоварием, а нижний конец срастается с перитонеальным эпителием, у самцов семенники представлены округлыми тяжами, укрепленными в полости только в верхней части с помощью брыжейки — мезорхия (рис. 1. 4, Б, В) (Натали, Натали, 1947).

У большинства видов рыб анатомическая дифференциация гонад предшествует цитологической, но у представителей некоторых родов, в частности у лососей рода *Oncorhynchus*, наоборот, цитологическая предшествует анатомической. Сроки дифференциации гонад различны у разных видов: у лососей рода *Salmo* анатомическая дифференциация начинается примерно через 1,5—2 мес после вылупления, у русского осетра — в возрасте 30 мес, у карповых рыб (каarp, карась *Carassius auratus*, белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix*) — в возрасте 1,5—2 мес.

На сроки дифференциации гонад большое влияние оказывают условия жизни рыб. Прежде всего это относится к температуре. Так, например, у радужной форели *Salmo gairdneri* цитологическая дифференциация гонад начинается при температуре 9—12° в возрасте 76—85 сут, при 13—16° — 32—42 сут, при 17—19° — 27—35 сут. Температурный фактор в значительной степени определяется климатической зоной, поэтому в более суровых условиях дифференциация гонад происходит позднее, чем в теплых и мягких. Так, у кеты на Сахалине — цитологическая дифференциация происходит в возрасте 55 сут, тогда как в Каспийском бассейне — 15—22 сут, у белого толстолобика в Узбекистане — на первом году жизни, в Московской обл. — у трехлеток. У стерляди в экспериментальных условиях при особом режиме питания дифференциация гонад началась в возрасте 6—7,5 мес, тогда как в природных — лишь в возрасте 12—18 мес. Таким образом, в индифферентный период может происходить задержка в развитии гонад. Это является одним из приспособлений, характеризующих пластичность воспроизводительной системы рыб (Персов, 1975).

### 1. 3. СЕКСУАЛИЗАЦИЯ ПОЛОВЫХ ЖЕЛЕЗ

Почти у всех рыб наблюдается прямой путь дифференциации гонад, т. е. почти одновременное развитие у самок яичников, а у самцов — семенников. Этот путь дифференциации был рассмотрен в предыдущем разделе.

Для некоторых видов известен другой путь дифференциации гонад, через изменение пола. При этом в определенное время в гонадах рыб одновременно присутствуют как оогонии и ооциты, так и сперматогонии. Наличие клеток обоих полов в гонаде у

молоди свидетельствует о ювенильном (юношеском) гермафродитизме. Это явление подробно изучено Г. М. Персовым (1975) у двух видов рыб — горбуши и вьюна (*Misgurnus fossilis*). У горбуши в раннем онтогенезе гонады представлены только яичниками. В возрасте 3 мес. у части особей происходит дегенерация ооцитов и превращение яичников в семенники. Аналогичная передифференцировка гонад происходит и у вьюна: до 42-дневного возраста молодь имеет индифферентные гонады, которые далее дифференцируются в женском направлении, в возрасте 83—140 сут у части особей происходит инверсия пола и яичники превращаются в семенники. Таким образом, у горбуши и вьюна прямой путь дифференциации гонад имеется только у самок, а у самцов развитие семенников происходит через женскую фазу. Это явление называется ювенильной протогинией (первичным развитием самок). У морского карася *Mylio macrocephalus* наблюдается обратное соотношение: развитие у молоди семенников с последующим превращением их у части особей в яичники. Это явление называется ювенильной протандрией (первичным развитием самцов). Схема путей сексуализации гонад представлена на рис. 1.5.

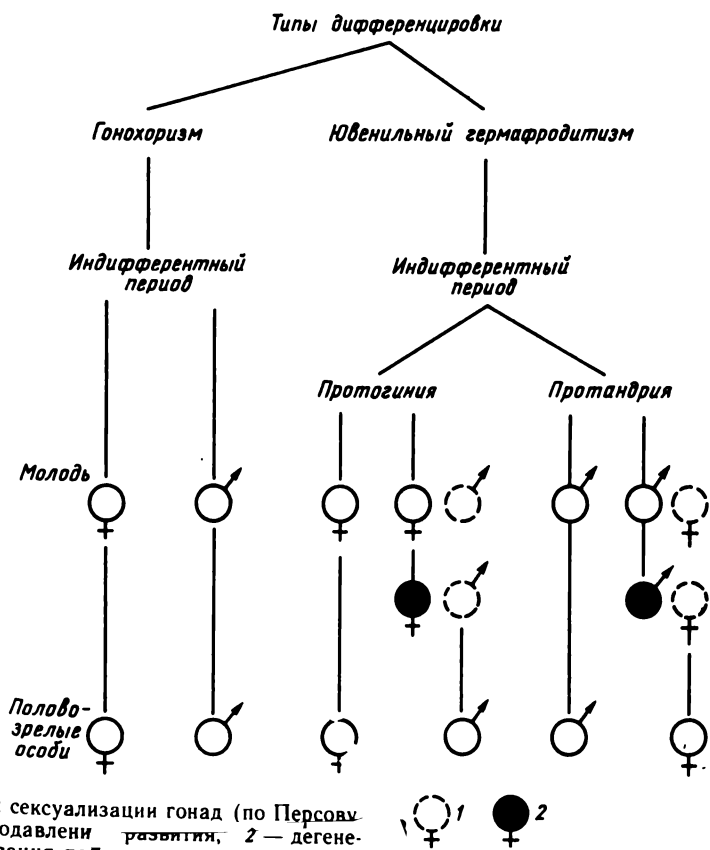


Рис. 1.5. Пути сексуализации гонад (по Персову, 1975). 1 — подавление развития, 2 — дегенерация половых клеток

Биологическое значение ювенильного гермафродитизма не ясно. Относительно горбуши Г. М. Персовым высказано предположение, что наличие женской фазы в ходе формирования семенников позволяет притормозить их развитие и синхронизировать созревание самок и самцов. Одновременная дифференциация гонад у обоих полов могла бы привести к более раннему созреванию самцов, у которых сперматогенез с появлением сперматозоитов никогда не задерживается и завершается формированием сперматозоидов.

В вопросе об источнике образования у рыб дефинитивных половых клеток единого мнения нет. Большинство исследователей считают, что дефинитивные половые клетки происходят только от ППК (Айзенштадт, 1984). Однако имеются данные о развитии у осетровых рыб половых клеток и из соматических, т. е. клеток целомического эпителия, вошедшего в состав гонады и называемого герминативным (Персов, 1975). Эти работы выполнены пока лишь на уровне светового микроскопа. Более точных и убедительных данных второму пути происхождения гониев пока нет. Возможно, что у рыб среди соматических клеток могут сохраняться гонии, которые позже вступают на путь дифференцировки. Не исключено также, что рыбы, представленные чрезвычайно разнообразными в филогенетическом отношении группами, могут находиться на разных ступенях становления гониев, и каким-то группам может быть свойственно происхождение их не только из ППК, но и соматических клеток. Этот вопрос требует еще своего решения.

## Глава II

# ПОЛОВАЯ СИСТЕМА САМОК

### II.1. СТРОЕНИЕ ЯИЧНИКОВ

Строение гонад самок рыб очень разнообразно. У большинства видов они представлены парными удлинёнными яичниками, прикрепленными к дорсальной стенке полости тела с помощью мезовариев. Но у некоторых рыб имеется лишь один яичник. Он образуется в раннем онтогенезе или при слиянии двух зачатков в один (окунь, бельдюга), или при развитии лишь одного из зачатков (атерина *Atherina hepsetus*). Иногда парные зачатки срастаются в медиальной плоскости (горчаки *Rhodeinae*) или в каудальной области (судак *Stizostedion lucioperca*). Зачатки гонад могут развиваться асимметрично, когда у одного из них разрастается передняя часть, а у второго — задняя (корюшка *Osmerus*) (Суворов, 1948; Harder, 1964).

Половые клетки располагаются в яйценосных пластинках, представляющих собой складки, или лопасти, стенки яичника. Основу складок составляет соединительная ткань, в ней проходят кровеносные сосуды и нервы. Снаружи пластинка покрыта герминативным, целомическим по происхождению эпителием.

Различают яичники открытого и закрытого типов. У яичников открытого типа, или незамкнутого, ооциты из яйценосных пластинок при овуляции выпадают в полость тела, из которой выводятся во внешнюю среду по яйцеводам или через генитальную пору. Такой тип яичника имеют хрящевые рыбы и низшие представители костных — кистеперые, двоякодышащие, многоперовые, из хрящевых ганоидов — осетровые, из костных ганоидов — ильная рыба, из костистых рыб — лососевые, муреновые, морминовые, ряд вьюновых. У хрящевых и двоякодышащих рыб в передних отделах яйцеводов размещаются железы, продуцирующие белковый секрет, обволакивающий яйца. У хрящевых эти железы имеют сложное строение. В них вокруг яиц, кроме белковой оболочки, образуется плотная капсула. У живородящих хрящевых рыб в задней расширенной части яйцевода, называемой «маткой», происходит вынашивание потомства (Суворов, 1948; Гинзбург, 1968; и др.).

Яичники закрытого, или замкнутого, типа имеют свою полость, в которую выпадают овулировавшие ооциты. Паровариальная полость располагается в гонаде сбоку (карповые), энтовариальная — в центре (окунь), экзовариальная — по периферии, под оболочкой гонады, генеративная ткань в виде стержня находится в центре (скорпеновые). Задние части яичников продолжают в парные яйцеводы, концы которых, соединяясь, открываются наружу генитальным отверстием. Этот тип яичников присущ большинству костистых рыб, а из костных ганоидов имеется у панцирника *Lepisosteus*.

## II.2. ООГЕНЕЗ

### ПЕРИОДИЗАЦИЯ

В разработку периодизации оогенеза у рыб большой вклад внесли отечественные ученые — В. А. Мейен, Б. Н. Казанский, Г. М. Персов, Б. В. Кошелев и др. Основой периодизации служит схема, предложенная Мейеном (1927, 1939). В оогенезе он различал 3 периода: I — синаптенного пути (начало профазных изменений ооцитов), II — малого роста и III — большого роста ооцитов. Отдельные интервалы развития ооцитов Мейен называл «фазами», обозначая их буквами латинского алфавита от *A* до *F*. Уточнения в периодизацию Мейена были позднее внесены Казанским (1949). Другие исследователи, беря за основу периодизацию Мейена — Казанского, вносили в нее некоторые модификации, но по-прежнему в ней отсутствовал принятый в общей эмбриологии период размножения — оогониаальный. Иностранные ученые обычно не выделяют периоды в оогенезе, а только стадии или фазы развития ооцитов, которые частично совпадают с принятыми в нашей литературе. Единой классификации оогенеза пока нет.

В настоящее время благодаря гистохимическим и электронномикроскопическим исследованиям ооцитов рыб («Современные проблемы оогенеза», 1977; Айзенштадт, 1984; и др.) стало возможным внести уточнения в традиционную периодизацию оогенеза у рыб. В связи с тем, что в ихтиологической литературе по оогенезу часто используют буквенные обозначения фаз развития ооцитов, они сохранены в настоящей книге, но представлены в скобках после цифрового обозначения фазы.

В оогенезе рыб, как и прочих позвоночных животных, выделяют четыре периода: I — размножения или оогониаальный, II — превителлогенеза (цитоплазматического, протоплазматического или малого роста), III — вителлогенеза (трофоплазматического, дейтроплазматического или большого роста), IV — созревания (рис. II, 1). Каждый из периодов характеризуется своей спецификой.

### I. Период размножения

Половые клетки представлены в этот период оогониями, которые являются потомками первичных половых клеток, заселивших гонады. Благодаря неоднократным митотическим делениям число оогониев возрастает, что создает резервный фонд половых клеток. Оогонии — самые мелкие клетки женского ряда, обычный диаметр их 10—20 мкм. Ядро относительно крупное, диаметром 5—7 мкм, хроматин располагается преимущественно по его периферии. В ядре имеется одно ядрышко (рис. II, 2, A). Цитоплазматические органеллы в оогониях развиты еще слабо. Яйцевая оболочка представлена мембраной, к которой прилегают единичные клет-

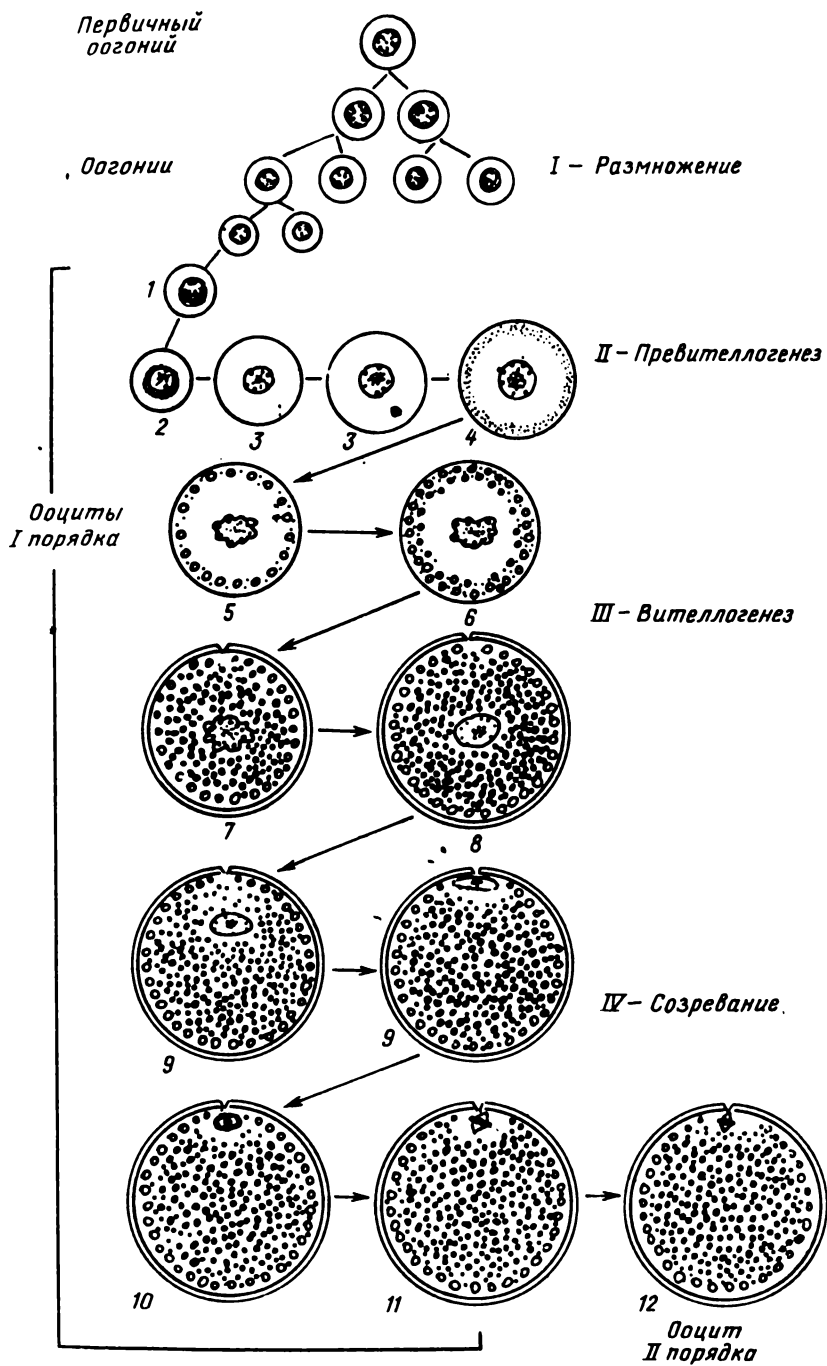


Рис. II.1. Схема оогенеза у карповых рыб (ориг.). Цифры около клеток означают фазу развития (пояснения в тексте)

ки стромы гонады. В гонадах рыб только оогонии имеются лишь в раннем возрасте, во время анатомической дифференциации половых желез. Яйценосных пластинок еще нет, и оогонии располагаются в толще гонады. У взрослых рыб оогонии локализуются по краям яйценосных пластинок, митотические деления их, пополняющие число половых клеток, отмечаются у взрослых рыб в определенные периоды жизни так, например, у горчака *Rhodeus ocellatus* — во время размножения (Yamamoto, Shirai, 1962), у линя *Tinca tinca* и вьюна — вскоре после икрометания (Казанский, 1949).

## II. Период превителлогенеза

Основным признаком половых клеток этого периода является отсутствие желточных включений или, у некоторых видов, лишь самое начало их образования. В течение периода происходит значительное увеличение количества цитоплазмы, размеров ядра, числа клеточных органелл и ядрышек. Половые клетки в периоде превителлогенеза и последующих периодах вплоть до первого деления созревания называются ооцитами 1-го порядка. На протяжении превителлогенеза происходят значительные изменения в состоянии ядра и цитоплазмы, подготавливающие клетку к вителлогенезу.

**Ядро.** В начале периода ядра ооцитов вступают в профазу 1-го деления мейоза. Это происходит в самых мелких клетках, сходных по размеру с оогониями. Ооциты последовательно проходят стадии профазы — лептотену, зиготену, пахитену и раннюю диплотену. На стадии лептотены в ядре появляются тонкие нити хромосом; на стадии зиготены или синapsиса происходит конъюгация гомологичных хромосом, они сильно спирализуются и располагаются у одного из полюсов ядра (эту стадию называют также «букетом», или «синаптическим букетом») (рис. II, 2,А). На стадии пахитены происходит некоторое расхождение завершающих конъюгацию хромосом (рис. II, 2,А) и образование двойных хромосом — бивалентов. На этой стадии в ядре выявляется экстрахромосомная ДНК, представляющая собой плотное тельце, прилегающее к первичному ядрышку (Чмилевский, 1970).

Функция этого тельца состоит в образовании многочисленных краевых ядрышек, возникающих у рыб уже в периоде превителлогенеза. Далее ядро переходит в стадию диплотены — двойных нитей (рис. II, 2,Б), на которой остается на протяжении почти всего оогенеза до возобновления мейоза в периоде созревания. На этой стадии продолжается деспирализация хромосом и расхождение их дочерних половинок — хроматид, связанных между собой лишь в некоторых точках — хиазмах. На стадиях лептотены и зиготены увеличения клеток еще не происходит или оно незначительно. На стадии пахитены ядро и клетка немного увеличиваются, и еще больше они возрастают на стадии диплотены. Ядро на этой стадии увеличивается в 5—6 раз. Оно имеет высту-

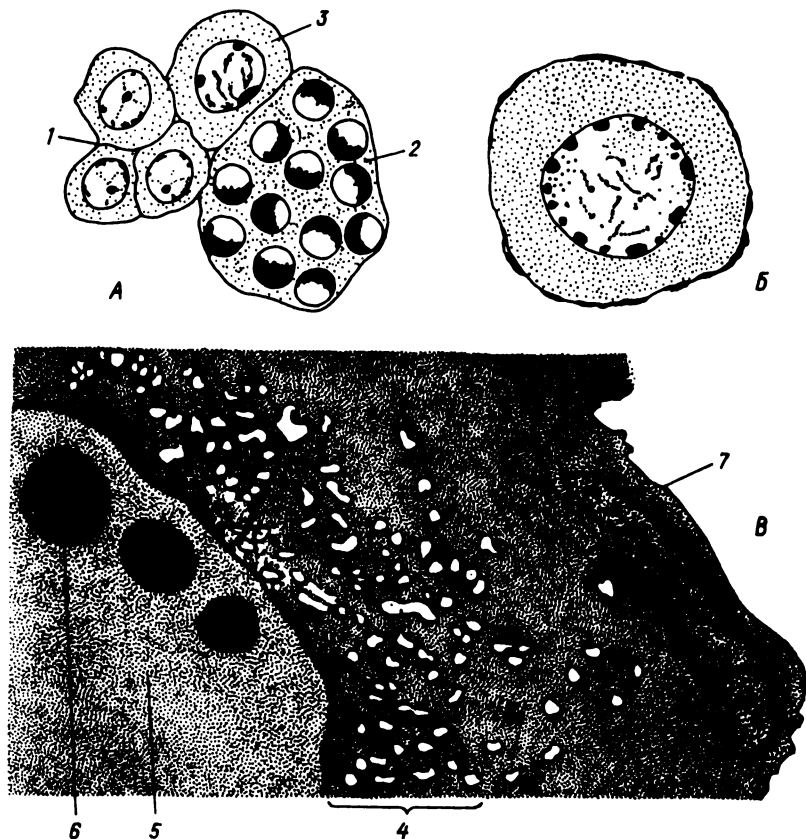


Рис. 11.2. Оогонии и ооциты периода превителлогенеза у белого толстолобика (ориг.). *А* — оогонии (1), ооциты стадии зиготены (2) и пахитены (3); *Б* — ооцит стадии ранней диплотены; *В* — размножение митохондрий (4) в околоядерной зоне, 5 — ядро, 6 — ядрышки, 7 — фолликулярная клетка

пы в цитоплазму, отчего мембрана его извилиста. Хромосомы образуют многочисленные боковые петли и приобретают вид «ершиков» — «ламповых щеток», как называли их немецкие авторы в XIX в. (термин сохранился до настоящего времени). Боковые петли хромосом — это деспирализованные участки хромонем, находящиеся в состоянии повышенной функциональной активности. Этими хромосомами синтезируется основное количество информационной (матричной) РНК — иРНК, накапливающейся в ооцитах в качестве резерва для будущего эмбрионального развития (Нейфах, Тимофеева, 1977).

Число ядрышек в ядре возрастает от 1 до 100—130. Располагаются они по периферии ядра, поэтому и носят название краевых. Эти ядрышки синтезируют рибосомную РНК — рРНК, поступающую в цитоплазму.

**Ц и т о п л а з м а.** На протяжении периода объем клеток возрастает в 100—150 раз и диаметр достигает 200—300 мкм. Это обус-

ловлено увеличением количества цитоплазмы и клеточных органелл. В околоядерной зоне цитоплазмы ооцитов, вступивших в стадию диплотены, происходит размножение митохондрий, которым вначале свойственны почти полное отсутствие крист и матрикс низкой электронной плотности (рис. II, 2,В). Затем митохондрии распределяются по всей цитоплазме, в них образуются кристы, а матрикс становится более плотным. Позднее в более крупных ооцитах появляется округлое тельце — желточное ядро (рис. II, 1,3), которое мигрирует к периферии клетки, рассеивая свои составные

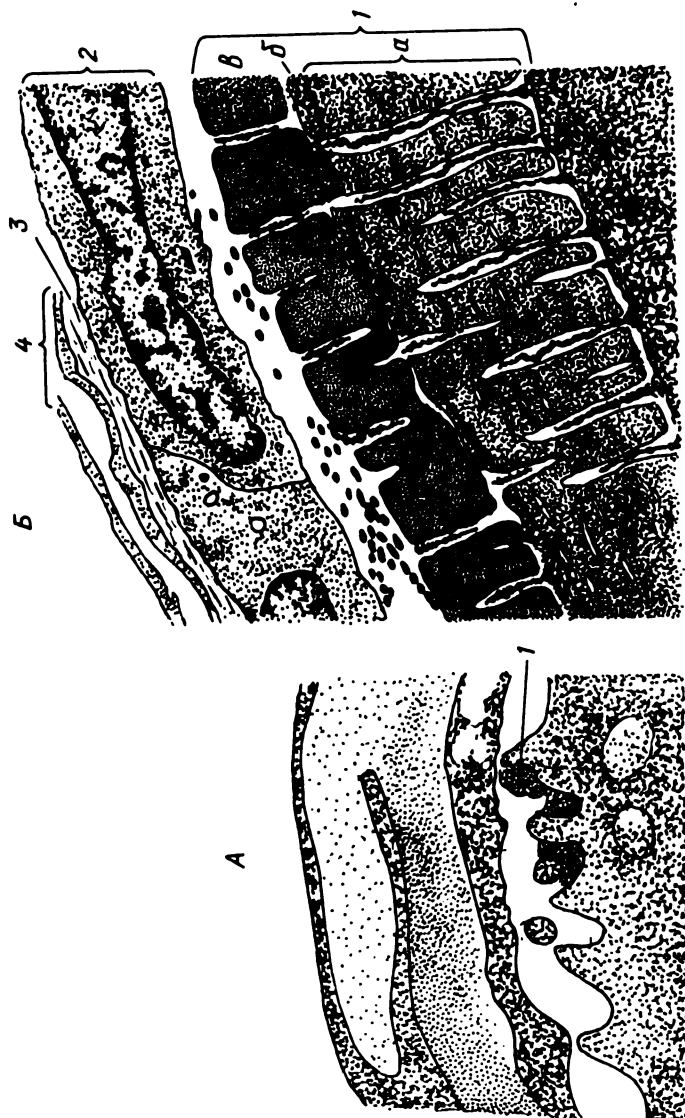


Рис. II.3. Яйцевые оболочки белого толстобика (рис. по фото Емельяновой). А — закладка лучистой оболочки в основании микроворсинок; Б — дефинитивное строение оболочек. 1 — лучистая оболочка, а, б, в — ее внутренний, средний и наружный слои, 2 — фолликулярный эпителий, 3 — фрагмент соединительно-тканной оболочки

части, вследствие чего исчезает. Ранее полагали, что рассеиваемые этим ядром частицы являются центрами образования желтка, отсюда и произошло название тельца — желточное ядро. Впоследствии было выяснено, что тельце имеет сложный состав — в нем обнаружены митохондрии, комплекс Гольджи и эндоплазматическая сеть, а гистохимически — липиды, РНК и белок.

В конце периода в периферической зоне ооцитов возрастает количество клеточных органелл и у некоторых видов могут появиться очень мелкие гранулы желтка, обнаруживаемые только в электронный микроскоп. Гистохимически в периферической зоне выявляются липиды, что обусловлено как наличием желтка, так и мембранными органеллами (в состав желтка и мембран входят липиды).

**Оболочка.** В период превителлогенеза начинается формирование собственной оболочки яйца. По периферии ооцитов появляются выпячивания плазмалеммы — микроворсинки, между которыми в конце периода откладывается гомогенное вещество, представляющее собой зачаточную *zona radiata* — первичную, или лучистую, оболочку (от лат. *radius* — луч) (рис. II.3, А).

Развитие половых клеток в яйценосной пластинке происходит в окружении соматических клеток. Ооциты окружены одним слоем фолликулярных клеток и двумя слоями соединительнотканых — соединительнотканной текой. Слой фолликулярных клеток образуется вокруг ооцитов в начале периода за счет соматических клеток, прилегавших ранее к плазмалемме ооцита. Вскоре над этим слоем появляются соединительнотканые клетки. Таким образом, фолликул становится двуслойным.

### Фазы развития ооцитов периода превителлогенеза

1. (А). Начало профазных изменений мейоза (от стадии лептотены до ранней диплотены).
2. (В). Начало цитоплазматического роста. Появление околоядерной зоны размножающихся митохондрий.
3. (В). Продолжение цитоплазматического роста. Появление желточного ядра.
4. (С). Завершение цитоплазматического роста. Появление периферической липидосодержащей зоны.

Началом периода следует считать появление ооцитов первой стадии профазы мейоза (стадия лептотены), а завершением — достижение ооцитами максимальных для этого периода размеров, образование периферического липидного кольца.

Такая периодизация периода превителлогенеза не претендует на универсальность, но может быть использована для ряда групп рыб, в том числе для многочисленного семейства карповых (Макеева, Емельянова, 1989).

Для лососевых рыб Г. М. Персовым (1975) предложена несколько иная периодизация. Она основана на распределении

в цитоплазме ооцитов этой группы рыб зон концентрации РНК. Фазы развития названы степенями.

**Первая ступень.** Начало протоплазматического роста ооцитов, когда в их ядрах становится отчетливо видным пристенное расположение нескольких ядрышек. Цитоплазма окрашивается равномерно.

**Вторая ступень.** Локализация РНК в цитоплазме в околоядерной зоне.

**Третья ступень.** Локализация РНК по периферии цитоплазмы — образование «периферического кольца».

**Четвертая ступень.** Появление желточного ядра. Цитоплазма снова окрашивается однородно.

**Пятая ступень.** Появление вакуолей в периферической цитоплазме.

(В отличие от большинства исследователей Персов относит ооциты пятой ступени к периоду превителлогенеза, а не к следующему за ним периоду вителлогенеза.)

### Сезонные изменения ооцитов

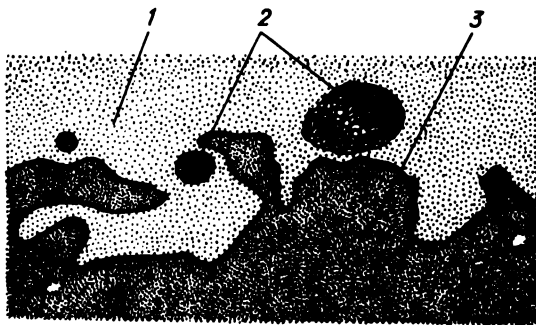
У осетровых и карповых рыб отмечены изменения в состоянии ооцитов периода превителлогенеза, связанные с сезонами года. Они объясняются изменениями обмена веществ у рыб. При осенне-зимнем понижении температуры воды в цитоплазме ооцитов появляются сильно окрашивающиеся на гистологических срезах участки. Они располагаются обычно вокруг ядра, что дало основание называть их циркумнуклеарными кольцами (Гербильский, 1939). У карповых рыб образование этих колец связано с концентрацией клеточных органелл — митохондрий и эндоплазматической сети (Емельянова, Макеева, 1988), а у осетровых (стерляди) — со скоплением фиброгранулярного материала, содержащего РНК и рибосомы (Кондратьев, 1977). В ооцитах лососевых рыб сезонных изменений не выявлено. Очевидно, это связано с постоянным обитанием этих рыб преимущественно в холодной воде.

### III. Период вителлогенеза

Для этого периода характерно накопление в ооцитах трофических, т. е. питательных для будущего зародыша веществ (желтка, жира), в результате чего размеры их сильно возрастают. Диаметр клеток увеличивается у разных видов в 4, 19 и даже 80 раз. На протяжении этого периода существенные изменения происходят со всеми компонентами ооцитов.

Ядро образует многочисленные выступы в цитоплазму, и мембрана его становится извилистой (рис. II.4). Значительно, до 200—300, возрастает число краевых ядрышек. Хромосомы находятся еще в более деспирализованном состоянии, чем в периоде превителлогенеза.

рис. 11.4. Извилистость мембраны ядра ооцита белого толстолобика (рис. по фото Емельяновой). 1 — фрагмент ядра, 2 — ядрышко, 3 — цитоплазма



**Ц и т о п л а з м а.** На протяжении периода значительно возрастает число клеточных органелл и занимаемый ими объем. Так, в ооцитах вьюна число митохондрий увеличивается в 3,6 раза. В ооцитах толстолобика относительный объем этих органелл возрастает в 5 раз, а эндоплазматической сети — в 54 раза (Емельянова, 1980).

В периферическом слое цитоплазмы ооцитов появляются вакуоли — предшественники кортикальных альвеол (рис. 11.1,5), образующиеся благодаря синтетической деятельности комплекса Гольджи и эндоплазматической сети. Вакуоли содержат мукополисахариды и белок. У одних видов развивается небольшое количество вакуолей и располагаются они всего лишь в один ряд (многие морские рыбы), у других образуется 3—4 ряда (толстолобик, амур *Ctenopharyngodon idella*), у третьих (сазан, плотва *Rutilus rutilus*) вакуолей образуется так много, что они достигают околядерной зоны.

У тех видов рыб, яйца которых содержат капли жира (лососевые, окуневые) вакуоли, содержащие жир (липиды), появляются в околядерной зоне цитоплазмы раньше периферических вакуолей или одновременно с ними. По мере роста ооцитов капли липидов увеличиваются, число их возрастает, и они распространяются от ядра в центральные части клеток.

В конце периода вителлогенеза в цитоплазме ооцитов становятся многочисленными комплексы пористых пластинок — скопленных параллельно расположенных мембран, идентичных ядерной оболочке (рис. 11.5). Существует предположение, что в форме пористых пластинок запасаются определенные белки, часть которых предназначена для выведения из ооцитов (подробнее см. Айзенштадт, 1984).

**Образование желтка.** Заполнение цитоплазмы желточными включениями происходит у одних видов одновременно с вакуолизацией цитоплазмы, у других — после нее. Желток может иметь экзогенное или эндогенное происхождение в зависимости от места его синтеза — вне ооцита или в нем. У большинства рыб основная часть желтка имеет экзогенное происхождение. Синтез белка — вителлогенина, образующего в ооцитах желток — вителлин, происходит в печени. Вителлин состоит из моле-

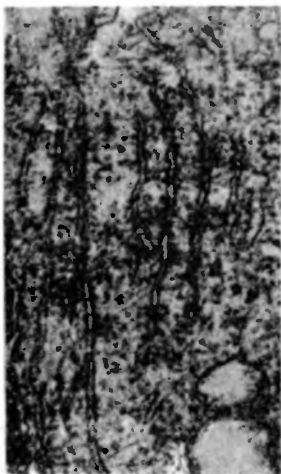


Рис. II.5. Пористые пластинки в цитоплазме ооцит белого толстолобика (фото Емельяновой)

кул липовителлина (молекулярная масса 400 000) и фосвитина (м. м. 40 000). Этот желток хорошо усваивается эмбриональными клетками. Липовителлин служит основным источником аминокислот, необходимых для развития зародышей.

Вителлогенин поступает из крови в периооцитное пространство, окружающее ооцит. Созданию определенной концентрации его способствуют фолликулярные клетки. Вителлогенин поступает в ооциты в пиноцитозных пузырьках, имеющих опушку из плотного материала (рис. II.6). Такие пузырьки носят название

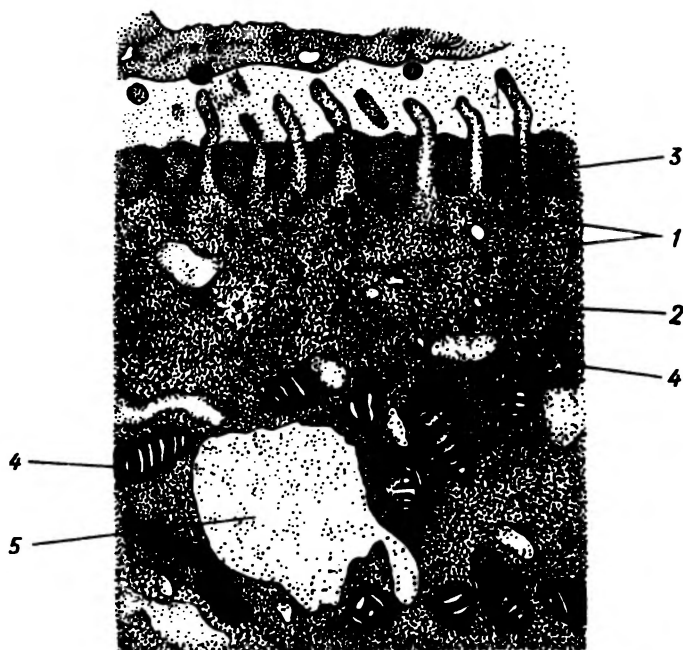


Рис. II.6. Пиноцитозные пузырьки (1) в ооцитах белого толстолобика (рис. по фото Емельяновой), 2 — цитоплазма, 3 — лучистая оболочка, 4 — митохондрии, 5 — цистерны эндоплазматической сети

окаймленных или опушенных (coated vesicles). В цитоплазме ооцитов эти пузырьки сливаются, образуя гранулы первичного (примордиального) желтка. К ним присоединяются новые пиноцитозные пузырьки, а также пузырьки аппарата Гольджи и формируются дефинитивные желточные гранулы. Эти гранулы имеют кристаллическое строение, но механизм образования кристаллов пока не известен.

Имеются случаи образования в ооцитах и эндогенного желтка, например у данио *Brachydanio rerio*. Кристаллический желток появляется между наружной и внутренней мембранами митохондрий, внутри кристы. По мере роста гранулы митохондриальные структуры уменьшаются и исчезают. Достигнув определенного размера, такая гранула становится неотличимой от гранулы экзогенного желтка (Айзенштадт, 1984).

**Оболочки.** На протяжении периода вителлогенеза завершается развитие яйцевых оболочек. Лучистая оболочка становится шире, ее пронизывают каналцы, в которых проходят микроворсинки ооцита и макроворсинки фолликулярных клеток. Находясь в одних каналцах, макроворсинки и микроворсинки не объединяются, будучи ограничены своими мембранами. Сверху лучистой оболочки откладывается материал вторичной оболочки — хориона, продуцируемый фолликулярными клетками. Лучистая оболочка и хорион составляют собственно оболочку ооцита. В состав их входят белок и мукополисахариды. Ооцит в яичнике развивается в мешочке — фолликуле. Фолликул состоит из однослойного фолликулярного эпителия, клетки которого расположены черепицеобразно, и двуслойной соединительнотканной оболочки — теки. Различают внутреннюю оболочку — theca interna и внешнюю — theca externa, между которыми располагаются капилляры. Фолликулярную оболочку и теку разделяет базальная мембрана (см. рис. II.3,Б). В клетках фолликулярной и соединительнотканной оболочек на протяжении периода большого роста значительно возрастает число клеточных органелл, особенно эндоплазматической сети и аппарата Гольджи.

**Микропиле.** Яйцевые оболочки у костистых рыб плотные и для сперматозоидов непроницаемы. В области будущего анимального полюса зрелого яйца развивается узкое отверстие — микропиле, служащее для проникновения спермия. Формирование микропиле происходит в период вителлогенеза. В образовании его принимает участие обычно одна фолликулярная клетка. Она имеет более крупные размеры, чем расположенные рядом прочие фолликулярные клетки. В ее цитоплазме хорошо развиты органеллы, особенно эндоплазматическая сеть. Клетка имеет один большой отросток, располагающийся в более широком, чем радиальный, микропилярном каналце. Эта крупная фолликулярная клетка называется замыкающей. Она располагается у многих видов в воронковидном углублении лучистой оболочки.

5. ( $D_1 - D_2$ ). Начало вакуолизации цитоплазмы. Образование 1—2 ряда вакуолей. У некоторых видов возможно появление очень мелких гранул желтка.

У рыб ряда семейств в ооцитах накапливается жир. В этом случае различают две подфазы:

5а. Вакуолизация окооядерной зоны цитоплазмы.

5б. Вакуолизация периферической зоны цитоплазмы.

6. ( $D_3$ ). Продолжение вакуолизации. Образование нескольких рядов вакуолей. Между вакуолями возможно появление мелких гранул желтка.

7. ( $D_4 - D_6$ ). Интенсивное накопление желтка. Гранулы располагаются между вакуолями и в свободной от них зоне.

8. (E). Заполненный желтком ооцит.

Таким образом, началом периода вителлогенеза служит появление вакуолей в периферической, или окооядерной, зоне цитоплазмы. Первые содержат мукополисахариды, вторые — липиды. Завершается период образованием ооцитов дефинитивного размера, заполненных желтком. Период вителлогенеза отличается спецификой у рыб разных таксонов, что можно использовать для уточнения систематического положения отдельных групп (Иванков, 1987).

#### IV. Период созревания

В периоде созревания осуществляются дальнейшие мейотические преобразования хромосомного аппарата ооцитов, заблокированного в периоды превителлогенеза и вителлогенеза на профазе 1-го деления. Наряду с этим происходят определенные изменения всех компонентов ооцитов.

Ядро. В период созревания ядро перемещается из центра ооцита к анимальному полюсу, в область микропиле. Уже в начале миграции ядра у него исчезают выступы в цитоплазму, а большинство ядрышек концентрируется в его центре. Начинается спирализация хромосом. После достижения анимального полюса происходит дезинтеграция ядерной мембраны на отдельные пузырьки, и в область смешения цито- и кариоплазмы (миксоплазму) проникают клеточные органеллы.

Сильно спирализованные хромосомы, стянутые в центр ядра, составляют своеобразный клубок — кариосферу, которая бывает заключена в капсулу, образованную слившимися центральными ядрышками (рис. II.7) (Грузова, 1977). Вскоре на стадии прометафазы I формируется веретено. На стадии метафазы I биваленты располагаются на экваторе веретена, а капсула кариосферы распадается на фрагменты и исчезает. Первое деление мейоза происходит за несколько часов до овуляции (у выюна за 2—3 ч). Оно приводит к выделению первого направительного тельца. Ооцит I порядка после 1-го деления мейоза становится

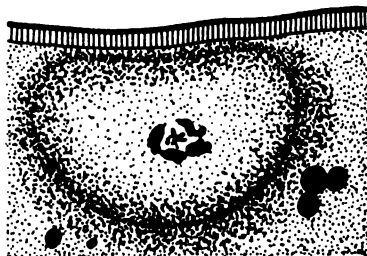


Рис. II.7. Капсула карносферы в ооците белого толстолобика (ориг.)

ооцитом II порядка. Вскоре после 1-го мейотического деления хромосомы формируют метафазную пластинку 2-го деления мейоза (рис. II.1,12). На метафазе II происходит овуляция, т. е. освобождение ооцита II порядка от фолликулярной и соединительнотканых оболочек.

**Цитоплазма.** В процессе созревания происходит концентрация цитоплазмы на анимальном полюсе ооцитов. Гранулы желтка оводняются и теряют кристаллическую структуру. У многих видов рыб гранулы желтка сливаются в гомогенную массу (лососевые, камбаловые, окуневые, колюшковые и др.), или в крупные глобулы, создавая впечатление сегментированности желтка (сельдевые). У карповых, вьюновых, сомовых рыб гранулы желтка сохраняются, они лишь немного увеличиваются. У тех видов рыб, яйца которых содержат капли жира, происходит их слияние в несколько более крупные или одну большую каплю. Желток оттесняет вакуоли в периферическую зону, где они образуют кортикальные альвеолы.

**Оболочки.** Фолликулярные клетки становятся более высокими, их макроворсинки оттягиваются из канальцев лучистой оболочки, освобождается от замыкающей клетки микропиле (рис. II.8), становится более широким периооцитное пространство. Происходит разрыв фолликулярной оболочки и выпадение яйца в полость гонады или тела.

Овулировавшая половая клетка, называемая зрелым яйцом, на самом деле является ооцитом II порядка. Завершается 2-е деление мейоза только после проникновения в ооцит спермия.

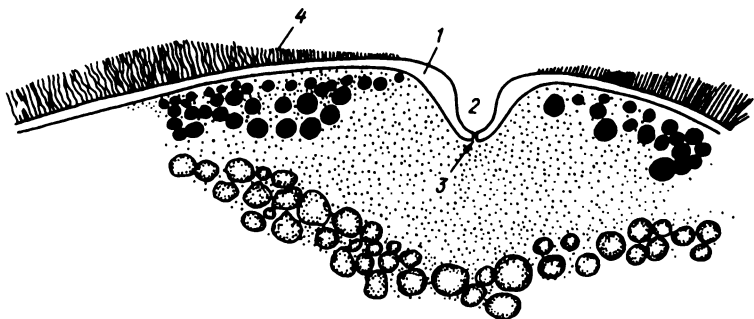


Рис. II.8. Микропиле зрелого ооцита большеротого буффало *Ictiobus cyprinellus* (ориг.). 1 — лучистая оболочка, 2 — воронка микропиле, 3 — каналец микропиле, 4 — хорион

Фазы развития ооцитов периода созревания (см. рис. II.1, 9—12)

9. (E) Миграция ядра на анимальный полюс, приводящая к поляризации ооцита.

10. Дезинтеграция ядерной мембраны, формирование карิโอферры и ее капсулы.

11. Первое деление мейоза и формирование метафазы II деления.

12. (F) Овуляция.

### II.3. ПОСЛЕНЕРЕСТОВЫЕ И РЕЗОРБЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ЯИЧНИКАХ

Изменения запустевших фолликулов. После овуляции в яичниках остаются многочисленные запустевшие фолликулы. Внутренняя часть их состоит из фолликулярных клеток, внешняя — из соединительнотканых. Фолликулярные клетки становятся высокими и содержат вакуоли. В это же время в них продолжается стероидогенез. Выделяющиеся гормоны регулируют функцию центрального звена эндокринной системы — гипоталамуса (подробнее см. гл. XI). Через некоторое время стероидогенная функция фолликулярных клеток затухает и происходит их постепенная редукция. Через 1,5—2 мес запустевшие фолликулы превращаются в небольшие скопления — узелки соединительной ткани.

#### Фазы изменений запустевшего фолликула

1. Активное состояние фолликулярных клеток.

2. Затухание деятельности фолликулярных клеток. Сжатие фолликула.

3. Формирование на месте запустевших фолликулов узелков соединительной ткани.

Резорбция желтковых ооцитов. Невыметанные желтковые ооциты подвергаются резорбции, или атрезии. Этот процесс начинается с увеличения фолликулярных клеток. В ооцитах разрушается и исчезает ядро, разбухает лучистая оболочка и в ней появляются щели, разделяющие оболочку на отдельные фрагменты. Гранулы желтка сливаются и смешиваются с цитоплазмой. В ооцитах, содержащих жир, капли его объединяются в более крупные. В ооцитах образуются полости, заполненные жидким веществом. Фолликулярные клетки поглощают содержимое ооцита, и в их цитоплазме появляются включения (рис. II.9, A). После резорбции желтка полость ооцита заполняется фолликулярными клетками. Величина атретического фолликула намного меньше желткового ооцита. В конце резорбции на месте его в яичнике остается атретическое тело — небольшое

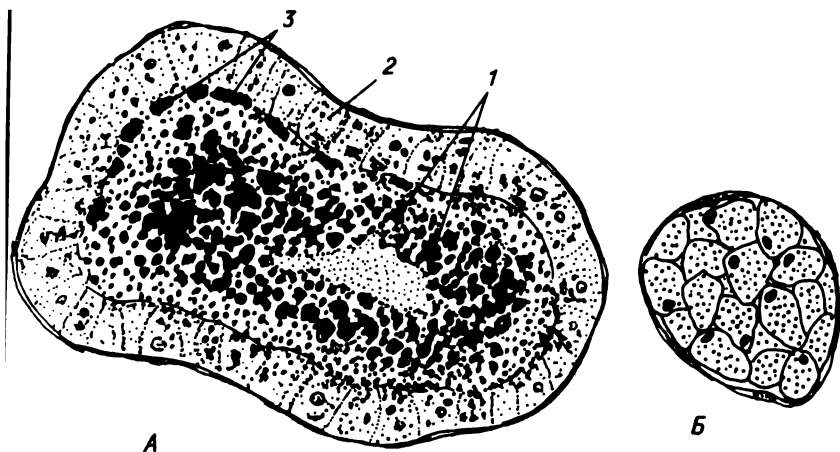


Рис.11.9. Резорбция желтковых ооцитов (ориг.) А — начало резорбции; Б — атретическое тело. 1 — желток, 2 — фолликулярные клетки с включениями, 3 — фрагменты лучистой оболочки

скопление фолликулярных клеток, содержащих продукт резорбции желтка — пигмент липофусцин (рис.11.9,Б).

Продолжительность резорбции желтковых ооцитов у рыб умеренных широт составляет 1,5—2 мес. Атретические тела сохраняются в гонадах 1—1,5 г., не исключено, что и дольше. Продолжительность резорбции зависит от температуры, при которой содержатся рыбы. В экспериментальных условиях у ерша *Gymnocephalus cernuus* продолжительность процесса атрезии при температуре 14° составляла около 3 мес, а при 20—22° 1,5—2 мес (Фалеева, 1975).

Продолжительность резорбции связана с количеством остаточных ооцитов. При небольшом числе их резорбция протекает быстро — 2—3 нед. При резорбции всей генерации желтковых ооцитов, невыметанных вследствие нарушения условий размножения, она продолжается несколько месяцев. При этом резорбция ооцитов начинается неодновременно, сначала лишь у части клеток и постепенно охватывает все.

Резорбция жира происходит медленнее и завершается позднее.

#### Фазы резорбции желтковых ооцитов

1. Повреждение яйцевой оболочки, разрушение ядра.
2. Резорбция желтка.
3. Резорбция жира.
4. Образование атретического тела.

Резорбция превителлогенных ооцитов. При неблагоприятных условиях обитания у рыб наблюдается резорбция ооцитов периода превителлогенеза. Она осуществляется блуждающими клетками соединительной ткани — гистиоцитами,

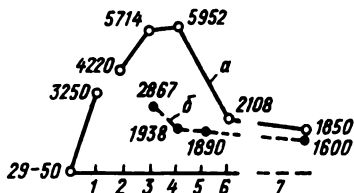
эти клетки проникают в ооциты, где выделяют ферменты, лизирующие цитоплазму. Постепенно гистиоциты поглощают содержимое ооцитов.

Резорбция невыметанных ооцитов приводит к освобождению от них яичника и утилизации их белка. Восстановление полового цикла у рыб умеренной и южной зон обычно приходится на пропуск очередного нерестового сезона. Резорбция неовулировавших ооцитов — это важная адаптация, позволяющая быстро восстанавливать нарушенный неблагоприятными условиями цикл размножения.

## II.4. ФОРМИРОВАНИЕ ПЛОДОВИТОСТИ

Плодовитость — одно из важнейших биологических свойств обеспечивающее существование вида. Формирование плодовитости у рыб начинается в раннем онтогенезе после завершения дифференциации гонад. Митотические деления оогониев и последующее развитие из них ооцитов создают в яичнике запас, или резервный фонд, половых клеток, который составляет потенциальную плодовитость (Персов, 1963). Она реализуется у взрослых рыб в виде конечной плодовитости. Различают несколько форм конечной плодовитости — индивидуальную, или абсолютную, т. е. число икринок, выметываемых самкой в течение одного сезона размножения; видовую — число икринок, выметываемых самкой на протяжении жизни, и популяционную — число икринок, выметываемых всеми самками одной популяции в конкретных условиях при определенных соотношении полов и возрастной структуре. Закономерности изменения конечной плодовитости подробно рассмотрены в ряде книг (Анохина, 1969; Никольский, 1974). Вопросы соотношения потенциальной и конечной плодовитости разрабатывались Г. М. Персовым (1975) и позднее В. Н. Ивановым (1985). Конечная плодовитость всегда имеет меньшее численное значение по сравнению с потенциальной. Особенно четко эти различия выявляются у моноциклических видов рыб, размножающихся только один раз в жизни (тихоокеанские лососи *Oncorhynchus* и др.). У этих рыб формирующийся в раннем онтогенезе фонд половых клеток в дальнейшем не пополняется, что позволяет точно определить уровень потенциальной плодовитости и ее реализацию в конечной. Сравнение потенциальной и конечной плодовитости у горбуши из разных районов — Южного Сахалина и Европейского Севера, где она акклиматизирована, позволило выявить определенные закономерности. На протяжении онтогенеза наблюдается сначала увеличение количества половых клеток, а затем значительное снижение их числа вследствие дегенерации части ооцитов. Особенно интенсивно этот процесс происходит во время миграции молодежи из нерестовых рек в море. В результате дегенерации части ооцитов конечная плодовитость горбуши ниже по сравнению с

Рис. II.10. Изменение плодовитости горбуши из водоемов Южного Сахалина (а) и Заполярья (б) на протяжении ее онтогенеза (по Персову, 1963). Интервалы онтогенеза или времени: 1 — закладка половых желез, 2 — перед вылуплением, 3 — январь — февраль, 4 — март, 5 — апрель, 6 — миграция молоди в море, 7 — нерест производителей



потенциальной в Заполярье почти в три раза, а на Сахалине в два (рис. II.10), что отражает разные условия обитания рыб.

У полициклических видов, т. е. размножающихся несколько раз в течение жизни, происходит постоянное пополнение резервного фонда половых клеток за счет митотических делений оогониев. Вследствие этого потенциальная плодовитость у них формируется каждый раз в начале нового цикла развития половых клеток. У полициклических видов потенциальная плодовитость также превышает конечную. Например, у неполовозрелой балтийской трески *Gadus morhua* длиной 30 см потенциальная плодовитость составляет 73 млн. клеток (25 млн. оогониев и 48 млн. ооцитов), что почти в 6 раз превышает видовую плодовитость (Широкова, 1971).

Формирование плодовитости происходит под влиянием многих факторов внешней среды, из которых важнейшими являются температура и обеспеченность пищей. Высокий уровень потенциальной плодовитости создает предпосылки адекватного ответа рыб на изменения условий их жизни. Регуляция изменения плодовитости осуществляется эндокринной системой. Проведенные эксперименты по введению гормональных препаратов тилапии *Oreochromis (Tilapia) mossambicus* показали возможность изменения плодовитости у рыб (Чистова, 1973). Формирование, расходование и пополнение фонда половых клеток представляют важную в теоретическом и практическом отношении проблему, и в настоящее время ведутся исследования, цель которых состоит в поисках путей управления формированием плодовитости у рыб. Подробнее вопрос о соотношении потенциальной и конечной плодовитости у рыб разных экологических групп рассмотрен Иванковым (1985).

## II.5. ИССЛЕДОВАНИЕ СОСТОЯНИЯ ПОЛОВЫХ ЖЕЛЕЗ

### ШКАЛА ЗРЕЛОСТИ

При макроскопическом изучении состояния половых желез принимают во внимание ряд их признаков: размер, форму, цвет, упругость, степень развития кровеносных сосудов, форму и прозрачность икринок, их видимость невооруженным глазом, степень легкости выделения половых продуктов. На основании макроскопического изучения гонад уже в конце XIX — начале

XX в. составляли промысловые таблицы определения зрелости половых желез. Такие таблицы были предложены Гейнике в 1898 г., Леа в 1903, Францем в 1909 г., в 20—30-х гг. — Филатовым и Дуплаковым, Киселевичем, Мейеном, Кулаевым. В нашей стране широкое применение имеет шкала Мейена — Кулаева усовершенствованная в последующие годы рядом исследователей в их числе О. Ф. Сакун и Н. А. Буцкой (1968).

I стадия. Яичники имеют вид тонких прозрачных тяжей. Кровеносные сосуды на их поверхности не видны или заметны слабо. Половые клетки представлены оогониями и ооцитами начальных фаз периода превителлогенеза. Эта стадия зрелости наблюдается лишь один раз в жизни, у молодых особей.

II стадия. Яичники заметно увеличились, полупрозрачны. Обычно имеют голубоватый или слегка желтоватый цвет, у сельдевых — ярко-розовый. Вдоль яичников проходит крупный кровеносный сосуд, дающий мелкие ответвления. Яйценосные пластинки хорошо развиты. Основную массу половых клеток представляют ооциты периода превителлогенеза. Самые крупные ооциты видны невооруженным глазом.

III стадия. Яичники увеличились в размере и потеряли прозрачность. Они имеют желтоватый цвет, у осетровых — серый. Ооциты хорошо видны невооруженным глазом. В них происходит активный вителлогенез.

IV стадия. Яичники достигли максимального размера и занимают значительную часть полости тела. Цвет их желтый или оранжевый, у осетровых — серый или черный. Кровеносные сосуды хорошо развиты. Ооциты завершили трофоплазматический рост. В конце стадии происходит их поляризация. Кроме ооцитов дефинитивного размера, имеются многочисленные ооциты периода превителлогенеза и оогонии, которые составляют резервный фонд для будущих икрOMETаний.

V стадия. Происходит овуляция. Икра свободно или при легком нажиме на брюшко самки вытекает из генитального отверстия. Происходит гидратация ооцитов (оводнение при созревании и овуляции), и они приобретают прозрачность.

VI стадия. Яичники сильно уменьшились, стали дряблыми, имеют багровый цвет от многочисленных кровоизлияний, возникающих при разрыве фолликулярных оболочек во время овуляции. В яичниках присутствуют многочисленные запустевшие фолликулы, а также ооциты резервного фонда.

После исчезновения запустевших фолликулов яичники переходят на II (у некоторых видов — III) стадию зрелости, и цикл развития ооцитов повторяется.

Рассмотренная шкала зрелости предназначена для рыб, выметывающих икру в течение короткого интервала времени — нескольких часов или суток, т. е. рыб, имеющих единовременное икрOMETание. Однако у многих видов нерест происходит продолжительное время, и самки выметывают икру постепенно отдельными порциями по мере ее созревания. Этим рыбам свойственно

порционное икротетание. Подробнее вопрос о типах нереста рассмотрен в гл. IV. У большинства порционнокромеющих рыб развитие ооцитов происходит асинхронно. Поэтому после вымета первой порции икры яичники переходят в VI — IV или VI — III стадию зрелости. Если известна, какая порция икры выметана, то обозначение стадии может быть с числовым указанием развивающейся очередной порции VI — IV<sub>3</sub> или VI — III<sub>3</sub>. Таким образом, у порционновыметывающих икру рыб шкала зрелости более сложная. Обозначение стадии зрелости всегда проводят по ооцитам старшего возраста. Подробнее о разнообразии шкал зрелости можно узнать из книги Б. В. Кошелева (1984).

## КОЭФФИЦИЕНТ И ИНДЕКС ЗРЕЛОСТИ

Масса гонад является важным показателем их состояния. При проведении ихтиологических исследований ее необходимо определять для последующего вычисления относительной величины гонад. Одним из показателей такой величины служит коэффициент зрелости, предложенный Г. В. Никольским (1974а), который вычисляется по формуле:

$$K_{зр} = \frac{g \cdot 100}{G},$$

где  $G$  — общая масса рыбы,  $g$  — масса гонад.

Другим показателем относительной величины гонад служит гонадосоматический индекс — ГСИ, вычисляемый по той же формуле, но с использованием не общей массы рыбы, а массы тела без внутренностей  $G_1$  (сомы). Этот показатель более объективно отражает состояние половых желез, поскольку при его вычислении исключается масса внутренностей, в том числе наполненного пищей кишечника. Это и определяет, что значения ГСИ выше  $K_{зр}$  (рис. II.11). Коэффициент зрелости и гонадосоматический индекс служат четкими показателями процессов развития половых желез. На рис. II.12 представлены данные по изменению на протяжении года коэффициентов зрелости у самок трех видов: сига *Coregonus lavaretus* (1), окуня (2) и красноперки *Scardinius erythrophthalmus* (3). Эти рыбы различаются продолжительностью и сезоном размножения. Сиг размножается короткое время поздней осенью. После размножения коэффициент зрелости у него резко падает и находится на невысоком уровне примерно 6 мес, после чего в связи с начавшимся в ооцитах вителлогенезом начинает немного возрастать, значительное повышение его происходит в конце лета — начале осени за 2—3 мес до нереста. У окуня икротетание происходит также короткое время, но весной. Через 1—1,5 мес в связи с наступлением сезона нагула и накоплением желтка в ооцитах, коэффициент зрелости у него возрастает. У красноперки, размножающейся в течение двух месяцев в весенне-летнее время, не происходит столь резкого

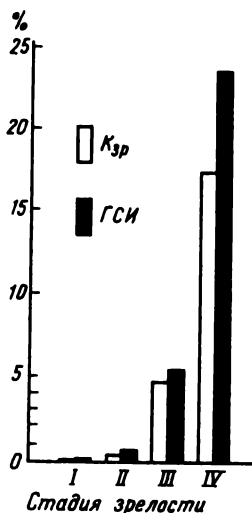


Рис. II.11. Коэффициенты зрелости ( $K_{зр}$ ) и гонадосоматические индексы (ГСИ) самок белого толстолобика с гонадами на разных стадиях зрелости (ориг.)

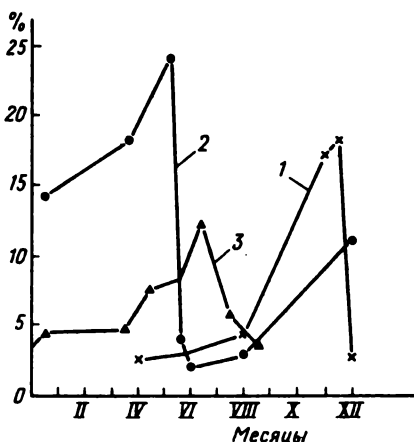


Рис. II.12. Коэффициенты зрелости (%) самок. 1 — сиг, 2 — окунь, 3 — краснопёрка (по Кошелеву, 1978)

падения коэффициента зрелости (рис. II.12,3). У тропических рыб нерест которых длится несколько месяцев, а иногда и круглый год, колебания коэффициентов зрелости значительно меньше.

Еще одним показателем состояния гонад служит индекс зрелости, предложенный П. А. Дрягиным (1949). Это индекс вычисляется в процентах по показателям коэффициента зрелости или непосредственно по массе гонад или массе (диаметру) икринки, при этом за 100% принимаются наибольшие показатели т. е. перед нерестом. Вычисляют индекс по формуле  $I = \frac{K_1 \cdot 100}{K_2}$

где  $K_1$  — показатель коэффициента зрелости (диаметра, массы икринки) в данный момент,  $K_2$  — перед нерестом. Показатель индекса зрелости редко используется в исследованиях, хотя он может быть полезен при проведении сравнения состояния половых желез у видов рыб, сильно отличающихся наибольшими значениями коэффициента зрелости при сходном состоянии гонад.

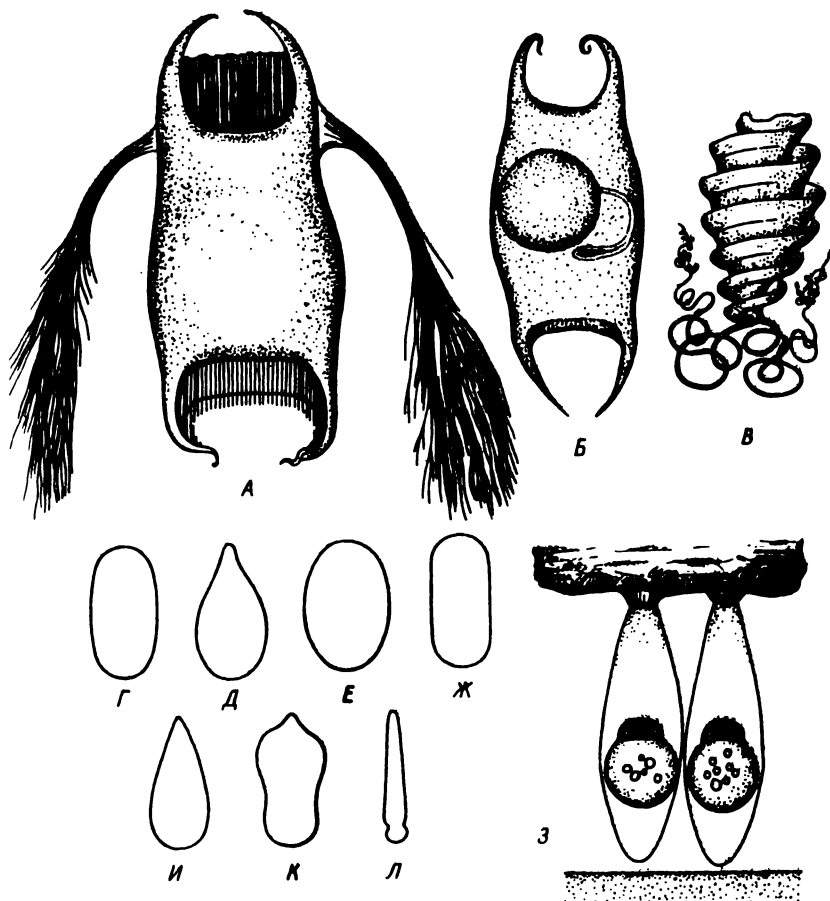


Рис. 11.13. Форма яиц рыб. Хрящевые: А — гладкий скат, В — ромбовый скат, В — рогатая акула. Анчоусовые: Г — капский анчоус, Д — столефор. Помацентровые: Е — хромис, Ж — помацентрус. Бычковые: З — бычок-песочник, И — бычок-травяник, К — *G. minutus*, Л — *Bathygobius soporator*. (В — по Оммани, 1975; З — по Сонну, 1968; остальные рис. из Гинзбург, 1968)

## 11.6. ЯЙЦА

Яйца рыб различаются размерами и формой, окраской, количеством желтка, его распределением в цитоплазме, а также строением оболочек, что позволяет использовать эти признаки для идентификации икринок (Расс, 1972).

**Величина яиц.** Существуют большие различия в величине яиц представителей двух классов рыб. Самые крупные яйца имеют хрящевые рыбы, что определяется условиями их размножения и развития. Оплодотворение у этих рыб внутреннее. Самки продуцируют небольшое количество крупных, богатых желтком

яиц, которые они или откладывают во внешнюю среду, или вынашивают в своем теле. Диаметр яиц у многих акул и скатов достигает нескольких сантиметров (5—7 и даже 10), а яйцевые капсулы, в которые у некоторых видов заключены яйца, достигают еще больших величин (табл. 1). Самую большую капсулу имеет

Т а б л и ц а

Размеры яиц хрящевых рыб (по Гинзбург, 1968)

| Вид                                                         | Диаметр яйца, мм | Размер капсулы, мм |
|-------------------------------------------------------------|------------------|--------------------|
| откладывают яйца в воду                                     |                  |                    |
| Гладкий скат <i>Raja batis</i>                              | 70               | 77—145×143—245     |
| Японская бычья акула<br>— <i>Heterodontus japonicus</i>     | 40—50            | 120—180 (длина)    |
| Обыкновенная кошачья акула<br><i>Scyliorhinus caniculus</i> | 15               | 22—24×55—65        |
| вынашивают яйца в теле                                      |                  |                    |
| Плащеносная акула<br><i>Chlamydoselachus anguineus</i>      | 87—90×90—97      | 65×107             |
| Американская кунья акула<br><i>Mustelus canis</i>           | 17—20×30—38      | 60—80×350—480      |
| Желтая собачья акула<br><i>Scoliodon sorrakowah</i>         | 1                | 3×5                |

китовая акула. У берегов Мексики на глубине 56 м было добыто одно ее яйцо величиной 67×40 см, содержавшее эмбрион («Жизнь животных», 1983). У большинства акул, вынашивающих потомство в теле, яйца небольшие в связи с меньшим запасом в них желтка. У костных рыб размеры яиц значительно меньше, чем у хрящевых. Исключение составляет латимерия *Latimeria chalumnae* — единственный ныне живущий представитель кистеперых рыб. Диаметр ее яиц составляет около 9 см (Balon, 1985). Величина яиц у двоякодышащих колеблется от 3 до 5 мм, лишь у американского чешуйчатника яйца крупнее — 6,5—7,0 мм. У хрящевых и костных ганоидов диаметр яиц равен 2—4 мм.

У костистых рыб диаметр яиц колеблется от 0,3—0,5 до 21 мм. Мелкие яйца (0,5—1,1 мм) имеют многие морские рыбы, выметывающие пелагическую икру. Диаметр яиц большинства пресноводных рыб, не охраняющих икру, составляет 1—2 мм. Крупные яйца имеют рыбы, прячущие или вынашивающие свое потомство (лососевые рыбы — 5—9, гимнарх *Gymnarchus niloticus* — 10, ариевые сомы *Ariidae* — 14—21 мм) (Гинзбург, 1968), а также откладывающие донные яйца в холодных антарктических водах, где практически отсутствуют враги икры (белокровные рыбы *Channichthyidae* 4—5 мм, мраморная нототения *Notothenia rossi* — 8,0—8,7 мм) (Лисовенко, Ефременко, 1983). Живородящие рыбы имеют обычно мелкие яйца (0,4—0,7 мм), реже крупные — до 4 мм, что определяется особенностями их развития внутри

тела матери. Таким образом, несомненна связь величины яиц с условиями размножения и развития вида.

Имеется также связь размеров яиц с температурой среды обитания вида. Анализ большого фактического материала позволил Т. С. Рассу (1986) сформулировать биогеографическое правило обратной связи размеров яиц пойкилотермных животных с температурой среды. В сжатом виде правило гласит, что в сериях близких форм наблюдается увеличение размеров яиц (икринок) от экватора к полюсам. Эти различия в размерах икринок по широтным климатическим областям прослежены у представителей многих семейств. Так, например, виды подсем. трескоподобных (сем. тресковых), обитающие в арктических водах, имеют диаметр яиц 1,55—1,94 мм, живущие в северной части умеренной зоны — 1,11—1,72 мм, а в южной части той же зоны — 0,66—1,32 мм. Увеличение диаметра яиц наблюдается и от мелководий к глубинам, что также связано с понижением температуры воды. Так, у трех видов карепроктов (*Careproctus*) (сем. морских слизней), обитающих на разных глубинах — 165, 180—350 (до 1000) и 6700 м, диаметр яиц составляет соответственно 4,5; 6,5 и 7,5—9,0 мм. Исключения из биогеографического правила Рассы имеются, но они немногочисленны.

Увеличение размеров яиц связано с возрастанием запасов желтка и более продолжительным развитием зародышей в яйцевых оболочках. В мелкой икре желтка мало, поэтому из нее выходит маленькая предличинка, которая рано переходит на внешнее питание. Из крупной икры появляется крупная особь, которая позже переходит на внешнее питание.

Различная величина яиц и появляющихся из них особей, а также разная степень их сформированности определяются степенью воздействия на них хищников. Мелкие и обычно малоактивные организмы уничтожаются ими гораздо больше, чем крупные и активные. Разнообразная величина яиц обуславливает и различные условия дыхания. У мелкой икры величина поверхности относительно больше, чем у крупной, поэтому в одном водоеме мелкая икра оказывается в лучших условиях дыхания, чем крупная.

**Ф о р м а я и ц .** У хрящевых рыб собственно яйцо шаровидное или эллипсоидное, капсула же, в которую оно заключено, имеет необычную форму — прямоугольную с выростами по углам и длинными волокнистыми придатками, служащими для прикрепления яиц к субстрату; коническую со спиралезакрученными пластинчатыми выступами (рис. II.13, А—В). Яйца химеровых заключены в веретеновидную капсулу, сильно вытянутую на одном конце.

Большинство костистых рыб имеет яйца шаровидной формы. У ряда видов желток шаровидной или эллипсоидной формы, а яйцевая оболочка сильно удлинена и имеет веретеновидную форму (рис. II, 13, З). В семействе анчоусовых встречаются эллиптические и каплевидной формы яйца (рис. II.13, Г, Д), у помацентровых — эллипсоидные или цилиндрические с закруг-

ленными концами (рис. II, 13, Е, Ж) (Гинзбург, 1968; Соин, 1968; Расс, 1972; и др.). Значительно варьирует форма яиц у бычков: шаровидная, эллиптическая, каплевидная, грушевидная, цилиндрическая (рис. II.13,З—Л). Необычная форма яиц у горчаков. У них желток может иметь сильно удлинненную форму или расширенную в вегетативной части и суженную в анимальной (см. гл. X, рис. X.3, А—В).

Окраска яиц. Яйцам рыбы свойственна определенная окраска. У хрящевых рыб собственно яйцо имеет желтый цвет, а капсула окрашена в каштановый, темно-коричневый, зеленоватый или даже черный цвет. У латимерии яйца красные. У карповых рыб икра окрашена в разные тона желтого цвета, у сомов (европейского и амурского) — в зеленоватый. Икра лососевых рыб имеет обычно желтую и оранжевую окраску. Сильно варьирует окраска икринок у бычков, она может быть розовой, голубоватой, желтой и оранжевой. Значительным разнообразием отличается и цвет икры у пинагора — от желтой до фиолетовой. Как правило, более ярко окрашена крупная икра, чем мелкая. Пелагическая икра, развивающаяся в толще воды, обычно прозрачна и бесцветна или окрашена в слабые желтоватые или голубоватые тона (Крыжановский, 1949; Соин, 1968). Окраска икры связана с наличием в ней пигментов, в том числе каротиноидной природы, а разные оттенки цветов определяются набором пигментов и их концентрацией. Каротиноидные пигменты в организме рыбы не синтезируются, а поступают вместе с пищей и накапливаются в печени, мышцах, половых железах. В яйцеклетки они поступают во время оогенеза. У всех изученных видов рыб пигменты обнаружены в плазменной части икринок. Они имеются, хотя и в небольшом количестве (0,08 мг%), даже в прозрачной пелагической икре, однако у некоторых видов (сайка) отсутствуют (Микулин, 1978). У большинства рыб, откладывающих икру на грунт, растения или прячущих ее, каротиноидные пигменты встречаются в цитоплазме и желтке, а у икры с жировыми каплями — и в них. На протяжении развития происходит переход пигментов из желтка в ткани зародыша.

Функции каротиноидных пигментов в икре рыб многообразны, особенно важно их участие в дыхании. В икре рыб, развивающихся в худших условиях аэрации, желток содержит больше пигментов. Очень четко это видно на примере дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus*. Наиболее богата астаксантином (пигмент каротиноидной группы) икра нерки *O. nerka*, имеющая красный цвет. Сосудистая система, выполняющая роль органов дыхания, развивается у зародышей рано и мощно, нерест рыб происходит в озерах, в местах выхода грунтовых вод, бедных кислородом. Икра кеты окрашена в оранжевый цвет и содержит меньшее количество каротиноидов, эмбриональные органы дыхания у зародышей развиты слабее, эмбриогенез протекает в условиях несколько большего содержания кислорода, поскольку этот вид

размножается ближе к берегу и на более глубоких местах. Икра горбуши имеет желтую окраску и небольшое количество астаксантина, эмбриональные органы дыхания развиты у зародышей слабее, чем у эмбрионов нерки и кеты, икра развивается при высоком содержании кислорода в воде, поскольку размножается этот вид на стрежне реки, на перекатах (Смирнов, 1975).

Другие функции каротиноидных пигментов состоят в участии их в водно-солевом обмене, защите липидных капель от спонтанного окисления (Микулин, 1978; Микулин, Соин, 1975). Желтая окраска яиц сиговых рыб обусловлена наличием в желтке цитохрома *O*, окисляющего продукты желтка. Этой энергии, видимо, достаточно для возможности развития яиц в состоянии «пагона» (греч. *pagos* — лед, *όν* — сущее), т. е. в замороженном состоянии. У некоторых рыб икра содержит пигмент другой химической природы, а именно меланин. Этот пигмент в виде мелких зерен находится в периферическом слое цитоплазмы яиц осетровых рыб и придает им черную или коричневую окраску. Функция этого пигмента, очевидно, защитная. Осетровые рыбы размножаются на каменисто-галечных грунтах, и темная окраска икры делает ее незаметной на фоне грунта.

Яйцевые оболочки. В зависимости от их происхождения различают первичные, вторичные и третичные оболочки (Иванов, 1945; Гинзбург, 1968). Первичные оболочки являются производными самого ооцита, вторичные — продуктом секреции или трансформации фолликулярного эпителия, третичные — продуцируются специальными железами яйцевода. В последнее время появились данные, что в образовании «первичной» оболочки яиц у некоторых видов рыб (*Navodon modestus*, *Hemiculter leucisculus* = *H. eigenmanni*) принимают, по-видимому, участие и клетки фолликула (Hosokawa, 1985; Емельянова, Макеева, 1989), т. е. она имеет смешанное происхождение.

Первичная лучистая оболочка (иногда ее называют желточной) имеется у яиц всех видов рыб. Вторичная оболочка (хорион) имеется у рыб, яйца которых обладают клейкостью. Третичная оболочка свойственна яйцам хрящевых рыб, а из костных, очевидно, лишь яйцам двоякодышащих. Первичная оболочка у хрящевых и двоякодышащих рыб тонкая. Поступившие в яйцеводы яйца покрываются сначала третичной белковой оболочкой, поверх нее у большинства хрящевых рыб располагается еще плотная капсула, представляющая собой также третичную оболочку (Гинзбург, 1968). Электронномикроскопическое изучение капсулы обыкновенной кошачьей акулы показало, что стенка ее представлена двумя слоями. Внутренний прозрачный слой состоит из пластинок, плотно упакованных и содержащих коллагеновые фибриллы, причем длинные оси фибрилл одной пластинки находятся под углом 45° к осям фибрилл соседней пластинки. Внешний слой капсулы, содержащий много тирозина, сильно пигментирован и состоит из плотноупакованных эллиптических гранул, между которыми проходят фибриллы (Knight, Hunt,

1974). Своеобразно развитие яйцевой капсулы у акул. Секреторная деятельность скорлуповой железы начинается задолго до того, как яйцо проникает в нее. Ко времени попадания яйца около 3/4 задней части капсулы бывает уже сформировано, после того как яйцо опустится в подготовленную часть капсулы, быстро надстраивается ее передняя часть (Гинзбург, 1968).

Яйцевые оболочки по своей структуре очень разнообразны, что связано с систематическим положением рыб и отражает экологические особенности развития вида (Крыжановский, 1949; Расс, 1972; Макеева, Микодина, 1977; Микодина, 1979; Иванков, 1987). Функциональное значение яйцевых оболочек рыб многообразно. Через оболочки осуществляется водно-солевой и газовый обмены, т. е. связь развивающегося зародыша с внешней средой. Оболочки защищают яйца от внешних механических воздействий. Эту функцию выполняет у костистых рыб главным образом первичная оболочка, а у хрящевых — третичная. Вторичная оболочка обладает клейкостью и служит для прикрепления яиц к субстрату. Образование клейкости связано с присутствием в оболочке мукополисахаридов, образующих в воде гелеподобное вещество. Хориону свойственна также и бактерицидная функция.

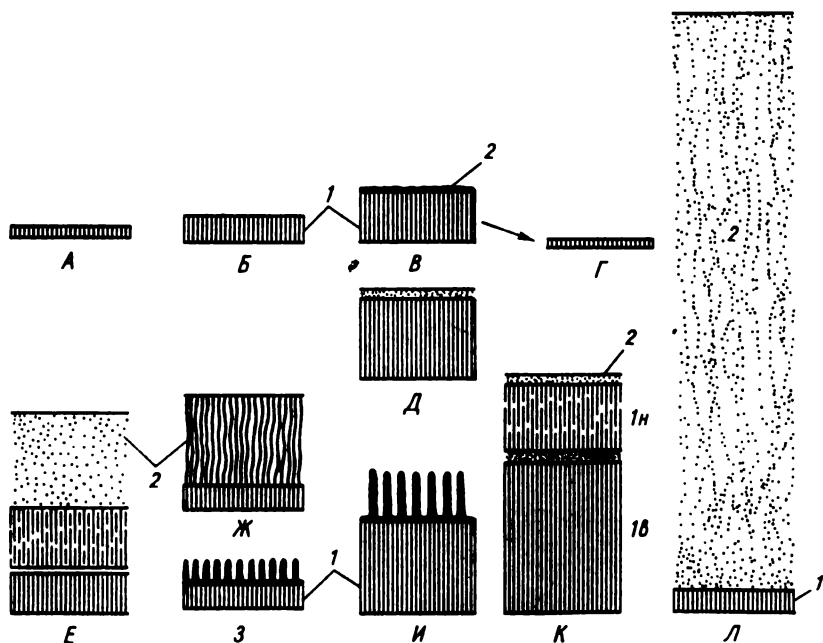


Рис. 11.14. Оболочки яиц рыб (ориг.). А — камбала-ершоватка, Б — треска (до набухания), В — белый толстолобик (до набухания), Г — то же (после набухания), Д — карп, Е — пинагор, Ж — большеротый буффало, З — обыкновенный пескарь, И — плотва, К — севрюга, Л — каналный сом. 1 — лучистая оболочка (1в — внутренняя, 1н — наружная), 2 — хорион

Третичные оболочки выполняют защитную роль. Однако наличие полых каналов в нитях или рожках, отходящих от капсул яиц хрящевых рыб, позволяет предполагать, что через них осуществляется и водный обмен.

Лучистая оболочка состоит из белка и мукополисахаридов. Она пронизана тонкими радиальными каналцами, в которых проходили микроворсинки ооцита и макроворсинки фолликулярных клеток. Толщина лучистой оболочки варьирует у рыб в зависимости от экологии их размножения. Самая тонкая оболочка толщиной — 2—10 мкм имеется у плавучих пелагических яиц (рис. II.14, А—Г). У яиц морских рыб она представлена 2—3 слоями, из которых самый широкий — внутренний. Он состоит из ряда пластин или ламелл, которые, очевидно, отражают расположение белковых макромолекул (рис. II.15, А). У развивающихся в потоке пресноводных рыб лучистая оболочка яиц состоит из слоев волокон, ориентированных во взаимноперпендикулярных плоскостях (рис. II.15, Б). У этих яиц сверху нее располагается тонкий хорион, отсутствующий у плавучих яиц морских рыб.

Во время набухания, т. е. образования между желтком и оболочкой околожелткового (перивителлинового) пространства, лучистая оболочка, благодаря своей эластичности, растягивается. Особенно сильно это происходит у яиц пресноводных рыб,

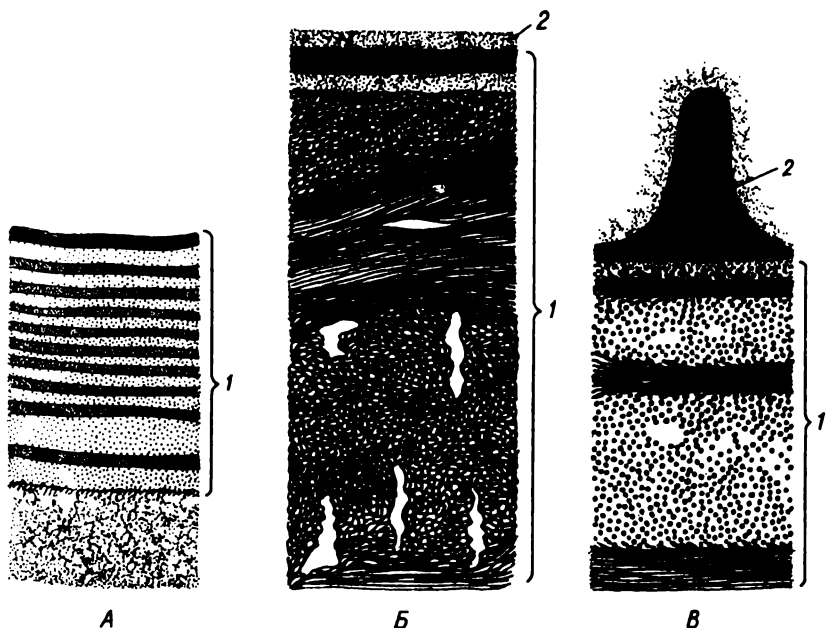


Рис. II.15. Ультраструктура яйцевых оболочек трески (А) (рис. по фото Микодиной); белого толстолобика (Б) и большеротого буффало (В) (рис. по фото Емельяновой). 1 — лучистая оболочка, 2 — хорион

вымывающих плавучие яйца (амур, толстолобик, желтощек *Elopichthys bambusa*, верхогляд *Erythroculter erythropterus* и др.), в результате чего толщина оболочек уменьшается от 10—15 до 2—3 мкм (рис. II.14, В, Г). Значительное перивителлиновое пространство образуется в икринках и некоторых проходных рыб, имеющих плавучую икру  $\xi$  (волжская  $\cong$  сельдь *Alosa volgensis*), а также морских (ряд камбал, например, японская палтусовидная *Hippoglossoides dubius*) (см. рис. X.4, Д). Большое перивителлиновое пространство наблюдается у яиц, развивающихся в условиях дрейфа по течению или волнения, когда они подвергаются сотрясениям. Очевидно, такое перивителлиновое пространство служит своеобразной гидростатической подушкой, защищающей развивающихся зародышей от механических воздействий (Расс, 1982).

У рыб, икра которых прикрепляется к субстрату, лучистая оболочка значительно толще, в связи с защитой икры от механических воздействий, которым она подвергается во время инку-

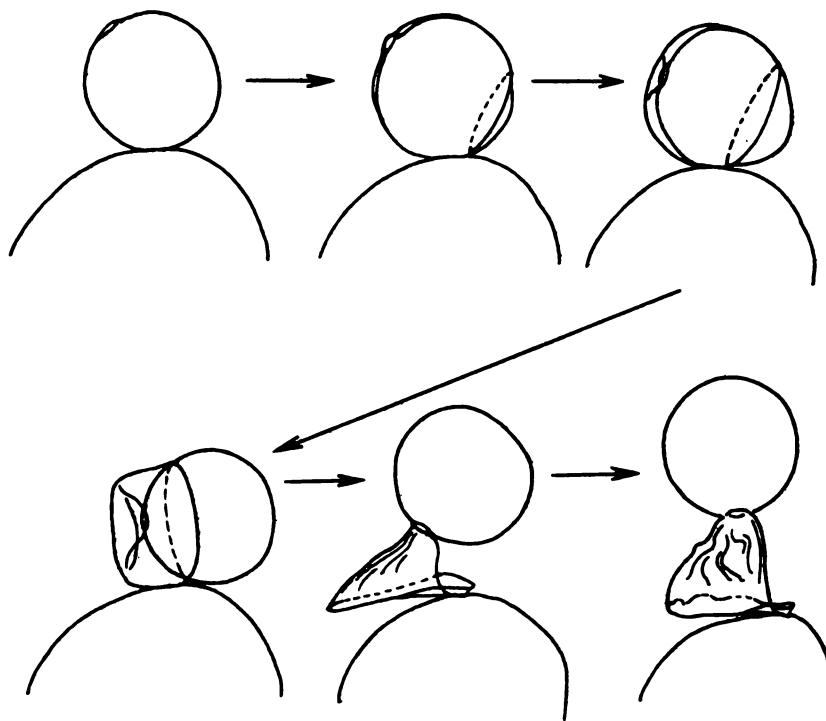


Рис. II.16. Прикрепление икринки зубатой корюшки *Osmerus mordax* к субстрату (рис. Шадрина). Происходит сползание хориона с лучистой оболочки и прикрепление его к камню, в результате чего икринка развивается как бы на стебельке

бации. Толщина оболочки варьирует от 10 до 40 мкм (рис. II. 14, Д—К). Оболочка состоит из нескольких слоев, образованных различно ориентированными ламеллами или фибриллами (рис. II. 15, В).

Прикрепляющаяся к субстрату икра имеет вторичную оболочку. В простейшем случае она представлена слоем аморфного вещества (карп) (рис. II.14.Д), ворсинками разной длины (пескарь, плотва, буффало) (рис. II.14, Ж—И) или длинными филаментами (атерина, летучие рыбы). У сомообразных рыб толстый слизистый хорион развивается благодаря активной синтетической деятельности или трансформации клеток фолликулярного эпителия. Хорион у некоторых видов (канальный сом) достигает 80 мкм (рис. II.14, Л). Своеобразно расположение хориона — в виде пучка нитей — на анимальном полюсе яйца у бычков (рис. II.13, З). У корюшек хорион достигает значительной толщины лишь в анимальной части яйца, а в вегетативной области остается тонким. При набухании икринки хорион лопается на

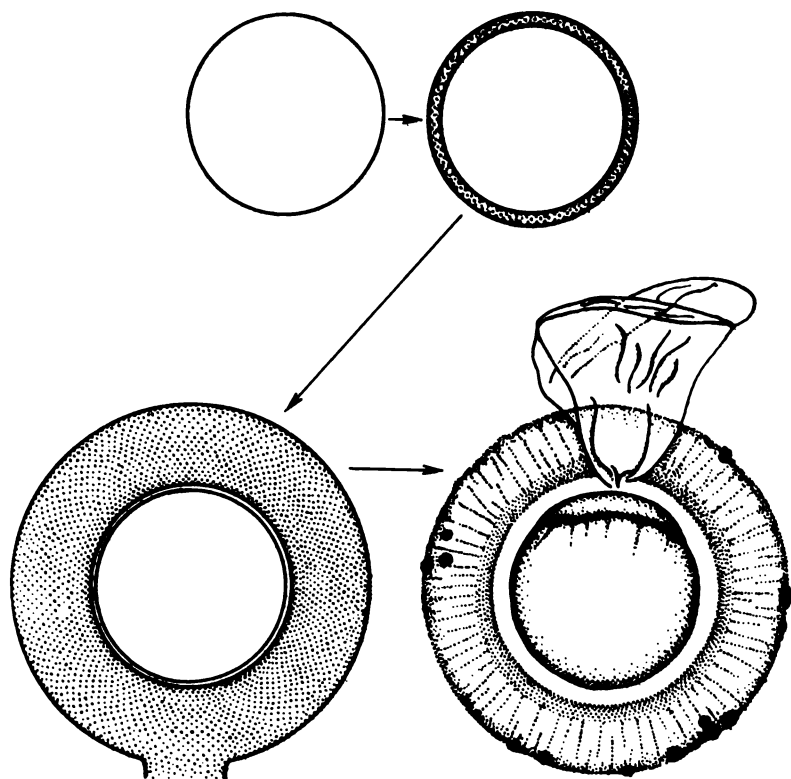


Рис. II.17. Образование клейкой оболочки икринки лжепескаря *Pseudogobio rigularis* (ориг.). Происходит сползание тонкой лучистой оболочки с плотного слизистого содержимого перивителлинового пространства, которое становится липкой перивителлиновой оболочкой.

вегетативном полюсе и сползает с икринки, оставаясь прикрепленным к первичной оболочке лишь в области микропиле (Шадрин, 1989). Сползший хорион приклеивается к субстрату, и икринка развивается приподнятой над ним (рис. II.16). Еще более необычно образование клейкой оболочки у лжепескаря. У этого вида хорион отсутствует, лучистая оболочка очень тонкая и в процессе набухания она лопаётся и сползает с густой слизистой субстанции, образовавшейся в перивителлиновом пространстве после активации яйца (рис. II.17). К ней прилипают многочисленные песчинки. Эта оболочка, называемая перивителлиновой, выполняет функцию хориона (Макеева, 1976).

В оболочке на анимальном полюсе яйца у большинства костных рыб имеется микропиле. У осетровых рыб их обычно несколько, у костных ганоидов и костистых рыб — лишь одно (Гинзбург, 1968). Чаще всего микропиле представлено углублением в оболочке (воронкой) и отходящим от нее канальцем, диаметр которого немного шире или сходен с диаметром головки спермия. У некоторых рыб (трески, камбал) воронки нет и микропиле имеет вид цилиндрического канала (Микодина, 1979). Хорион в области микропиле отсутствует. Недавно было обнаружено, что у небольшого числа яиц беломорской зубатки *Anarhichas lupus* имеется несколько (от 2 до 5) микропиле, расположенных на небольшом расстоянии друг от друга (устное сообщение Д. А. Павлова и К. Ф. Дзержинского). Очевидно, присутствие нескольких микропиле связано с аномалиями развития ооцитов.

## Глава III

# ПОЛОВАЯ СИСТЕМА САМЦОВ

### III.1. СТРОЕНИЕ СЕМЕННИКОВ

Семенники у рыб представлены парными удлинёнными железами, лишь в редких случаях (например, у индийского нотоптеруса *Notopterus notopterus*) развивается одна гонада. Семенники могут быть сросшены на всем протяжении, как у гуппи, некоторых сомов и угрей, или лишь в каудальной части, как у ряда окуневых, морских собачек *Blenniidae*, песчанок *Ammodytes*. Форма семенников сильно варьирует; они бывают уплощенными, короткими или длинными, овальными и широкими, или состоят из отдельных лопастей.

У хрящевых рыб наблюдается тесная связь между семенниками и выделительной системой. Передний отдел мезонефрической почки у них преобразуется в придаток семенника — эпидидимис и железу Лейдига, а задний отдел выполняет роль мочевыделительного органа и имеет самостоятельный мочеточник. Эпидидимис вырабатывает вязкий секрет, в котором спермии приобретают стойкость к внешним воздействиям и созревают. Железа Лейдига продуцирует секрет, способствующий склеиванию сперматозоидов в агрегаты (подробнее см. разд. III.5).

У самцов костных рыб происходит большее обособление половой системы от выделительной, что является характерной особенностью эволюционных преобразований репродуктивных органов у этих рыб. Самцы у ряда видов имеют добавочные железы семенников, которые представлены семенными пузырьками (бычки *Gobiidae*, морские собачки, сомы), расположенными в дистальной части гонад или семяпроводов, своеобразными камерами с секретирующими клетками, занимающими заднюю часть семенника (некоторые сомы), или железистой тканью на медиальной стороне гонады (бычки, морские собачки). Добавочные железы продуцируют секрет, состав которого изучен еще мало, и функция этих желез также не всегда ясна. Предполагают, что секрет семенных пузырьков способствует продлению жизни спермиев или склеивает их в специальные агрегаты в половом сосочке перед выделением. В добавочных железах некоторых рыб обнаружены стероидные гормоны, и эти железы, вероятно, функционируют как эндокринные или экзокринные, выделяя экзогормоны — феромоны, привлекающие в период размножения самок. Функциональная активность добавочных желез, совпадающая с сезонным ритмом

развития семенников, свидетельствует о важной роли их в процессе размножения (Турдаков, 1972; и др.).

**Типы семенников.** Семенники образованы семенными канальцами, окруженными плотной оболочкой. К дорсальной части полости тела семенники прикреплены с помощью мезорхия. По расположению канальцев и семявыносящего протока различаются два типа семенников — циприноидный, или ацинозный и перкоидный, или радиальный. Первый тип семенника на разрезе имеет овальную форму, семенные канальцы начинаются у периферии гонады, многократно ветвясь и изгибаясь, они направляются к общему выводному потоку, расположенному дорсально или дорсомедиально. На микроскопических препаратах видны многочисленные срезы канальцев разной формы, носящие название ампул. Этот тип семенника широко распространен у рыб. Он имеется у карповых (от них и произошло название — циприноидный), а также у осетровых, сельдевых, лососевых, щуковых, сомовых и других рыб. Второй тип семенника имеет близкую к треугольной форму. Слабо извитые канальцы радиально сходятся от периферии половой железы к выводному потоку, расположенному в глубине гонады ближе к ее дорсальной поверхности. Такой тип семенника встречается у окунеобразных (от латинского названия окуня *Perca* происходит его название перкоидный), колюшковых, языковидных камбал и некоторых других рыб. Между двумя типами семенников имеются и переходные формы (Суворов 1948; Сакун, Буцкая, 1968; Harder, 1964; и др.).

Стенки семенных канальцев и межканальцевая, или интерстициальная, ткань состоят из негерминативных элементов. Они, как и герминативные элементы гонады, изменяются на протяжении полового цикла. Клетки интерстициальной ткани, или клетки Лейдига, вырабатывают половые гормоны. В стенках канальцев, выстланных фолликулярным эпителием, происходит развитие мужских половых клеток. Клетки фолликулярного эпителия иногда называют клетками Сертоли по аналогии с названием неполовых клеток, сопутствующих половым, у млекопитающих (Рузен-Ранге 1980).

### III.2. СПЕРМАТОГЕНЕЗ

Фундаментальные работы по сперматогенезу у рыб были выполнены в 30—40-е гг. профессором Московского университета С. И. Кулаевым. Позднее важные исследования в этой области проведены Н. А. Буцкой (1975), А. Ф. Турдаковым (1972), сделавшим обзор литературы по половой функции самцов. Ценные сведения по сперматогенезу рыб содержатся в монографии Э. Рузен-Ранге (1980), в публикациях Р. Бийяра (Billard, 1986) Х. Грие (Grier, 1981), в сборнике «Современные проблемы сперматогенеза» (1982).

В процессе сперматогенеза различают IV периода: I — размножения, II — роста, III — созревания и IV — формирования спермиев или спермиогенез (Токин, 1987) (рис. III. I).

## I. Период размножения

В период размножения происходят митотические деления сперматогониев, благодаря чему число их значительно возрастает. Различают первичные сперматогонии и сперматогонии более поздних порядков, произошедших в результате делений первичных сперматогониев (рис. III.1).

Первичные сперматогонии называют также зачатковыми, резервными, покоящимися, стволовыми или сперматогониями типа  $A_c$  (с — столовые). Это самые крупные половые клетки в семеннике. Диаметр их ядер достигает 10 мкм. Часть сперматогониев типа  $A_c$  делится, образуя сперматогонии последующих порядков —  $A_1$ ,  $A_2$ ,  $A_3$  и т. д. Эти сперматогонии иногда называют дифференцирующимися и обозначают  $A_d$ . Некоторые сперматогонии  $A_c$  не делятся, оставаясь временно в резерве (Michibata, 1975). Число делений сперматогониев различно у разных видов: у морского окуня *Sebastodes paucispinis* — около 6, гамбузии *Gambusia affinis* — 10—12, гуппи — 14. Величина сперматогониев последних порядков заметно меньше первичных. У морского окуня они мельче в 1,7 раза, евдошки *Umbra* — в 3—6 раз, гамбузии в 8 раз. Сперматогонии, произошедшие в результате деления одного сперматогония типа  $A_c$ , располагаются группами, называемыми цистами, которые окружает слой соединительнотканых клеток. Развитие половых клеток одной цисты (клона клеток) во все периоды сперматогенеза происходит синхронно. Это объясняется тем, что клетки одной цисты соединяются между собой клеточными мостиками и образуют своеобразный синцитий. Синцитиальное развитие клонов представляет важную черту сперматогенеза (Рузен-Ранге, 1980; «Современные проблемы сперматогенеза», 1982). Последнюю генерацию сперматогониев относят к типу Б.

## II. Период роста

Деление сперматогониев типа Б приводит к образованию сперматоцитов I порядка — половых клеток, вступающих в профазу мейоза. У многих животных и у некоторых рыб во время мейотической профазы происходит некоторое увеличение размеров сперматоцитов I порядка, оправдывающее выделение в сперматогенезе периода роста. Так, у трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* ядро увеличивается в 1,7, у сырти — в 1,5 раза, у других рыб увеличения сперматоцитов I порядка не происходит, как у американского (*Sebastes fasciatus*) и морского окуней, у третьих — плотвы, *Conesius plumbeus* размеры ядер сперматоцитов даже немного уменьшаются (Турдаков, 1972).

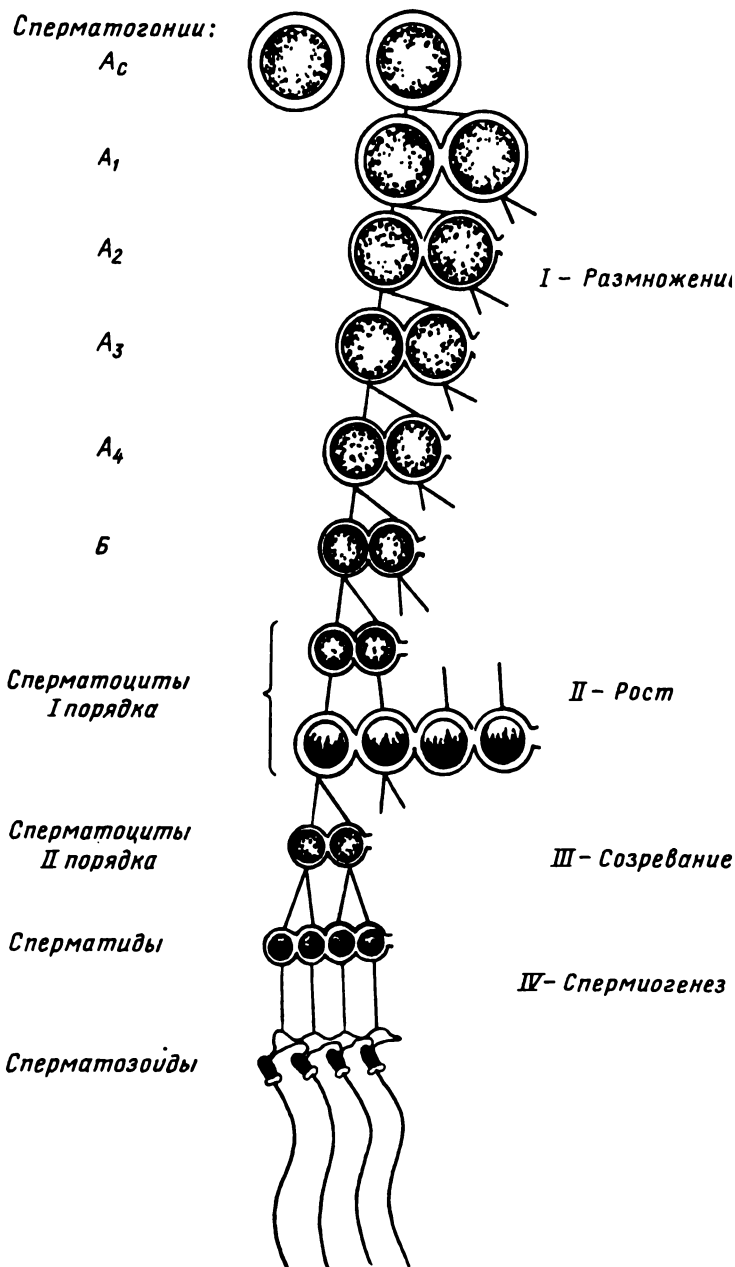


Рис. III.1. Схема сперматогенеза (ориг.) Пояснения в тексте

### III. Период созревания

В этот период происходят два деления мейоза. Первое из них приводит к образованию из сперматоцитов I порядка сперматоцитов II порядка. Сперматоциты II порядка гаплоидны и размер их примерно в два раза меньше сперматоцитов I порядка. За первым делением созревания следует второе, в результате которого образуются еще более мелкие клетки — сперматиды. Величина их примерно в два раза меньше сперматоцитов II порядка.

### IV. Период формирования спермиев (спермиогенез)

В этот период из каждой сперматиды формируется один сперматозоид. Вначале происходит поляризация сперматид вследствие изменения положения клеточных органелл. Центриоли перемещаются к ядру, обозначая его заднюю часть. Передняя центриоль, расположенная у основания ядра или даже несколько втянутая в специальное углубление ядра, называется проксимальной. Вторая центриоль, расположенная под прямым углом к первой, называется дистальной, или базальным тельцем. Из нее вырастают фибриллы осевого комплекса жгута.

Митохондрии концентрируются вокруг основания жгута в средней части спермия. Физиологический смысл присутствия митохондрий в этой части ясен из их общебиологической функции, которая состоит в снабжении клетки энергией (Гинзбург, 1968).

В сперматозоидах хрящевых рыб, двоякодышащих и ганоидных (кроме костных ганоидов) аппарат Гольджи сдвигается к передней части ядра и преобразуется в акросому. В спермиях костистых рыб этого не происходит в связи с отсутствием у них акросомы. В ядрах сперматид вначале выделяются тонкие переплетающиеся нити хромосом. Затем они объединяются в фибриллы, которые сильно спирализуются и становятся короткими и толстыми. Позднее происходит сближение фибрилл и промежутки между ними исчезают. Для образования сперматозоида используется лишь часть цитоплазмы и клеточных органелл сперматиды. Остальная ее масса в виде остаточной цитоплазмы с частью органелл отбрасывается и подвергается фагоцитозу фолликулярными клетками («Современные проблемы сперматогенеза», 1982).

### Резорбция остаточных спермиев

После нереста в семенных канальцах самцов обычно всегда остается значительное количество спермиев, которые подвергаются резорбции (фагоцитозу). К этому времени фолликулярные клетки, выстилающие канальцы, заметно увеличиваются и начинают поглощать спермии, оставшиеся в канальцах (Кулаев, 1927). Продолжительность этого процесса — один месяц или больше — зависит от количества оставшихся спермиев.

### III. 3. ИССЛЕДОВАНИЕ СОСТОЯНИЯ СЕМЕННИКОВ

#### ШКАЛА ЗРЕЛОСТИ

При изучении семенников, как и при исследовании яичников, принимают во внимание их размер, цвет, упругость, степень развития кровеносных сосудов и легкость выделения половых продуктов. Для определения степени зрелости семенников используют шестибалльную шкалу зрелости (Сакун, Буцкая, 1968). Определение стадии зрелости гонад проводят на основании макроскопического анализа, а микроскопические исследования позволяют их уточнить.

**I стадия.** Семенники имеют вид тонких прозрачных тяжей. Половые клетки представлены крупными сперматогониями. Эта стадия присуща только молодым неполовозрелым самцам.

**II стадия.** Семенники увеличились в размере, стали упругими, приобрели розовый цвет. Происходит размножение сперматогониев и формирование цист.

**III стадия.** Величина семенника еще более возросла. Цвет их бледно-розовый. На поперечном разрезе семенника, проведенным острой бритвой, края его не оплывают и сохраняют свою форму. Половые клетки представлены от сперматогониев до сперматид, но преобладают сперматоциты I и II порядков. Появились отдельные цисты со спермиями. На этой стадии идет активный сперматогенез.

**IV стадия.** Семенники достигли максимального размера. Они имеют белый цвет. Края их на поперечных срезах оплывают и не сохраняют свою форму. Это происходит от того, что вследствие спермиации сперматозоиды вышли в просветы канальцев. При нажатии на брюшко самца из мочеполового отверстия может выделяться капля густой спермы.

**V стадия.** Текучее состояние. Происходит образование семенной жидкости, разжижение сперматозоидов и выделение спермы.

**VI стадия.** Семенники спавшиеся, дряблые, иногда красноватого цвета. Начинается фагоцитоз оставшихся в канальцах спермиев, который осуществляется фолликулярными клетками. В стенках канальцев находятся немногочисленные крупные сперматогонии.

Эта шкала зрелости предназначена для самцов тех видов, которым свойствен краткий период размножения. У рыб с растянутым нерестом в этот период семенники могут находиться на IV, IV—V и V стадиях зрелости.

#### КОЭФФИЦИЕНТ ЗРЕЛОСТИ И ГОНАДОСОМАТИЧЕСКИЙ ИНДЕКС

При выяснении циклических изменений семенников обычно вычисляют коэффициент зрелости или гонадосоматический индекс (ГСИ) по тем же формулам, что и для самок (см. гл. II).

В отличие от самок, у самцов коэффициент зрелости и ГСИ имеют более низкие значения (до 8—13%), что связано с меньшей массой семенников по сравнению с массой яичников (см. рис. III.2)

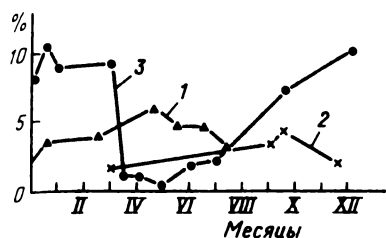


рис. III.2. Коэффициенты зрелости самцов (по Кошелеву, 1978): 1 — красноперка, 2 — сиг, 3 — окунь

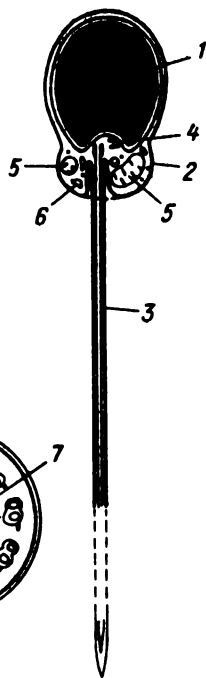
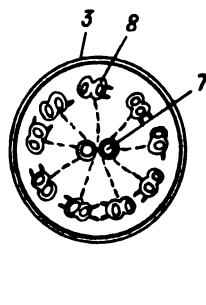


Рис. III.3. Схема строения спермия костистых рыб (ориг.). 1 — головка, 2 — средняя часть, 3 — жгутик, 4 — центриольный аппарат, 5 — митохондрия, 6 — пузырьки эндоплазматической сети, 7 — М-фибриллы, 8 — L-фибриллы



и II.12). У большинства рыб самцы — полигамы, они принимают участие в нересте с несколькими самками и дольше находятся на нерестилище. В связи с этим у многих из них не происходит резкого снижения коэффициента зрелости при первом же вымете спермы. Исключение составляют самцы тех видов, которым свойствен очень короткий период размножения (окунь) (рис. III. 2, 3).

### III. 4. СПЕРМАТОЗОИДЫ

#### ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

Сперматозоиды хрящевых и костных рыб принадлежат к жгутиконосному типу. В сперматозоиде различают три отдела: головку, среднюю часть и жгутик или хвост (рис. III.3).

Головка сперматозоида состоит из плотно упакованного хроматина. У большинства рыб хроматин имеет гомогенный вид,

но у некоторых видов он гранулярен. Форма головки различна у представителей крупных систематических групп и у разных видов одной группы. Снаружи головка покрыта ядерной оболочкой, в которой отсутствуют поры, и собственной оболочкой клетки — плазмалеммой.

Спермии представителей класса хрящевых рыб и из класса костных — кистеперые, двоякодышащие, многоперовые, осетровые, имеют в передней части головки в виде колпачка акросому, которой принадлежит важная роль в соединении гамет. Старое название акросомы — «перфораторий», т. е. делающий отверстие. Однако акросома не механически пробуравливает яйцевую оболочку, а растворяет ее в месте прикрепления спермия, поскольку содержит лизирующие ферменты.

Акросома имеется у тех рыб, в оболочках яиц которых отсутствуют специальные каналы для проникновения спермия — микропиле. Однако яйца осетровых рыб имеют микропиле и часто даже не одно, а несколько. А. С. Гинзбург (1977) предполагает, что у осетровых рыб акросома находится в процессе потери функции соединения гамет и испытывает признаки приближающейся редукции. Это выражается в большой вариабельности строения акросомного выроста, образующегося при активации спермия. Однако это не мешает соединению гамет, поскольку спермий достигает цитоплазмы яйца по микропилярному каналу. Если бы акросома служила средством для преодоления оболочки яйца, то спермии с недостаточно длинными или измененными акросомными выростами элиминировались.

Средняя часть спермия примыкает к головке сзади. В образовании ее принимают участие клеточные органеллы, и прежде всего центриоли и митохондрии. Между центриолями в спермиях некоторых видов располагается межцентриолярное тельце, происхождение которого не ясно. Центриолярный аппарат окружен митохондриями. У многих видов рыб митохондрии, объединяясь, образуют крупные тельца. В цитоплазме средней части находятся и другие клеточные органеллы.

Жгутик спермия представлен осевой нитью — аксонемой, окруженной слоем цитоплазмы и одетой снаружи плазматической мембраной. Осевая нить состоит из комплекса фибрилл — микротрубочек. По периферии ее расположены 9 двойных микротрубочек (дуплетов) — *L*-фибриллы, а в центре 2 одиночные микротрубочки — *M*-фибриллы (рис. III.3). Такой фибриллярный комплекс имеет формулу  $9 + 2$ , и он имеется в жгутиках спермиев других животных. Исключения из этого правила очень редки. У некоторых видов рыб (угрей рода *Anguilla*, у мурены *Licodontis afer*) центральные фибриллы отсутствуют и такие жгутики имеют формулу  $9 + 0$ . У некоторых видов рыб плазматическая мембрана жгутика образует боковые лопасти разной ширины (Гинзбург, 1968).

## Хрящевые рыбы

У хрящевых рыб головка сперматозоида сильно удлинена и имеет спиралевидные изгибы, число которых различно у разных видов. Изгибы головки повторяет опорное волокно (производное проксимальной центриоли), обвивающее головку. Производным проксимальной центриоли является и осевой стержень, проходящий в центре средней части и соединяющий центриоли. Акросома имеет вид заостренного конического выроста. Митохондриальный чехол в средней части развит очень мощно, он представлен округлыми митохондриальными тельцами, обычно расположенными по спирали (рис. III, 4, А, Б). Дистальная центриоль имеет форму кольца. Фибриллярный комплекс жгутика обычного строения, т. е.  $9 + 2$ . Жгутики имеют добавочные тяжи, расположенные по бокам от осевого фибриллярного комплекса.

Хрящевые рыбы обладают самыми крупными по сравнению с другими рыбами сперматозоидами. Длина головки спермиев у акул и скатов составляет 22—34 мкм, а общая их длина — 73—160 мкм.

## Костные рыбы

*Кистеперые.* У спермия латимерии головка удлиненно-цилиндрическая, средняя часть также цилиндрическая, в передней части жгутика имеется ундулирующая мембрана. Длина спермия 90, длина головки 29 мкм (рис. III, 4, В) (цит. по Гинзбург, 1968).

*Двоякодышащие.* Спермии протоперусов *Protopterus* имеют сильно вытянутую головку, длина которой около 35 мкм. К головке прилегает острая плотная акросома. Головка состоит из многочисленных тонких филаментов, тянущихся к перинуклеолярному тельцу средней части. Средняя часть короткая полушаровидная, содержит митохондрии и две центриоли, от каждой из них отходит жгутик длиной около 150 мкм. Жгутики имеют боковые лопасти в виде ундулирующих мембран, но не на всем протяжении (рис. III, 4, Г) (Purkerson et al., 1974). Спермии рогозуба (неоцератода) сходны со спермиями протоперусов, но имеют лишь один жгутик также с боковыми лопастями (цит. по Afzelius, 1978).

*Многоперовые.* Спермии многоперов *Polypterus* имеют удлиненную головку и короткую среднюю часть. Впереди к головке прилегает акросома. Спермии имеют два жгутика (цит. по Afzelius, 1978).

*Осетровые.* Головка спермия цилиндрической формы, слегка расширенная в дистальной части. На переднем конце расположена акросома, имеющая в нижней части, прилегающей к ядру, пальцевидные отростки (рис. III.4, Д). В центре головки располагаются три спиралевидных внутриядерных канала, в которых находятся акросомные нити.

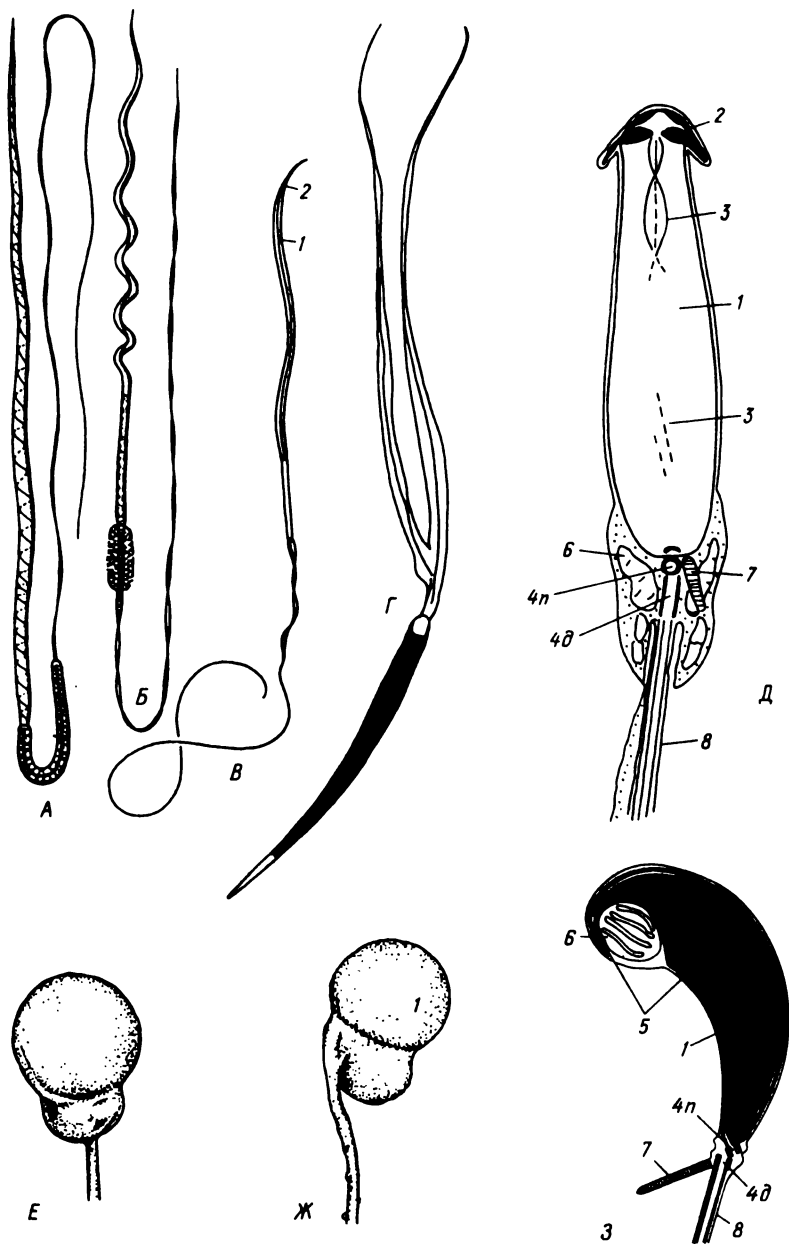


Рис. III.4. Сперматозонды рыб: А — акулы *Spinax niger*, Б — шиповатого ската *Raja clavata*, В — латимерии (из Гинзбург, 1968), Г — протоптеруса (*P. aethiopicus*) (по Purkerson et al., 1974), Д — севрюги *A. stellatus* (рис. автора по данным Гинзбург, 1977); Е — псевдорасборы *Pseudorasbora parva*, Ж — глазчатого горчака *Rhodeus ocellatus* (по Емельяновой, Макеевой, 1985); 3 — австралийского угря *Anguilla australis* (по Todd, 1976). 1 — головка, 2 — акросома, 3 — внутриядерный канал с акросомными нитями, 4 — центриольный аппарат (4п — проксимальная, 4д — дистальная центриоли), 5 — субфибрилла, 6 — митохондрия (митохондриальное тельце), 7 — придаток центриольного аппарата, 8 — жгутик

В средней части спермия размещены две центриоли. Между ними сбоку расположено удлинненное тельце — придаток центриольного аппарата. Функция его пока неизвестна, можно лишь предположить, что он скрепляет центриольный аппарат с ядром. Вокруг центриольного аппарата в цитоплазме расположены крупные митохондрии. Жгутик имеет обычное число фибрилл, цитоплазматический чехол его снабжен двумя боковыми лопастевидными выростами. Длина головки 6—7 мкм, средней части 2 мкм, жгутика 40 мкм (Гинзбург, 1977).

**Амиевые.** Сперматозоиды ильной рыбы имеют слегка овальную головку. Акросома отсутствует. Средняя часть относительно большая, полушаровидной формы. Жгутик сужается к концу без ясного обособления концевого отдела (цит. по Гинзбург, 1968).

**Панцирниковые.** Головка спермия у панцирника овальная ( $2,5 \times 1,1$  мкм), акросомы нет. Средняя часть короткая, в ней кольцеобразно расположены митохондрии. Жгутик один, длиной 45 мкм, с двумя боковыми лопастями (Afzelius, 1978).

**Костистые.** Форма головок спермиев костистых рыб отличается большим разнообразием. Общим для них является лишь отсутствие акросомы. Шаровидную форму головки имеют карповые (рис. III. 4, E), шуковые, окуневые, овальную — налим *Lota lota*, желудеобразную — сиги, озерная форель, сердцевидную с закругленным передним краем — лососевые, такую же, но с заостренной копьевидной передней частью — гуппи, дискообразную, слегка изогнутую — бельдюга, палочковидную — меченосец, серповидную — угорь *Anguilla*, уплощенно-овальную в одной плоскости и выпукло-вогнутую в другой — подкаменщики *Cottidae*. Длина головки варьирует и составляет от 1,5 до 5 мкм, ширина — 0,7 — до 3 мкм (Гинзбург, 1968). Хроматин в большинстве случаев упакован в головке плотно, но у судака и кефали-сингиля *Liza aurata* он представлен глыбками, а у горбуши — гранулами в передней части головки (Дроздов и др., 1981). У некоторых рыб в головках имеются небольшие полости, содержащие тонкий гранулярный материал и фибриллы (Емельянова, Макеева, 1985). Происхождение этих полостей пока не ясно.

Средняя часть спермия имеет полушаровидную форму, прилегающую к головке (карповые, окуневые) (рис. III. 4, E). В спермиях рыб с внутренним осеменением средняя часть развита сильнее и имеет удлинненную форму. У некоторых видов митохондрии образуют крупные митохондриальные тельца. Так, например, у горчака величина этого тельца лишь немного меньше головки (рис. III. 4, Ж) (Емельянова, Макеева, 1985), а у угря оно располагается в необычном месте — в передней части головки (рис. III, 4, 3) (Todd, 1976). Центриольный аппарат, как правило, располагается асимметрично, что обеспечивает спиралевидное поступательное движение спермиев. Между центриолями у ряда видов имеется межцентриольное тельце, представленное чередующимися электронноплотными и электронносветлыми дисками. У угря подобное тельце в виде палочки расположено сбоку

средней части. В средней части спермиев находятся и другие клеточные органеллы — пузырьки и каналцы эндоплазматической сети, лизосомоподобные структуры, рибосомы. На эти органеллы ранее мало обращали внимание, но их функциональное значение в обменных процессах несомненно.

У спермиев ряда видов рыб (в частности, канального сома

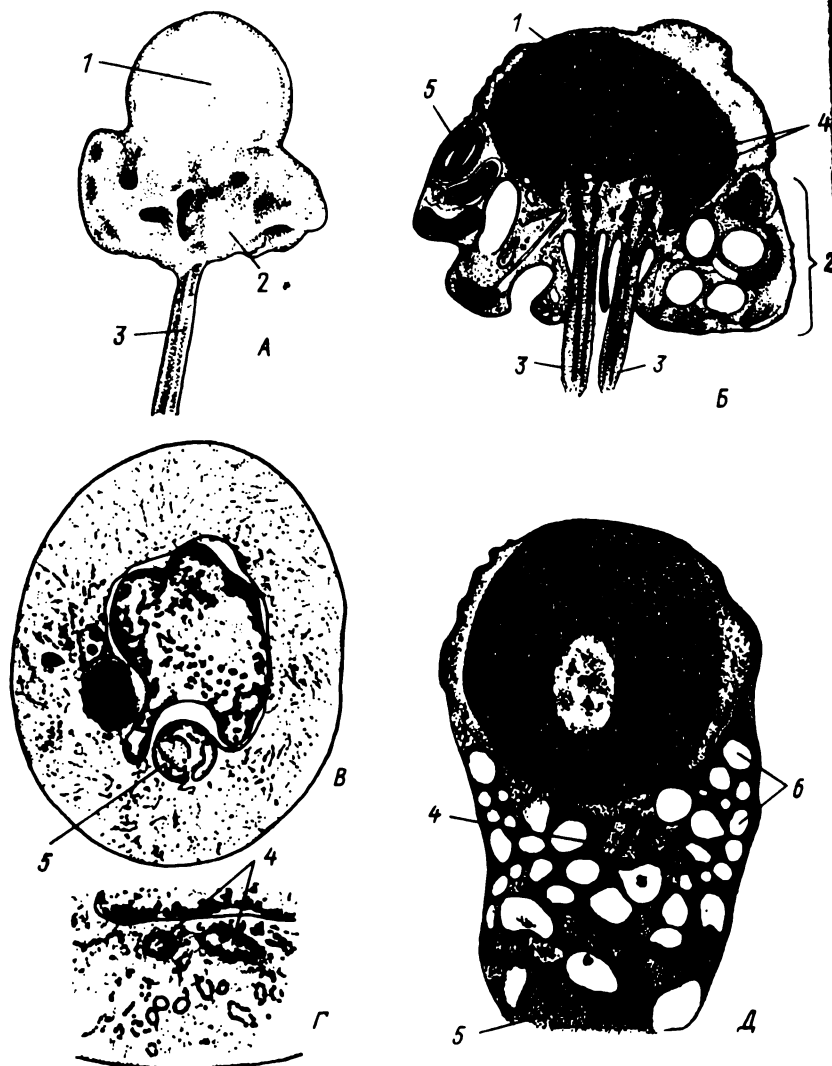


Рис. III.5. Необычные сперматозоиды костистых рыб: А, Б — канального сома (А — сканирующая, Б — просвечивающая электронная микроскопия) (по Емельяновой, Макеевой, 1991); В, Г — гимнарха (по Mattei et al., 1967); Д — петроцефалюса *Petrocephalus* (по Mattei et al., 1972). 1 — головка, 2 — средняя часть, 3 — жгутик, 4 — центриольный аппарат, 5 — митохондрия, 6 — пузырьки эндоплазматической сети

*Ictalurus punctatus*) имеется двойной комплекс центриолярного аппарата и соответственно этому два жгутика, которые переплетаются друг с другом (рис. III. 5, А, Б) (Емельянова, Матеева, 1991).

Особый случай не только среди костистых рыб, но и всех хрящевых животных представляют гимнарх, обитающий в бассейне Нила, и представители мормировых, спермии которых лишены жгутиков. Спермий гимнарха имеет округлую форму (рис. III. 5, В). В центре его располагается неправильной формы ядро, хроматин в котором в виде глыбок концентрируется вдоль ядерной мембраны. Цитоплазма содержит многочисленные микротрубочки, пузырьки, липидные скопления и миелиновые тельца. Около ядра находится крупная митохондрия и две центриоли (рис. III, 5, Г). Наличие фибрилл, крепящихся к клеточной мембране, и микротрубочек в цитоплазме, позволяет предполагать, что эти спермии перемещаются благодаря изменению своей формы (Mattei et al., 1967). У мормировых *Mormiridae* наблюдается поляризация спермиев. Ядро расположено в передней части клетки, а сзади в цитоплазме находятся органеллы (рис. III. 5, Д) (Mattei et al., 1972). Гимнарх изливает сперму на отложенные самкой в гнездо яйца. Как происходит осеменение яиц у мормиров пока не ясно.

### III.5. ЭЯКУЛЯТ

#### ЭЯКУЛЯТ РЫБ С ВНЕШНИМ ОСЕМЕНЕНИЕМ

Выведение спермы из семенников у рыб происходит порционно. Этим объясняется длительное нахождение самцов на нерестилищах. Порционно выводится сперма даже у тех видов, которые размножаются очень короткое время, как лососи, щука *Esox lucius*, судак. Порционное выведение спермы в сочетании с другими особенностями нерестового поведения и синхронным выведением половых клеток обоими полами обеспечивает эффективность оплодотворения икры в специфических условиях внешнего осеменения. За один раз карповые рыбы выметывают примерно 0,5—3,0 см<sup>3</sup> спермы, лососевые — 6—12, осетровые — 100—150. Большие объемы эякулятов отмечены у некоторых хрящевых рыб, например гигантской акулы — до 18 л. Продукционные возможности самцов определяются не только объемом эякулята, но и концентрацией спермиев, т. е. количеством их в единице объема. Концентрация спермиев у рыб намного выше, чем у млекопитающих, которые имеют в 1 см<sup>3</sup> 0,1—0,15 млрд спермиев. Из рыб максимальная концентрация спермиев отмечена у некоторых сельдей — 70—90 млрд в 1 см<sup>3</sup>. Обычное количество спермиев в несколько раз ниже и составляет от 7—9 до 39 млрд.

Объем одновременно выметываемой спермы тесно связан с размером самцов. Однако, как объем эякулята, так и концентрация

спермиев в нем определяются условиями нереста рыб. У рефилльных видов объем эякулята и концентрация в нем спермиев больше, чем у рыб, размножающихся в стоячей воде. Так, лососевый толстолобик, белый амур, нерестящиеся на течении, продуцируют одновременно 2—9 см<sup>3</sup> спермы, концентрация спермиев составляет 17—39 млрд в 1 см<sup>3</sup>, а во бла *Rutilus rutilus carpicus*, размножающаяся в стоячей воде, выметывает 2—4 см<sup>3</sup> спермы, концентрация которой 7—9 млрд. Исключение из этой закономерности составляют осетровые рыбы. Они размножаются на течении, но концентрация спермиев у них низка и составляет всего лишь 2—3 млрд в 1 см<sup>3</sup>. Однако низкая концентрация спермиев компенсируется большим объемом продуцируемой спермы, достигающим 100 и даже 150 см<sup>3</sup>. Таким образом, количество спермиев у осетровых рыб бывает достаточно для успешного осеменения икры (Гинзбург, 1968; Турдаков, 1972; Белова, 1978).

### ЭЯКУЛЯТ РЫБ С ВНУТРЕННИМ ОСЕМЕНЕНИЕМ

У видов с внутренним осеменением эякулят представляет из себя в спермиальной жидкости не спермиев, а их агрегатов, называемых сперматофорами и сперматоцейгмами. Сперматофоры имеют особую плотную оболочку, а сперматоцейгмы лишены (Гинзбург, 1968; Турдаков, 1972; Grier, 1981).

**Сперматофоры.** У акул и химеровых рыб образование сперматофоров начинается в верхнем отделе семяпровода (ампулах), куда впадают выводные протоки железы Лейдига, выделяющей особый секрет, склеивающий спермии в пучки. В ампулах семяпровода эти пучки спермиев медленно вращаются благодаря ресничному эпителию и обволакиваются снаружи слоем студенистого вещества. У гигантской акулы *Cetorhinus maximus* диаметр сперматофоров составляет 2—3 см. Они состоят из клубочка спермиев диаметром 1 см, окруженного затвердевшим слоем слизи. В половых путях самки оболочка сперматофоров размягчается, спермии освобождаются и могут длительно, по крайней мере около года, сохраняться в яйцеводах. Сохранению спермиев способствует их тесный контакт с клетками эпителия яйцевода, которые, видимо, выполняют трофическую функцию.

Среди челюзголовок у одних видов (*Callorhynchus antarcticus*) образуются сперматофоры диаметром около 1 мм, покрытые нежной мембраной, у других же видов (*Hydrolagus colliei*) пучки спермиев, образовавшиеся в верхней части ампулы, не покрываются оболочкой и выводятся в составе желатинообразного секрета, который вырабатывает средняя часть ампулы, у третьей (*Chimaera monstrosa*) образуются настоящие сперматофоры.

Сперматофоры встречаются и у костистых рыб, хотя и очень редко. Обнаружены они, например, у горайхты *Horaichthys setipectus* населяющего солоноватые водоемы Индии, зенархоптеруса *Zenarchopterus kampeni* из водоемов Новой Гвинеи и у нескольких

видов морских глубоководных рыб из отряда окунеобразных. Самцы гораихта продуцируют 250—280 сперматофоров, имеющих вытянутую грушевидную форму длиной 0,6 мм и снабженных зубчиками на заостренном конце. При помощи их сперматофоры прикрепляются к брюшку самки вблизи полового отверстия (рис. III.6). Это быстро делает самец с помощью гоноподия, образованного шестью лучами анального плавника. В верхней части сперматофора образуется вздутие, которое лопається, и спермии поднимаются в яйцеводы самки, где сохраняются некоторое время и оплодотворяют икру, проходящую по яйцеводу. Оплодотворенную икру удавалось получить даже через 14 дней после изоляции самки.

У глубоководных рыб, представителей семейств *Brotulidae* и *Arhyonidae* капсулы сперматофоров мелкие, диаметром 100—170 мкм. Образуются они в самом семеннике вокруг созревших спермиев. Затем сперматофоры накапливаются в дистальных расширенных концах семяпроводов и в процессе копуляции переносятся в половые пути самки. Образование сперматофоров у этих рыб служит приспособлением, обеспечивающим успешное оплодотворение яиц в специфических условиях обитания на больших глубинах, где наблюдается разреженность популяции, слабая миграционная способность рыб и круглогодичный нерест.

**Сперматоцейгмы.** У живородящих рыб сем. пецилиевых и гудеевых образуются агрегаты спермиев, склеенных слизистым веществом и не покрытых оболочкой — сперматоцейгмы. Спермии в таких агрегатах у представителей пецилиевых ориентированы головками наружу, а у гудеевых — внутрь (Grier, 1981). Форма сперматоцейгм варьирует от округлой эллипсоидной до гантелевидной. Размеры сперматоцейгм у меченосца составляют  $64 \times 79$ , у гуппи —  $84 \times 190$  мкм. Одновременно самец продуцирует разное количество сперматоцейгм: меченосец до 3000, гуппи до 350, а гетерандрия только 20. В каждой сперматоцейгме у меченосца насчитывается 14—17 тыс., у гуппи 4—5,5 тыс. спермиев. Самец гуппи в среднем продуцирует 36 сперматоцейгм в сутки. Возраст спермиев, составляющих эякулят, варьирует в широких пределах от 2—3 до 60 дней. Распад сперматоцейгм происходит в яйцеводах. Через месяц после осеменения спермии концентрируются в передне-верхнем участке гонады, играющем роль семяприемника. У некоторых видов в этом месте имеются даже специальные камеры. Головки спермиев внедряются в цитоплазму эпителиальных клеток, а освобождаются они в результате дегенерации и слущивания этих клеток. Благоприятные условия пребывания спермиев в половых путях самки позволяют им сохранять оплодотворяющую способность в течение нескольких недель и даже месяцев (у гуппи до 12—14 мес). Длительное пребывание спермиев в половых путях самки свойственно также некоторым видам живородящих морских окуней. У окуней (золотистого *Sebastes marinus* и клювача *S. mentella*) созревание

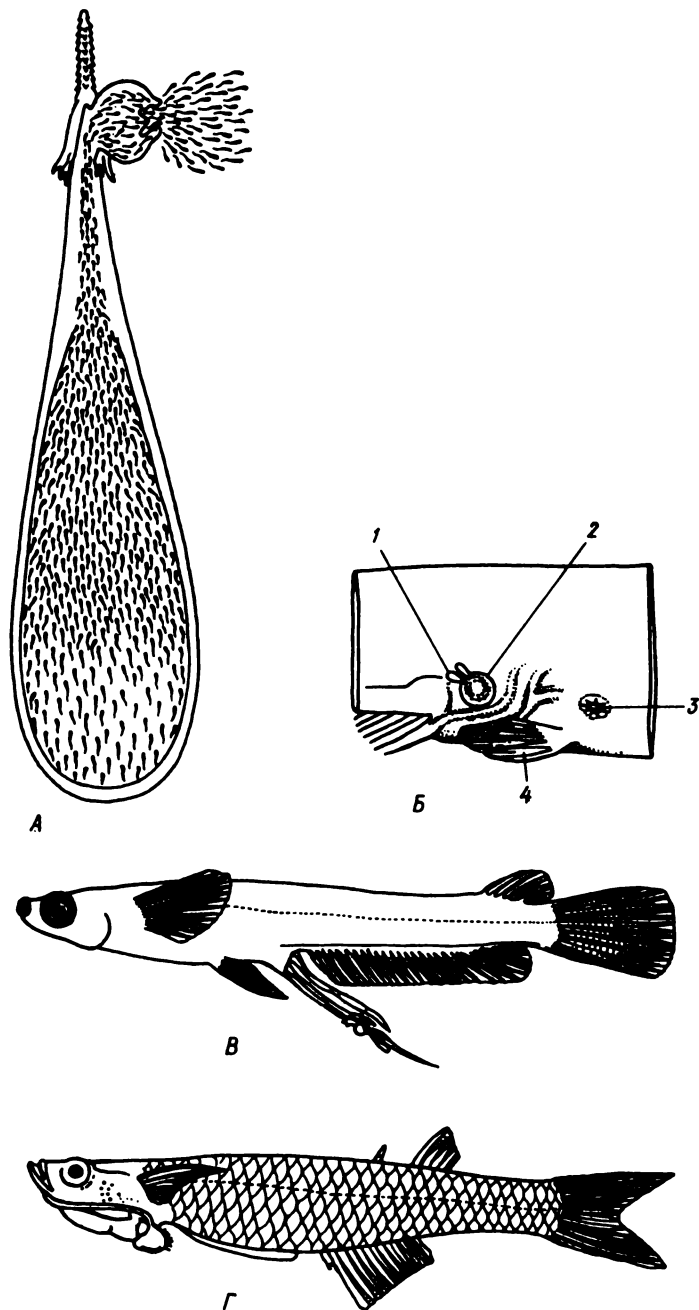


Рис. III.6. Сперматофоры и совокупительные органы у костистых рыб (из Никольского, 1974а). А — сперматофор гораихта, помещенный в воду; Б — сперматофоры, прикрепленные около генитального отверстия самки (1 — сперматофор, 2 — генитальное отверстие, 3 — анальное отверстие, 4 — левый брюшной плавник (правый отсутствует)). В — самец гораихта с гоноподием. Г — приапий у самца неостетуса

самцов и спаривание происходит в августе — сентябре, овуляция и оплодотворение яиц только через шесть месяцев (Турдаков, 1972).

У видов с внутренним осеменением самцы имеют копулятивные органы. Различают первичные копулятивные органы, которые развиваются из тканей, окружающих мочеполовое отверстие, и вторичные, развивающиеся из других видоизмененных органов, обычно из плавников. Первичные копулятивные органы представлены мочеполовыми или половыми сосочками, они имеются у гудеевых, бычков-прыгунов *Periophthalmidae*, некоторых рогатковидных, байкальских голомянок *Compheroridae*. Вторичные копулятивные органы у хрящевых рыб представлены птеригоподиями, видоизмененными брюшными плавниками, а у костистых — гоноподиями, которые развиваются из 3—6 лучей анального плавника (рис. III.6, В). Строение гоноподия и расположение его, симметричное или асимметричное, связанное с брачным поведением рыб, видоспецифичны. Необычна морфология копулятивного органа — приапиума у неостетуса *Neostetus amaricola* из отряда *Phallostethiformes*. Этот орган развивается у них на горле и представляет собой производное не плавников, а первой пары ребер и частей плечевого пояса (рис. III.6, Г) (Турдаков, 1972; Никольский, 1974а).

### III.6. ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ СПЕРМАТОЗОИДОВ И ХРАНЕНИЕ СПЕРМЫ

Продолжительность жизни. Качество продуцируемой самцами спермы определяется концентрацией спермиев в единице объема эякулята, что было рассмотрено в разд. III.5 и продолжительностью движений спермиев после их активации. Зрелые спермии в семеннике и сцеженные в сухой сосуд находятся в неактивном состоянии. У пресноводных рыб спермии, попав в воду, активируются и начинают двигаться. В их движениях отмечают две фазы: I — быстрые поступательные («вихревые») движения всех спермиев и II — колебательные движения большинства спермиев. Осеменение яиц происходит во время I фазы. Продолжительность ее составляет у многих карповых рыб, размножающихся на потоке воды, 10—20 с, у лососевых — до 60 с, у разных видов осетровых от 3,5 мин до 6 ч. У карповых рыб, нерестящихся в стоячей воде, продолжительность I фазы больше — до 30—40 с (Гинзбург, 1968; Турдаков, 1972; Белова, 1978).

Продолжительность жизни спермиев зависит и от температуры воды: при повышении ее длительность активного состояния спермиев сокращается. Например, у лосося при температуре 5° продолжительность движений спермиев составляет 53 с, при 8°—45, при 20°—33 и при 30°—22 с. Движения спермиев происходят по спирали. Скорость движения становится макси-

мальной через 8—9 с после активации и составляет у язя *Leuciscus idus* и иссыккульского чебачка *L. bergi*, размножающихся в спокойной воде, 33—38 мкм/с, у османа *Diptychus* и маринки *Schizothorax*, размножающихся на течении, 184—300 мкм/с. Скорость движений спермиев не зависит от длины жгутика, а определяется, по-видимому, частотой сокращений его фибрилл (Турдаков, 1972).

Непродолжительная активность спермиев у пресноводных рыб объясняется специфическими условиями осеменения икры, при которых контакт гамет ограничен довольно коротким промежутком времени. Успех осеменения обеспечивается комплексом приспособлений, способствующих сближению производителей и синхронному выведению половых продуктов. О совершенстве процесса осеменения свидетельствует высокий процент оплодотворения икры в природных условиях, который достигает у лососей и проходных сельдей 100%, у карповых рыб — сазана, густеры *Blicca bjoerkna*, леща *Abramis brama* — 75—97% (Турдаков 1972).

Спермии морских рыб намного дольше, чем у пресноводных, сохраняют жизнеспособность. Продолжительность их движения также дольше, хотя и значительно колеблется у разных видов: у подкаменщика она составляет 14 мин, у бычков — 30—35 мин, у кефалей — до 4 ч. Спермии атлантической *Clupea harengus* и тихоокеанской *C. pallasii* сельдей совершают в морской воде лишь колебательные движения и приходят в вихревое движение только попав в область микропиле яйца. Спермии тихоокеанской сельди способны оплодотворять икру в течение 25 и более часов после вымета, а атлантической в течение семи и более суток (Крыжановский, 1956). Нерест этих сельдей происходит при большой концентрации производителей, выметывающих огромные массы икры. В таких условиях длительное сохранение жизнеспособности спермиями и в течение нескольких часов яйцами обуславливает высокий процент оплодотворения.

Сперматозоиды обладают малым запасом энергии, которую расходуют на обменные процессы, на движение и осморегуляцию. Осмотическое давление спермиев, как и тканевой жидкости самцов, составляет примерно 5—8‰. Таким образом, спермии пресноводных рыб попадают при вымете в гипотоническую среду, а морских — в гипертоническую. Поверхность спермиев не защищена непроницаемой оболочкой, и они должны были бы сразу оводняться или обезвоживаться. Однако этого не происходит благодаря активной осморегуляторной деятельности цитоплазмы (Гинзбург, 1968; Турдаков, 1972).

Хранение спермы. Увеличение продолжительности жизни спермиев в условиях пониженной температуры используют для хранения спермы и ее транспортировки. Для этих целей спермиев сжижают в сухие чистые пробирки, которые плотно закрывают и хранят в термосах на льду или в холодильнике при температуре 1—4°. Сроки хранения спермы значительно колеблются у разных

видов. Сперму толстолобиков и амура без снижения процента оплодотворения икры можно хранить 12 ч, сперму карпа — 2—3 сут (Белова, 1978), форели и щуки — 4 сут. Сперму радужной форели при 0° в атмосфере насыщенного влагой кислорода удалось хранить в течение 34 сут.

В последнее время в нашей стране и за рубежом разрабатываются методы криоконсервации спермы рыб. Это необходимо для рыбоводных хозяйств и селекционных работ, а также для сохранения генофонда существующих видов рыб в специальных банках, созданию которых в последнее время уделяется большое внимание. Замораживание спермы проводят в парах жидкого азота при температуре —196° (иногда на сухом льду при температуре —79°). Предварительно сперму разбавляют специальной средой с добавлением криопротектора. Составы сред специфичны для разных видов. В их состав входят разные комбинации нескольких компонентов: NaCl, KCl, CaCl<sub>2</sub> · 2H<sub>2</sub>O, NaHCO<sub>3</sub>, MgSO<sub>4</sub> · 7H<sub>2</sub>O и др. солей, а также сахароза, Д-маннит, трис-оксиметил-аминометан, куриный желток, дистиллированная вода. Криопротектором служит диметилсульфоксид (ДМСО), этиленгликоль или некоторые другие вещества. Количество развивающихся икринок после их осеменения размороженной спермой составило у карпа от 14,1 до 74,6%, стерляди — от 35 до 70%, у некоторых лососей — до 90% (Копейка и др., 1981; Копейка, Новиков, 1983). Ряд вопросов по криоконсервации спермы рыб, таких, как режимы замораживания и оттаивания, состав сред-разбавителей, природа криопротекторов и другие нуждаются еще в дальнейшей разработке.

## ГЛАВА IV

### ТИПЫ ГАМЕТОГЕНЕЗА, НЕРЕСТА И ГЕРМАФРОДИТИЗМ

Гаметогенез у позвоночных животных разных классов имеет много сходства, что указывает на общность этого процесса и его филогенетическую древность. У всех рыб гаметогенез происходит по общему плану. Прежде всего у них, благодаря размножению оогониев или сперматогониев, создается значительный запас резервный фонд половых клеток, которые далее вступают в последующие периоды и фазы развития. Пути эволюционных преобразований рыб и разнообразие абиотических и биотических условий водоемов, в которых они обитают, привели к тому, что специфика использования резервного фонда, особенности гаметогенеза и нереста имеют у каждого вида наряду с общими свои характерные черты.

#### IV.1. МОНОЦИКЛИЧНЫЕ И ПОЛИЦИКЛИЧНЫЕ ВИДЫ

По кратности нереста и различий в использовании фонда половых клеток рыбы делятся на две группы. К одной группе относятся моноциклические виды, у которых наблюдается лишь один цикл развития половых клеток и единственный в жизни нерест, называемый однократным, после которого они гибнут. К другой группе принадлежат полициклические виды: у них в течение жизни наблюдается несколько циклов развития половых клеток и соответственно многократный нерест.

Группа моноциклических видов немногочисленна. Она включает дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus*, мойву *Mallotus villosus*, проходных сельдей рода *Alosa*, угря и некоторых других. У этих рыб в единственном нересте, как правило, используется весь фонд половых клеток. Ооциты у моноциклических видов развиваются синхронно (лососи) или асинхронно (угорь). В первом случае ко времени нереста все ооциты завершают цикл развития и выметываются обычно в течение ряда дней несколькими субпорциями. Например, летняя кета в дальневосточных реках откладывает икру 3—5, иногда 7 дней. У европейского угря развитие половых клеток происходит асинхронно, и он, по-видимому, выметывает икру несколько раз. Интересные работы с угрем, выполненные в Институте зоологии Беларуси, показали, что в экспериментальных условиях у самок угря возможно неоднократное получение икры.

У самцов моноциклических видов ко времени размножения семенные каналы заполнены сперматозоидами, но выводятся они

небольшими порциями. Поэтому самцы участвуют в осеменении икры нескольких самок и дольше их держатся на нерестилищах. Постепенная гибель рыб происходит в результате их крайнего истощения и необратимых изменений в обмене веществ. Однако в особых экспериментальных условиях наблюдались случаи выживания рыб моноциклических видов, например горбуши и угря.

Группа полициклических видов многочисленна. Она включает почти все виды хрящевых и костных рыб. У этих видов в гонадах не только сохраняется, но и постоянно пополняется резервный фонд половых клеток, под которыми понимают оогонии и ооциты периода превителлогенеза. Полициклические виды размножаются неоднократно в течение жизни: рыбы с коротким жизненным циклом — 2—3 раза (колюшки, верховка *Leucaspius delineatus*, горчаки *Rhodeus*), с длинным жизненным циклом — много раз. К таким долгоживущим рыбам принадлежат осетровые (русский осетр живет до 60, белуга *Huso huso* — до 90 лет), некоторые карповые (сазан, амур — до 30—40 лет).

## IV.2. ТИПЫ ООГЕНЕЗА И ИКРОМЕТАНИЯ У ПОЛИЦИКЛИЧЕСКИХ ВИДОВ

На основании различий в отделении от резервного фонда генерации ооцитов для очередного вымета различают два типа оогенеза: прерывистый и непрерывный (Götting, 1961; Овен, 1976). Прерывистый тип характеризуется четким обособлением к нерестовому сезону генерации ооцитов для очередного вымета от резервного фонда. Непрерывный тип — отсутствием такого обособления и постоянным пополнением выметываемой икры за счет ооцитов резервного фонда. В яичниках таких рыб присутствуют ооциты всех фаз развития, и лишь к концу сезона размножения пополнение ооцитов периода вителлогенеза прекращается.

Представление о двух типах оогенеза — прерывистом и непрерывном — имеет существенное значение при определении плодовитости. У рыб с прерывистым типом оогенеза ко времени размножения уже сформирована генерация ооцитов, которая предназначена для вымета в текущем году. Определение плодовитости у этих рыб не вызывает больших трудностей: необходим лишь подсчет ооцитов разных фаз вителлогенеза. У рыб с непрерывным типом оогенеза во время размножения происходит пополнение выметываемой генерации ооцитов. Определение плодовитости у таких рыб сложно и требует проведения специальных исследований. Наиболее надежными из них являются эксперименты по длительному содержанию рыб в аквариумах или бассейнах и изучению их нереста. Подробные сведения по этому вопросу имеются в работе Л. С. Овен (1976). При прерывистом типе оогенеза наблюдаются два варианта развития ооцитов в период вителлогенеза — синхронное и асинхронное и три типа икрометания — единовременное, порционное (правильнее —

малопорционное) и многопорционное; при непрерывном типе оогенеза — асинхронное развитие ооцитов и многопорционное икрометание (табл. 2).

Таблица 2

*Типы оогенеза, развития ооцитов и икрометания*

| Тип оогенеза | Развитие ооцитов в период вителлогенеза | Тип икрометания                                                       |
|--------------|-----------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------|
| Прерывистый  | синхронное<br>синхронное<br>асинхронное | единовременное<br>многопорционное<br>порционное (мало-<br>порционное) |
| Непрерывный  | асинхронное                             | многопорционное                                                       |

**Примечание.** В отечественной литературе встречается и другая классификация оогенеза и нереста, основывающаяся на особенностях развития ооцитов (Казанский, 1949; Кошелев, 1984): синхронное развитие ооцитов, приводящее к единовременному икрометанию, прерывистая асинхронность в пределах фаз вителлогенеза с образованием 2—3 порций икры и непрерывная асинхронность в пределах фаз вителлогенеза с образованием многих порций. Эта классификация, получившая широкое распространение, была предложена в 40-х гг., когда еще не было известно о путях осуществления у рыб многопорционного икрометания.

### ПРЕРЫВИСТЫЙ ТИП ООГЕНЕЗА

#### *Синхронное развитие ооцитов и единовременное икрометание*

При синхронном развитии ооцитов формируется лишь одна генерация клеток, предназначенных для очередного вымета (рис. IV.1, А). Иногда наблюдается некоторая асинхронность в развитии ооцитов, но ко времени размножения она исчезает. Типичными представителями рыб с единовременным икрометанием в водоемах умеренной зоны являются окунь, щука, плотва, сиги и лососи. Пресноводные рыбы с единовременным икрометанием размножаются короткое время и лишь один раз в году, а в северных водоемах еще реже, так как могут пропускать нерестовый сезон. Размножение этих рыб происходит в течение нескольких часов, как у окуня, выметывающего единую кладку; или 1—2 дня, как у щуки, или 10—20 дней, как у лососей, за счет вымета икры отдельными субпорциями. Некоторая растянутость нереста связана также с неодновременным созреванием особей разных возрастов и подходом их на места размножения в течение нескольких дней.

#### *Синхронное развитие ооцитов и многопорционное икрометание*

Такой тип икрометания известен для ряда черноморских рыб: спикары *Spicara*, камбал — глоссы *Pleuronectes flesus luscus* и калкана *Scophthalmus maoticus*. Это связано с оводнением

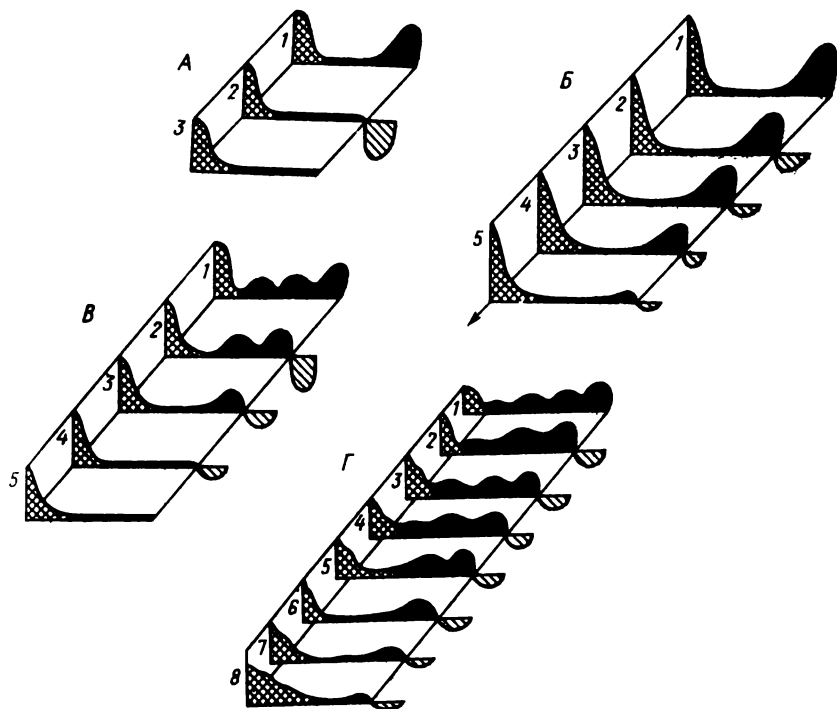


Рис. IV.1. Типы оогенеза и икрометания. А—В — прерывистый тип оогенеза: А — синхронное развитие ооцитов и единовременное икрометание; Б — синхронное развитие ооцитов и многопорционное икрометание; В — асинхронное развитие ооцитов и порционное (малопорционное) икрометание; Г — непрерывный тип оогенеза, асинхронное развитие ооцитов и многопорционное икрометание (по Кошелеву, 1984)

и овуляцией лишь части, а не всей генерации ооцитов текущего года (рис. IV.1,Б). Так, например, в аквариуме глосса в течение 50 сут выметала 27 порций икры. Если бы у нее оводнились и овулировали сразу все ооциты, то их масса значительно превысила бы массу тела самки и коэффициент зрелости достиг 167%. Тип икрометания, при котором число выметываемых порций достигает нескольких десятков, называют многопорционным.

#### *Асинхронное развитие ооцитов и порционное (малопорционное) икрометание*

У рыб умеренной и южной зон, таких, как сазан, лещ, карась, лишь формируются 2—3 порции икры, предназначенные для вымета в текущем году. Наполненные желтком клетки составят первую порцию, ооциты фазы интенсивного накопления желтка — вторую, в фазе вакуолизации и начального отложения желтка — третью порцию и т. д. (рис. IV.1,В). Продолжительность нереста составляет 2—3 мес.

При этом типе оогенеза развитие ооцитов всегда происходит асинхронно, а икрометание при этом многопорционное, продолжающееся несколько месяцев (рис. IV.1,Г). Такой тип нереста характерен для многих видов рыб южных и некоторых видов умеренных широт. Особенности этого типа нереста были выявлены Л. С. Овен (1976) на основании экспериментальных исследований. Так, например, в условиях аквариума черноморские рыбки — султанки *Mullus barbatus* нерестились ежедневно и лишь изредка с перерывом в один день. Одна особь за 60 дней выметала 60 порций икры, другая — за 63 дня 55 порций и т. д. Коэффициент зрелости у султанки составляет перед нерестом 14%, после нереста — 8%. Так продолжается в течение всего сезона размножения. После очередного икрометания самки имеют гонады на VI — IV стадии зрелости, только после окончания нерестового сезона они переходят в VI — II стадию, и коэффициент зрелости у них снижается до 1,6—2%.

Многопорционный тип икрометания свойствен и другим морским рыбам, представителям разных семейств — морскому карасю *Diplodus annularis* сем. Sparidae, зеленушке *Crenilabrus ocellatus* сем. Labridae, морскому дракончику *Trachurus draco* сем. Trachinidae (Овен, 1976, 1985), морскому языку рода *Solea* сем. Soleidae (Заки, 1989), а также некоторым пресноводным, например псевдорасборе *Pseudorasbora parva* сем. Cyprinidae.

## IV.3. ТИПЫ ВЫМЕТА СПЕРМЫ И ПОЛОВЫЕ ЦИКЛЫ САМЦОВ

Половые циклы самцов отличаются большим разнообразием, причем при одинаковом или близком ходе сперматогенеза выметывание ими спермы может сильно отличаться. У самцов различают два типа вымета спермы — кратковременный и растянутый (Буцкая, 1975). Первый из них соответствует единовременному икрометанию у самок, второй — малопорционному и многопорционному. Тип вымета спермы определяется двумя факторами — особенностями сперматогенеза, т. е. одним или несколькими циклами развития половых клеток, что часто называют «волнами сперматогенеза» и способом формирования эякулята.

### КРАТКОВРЕМЕННЫЙ ТИП ВЫМЕТА СПЕРМЫ

Из рыб умеренной зоны кратковременный тип вымета спермы имеют представители разных семейств — лососевые, сиговые, окуневые, щуковые, карповые. Одни из них (окунь, судак, щука,

плотва, язь) размножаются весной, другие (лососи, сиги) — осенью. Самцы участвуют в размножении от 1—3 дней (окунь, судак, щука) до 7—10 или несколько больше (плотва, лососи, сиги).

Продолжительность сперматогенеза у этих рыб, приводящая к образованию спермиев, сильно различается: у щуки она составляет около 3 мес, окуня и судака — 4, лосося — 7, сига (р. Свирь) — 9, плотвы — 10. У зимующих самцов щуки, окуня, судака семенные каналцы уже заполнены спермиями, у плотвы и лосося они появляются в каналцах примерно за один месяц до начала размножения (рис. IV.2, А—Г). Спермии в семенных каналцах лежат густой массой и из семенника не выделяются. Для перехода их в текучее состояние необходимо разжижение их семенной жидкостью, т. е. образование спермы. Это происходит под действием гормонов гипофиза в семенных каналцах, у большинства видов за счет секреторной функции фолликулярного эпителия, а у некоторых видов (судак) благодаря эксудативным процессам, т. е. выпотевания семенной жидкости из стенок каналца. Оба способа приводят к быстрому формированию и выведению эякулята (Буцкая, 1975).

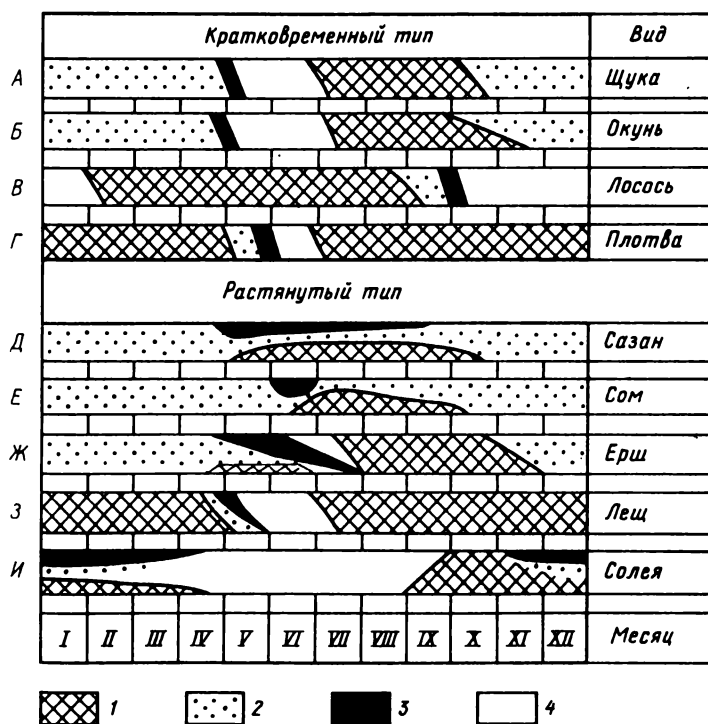


Рис. IV.2. Половые циклы самцов с различными типами вымета спермы (по Буцкой, 1975; соля — по Заки, 1989). 1 — волна сперматогенеза, 2 — спермии в семенных каналцах, 3 — вымет спермиев, 4 — посленерестовое состояние семенников

Растянутый тип вымета спермы имеют рыбы разных систематических групп: сазан и лещ (карповые), обыкновенный сом *Silurus glanis* (сомовые), ерш (окуновые), волжская сельдь *Alosa kessleri volgensis* (сельдевые). Продолжительность сезона размножения у пресноводных рыб с растянутым типом вымета спермы составляет 1—3 мес, у морских может быть и дольше. Длительность сперматогенеза и его сроки различны у разных видов. Так, у сазана и сома сперматогенез происходит в течение летних месяцев, когда идет и размножение этих рыб. Вновь дифференцирующиеся спермии постоянно пополняют их убыль в процессе вымета. Семенники сазана и сома содержат зрелые спермии в течение всего года (рис. IV.2, Д.Е). У ерша продолжительность сперматогенеза составляет 3—4 мес в летне-осеннее время, и завершается он к зиме, когда семенные канальцы заполняются спермиями. Однако в период размножения снова возникает волна сперматогенеза, благодаря которой тут же восполняется убыль спермиев (рис. IV.2, Ж). Совсем иначе протекает сперматогенез у леща. У этого вида он очень растянут и длится около 10 мес. Сперматозоиды в канальцах появляются лишь перед самым сезоном размножения (рис. IV.2, З) (Буцкая, 1975). У некоторых морских рыб (солея) ко времени нереста семенные канальцы, а также и семяпроводы заполнены спермиями, и во время размножения, как у сазана, сома и ерша, идет постоянное их пополнение за счет идущего сперматогенеза (рис. IV.2, И) (Закин, 1989).

Постепенному формированию эякулятов у этих рыб и продолжительному периоду их выведения способствуют особенности формирования семенной жидкости. Она продуцируется главным образом клетками семяпровода, куда небольшими порциями поступают из семенных канальцев спермии. В семяпроводах они разжижаются семенной жидкостью и постепенно расходуются во время нереста.

#### ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННИКОВ

Характерной особенностью сперматогенеза рыб с кратким типом вымета спермы является завершение сперматогенеза ко времени размножения и отсутствие волны сперматогенеза во время нереста. У самцов с растянутым типом вымета спермы в период размножения всегда наблюдается дополнительная волна сперматогенеза.

Сравнение особенностей половых циклов у самцов рыб показывает, что различия в типах вымета спермы могут наблюдаться у них при сходном ходе сперматогенеза. Так, например, у плотвы, леща бассейна Волги и сига продолжительность сперматогенеза одинакова и составляет 9—10 мес, хотя по типу вымета спермы эти виды различаются. У окуня и ерша, отличающихся длительностью участия в нересте, наблюдается сходный быстрый сперма-

тогенез. Особенности формирования эякулятов и их выведения связаны со спецификой образования семенной жидкости: у самцов с кратким типом вымета спермы семенная жидкость образуется в семенных канальцах, а у самцов с растянутым типом — в семявыносящем канале, в который постепенно поступают спермии (Буцкая, 1975).

#### IV.4. ГЕРМАФРОДИТИЗМ

Большинство рыб раздельнополы. Однако среди группы костистых имеются и гермафродиты. Постоянные гермафродиты известны для семейств каменных окуней, морских карасей, губановых, гоностомовых, слитножаберниковых и некоторых других. Почти все гермафродиты — морские рыбы тропических и субтропических широт, обитающие среди коралловых рифов, актиний, зарослей растений, скал и камней. Они отличаются яркой окраской, особенно самцы. Гермафродиты среди пресноводных форм единичны.

На основании особенностей развития половых клеток у этих рыб их делят на две группы: 1 — синхронных и 2 — последовательных (онтогенетических) гермафродитов (Персов, 1975; Reinboth, 1962; и др.).

Синхронные гермафродиты. У этих рыб гонады представлены яичниковой и семенниковой частями с самостоятельными протоками. Развиваются обе части одновременно, поэтому в период размножения присутствуют как женские, так и мужские половые клетки. Однако самооплодотворения, как правило, не происходит, так как одна особь попеременно участвует в нересте как самка или как самец. В экспериментальных условиях изолированные особи серанеллы *Serranellus subligarius* откладывали оплодотворенную икру (Clark, 1959). Искусственное осеменение икры каменного окуня *Serranus scriba* спермой той же или других особей показало, что развитие зародышей происходит во всех случаях нормально, но выживаемость молоди была выше при перекрестном осеменении (Салехова, 1963). Для одного вида из сем. карпозубых — ривулюса *Rivulus marmoratus* отмечено самооплодотворение (Reinboth, 1980). К группе синхронных гермафродитов принадлежат многие виды семейства каменных окуней и некоторые представители других семейств.

Последовательные (онтогенетические) гермафродиты. У рыб этой группы в гонаде также имеются семенниковая и яичниковая части, однако они не продуцируют одновременно яйца и спермии. У одних видов в молодом возрасте наибольшего развития достигает яичниковая часть, а семенниковая остается в неактивном состоянии. Эти особи функционируют как самки. По прошествии одного или нескольких икрометаний яичник у них подвергается редукции, а семенниковая часть развивается в семенник. Таким образом, у рыб происходит смена

пола: молодые особи функционируют как самки, а особи старших возрастов как самцы. Такой тип развития половых желез называется протогинией, т. е. первичным развитием самок. Протогиния встречается в семействах каменных окуней и морских карасей. (*Pagellus erythrinus*, *Cantharus cantharus*). У других видов из сем. морских карасей, например у *Sparus auratus*, *Pagellus mormyrus* наблюдается иная закономерность. На младших возрастах рыбы функционируют как самцы, а на старших как самки. Такая смена полов называется протандрией, т. е. первичным развитием самцов (D'Ancona, 1950; Reinboth, 1962; Дружинин, 1976).

Частный случай последовательного гермафродитизма представляет собой потенциальный гермафродитизм. У этих рыб также наблюдается протогиния, но в их гонадах нет четко выраженного семенникового отдела. Среди ооцитов присутствуют недифференцированные половые клетки — гонии, преобразования которых и обеспечивают развитие семенника вместо яичника. Такая смена пола наблюдается у средиземноморской рыбы семейства губановых — морского юнкера *Coris julis* (Bacci, Razzanti, 1957). Превращение пола у него вызывает и изменение окраски, которая сильно различается у самок и самцов. Самки имеют в длину менее 10 см, спина у них коричневая, с двух сторон на брюшке проходят золотистые полосы, пятен в спинном плавнике нет. Самцы имеют длину более 10 см, спина у них синеваато-зеленая, по бокам тела проходят оранжевые и под ними черные полосы, в спинном плавнике появляется большое синее или черное пятно. Эти различия в размере и окраске морского юнкера привели к тому, что рыб разных полов ранее принимали за разные виды и называли самок *Coris giofredi*, а самцов *C. julis*.

Потенциальный гермафродитизм отмечен у представителя слитножаберниковых — рисового угря *Monopterus albus*, обитающего на рисовых полях и в других мелких пересыхающих водоемах Юго-Восточной Азии и Малайского архипелага. Молодые особи у этой рыбы также представлены только самками, а рыбы старшего возраста — самцами. На 3 самки у этого вида приходится 1 самец (Liem, 1963).

Строгое распределение рыб-гермафродитов по отмеченным группам не всегда возможно. Половая структура популяции часто бывает очень сложной, и среди самок у вида с протогинией могут встречаться так называемые «первичные» самцы, т. е. особи, не испытывающие инверсии пола. И наоборот, у некоторых видов, принадлежащих к протандрической группе, имеются «первичные» самки, не претерпевающие инверсию пола.

Физиология рыб-гермафродитов до настоящего времени изучена еще очень мало. Превращение пола происходит под влиянием эндокринной системы, но особенности генетического контроля и других факторов, вызывающих гормональные изменения, не известны. В последнее время появились интересные экспериментальные данные о социальном контроле над инверсией

пола у морского окуня *Anthias squamipinnis* (сем. Anthiidae). В аквариуме в течение нескольких месяцев обитала группа самок и 1—2 самца. При изоляции самцов одна из 20 самок через две недели превратилась в самца. После удаления его испытала инверсию пола другая самка. Опыт длился около года, и на его протяжении после удаления очередного самца меняла пол следующая самка. Механизм такой социальной инверсии пола представляет пока загадку. Можно лишь предполагать важную роль в нем экзогормонов или других активных веществ, которые выделяют эти рыбы во внешнюю среду.

#### IV.5. СПЕЦИФИКА ПОЛОВЫХ ЦИКЛОВ В РАЗНЫХ ШИРОТАХ

Процесс размножения имеет существенное значение для сохранения вида и поддержания его численности на определенном уровне. Поэтому сроки и места нереста, скопления рыб во время размножения, особенности гаметогенеза закрепились в процессе эволюции и имеют приспособительное значение. Характерно, что молодь у рыб разных широт появляется в оптимальное для нее время, когда в водоеме имеется доступный для нее корм, а благоприятная температура способствует быстрому ее росту и выходу из-под влияния хищников (Никольский, 1974).

В низких широтах, где наблюдаются стабильные условия в течение года и всегда есть кормовая база для личинок, многие виды рыб размножаются круглогодично. Причем, это присуще рыбам как с порционным, в том числе и многопорционным, так и единовременным икрометанием. У порционноикромечущих рыб длительность размножения достигается продолжительным нерестом одной особи и расхождением сроков нереста разных популяций. Так, желтоперый тунец *Thunnus albacares* в экваториальной зоне размножается в течение круглого года, а в северном или южном полушарии, вне этой зоны, нерест его связан с летним сезоном. В Карибском море круглогодично размножаются, порционно выметывая икру, каранксы *Caranx* и люциановые рыбы *Lutianidae*. Однако среди большинства порционно икромечущих рыб в низких широтах есть и единовременно нерестящиеся рыбы, как летучий полурыл *Oxyporhamphus micropterus*, гемпил *Gempylus serpens*. У этих видов длительный нерест обеспечивается разновременностью нереста рыб разных возрастных и размерных групп.

Непрерывный тип оогенеза и соответствующее ему многопорционное икрометание наблюдаются у пелагических рыб, выметывающих плавучую икру. Для этих рыб — свойственна большая смертность на ранних этапах онтогенеза. Как компенсация ее у них выработалась огромная плодовитость, достигаемая путем непрерывного роста, развития и созревания большого числа ооцитов, составляющих генерацию половых клеток текущего года (Овен, 1985; Решетников, 1985).

Такой тип оогенеза присущ и другим рыбам — собачкам бычкам, откладывающим икру в убежища и охраняющих ее. Однако личинки у них пелагические и смертность их очень велика. Компенсация естественной убыли у них достигается увеличением плодовитости и некоторыми другими адаптациями (Овер 1985).

В водоемах умеренной широты северного полушария в большом количестве представлены рыбы с порционны типом икрометания, но имеются также и с единовременным. Нерест, в отличие от тропической зоны, приурочен к определенному сезону года. Молодь же появляется в то время, когда в водоеме развивается фито- и зоопланктон.

Порционность нереста можно рассматривать как ответ вид на нестабильность условий нереста. В качестве примера рассмотрим ихтиофауну реки Амур, расположенной в зоне муссонного климата. Для этой зоны характерны небольшой весенний и большие летние паводки, связанные с выпадением муссонных дождей. Количество выпадающих осадков и колебания уровня воды из года в год бывают разными. Икра, отложенная на растительности, иногда гибнет от обсыхания при снижении уровня воды, но выживаемость поколения данного года обеспечивается последующими порциями икры, которая может развиваться в более благоприятных условиях.

В высоких широтах полициклические виды имеют, как правило, единовременное икрометание. Кратковременность нереста — это приспособление к короткому вегетационному периоду, в течение которого молодь может быть обеспечена пищей. Кратковременность нереста возможна только при известной стабильности нерестовых условий. Нередко рыбы высоких широт размножаются ежегодно, т. е. пропускают нерестовый сезон, что обусловлено коротким периодом нагула, в течение которого рыбы не успевают получить нужных питательных веществ, необходимых для вителлогенеза и созревания.

Рыбы, имеющие широкий ареал, в северных водоемах имеют единовременное икрометание, а в южных нерестятся порционно. Примером может служить лещ. На юге, в Туркмении, он созревает рано — на третьем году жизни и уже приступает к размножению. На севере, в Ленинградской области, лещ созревает только в 9-м году жизни и от порционного икрометания переходит к единовременному. Таким образом, рыбы, имеющие широкий ареал, могут размножаться как единовременно, так и порционно, что определяется конкретными условиями среды. Однако это положение справедливо лишь для рыб определенных систематических групп, прежде всего карповых. У многих прфчих групп (лососевые, сиговые, окуневые) тип нереста закреплен эволюционно и рыбы не могут перейти к порционному икрометанию, даже будучи переселенными в южные водоемы (Кошелев, 1984, 1985).

# ОПЛОДОТВОРЕНИЕ И ОСОБЫЕ СПОСОБЫ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ПЛОИДНОСТИ — ГИНОГЕНЕЗ, ГИБРИДОГЕНЕЗ, АНДРОГЕНЕЗ

## V.1. ОСЕМЕНЕНИЕ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Под осеменением понимают смешение спермиев и яиц, приводящее к их сближению, а под оплодотворением — процесс слияния половых клеток и образование зиготы, дающей начало новому организму. В результате оплодотворения происходит объединение гаплоидных наборов хромосом яйца и спермия в одно диплоидное ядро зиготы, а также активация (побуждение) яйца к развитию. Таким образом, оплодотворение и предшествующее ему осеменение — это различные процессы, обозначаемые разными терминами.

Различают внешнее и внутреннее осеменение. Большинство рыб имеют внешнее осеменение. Они выметывают половые продукты в воду, где и происходит встреча гамет. Для успешного оплодотворения необходимо, чтобы спермии находились в достаточном количестве вблизи от яиц. Это достигается синхронностью вымета самками и самцами половых клеток, концентрацией рыб на нерестилищах и огромным количеством спермиев.

У хрящевых и некоторых костных рыб осеменение внутреннее и происходит в яйцеводах или яичниках. При этом типе осеменения сперма, а точнее, агрегаты спермиев вводятся при копуляции самцом в половые пути самок.

Встреча гамет у рыб обеспечивается активным движением спермиев, вступающих в контакт с яйцами при случайном соприкосновении с ними. Определенную роль во встрече гамет выполняют особые вещества — гамоны, выделяемые половыми клетками во внешнюю среду.

## V.2. ВЕЩЕСТВА ГАМЕТ

Яйца вместе с окружающей их полостной или овариальной жидкостью, спермии и семенная жидкость содержат вещества, которые оказывают специфическое действие на гаметы своего и другого пола. Эти вещества именуют различно: фертилизин и антифертилизин (Лилли), овулин и спермулин (Дальк) и т. д.

Наиболее широкое распространение получило название гамон т. е. гормоны гамет, что было предложено Гартманом и Куно в 1939—1940 гг. (цит. по Гинзбург, 1968). Гамоны яиц называют гиногамонами, а спермиев — андрогамонами.

**Гиногамоны.** Яйца рыб выделяют два гиногамона с противоположным действием на спермиев. Гиногамон I активизирует спермий, продлевает их жизнь и увеличивает вероятность контакта гамет. У одних видов (лососевые) он содержится в полостной жидкости, и спермий живет в ней дольше, чем в воде, у других видов (осетровые, вьюн, рыбец *Vimba vimba*) в полостной жидкости его нет. Этот гамон находится в оболочке и в области микропиле и диффундирует из них в воду. Он разрушается при нагревании до 60—70° и в подкисленной среде. После разрушения гиногамона I активации спермиев не происходит и яйца остаются неоплодотворенными. Гиногамон II вызывает склеивание — агрегацию — головок спермиев и лизис жгутиков. Он находится в кортикальных альвеолах яиц и при активации их выделяется под оболочку, создавая защиту от проникновения в яйцо лишней спермиев. Гиногамон II, выделенный из яиц радужной форели оказался термолабильным, он быстро разрушался при температуре 90°. Высушенный препарат обладал высокой активностью и вызывал агрегацию спермиев даже при разведении 1:5 млрд. Предполагают, что гиногамон II — протеид типа глобулина или фосфатида.

**Андрогамоны.** Из спермиев рыб были выделены два андрогамона, которые по своему действию являются антагонистами гиногамонов. Андрогамон I обеспечивает неподвижность спермиев в спермиальной жидкости и благоприятствует длительному сохранению ими оплодотворяющей способности. О химической природе его известно немного. Показано, что действующим началом, подавляющим движение спермиев у радужной форели, служит калий.

Андрогамон II инактивирует агрегатирующий агент — гиногамон II. Это гамон белковой природы, содержится он и в спермиях, и в спермиальной жидкости. Особенности андрогамона II пока мало известны (Гинзбург, 1968; Белоусов, 1980).

### В.3. ТИПЫ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ

Различают два типа оплодотворения — моно- и полиспермное. При моноспермном оплодотворении в яйцо проникает лишь один спермий, при полиспермном — несколько. Моноспермное оплодотворение свойственно костным рыбам. Однако у них в экспериментальных условиях можно иметь и полиспермное оплодотворение. У осетровых рыб это достигается использованием при осеменении яиц высокой концентрации спермы, у костистых — удалением яйцевой оболочки или плохим физиологическим состоянием яиц. Развитие полиспермных яиц у рыб идет атипично и зародыши вскоре гибнут.

У хрящевых рыб оплодотворение полиспермное, при этом в яйцо иногда проникает значительное число спермиев (у пилохвоста *Galeus melastomus* до 47, электрического ската *Torpedo ocellata* — до 56). Однако с женским пронуклеусом сливается лишь один мужской пронуклеус. Головки остальных спермиев набухают, митотически делятся, оставаясь гаплоидными. Диплоидное ядро, являющееся производным слившихся пронуклеусов, занимает центральное положение в зародышевом диске и постепенно вытесняет за его пределы гаплоидные ядра, где они или дегенерируют или превращаются в ядра желточного синцития — перибласта. Прочие спермии, внедрившиеся в яйцо в зоне желтка, а не бластодиска, сразу дегенерируют (Гинзбург, 1968).

## В.4. ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Процесс соединения гамет у рыб разных систематических групп имеет свои особенности. У представителей тех групп, спермии которых имеют акросому (представители класса хрящевых рыб, а из класса костных — кистеперые (латимерия), двоякодышащие, многоперовые и хрящевые ганоиды), прикрепление спермия к яйцу вызывает специфическую акросомную реакцию. Особенности этой реакции и соединения гамет изучены лишь у осетровых рыб, представителей группы хрящевых ганоидов (Гинзбург, 1968; 1977; Детлаф и др., 1981).

### АКРОСОМНАЯ РЕАКЦИЯ

Акросомная реакция начинает проявляться у спермиев осетровых рыб после их прикрепления к яйцу. Сначала образуется акросомный вырост в результате выбрасывания акросомных нитей из внутриядерных канальцев в акросомный пузырек, мембрана которого сильно растягивается. Разрушения акросомы и выделения лизирующих яйцевую оболочку ферментов, как это происходит у спермиев беспозвоночных животных, у спермиев осетровых не происходит. Это связано с тем, что в яйцевой оболочке осетровых имеется микропилярный канал (обычно их даже несколько), необходимость размягчения и разрушения ферментами яйцевой оболочки отпадает. Особенности акросомной реакции спермиев у представителей других систематических групп рыб пока не исследованы. Можно лишь предполагать, что в связи с отсутствием у этих рыб в яйцевой оболочке микропиле она протекает с выделением ферментов, лизирующих оболочку.

Для всех животных известно, что для акросомной реакции и всего процесса оплодотворения необходимы ионы Са. В бескальциевой среде эти процессы не протекают. Для спермиев осетровых рыб показано, что у них акросомная реакция может совершаться и в присутствии некоторых других двухвалентных ионов —

Mg и Sr. Однако только Sr полноценно заменяет Ca и в его присутствии может произойти оплодотворение (Детлаф и др. 1981).

### СЛИЯНИЕ ГАМЕТ — СИНГАМИЯ

Как только головка спермия (или акросомный вырост у спермиев осетровых рыб) коснется в микропилярном канале яйца происходит слияние их цитоплазматических мембран. Подробное исследование этого процесса у карпа, медаки, серебряного карася *C. auratus gibelio* показало, что яйцо образует микроворсинки, направленные в канал микропиле (Рис. V.1, А) (Kudo 1980; Саат, Юронен, 1985). После слияния плазмалемм спермия и микроворсинки быстро появляется воспринимающий бугорок, или конус оплодотворения, обтекающий головку и среднюю часть спермия. Воспринимающий бугорок увеличивается и закрывает широкий микропилярный канал (рис. V.1, Б).

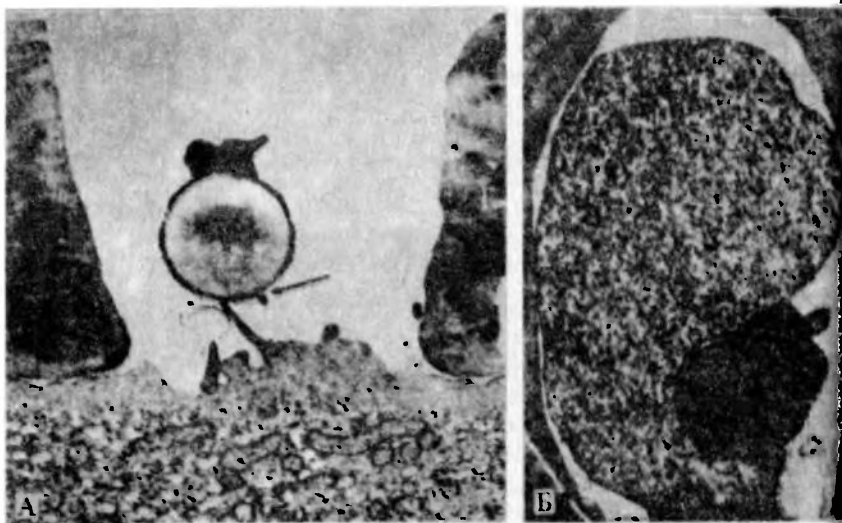


Рис. V.1. Оплодотворение у карпа (по Kudo, 1980). А — касание спермия микроворсинкой; Б — обтекание головки спермия цитоплазмой яйца и образование воспринимающего бугорка

Плазмалемма бугорка приобретает особые свойства не реагировать на касания прочих спермиев. У других видов рыб, например лососей, микропилярный канал узкий, его диаметр соответствует диаметру головки спермия, поэтому только один спермий может коснуться микроворсинки яйца (Гинзбург, 1968). После слияния плазмалемм яйцо и спермий представляют одну клетку — зиготу.

**Активация яйца.** Слияние плазмалемм гамет вызывает активацию яйца, под которой понимают целый комплекс происходящих в нем изменений. Они состоят в снятии тормоза, бл

кировавшего мейоз на метафазе II деления, повышении уровня метаболических процессов, возрастании проницаемости клеточной мембраны, освобождении из цитоплазмы связанного кальция и поступление его во внешнюю среду, стягивание цитоплазмы на анимальный полюс, приводящее к образованию бластодиска, и другие процессы. Наиболее заметным проявлением активации яйца служит кортикальная реакция, приводящая к выделению под яйцевую оболочку содержимого кортикальных телец (альвеол или гранул). Кортикальная реакция — это чрезвычайно важный процесс, обеспечивающий моноспермное оплодотворение и блокирующий полиспермию. Это объясняется тем, что содержимое кортикальных телец оказывает на спермии сильное агглютинирующее действие и препятствует проникновению лишних спермиев в цитоплазму яйца.

При кортикальной реакции происходит слияние мембран кортикальных телец с цитоплазматической мембраной, раскрытие их и выведение содержимого в узкое пространство, образующееся между плазмалеммой и лучистой оболочкой и называемое околожелтковым или перивителлиновым. Выделение содержимого кортикальных телец начинается через определенное (латентное) время, составляющее у разных видов несколько секунд или минут. По его окончании на анимальном полюсе яйца начинается кортикальная реакция, которая распространяется в сторону вегетативного полюса. Скорость ее составляет 22—27 мкм/с у осетровых рыб, 30—50 мкм/с у ряда костистых. Скорость реакции зависит от температуры воды. Кортикальные тельца, кроме гиногамона II, содержат осмотически активные вещества, которые привлекают воду из окружающей среды, в результате перивителлиновое пространство увеличивается. Особенно отчетливо это заметно в яйцах пресноводных рыб. Процесс увеличения размера яиц во время образования перивителлинового пространства называют их набуханием (Гинзбург, 1968).

Образование пронуклеусов и их сближение. При оплодотворении цитоплазма, обтекающая головку спермия, вовлекает его в глубь яйца. Это процесс у костистых рыб происходит очень быстро. Так, у серебряного карася уже через 15 с после осеменения сперматическое ядро располагается в 2—5 мкм от поверхности яйца. Ядро спермия разбухает и превращается в мужской пронуклеус. Оболочка его разрушается и затем образуется заново из гладкоконтурных пузырьков эндоплазматической сети яйца, окружающих мужской пронуклеус (Саат, Юронен, 1985). Судьба внесенных в зиготу органелл спермия различна. Митохондрии распадаются, судьба дистальной центриоли не известна, проксимальная центриоль образует centrosому семенной звезды, которая заметна в виде лучистости в цитоплазме около пронуклеуса. Во время преобразования и перемещения мужского пронуклеуса в яйцо вьюна наблюдали завершение второго деления мейоза, выделение второго направительного тельца и образование женского пронуклеуса (Дабагян

и др., 1981). Женский пронуклеус погружается в цитоплазму и к нему перемещается мужской пронуклеус. На протяжении некоторого времени пронуклеусы располагаются рядом, но слияния их не происходит. Центриоль семенной звезды делится, одна из них перемещается к женскому пронуклеусу. Возникают две лучистости. Пронуклеусы теряют правильную округлую форму и в них формируются хромосомы, образующие две группы женского и мужского происхождения. Вскоре завершается формирование веретена первого деления дробления. В его экваториальной плоскости располагаются хромосомы, образуя метафазную пластинку. Продолжительность процесса оплодотворения составила у вьюна при температуре 20° — 70 мин: метафаза I после осеменения яиц продолжалась еще 2—3 мин, через 5 мин наступила анафаза, через 10 мин — телофаза и выделение второго направительного тельца, через 15 мин у мужского пронуклеуса появилась лучистость, через 25 мин произошло сближение пронуклеусов, через 40—45 мин разделилась центриоль и произошел расхождение дочерних центриолей, а также началось формирование хромосом. Через 70 мин появилась метафаза первого деления дробления (Беляева, Черфас, 1965). На этой стадии завершается восстановление генетической структуры ядра, и процесс оплодотворения считается законченным.

## **V.5. ИЗМЕНЕНИЯ НЕОПЛОДОТВОРЕННЫХ ЯИЦ**

Особенность яиц осетровых рыб и некоторых костистых главным образом пресноводных, состоит в их способности активации водой без участия спермия. Яйца испытывают кортикальную реакцию, у них образуется перивителлиновое пространство, происходит стягивание цитоплазмы на анимальный полюс, у яиц костистых рыб образуется плазменный бугорок. В этот интервал развития они внешне не отличаются от оплодотворенных яиц.

После активации неоплодотворенные яйца испытывают своеобразные изменения, внешне сходные с дроблением и называемые поэтому ложным дроблением. В яйцах осетровых рыб борозды проходят беспорядочно и неодновременно, большая часть яиц часто не дробится. В конце ложного дробления границы между псевдобластомерами исчезают и яйца отмирают. Это происходит к тому времени, когда оплодотворенные яйца достигают этапа гастрюляции (Детлаф и др., 1981). У яиц костистых рыб лжебластомеры обычно имеют не сходную, а разную величину, они тесно сливаются, то образуются снова. Иногда лжебластомер отделяется от общей цитоплазмы в перивителлиновое пространство. После ложного дробления у яиц некоторых рыб цитоплазма начинает распространяться по желтку в сторону вегетативного полюса, создавая впечатление обрастания, после чего яйца гибнут (рис.V.2). В яйцах других рыб ложного обрастания не

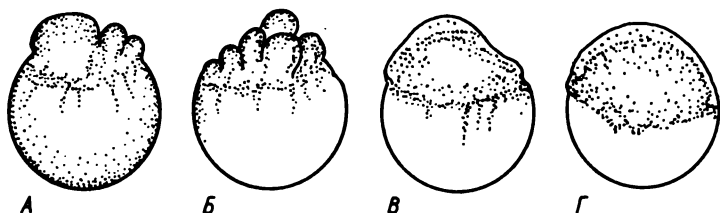


Рис. V.2. Изменения неоплодотворенных яиц белого толстолобика (ориг).  
А, Б — ложное дробление; В—Г — ложное обрастание

происходит и цитоплазма сохраняется на анимальном полюсе не в виде бугорка, а плоского диска, такие яйца вскоре также отмирают.

В сроках жизни неоплодотворенных яиц у разных видов костистых рыб имеются большие различия. У тех видов, которые рассеивают икру по субстрату (сазан) или выметывают ее в толщу воды (амур, чехонь *Pelecus cultratus*, толстолобик), неоплодотворенная икра обычно гибнет к тому времени, когда оплодотворенная достигает гастрюлы или немного раньше. У рыб, откладывающих икру в гнездо кучно, неоплодотворенная икра сохраняется живой долго — от нескольких дней (канальный сом) до 4—5 мес (лососи). Она гибнет лишь к тому времени, когда из неоплодотворенной икры вылупятся предличинки и выберутся из гнезда.

У некоторых видов рыб отмечены особые приспособления для удаления погибшей икры из гнезда или с нерестилища. Так, у судака погибшая икра выплывает из гнезда благодаря необычному строению яйцевых оболочек. Яйца судака имеют первичную и вторичную оболочки. Первичная очень тонкая и, будучи по диаметру больше вторичной, в виде складок лежит в перивителлиновом пространстве. Вторичная оболочка плотная, сферической формы. У погибших икринок вторичная оболочка лопается и сквозь образовавшееся отверстие вытекает содержимое, заключенное в тонкую первичную оболочку, которая расправляется под влиянием газов, образующихся при разложении икринки, и сильно увеличивается в объеме. Становясь более легкими, чем вода, мертвые икринки выплывают из кладки (Романычева, 1962). У корюшек, японской камбалы и, видимо, у некоторых других видов мертвые икринки теряют клейкость оболочки, отрываются от субстрата и вымываются с нерестилищ (Соин, 1968).

Все отмеченные особенности неоплодотворенной икры, как своеобразное развитие, способность сохраняться некоторое время живой, удаление погибшей икры из кладки следует рассматривать как приспособление, способствующее сохранению в кладках нормальных условий для развития оплодотворенной икры. В обратном случае погибшая икра, разлагаясь, создавала бы неблагоприятные условия, вызывающие гибель развивающейся икры.

Знание особенностей изменений неоплодотворенных яиц после их активации и сроков жизни помогает в рыбоводстве отличать их от развивающихся нормально, что особенно важно при определении процента оплодотворения и выяснении качества икры.

## V.6. ОСОБЫЕ СПОСОБЫ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ПЛОИДНОСТИ

### ГИНОГЕНЕЗ

Это редкий тип размножения, известный для немногих животных. Популяции гиногенетических форм состоят только из самок. Среди рыб гиногенез отмечен в природных популяциях у серебряного карася, рыб рода *Rutilus* из сем. карповых, щиповки *Cobitis* из сем. вьюновых, у некоторых представителей атериновых и пецилиевых. При гиногенезе происходит проникновение спермия в яйцо, но в цитоплазме он инактивируется и не соединяется с женским пронуклеусом, через некоторое время ядро его элиминируется. Роль спермия при гиногенетическом способе размножения не ясна. Имеются предположения, что он или вызывает своеобразный «физиологический гетерозис», или вносит в яйцо центросому — аппарат клеточного деления. Таким образом, при гиногенезе спермий лишь побуждает яйцеклетку к развитию. Однако успешное развитие гиногенетических зародышей возможно лишь при сохранении яйцом нередуцированного числа хромосом, что достигается у разных видов разными способами (Черфас, 1987), которые будут рассмотрены далее.

У серебряного карася на Дальнем Востоке имеются популяции, которые состоят как из самцов, так и из самок, а в водоемах Урала, Северного Кавказа, средней полосы РСФСР обитают популяции, лишенные самцов. Осеменение икры у них совершают самцы других видов, которые размножаются в это же время. Молодь, появившаяся из чужеродно осеменной икры, представлена только самками. Выполненные К. А. Головинской, Д. Д. Ромашовым, Н. Б. Черфас и другими авторами детальные цитологические и биохимические исследования позволили вскрыть механизм гиногенеза у карася.

Выяснилось, что обычная форма карася, представленная самцами и самками, имеет в диплоидном наборе 94—100 хромосом, а однополая — 135—146, в среднем 141 хромосому, т. е. она триплоидна. У триплоидной формы в профазе мейоза не происходит конъюгации хромосом и не образуются биваленты. Первое деление созревания является абортивным и не приводит к редукции числа хромосом. Сначала образуется трехполюсное веретено и хромосомы-униваленты распределяются между полюсами этого веретена, затем оно преобразуется в двухполюсное. Таким

образом, яйцо овоулирует на метафазе второго деления мейоза, но поскольку первого деления не было, то фактически это первое деление. Яйцо у однополой формы содержит триплоидное число хромосом. Завершается деление мейоза после проникновения спермий другого вида в яйцо, как и у прочих рыб (Черфас, 1987). Проникший в яйцо спермий не образует пронуклеуса, вскоре в цитоплазме его окружают мембраны, и спермий исключается из развития (Саат, Юронен, 1985). Таким образом, развитие зародышей идет за счет только женского ядра. Цитологические данные по продуцированию однополой формой карася триплоидных яиц были подтверждены скрещиваниями с другими видами рыб. Потомство представлено только самками, морфологически идентичными серебряному карасю (Черфас, 1987).

У щиповки в бассейне реки Москва в районе Звенигородской биологической станции МГУ обнаружен комплекс *Cobitis*, который состоит из двух диплоидных, одной триплоидной и двух тетраплоидных форм. Три- и тетраплоидные формы размножаются гиногенетически (Васильев, 1985).

В роде *Rutilus* диплоидно-триплоидный комплекс был обнаружен недавно. В него входят диплоидная ( $2n=50$ ) и триплоидная ( $3n=75$ ) формы, последняя представлена только самками, размножающимися гиногенетически. Предполагают, что они имеют гибридное происхождение (Collares-Pereira, 1983).

У пецилии-моллинезии *Poecilia formosa* впервые среди рыб был обнаружен естественный гиногенез (Hubbs, Hubbs, 1932). Эти рыбки обитают в реках, впадающих в Мексиканский залив. Популяции пецилии представлены диплоидными и триплоидными формами. Последние имеют гибридное происхождение, что доказано с использованием биохимических методов и лабораторными скрещиваниями. Цитология созревания еще не изучена. Другими же методами (цитофотометрия и автордиография) показано, что первое деление бывает митотическим, поскольку отсутствует конъюгация хромосом и редукции их числа у моллинезии не происходит (Черфас, 1987).

Рыбы рода *Poeciliopsis* обитают в водоемах Тихоокеанского побережья Мексики. Они образуют сложный комплекс, в который входит несколько обычных раздельнополых диплоидных видов и ряд однополых форм, представленных только самками. Среди последних имеются гибридные триплоидные формы, которые размножаются гиногенетически. Сохранение пloidности у самок достигается необычным путем. Их оогонии испытывают эндомитоз (митоз без цитотомии), в результате развиваются гексаплоидные ооциты, которые проходят через мейоз. Биваленты при этом образуют сестринские хромосомы. Осеменение яиц происходит самцами раздельнополых видов (Schultz, 1969).

Индукцированный гиногенез. В настоящее время разработаны методы получения гиногенетического потомства у видов, размножающихся обычным половым путем. Для этого необходимы два условия: 1 — устранение в ооцитах редукции

хромосом при мейозе для получения диплоидных яиц и 2-генетическая инактивация спермиев. Для диплоидизации материнского комплекса хромосом зрелую икру подвергают температурному шоку — действию низкой или высокой температуры, что препятствует после оплодотворения завершению мейоза и отделению второго направительного тельца. Генетическая инактивация спермиев достигается обработкой их лучами Рентгена или ультрафиолетовыми, а также некоторыми химическими веществами, как диметилсульфат или эмбихин.

Индукцированный диплоидный гиногенез получен у представителей разных семейств — осетровых, лососевых, сиговых камбаловых, карповых, вьюновых и др. Этот метод используют для решения важных вопросов генетики рыб, а в селекции — для ускоренного создания высокоинбредных линий с целью последующей промышленной гибридизации. Однополые популяции рыб могут быть полезны для выпуска в водоемы, в которых следует избежать неконтролируемого естественного нереста, а также для товарного выращивания, если самки быстрее самцов наращивают свою массу (Катасонов, Черфас, 1986; Черфас, 1987).

### ГИБРИДОГЕНЕЗ

При гибридогенезе, в отличие от гиногенеза, происходит настоящее оплодотворение, но у потомства в половых клетках мужские хромосомы элиминируются. Гибридогенез — чрезвычайно редкий тип полового размножения. К настоящему времени среди рыб он известен только для рода *Poeciliopsis*. Обнаружены четыре гибридогенные формы, представленные только самками. Одна из них — гибридная форма *P. monacha* × *P. lucida* размножается при участии самцов обычного вида *P. lucida*. В результате скрещивания появляются возвратные гибриды *P. monacha* × 2*P. lucida*, однако усиления отцовских признаков не наблюдается. Это происходит вследствие того, что в ооцитах в раннем мейозе еще до вителлогенеза идет элиминация мужских хромосом и у гибридов развиваются гаплоидные яйца ( $2n=24$ ). Хромосомы при созревании испытывают лишь эквационное деление. Происходит настоящее оплодотворение, но затем в ооцитах у потомства снова идет элиминация мужских хромосом (Schultz, 1969; 1977; Черфас, 1987).

### АНДРОГЕНЕЗ

При андрогенезе развитие зародыша происходит под контролем лишь мужского ядра, без участия женского. Естественных популяций рыб, которые размножались бы этим способом, не существует. Андрогенетическое потомство получают экспериментальным путем. Для этого проводят генетическую инактивацию

цию женских хромосом облучением яиц лучами Рентгена или ультрафиолетовыми и далее вызывают диплоидизацию мужских хромосом. Последнее достигается объединением хромосом при первом делении дробления или проникновением в яйцо двух спермиев. Андрогенетические диплоидные зародыши были получены в Японии у дальневосточного лосося — симы *O. masu*. В этом случае использовали для диплоидизации мужских хромосом гидростатическое давление (Yamazaki, 1983). Методы индуцированного андрогенеза пока еще только разрабатываются. Цель их — получение высокоинбредного потомства.

## ПАРТЕНОГЕНЕЗ

Партеногенезом называется развитие яиц без оплодотворения. При изучении в экспериментальных условиях икры рыб было обнаружено, что у ряда видов — ерша (Трифопова, 1934), сахалинской и балтийской сельдей (Крыжановский, 1956), иссыкульского чебачка (Турдаков, 1961) икра может развиваться без оплодотворения. Большинство зародышей, очевидно, гаплоидных, развивается уродливо, но некоторое количество нормально. У балтийской сельди (салаки) *S. harengus membras* способность к развитию яиц без оплодотворения отмечена у 56% самок, причем развивались не все яйца, а от 0,3 до 40—50% у разных особей (Крыжановский, 1956). У иссыкульского чебачка такая способность отмечена у 64% особей, а развивалось без оплодотворения от 6 до 88% икры (Турдаков, 1961).

Цитология созревания яйцеклеток у этих рыб и активирующий агент еще не изучены. Учитывая современные данные по продуцированию небольшого числа яиц с нередуцированным набором хромосом самками обычных раздельнополых видов (Макеева, 1980; Гомельский, Рекубретский, 1990), можно предположить, что упомянутые виды, якобы способные к «партеногенезу», развиваются гиногенетически. Диплоидизация материнского комплекса хромосом у них происходит скорее всего благодаря нарушению делений созревания.

## Глава VI

# КЛАССИФИКАЦИЯ ЯИЦ И ПЕРИОДИЗАЦИЯ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА

### VI.1. КЛАССИФИКАЦИЯ ЯИЦ: ТИПЫ И ПОДТИПЫ

Яйца всех рыб имеют полярное распределение желтка в цитоплазме и принадлежат к типу телолецитальных. Концентрация желтка в вегетативной области яйца различна у представителей разных таксономических групп — она значительна у хрящевых рыб, а в классе костных возрастает в ряду: двоякодышащие — хрящевые ганоиды — костные ганоиды — костистые.

Яйца рыб этих систематических групп различаются не только степенью концентрации желтка в вегетативной области, но и особенностями распределения его в цитоплазме, что отражается на дроблении. В яйцах низших костных рыб (двоякодышащих и ганоидных) желток в виде гранул или пластинок распределен по всей цитоплазме и не отделен, не обособлен от нее. Эти яйца называются необособленножелтковыми, и им свойственно полное или голобластическое дробление. В яйцах хрящевых и костистых рыб, а также кистеперых (латимерия) желток обособлен от цитоплазмы и не подвергается дроблению. Эти яйца называются обособленножелтковыми и им свойственно частичное или меробластическое дробление. В связи с тем, что дроблению подвергается лишь цитоплазматический диск на анимальном полюсе этот тип дробления принято называть дискоидальным.

Таким образом, тип телолецитальных яиц у рыб представлен двумя подтипами необособленно- и обособленножелтковых яиц. Необособленность или обособленность желтка от цитоплазмы не служит лишь формальным признаком. С ним связана не только морфология и особенности дробления яиц, но и специфика формообразовательных процессов, а также возможности их эволюционных изменений.

Основы этой классификации яиц были заложены С. Г. Крыжановским в лекционном курсе эмбриологии рыб и развивались С. Г. Соиным (1981а). Эти исследователи обратили внимание на значимость для дальнейшего развития зародышей таких признаков яиц, как степень разобщенности желтка и цитоплазмы и количественное соотношение этих компонентов. Они предложили различать яйца плазмолецитальные, в которых желток не обособлен от цитоплазмы, и истинно телолецитальные,

в которых такое обособление имеется. Это не совсем удачно, поскольку термин «телолецитальные» яйца широко распространен в общей эмбриологической литературе, и использование его применительно к рыбам в несколько ином смысле приведет к путанице сложившихся представлений. Неудачен и термин «плазмоллецитальные» яйца, так как все яйца содержат и плазму и желток. Точнее отражают строение яиц термины необособленножелтковые применительно к яйцам плазмоллецитальным и обособленножелтковые — к яйцам телолецитальным.

### ПОДТИПЫ ЯИЦ

Подтип — необособленножелтковые яйца. Такие яйца имеют низшие костные рыбы — представители подкласса двоякодышащих и надотрядов многоперых, хрящевых и костных ганоидов подкласса лучеперых. Представителям этих систематических групп свойствен ряд общебиологических признаков — нерест лишь в пресной воде и наличие только донных яиц, величина которых не отличается большой вариабельностью: обычный диаметр составляет 2—4 мм при колебаниях от 1 до 7 мм. Специфика строения яиц состоит в том, что гранулы желтка не сливаются в гомогенную массу, жир представлен мелкими каплями, рассеянными среди желточных гранул в цитоплазме, преимущественно в вегетативной части яйца (Гинзбург, 1968). Количество воды в зрелом яйце составляет около 50%, и в процессе эмбриогенеза в определенные интервалы развития происходит потребление ее из внешней среды (Зотин, 1961) (рис. VI.1, А). С этими особенностями морфологии необособленножелтковых яиц связан и голобластический тип их дробления. Хотя для них характерно дисперсное распределение желтка, но концентрация его в вегетативной части яйца неодинакова у представителей разных таксономических групп. В яйцах двоякодышащей рыбы — рогозуба *Neoceratodus forsteri* концентрация желтка наименьшая, у осетровых (Acipenseridae) рыб она значительно выше, а у представителей костных ганоидов — амии *Amia calva* и панцирника *Lepisosteus* концентрация столь велика, что тормозит прохождение борозд дробления, но тем не менее дробление яиц у этих рыб полное.

Подтип — обособленножелтковые яйца. Такие яйца имеются у всех представителей класса хрящевых рыб, а из класса костных — у костистых и у единственного известного представителя подкласса кистеперых — латимерии *Latimeria chalumnae*. Яйца этого подтипа характеризуются обособленным и не подвергающимся дроблению желтком. Структура яиц у представителей разных систематических групп различна. У лососевых, камбаловых, тресковых, окунеобразных рыб гранулы желтка при созревании яиц сливаются в гомогенную массу, у сельдевых — в крупные глыбки, а у карпообразных сохраняют грану-

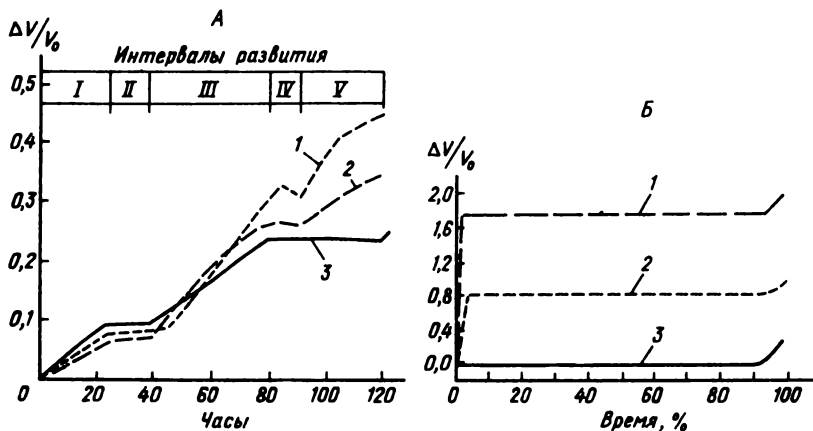


Рис. VI.1. Потребление воды из внешней среды развивающимися яйцами осетровых (А) и костистых (Б) рыб (по Зотину, 1961).  $\Delta V$  — объем поступившей или вышедшей из яйца воды,  $V_0$  — начальный объем яйца. А — осетровые рыбы: 1 — осетр, 2 — белуга, 3 — севрюга.

Время на оси абсцисс показано для белуги.

I—V — интервалы развития: I — от активации яйца до гастрюляции, идет поглощение воды в связи с образованием сначала перивителлинового пространства, затем большой полости бластоцеля; II — гастрюляция, вода не поступает, полость бластулы не увеличивается, в конце этого интервала бластоцель уменьшается, но увеличивается новая полость — гастроцель; III — от замыкания бластопора до закладки сердца, идет большое поглощение воды в связи с увеличением полости сначала гастроцеля, затем кишки; IV — от стадии закладки сердца до его пульсации, происходит выделение воды из зародышей в перивителлиновое пространство, поглощения воды не происходит; V — от начала пульсации сердца до вылупления, поглощение воды связано с растягиванием оболочек и увеличением перивителлинового пространства. Б — костистые рыбы: 1 — вьюн, 2 — судак, 3 — султанка. На оси абсцисс отложено время, выраженное в процентах от общей продолжительности развития от осеменения яиц до вылупления предличинки

лярную структуру. Однако во всех случаях цитоплазма полностью или в значительной степени вытесняется желтком в область анимального полюса, где она располагается в виде утолщенного диска, а также тонким слоем окружает желток. Дроблению подвергается лишь цитоплазматический диск.

У костистых рыб отмечается большое разнообразие в способах и условиях размножения, а также в строении яиц. Пространственное разобщение в яйцах желтка и цитоплазмы привело к тому, что появилась возможность накопления большого количества желтка, а также жира, который может находиться не только в дисперсном состоянии, но и в виде крупных капель. Жир, обладающий меньшей удельной массой, чем вода, способствовал у многих видов приобретению икринок плавучести и развитию их в пелагиали.

Обособленность желтка создала также возможность увеличения размера икринок за счет их овождения. Это позволило рыбам широко освоить водоемы с разнообразной соленостью, поскольку запас воды, необходимый для их раннего онтогенеза в гиперто-

нической водной среде, находится в самой икринке, и в процессе эмбриогенеза поглощения воды из внешней среды не происходит, за исключением самых начальных стадий, когда идет активация яйца и образование перивителлинового пространства (рис. VI.1, Б).

Таким образом, обособление желтка от цитоплазмы, т. е. качественная перестройка яиц в процессе эволюции, позволила выработать в группе костистых рыб разнообразные овоадаптации к самым различным условиям обитания.

Способы размножения и строение яиц у хрящевых рыб не отличаются столь большим разнообразием, которое свойственно костистым рыбам. Обладая рядом примитивных черт строения, хрящевые рыбы должны были для выживания иметь какие-то преимущества перед костистыми. Одно из них состоит в значительных размерах, позволяющих им питаться более мелкими костистыми рыбами. Хрящевые рыбы живородящи или откладывают большие донные яйца. Оба способа размножения приводят к одному результату — появлению крупной молоди, способной сразу после рождения или выхода из яйцевых оболочек переходить на хищничество.

### СООТНОШЕНИЕ ЖЕЛТКА И ЦИТОПЛАЗМЫ В ОБОСОБЛЕННОЖЕЛТКОВЫХ ЯЙЦАХ КОСТИСТЫХ РЫБ

В обособленножелтковых яйцах рыб соотношение желтка и цитоплазмы бывает разным. Различают поли-, мезо- и олигоплазматические (или соответственно олиго-, мезо- и полилецитальные) яйца (Крыжановский, 1949). В полиплазматических яйцах количество цитоплазмы составляет 40 и более процентов от объема желтка (многие карповые — плотва, елец *Leuciscus leuciscus*, красноперка, верховка и другие, некоторые окуневые — ерш, судак), в мезоплазматических — 25—40% (некоторые сиговые — ряпушка *Coregonus albula*, карповые — язь, голянь *Phoxinus phoxinus*, сомовые — обыкновенный *Silurus glanis* и амурский *Parasilurus azotus* сомы, вьюновые — вьюн, шиповка *Cobitis taenia*), в олигоплазматических — менее 25% (лососи, некоторые сиговые — пелядь *C. peled*, муксун *C. muksun*, сиг-лудога *C. ludoga*, шуковые, колюшки) (Мешков, Лебедева, 1984) (рис. VI.2).

Разное соотношение цитоплазмы и желтка определяет специфику раннего онтогенеза рыб: продолжительность обрастания желтка бластодермой, корреляцию между обрастанием и началом органогенеза, сроки вылупления и т. д.

В полиплазматических яйцах обрастание происходит недолго и органогенез, в том числе сегментация мезодермы, начинаются после его завершения (рис. VI.2, А). Предличинки вылупляются относительно рано. Они быстро используют небольшие запасы желтка и переходят к подвижной личиночной стадии развития. Полиплазматические яйца наиболее мелкие (около 1, иногда

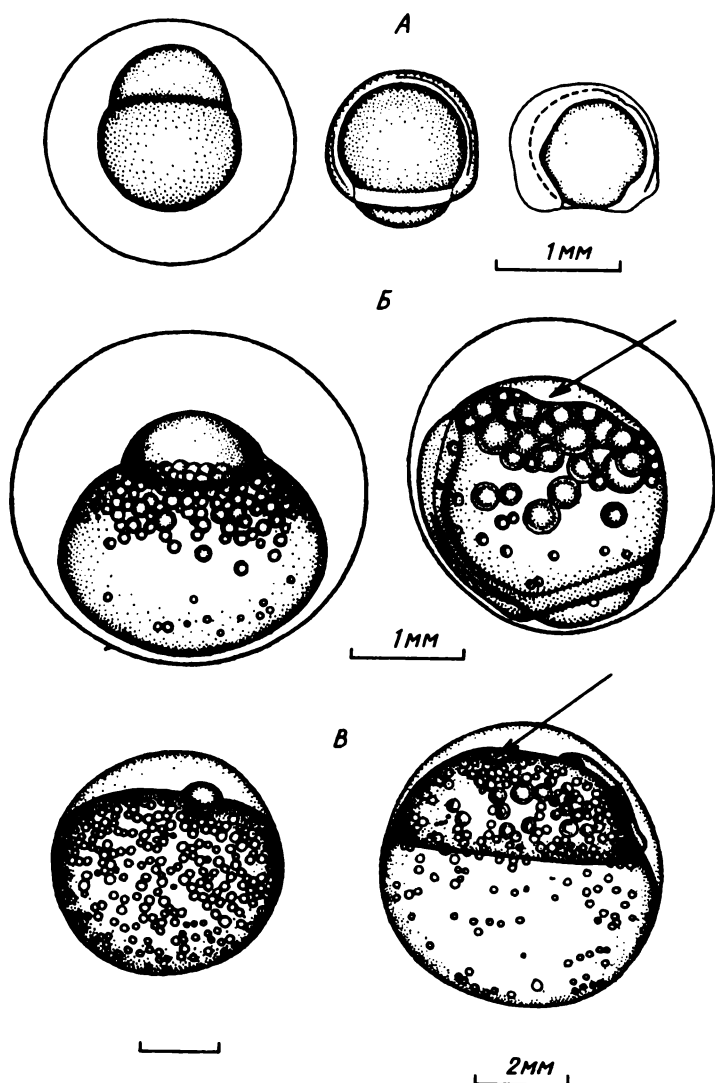


Рис. VI.2. Развитие яиц костистых рыб с разным соотношением желтка и цитоплазмы. А — полиплазматическое яйцо и зародыши большеротого буффало (ориг.); Б — мезоплазматическое яйцо и зародыш байкальского омуля (по Черняеву, 1968); В — олигоплазматическое яйцо и зародыш микижи (по Павлову, 1989). (Стрелкой отмечен перибластический синус)

2 мм). Их откладывают рыбы с высокой плодовитостью, не охраняющие своего потомства и имеющие высокую смертность в раннем онтогенезе. Икру они выметывают в толщу воды или на какой-нибудь субстрат.

В мезоплазматических яйцах количество желтка несколько больше и яйца крупнее (диаметр 2—4 мм). Начало сегментации мезодермы происходит в конце процесса обрастания (рис. VI.2, Б). Большое количество желтка приводит к удлинению эмбрионального периода жизни, что обеспечивает зародышей порядочным количеством пищи и дает им возможность перейти к личиночной жизни в более развитом состоянии. Поэтому мезоплазматические яйца откладывают рыбы менее плодовитые и меньше страдающие в раннем онтогенезе от врагов.

Олигоплазматические яйца самые крупные (4—20 мм) по сравнению с мезо- и полиплазматическими. Закладка зародышей и начало сегментации мезодермы происходит у них, когда обрастание еще далеко до завершения (рис. VI.2, В). Большой запас желтка обеспечивает зародышей значительным количеством пищи. Они долго развиваются в яйцевой оболочке и вылупляются в виде крупных и активных рыбок. Олигоплазматические яйца свойственны, как правило, рыбам, охраняющим, вынашивающим или прячущим свое потомство (лососи, некоторые сомы, бычки).

Яйца обособленножелткового типа характеризуются широким диапазоном размеров, соотношением своих компонентов и обладают большими возможностями адаптивных преобразований. Возникновение таких яиц у костистых рыб явилось важным шагом в эволюции костных рыб.

## VI.2. ТИПЫ ОНТОГЕНЕЗА

У животных, в том числе рыб, Г. А. Шмидт (1951) различал три типа онтогенеза: 1 — свободный личиночный, сопровождающийся метаморфозом (полный — по Рассу, 1977; личиночный или непрямой — по Balon, 1985); 2 — неличиночный, без метаморфоза (сокращенный — по Рассу; неличиночный или прямой — по Balon); 3 — несвободный личиночный, присущий живородящим формам.

Для свободного личиночного типа онтогенеза, как следует из его названия, характерно присутствие в онтогенезе личиночного состояния. Личинки ведут свободный образ жизни, самостоятельно питаются и имеют своеобразные приспособления к среде в виде временных, провизорных, органов. С течением времени у личинок исчезают эти органы, и они приобретают черты строения взрослых организмов, превращаясь в мальков. В широком смысле метаморфоз, т. е. превращение, испытывают все личинки рыб. Однако это представление обычно связывают с резко выраженными изменениями личинок вследствие перемены ими образа жизни. Например, у камбал при переходе личинок

от обитания в пелагиали к жизни на дне происходит уплощение тела и перемещение одного глаза на противоположную сторону головы, которая становится верхней. У личинок европейского угря значительно изменяется форма тела из листовидной в угревидную во время длительной миграции от Саргассова моря к берегам Европы.

При неличином типе развития из яичевой оболочки выходят особи, внешне очень сходные со взрослыми рыбами, но имеющие в некоторых случаях небольшой желточный мешок. Переход к такому типу развития связан с накоплением в яйце значительного количества желтка, что позволяет организму длительно развиваться в яичевой оболочке. Это явление называется «эмбрионизацией», т. е. вхождением личиночных стадий (этапов) в эмбриональный период. Неличинный тип развития имеют некоторые представители бычковых и вынашивающих свое потомство рыб, причем лишь у тех видов, зародыши которых потребляют только желток и не получают дополнительного питания от матери.

При несвободном личином типе развития, встречающемся у живородящих форм, потомство после утилизации желтка, находясь в яйце, получает дополнительное питание от матери. Этот тип развития встречается у хрящевых и некоторых костистых рыб (подробнее см. гл. X).

Е. К. Балон (Balon, 1985) выделяет еще один тип развития, переходный между свободным личином и неличином типами. Переходный тип развития характеризуется наличием вместо личинок форм «элевин» (alevin), т. е. малька с желточным мешком. Форма элевин характерна для лососей, у которых рано развиваются лучи в плавниках, но сохраняется еще желточный мешок.

Большинство исследователей считает, что свободный личином тип развития филогенетически более древний, и он предшествовал неличинному типу.

### VI.3. ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ

Продолжительность развития рыб видоспецифична, и она, как у всех пойкилотермных животных, зависит от температуры, а также многих других факторов внешней среды, как насыщение воды газами, осмотическое давление и т. д.

При определении продолжительности развития и отдельных ее интервалов используют разные методы: 1 — определяют абсолютную продолжительность развития при данной температуре, 2 — вычисляют продолжительность развития с помощью математических моделей, 3 — применяют относительную характеристику продолжительности развития. При определении абсолютной продолжительности развития используют астрономическое время — секунды, минуты, часы и т. д., при этом отмечают и температуру, при которой происходило развитие.

Наиболее простая математическая модель, предполагающая

прямолинейную зависимость продолжительности развития от температуры, связана с выражением ее через число градусодней или градусочасов. Представление о градусоднях и градусочасах развития часто используют в рыбоводстве. Вычисляют этот показатель умножением числа градусов на число суток или часов развития. Однако сумма тепла, потребляемая зародышем в период развития, величина не постоянная, поэтому и число градусодней или градусочасов различны при разной температуре. Это связано с тем, что зависимость продолжительности развития от температуры описывается параболой.

Для морских рыб, развитие которых может происходить и при отрицательной температуре, Рейбиш (Reibisch, 1902) предложил при вычислении градусодней прибавлять величину «порога развития» (самую низкую температуру, при которой может идти развитие). Порог развития вычисляют по формуле

$$x = \frac{t_1 \cdot n_1 - t_2 \cdot n_2}{n_2 - n_1},$$

где  $x$  — искомая величина,  $t_1$  и  $t_2$  — средняя температура в период развития,  $n_1$  и  $n_2$  — время развития при соответствующей температуре. При вычислении продолжительности развития с использования «порога» число градусодней бывает более или менее константным (Суворов, 1948).

В последнее время были предложены и другие математические модели для описания продолжительности развития рыб от температуры (Crisp, 1981; Elliot et al 1987). Проверка, проведенная на пяти видах лососевых рыб, показала, что наибольшее соответствие между теоретическими расчетами и эмпирическими данными имеет уравнение:  $\lg N = \lg a + bt + b_1 t^2$ , где  $N$  — продолжительность развития (сутки),  $t$  — температура,  $a$ ,  $b$ ,  $b_1$  — константы (Crisp, 1981).

Относительная единица, отражающая биологический возраст зародыша или личинки  $t_0$ , предложена Т. А. Детлаф (Детлаф, Детлаф, 1960). Величина  $t_0$  — это продолжительность одного митотического цикла в период синхронных делений дробления при определенной температуре. Разделив абсолютную (в минутах) продолжительность какого-либо интервала развития на определенную заранее величину  $t_0$  (в минутах при той же температуре), получаем относительную характеристику продолжительности этого интервала развития (Детлаф, 1974). Эта характеристика освобождена от специфичной для каждого вида скорости развития и ее зависимости от температуры, поэтому она сопоставима для разных видов рыб. Использование относительной единицы позволяет изучать время как фактор процессов дифференцировки зародышей, особенно это важно при проведении сравнительно-эмбриологических исследований.

Использование  $t_0$  позволило показать, что относительная продолжительность одноименных интервалов развития сходна у близких и различается у отдаленных видов. Так, например,

продолжительность интервала развития от осеменения до начала гастрюляции составляет у представителей одного семейства — чира и пеляди 26 то, а у представителей разных семейств — карпа, вьюна и щуки соответственно 18, 20 и 25 то. Сравнение продолжительности процесса обрастания желтка blastодермой у костистых рыб, имеющих поли- и олиголецитальные яйца, выявило неизвестные ранее различия в скорости эпиболы. У видов с крупными яйцами относительная скорость оказалась выше, чем у видов с мелкими. Это имеет приспособительное значение: у крупных зародышей ко времени их подвижности желточный мешок уже бывает покрыт клеточным материалом, в противном же случае, при длительном обрастании, тонкий цитоплазматический слой, покрывающий желток, мог бы легко повреждаться и зародыши погибали (Игнатьева, 1979).

## VI.4. ПЕРИОДИЗАЦИЯ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА

### ПЕРИОД, ФАЗА, ЭТАП, СТАДИЯ

Под онтогенезом, или индивидуальным развитием, принято понимать совокупность изменений организма на протяжении его жизненного цикла от зиготы до старости и смерти. В непрерывном процессе онтогенетических изменений различают разные по продолжительности интервалы, которые характеризуются преобладанием тех или иных формообразовательных процессов и спецификой связей организма со средой.

Самые крупные интервалы развития — периоды — имеют четкие различия в уровне организации животного и его отношениях со средой. Эмбриология рыб изучает ранний онтогенез, в котором С. Г. Крыжановским (Крыжановский и др., 1953) предложено различать 3 периода — эмбриональный, личиночный и мальковый.

Каждый период онтогенеза состоит из менее продолжительных, но качественно различных интервалов развития — фаз, этапов и стадий. Единого мнения относительно понятия «фаза» не существует. Одни исследователи (Расс, 1972) понимают под фазой морфологически и физиологически четко разграниченные отрезки развития и выделяют в раннем онтогенезе рыб 5 фаз: икринки, предличинки, личинки, личинкомалька и малька. Эти фазы в некоторой степени совпадают с отмеченными уже периодами развития. Другие исследователи (Balon, 1981) считают фазы более короткими, чем периоды, интервалами развития, характеризующимися определенными морфофизиологическими признаками, и выделяют в эмбриональном периоде фазы дробления, зародыша и свободного (вылупившегося) зародыша.

Термин «этап» утвердился в эмбриологии рыб в том его значении, которое было предложено В. В. Васнецовым (1953), сформулировавшим теорию этапности развития рыб. Под этапом понимают определенный, более короткий, чем период, интервал

развития, для которого характерны постепенные изменения морфологии, физиологии, поведения организма и его специфические связи со средой. Смена этапов с ростом и развитием рыбы происходит относительно быстро, скачкообразно, и соответственно строению рыбы возникают иные отношения со средой. Таким образом, представление об этапах развития является морфоэкологическим.

Под термином «стадия» некоторые исследователи понимают наиболее короткий интервал, в течение которого развивается определенный признак, например стадия дробления. Другие исследователи предлагают называть стадией любой данный момент развития. По-видимому, более точно термином «стадия» определять наименьший интервал времени, в течение которого сохраняется какой-то конкретный признак. Так, например, стадия двух бластомеров длится определенное время, в течение которого происходят изменения этих бластомеров — меняется их форма, свойства мембран и т. д., но сохраняется главный признак — два бластомера.

Отмеченные интервалы развития, как период, фаза, этап и стадия, отражают объективные закономерности развития. Однако унифицированной периодизации и терминологии пока нет. Рассмотрим схемы периодизаций раннего онтогенеза, которые нашли применение в эмбриологии рыб.

#### ПЕРИОДИЗАЦИЯ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА С. Г. КРЫЖАНОВСКОГО

В раннем онтогенезе рыб С. Г. Крыжановский, как уже отмечено, выделил 3 периода: 1 — эмбриональный, 2 — личиночный и 3 — мальковый.

1. Эмбриональный (зародышевый) период развития характеризуется эндогенным питанием за счет желтка, полученного от материнского организма. У большинства рыб начало этого периода протекает в яйцевой оболочке, а конец, после вылупления из оболочки, уже в свободном состоянии. Развивающийся в оболочке организм Крыжановский называет эмбрионом (или зародышем), а вылупившийся из оболочки — свободным эмбрионом (или свободным зародышем). Многие исследователи освободившихся от яйцевых оболочек организмов называют предличинками (Расс, 1946, 1972; Соин, 1963; и др.). Этот термин широко используется в иностранной литературе (в частности, в «*Ontogeny and Systematics*», 1984). Некоторые исследователи делят эмбриональный период на два подпериода: икринки (до вылупления) и предличинки (после вылупления) (Соин, 1963) или выделяют из эмбрионального периода предличиночный период (Шадрин, 1988, 1989) или предличиночную фазу (Расс, 1946).

Продолжительность эмбрионального периода и составляющих его двух подпериодов — развития в оболочке и вне ее, которые мы считаем целесообразно различать, специфичны у разных

видов. Так, например, подпериод развития в оболочке довольно короткий у горчаков, которые вылупляются на стадиях сегментации туловишной мезодермы. У большинства видов он длиннее, а у некоторых видов весь эмбриональный период протекает в оболочке (бычки).

2. Личиночный период начинается с переходом рыб на внешнее — экзогенное питание. Личинки обладают провизорными органами, которые исчезают при переходе их в следующий период развития. К провизорным органам относятся непарная плавниковая складка, окаймляющая личинку, наружные жабры, некоторые кровеносные сосуды, выполняющие функции временных органов дыхания, и другие. В начале периода у личинок еще имеется остаток желточного мешка и некоторое время они питаются смешанной пищей, т. е. эндогенной — желтком и экзогенной — фито- и зоопланктоном. После утилизации желтка личинки питаются только экзогенной пищей.

3. Мальковый (ювильный) период характеризуется исчезновением у рыб временных органов и приобретением ими строения, присущего взрослому организму. В мальковый период завершается формирование чешуйного покрова. Термин «малек» соответствует термину «сеголетка».

#### **ПЕРИОДИЗАЦИЯ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА РЫБ Т. С. РАССА**

Периодизация, предложенная известным исследователем развития морских рыб Т. С. Рассом (1972) применительно к задачам изучения распределения ихтиопланктона, строится в основном на морфологических признаках, которые легко устанавливаются при работе с фиксированным материалом. Т. С. Расс в раннем онтогенезе рыб — от неоплодотворенной икринки до малька — выделяет 5 фаз: икринки (яйца), предличинки, личинки, личинкомалька и малька (рис. VI.3). Фазы икринки, личинки и малька — основные и хорошо выражены у большинства рыб. Фазы — предличинки и личинкомалька — переходные и отчетливо проявляются не у всех рыб.

Первая (I) фаза — икринки (яйца) — характеризуется развитием зародыша в яйцевой оболочке, эндогенным питанием и неспособностью к активным перемещениям. Эта фаза состоит из пяти стадий:

0. Неоплодотворенная, неразвивающаяся икринка без признаков дробления.

1. Дробление и обрастание (от образования двух бластомеров до появления зародышевого щитка).

2. Зародышевая полоска (от появления зародышевой полоски до начала отчленения хвоста от желтка).

3. Неоформившийся эмбрион (от появления хвостовой почки до охвата хвостом всего желтка).

4. Оформившийся эмбрион (от охвата желтка хвостом до выхода организма из оболочки).

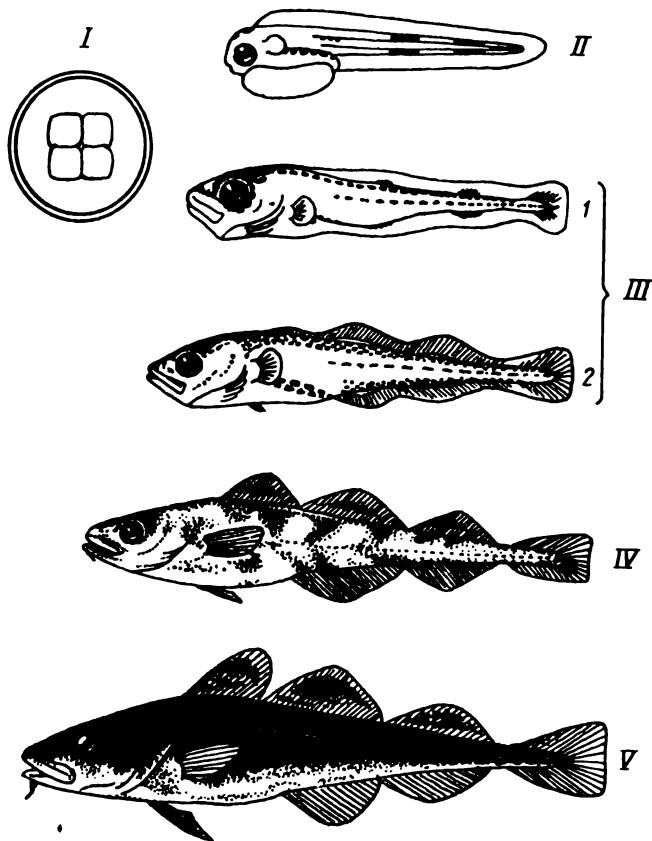


Рис. VI.3. Фазы (римские цифры) и стадии (1, 2) развития рыб на примере трески (по Рассу, 1972). I — икринка, II — предличинка, III — личинка (1 — бесперая, 2 — лучеперая), IV — личинкомалек, V — малек

Вторая (II) фаза — предличинки — характеризуется наличием желточного мешка, непарной плавниковой складки, окружающей ее тело и хвост.

Третья (III) фаза — личинки — характеризуется наличием личиночных органов; продолжается она от завершения резорбции желтка до метаморфоза. Фаза включает две стадии:

1. Неоформившаяся (бесперая) личинка, т. е. не имеющая лучей в плавниках.

2. Оформившаяся (лучеперая) личинка, имеющая лучи в плавниках.

Четвертая (IV) фаза — личинкомалька — характеризуется исчезновением личиночных органов.

Пятая (V) фаза — малька — характеризуется приобретением черт строения взрослого организма и усиленным ростом.

При определении таксономической принадлежности рыб на разных фазах развития используют разнообразные морфологические признаки. Так, при определении икринок принимают во внимание их форму, величину, дисперсность или объединение в кладку, строение поверхности оболочки, структуру и толщину ее, величину перивителлинового пространства, строение желтка, количество и размеры жировых капель, соотношение размеров бластоиска и желтка, строение и пигментацию неоформившегося и оформившегося эмбрионов. Основными признаками при идентификации личинок служат тип строения и форма тела (нитевиднотудлиненная, нитевиднотудлиненная с придатками, листовидная, лентовидная, булавовидная и т. д.), длина, число митомов, форма кишечника, наличие плавательного пузыря, положение анального отверстия, форма и вооружение головы, наличие выростов на теле, ускоренное развитие некоторых плавников, строение грудных и брюшных плавников, число лучей в плавниках, наличие жирового плавника, пигментация особой полости в передней части спинной плавниковой складки — гидросинуса (рис. VI.4).

#### ТЕОРИЯ ЭТАПНОСТИ РАЗВИТИЯ В. В. ВАСНЕЦОВА

Теория этапности развития рыб, сформулированная проф. В. В. Васнецовым (1953; «Морфологические особенности...» 1948), основывается на представлении о неразрывном и противоречивом единстве организма и среды и приспособительном характере развития. Под этапом понимают такой интервал развития в течение которого происходят в основном медленные и постепенные изменения организма, но не совершается крупных, значительных изменений в строении, физиологии и поведении, которые меняли бы его отношения со средой. В течение этапа накапливаются количественные и качественные изменения признаков, но накопление происходит до определенного уровня. При достижении его совершается переход организма на новый этап развития, который характеризуется иным строением организма и другими отношениями его со средой. Переход от одного этапа к другому происходит в относительно короткий промежуток времени, т. е. скачкообразно, при этом качественно меняются почти все системы органов. Основные предпосылки для перехода в новое качественное состояние создаются на предшествующем этапе, в связи с этим окончание старого этапа есть в то же время и начало нового.

Е. К. Балон (Balon, 1981a), развивая теорию В. В. Васнецова об этапности развития рыб, ввел представление о гомеостатическом состоянии организма на протяжении этапа. По его мнению, разные структуры организма имеют разный темп роста и дифференцировки на протяжении этапа, но к концу его они уже бывают подготовлены к выполнению новой функции. Это позволяе

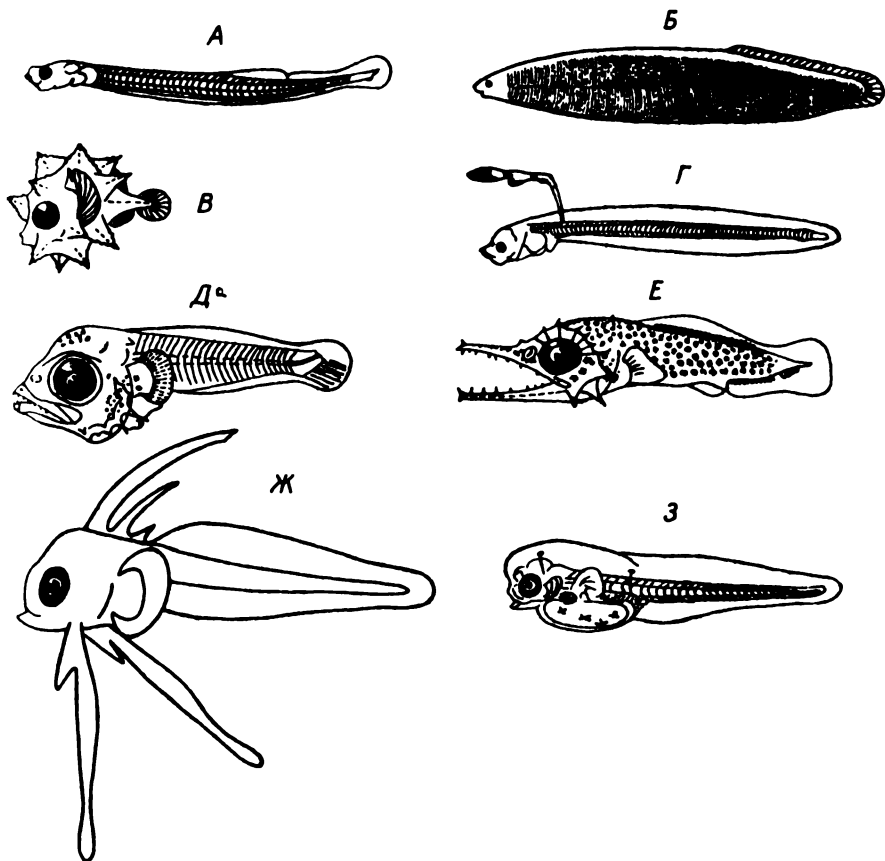


Рис. VI.4. Личинки (А—Ж, по Рассу, 1972) и предличинка (З, рис. Махотина) морских рыб. А — Clupeiformes — нитевиднoудлинeнная, Б — Anguilliformes — листовидная, В — Molidae — с шипами на теле, Г — Carapidae — нитевиднoудлинeнная с придатком, Д — Thunnidae — булабовидная с шипами на жаберной крышке, Е — Xiphiidae — с шипами на голове и зубами, Ж — Lophius, Serranus — удлинeнные парные и спинной плавник, З — Gadidae — предличинка наваги с гидросинусом в передней части спинной плавниковой складки

организму через относительно непродолжительное малоустойчивое состояние быстро достичь устойчивого на следующем этапе. Таким образом, развитие организма и развитие вообще — это и постепенный и прерывистый (скачкообразный) процесс.

Этапы развития у разных видов специфичны, поскольку икра, вылупившиеся из нее предличинки, а также личинки развиваются в разных условиях среды — у одних видов в пелагиали, у других — на растительном субстрате, у третьих, будучи закопанными в грунт, и т. д. Все эти особенности определяют и число этапов в каждом периоде. Так, у щуки имеется три личиночных этапов, у сазана и леща — шесть, у лососевых же рыб личиночный период может рассматриваться как затянувшийся этап

смешанного питания — собственным желтком и внешней пищей. В. В. Васнецов и его ученики изучали этапы развития рыб лишь после их вылупления из яйцевых оболочек. Этапы последовательно обозначили буквами латинского алфавита — *A*, *B*, *C* и т. д. Специфика развития каких-либо признаков у некоторых видов приводила к тому, что один этап приходилось разбивать на два. Например, у вьюновых рыб этап *D* разделен на этапы *D*<sub>1</sub>, на котором костные лучи развиваются только в хвостовом плавнике, и этап *D*<sub>2</sub>, на котором лучи появляются в спинном и анальном плавниках.

Характеристики этапов развития рыб до вылупления даны С. Г. Крыжановским (1956) и С. Г. Соиным (1963). В эмбриональный период зародыши полностью обеспечены пищей, которой служит желток яйца. Дыхание осуществляется сначала всей поверхностью зародыша, а с появлением крови эта функция переходит в значительной степени к ней. С развитием происходит увеличение потребления кислорода, и особенно сильно оно возрастает с началом кровообращения. Кислород поступает к зародышу из перивителлиновой жидкости, куда он проникает через яйцевую оболочку из внешней среды. Перемешиванию перивителлиновой жидкости способствуют те движения, которые совершают зародыши (Резниченко, 1982). У некоторых видов рыб (щука, большеротый буффало, канальный сом) эти движения начинаются на ранних стадиях развития, еще при дроблении. Выражаются они в волнообразном сокращении цитоплазмы, приводящем к изменению формы желточного мешка (см. гл. VIII, рис. VIII.2, Б). Это так называемая цитоплазматическая моторика, прекращающаяся с замыканием желточной пробки. С развитием мускульных сегментов и нервной системы начинается нервно-мышечная моторика, которая выражается сначала в слабых, но постепенно усиливающихся сокращениях миотомов, что приводит к постоянному изменению положения зародышей в оболочке. Цитоплазматическая и нервно-мышечная моторика исключают образование вокруг зародыша слоя жидкости с низким содержанием кислорода. При ухудшении условий дыхания моторика усиливается. Особенности дыхания рыб в раннем онтогенезе детально изучены П. Н. Резниченко (1982).

## ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ РЫБ (НА ПРИМЕРЕ КАРПОВЫХ)

### 1. Эмбриональный период

Подпериод развития в яйцевой оболочке

- I этап. Активация яйца и образование бластодиска
- II этап. Дробление
- III этап. Бластуляция
- IV этап. Гастрюляция

V этап. Органогенез (закладка осевых органов, мозга, органов чувств)

VI этап. Отчленение хвостового отдела от желточного мешка

VII этап. Развитие эмбриональной дыхательной системы

В конце этого этапа или в начале следующего у многих видов карповых рыб происходит вылупление из яйцевых оболочек.

Подпериод развития вне яйцевой оболочки (рис. VI.5)

VIII этап. (А — по Васнецову). Развитие жаберно-челюстного аппарата

Вылупившаяся предличинка имеет большой желточный мешок с расширенной передней частью. Голова ее изогнута вниз. Развивается жаберно-челюстной аппарат. Тело окружено слабо-дифференцированной плавниковой складкой. Поведение предличинок различно у разных видов: у сазана, леща, карася они прикрепляются к растениям и неподвижно висят, у троегуба *Opsariichthys uncirostris* и усача *Barbus goktschaicus* — прячутся под камни, у толстолобика и амурского — держатся в толще воды, активно всплывая вверх и пассивно опускаясь.

## 2. Личиночный период (рис. VI.5)

I этап (В — по Васнецову). Смешанное питание. У личинок заполняется воздухом плавательный пузырь, и они начинают активно плавать. Желточный мешок небольшой. Продолжая питаться желтком, личинки начинают потреблять и внешнюю пищу, которой служат мелкие малоподвижные организмы — фитопланктон, колониальные жгутиковые, инфузории. В связи с эндо- и экзогенным питанием этот этап называют этапом смешанного питания.

II этап (С — по Васнецову). Полное внешнее питание, дифференциация непарной плавниковой складки. Желтка нет, и личинки питаются только внешней пищей — фитопланктоном, коловратками, науплиусами ракообразных. Из плавниковой складки выделяются лопасти непарных плавников.

III этап (D — по Васнецову). Развитие лучей в непарных плавниках. У личинок в непарных плавниках закладываются костные лучи, развиваются брюшные плавники, заполняется воздухом передняя камера плавательного пузыря. Личинки стали более подвижны, питаются мелкими формами ракообразных.

IV этап (E — по Васнецову). Развитие лучей в парных плавниках. У личинок развиваются лепидотрихии во всех плавниках и редуцируется преанальная плавниковая складка. Питаются они крупными ракообразными.

| Этап           | Длина, мм | Внешний вид | Рот                          | Глоточные зубы                       | Кишечник   | Боковая линия | Пища   |
|----------------|-----------|-------------|------------------------------|--------------------------------------|------------|---------------|--------|
| A              | 4,7       |             | неподвижный                  | первичные                            |            |               | Желток |
| B              | 5,0       |             | невыдвижной схватывающий     | двурядные                            |            |               |        |
| C              | 5,7       |             | слабо выдвижной схватывающий |                                      |            |               |        |
| D <sub>1</sub> | 8,5       |             | начало полного выдвижения    | двурядные                            |            |               |        |
| D <sub>2</sub> | 9,5       |             | выдвижной схватывающий       |                                      |            |               |        |
| E              | 12,0      |             |                              | выдвижной схватывающий и всасывающий | однорядные |               |        |
| F              | 14,5      |             |                              |                                      |            |               |        |
| G              | 22,0      |             |                              |                                      |            |               |        |
| H              |           |             |                              |                                      |            |               |        |
| J              |           |             |                              |                                      |            |               |        |

Рис. VI.5. Этапы развития личинки (по работе В.А.Михайлова, 1974, с. 102-103, рис. 102-103)

### 3. Мальковый период (рис. VI.5)

I этап (*F* — по Васнецову). Развитие чешуйного покрова. Провизорные органы у мальков исчезают. На теле их развивается чешуя. У многих видов мальки начинают питаться пищей, свойственной взрослым особям.

II этап (*G* — по Васнецову). Малек с развитым чешуйным покровом. Форма тела и питание у многих видов сходны с дефинитивными. На этом этапе развития мальки у многих видов карповых рыб, размножающихся на разливах, выходят в русло рек и скатываются в предустьевое пространство моря. Более подробные сведения о строении рыб на разных этапах развития см. в гл. VIII.

## РАННИЙ ОНТОГЕНЕЗ НИЗШИХ КОСТНЫХ РЫБ

Низшие костные рыбы — представители надотрядов двоякодышащих и ганоидных (отряды осетро-, многоперо-, амие- и панцирнкообразные) имеют необособленножелтковые яйца и голобластическое дробление. Развитие зародышей этих рыб происходит по одному типу, но имеются и различия, связанные с количеством желтка и степенью его концентрации в вегетативной части яйца. Особенности развития двоякодышащих и ганоидных рыб изучены с большими или меньшими подробностями. Самые полные и детальные сведения имеются по онтогенезу осетровых рыб, благодаря исследованиям отечественных ученых (Гинзбург, 1968, 1977; Гинзбург, Детлаф, 1975; Детлаф, Гинзбург, 1954; Детлаф и др., 1981; Матвеев, 1953; Сытина, Тимофеев, 1973; Шмальгаузен, 1975 и многие другие). На основании их работ написан раздел VII.1 о развитии осетровых рыб.

Осетровые представлены проходными, полупроходными и пресноводными рыбами, населяющими водоемы Европы, Северной Азии и Северной Америки. Всего насчитывается более 20 видов, принадлежащих к четырем родам. Все осетровые откладывают икру в реках на участках с галечниковым или галечно-песчаным грунтом, на быстром течении, в условиях хорошей обеспеченности кислородом. Нерест происходит в весенне-летнее время при температуре воды 15—20°.

## VII.1 РАЗВИТИЕ ОСЕТРОВЫХ

## ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРИОД

## ПОДПЕРИОД — РАЗВИТИЕ В ОБОЛОЧКЕ

## I этап. Активация яйца

Строение зрелого яйца. Диаметр яйца осетровых рыб составляет 2—4 мм, они имеют сферическую или слегка эллипсоидную форму и окрашены в коричневато-серый цвет зернами меланина, расположенными в периферической цитоплазме. Пигмент в яйце распределен неравномерно. На анимальном полюсе имеется светлое «полярное» пятно, которое окружено темным кольцом и располагающимися ниже светлым и темным кольцами. Остальная часть яйца равномерно темная (рис.VII.1,А). Гранулы желтка в анимальной половине яйца более мелкие и концентрация их меньше, чем в вегетативной. Между гранулами желтка в вегетативной

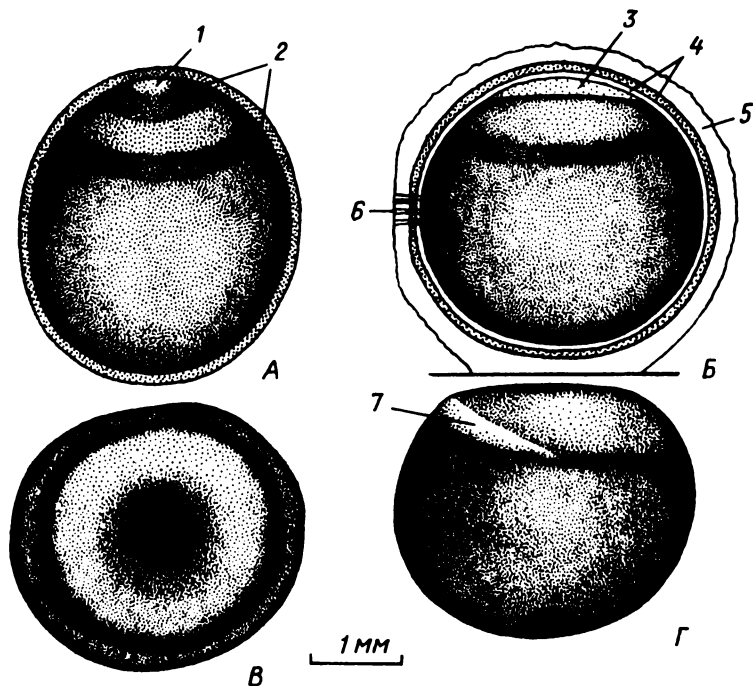


Рис. VII.1. Яйца осетра до активации (А), после нее (Б, В) и на стадии светлого серпа (Г) (по Гинзбург, Деглаф, 1975). 1 — полярное пятно, 2 — пигментные кольца, 3 — перивителлиновое пространство, 4 — двойная лучистая оболочка, 5 — хорион, 6 — микропиле (остались сбоку вследствие поворота яйца анимальным полюсом вверх), 7 — светлый серп

части яйца распределены жировые капли. Яйцевые оболочки представлены лучистой, состоящей из двух слоев, и студенистым хорионом. На анимальном полюсе в оболочке на площадке диаметром 100 мкм расположены микропиле. Обычное число их 5–10, но иногда достигает и 40. Оплодотворение моноспермное. В цитоплазме анимального полюса находится ядро на метафазе второго деления мейоза, а также лакуны, содержащие гидрофильный коллоид. В периферической зоне цитоплазмы располагаются кортикальные гранулы.

Выметанные в воду и тут же осемененные яйца опускаются на дно, заносятся под камни и вскоре приклеиваются студенистой оболочкой к грунту. Оплодотворение вызывает кортикальную реакцию, и между цитоплазматической мембраной яйца и оболочкой возникает узкая (в несколько мкм) прослойка выделенного материала кортикальных гранул. Яйцо внутри высвобождается от оболочек и поворачивается соответственно положению центра тяжести, вегетативным, более тяжелым полюсом вниз, а анимальным — вверх. В это время в щелевидное пространство под оболочкой выделяется гидрофильный коллоид из лакун на ани-

мальном полюсе. Коллоид, привлекая воду из окружающей среды, набухает, и возникает перивителлиновое пространство, особенно хорошо выраженное на анимальном полюсе (рис.VII.1,Б). В яйце происходит перемещение пигмента. Он стягивается к центру анимального полюса и светлое пятно исчезает (рис.VII.1,Б). Вскоре у края анимальной области с одной стороны появляется светлая полоса, постепенно принимающая очертания полумесяца (рис.VII.1,Г). Эта область называется светлым серпом. В дальнейшем он станет спинной стороной зародыша, а воображаемая плоскость, проходящая через анимальный и вегетативный полюсы и делящая светлый серп на две одинаковые части, является плоскостью билатеральной симметрии. Таким образом, двусторонняя симметрия в яйцах осетровых рыб возникает еще до дробления. Появление светлого серпа происходит в яйцах севрюги через 1 час после осеменения при температуре 20°, осетра через 3—4 часа при 11°.

На протяжении этого времени значительно возрастает прочность яйцевых оболочек. Только что выметанные яйца севрюги выдерживают нагрузку в 15—20 г, через 15 мин — 30—40 г, через 1 ч — уже 50—100 г. Увеличение прочности оболочек связано с условиями развития зародышей под камнями на течении, где икра подвергается ударам камешков, песка и других предметов.

## II этап. Дробление

Дробление яиц происходит в результате ряда последовательных митотических делений клетки, вследствие чего образуются многоклеточный зародыш. Первая борозда дробления появляется в центре анимального полюса (рис.VII.2,А). Она возникает на поверхности, затем постепенно углубляется и распространяется в сторону вегетативного полюса. В вегетативном полушарии яйца борозда распространяется медленнее в связи с большим содержанием в нем желтка и жира. Поэтому первая борозда еще не успевает достичь вегетативного полюса, когда в анимальной области появляется вторая борозда дробления, располагающаяся перпендикулярно первой (рис.VII.2,Б). Борозды третьего деления дробления проходят, как и первые две, в меридиональном направлении. Они приводят к образованию восьми бластомеров. Ко времени появления борозд третьего деления борозда первого деления смыкается на вегетативном полюсе. В расположении борозд третьего деления наблюдаются вариации: они могут быть почти параллельными, расходятся от центра радиально или под некоторым углом, в результате чего образующиеся бластомеры имеют разную величину и форму. В расположении борозд последующих делений дробления также наблюдается большая вариабельность.

Борозды четвертого деления дробления проходят горизонтально, параллельно экватору яйца. Неравномерность распределения

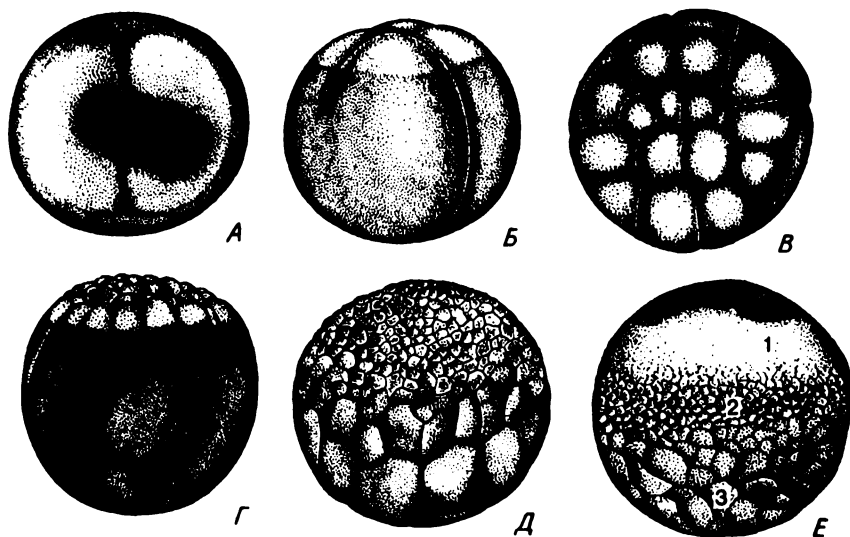


Рис. VII.2. II этап — дробление яйца осетра (по Гинзбург, Детлаф, 1975). А — первое деление (вид сверху), Б — второе деление, приводящее к образованию 4 бластомеров, В — четвертое деление (вид сверху), Г — седьмое деление, Д — ранняя бластула, Е — поздняя бластула. 1 — микромеры, 2 — краевая зона, 3 — макромеры

желтка приводит к тому, что располагаются они в его анимальной части. Эти борозды отделяют 8 анимальных бластомеров (микромеров) от крупных вегетативных (макромеров) (рис. VII.2,В).

На стадиях 16—32 бластомеров между ними начинают появляться небольшие полости, заполненные жидкостью. При последующем дроблении число бластомеров возрастает (рис. VII.2,Г), а полости объединяются в одну большую полость — бластоцель, и зародыш переходит в своем развитии на стадию бластулы (рис. VII.2,Д,Е). Бластоцель — это первичная полость тела, находящаяся между микромерами и макромерами, в области анимального полюса. Такой тип бластулы называется амфибластулой. Дробление микромеров до стадии ранней бластулы происходит синхронно. После наступления этой стадии синхронность их делений нарушается. В вегетативных бластомерах десинхронизация делений наступает раньше. Между микромерами и макромерами расположена область бластомеров промежуточного размера, носящая название краевой зоны (рис. VII.2,Е).

В связи с голобластическим типом дробления во всех бластомерах, как анимальной, так и вегетативной области имеется желток, но в анимальных бластомерах его меньше и гранулы мельче. Жировые капли попадают только в вегетативные бластомеры. Переваривание желтка происходит внутриклеточно, т. е. в самих бластомерах.

### III этап. Гастрюляция

Гастрюляция начинается с появления в краевой зоне, в том месте, где располагался светлый серп, примерно на уровне экватора, интенсивно пигментированной темной полоски (рис.VII.3,А). В этом месте клетки начинают погружаться внутрь и образуется узкая щель (рис.VII.3,Б), которую называют первичным ртом или бластопором. За углублением клеток в области темной полоски следует инвагинация — вворачивание примыкающего к ней сверху клеточного пласта. Он начинает смещаться вниз, достигнув щели, перегибается и вворачивается внутрь. Край подворачивания в этом месте называется спинной губой бластопора. Отверстие бластопора ведет в узкую полость гастрюлы или первичной кишки — архентерон. В верхней части зародыша располагается большая первичная полость — бластоцель (рис.VII.3,В). Постепенно к месту инвагинации подходит все новый клеточный материал, уходит внутрь и там продвигается вверх, подстилая наружную стенку зародыша.

Одновременно с инвагинацией клеток идет и другой процесс обрастания, или эпиболлии. При этом светлый мелкоклеточный материал анимальной области сильно растягивается и обрастает темную вегетативную область (рис.VII.3,Г).

Сначала щель бластопора короткая. Постепенно она распространяется в стороны, образуя боковые губы бластопора. Затем концы ее смыкаются на противоположной стороне с образованием брюшной губы бластопора. Теперь подворачивание клеточного материала происходит уже по всей окружности бластопора. На спинной стороне зародыша, где инвагинация началась раньше, подвернувшийся клеточный пласт подвинулся значительно дальше, чем на брюшной. Полость гастрюлы немного увеличилась. Крыша ее состоит из двух пластов: внутреннего и наружного. Бластоцель начинает сокращаться вследствие вытеснения его клетками вегетативной части зародыша, богатыми желтком, и переходом жидкости бластоцеля в гастрюцель.

Губы бластопора окружают нижние темные клетки зародыша, которые получили название желточной пробки (рис.VII.3,Д). Размеры пробки постепенно уменьшаются, пока вся она не обрастет светлым клеточным материалом. Весь клеточный материал краевой зоны и вегетативной области бластулы оказывается внутри зародыша, а от бластопора остается лишь узкая щель (рис.VII.3,Е).

К концу гастрюляции полость первичной кишки стала еще больше, в основном за счет поступления воды из внешней среды, а бластоцель исчез. В результате этих изменений перемещается центр тяжести, и зародыш меняет положение в оболочке: богатая желтком стенка гастрюлы поворачивается вниз, а крыша гастральной полости — вверх (рис.VII.3,Ж).

К концу гастрюляции зародыш расчленен на три зародышевых листка, и материал будущих органов занимает окончательное

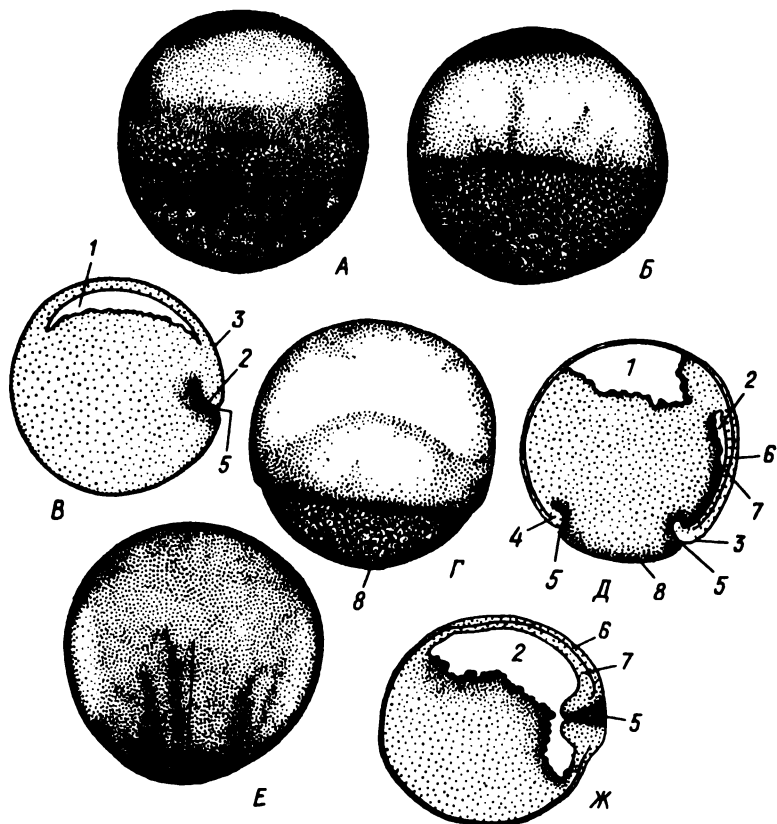


Рис. VII.3. III этап — гастрюляция у осетра (по Гинзбург, Детлаф, 1975). А — появление темной полоски, Б — ранняя гастрюла. В — то же в разрезе, Г — поздняя гастрюла, Д — то же в разрезе, Е — замыкание бластопора, Ж — то же в разрезе. 1 — бластоцель, 2 — гастрюцель, 3 — верхняя губа бластопора, 4 — нижняя губа бластопора, 5 — бластопор, 6 — наружный слой, 7 — внутренний слой, 8 — желточная пробка

положение друг относительно друга. Клеточный материал, остающийся на поверхности зародыша, представляет собой эктодерму. Она состоит из двух слоев клеток (наружного и внутреннего) и представляет собой первичный покров зародыша. Из эктодермы впоследствии образуется нервная система, висцеральный скелет, а из остальной части — покровы и частично передний и задний отделы пищеварительного тракта. Средний зародышевый листок — мезодерма — образуется из клеток краевой зоны. Из мезодермы развиваются хорда и скелет, мускулатура, кровеносная, выделительная и половая системы. Внутренний листок — энтодерма — происходит из богатых желтком клеток вегетативной части бластулы. Энтодерма образует массивное дно и боковые стенки кишки, верхнюю часть — крышу ее сначала представляет тонкий эпителиальный слой хордомезодермального зачатка, именуемый гипохордальной пластинкой. В конце гастрю-

ляции энтодермальные клетки подрастают с боков, вытесняя гипохордальную пластинку и образуют дефинитивную крышу пищеварительного тракта. Брюшная часть кишки — желточная энтодерма — в основном является провизорным образованием и используется на пластический и энергетический обмены зародыша. Лишь ее периферические клетки сформируют в дальнейшем нижнюю стенку дефинитивной кишки.

У зародыша, завершившего гастрюляцию, материал будущих зачатков органов занимает окончательное положение один относительно другого. На спинной стороне снаружи располагается материал нервной системы, центр его подстилают клетки хорды, по бокам находится материал сомитов, а под ним — зачаток кишечной трубки. Очень важной особенностью гастрюляции являются взаимодействия разных частей зародыша, которые определяют дальнейший органогенез. Так, инвагинирующий через спинную губу бластопора материал хорды и сомитов индуцирует способность расположенной над ним эктодермы образовывать нервную пластинку.

**Презумптивные зачатки.** Использование метода прижизненной маркировки клеток разных участков бластулы, исследование их дальнейших перемещений в ходе гастрюляции и определение, в какие органы этот материал включается на более поздних стадиях развития, позволяют составить схемы бластул с расположением клеточного материала будущих органов. Подобные схемы бластул имеются для разных позвоночных животных и называются они картами презумптивных (предполагаемых, будущих) зачатков органов. Такая карта для осетра представлена на рис. VII.4 со спинной стороны зародыша. Для удобства на карту нанесены координаты. Выше экватора, занимая пояс шириной 30—40°, расположены клетки краевой зоны, которые позднее образуют хорду и сомиты, а также самый передний отдел крыши первичной кишки. В дальнейшем эти клетки вместе с клетками краевой зоны брюшной половины (расположенной с противоположной стороны) зародыша образуют скелет, мускулатуру, кровеносную, выделительную и половую системы. Выше пояса, занимаемого клетками краевой зоны, расположена область будущей эктодермы. В ее состав входят материал нервной системы и покровного эпителия. Значительная часть материала этого эпителия находится на брюшной стороне зародыша и поэтому на рисунке не видна. Клетки вегетативного полушария представляют собой материал энтодермы. Они образуют в дальнейшем систему органов пищеварения и ее производных.

#### **IV этап. Развитие зародыша от конца гастрюляции до начала пульсации сердца**

По окончании гастрюляции у зародыша постепенно формируются зачатки всех основных органов. После замыкания бластопора на спинной стороне появляется утолщенная пластинка;

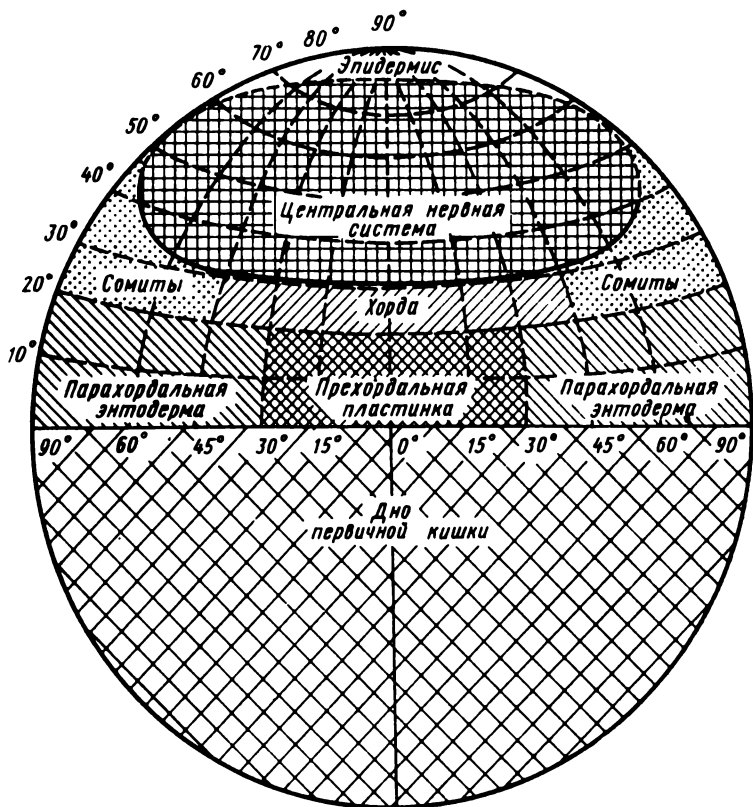


Рис. VII.4. Карта расположения презумптивных зачатков на стадии поздней бластулы у осетра и севрюги (по Ballard, Ginsburg, 1980 из Детлаф и др., 1981)

называемая нервной, так как из нее развивается центральная нервная система. Края пластинки приподнимаются, образуя нервные валики (рис.VII.5,А). Остальная часть наружного слоя зародыша образует покровный эпителий. Передняя расширенная часть нервной пластинки дает начало головному мозгу, а задняя, более узкая, образует спинной мозг. В центре пластинки проходит продольный желобок — нервная бороздка. Постепенно срединная часть нервной пластинки углубляется, а валики сближаются и затем смыкаются, образуя нервную трубку (рис.VII.5,Б и В).

В области срастания нервных валиков клетки нервной трубки образуют скопление клеток — ганглионарные пластинки, из которых позднее возникают нервные ганглии, пигментные клетки и скелет челюстного и жаберного аппаратов. Развитие центральной нервной системы от появления нервной пластинки до замыкания ее в нервную трубку называется процессом нейруляции, а зародыш — нейрулой.

При сближении нервных валиков (поздняя нейрула) клетки зачатков нервной системы и органов чувств уже почти лишены

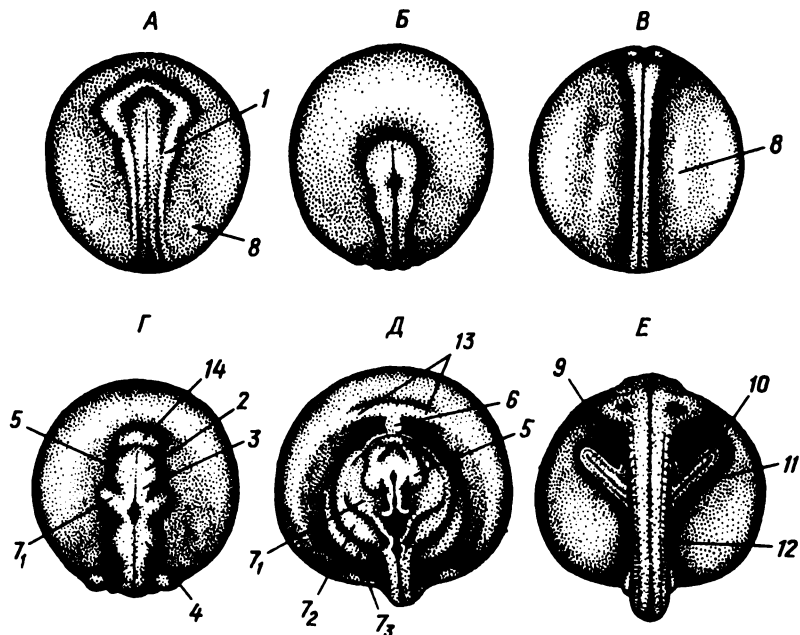


Рис. VII.5. IV этап — развитие зародыша осетра от конца гастрляции до начала пульсации сердца (по Гинзбург, Детлаф, 1975). А — стадия широкой нервной пластинки; Б, В — стадия поздней нейрулы — смыкание нервных валиков и образование нервной трубки (Б — головной, В — спинной отделы); Г — образование трех мозговых пузырей; Д — слияние боковых пластинок и закладка сердца; Е — развитие предпочки. 1 — нервные валики; 2 — передний, 3 — средний, 4 — задний мозговые пузыри; 5 — зачатки глаз, 6 — сердце, 7 — зачатки жаберных дуг (7<sub>1</sub> — первой, 7<sub>2</sub> — второй, 7<sub>3</sub> — третьей пары); 8 — зачаток выделительной системы, 9 — почечные канальцы, 10 — собирательный канал, 11 — выносящий канал, 12 — сомиты, 13 — боковая пластинка, 14 — железа вылупления

желтка. По мере использования желтка содержащиеся в нем пигментные зерна выбрасываются из клеток и накапливаются в полости кишки, образуя так называемые меланиновые пробки. После образования нервной трубки головной мозг увеличивается и подразделяется на три мозговых пузыря: передний, средний и задний. Передний мозговой пузырь образует два полых боковых выроста, представляющих собой зачатки глаз (рис. VII.5, Г, Д и VII.6, А). В заднем мозговом пузыре появляется ромбоидальная ямка — полость четвертого желудочка мозга. Внутренний слой эктодермы в области заднего мозга образует небольшие выпячивания — зачатки слуховых пузырьков (рис. VII.6, Б). Перед головным мозгом появляется зачаток железы вылупления. Справа и слева от головного мозга закладываются передние пары висцеральных дуг (рис. VII.5, Г).

Под нервной трубкой лежит мезодермальный пласт. Средняя часть его образует хорду, которая вскоре становится плотной и упругой. Хорда на этом этапе развития служит единственным скелетным образованием зародыша. Мезодерма, лежащая по бокам от хорды, дифференцируется на сомиты. Они появляются

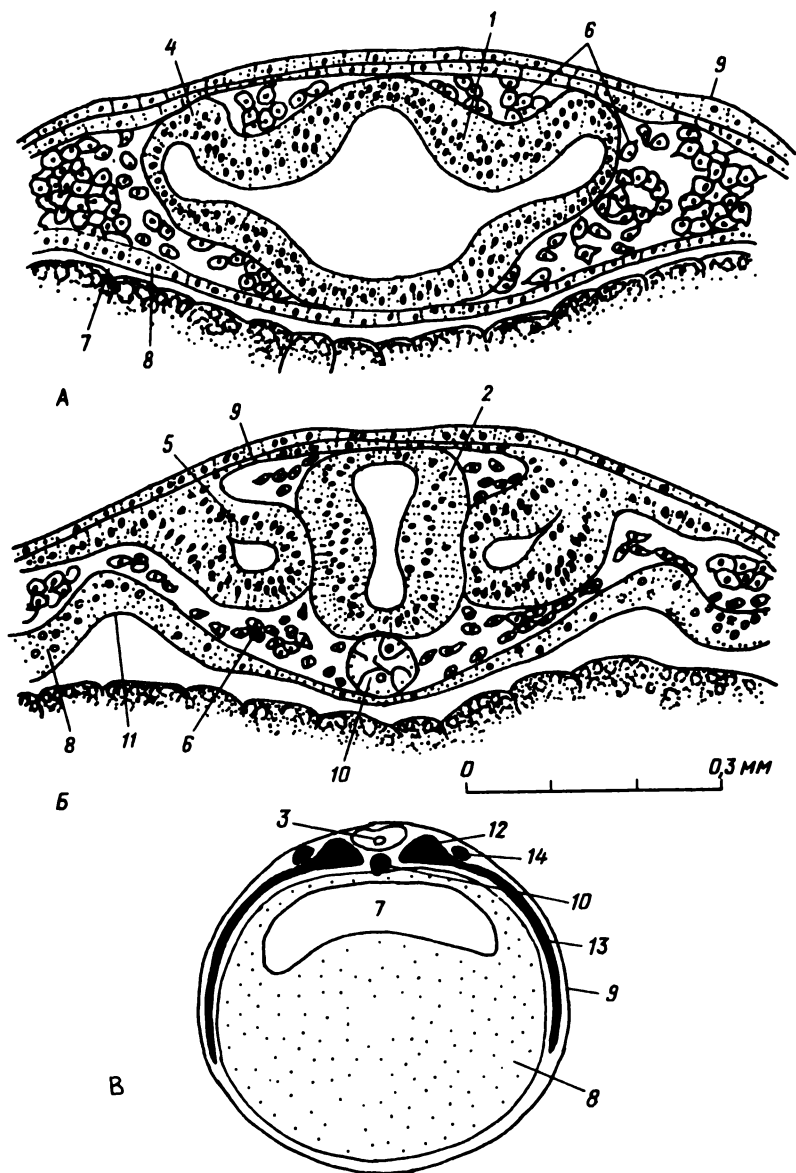


Рис. VII.6. Поперечные срезы зародыша осетра (по Летлаф, Гинзбург, 1954).  
 А — на уровне зачатков глаз, Б — на уровне зачатков слуховых пузырьков, В — в туловищном отделе. 1 — промежуточный мозг, 2 — продолговатый мозг, 3 — нервная трубка, 4 — глазные пузыри, 5 — зачаток слухового пузырька, 6 — мезенхима, 7 — полость кишки, 8 — стенка кишки, 9 — эпителий, 10 — хорда, 11 — энтодермальный жаберный карман, 12 — сомиты, 13 — боковая пластинка, 14 — выделительная система

сначала в передней части туловища и постепенно вычленяются из мезодермального тяжа по направлению к хвостовому отделу. От боковых концов сомитов и от тяжа мезодермы, где еще сомиты не появились, отходят тонкие пласты мезодермы, называемые боковыми пластинками (рис.VII.6,В). Постепенно они растут вниз, окружая желточную энтодерму. Боковые пластинки растут также вперед и вскоре смыкаются перед головой. В месте их срастания в виде короткой трубочки образуется сердце (рис.VII.5,Д). Одновременно с ним начинают развиваться и кровеносные сосуды.

Передняя часть боковой пластинки делится на два листка — наружный — соматоплевру и внутренний — спланхноплевру. Между ними возникает небольшая щель, представляющая собой вторичную полость тела, или целом.

Промежуточная часть мезодермы между сомитами и боковыми пластинками образует выделительную систему зародыша. Она становится заметной у зародышей на стадии начала сближения нервных валиков. Выделительная система располагается по бокам нервной пластинки за областью головного мозга и представлена двумя узкими плотными тяжами мезодермальных клеток (рис.VII.5,В). В дальнейшем зачатки удлинняются, и в передней части они образуют предпочку, состоящую из шести почечных канальцев, впадающих в собирательный канал, который продолжается в выносящий канал или вольфов проток (рис.VII.5,Е). Почечные канальцы возникают на стадии зачатка хвоста благодаря появлению просветов в плотных тяжах выделительной системы. Первый почечный каналец располагается на уровне третьей пары сомитов. Все канальцы открываются передним концом в полость тела, а задним — в собирательный канал. Кишечник имеет вид трубки, передняя часть которой, представленная желточной энтодермой, имеет тонкую крышу и массивное дно. Ее часто называют «желточным мешком». Однако этот провизорный орган не гомологичен желточному мешку костистых рыб, так как представляет собой часть зачатка самой пищеварительной системы, а у костистых рыб кишечная трубка располагается над желточным мешком. Задняя часть кишки у зародышей осетровых рыб узкая, она соединяется с полостью нервной трубки нервно-кишечным каналом. В конце этапа в передней части брюшной стенки кишки дифференцируется зачаток печени, состоящий из мелких клеток с небольшим количеством желтка.

#### **У этап. Развитие зародыша от начала пульсации сердца до вылупления**

У большинства осетровых рыб прямая сердечная трубка ко времени начала пульсации начинает изгибаться (рис. VII.7,А). Пульсация сердца сначала слабая, затем постепенно усиливается. Параллельно развиваются сосуды и начинается кровообращение.

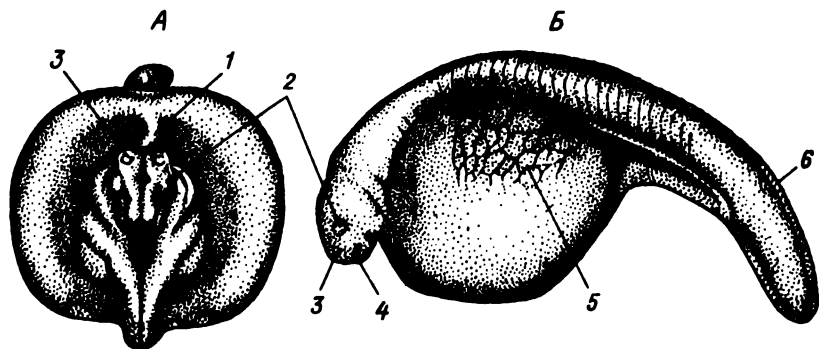


Рис. VII.7. V этап — развитие зародыша осетра от начала пульсации сердца до вылупления (по Гинзбург, Детлаф, 1975). А — изгибание сердечной трубки и начало ее пульсации; Б — развитие сосудов на кишке. 1 — сердце, 2 — глаза, 3 — обонятельный мешок, 4 — железа вылупления, 5 — сосуды на расширенной части кишки («желточного мешка»), 6 — зачаток плавниковой складки

Кровь из сердца поступает в голову и спинную аорту сначала только по парным мандибулярным дугам аорты. На протяжении этапа за мандибулярными дугами развиваются гиоидная и жаберные дуги аорты. Появляются кардинальные вены и сегментальные сосуды в миотомах. На передней части кишки («желточного мешка») проходят кювьеровы протоки, образующиеся слиянием дистальных концов передних и задних кардинальных вен. Кювьеровы протоки впадают в сердце. Мощная кровеносная система образуется на расширенной части кишки за счет разветвления подкишечной вены. Сверху в нее впадают сегментальные сосуды и капилляры из кардинальных вен. Из сети сосудов собираются две желточные вены, которые входят в печень, а из нее выходит печеночная вена, впадающая в нижний участок кювьеровых протоков. В молодых эритроцитах гемоглобин нет, появляется он ближе к вылуплению.

На протяжении этапа существенно меняется форма тела. Расширенная часть кишки из шаровидной становится эллипсоидной, значительно удлиняются и распрямляются задний отдел туловища и хвост. Врастающая под голову кожная складка, приподнимает ее над желтком (рис. VII.7, Б). Железа вылупления при этом смещается на нижнюю поверхность головы. Снизу, в основании головы появляется ротовая ямка в виде небольшого впячивания эктодермы. В жаберном отделе также в виде впячивания эктодермы возникают наружные жаберные карманы. Навстречу им растут выпячивания глотки — внутренние жаберные карманы. Миотомы увеличиваются в высоту, идет дифференциация миофибрилл.

Продолжается развитие головного мозга и органов чувств. В крыше мозга между средним и продолговатым мозгом появляется складка — зачаточный мозжечок. В продолговатом мозге наблюдается сегментация — появляются нейромеры (энцефало-

меры). Передний мозг в результате теменного изгиба слегка изгибается вниз.

По бокам от переднего мозга появляются обонятельные ямки, представляющие собой зачатки обонятельных мешков (рис.VII,7). Размеры глаз увеличиваются, и они превращаются из глазных пузырей в глазные бокалы за счет погружения передней стенки в полость глаза. В том месте, где глаза прилегают к покровному эпителию, за счет утолщения его внутреннего слоя развивается хрусталик. В наружной оболочке глаза напротив зрачка появляется пигмент. Слуховые пузырьки увеличиваются, стенки их становятся тонкими.

По мере удлинения заднего отдела туловища удлиняется и выводной почечный проток, который открывается в клоаку — карманообразное впячивание покровного эпителия. Здесь же позднее, уже после вылупления, произойдет прорыв анального отверстия. Место расположения клоаки является границей между туловищным и хвостовым отделами тела.

Полость расширенной части кишки занята клетками с желтком, границы которых постепенно исчезают, так как они используются на питание. В дорсальной части кишки формируется кишечный эпителий. В заднем отделе пищеварительного тракта развивается спиральный клапан. Эта кишка оканчивается анальным отверстием. Кроме нее имеется еще постанальная, или хвостовая кишка. Она располагается в хвосте и к завершению этапа достигает его конца, сохраняя связь с нервной трубкой. Эта кишка является провизорной и редуцируется после вылупления. На протяжении этапа формируется непарная плавниковая складка. Развивается она за счет эктодермы. Складка начинается на передней части спины, тянется назад и окаймляет хвост. Развивается складка и в преанальной области (рис.VII,7,Б).

Параллельно с развитием нервной и мышечной систем зародыши становятся подвижными. Эмбриональная моторика за счет перемешивания перивителлиновой жидкости улучшает условия дыхания. Ко времени выхода из яйцевой оболочки у зародышей начинают функционировать железы вылупления, которые выделяют фермент, разрушающий яйцевую оболочку. Она становится непрочной, растягивается, и зародыш энергичным движением разрывает ее.

#### Подпериод — развитие вне оболочки

Для этого подпериода характерно свободное состояние организма вне яйцевой оболочки и продолжение питания желтком, потребление которого усиливается. Наряду с внутриклеточной его утилизацией начинается переваривание в полости пищеварительной системы с помощью ферментов, секретируемых клетками пищеварительной трубки. В результате расщепления желтка в клетках кишки и печени накапливается жир. Накопление его

происходит вплоть до перехода осетров на активное питание. Запасы жира обеспечивают энергетические затраты молоди при поисках корма в условиях недостаточной обеспеченности пищей. В этот подпериод происходит также смена других зародышевых приспособлений и функций — дыхания и поведения на дефинитивные. В этом подпериоде Б. С. Матвеев (1953) предлагает выделять два этапа — пассивных миграций и оседания на дно.

## VI этап. Пассивная миграция

Вылупление предличинок из яйцевых оболочек происходит одновременно даже в потомстве одной самки. Продолжительность вылупления зависит от ряда факторов: количества и активности фермента вылупления, структуры и прочности яйцевых оболочек, интенсивности нервно-мышечной моторики зародышей, температуры воды, содержания в ней кислорода, внешних механических факторов, течения. Поэтому предличинки отличаются некоторой вариабельностью в степени развития.

Для предличинок характерно резкое увеличение потребления кислорода (в 6 раз). Дыхание у них пассивное, оно осуществляется всей поверхностью тела и системой сосудов на расширенной части кишки. Тело предличинок окаймлено непарной плавниковой складкой, расширенной в хвостовой части. У них появились зачатки грудных плавников в виде складок с горизонтальным основанием. В глазах имеется черное пигментное светочувствительное пятно. Органы обоняния представлены ямками. Пищеварительный тракт по-прежнему имеет расширенную переднюю часть и узкую заднюю (рис.VII.8,А). Под расширенной частью располагается крупная печень. В слуховых пузырьках развиваются полукружные каналы. В начале этапа на нижней части головы закладываются усики, и на протяжении этапа они удлиняются. Прорывается рот и начинаются первые слабые движения нижней челюсти. В покровах тела появляются первые меланophores, и происходит постепенное усиление пигментации предличинок.

На протяжении этапа расширение кишки уменьшается вследствие утилизации желтка. Образуется складка, которая начинает делить эту часть кишки на два отсека — переднюю — желудок и заднюю — промежуточную кишку. При этом сосудистая система вся остается на кишке.

Закладываются жаберные дуги, приносящие и выносящие жаберные артерии. На гиоидной и первой жаберной дуге появляются лепестки, голова начинает снабжаться только окисленной кровью, а не смешанной, как раньше.

Предличинки держатся в толще воды. Они всплывают вверх по крутой спирали, вращаясь вокруг своей оси, затем пассивно опускаются вниз. В это время их подхватывает течение, и они сплывают вниз по реке. Предличинки, очевидно, способны ощу-

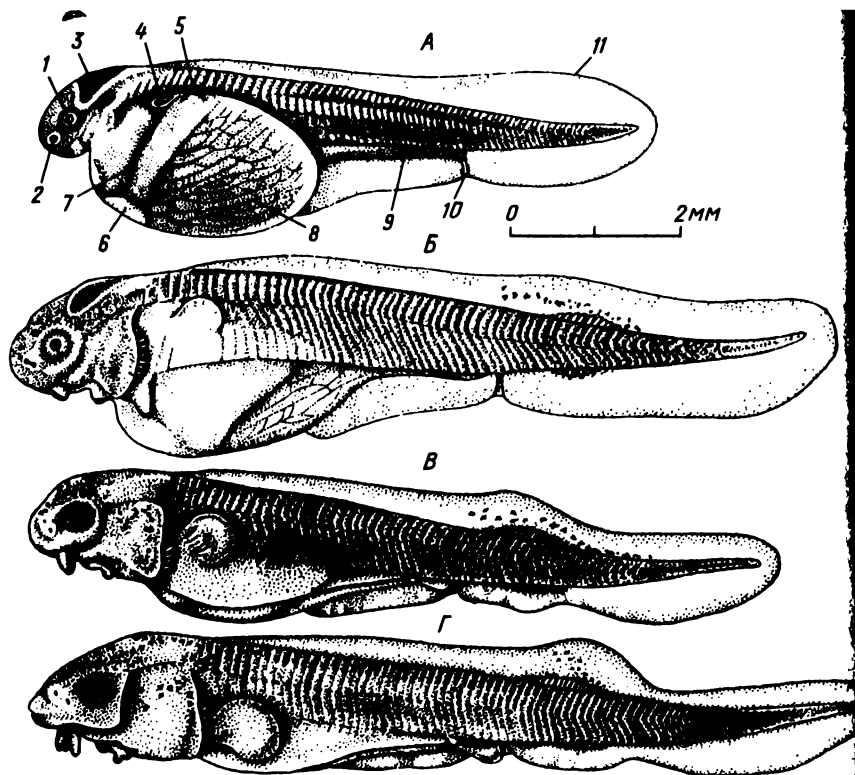


Рис. VII.8 Развитие предличинки (А, Б) и личинок (Б,Г) осетра (по Шмальгаузен, 1975. А — предличинка после вылупления на VI этапе развития — пассивной миграции: 1 — глаза, 2 — обонятельный мешок, 3 — продолговатый мозг, 4 — петля собирающего и выводящего каналов предпочки, \* — зачаток грудного плавника, 6 — сердце, 7 — кювьеров проток, 8 — сосуды на промежуточной кишке, 9 — задняя кишка, 10 — клоака, 11 — плавниковая складка. Б — предличинка на II этапе — оседания на дно, В — личинка на I этапе — смешанного питания, Г — личинка на II этапе — питания планктоном

щать глубину, этому способствуют эндолимфатические протоки — узкие каналцы, отходящие от слуховых пузырьков и открывающиеся отверстием во внешнюю среду. Отношение к свету почти у всех видов положительное, лишь у некоторых, например у персидского осетра *A. persicus*, оно отрицательное.

## VII этап. Оседание на дно

Для этого этапа характерна постепенная замена пассивного дыхания на активное — жаберное. На дугах развиваются лепестки и жаберно-челюстной аппарат начинает совершать ритмичные движения, что способствует обмену воды в жаберной полости. Однако жаберная крышка еще короткая и не закрывает

всех дуг, поэтому жабры омываются водой и снаружи. Происходит полное разделение расширенной части пищеварительного тракта («желточного мешка») на желудок и кишку. Совершенствуются органы движения — в непарной плавниковой складке обозначились лопасти спинного и анального плавников, увеличились грудные плавники (рис.VII.8,Б). Рот стал слабо выдвижным, на губах и усиках появились вкусовые почки. В обонятельных ямках развивается перегородка, делящая общее отверстие на два: входное и выводное. В глазах появился гуанин, благодаря которому происходит вторичное отражение света на зрительные элементы сетчатки. Отношение к свету становится отрицательным. В слуховом пузырьке сформировались все полукружные каналы, что позволяет предличинкам держаться в горизонтальном положении. Предличинки на этом этапе опускаются на дно и прячутся под камни.

## **ЛИЧИНОЧНЫЙ ПЕРИОД**

### **I этап. Смешанное питание**

На этом этапе личинки переходят на питание внешней пищей. У них прорывается перегородка между глоткой и пищеводом и открывается анальное отверстие, появляется рефлекс схватывания добычи, и они начинают питаться малоподвижными организмами, удержанию которых служат провизорные зубы на челюстях. Органы чувств (глаза, стато-акустический орган, обонятельная капсула и боковая линия) у личинок на данном этапе достигают высокого уровня дифференциации (рис.VII.8,В). Отношение к свету становится положительным. Личинки живут в придонных слоях воды.

### **II этап. Питание планктоном**

Этот этап характеризуется полным переходом личинок на внешнее питание. Пищей многим видам служит зоопланктон. У личинок устанавливается жаберный тип дыхания. В связи с чем у них увеличивается жаберная крышка, закрывающая к концу этапа все лепестки. Грудные плавники занимают нижнее положение, брюшные увеличиваются и выходят за край преанальной плавниковой складки, которая начинает быстро редуцироваться (рис.VII.8,Г). В спинном и анальном плавниках формируется окончательное число хрящевых лучей. Из анального отверстия выбрасывается скопившийся в кишке меланин — меланиновая пробка. Личинки живут в придонных слоях воды.

### **III этап. Питание бентосом**

У личинок развиваются пять рядов костных жучек, одевающих их в панцирь, предохраняющий от врагов. Спинной и анальный

плавники у них в задней части полностью обособляются от хвостового. Личинки питаются бентосом, в связи с чем у них становится выдвижным ротовой аппарат. К концу этапа провизорные органы исчезают, и личинки превращаются в мальков.

## НАРУШЕНИЯ РАЗВИТИЯ

Причины нарушения развития в раннем онтогенезе весьма разнообразны. В природных условиях — это выход за пределы адаптивных возможностей организма абиотических факторов среды, таких, как температура, содержание кислорода, солености и ионный состав воды, степень освещенности, механические воздействия и др. Тератогенное значение могут иметь факторы, возникающие в результате хозяйственной деятельности человека. Прежде всего это загрязнение природных вод пестицидами, гербицидами, дефолиантами и другими ядохимикатами, а также комплексом токсических веществ, попадающих в водоемы с промышленными и бытовыми стоками. Зародыши рыб очень восприимчивы к действию этих тератогенов, поэтому их широко используют как тест-объекты для установления предельно допустимых концентраций различных веществ при сбросе их в водоемы. Знание причин нарушений развития очень важно в рыбоводстве, особенно при искусственном воспроизводстве, когда к природным и токсикологическим факторам добавляются технологические. К этим последним относятся приемы и способы осеменения и инкубации икры, содержания предличинок и личинок. Большая роль принадлежит технологии получения половых клеток путем стимуляции их созревания гормональными препаратами (подробнее см. гл. XI). Все эти факторы в той или иной мере отражаются на возникновении аномалий в раннем онтогенезе рыб.

Развитие большинства осетровых происходит при температуре от 9—10 до 20—21°, но оптимальные температуры для каждого вида различны: для русского осетра яровой формы — 10—21° северюги — 14—26, белуги — 7—17°. При температуре 25—30° у большинства рыб происходят серьезные нарушения в развитии. Потребление кислорода возрастает на протяжении инкубации (у осетра, например, в 20 раз). Снижение концентрации кислорода в воде до 5—6 мг/л приводит к отставанию в развитии, появлению аномалий и последующей гибели. Отсутствие проточности или снижение ее действует так же, как и недостаток кислорода. Вредное влияние оказывают промышленные сточные воды и нефть, оседающая на дне. Нарушения в развитии могут проявиться на любом этапе. Иногда происходит овуляция уже поврежденных ооцитов. Это определяется тем, что у осетровых при завершении оогенеза, в начале периода созревания, фолликулярные клетки отличаются высокой чувствительностью к темпе-

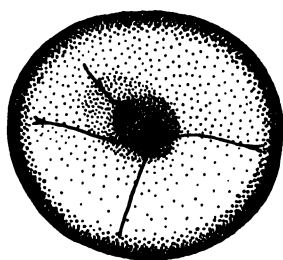
ратуре, а в конце этого периода чувствительность переходит к ооцитам.

Поэтому нарушение температурных условий содержания рыб может привести к овуляции незрелых или перезрелых ооцитов при задержке их в фолликуле. Эта задержка приводит к преждевременной активации ооцитов и неспособности их к оплодотворению после овуляции.

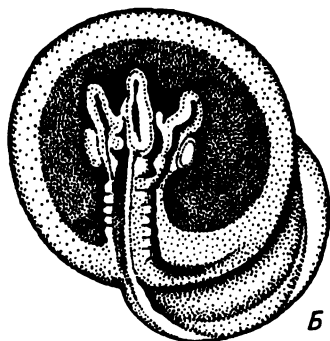
Полиспермное оплодотворение наиболее часто нарушает дробление. Оно происходит при использовании для осеменения избыточного количества спермиев (более 10 см<sup>3</sup> на 1 кг икры), а также при продуцировании самками невысокого качества икры или при температурных повреждениях цитоплазмы ооцитов. При полиспермии все спермии включаются в развитие, и во время уже первого деления дробления возникает не 2, а 4 и более бластомеров (рис. VII.9, А). Полиспермные яйца отличаются большим, чем у нормальных яиц, числом бластомеров, а иногда мозаичным дроблением. Далее эти яйца развиваются атипично и гибнут до завершения инкубации, или иногда становятся уродливыми нежизнеспособными предличинками.

На этапе гаструляции нарушения связаны с изменением клеточных перемещений. При задержке обрастания макромеров зародыш переходит на следующий этап развития, сохраняя большую желточную пробку. Это всегда приводит к значительным аномалиям и гибели зародыша. Другие нарушения связаны с изменениями процессов подворачивания клеточного материала. В результате таких аномалий возникают зародыши с недоразвитием головы, передних отделов тела (рис. VII.9, Б) или с раздвоением осевых органов.

На последующих этапах эмбрионального периода наиболее частое нарушение состоит в образовании нервной пластинки при большой желточной пробке. Закладывается искривленная и укороченная нервная пластинка, часто раздваивающаяся. Зародыши с большой желточной пробкой обычно вскоре поги-



А



Б

Рис. VII.9. Нарушения в развитии осетровых рыб (по Детлаф и др., 1981). А — нарушение дробления, Б — уродливый зародыш (без головы и искривленным телом)

бают. Зародыши с небольшой пробкой продолжают некоторое время развиваться, но имеют искривленное и укороченное тело. Как результат нарушений подворачивания клеточного материала у зародышей может отсутствовать передний отдел туловища, голова или часть ее. Встречаются зародыши с двумя головами, раздвоенным хвостом, аномалиями сердца, расширенной перикардиальной полостью (водянка околосердечной полости) и др.

Аномалии осетровых в предличиночный период разнообразны и связаны они главным образом с неблагоприятными условиями внешней среды. Так, например, при недостатке кислорода или повышенной температуре возникают водянки околосердечной полости. Фенольные соединения из наиболее часто встречающихся органических загрязнений тормозят пигментацию покровов, образование пигмента в глазах, нарушают кровообращение, повреждают висцеральный скелет, нарушают ориентацию, структуру мышечных волокон, после краткого возбуждения угнетают двигательную активность. Соли тяжелых металлов приводят к нарушению пропорций тела, укорочению усиков и жаберных крышек, дефектам пищеварительной системы. Присутствие в воде свежей древесины приводит к водянкам околосердечной полости и другим аномалиям.

Нормально развитие осетровых рыб происходит в тех случаях, когда условия благоприятны для зародышей на всех стадиях этапах развития. Знание этих условий необходимо для правильной организации искусственного воспроизводства этих ценных рыб (Детлаф и др., 1981).

## VII.2. РАЗВИТИЕ ДВОЯКОДЫШАЩИХ

Двоякодышащие рыбы представлены 4 видами рода *Protopterus*, обитающими в Африке, одним видом — рогозубом *Neoceratodus forsteri* в Австралии и также одним видом — чешуйчатником *Lepidosiren paradoxa* в Южной Америке. Все они типично пресноводные рыбы. Детальных сведений о строении яиц у всех видов пока еще нет. Известно, что они имеют шаровидную форму и тонкую лучистую оболочку. У протоптерусов диаметр яиц без оболочек составляет у *P. annectens* 3,5—4,0 мм, у *P. dolloi* — 4,0, у *P. aethiopicus* — 4,5—5,0 мм (Гинзбург, 1968; Kemp, 1986). Яйцо чешуйчатника, взятое из полости тела, имело диаметр 6,5—7,0 мм и прозрачную оболочку толщиной 1 мм (рис.VII.10), происхождение которой осталось неизвестным. Отложенное яйцо окружено более толстой плотной оболочкой, поверх которой находится слизистый слой, очевидно являющийся третичной оболочкой. Желток в яйце чешуйчатника имеет розовато-оранжевый (лососевый) цвет, а цитоплазма, сосредоточенная на анимальном полюсе, белого цвета (Kerr, 1900).

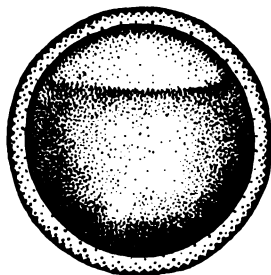


Рис. VII.10. Яйцо чешуйчатника (по Kerr, 1900)

Более подробные сведения имеются о яйцевой оболочке рогозуба. Она представлена тонкой первичной оболочкой и толстой, шириной 3—4 мм, третичной, состоящей из трех слоев. Диаметр яйца составляет без оболочки 3 мм, с оболочкой — 10. Яйца его зеленовато-серые, более темные на анимальном полюсе.

Осеменение яиц у всех видов наружное. Яйца донные, самки откладывают их на растения (рогозуб) или в специальные гнезда, находящиеся в норах (все остальные виды), которые выкапывает и охраняет самец.

Количество и концентрация желтка в яйцах двоякодышащих рыб неодинаковы. Меньше всего желтка в яйцах рогозуба, поэтому они имеют почти равномерное дробление (рис.VII.11,А). В яйцах протоптерусов количество желтка и концентрация его в вегетативной части яйца больше и неравномерность дробления их выражена яснее (рис.VII.11,Б). Еще больше желтка в яйцах чешуйчатника и неравномерность дробления его яиц выражена еще сильнее (рис.VII.11,В). Развитие яиц двоякодышащих рыб происходит сходно с таковым у подробно рассмотренных осетровых рыб. Для них характерно образование больших полостей бластоцеля и гастроцеля.

Вылупление предличинок из оболочек происходит довольно рано. У видов, размножающихся в норах, вылупившиеся предличинки прикрепляются к стенкам гнезда специальным органом прикрепления и остаются в таком состоянии несколько дней, питаясь запасами желтка. У них развиваются длинные наружные

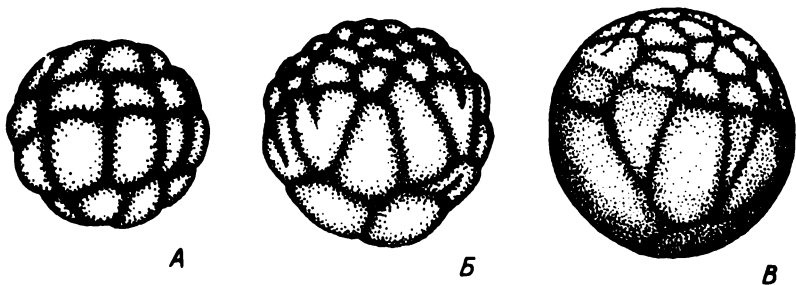


Рис. VII. 11. Дробление яиц рогозуба (А), протоптеруса (Б) и чешуйчатника (В) (А, Б — из Гинзбург, 1968; В — по Kerr, 1901)

жабры, обеспечивающие дыхание в плохо аэрируемых водах (рис. VII.12, А, Б).

Рогозуб разбрасывает икру на растительность и кладку охраняет. Однако не исключено, что самцы имеют свои территории и время от времени подплывают к отложенной икре. Условия дыхания икры у него более благоприятны, и развитие оболочке длится в 2—3 раза дольше (до 23 сут), чем у других двоякодышащих рыб. Во второй половине инкубационного периода разрушаются первичная оболочка и внутренний слой третичной, потом растворяется желеобразный средний слой третичной оболочки. Все это увеличивает пространство для подвижного зародыша, развитие которого продолжается в плотной капсуле внешнего слоя третичной оболочки. После вылупления предличинки она в течение нескольких недель служит для него убежищем (Kerr, 1986).

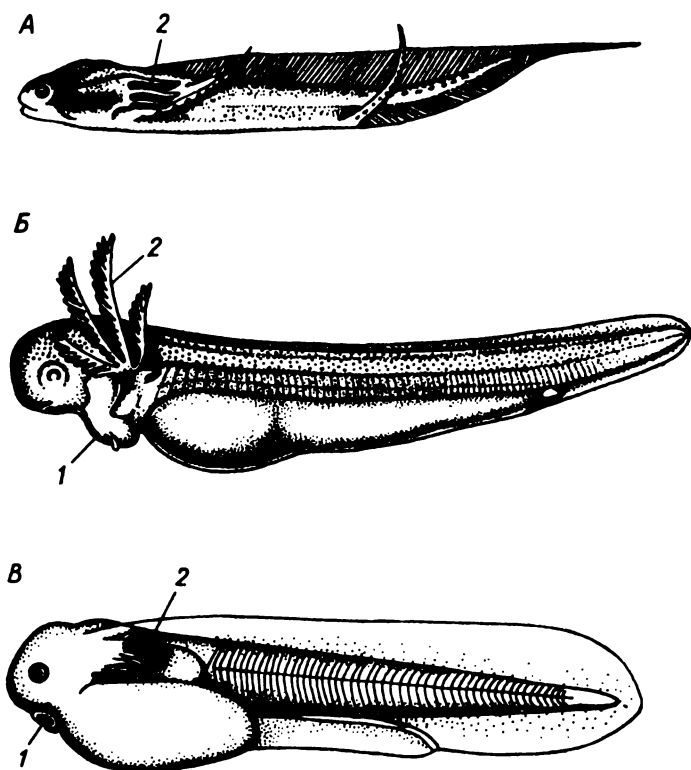


Рис. VII.12. Предличинки протоптеруса (А), чешуйчатника (Б) и многопера (В). 1 — орган прикрепления, 2 — наружные жабры (А — из Никольского, 1974; Б — по Kerr, 1900; В — из Grodziński, 1961)

### VII.3. РАЗВИТИЕ МНОГОПЕРООБРАЗНЫХ

Рыб рода *Polypterus* насчитывается 10 видов, и все они обитают в пресных водоемах Африки. Яйца их сильно пигментированы, диаметр составляет 1,3 мм. При нересте рыбы разбрасывают яйца по растительному субстрату, к которому они прилипают. Развитие многопера происходит по типу осетровых рыб, но, в отличие от них, вылупившиеся предличинки имеют большие наружные жабры (рис.VII.12,В) (Иванов, 1945).

### VII.4. РАЗВИТИЕ КОСТНЫХ ГАНОИДОВ

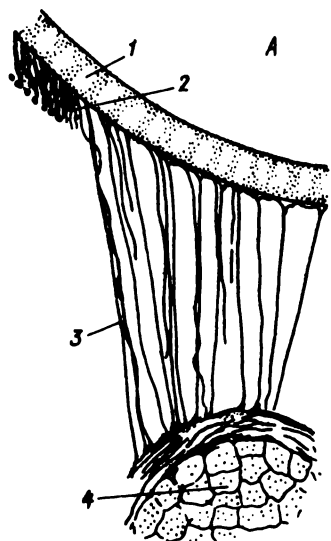
Представители костных ганоидов — амия или ильная рыба *Amia calva* и панцирники рода *Lepisosteus* обитают в пресных водоемах Северной Америки. Яйца их обладают наибольшим количеством желтка среди яиц рыб с необособленножелтковыми яйцами. Кроме того, концентрация желтка в вегетативной области очень велика, что сближает их с яйцами костистых рыб. Анимальная область яиц почти лишена желтка.

У амии яйца слегка эллипсоидной формы, серовато-коричневые, их размер 2,2—2,3×2,6—2,8 мм. Яйца панцирников эллипсоидальной или шаровидной формы, зеленоватые или желтоватые, их диаметр 3,3—3,5 мм. Яйца панцирников ядовиты. Яйца амии и панцирников имеют хорошо развитые лучистую оболочку и хорион, который представлен длинными ворсинками с расширениями на концах (рис.VII.13,А). Благодаря хориону яйца прилипают к субстрату (Nelsen, 1953; Ballard, 1986):

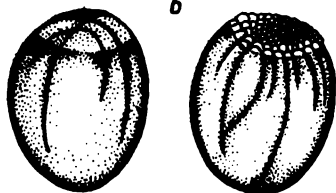
Дробление яиц у костных ганоидов крайне неравномерное. У амии первые три борозды располагаются меридионально и только четвертая борозда проходит параллельно экватору яйца, ближе к анимальному полюсу. Она отделяет на этом полюсе 8 небольших бластомеров. Вегетативной области яйца достигают не более 10 борозд, на полюсе смыкаются лишь три (рис.VII.13,Б). На анимальном полюсе располагаются мелкие бластомеры, почти не содержащие желтка. В крупных вегетативных бластомерах ядра располагаются в анимальной части и при делении отделяют небольшие бластомеры, присоединяющиеся снизу к анимальным бластомерам.

У панцирников желтка в яйце еще больше, чем у амии. К концу дробления лишь одна борозда достигает вегетативного полюса, а остальные заканчиваются в области экватора яйца, немного углубляясь в желток (рис.VII.13,В). Значительная часть вегетативной области яйца остается неразделенной на бластомеры. Дробление яйца панцирников еще больше, чем яйца амии, приближается к меробластическому типу (Nelsen, 1953).

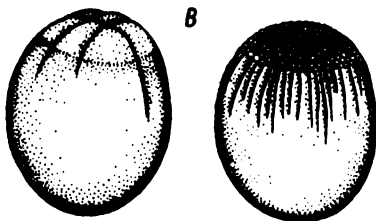
Особенности последующего развития яиц состоят в том, что полость бластоцеля у них не выражена или лишь зачаточна, а гастроцель представлен узкой щелью, которую Баллард (Ballard,



Б



В



1986) считает правильное называть подзародышевой полостью связи с отсутствием бластопора и другими особенностями развития этих рыб.

На стадии поздней бластулы происходит дифференциация поверхностных клеток бластодермы, образующих однослойный эпителий — перидерму. Перидерма является защитным покровом зародышей и в органогенезе участия не принимает. Лежащие под перидермой клетки, называемые глубокими, перед началом эпиболлии перемещаются к периферии бластодермы. Они концентрируются также в одном из ее секторов, который станет зародышевым щитком и спинной стороной зародыша. Параллельно процессу эпиболлии происходит удлинение зародышевого щитка. Перед замыканием желточной пробки на спинной стороне зародыша заметны плотные нервные валики, которые смыкаются в плотный тяж. Невроцель в тяже появляется немного позднее. Глубокие клетки в зародышевом щитке образуют два пласта клеток: верхний — эпибласт и нижний — гипобласт. Из эпибласта развивается центральная нервная система, из гипобласта — мезодерма. Хорда обособляется из нервного киля — нижней части нервных валиков. Богатые желтком вегетативные бластомеры составляют желточную энтодерму — нижнюю стенку кишки. Особенность развития пищеварительной системы у амии и, по-

Рис. VII.13. Яйцевая оболочка (А) и дробление яиц ильной рыбы (Б) и панцирника (В). 1 — лучистая оболочка, 2 — нити хориона, 3 — они же, сильно растянувшиеся после прилипания к растению (4). (А — из Nelsen, 1953; Б, В — из Гинзбург, 1968)

видимому, у панцирников состоит в том, что подзародышевая (в старом понимании, гастральная) полость закрывается с боков и сверху подрастающими сюда клетками энтодермы, образующими тонкий листок. При этом образуется трубка двенадцатиперстной кишки, открывающейся в конце пупочно-кишечным протоком в область крупных желточных бластомеров.

Исчезает этот проток ко времени резорбции желтка. У представителей других систематических групп рыб такой проток не развивается (Ballard, 1986).

Инкубационный период у амии и длиннорылого панцирника непродолжителен (8—10 сут). Предличинки имеют органы приклеивания — присоски, которыми прикрепляются к траве или камням (рис.VII.14).

Как можно видеть из краткой характеристики развития костных ганоидов, им присущи типичные черты развития необособленножелтковых яиц с голобластическим типом дробления. Однако у этих рыб появляются новые признаки, которые сближают их с костистыми рыбами. К таким признакам относятся отсутствие хорошо выраженных полостей бластоцеля и гастроцеля, образование перидермы, морфогенетические движения глубоких клеток, приводящие к закладке зародыша. Эти эмбриологические данные еще более подтверждают представления сравнительной анатомии и палеонтологии о происхождении костистых рыб от костных ганоидов.

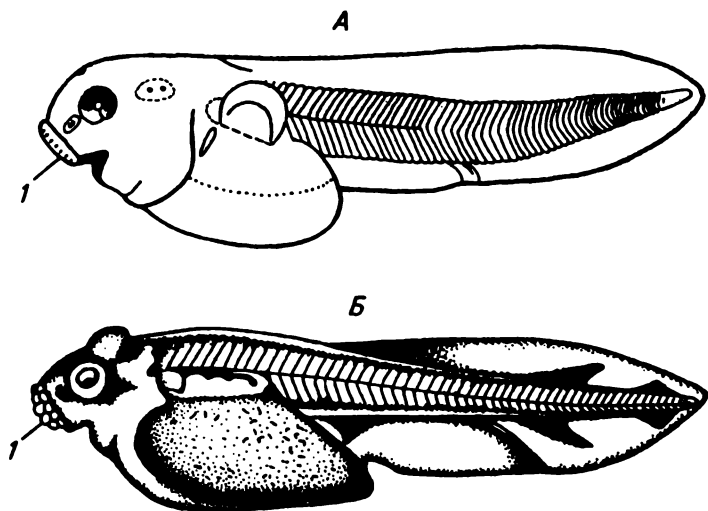


Рис. VII.14. Предличинки ильной рыбы (А) и панцирника (Б). 1 — присоска (А — по Ballard, 1986; Б — из Иванова, 1945)

# РАННИЙ ОНТОГЕНЕЗ КОСТИСТЫХ РЫБ

Все костистые рыбы (Teleostei), входящие в класс костных рыб, имеют обособленножелтковые яйца и меробластическое (дискоидальное) дробление. Однако разнообразие условий развития и путей исторического становления разных систематических групп обусловили появление в раннем онтогенезе рыб большого разнообразия эколого-морфологических особенностей, имеющих адаптивное значение.

Современные представления о раннем онтогенезе костистых рыб сложились в результате прямых наблюдений за развитием представителей разных систематических групп, а также экспериментальных исследований, выполненных на ряде объектов. В результате этих исследований в последние годы были существенно дополнены сведения о дроблении яиц (Ротт, 1987), изменены старые представления о бластуляции и гастрюляции (Ballard, 1973, 1981, 1982; Тринкаус, 1972; Махотин, 1982; Павлов, 1989), получены новые сведения об органогенезах и специфике развития отдельных видов и систематических групп.

Не имея возможности подробно рассмотреть особенности онтогенеза представителей разных семейств основное внимание в настоящей главе уделено развитию широко распространенного в наших пресных водах представителя карповых рыб — сазану (карпу) с привлечением некоторых данных и по другим видам.

## VIII.1. РАЗВИТИЕ КОСТИСТЫХ РЫБ

### ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРИОД

#### ПОДПЕРИОД — РАЗВИТИЕ В ОБОЛОЧКЕ

#### I. Этап. Активация яйца и образование бластодиска

После соединения гамет начинается активация яйца, что заметно по выделению содержимого кортикальных альвеол (гранул) и образованию перивителлинового пространства. Цитоплазма стягивается на анимальный полюс и образует бугорок — бластодиск (рис.VIII.1,А). На протяжении этапа завершается второе деление мейоза, сближаются мужской и женский пронуклеусы и вскоре появляется веретено первого деления дробления. На протяжении этапа происходит затвердевание, т. е. увеличение прочности оболочки (Зотин, 1961).

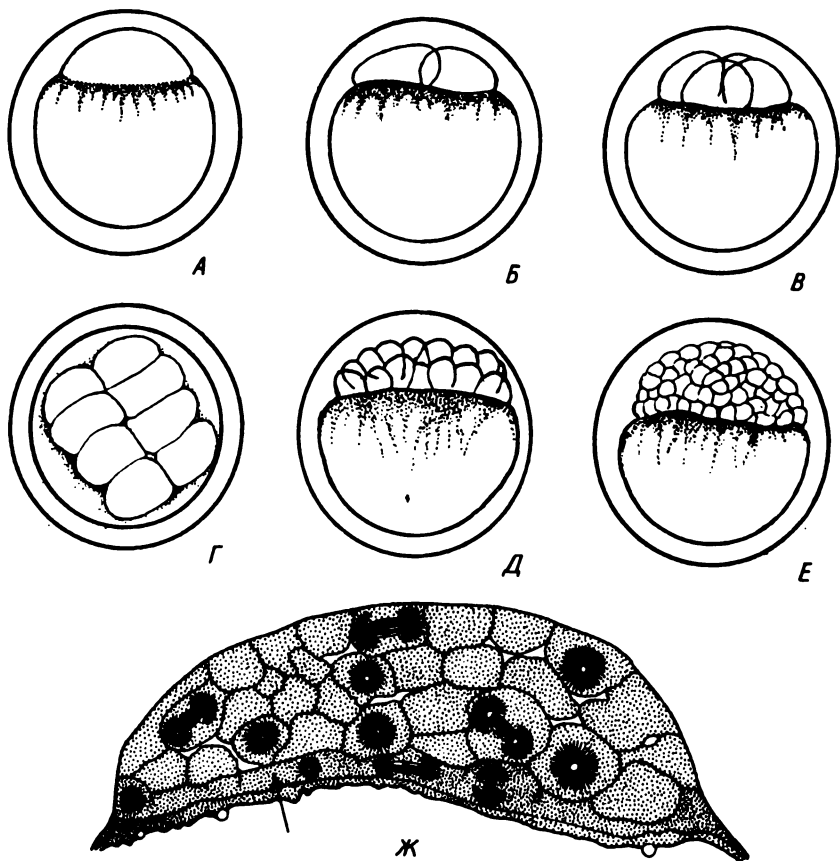


Рис. VIII.1. Ранние этапы развития карпа (А—Е, ориг.) и щуки (Ж, по Бергу, 1899). А — I этап — активация яйца и образование плазменного бугорка (температура 26°, возраст 40—50 мин). II этап — дробление: Б — 2 blastomeres (около 1 ч), В — 4 blastomeres (1 ч 20 мин), Г — 8 blastomeres (1 ч 40 мин), Д — 32 blastomeres (2 ч 20 мин), Е — 128 blastomeres (около 3 ч). Ж — яйцо щуки в конце дробления (стрелкой отмечен перибласт)

## II этап. Дробление

Дроблением называется серия митотических делений ядра и цитоплазмы зиготы, не сопровождающихся ростом клеток. Это приводит к образованию многоклеточного зародыша. Первая борозда дробления проходит через центр бластодиска в меридиональном направлении и делит бластодиск на два, обычно разных по величине, blastomeres (рис.VIII.1,Б). Вторая борозда дробления, также меридиональная, проходит перпендикулярно первой борозде, и в результате образуются четыре blastomeres (рис.VIII.1,В). Вторая борозда представляет собой также плоскость билатеральной симметрии зародыша. Две борозды третьего деления

дробления проходят параллельно одна другой через центры лежащих в два ряда бластомеров, образуя 8 клеток (рис.VIII.1,Г). Две последующие борозды четвертого деления приводят к образованию 16 бластомеров. Особенность первых четырех делений состоит в том, что деления клеток (цитокинезы) не завершаются и плазмалемма в нижней части бластомеров не образуется. Все клетки соединены в нижней части общим цитоплазматическим слоем, образуя синцитий.

Борозда пятого деления дробления (у некоторых видов — четвертого или шестого) проходит уже не меридионально, а параллельно экватору желтка (латитудинально) и это приводит к появлению 32 бластомеров и разделению их на верхние, не граничащие с желтком, и нижние, основания которых по-прежнему соединены общим слоем цитоплазмы (рис.VIII.1,Д). Соединенные нижние бластомеры образуют перибласт, который переходит в тонкий цитоплазматический слой, окружающий желток. Образование перибласта (парабласта) — специфичной для костистых (и хрящевых) провизорной структуры, было предметом изучения многих исследователей. Важной и не потерявшей до настоящих дней своего научного значения была работа, выполненная отечественным ученым Л. С. Бергом еще в конце прошлого столетия (1899). В результате шестого деления дробления образуется 64 бластомера, седьмого — 128 бластомеров (рис.VIII.1,Е), восьмого — 256. Стадии 64—256 бластомеров иногда называют «морулой». Последующие деления бластомеров приводят к образованию большого числа клеток, расположенных в виде купола на перибласте (рис.VIII.1,Ж). Совокупность этих клеток называется бластодермой.

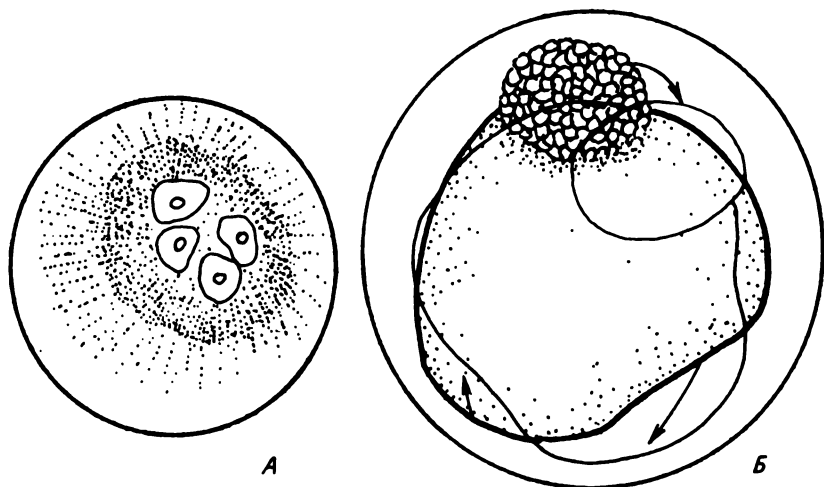


Рис. VIII.2. Ранние стадии развития канального сома (ориг.). А — стадия 4 бластомеров во время исчезновения между ними контактов. Б — цитоплазматическая моторика на стадии ранней бластулы (стрелками отмечено изменение положения бластодермы и формы желточного мешка)

Форма бластомеров на протяжении клеточного цикла не остается неизменной, а постоянно меняется. Перед очередным делением бластомеры становятся выше и соприкасаются между собой. После деления клетки слегка уплощаются и контакты между ними ослабевают (рис.VIII.2,A). Эти свойства бластомеров связаны с изменением состояния их мембран. Появление борозд дробления на поверхности цитоплазмы происходит после метафазы и приходится на ана-, тело- или интерфазу.

Особенность первых делений дробления состоит в их строгой синхронности. Число синхронных делений различно у разных видов, обычно их 4—6. Для этих делений характерна максимальная для данного вида скорость. Она определяется спецификой клеточного цикла, в котором отсутствует в интерфазе фаза  $G_1$  (табл. 3)<sup>1</sup>.

Таблица 3

*Продолжительность клеточного цикла в период дробления (по Ротт, 1980)*

| Вид                   | Температура, °C | Продолжительность, мин |     |       |       |             |
|-----------------------|-----------------|------------------------|-----|-------|-------|-------------|
|                       |                 | Интерфазы              |     |       | митоз | всего цикла |
|                       |                 | $G_1$                  | $S$ | $G_2$ |       |             |
| Стальноголовый лосось | 4               | 0                      | 120 | 100   | 146   | 366         |
| Вьюн                  | 21              | 0                      | 5   | 10    | 15    | 30          |

На 5—7-м циклах начинается десинхронизация дробления и последующие деления клеток происходят все более и более асинхронно. Десинхронизация клеточных делений начинается с возникновения «митотического градиента» или «волны митозов», распространяющейся от верхних бластомеров к нижним. Десинхронизация делений клеток свидетельствует о начавшейся дифференциации бластомеров, но четких внешних показателей этого процесса еще нет. Однако электронномикроскопические исследования выявили различия в распределении в верхних и нижних бластомерах белковых (желтка) включений. Одной из причин «волны митозов» может быть неравномерное распределение этих включений в бластомерах разных участков бластодермы. Другая причина может состоять в изменении межклеточных обменных процессов, о чем судят по уменьшению величины электрической связи между клетками.

<sup>1</sup> Клеточный цикл включает интерфазу и митоз. Интерфаза начинается стадией пресинтеза ( $G_1$ ), когда идут процессы функционирования генов и подготовительные процессы к синтезу ДНК; центральное место в интерфазе занимает фаза  $S$  — синтеза, ауторепродукции хромосом; в это время количество ДНК в клетке удваивается и вместо одной хромосомы появляются две хроматиды; завершает интерфазу фаза  $G_2$ , на которой начинается упаковка и спирализация хромосом, т. е. подготовка к будущему митозу. Митоз состоит из четырех фаз: про-, мета-, ана- и телофазы.

Несмотря на десинхронизацию делений, короткие митотические циклы, свойственные синхронным делениям, сохраняются еще на протяжении 5—7 делений. Таким образом, число быстрых делений составляет у разных видов рыб 11—13. Количество клеток на этом отрезке развития достигает нескольких тысяч: у лосося — двух, у вьюна — восьми (Ротт, 1980, 1987).

У некоторых видов на этапе дробления начинает проявляться цитоплазматическая моторика, выражающаяся в прохождении по цитоплазме волны сокращения. Это приводит к изменению формы желточного мешка и покачиванию яйца в яйцевой оболочке, что способствует устранению вокруг него микрозоны с низким содержанием кислорода.

### III этап. Бластуляция

На этапе бластуляции еще продолжается дробление blastomeres и впервые становится заметной дифференциация клеток. Поверхностные клетки blastodermis уплотняются и приобретают полигональную форму. Их боковые клеточные мембраны прилегают друг к другу, и между ними возникают контакты. В результате этого на поверхности blastodermis появляется эпителиальный пласт — перидерма<sup>1</sup>, характерная для костистых рыб (как, впрочем, и для костных ганоидов) структура (см. обзор Детлаф, 1982). Под перидермой находятся глубокие клетки, которые неплотно прилегают друг к другу, между ними имеются щели и полости, представляющие собой полость дробления — blastocoel (или первичную полость тела). У большинства костистых рыб четко выраженного blastocoela, как у осетровых и двоякодышащих рыб, нет. Видимые иногда на гистологических срезах большие полости образуются при обезвоживании зародышей в результате разного сжатия клеточного материала и желтка и являются артефактом.

В эмбриологии рыб условно выделяют раннюю, среднюю и позднюю blastulas. Для ранней blastuly характерен высокий купол клеток blastodermis, средней — небольшое его уплощение, поздней — значительное уплощение и впячивание в blastodermis верхней части желточного мешка. На blastule у некоторых видов сильно выражена цитоплазматическая моторика (рис. VIII.2, Б). Она приводит к вращению икринки вокруг своей оси и перемешиванию перивителлиновой жидкости.

Глубоким клеткам blastodermis на этапе blastuly уже свойственны слабые движения. Они выражаются в периодическом появлении у них коротких выступов — лобоподий, которыми клетки

<sup>1</sup> Перидерма на ранних стадиях развития костистых рыб выполняет функцию покровов. У одних рыб (лососевые) клетки ее отпадают перед вылуплением зародыша (Bouvet, 1976), у других — перидерма принимает участие в образовании провизорных структур у зародышей и предличинок (см. разд. VIII.2).

касаются друг друга, не образуя между собой контакта и не совершая направленных движений.

Поверхность желтка под бластодермой покрыта перибластом. За границей бластодермы на поверхности желтка перибласт переходит в тонкий цитоплазматический слой, окружающий желток. Значение перибласта состоит в переработке желтка и проведении питательных веществ в бластоцель, откуда они поступают в клетки. Этой цели служат ворсинки перибласта, направленные в бластоцель, и тяжи цитоплазмы перибласта, проникающие в желток.

Для процесса бластуляции характерно удлинение клеточного цикла, а именно интерфазы за счет увеличения фазы  $S$  и появления фазы  $G_1$ , отсутствовавшей на этапе дробления. В ядрах возникают ядрышки и активируется синтез РНК, в цитоплазме возрастает число клеточных органелл и белковых гранул. Перестройка клеточных циклов — важное событие в раннем эмбриогенезе рыб. Эта перестройка создает условия для морфогенетической функции ядер самого зародыша и означает переход от дробления к бластуляции. Относительно причин, вызывающих перестройку клеточных циклов, имеется несколько гипотез. Согласно одной из них сигналом к изменению циклов служит достижение клетками определенных величин ядерно-плазменных отношений. Вследствие отсутствия при дроблении роста клеток объем цитоплазмы в каждом бластомере после очередного деления уменьшается в два раза, в то время как содержание ДНК остается на прежнем уровне. Таким образом, ядерно-плазменное отношение все время возрастает пока не достигает величин, требующих перестройки клеточного цикла.

По другой гипотезе перестройку клеточных циклов вызывает изменение отношения в бластомерах ионов  $K$  и  $Na$ . В процессе развития ионы  $K$  поступают в бластомеры из желтка, поэтому количество  $K$  в них увеличивается. Содержание же  $Na$  не меняется. В результате отношение  $K/Na$  при развитии возрастает. К моменту замедления клеточных делений это отношение становится равным двум. Такое отношение отмечено у всех исследованных рыб, а также амфибий. Очевидно, связь между отношением  $K/Na=2$  и перестройкой клеточного цикла является закономерной (Ротт, 1987).

#### IV этап. Гастрюляция

Гастрюляцией традиционно называют процесс разделения однородной бластодермы бластулы на два слоя клеток — зародышевые листки. Различают внутренний и наружный листки, — соответственно энтодерму и эктодерму. Позднее между этими листками появляется третий листок — мезодерма. Гастрюляция в разных систематических группах животных идет разными способами. Она осуществляется благодаря интенсивным морфогенетическим перемещениям клеток, и результат ее всегда один —

образуется комплекс осевых зачатков, расположенных соответственно основному плану строения животного.

Процесс гастрюляции у костистых рыб, как показали исследования Балларда (Ballard, 1973, 1982), весьма своеобразен и отличается от этого процесса у прочих позвоночных. У рыб не происходит подворачивания бластодермы и, по существу, не образуются зародышевые листки, а происходит в закладывающемся теле зародыша рассортировка клеток согласно их детерминации.

У костистых рыб гастрюляция осуществляется двумя типами перемещения клеток бластодермы: обрастанием желтка, т. е. эпиболией, при которой клетки мигрируют в меридиональном направлении, и осевой конвергенцией, при этом клетки движутся в широтном направлении — к будущей оси зародыша. При переходе к гастрюляции происходят существенные изменения в структуре и свойствах клеток бластодермы. В их цитоплазме возрастает число клеточных органелл и усложняется их строение. Это приводит к увеличению активности клеток, установлению между ними контактов и слипанию (адгезии) их. Короткие выступы глубоких клеток — лобоподии — превращаются в длинные отростки с веерообразными мембранами на концах — филоподии, благодаря которым и осуществляются контакты и перемещения клеток. В начале гастрюляции происходит эвакуация глубоких клеток из центральной части бластодермы к ее периферии. При этом между перибластом и перидермой возникает полость, расположенная немного асимметрично по отношению к центру зародышевого диска. Обычно эту полость считают бластоцелом, однако Баллард полагает, что она не гомологична бластоцелю, и называет ее полостью желточного мешка, внутрizarодышевой<sup>1</sup>.

Глубокие клетки, мигрировавшие из центра бластодермы, образуют по краю зародышевого диска утолщение — зародышевое кольцо. В дорсальном секторе бластодермы (будущем головном отделе зародыша) происходит концентрация глубоких клеток — зародышевый узелок, который вскоре удлиняется вследствие поступления нового клеточного материала и преобразуется в зародышевый щиток. Глубокие клетки бластодермы у одних рыб (треска *Gadus morhua marisalbi*) еще до миграции из центральной части бластодермы, у других (сайка *Boreogadus saida*) в зародышевом кольце образуют два слоя клеток: верхний — эпибласт, прилегающий к нижней поверхности перидермы, и нижний — гипобласт, располагающийся на перибласте (Махотин, 1982).

Эпиболия начинается с разрастания перибласта, находящегося под бластодермой на анимальном полюсе, называемого внутренним или базальным (Доронин и др., 1989). Краевая зона

<sup>1</sup> Эта полость у многих видов рыб с донной икрой сохраняется довольно долго, она служит для ориентации зародышей головой вверх, и называют ее перибластическим синусом (Соин, Черняев, 1961) (см. рис. VI.2).

перибласта выступает за край бластодермы и постепенно распространяется в сторону вегетативного полюса. Одновременно перибласт слегка смещается в сторону будущей оси зародыша (Long, 1983). Распространяющийся по желтку перибласт называют наружным. Краевые клетки перидермы слипаются с перибластом, образуя край обрастания. Перибласт, разрастаясь, увлекает за собой перидерму. В начале и конце обрастания перибласт обычно распространяется впереди клеточного материала (Тринкаус, 1972). Перемещение глубоких клеток бластодермы происходит в составе зародышевого кольца. Достигнув вегетативного полюса, наружный перибласт смыкается, затем срастаются перидерма и края бластодермы, сначала окружая, потом замыкая остаточную часть желтка — желточную пробку (рис.VIII.3).

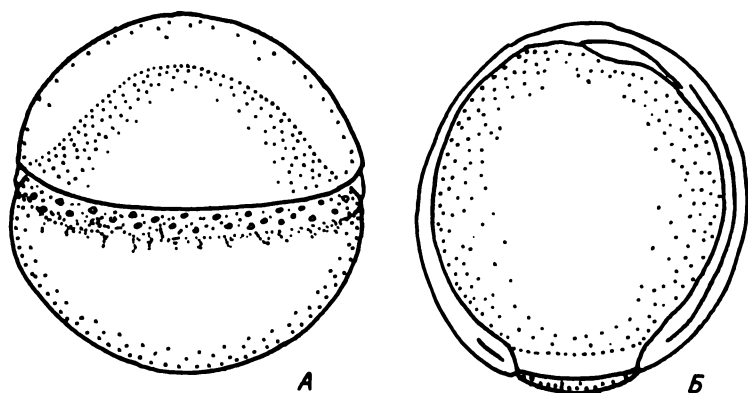


Рис. VIII.3. IV этап — гастрюляция у карпа (ориг.). А — начало обрастания (7 ч), Б — завершение обрастания, заметны закладка тела зародыша и небольшая желточная пробка (9 ч)

Желток, окруженный перибластом и клеточным материалом, называется желточным мешком. Его рассматривают как провизорный орган зародыша (Токин, 1987) и как первичную кишку (Бочаров, 1988).

На протяжении эпиболлии область зародыша, испытывающая цитоплазматическую моторику, становится все меньше, так как желток покрывается клеточным материалом.

**Осевая конвергенция.** Перемещение глубоких клеток из бластодермы зародышевого диска происходит по радиусам, причем клетки, располагавшиеся в дорсальном секторе, мигрируют пучком непосредственно в зародышевый щиток. Клетки боковых и вентрального секторов мигрируют сначала в зародышевое кольцо по меридианам яйца, но при этом всегда уклоняются в дорсальную сторону (VIII.4,А,Б). Достигнув кольца, они меняют путь миграции и начинают перемещаться к закладке зародыша, т. е. в дорсальном направлении, где и происходит их концентрация (рис.VIII.4,Б). Эти перемещения глубоких клеток в широтном

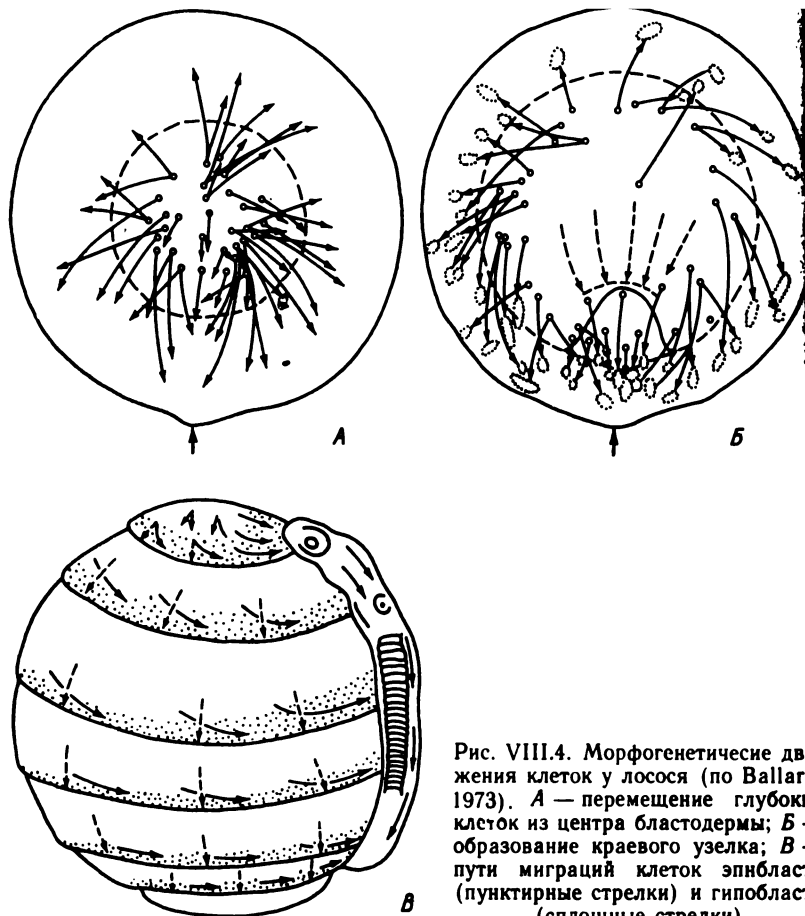


Рис. VIII.4. Морфогенетические движения клеток у лосося (по Ballard, 1973). А — перемещение глубоких клеток из центра бластодермы; Б — образование краевого узелка; В — пути миграций клеток эпибласта (пунктирные стрелки) и гипобласта (сплошные стрелки)

направлении к оси зародыша называются осевой конвергенцией. Как показали эксперименты, проведенные на зародышах форели, осевая конвергенция клеток гипобласта определяется соответствующими конвергентными перемещениями наружного перибласта, выполняющего важную роль в обеспечении билатеральной симметрии зародыша (Long, 1983). Клетки гипобласта активны и подвижны. Они часто располагаются двумя слоями. Нижний из них, будущая энтодерма, образован одним рядом рыхло расположенных клеток. Верхний слой, будущая мезодерма, представлен клетками, расположенными более плотно и в несколько рядов. Клетки гипобласта в зародышевом кольце мигрируют в сторону вегетативного полюса, уклоняясь к оси зародыша. Скорость их перемещений составляет у фундулуса 10—15 мкм/мин. При замыкании желточной пробки остаточная мезодермальная часть гипобласта не включается в туловище зародыша и образует в области пробки скопление клеток — ареолу. Эпибласт представлен плотно прилегающими друг к другу клетками, мигрирующими пластом в

меридиональном направлении по внутренней поверхности перидермы. Перемещение эпибласта происходит с некоторой задержкой по сравнению с гипобластом. Мигрирующие к вегетативному полюсу пласты оставляют на поверхности желтка клетки, которые образуют покров желточного мешка и в скором будущем его сосудистую систему.

### Презумптивные зачатки

На протяжении гастрюляции глубокие клетки бластодермы движутся по своим траекториям к зародышевому щитку. Достигнув его, клетки рассортировываются и занимают определенное положение: верхнюю часть зародыша представляет эктодерма, среднюю — мезодерма и материал хорды, нижний пласт, лежащий на перибласте, представлен энтодермой (рис.VIII.5). Это

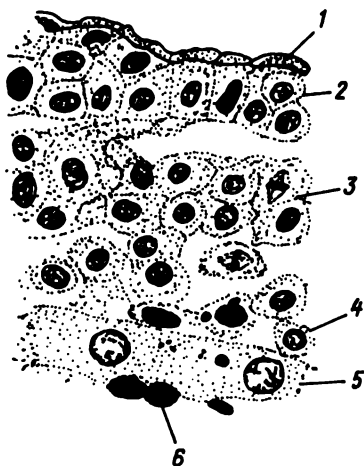


Рис. VIII.5. Срез через зародышевый щиток карпа (ориг.). 1 — перидерма, 2 — эктодерма, 3 — мезодерма, 4 — энтодерма, 5 — перибласт, 6 — желток

свидетельствует о том, что в раннем эмбриогенезе, на бластуле, происходит детерминация этих клеток. Она возникает, очевидно, в результате качественных различий клеток, расположенных в разных участках бластодермы.

Современные карты презумптивных зачатков составлены для стальноголового лосося *S. gairdneri* и представителя сем. чукучановых — катостомуса *Catostomus commersoni* Баллардом (Ballard, 1981, 1982) на основании экспериментальных данных.

Карты презумптивных зачатков у исследованных рыб трехмерны. Это означает, что клетки нервной системы, мезодермы, хорды и кишки располагаются на трех уровнях. У катостомуса при рассмотрении бластодермы с анимального полюса (в нижней части бластодермы находится место закладки зародышевого узелка) почти весь ее верхний слой занимает презумптивная центральная нервная система и покровы, причем среднюю часть — передний и средний мозг, а изогнутую в виде широкого полуме-

сяца нижнюю часть — задний мозг (рис.VIII.6,А). В самом глубоком слое нижней части бластодермы находится презумптивная энтодерма, а над ней, занимая несколько меньшую область, материал хорды (рис.VIII.6,В). Всю заднюю толщу бластодермы и центральную часть между презумптивными нервной системой и хордой занимает мезодерма. Причем, в центральной части располагается головная мезодерма, позади нее материал хвостовых сомитов. С боков передней части бластодермы, в виде овалов — передние туловищные сомиты, с боков же в виде широких длинных полулуний — туловищные сомиты после 10-го сомита (рис.VIII.6,Б). В бластодерме лосося расположены презумптивных зачатков в общих чертах сходно с таковыми у катостомуса.

Приводившиеся ранее в литературе карты презумптивных зачатков были составлены Пастельсом (Pasteels, 1936) для лосося и Оппенгеймер (Oppengeimer, 1936) для фундулуса. Эти карты были одномерны. По существовавшим до работ Балларда

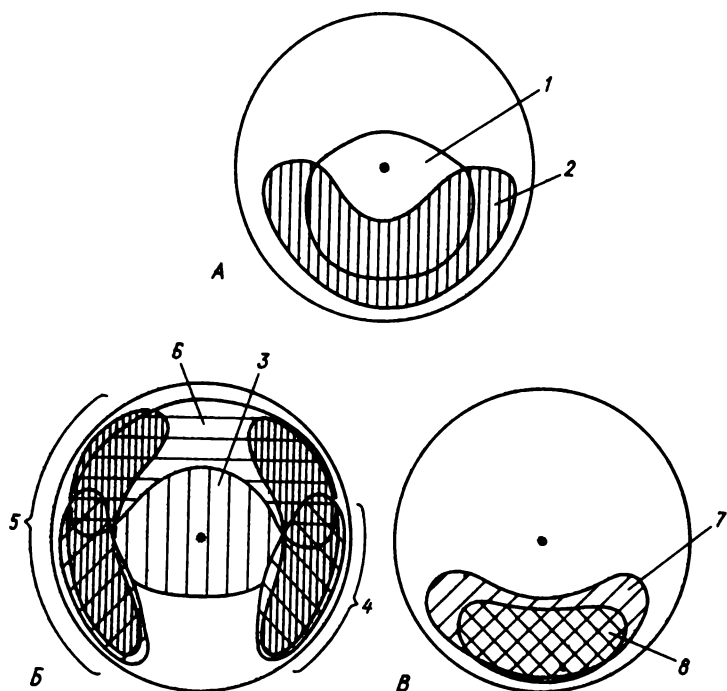


Рис. VIII.6. Карта презумптивных зачатков катостомуса (по Ballard, 1982). А — верхний слой бластодермы: 1 — передний и средний мозг, 2 — задний мозг. Б — средний слой бластодермы: 3 — головная мезодерма, 4 — передние туловищные сомиты, 5 — туловищные сомиты после 10-го сомита, 6 — хвостовые сомиты. В — нижний слой бластодермы: 7 — энтодерма, 8 — хорда

представлениям, гастрюляция у костистых рыб происходит по общему для позвоночных животных плану, т. е. благодаря инвагинации клеточного материала, из которого впоследствии дифференцируются зародышевые листки.

## V этап. Органогенез

К началу органогенеза тело зародыша в виде валика располагается на желточном мешке (рис. VIII.7, А). Высота тела, особенно передней части, на протяжении этапа заметно возрастает. Дифференциация органов происходит в краниально-каудальном направлении. Завершается этап образованием зачатка хвостового отдела — хвостовой почки.

Дифференциация хорды в осевом зачатке мезодермы происходит на ранней стадии развития, еще до сегментации туловищной мезодермы. Клетки хорды отделяются от мезодермальных в виде тяжа по оси зародыша. Структура

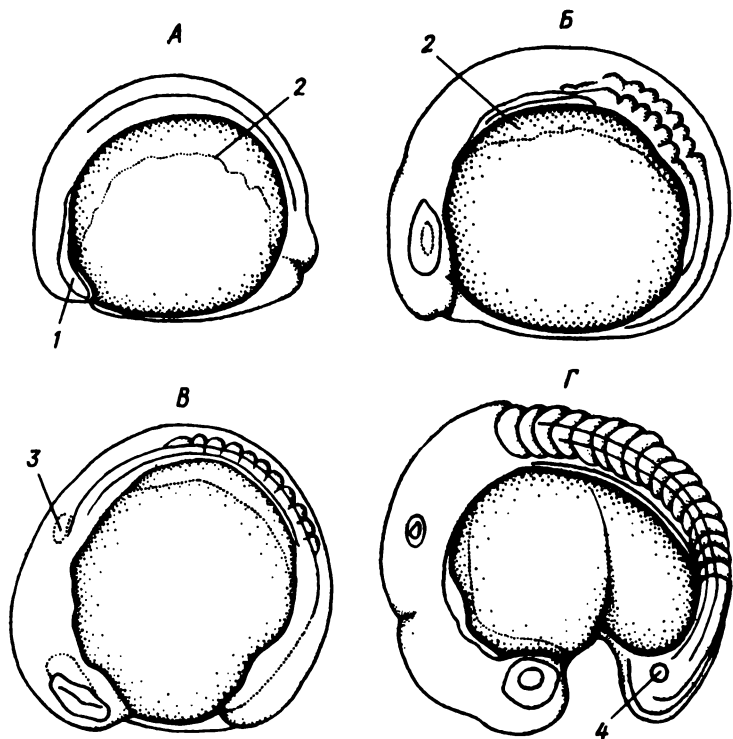


Рис. VIII.7. V этап — органогенез у карпа (ориг.). А — закладка зародыша (около 10 ч), Б — появление зачатков глаз (13 ч), В — появление слуховых плакод (15 ч), Г — появление в глазах хрусталиков, полостей в слуховых зачатках и купферова пузырька (18—20 ч). 1 — головная мезодерма, 2 — боковая пластинка, 3 — слуховая плакода, 4 — купферов пузырек

клеток хорды и мезодермы вначале сходна. Но вскоре клетки хорды уплощаются, вакуолизируются и приобретают форму дисков (Laale, 1982).

**Дифференциация мезодермы.** В самом начале этапа под головным отделом зародышей в виде валиков располагается головная мезодерма и мезодерма передних туловищных сомитов (рис.VIII.7,А). Головная мезодерма далее утончается и распадается на мезенхимные клетки. Мезодерма передних сомитов в виде двух тяжей продолжает продвигаться в каудальном направлении.

Туловищная мезодерма, мигрировавшая из зародышевого кольца справа и слева от оси зародыша, образует два пласта сливающихся с мезодермой, поступившей в зародыш спереди. Мезодерма располагается в виде пластов по обе стороны от хорды, представлена утолщенной верхней частью и суженной средней частью, которая переходит в тонкий вентральный слой — спланхнотом, или боковую пластинку.

Сегментации, т. е. расчленению на отдельные блоки — сомиты, подвергается лишь утолщенная дорсальная часть мезодермы. При этом происходит объединение мезодермальных клеток в группы, разделенные узкими щелями. Число сомитов постепенно возрастает, благодаря обособлению их из задней несегментированной части мезодермы (рис.VIII.7,Б—Г).

На протяжении этапа происходит дифференциация сомита. Прежде всего от него отделяется спланхнотом, и в области его отделения от «ножек сомита» обособляется промежуточная мезодерма. Часть ее, называемая нефротомом, образует выделительную систему зародыша и личинки. Самый передний короткий отрезок тяжа формирует предпочку — *properphros*, а остальной длинный отрезок — предпочечный (пронефрический) выводной проток. Другая часть промежуточной мезодермы в виде мезенхимных клеток смещается под хорду и сливается в продольный тяж клеток, образующих позднее магистральные сосуды — спинную аорту и задние кардинальные вены. Третья часть мезенхимных клеток представляет собой склеротомную мезенхиму. Она мигрирует к хорде и окрящевевает впоследствии на ее оболочке в четырех местах на каждый будущий позвонок: справа и слева в верхней и нижней частях. Два дорсальных хрящевых зачатка образуют позднее, уже у личинок, невральную дугу позвонка, а два вентральных — нижние отростки позвонков. Тела позвонков образуются в личиночном периоде жизни. Еще некоторое количество отделяющейся от сомита мезенхимы, называемой дерматомной, перемещается под эпителий и образует соединительнотканый слой кожи. После отделения от сомитов нефро-, склеро- и дерматома, а также мезенхимы кровеносных сосудов остается их основная часть — миотомы, которые образуют туловищную мускулатуру (Иванов, 1945).

Сбоку сомиты и образующиеся после их дифференциации миотомы имеют вначале форму прямоугольников со сглаженными

углами. При образовании примерно половины туловищных миотомов форма их меняется. Они изгибаются в средней части и приобретают вид конусов, направленных вершиной вперед (рис. VIII.7, Г). В связи с развитием миофибрилл миотомы начинают сокращаться, что приводит к легким изгибам тела зародышей.

**Дифференциация энтодермы.** Под мезодермальным слоем зародыша располагается тонкий слой энтодермы, лежащей на перибласте. Задняя часть энтодермального зачатка расширена и в ней примерно в середине этапа появляется характерный для костистых рыб провизорный орган — купферов пузырек (рис. VIII.7, Г), названный в честь описавшего его немецкого эмбриолога Купфера. Этот пузырек представляет собой маленькое расширение в энтодерме. С удлинением энтодермального зачатка он перемещается в каудальном направлении, затем уменьшается и исчезает. Функция купферова пузырька до сих пор не ясна. Наблюдения показывают, что возникает он в заднем отделе зачатка кишки и перемещается вместе с ним. В месте исчезновения пузырька образуется анальное отверстие (Крыжановский, 1956).

**Дифференциация эктодермы.** Верхний эктодермальный слой зародыша имеет утолщенную посередине невральную пластинку. Клетки ее, конвергируя к центру, образуют плотный нервный тяж, утолщенный в головном отделе. По мере роста зародыша происходит удлинение неврального тяжа. Зачаток головного мозга, представленный на ранних стадиях одним утолщением, с началом сегментации мезодермы дифференцируется на три отдела. В них вскоре появляются полости, и плотные зачатки превращаются в мозговые пузыри — передний, средний и задний — соответственно — *prosencephalon*, *mesencephalon*, *rhombencephalon*.

Зачатки глаз у рыб овальной формы, плотные, они появляются у зародышей в области переднего мозгового утолщения на начальных стадиях сегментации мезодермы (у карповых рыб при 4—5 сегментах), когда полости в зачатке мозга еще не образовались (рис. VIII. 7, Б). Вскоре в зачатках глаз появляются щелевидные полости, и они превращаются в глазные пузыри. На более поздних стадиях развития полости в глазах увеличиваются. Началом превращения глазных пузырей в бокалы считают утолщение наружных стенок глазных пузырей и их инвагинацию вовнутрь. Одновременно закладываются хрусталики в виде утолщения внутреннего слоя эпителия, прилегающего с боковых сторон к глазу. К концу этапа хрусталики отделяются от эпителия и размещаются в полости глаза (рис. VIII. 7, Г). Глаза остаются связанными с мозгом широкими глазными стебельками (Бабурина, 1972).

Слуховые зачатки в виде плакод появляются у зародышей на стадии 8—12 туловищных сегментов в области заднего мозгового пузырька (рис. VIII. 7, В). Вскоре в них благодаря расхождению клеток возникают узкие, постепенно увеличивающиеся полости и

плакоды превращаются в слуховые пузырьки (рис. VIII. 7, Г). Стенки их с увеличением полости утончаются, но в местах расположения будущих чувствующих пятен остаются утолщенными (Макеева, 1958). Расстояние между слуховыми пузырьками глазами на этом этапе довольно большое. Оно равно ширине 7—8 туловищных сегментов. Это связано с тем, что головной мозг не имеет изгибов и лежит в одной плоскости.

За слуховыми плакодами у рыб закладываются, также в виде плакод, зачатки органов боковой линии. Они разрастаются по эпидермисом вперед — над и под глазами, и назад, в туловище. По мере разрастания зачаток оставляет местные утолщения, из которых впоследствии развиваются чувствующие бугорки — невральные (Дислер, 1960; Смирнов, 1985).

## VI этап. Отчленение хвостового отдела от желточного мешка

На этом этапе хвостовая почка, удлиняясь, образует хвостовой отдел зародыша. В нем дифференцируется хорда, спинной мозг, сомиты. Существенным моментом этого этапа является закладка сердца. Оно развивается из мезодермальных клеток, отделяющихся впереди от правой и левой боковых пластинок, в месте их соединения. На ранней стадии сердце представлено трубкой, которая вскоре начинает пульсировать. Располагается сердце с левой стороны зародыша между головой и желточным мешком (рис. VIII.8).

Продолжается дальнейшая дифференциация нервной системы, приводящая к образованию пяти дефинитивных отделов головного мозга. Передний мозговой пузырь образует передний — telencephalon и промежуточный — diencephalon мозг, средний пузырь образует средний мозг — mesencephalon, а задний — продолго-

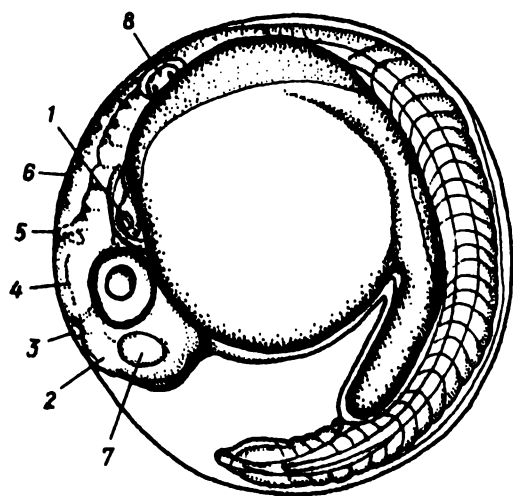


Рис. VIII.8. VI этап развития карпа — отчленение хвостового отдела от желточного мешка (1 сут 6—8 ч) (ориг.). 1 — сердце, 2 — передний мозг, 3 — эпифиз (область промежуточного мозга), 4 — средний мозг, 5 — зачаточный мозжечок, 6 — продолговатый мозг (заметны энцефаломеры), 7 — обонятельная капсула, 8 — слуховой пузырек (видны отолиты).

ватый мозг myelencephalon (medulla oblongata) — и мозжечок — metencephalon (cerebellum), который развивается благодаря разрастанию передней стенки заднего пузыря. На этом этапе или иногда предыдущем проявляется сегментация заднего отдела мозга, образующего несколько нейромеров или энцефаломеров, исчезающих на протяжении этапа. Над промежуточным мозгом возникает небольшое выпячивание — зачаток верхней мозговой железы — эпифиза (рис. VIII.8). В глазах развивается сетчатка, а в пигментной оболочке появляется черный пигмент — меланин. Перед глазами в виде округлых эктодермальных утолщений закладываются обонятельные плакоды. В слуховых пузырьках появляются два отолита. Они располагаются в области утолщений стенки пузырька — чувствующих пятен.

Кишечник представлен плотным зачатком, расположенным под хордой в углублении желточного мешка. Заднюю часть тела и хвост зародыша окаймляет узкая непарная плавниковая складка, развивающаяся за счет эктодермы и содержащая мезенхимные клетки. В передней части зародыша ниже туловищных миотомов закладываются грудные плавники в виде скоплений мезенхимы под перидермой.

На этом этапе развития начинается нервно-мышечная моторика. Зародыши становятся подвижными и переворачиваются в оболочке. Это способствует перемешиванию перивителлиновой жидкости и улучшению газообмена.

## **VII этап. Развитие эмбриональной сосудистой системы**

На этом этапе закладываются и начинают функционировать многие дефинитивные сосуды и ряд провизорных, выполняющих роль органов дыхания, а также идет формирование клеток крови. На ранних стадиях эритроциты еще не окрашены, поскольку не содержат гемоглобина, затем он появляется, и эритроциты приобретают сначала желтоватый, а затем красный цвет. Сердце имеет небольшой изгиб и представлено двумя попеременно пульсирующими отделами: предсердием и желудочком. В жаберной области закладываются дуги. Сосудов в этой области еще нет, поэтому кровь из сердца поступает в голову и спинную аорту по передним парным мандибулярным дугам аорты. Аорта располагается под хордой и кровь течет в ней в каудальном направлении. Достигнув начала хвоста, аорта переходит в хвостовую артерию, которая изгибается вниз, поворачивается вперед и становится нижней хвостовой веной. У зародышей многих видов рыб эта вена проходит ниже хвостовых миотомов в анальной плавниковой складке, где образует изгибы. В туловищном отделе хвостовая вена продолжается в заднюю, пока еще непарную, кардинальную вену, располагающуюся под спинной аортой. Впереди грудных плавников кардинальная вена раздваивается и ветви ее, сливаясь с парными передними кардинальными венами, несущими кровь из головы, образуют кювьеровы протоки (рис. VIII. 9, А). Эти прото-

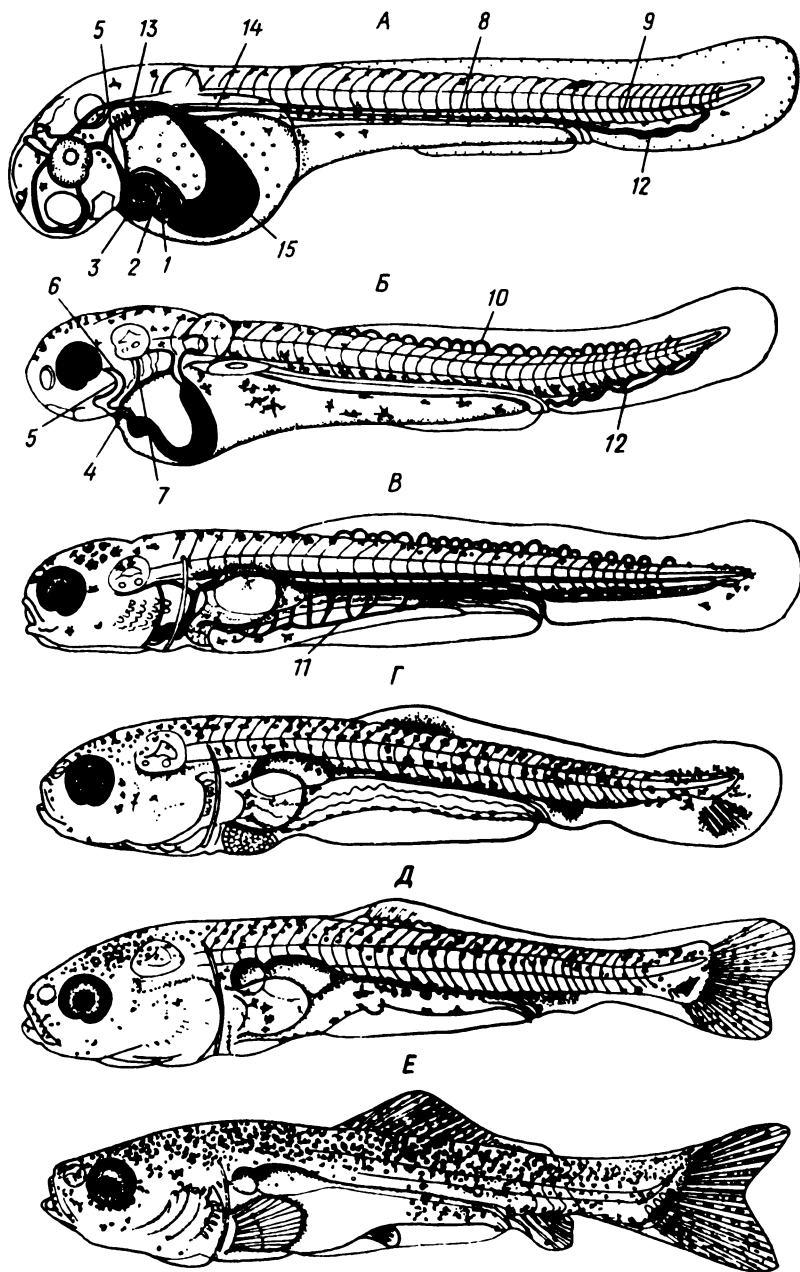


Рис. VIII.9. Завершение эмбрионального периода (А, Б) и личиночный период (Б—Е) развития карпа (ориг.). А — VII этап — развитие эмбриональной сосудистой системы, возраст 1 сут 10 ч; Б — VIII этап — развитие жаберно-челюстного аппарата, 2 сут 5 ч (на этом этапе происходит вылупление); В — I этап — смешанное питание, 4—5 сут; Г — II этап — полное внешнее питание, 6 сут; Д — III этап — развитие лучей в непарных плавниках, 8—9 сут; Е — IV этап — раз-

ки у многих видов широкие и охватывают с обеих сторон переднюю часть желточного мешка. Впадают они в предсердие или в дифференцирующийся венозный синус. Кювьеровы протоки и хвостовая вена выполняют функцию эмбриональных органов дыхания. В конце этапа у зародышей появляются сегментальные сосуды. В туловище они берут начало от спинной аорты, огибают мускульные сегменты и впадают в заднюю кардинальную вену. В хвостовой части эти сосуды берут начало от хвостовой артерии и впадают в хвостовую вену (Соин, 1966).

На протяжении этапа происходит постепенное выпрямление головы, сопровождающееся появлением изгиба головного мозга, дежавшего до этого в одной плоскости. Этот процесс называют концентрацией головного мозга. Он приводит к значительному выпячиванию среднего мозга, что видно у зародышей как по строению мозга, так и по значительному сокращению расстояния между глазами и слуховыми пузырьками; у карпа, например, от 0,7 до 0,15 мм. В середине этапа на голове и спине зародышей появляются меланофоры — пигментные клетки с отростками, содержащие меланин.

Тело зародыша окружает непарная плавниковая складка. Она начинается на спине, окаймляет хвост и продолжается вперед под хвостовым отделом до области анального отверстия. По вентральной стороне желточного мешка до анального отверстия проходит преанальная складка. На передней части желточного мешка появляются одноклеточные железы вылупления, число которых возрастает к концу этапа. Эти железы продуцируют протеолитический фермент, снижающий прочность яйцевой оболочки.

Зародыши стали очень подвижными и постоянно ворочаются в яйцевых оболочках, причем при высокой температуре или снижении уровня растворенного в воде кислорода их движения более активны.

Подпериод — развитие вне оболочки

### **VIII этап. Развитие жаберно-челюстного аппарата**

На этом этапе происходит вылупление карпа из икринок, чему способствуют активные движения зародышей и снижение прочности яйцевых оболочек. Вылупившихся рыб называют предличинками (или свободными зародышами). У них происходит быстрая резорбция желточного мешка и вследствие этого изменение его формы. Уменьшается главным образом передняя, расширенная часть мешка, а длина его не меняется. Утилизация желтка

---

Витие лучей в парных плавниках, 12—14 сут. 1 — венозный синус, 2 — предсердие, 3 — желудочек; 4 — брюшная аорта, 5 — мандибулярная и 6 — гиоидная дуги аорты, 7 — жаберная крышка, 8 — спинная аорта, 9 — хвостовая артерия, 10 — сегментальные сосуды, 11 — желточно-подкишечная вена, 12 — нижняя хвостовая вена, 13 — передняя и 14 — задняя кардинальные вены, 15 — кювьеров проток

происходит по-прежнему благодаря деятельности перибласта. Однако доставка питательных веществ только через перибласт сильно увеличивающемуся организму была бы недостаточной, в переносе этих веществ участвует также сосудистая система желточного мешка.

В строении кровеносной системы произошли значительные изменения. Уменьшение передней части желточного мешка приводит к постепенному укорочению кювьеровых протоков и снижению дыхательной функции. В качестве замены им на желточном мешке образуется другая система сосудов, представленная желточно-подкишечными венами, располагающимися с обеих сторон мешка (рис. VIII.9, Б). Кровь в них поступает в передней части кишечной артерии, а в задней — из задней брыжеечной. Кишечная артерия отходит от чревной артерии, берущей начало в передней части спинной аорты. Чревная артерия делится на две ветви: короткую, заходящую в печень — печеночную артерию, и более длинную, располагающуюся над кишечником, — кишечную. Сегментальные сосуды удлинились и вышли в спинную плавниковую складку, нижняя хвостовая вена по-прежнему образует изгибы в анальной части непарной плавниковой складки. Все эти сосуды выполняют функцию эмбриональных органов дыхания. Заметные изменения сосудистой системы произошли в жаберной области. Кроме мандибулярной дуги аорты, функционирует и следующая дуга — гиоидная, впадающая в верхнюю часть мандибулярной дуги, а вскоре появляются и четыре жаберные артерии. Все эти сосуды берут начало от короткой брюшной аорты, начинающейся расширением — луковицей аорты. Жаберные сосуды соединяясь верхними концами, образуют начало спинной аорты (рис. VIII.9, Б). На более ранних этапах развития кровь из сердца поступала в спинную аорту лишь по мандибулярной дуге. С появлением жаберных артерий мандибулярная дуга не редуцировалась. Она стала снабжать кровью развивающуюся на этом этапе ложножабру (*pseudobranchia*), расположенную за глазами. Окисленная в ложножабре кровь поступает в глаза (Крыжановский, 1933; Соин, 1966).

На протяжении этапа происходит быстрое развитие челюстного и жаберного аппаратов, а также других систем органов подготавливающих организм к активному образу жизни. Появляется зачаток плавательного пузыря в виде дорсального выпячивания кишки, зачаток печени как выпячивание вентральной стороны кишки.

В начале этапа рот представлен ямкой, которую снизу окаймляет развивающаяся нижняя челюсть. К концу этапа с развитием челюстей из заложившихся ранее мезодермальных зачатков ротовой аппарат становится слегка подвижным. В глоточной области появляются жаберные дуги. Их развитие связано с образованием кишечной энтодермой боковых выпячиваний, в которых возникают полости — жаберные карманы. Навстречу им растут парные утолщения эктодермы — жаберные эктодермальные пла-

тинки. Жаберные карманы затем прорываются наружу, образуя жаберные щели, между которыми располагаются дуги. На эктодермальных зачатках дуг к концу этапа появляются короткие жаберные лепестки (рис. VIII.9, Б). Голова предличинки выпрямляется. Глаза у них целиком пигментированы, черные и сетчатка уже дифференцирована. Обонятельная плакода приобретает форму ямки вследствие резорбции поверхностных эпителиальных клеток. В слуховых пузырьках развиваются полукружные каналы. Их развитие связано с появлением гребней на медиальной и латеральной стенках пузырька, растущих навстречу друг другу. Сливаясь, гребни отделяют от пузырька полости каналов. Передняя верхняя из них является передним вертикальным каналом, задняя верхняя — задним, а образующаяся в нижней латеральной части — горизонтальным. Все каналы впадают в общую полость пузырька, не разделенную еще на овальный и круглый мешочки. Тело предличинки окаймлено непарной плавниковой складкой, которая стала шире и длиннее. К вылуплению хвост слегка изгибается вверх. Такой изгиб хвоста, а также положительное отношение к свету приводят к тому, что предличинки, пытаясь плыть, поднимаются вверх в более освещенные и содержащие больше кислорода слои воды, где, коснувшись расширенной частью желточного мешка, стеблей и листьев растений, прикрепляются к ним. Это происходит вследствие развития у них к вылуплению специальных желез приклеивания, выделяющих липкий секрет. Случайно оторвавшись, предличинки снова всплывают и прикрепляются к растениям.

## ЛИЧИНОЧНЫЙ ПЕРИОД

### I этап. Смешанное (эндогенно-экзогенное) питание

Характерная особенность этого этапа состоит в переходе личинок к активному образу жизни. В связи с этим у них заполняется воздухом плавательный пузырь (точнее — задняя его камера), что позволяет личинкам держаться в толще воды (рис. VIII. 9, В). У карповых, лососевых и многих других рыб плавательный пузырь заполняется воздухом, который личинки заглатывают, поднимаясь к поверхности воды. Пузырьки воздуха из кишечника по воздушному каналу попадают в плавательный пузырь. У других рыб, например у цихлид, плавательный пузырь заполняется газом, продуцируемым внутренним эпителием пузыря.

Тело личинки выпрямлено и его по-прежнему окаймляет непарная плавниковая складка, расширенная в хвосте. Грудные плавники заметно увеличились, занимают вертикальное положение и стали подвижными. В основании их появился костный зачаток плечевого пояса — клейтрум (cleithrum). Жаберная крышка почти полностью закрывает дуги. В жаберных лепестках начинает циркулировать кровь, что свидетельствует об усилении жа-

берного дыхания. Однако провизорная дыхательная система еще продолжает функционировать. По бокам головы и тела располагаются бугорки органов боковой линии — невромасты. Они представлены чувствующими и опорными клетками. Чувствующие клетки имеют тонкие волоски, соединенные слизистым веществом в виде колпачка, образующим столбик — купулу, воспринимающую колебания воды. Это первичные невромасты. Вторичные возникают на более поздних этапах вследствие индукции их веточками боковой ветви блуждающего нерва (Дислер, 1960). Желточный мешок стал небольшим и узким. Кишечник на всем протяжении имеет полость, началась его слабая перистальтика. По передним отделом кишки, прилегая к желточному мешку, располагается печень. Рот стал конечным, подвижным, но еще не вполне закрывается. На теле имеются многочисленные меланофоры. Голова и спина покрыты желтым диффузным пигментом. Личинки активно плавают и питаются мелкими малоподвижными водными организмами — коловратками, науплиусами ракообразных водорослями, но основное питание их происходит еще за счет желточного мешка.

## **II этап. Полное внешнее питание, дифференциация непарной плавниковой складки**

Желток резорбировался и личинки питаются только внешней пищей. У них хорошо сформированы челюсти, на которых развились провизорные роговые зубчики. Жабры закрыты жаберной крышкой, в ней появились зачатки всех окостенений, а в межжаберной перепонке образовались лучи. Личинки полностью перешли на жаберное дыхание, и провизорная сосудистая дыхательная система редуцировалась (рис. VIII. 9, Г).

Задний конец хорды слегка загибается вверх, развиваются нижние дуги позвонков. Началась дифференциация непарной плавниковой складки. Сначала из нее выделяется лопасть хвостового плавника, в нижней части которой вскоре закладываются лепидотрихии. К концу этапа начинают выделяться лопасти спинного и анального плавников. Они становятся более широкими, а в их основаниях появляется скопление мезенхимы. Кишечник расширился, но по-прежнему представлен прямой трубкой. Усилилась пигментация тела, и в целом личинки окрашены в зеленоватый цвет, что делает их менее заметными среди растений.

Активному поиску пищевых организмов способствуют зрение и органы чувств боковой линии. Личинки держатся на мелководье у берега, между водных растений. Питаются коловратками, личинками ракообразных и хирономид из обрастаний.

## **III этап. Развитие лучей в непарных плавниках**

На этом этапе завершается формирование хрящевого черепа личинок и центр тяжести смещается вперед. Но личинки не опуска-

каются головой вниз, поскольку к данному времени формируется и заполняется воздухом передняя камера плавательного пузыря, что позволяет им сохранять горизонтальное положение. Конец хорды у личинок еще больше загибается вверх; и под ним закладываются гипуралии, служащие опорой для лепидотрихий нижней лопасти хвостового плавника. Начинают быстро развиваться лучи в непарных плавниках, сначала в хвостовом, который приобретает гомоцеркальную форму, затем в спинном и анальном. При развитии спинного и анального плавников, в месте их закладки в плавниковой складке, появляется в виде отдельных скоплений мезенхима (ранее эти скопления называли мускульными почками). Вскоре мезенхима дифференцируется в мышцы плавниковых лучей. Мускулатура хвостового плавника развивается за счет последних хвостовых миотомов. Возникающие лучи — лепидотрихии образуются за счет кожных окостенений.

С появлением первых лучей в спинном плавнике закладываются брюшные плавники в виде мезенхимных скоплений. Преанальная складка сохраняется еще широкой и служит стабилизатором при движении (рис. VIII. 9, Д). В кишечнике личинок развивается первая пара петель.

Личинки стали более подвижными, держатся поодиночке на небольшой глубине у берега. Питаются более крупными, чем ранее, ракообразными и мелкими формами хирономид из обрастающих.

#### **IV этап. Развитие лучей в парных плавниках**

На этом этапе завершается развитие лепидотрихий в спинном, грудных и брюшных плавниках. Происходит полное обособление спинного и анального плавников вследствие резорбции плавниковой складки, соединяющей их с хвостовым плавником. С ростом и дифференциацией брюшных плавников происходит редукция преанальной складки. Лучи в хвостовом плавнике становятся членистыми и более гибкими (рис. VIII. 9, Е).

Миотомы приобретают более сложную форму: их верхние и нижние концы изгибаются вперед. Это позволяет личинкам совершать сложные и быстрые движения. В обонятельном отверстии развивается перемычка, делящая его на две ноздри: переднюю и заднюю. В обонятельной ямке происходит дифференциация рецепторных клеток. Продолжается развитие черепа, в крыше которого появились окостенения. Развита вся окостенения жаберной крышки. Усложнилось строение челюстного аппарата, который становится подвижным и способным к всасыванию пищи. На челюстях хорошо развиты провизорные роговые зубчики.

Личинки образуют стайки и питаются крупными ракообразными и хирономидами.

## I этап. Развитие чешуйного покрова

На этом этапе пропорции тела карпа становятся сходными с дефинитивными. Однако глаза у них более крупные по сравнению с глазами взрослых особей. На теле начинает развиваться чешуйный покров. Чешуя развивается под эпидермисом, где среди коллагеновых волокон появляются клетки-остеобласты, продуцирующие минерализованный слой чешуи. Чешуя располагается в карманах, образованных соединительнотканными клетками. Череп, подвесок и жаберные дуги мальков еще в значительной степени хрящевые. Рот стал нижним, всасывающим, появилась способность рыть грунт. Развиваются усики. Возрастает длина петель кишки. Обонятельное отверстие полностью разделено на две ноздри. Преанальная плавниковая складка редуцировалась. Мальки держатся в придонных слоях воды, среди растительности. В их пище преобладает бентос.

## НАРУШЕНИЯ В РАЗВИТИИ

Отмеченные в гл. VII причины, вызывающие нарушения развития у осетровых рыб, относятся и к костистым рыбам. Но мы рассмотрим их тератологию на примере влияния не внешних природных факторов, достаточно подробно представленных в книге В. Н. Жукинского (1986), а в связи с качеством яиц, получаемых при искусственном разведении при тех или иных нарушениях технологии воспроизводства. В этом отношении хорошо исследованными являются дальневосточные рыбы-фитофаги — белый амур, белый и пестрый *Aristichthys nobilis*, толстолобики. Получение половых продуктов от этих речных рыб, не способных к размножению в прудах, ведется с применением гормональной стимуляции созревания (см. гл. XI). В последние годы гормональные воздействия используют при заводском методе разведения и других рыб — карпа, серебряного карася, линя; новых видов, завезенных для рыбоводных целей из США: большеротого, малоротого *I. bubalus*, черного *I. niger* буффало и канального сома, а также ряда объектов марикультуры — кефалей, аураты *Sparus aurata* и др.

Гормональные препараты вызывают созревание и овуляцию ооцитов. Это два относительно независимых, но согласованных во времени процесса (Детлаф, 1977), поэтому гормональное вмешательство иногда приводит к овуляции незрелых или уже поврежденных, перезрелых, ооцитов. Повреждения ооцитов могут наступать и после овуляции (постовуляторное перезревание) при задержке их в теле самки (Макеева, Веригин, 1971).

У незрелых ооцитов обычно не завершается формирование кортикальных альвеол в периферической зоне цитоплазмы, поэто-

му им свойственно слабое набухание и икринки не достигают обычного размера. Например, у белого толстолобика диаметр их составляет 3,0—3,5 мм против 4—5 мм у нормальных. Перивителлиновое пространство в таких икринках небольшое, а зародыши развиваются с нарушениями, обычно искривлениями тела.

При перезревании ооцитов нарушается их метаболизм, что в меньшей или большей степени отражается на их морфологии: происходит слияние мелких гранул желтка в более крупные, смешение цитоплазмы и желтка, исчезновение клеточных органелл, нарушение ядерного аппарата и др. (Дуварова, 1982; Макеева, Шаха, 1985; Макеева и др., 1987). При нарушении в ооцитах ядерного аппарата — метафазы II деления мейоза (слипание или разброс хромосом, исчезновение веретена, расположение метафазы II в глубине анимального полюса) оплодотворения не происходит. При сохранении нормальной метафазы II ооциты способны к оплодотворению, но развиваются аномально.

Нарушения процессов дробления связаны с образованием разноразмерных бластомеров или неполным дроблением. Эти аномалии приводят зародышей к гибели в конце дробления или при гастрюляции. Наиболее частым нарушением дробления у толстолобиков и амура, редким у карпа и не встреченным пока у буффало и канального сома, является отщепление бластомеров. Один—два или группа бластомеров отрываются от бластодермы в центральной или краевой ее части (рис. VIII. 10, А). В 5% случаев при отщеплении одного бластомера в краевой зоне бластодермы развиваются нормальные зародыши. При отщеплении среднего или значительного числа бластомеров, особенно в центральной части бластодермы, где расположены презумптивные зачатки всех основных органов, развиваются уродливые зародыши, которые в зависимости от степени повреждения или гибнут во время гастрюляции, или, завершив ее, иногда доживают до вылупления из яйцевых оболочек. Отщепившиеся бластомеры скоро распадаются на мельчайшие частицы, которые на этапе гастрюляции уже не заметны. Иногда бластомеры сливаются в цитоплазматический комочек, сохраняющийся вплоть до вылупления зародыша.

Нарушения процесса гастрюляции выражаются в замедлении эпиболии и неполном обрастании желтка клеточным материалом, в результате у зародыша остается незамкнутой желточная пробка, хотя он может перейти на следующий этап развития. На последующих стадиях развития желток, покрытый лишь цитоплазматическим слоем, повреждается, вытекает и зародыш гибнет. Иногда на этапе гастрюляции происходит закладка сильно удлинненных зародышей или имеющих углубления («раковины») в желточном мешке.

Аномалии процессов органогенеза наиболее часто связаны с искривлениями тела в разных плоскостях, обусловленных изгибами хорды. Искривления тела могут сопровождаться неправильной формой мускульных сегментов, сокращением их числа или нечеткой сегментацией.

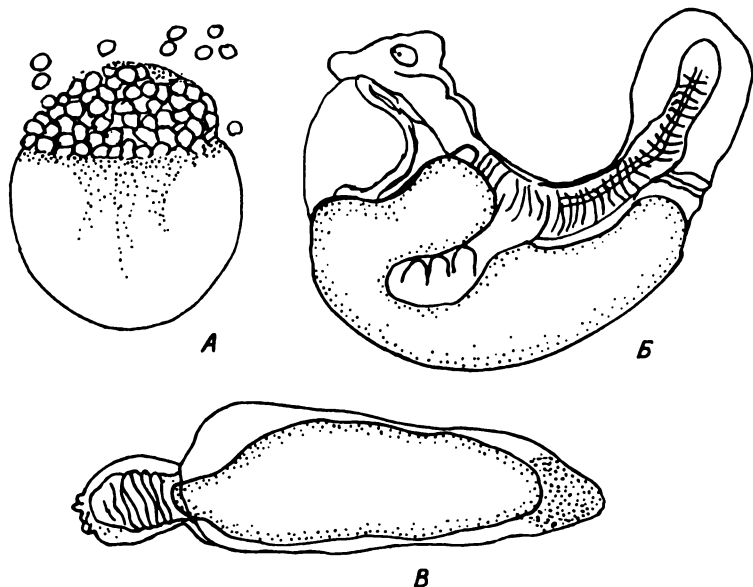


Рис. VIII.10. Нарушения в развитии белого толстолобика (ориг.). А — отщепление бластомеров, Б — глубоко уродливый зародыш: изогнутое тело, туловище раздвоено, отсутствуют передний, промежуточный и средний мозг, водянка околосердечной полости, В — уродливый зародыш необычной формы

Другие распространенные аномалии зародышей состоят в появлении водяночных полостей. Чаще всего они развиваются в околосердечной сумке, желточном мешке и брюшной полости, реже — в области головного мозга, лопастях плавников, мочевом пузыре. Водянка околосердечной полости иногда выражена столь сильно, что сердце вытягивается в тонкую узкую трубочку. Водянка полости тела приводит к сильному ее увеличению, отчего кишечник отделяется от дорсальной части желточного мешка. Полости в желточном мешке сопровождаются локальным исчезновением желтка и накоплением жидкости. Водяночные полости в головном мозге обычно возникают в области среднего мозга, а затем распространяются в другие отделы. Водяночные полости у зародышей рыб развиваются при нарушении водного обмена (Зотин, 1961). Эти зародыши нежизнеспособны, но в хороших условиях могут жить до полной резорбции желтка.

Аномалии центральной нервной системы связаны с отсутствием отделов мозга, чаще всего переднего и промежуточного, или с полным отсутствием головного мозга.

Аномалии глаз довольно редки, но отличаются большим разнообразием. Встречаются зародыши, не имеющие в глазах хрусталиков, с одним глазом, расположенным с одной стороны головы или впереди (циклопическая форма), со сближенными глазами, с сильно уменьшенными или совсем без глаз.

Аномалии слуховых пузырьков также редки. Из наиболее обычных нарушений отметим наличие одного отолита вместо двух и неправильное развитие полукружных каналов. Отсутствие слуховых пузырьков — крайне редкая аномалия. Они имеются даже у глубоко уродливых зародышей, у которых отсутствуют передний, промежуточный, средний мозг и глаза (рис. VIII. 10, Б).

К редким аномалиям относятся и «двойные» зародыши (зародыши-близнецы), имеющие или две головы, или два туловища при одной голове и одном хвосте, или два хвоста и т. д. Такие зародыши возникают при раннем разделении соответствующих пре-зупитивных зачатков.

У толстолобиков и амурского карпа встречается необычная аномалия зародышей. Они представлены лишь скоплением клеточного материала с большими пузырями, иногда с небольшим числом мускульных сегментов на одном из концов удлинённого желточного мешка (рис. VIII.10, В). У карпа подобная аномалия отмечена лишь один раз.

Аномалии зародышей, возникающие в результате перезревания икры, можно сравнить с нарушениями вследствие воздействия высокой температуры и недостатка кислорода. По-видимому, в том и другом случае это связано с асфиксией зародышей. В этом отношении можно отметить, что среди карповых рыб наиболее оксифильны виды, размножение которых происходит в потоке воды, — толстолобики и амур, менее оксифильны — карп и буффало, размножающиеся в стоячей воде, при меньшем насыщении ее кислородом. Поэтому у карпа и буффало уродливые зародыши встречаются в меньшем количестве, чем у толстолобиков и амурского карпа.

У аномальных зародышей обычно развивается не один тип уродства, а целый их комплекс: изгибы тела, водяночные полости, неправильная сегментация мезодермы и др. Аномалии, как правило, неспецифичны и сходные нарушения морфологии возникают при действии природных факторов, токсикантов, при нарушении биотехники воспроизводства и даже при отдаленных скрещиваниях рыб у гибридных форм.

## **VIII.2. Специфика раннего онтогенеза некоторых костистых рыб**

Морфология раннего онтогенеза у костистых рыб отличается большой спецификой, что определяется как систематической группой, так и условиями развития. У рыб, обладающих мелкими полиплазматическими яйцами, как сельдевые, многие карповые, окуневые, тресковые, камбаловые, в связи с небольшим количеством желтка быстрее завершается процесс эпиболии и сравнительно позднее закладывается зародыш. У рыб, имеющих мезоплазматические яйца, как некоторые сиговые и сомовые, процессы обрастания, осевой конвергенции и закладки зародыша идут почти параллельно. У рыб, которым свойственны олигоплазматические яйца,

как лососевые и некоторые сомовые, процессы осевой конвергенции и закладки зародыша намного опережают обрастание.

Количество желтка в яйце определяет и продолжительность первых двух периодов развития — эмбрионального и личиночного, которые могут укорачиваться или удлиняться. Укорочение эмбрионального периода приводит к удлинению личиночного (сельдевые, камбаловые) и наоборот — удлинение эмбрионального периода ведет к укорочению личиночного, а иногда и выпадению его из онтогенеза рыб (у некоторых бычков и живородящих рыб). Выполненное недавно исследование развития бычка-кругляка, которому присущ неличиночный или прямой тип развития, позволили вскрыть необычное явление — копрофагии у зародышей. У этого вида происходит ранняя дифференцировка пищеварительной системы, и она наряду с перибластом участвует в осуществлении эндогенного питания. Переработанный желток (глюкопротеины) поступает по кровеносной системе в пищеварительную систему, где частично усваивается, а остатки выделяются через анальное отверстие в перивителлиновую жидкость и снова заглатываются зародышем (Москалькова, 1988). Очевидно, такой тип питания свойствен и другим рыбам с неличиночным типом развития.

Изменения онтогенеза затрагивают не только временные соотношения некоторых процессов и продолжительности разных периодов развития, но и особенности морфогенеза. Пути их изменений у рыб весьма разнообразны. Они затрагивают разные системы органов, и обычно можно видеть их приспособительное значение. У близких видов нередко наблюдаются гетерохронии, т. е. изменение сроков закладки и развития одних и тех же органов. Ярким примером изменений морфогенеза может служить непарная плавниковая складка, развивающаяся в раннем онтогенезе почти у всех рыб. Обычно она служит у предличинок и личинок органом движения или стабилизатором (преанальная складка) при движении. Ширина и строение ее у рыб весьма разнообразны. У некоторых горчаков, развивающихся в жабрах двустворчатых моллюсков, складка достигает большой ширины, хотя они не способны плавать в моллюске, но в складке у них развивается густая сосудистая система, выполняющая функцию органов дыхания. У личинок многих морских рыб, обитающих в пелагиали, в передней части спинной плавниковой складки за счет перидермы (Махотин, 1982) образуется полость, наполненная жидкостью (см. в гл. VI рис. VI. 4,3). Полагают, что эта полость, называемая головным синусом, или гидросинусом, служит хранилищем воды, поступающей из желтка при его резорбции и не выводящейся из организма вследствие отсутствия функции почек. Однако гидросинус — это не просто хранилище избыточной воды, а своеобразный поплавок личинок, поддерживающий их в толще воды до появления плавательного пузыря. С началом деятельности почек жидкость из синуса выводится и он исчезает. Более позднее раз-

витие почек у многих морских рыб по сравнению с пресноводными может служить примером гетерохронии.

Весьма необычно протекают процессы морфогенеза в раннем онтогенезе некоторых рыб отряда карпозубообразных, населяющих мелкие временные водоемы Восточной Африки (нотобранх *Nothobranchius*, афиосемион *Aphiosemion*) и Восточной части Южной Америки (цинолебия *Cynolebias*, птеролебия *Pterolebias* и др). В период засухи водоемы пересыхают и взрослые рыбы гибнут, поэтому их называют однолетними, но икра, отложенная в илистый грунт, переживает сухой период. Развивается икра с остановками — диапаузами, которых у разных видов может быть от одной до трех (Wourms, 1972). Предохраняет икру от высыхания ряд приспособлений. Так, у нотобранха имеется плотная слоистая яйцевая оболочка, покрытая снаружи ворсинками (рис. VIII. 11, А—В). На ворсинки налипают частицы грунта, образуя своеобразную капсулу. Дробление, бластуляция и обрастание желтка бластодермой в целом идут по общей схеме для костистых рыб, но после завершения обрастания перидерма отделяется от зародыша и образует клеточную оболочку, называемую экстраэмбрио-

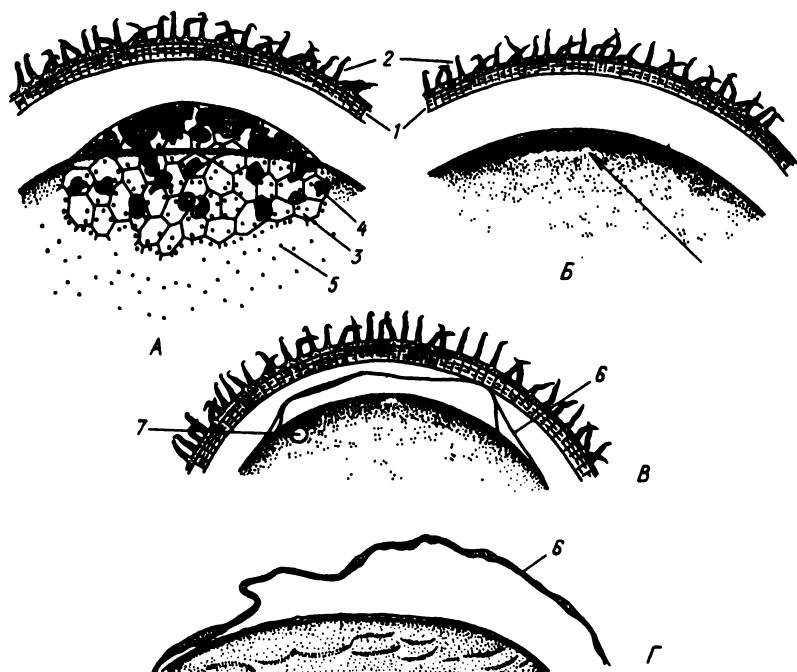


Рис. VIII.11. Ранние стадии развития нотобранха *Nothobranchius guentheri* (по Авни, Соину, 1974). А — начало обрастания и дисперсии глубоких клеток (возраст 30 ч), Б — начало агрегации клеток (отмечено стрелкой) (3,5 сут), В — образование тела зародыша (9,5 сут), Г — экстраэмбриональная мембрана. 1 — лучистая оболочка, 2 — хорион, 3 — перидерма, 4 — глубокие клетки, 5 — ядра перибласта, 6 — экстраэмбриональная мембрана, 7 — купферов пузырек

нальной мембраной (рис. VIII. 20, В, Г). Во время обрастания клетки гипобласта не образуют зародышевого кольца и процесса осевой конвергенции не происходит. Эти клетки распределяются по всему желтку, однако через 3—4 дня они мигрируют на анимальный полюс, образуя зародыш (рис. VIII. 11, Б, В). Все отмеченные особенности морфогенеза этих рыб способствуют выживанию зародышей в крайне неблагоприятных условиях. После вымета икра попадает в среду, которая из-за гниения растительных остатков почти полностью лишена кислорода и содержит много углекислого газа.

По мере испарения воды увеличивается концентрация солей и в подсыхающем субстрате икра подвергается механическим воздействиям. Сильно колеблется температура. Выживаемость рыб достигается так называемым «множественным эффектом», который включает несколько разной продолжительности диапауз и разный ритм развития икринок (Гулидов, 1968; Авни, Соин, 1974; Wourms, 1972).

## Глава IX

# РАННИЙ ОНТОГЕНЕЗ ХРЯЩЕВЫХ РЫБ

Класс хрящевых рыб представлен двумя подклассами: 1 — пластиножаберных, включающий надотряды акулы и скаты, и 2 — химеровых рыб. Всем им свойственно только внутреннее осеменение, полиспермное оплодотворение и крупные, богатые желтком яйца. Среди них есть виды, откладывающие донные яйца, их называют яйцекладущими или яйцеродящими. Другие виды вынашивают потомство в своем теле — это живородящие формы. Развитие хрящевых рыб до выхода из яйцевой оболочки или тела матери продолжается очень долго — у одних видов немного менее года, у других — более. Лучистая оболочка яиц тонкая и лишена микропиле. В яйцеводах поверх лучистой оболочки образуется белковая оболочка и капсула, сильно выраженная у яйцекладущих форм, например у рогатых *Heterodontidae* и кошачьих *Scyliorhinidae* акул. У разных видов живородящих форм степень развития скорлуповой железы различна: у колючей акулы *Squalus acanthias* она развита довольно хорошо, у ската-хвостокола *Dasyatis pastinaca* слабее, у ската *Toorpedo* она рудиментарна (Дислер, 1967; Гинзбург, 1968; Nelsen, 1953). Спермиям хрящевых рыб свойственна копьевидная акросома и мощный митохондриальный чехол. Оплодотворение, хотя и полиспермное, но с женским пронуклеусом соединяется лишь один спермий.

## РАЗВИТИЕ ХРЯЩЕВЫХ РЫБ

(по Иванову, 1945; Balfour, 1878; Nelsen, 1953).

### Яйца

Яйца принадлежат к подтипу обособленножелтковых. Соотношение цитоплазмы и желтка сильно сдвинуто в сторону желтка, составляет 1:200 и даже 1:500. Особенность яиц состоит в том, что бластодиск погружен в желток и не приподнимается над ним, как у костистых рыб. Желток представлен отдельными пластинками и гранулами, которые при созревании яйца не сливаются. Яйца хрящевых рыб в теле самки и во внешней среде развиваются в условиях изотонии. Осмотическое давление в них создается, как и у взрослых рыб, не только солями, но и мочевиной.

## Дробление

Первые 4 борозды дробления проходят меридионально. Появление борозд заметно отстает от деления ядер, и первая борозда образуется лишь после второго деления ядра. Лишние сперматозоиды при дроблении оттесняются к периферии бластодиска, где их присутствие вызывает временное появление мелких ложных бластомеров (рис. IX. 1, А). Впоследствии эти ядра оттесняются в желток. Относительно дальнейшей их судьбы единого мнения нет. Одни исследователи считают, что они дегенерируют, другие — что они принимают участие в образовании перибласта. Не исключено, что оба представления справедливы: часть ядер гибнет, другая же участвует в формировании перибласта.

Пятое деление дробления происходит параллельно поверхности яйца, и оно отделяет в центральной части бластодермы мелкие верхние бластомеры от лежащих ниже крупных бластомеров,

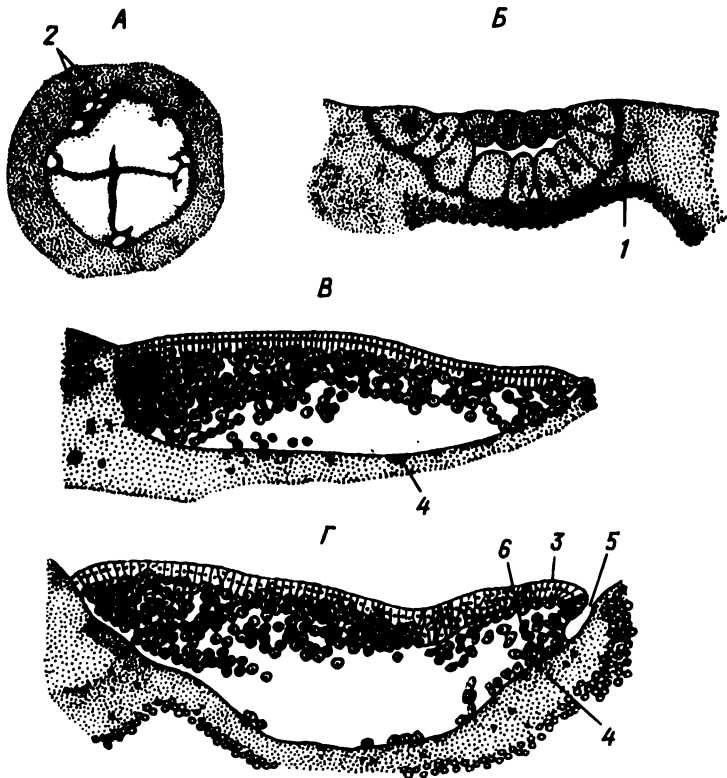


Рис. IX.1. Ранние стадии развития ската *Torpedo* (по Рюккерт из Иванова, 1945). А — стадия 4 бластомеров; Б — стадия 64 бластомеров на разрезе; В — эпителиальная бластула; Г — начало гастрюляции (передний край слева). 1 — ядра избыточных спермиев, 2 — ложные бластомеры, 3 — верхняя губа бластопора, 4 — перибласт, 5 — гастрюцель, 6 — энтодерма

связанных с желтком. Борозды шестого деления в разных частях бластодермы располагаются различно: в центре — латитудинально, по ее периферии — вертикально. В результате этого деления образуется 64 бластомера, между верхними мелкими и нижними крупными бластомерами появляется небольшая полость — зачаточный бластоцель (рис. IX. 1, Б). До седьмого деления дробление идет синхронно, а затем становится асинхронным. Бластомеры, расположенные по периферии бластодермы, связаны с желтком и называются краевыми. При их делении образуются как свободные бластомеры, присоединяющиеся к бластодерме, так и связанные с желтком. В конце дробления отделение свободных бластомеров от краевых прекращается, но деление ядер краевых бластомеров продолжается, и они образуют на желтке синцитиальный слой перибласта или трофобласта.

### Бластуляция

В результате дробления образуются мелкие округлые бластомеры, расположенные в углублении желтка, выстланном перибластом и содержащем в небольшом бластоцеле жидкость. Эта стадия называется бластомерной бластулой. Вскоре внешние бластомеры образуют плотный слой клеток и бластомерная бластула превращается в эпителиальную. Значительная часть бластомеров концентрируется в одном секторе бластодермы, который становится ее передним краем. На этой стадии заметно увеличивается полость бластулы (рис. IX. 1, В).

### Гастроуляция

При переходе к гастроуляции задний край бластодермы приподнимается, образуя верхнюю губу бластопора. Клеточный материал, находившийся в этой области снаружи, начинает подворачиваться вовнутрь. При этом подворачивающийся слой не прилегает к перибласту, а приподнят над ним, что приводит к образованию полости гастроцеля (рис. IX. 1, Г).

Часть клеток, находившихся в бластоцеле, прилегает к эпителиальному слою, а другая часть — к перибласту, главным образом по периферии бластоцеля, образуя суббластоцельную или внезародышевую энтодерму, которая постепенно сильно разрастается (рис. IX. 2, Б—Г). Подворачивающийся слой клеток сливается с этой энтодермой в один пласт (рис. IX. 2, Г). Дальнейший процесс гастроуляции идет как инвагинация клеточного материала, так и нарастание на желток верхней губы бластопора. На поверхности бластодермы у его заднего края появляется бугорок, представляющий зачаток нервной системы (рис. IX. 3, А). К этому времени приподнимаются, подворачиваются и начинают нарастать на желток края бластодермы на всем ее протяжении. Быстрее всего обрастание идет на переднем и боковых краях бластодермы, а медленнее — на заднем крае, где происходит инвагинация. По

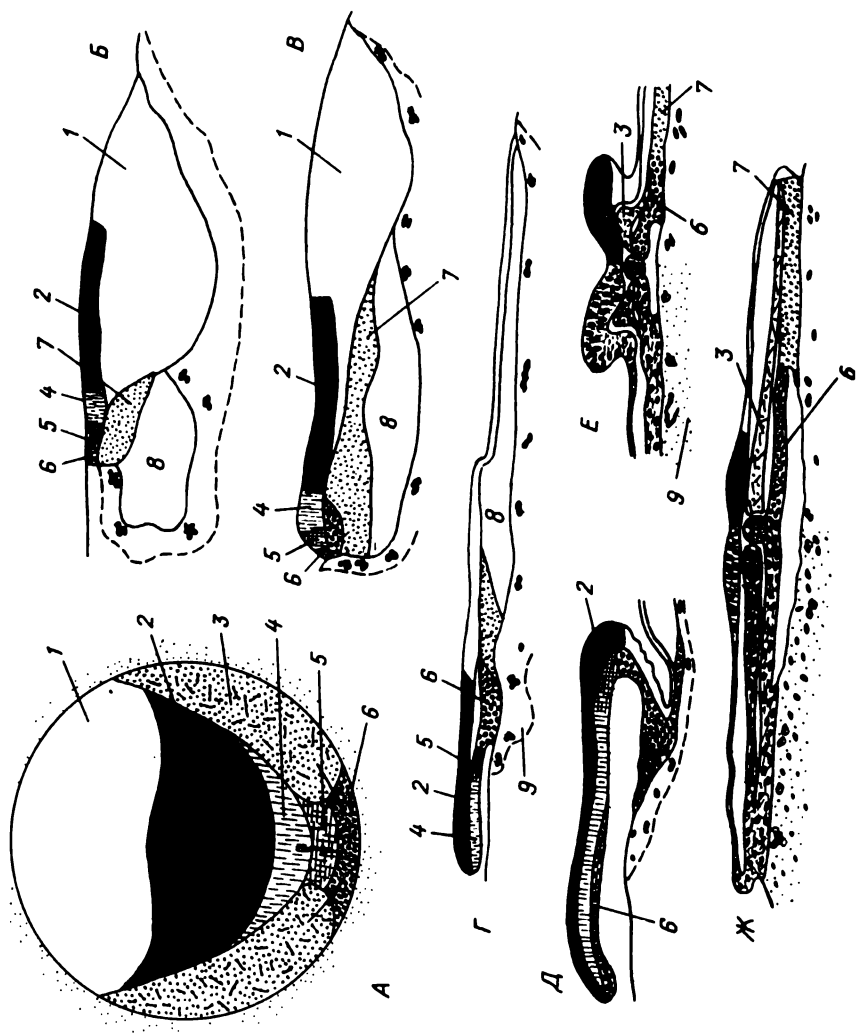


Рис. IX.2. Карта презумптивных зачатков органов у *Torpedo* на бластуле (А) и перемещение их в процессе гастрюляции у колючей (Б—Д) и колющей (Е—Ж) акул (по Nelsen, 1953). 1 — эпидермальная и 2 — невральная эктодерма, 3 — мезодерма, 4 — хорда, 5 — прехордальная пластинка, 6 — кишечная энтодерма, 7 — внезародышевая энтодерма, 8 — бластоцель, 9 — перибласт

мере удлинения гастрального впячивания удлиняется и зачаток нервной системы (рис. IX. 2, Г, Д). Вскоре в нем появляются два нервных валика, соединенных между собой в передней части. Сзади же они расходятся, образуя две хвостовые лопасти (рис. IX, 3, Б).

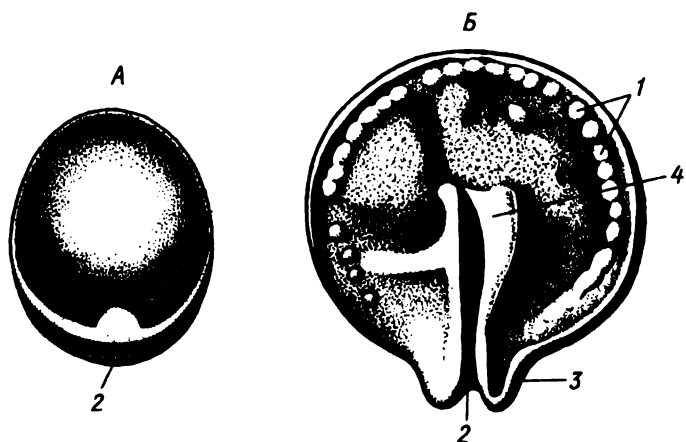


Рис. IX.3. Внешний вид зародышей ската *Torpedo* на разных стадиях (по Циглеру из Иванова, 1945). А — начало гастрляции; Б — обособление головных и хвостовых лопастей. 1 — кровяные островки, 2 — бластопор, 3 — хвостовые лопасти, 4 — головные лопасти

Нижний слой клеток в боковых частях зародыша состоит из внезародышевой энтодермы, а осевой участок, под нервной бороздкой, представлен клетками гастрального впячивания (рис. IX, 2, Д). Центральный осевой участок затем отделяется от энтодермы и образует хорду (рис. IX. 2, Е). По бокам от нее клетки гастрального впячивания разрыхляются и распространяются между экто- и энтодермой вдоль оси зародыша, представляя собой осевую мезодерму. С краев бластодермы, на стыке эктодермы и энтодермы вырастает пластинка, представляющая собой боковую мезодерму. Внутренний край ее распадается на отдельные мезенхимные клетки. Энтодерма осевого отдела зародыша, называемая кишечной, приподнимается над перибластом (рис. IX. 2, Е), нижние концы ее затем смыкаются, образуя кишку. Функцию переработки и усвоения желтка по-прежнему выполняют боковые участки энтодермы, прижатые к перибласту, т. е. внезародышевая или желточная энтодерма (рис. IX. 2, Е, Ж).

Мезодермальные клетки, расположенные около хорды, стягиваются к ней и образуют тяжи, вскоре сегментирующиеся на сомиты. Более плоская краевая мезодерма образует спланхнотомы (Иванов, 1945; Balfour, 1878; Nelsen, 1953).

Презумптивные зачатки. Маркировка отдельных участков бластодермы и изучение перемещения их в процессе гастрляции позволили создать карты презумптивных зачатков акуловых рыб (рис. IX. 2, А). При начавшемся подворачивании заднего края бластодиска прежде всего уходит во впячивание пре-

хордальная пластинка, образующая переднюю часть кишки, затем перемещается материал хорды, а с боков — мезодермы. Материал нервной системы при этом передвигается к краю верхней губы бластопора. При обрастании от краев мезодермы отделяются мезенхимные клетки, из которых образуются кровяные островки (рис. IX. 3, Б) (Nelsen, 1953).

### Формирование тела зародыша.

После перемещения всей мезодермы вовнутрь зародыша гастрুলация завершается и при этом замыкается бластопор. Однако формирование тела зародыша продолжается. Увеличивается длина хвостовых лопастей, которые выступают за край бластодиска. Происходит смыкание нервных валиков, этот процесс постепенно распространяется спереди назад. Головной мозг состоит сначала из одного мозгового пузыря, но вскоре их становится три: передний, средний, задний. Хвостовые лопасти в поперечном сечении имеют трехгранную форму и представлены материалом экто-, мезо- и энтодермы. При смыкании хвостовых лопастей материал, расположенный с медиальной стороны, образует нервную трубку, расположенная снизу энтодерма дает кишку. Полости нервной трубки и кишки, соединяясь в заднем отделе хвоста, образуют нервно-кишечный канал. Лежащая между экто- и энтодермой мезодерма формирует сомиты хвостовой почки. Хвостовая почка растет назад независимо от края бластодиска. Зародыш при этом приподнимается над бластодиском, благодаря образованию между ним и желточным мешком особого пупочного гребня, приподниманию зародыша способствует рост в вертикальном направлении эктодермы и внутренних органов.

Голова зародыша сильно изгибается в области среднего мозга, увеличиваются размеры переднего и среднего мозга, развиваются глаза, слуховые пузырьки, закладываются жаберные дуги. Увеличение выемки спереди и сзади пупочного гребня сильно суживает его и гребень приобретает форму стебелька или канатика. Это приводит к освобождению зародыша от желточного мешка, и тело его становится цилиндрическим.

Кишечная энтодерма зародыша образует кишечную трубку, а вся остальная энтодерма становится внезародышевой, или желточной, принимающей наряду с перибластом участие в переработке желтка. Спланхнотомы зародыша соединяются через стебелек с внезародышевой мезодермой. Перенос питательных веществ из желтка в зародыш идет по кровеносным сосудам, которые развиваются на поверхности желточного мешка и проходят в зародыш по желточному стебельку. Обрастание желтка бластодермой продолжается долго и при этом на нем увеличивается сеть сосудов. При нарастании бластодермы вместе с ней расширяются внезародышевая энтодерма и перибласт. Однако во второй половине процесса обрастания перибласт исчезает.

У зародышей ряда видов в желточном протоке развиваются ресничные клетки. С их появлением происходит эвакуация желтка из наружного желточного мешка в среднюю кишку зародыша (хвосток) или в особый внутренний желточный мешок, в который развивается слепой вырост желточного протока (рис. IX. 4). Родятся молодь хрящевых рыб с запасом питательного материала в виде желтка внутри тела. Таким образом, у хрящевых рыб, как и костных, в раннем онтогенезе можно выделить этап смешанного питания, когда они наряду с внешней пищей питаются и желтком. При отсутствии внешней пищи молодь питается лишь запасами желтка. У живородящих форм есть и другие способы получения питания от матери в период внутриутробного развития (Te Winkel, 1943; Nelsen, 1953; Wourms, 1981). Эти способы рассмотрены в следующей главе.

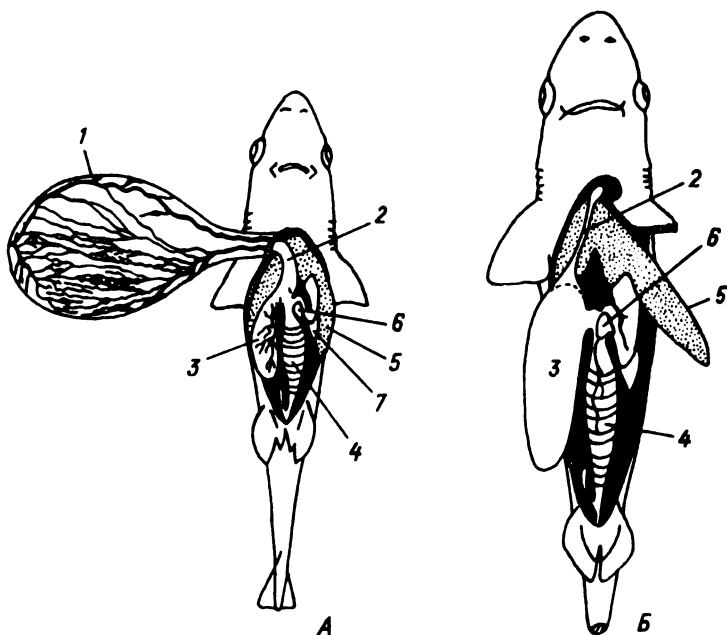


Рис. IX.4. Перемещение желтка из наружного желточного мешка во внутренний у зародышей колючей акулы (по Te Winkel, 1943). А — длина 170 мм, Б — длина 230 мм. 1 — наружный желточный мешок с желточными сосудами, 2 — желточный канатик, 3 — внутренний желточный мешок, 4 — спиральная кишка, 5 — печень, 6 — поджелудочная железа, 7 — селезенка

Желточная кровеносная система в эмбриогенезе хрящевых рыб, кроме переноса питательных веществ, обеспечивает и дыхание зародыша. В конце эмбрионального периода желточный мешок и сеть сосудов на нем уменьшаются, но к этому времени у зародышей развиваются длинные наружные жабры. Редуцируются они лишь к выходу из яйцевой оболочки или к рождению (Дислер, 1977).

## УСЛОВИЯ И СПОСОБЫ РАЗМНОЖЕНИЯ РЫБ

За длительный эволюционный период рыбы освоили разнообразные водоемы, различающиеся абиотическими и биотическими условиями. Они обитают во всех водах планеты — от полюсов до экватора, в пресной, солоноватой и соленой воде, в горных и равнинных озерах, ручьях и реках, в сильно освещаемых солнцем мелководных участках водоемов и лишенных света пещерах, больших океанических глубинах, в водоемах с низкой температурой воды и горячих источниках, на огромных водных пространствах океанов и в мелких пересыхающих водоемах экваториальной зоны. Разнообразие условий обитания рыб привело к многообразию способов их размножения и особенностей развития. Большинство рыб выметывают половые клетки во внешнюю среду, где происходит оплодотворение икры и ее дальнейшее развитие. Многие виды не проявляют заботы о потомстве, кроме выбора мест нереста. Другие рыбы прячут свою икру в убежища или активно охраняют ее в построенных ими гнездах. Некоторые виды вынашивают свое потомство на теле или внутри его.

Условия и способы размножения рыб служили предметом исследования многих ученых. На основании взаимоотношений между родителями и потомством различают группы рыб, не заботящихся об отложенной ими икре и проявляющих о ней заботу (охраняющие икру в гнезде, вынашивающие потомство) (Суворов, 1948); разбрасывающих, прячущих и охраняющих икру (Крыжановский, 1949); икромечущих, включая не охраняющих потомство и охраняющих его, и живородящих (Соин, 1981); не охраняющих, охраняющих и вынашивающих потомство (Balon, 1981) и т. д.

С. Г. Крыжановским (1949) были обоснованы принципы выделения экологических групп рыб по условиям размножения и развития, которые легли в основу экологической эмбриологии рыб. Задачей экологической эмбриологии рыб является выяснение взаимосвязей организма со средой на ранних этапах онтогенеза, т. е. выявление адаптаций в периоды эмбрионального, личиночного и малькового развития, изучение закономерностей последовательной смены этих адаптаций и связи с особенностями биологии организмов более поздних периодов онтогенеза.

### Х.1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ЭМБРИОЛОГИИ РЫБ

В основе теории экологической эмбриологии лежат два положения. Первое положение связано с представлением о

гом, что организм на протяжении всего жизненного цикла, т. е. в разные периоды и этапы развития, находится в единстве со средой. Смена состояний организма и характеризующих его признаков на протяжении развития есть выражение этого единства. В соответствии с представлением Крыжановского среда является специфичной как для отдельных видов в связи с обитанием их в разных экологических условиях, так и для разных периодов и этапов развития одного и того же вида. Так, например, для развивающейся икры сазана средой будет участок водоема с теплой водой и растительностью, к которой она прикреплена; для икры лососей средой служит галечный грунт, в который она закопана, и расположение этого места в быстротекущей речке с холодной водой; для икры горчаков средой будут жабры двустворчатых моллюсков и т. д.

Рыбы размножаются в определенный для каждого вида сезон года и выбирают оптимальные для нереста участки водоема — с растительностью или без нее, с течением или стоячей водой, с пресной водой или с определенной соленостью. Благодаря этому икра оказывается в хороших для своего развития условиях. Однако имеются и другие факторы, которые оказывают большое влияние на развитие. О них можно судить по тем приспособлениям, которые выработались у яиц, зародышей и предличинок в процессе эволюции. Те факторы, к которым имеется наибольшее число приспособлений, называются ведущими или главными. В эмбриональный период таких факторов два. Один из них — биотический — это враги, поедающие икру и предличинку (мелкие рыбы и личинки насекомых). Этот фактор в значительной степени определяет плодовитость рыб: большую у видов, не охраняющих икру и потомство, меньшую — у охраняющих форм и совсем небольшую у живородящих.

Другой ведущий фактор принадлежит к группе абиотических. Это — содержание в воде растворенного кислорода. В эмбриональный период жизни дефинитивных жабр у рыб еще нет и они дышат поверхностью тела, а также особыми провизорными органами дыхания, ими служат кровеносные сосуды, расположенные на их теле. Степень развития эмбриональных органов дыхания отражает условия среды, в которой развиваются рыбы.

Из остальных факторов среды важное значение имеет температура, определяющая скорость обменных процессов. Все другие факторы, такие, как соленость, течения, особенности грунта или водной растительности, в сочетании с главными и создают большое разнообразие приспособлений рыб к условиям развития.

Второе положение теории экологических групп говорит, что приспособления рыб к условиям размножения и развития отражают в себе не только основные экологические моменты раннего периода онтогенеза, но и существенные моменты остальных периодов их жизни. Они сказываются на биологии взрослых рыб, определяют их численность, плодовитость, особенности половых

циклов, миграции, распространение, возможности переселения в водоемы с иным гидрологическим режимом. Выявлению адаптивных закономерностей помогает распределение рыб по экологическим группам.

В названиях групп, предложенных С. Г. Крыжановским (1949), содержатся указания на места кладки икры в связи с тем, что эти места предопределяют природу приспособлений и специфику экологических групп. По месту кладки икры Крыжановский выделял ряд экологических групп: группу пелагофильных рыб, откладывающих икру в толщу воды (от греческого *pélagos* — море), литофильных — на камни (от греч. *lithos* — камень), фитофильных — на растительность (от греч. *phytón* — растение), псаммофильных — на песок (от греч. *psámmos* — песок), остракофильных — в жабры двустворчатых моллюсков (от греч. *óstrakon* — черепок, раковина) и охраняющих свою икру. Эти названия нашли широкое использование в ихтиологической литературе.

Разные семейства пресноводных и морских рыб представлены различным числом экологических групп. Одни семейства в этом отношении очень разнообразны, другие представлены двумя-тремя группами или даже одной группой. Подробнее со спецификой разных экологических групп познакомимся на примере карповых рыб.

## Х.2. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ КАРПОВЫХ РЫБ

Сем. карповых рыб включает 6 экологических групп: литофильная, фитофильная, псаммофильная, пелагофильная, остракофильная, охраняющая икру.

**Литофильная группа.** Эта группа включает представителей подсем. *Barbinae*, *Schizothoracinae* и *Leuciscinae*. Размножение происходит в холодной воде. Икру рыбы разбрасывают на каменистом грунте и она течением воды заносится под камни. Эта экологическая группа представлена двумя подгруппами — усачевых и ельцовых рыб.

**В подгруппу усачевых** входят усачи *Barbus*, храмули *Varicorhinus*, маринки и османы. Они населяют преимущественно быстротекущие реки с чистой водой или олиготрофные озера Кавказа и Средней Азии. Смертность их невелика, так как хищных рыб, опасных для взрослых особей, в этих водоемах нет. Это обуславливает позднее достижение ими половой зрелости (в возрасте 7—8 лет, реже 3—4 года), невысокую плодовитость, которая колеблется от 2000 до 50 000 икринок и наличие сравнительно крупной икры, около 2,0—2,3 мм. Нерест происходит от 1,5 до 6 мес при температуре воды 12—17°. Растянутый нерест приводит к отсутствию больших скоплений рыб на нерестилищах и уменьшает количество одновременно отложенной икры, что обеспечивает ей лучшие

условия развития. Однако в этих водоемах многочисленны пескари и гольцы, поедающие выметанную икру. Для ее сохранения рыбы при нересте сильно плещутся и разбрасывают икру, которая заносится под камни. У некоторых видов (маринка, усач-мирон *V. barbatus*) яйцевая оболочка сразу после вымета ядовита, и это также предохраняет икру от истребления ее пескарями. Развитие зародышей в оболочке продолжается 5—6 сут при температуре воды 17°, а при более низкой и дольше.

Вылупившиеся предличинки имеют большой желточный мешок, короткий хвост и узкую плавниковую складку. Они не плавают, а лежат на дне под камнями и, совершая волнообразные движения телом, приподнимаются над грунтом. Это благоприятствует дыханию и не дает возможности быть им заиленными или засыпанными песком. Эмбриональные органы дыхания представлены широкими кювьеровыми протоками, расположенными на расширенной передней части желточного мешка, а также короткой нижней хвостовой веной (рис. X.1, А).

Первое время после вылупления предличинки не реагируют на свет, но в это время они находятся под камнями и передвижений не совершают. С появлением в глазах пигмента и приобретением большей подвижности предличинки становятся светобоязливыми и стремятся лучше спрятаться среди камней. С резорбцией желточного мешка укорачиваются кювьеровы протоки, и вскоре они перестают выполнять роль органов дыхания. Вместо них дыхательная функция переходит к подкишечно-желточным венам, образующим сеть сосудов на боковых поверхностях желточного мешка (рис. X.1, Б). В конце предличиночного периода развиваются жабры и провизорная дыхательная система исчезает. К выходу из-под камней у личинок заполняется воздухом плавательный пузырь, развиваются все полукружные каналы, отрицательное отношение к свету меняется на положительное. Личинки переходят к активному питанию. Будучи сравнительно большими, они способны потреблять крупные организмы планктона и бентоса. Мелкие же формы — инфузории, коловратки, фитопланктон — в холодных водоемах, где обитают эти рыбы, малочисленны или отсутствуют.

В подгруппу ельцовых входят жерех *Aspius aspius*, белоглазка *Abramis sapa*, рыбец, подуст *Chondrostoma nasus*, голянь и другие рыбы, населяющие крупные равнинные реки и озера Европы, Сибири и Дальнего Востока. Литофильные ельцовые созревают в 3—4 года и более плодовиты, чем представители подгруппы усачевых. Их плодовитость достигает 200 000 икринок. Величина икринок колеблется от 1,2 до 1,6 мм. Нерест большинства видов приурочен к весеннему паводку, когда мутная вода хорошо предохраняет икру от истребления пескарями. Нерест происходит дружно, иногда всего лишь несколько дней, но у некоторых видов может быть растянутым до 1—1,5 мес. Температура воды во время размножения низкая — от 3 до 10°. Яйцевая оболочка ельцовых неядовита, хорион представлен клейкими ворсинками. Выметан-

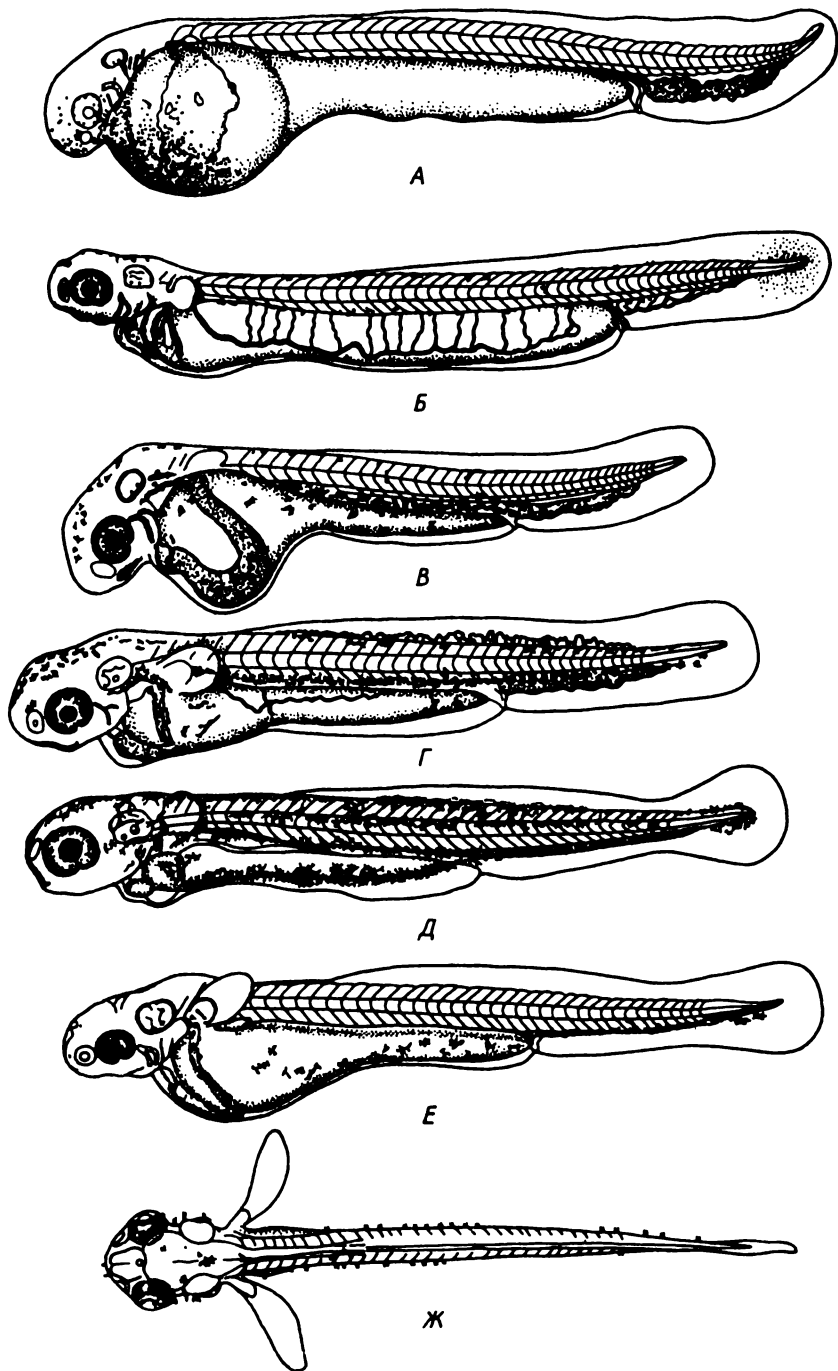


Рис. X.1. Зародыши и предличинки карповых рыб разных экологических групп (по Крыжановскому, 1949). Литофильная группа: А, Б — гокчинский усач; Фитофильная группа: В, Г — сазан, Д — верховка; псаммофильная группа: Е, Ж — пескарь

ные икринки прочно приклеиваются к камням на весь инкубационный период. Это предохраняет их от сноса с каменистых перекатов в заиленные места. Вылупление из оболочек у разных видов происходит на разных стадиях развития, что определяется температурой воды. Виды, развивающиеся при высокой температуре 18—24° (рыбец, шемая *Chalcalburnus chalcoides*), вылупляются из оболочек очень рано, другие виды (подуст), развивающиеся в холодной воде, вылупляются позднее и в более развитом состоянии.

Эмбриональные органы дыхания у ельцовых развиты умеренно, что соответствует благоприятным условиям аэрации. Вылупившиеся предличинки прячутся под камни. С появлением в глазах пигмента и дифференциацией сетчатки они становятся чрезвычайно светобоязливыми. К началу личиночного периода жизни их светобоязнь утрачивается, они выплывают из своих укрытий и обитают в толще воды.

**Ф и т о ф и л ь н а я г р у п п а.** К этой группе принадлежат представители подсемейств Cyprininae и Leuciscinae, населяющие реки Европы; в Средней Азии и Сибири эти рыбы немногочисленны, и совсем их нет на Камчатке. Фитофильные рыбы размножаются весной и летом при температуре воды 18—25°. Икру они откладывают на живые или отмершие растения, и развитие у большинства видов происходит при колебаниях содержания кислорода. Нерест фитофильных рыб идет позже хищных, и их личинками питаются подросшие личинки хищников. Смертность фитофильных рыб в раннем онтогенезе значительна, рыбы в связи с этим рано достигают половой зрелости (в 3—4 года) и обладают большой плодовитостью — от 200 тыс. до 1,5 млн икринок, причем большинство из них имеет порционное икрометание. Икра у них некрупная, диаметр ее колеблется от 0,8 до 1,3 мм.

Яйца обладают очень клейкой оболочкой и развиваются на растениях в некотором удалении от дна, а иногда даже у самой поверхности воды на плавающих листьях. Благодаря этому икринки оказываются в достаточно хороших условиях аэрации. Вылупление предличинок происходит у разных видов в разном возрасте, но всегда в таком состоянии, когда они способны всплывать и приклеиваться к растениям с помощью специальных желез. В таком прикрепленном состоянии они и развиваются некоторое время.

Степень развития эмбриональных органов дыхания у разных видов различна, что определяется кислородным режимом водоемов. При развитии в условиях временного дефицита кислорода органы дыхания представлены кювьеровыми протоками на передней расширенной части желточного мешка и нижней хвостовой веной в анальной плавниковой складке (рис. X, 1, B). С резорбцией желтка протоки укорачиваются, на смену им развиваются подкишечно-желточные вены на боках желточного мешка и петли сегментальных сосудов в спинной плавниковой складке (рис.

Х. 1, Г). При развитии в благоприятных условиях (верховка) эмбриональные органы дыхания развиты слабо (рис. Х. 1, Д). В глазах зародышей рано дифференцируется сетчатка и появляется черный пигмент. Предличинки светолюбивы, но избегают чрезмерно яркого освещения, раздражающего их. У зародышей рано появляются на теле желтый пигмент каротиноидной природы и меланофоры, имеющие маскировочное значение.

**Псаммофильная группа.** К этой группе принадлежат представители подсем. *Gobioninae* и рода *Hemibarbus* подсем. *Vagrinae*. Пескареподобные распространены очень широко. Отдельные виды обитают почти во всех реках и озерах России, за исключением Камчатки. Богато псаммофильные рыбы представлены на Дальнем Востоке, в бассейне Амура. Размножаются они весной и летом при температуре 12—20°. Откладывают икру на песок или подмытые и свисающие над песчаным дном корни растений. Икринки у большинства видов мелкие, их диаметр составляет 0,8—1,1 мм. Относительная плодовитость этих рыб довольно высока. Вторичная яйцевая оболочка представлена длинными ворсинками, которыми икринки приклеиваются к субстрату. После вылупления предличинки развиваются на дне. Они не боятся света и выбирают открытые светлые участки дна. В связи с хорошими условиями аэрации эмбриональная дыхательная система у зародышей и предличинки развита слабо. Она представлена узкими кювьеровыми протоками и нижней хвостовой веной (рис. Х. 1, Е). Жабры развиваются поздно — уже в личиночный период жизни.

Наиболее характерная особенность псаммофильных рыб проявляется в развитии и форме грудных плавников. Они закладываются очень рано и ускоренно растут, превращаясь в длинные лопасти. Служат плавники для опоры на дне, благодаря чему предличинки не опрокидываются на бок, а лежат на брюхе (рис. Х. 1, Ж). Личинки также держатся на дне, опираясь на грудные плавники, и лишь временами в поисках пищи быстро переплывают на другое место. В связи с обитанием личинок на дне плавательный пузырь у них небольшой, очень мала и преанальная плавниковая складка — стабилизатор движения. Обычные размеры грудных плавников приобретают после личиночного периода жизни.

Другая особенность псаммофильных рыб — это пигментация тела. Меланофоры сначала появляются на вентральной поверхности желточного мешка, затем вдоль полости тела и хвостовой вены и, наконец, под спинным мозгом, а не над ним, как у большинства рыб. В покровах тела пигмента очень мало. Почти весь видимый снаружи пигментный рисунок у личинок образуют внутренние меланофоры, просвечивающие сквозь ткани. Биологическое значение этих особенностей пигментации личинок псаммофильной группы не ясно. Можно лишь предположить, что оно связано с развитием их в почти равномерно освещенной среде при отсутствии четко выраженных очертаний предметов, отбрасывающих тень (растения, галька и т. п.).

Пелагофильная группа. К этой группе принадлежат представители разных подсемейств (*Leuciscinae*, *Barbinae*, *Hypophthalmichthyinae*, *Cultrinae*, *Gobioninae*). В европейской части России пелагофилы представлены одним видом — чехонью. В Средней Азии и бассейне Каспийского моря, кроме чехони, к этой группе принадлежит аральский (куринский) усач. *B. brachycephalus*. Однако в настоящее время число рыб пелагофильной группы в упомянутых регионах возросло благодаря акклиматизации ряда видов, принадлежащих к дальневосточным растительноядным рыбам, — белый и пестрый толстолобики и белый амур, в бассейне Амударьи размножаются и другие дальневосточные акклиматизанты — черный амур *Mylopharyngodon piceus* и белый амурский лещ *Parabramis pekinensis*. На Дальнем Востоке в Амуре число видов пелагофильной группы достигает 14-ти. Ихтиофауна этой реки отличается большим разнообразием. Происхождением она связана с реками Китая. Рыбы пелагофильной группы выметывают икру на течении. Приспособления к развитию в плавучем состоянии выработались у них в процессе эволюции в реках зоны муссонного климата, характеризующегося слабым весенним и мощными неоднократными летними паводками. Пелагофильные рыбы размножаются летом при высокой температуре воды (18—24°). Приуроченность их нереста к такой температуре ускоряет развитие и значительно сокращает расстояния, которые пассивно проплывают икра и предличинки.

Продолжительность нереста различна у разных видов — от нескольких дней до 1,5 мес. Величина яиц (без оболочки) у большинства видов около 1,1 мм. Выметанные икринки мало истребляются врагами. Смертность рыб, определяющая их высокую плодовитость (0,5—1,5 млн), приходится в основном на личиночный и более поздние периоды жизни. У мелких форм (пелагофильных пескарей) плодовитость, естественно, ниже.

Плавучесть яиц, т. е. уменьшение их удельной массы, достигается характерным изменением их строения. У большинства видов (толстолобики, амур, верхогляд) происходит значительное увеличение перивителлиновой полости, при этом яйцевая оболочка сильно растягивается (рис. X, 2, А). Большое перивителлиновое пространство предохраняет также зародышей от травматизации при развитии в потоке воды. У ряда пескарей (восьмислого *Gobiobotia rappenheimeri*, чебаковидного *Paraleucogobio soldatovi*) плавучесть создается нежной, сильно оводненной слизистой оболочкой (рис. X, 2, Б). Яйца пелагофильных рыб бесцветны или слабо окрашены в желтый цвет. Это обусловлено содержанием в них относительно небольшого количества пигментов. Пелагофильные рыбы развиваются в хороших условиях аэрации, поэтому дыхательная система у зародышей и предличинок развивается слабо. Она представлена короткими кювьеровыми протоками, расположенными на передней малорасширенной части желточного мешка, и слабоизвилистой нижней хвостовой веной (рис. X, 2, В). У видов, имеющих мелкие яйца и предличинки (востро-

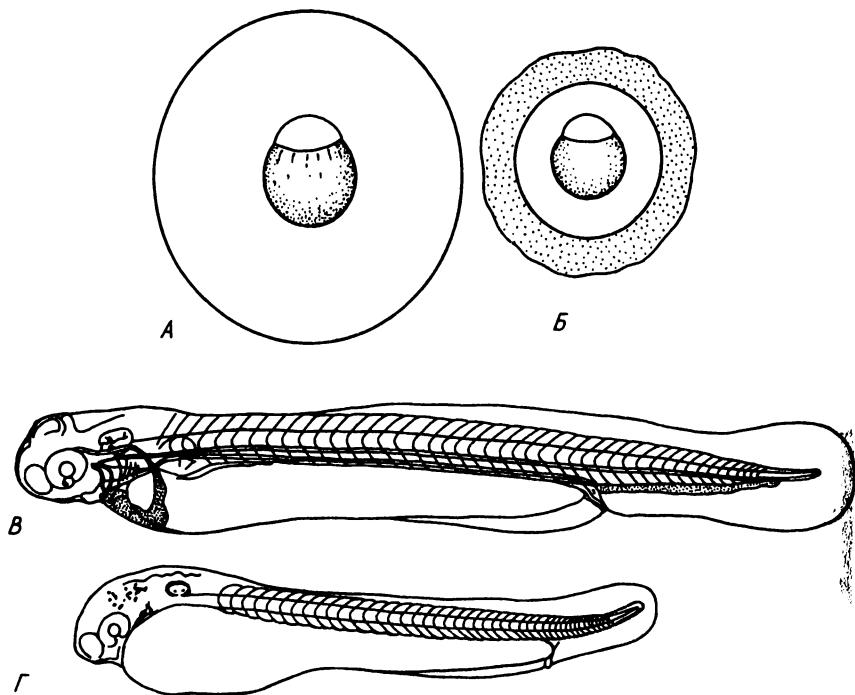


Рис. X.2. Икра и предличинки пресноводных пелагофильных рыб. А — белого толстолобика, Б — чебаковидного пескаря (по Соину, 1968), В — черного амура (по Сухановой, 1967), Г — востробрюшки (по Крыжановскому, 1949)

брюшка *Hemiculter*), потребление кислорода осуществляется главным образом всей поверхностью тела, кюльеровы протоки настолько укорочены, что даже не выполняют дыхательной функции (рис. X, 2, Г). У востробрюшки и пескарей позже появляются эритроциты. У большинства дальневосточных пелагофильных рыб своеобразно развивается пигментация глаз. Меланин появляется в нижней части глаза в виде пятна (рис. X, 2, В), где дифференцируется и сетчатка. Это происходит ко времени вылупления или вскоре после него. Предличинки положительно относятся к свету. Через некоторое время глаза пигментируются целиком. Меланомы у предличинок сначала появляются в виде полосы вдоль полости тела и нижней хвостовой вены. На голове, спине и на боках они появляются позднее.

У большинства видов предличинки вылупляются из оболочек довольно рано. После вылупления, благодаря волнообразным движениям тела, всплывают вверх, затем пассивно опускаются, снова всплывают и т. д. Такое поведение предличинок обеспечивает их дыхание и пассивную миграцию в потоке воды. С переходом к личиночному периоду пелагофильные рыбы обитают обычно в прибрежной зоне.

Остракофильная группа. К этой группе среди карпо-

вых рыб принадлежат горчаки, представители подсем. *Rhodeinae*. Горчаков около 20 видов, и населяют они преимущественно реки Китая, Кореи и Японии. В Амуре живет 3 вида — колючий *Acanthorhodeus asmusi*, амурский горчак *Rh. sericeus* и горчак Лайта *P. lighti*; в европейской части СССР — 1 вид — европейский горчак *Rh. amarus*, в Средней Азии — глазчатый горчак *Rh. ocellatus*, случайно завезенный с личинками растительоядных рыб из Китая.

Горчаки откладывают икру в жабры двустворчатых моллюсков. Ко времени размножения у самок появляется длинный яйцеклад, который они вводят в моллюска через выводной сифон, одновременно самцы выпускают сперму у вводного сифона. Спермии через некоторое время попадают в место нахождения икринок и осеменяют их. Нерест горчаков происходит в летнее время. Икра их надежно защищена, что обеспечивает ей высокую выживаемость. Остракофильные рыбы имеют низкую плодовитость в пределах нескольких сотен икринок. Точно она не определена в связи с многопорционным нерестом и, следовательно, продолжающимся в ооцитах летом процессом вителлогенеза.

Икринки у разных видов горчаков имеют разные размеры — от 1 до 3 мм и необычную форму — овальную с заостренным концом, сильно вытянутого эллипсоида, грушевидную (рис. X. 3, А—В). Желток очень концентрирован, поэтому его хватает на длительный срок эндогенного питания зародышей и предличинок.

Горчаки своеобразно приспособлены к жизни внутри моллюсков. Яйца имеют узкое перивителлиновое пространство, что соответствует стесненному положению яиц между жаберными лепестками моллюска. Вылупляются зародыши из оболочек очень рано, когда только появляется хвостовая почка, и у *Rhodeus* они остаются на этом же месте. Удержанию их в жабрах способствует развитие выростов желточного мешка, своеобразных якорьков, внедряющихся в ткань моллюска. На концах якорьков, а также на выступающих частях головы появляются одноклеточные железы, вырабатывающие клейкий секрет (рис. X. 3, Г). Тело и голова зародышей имеют белесый цвет, который придают им вакуолизированные отмирающие клетки покровов (по-видимому, перидермы).

Условия дыхания в моллюсках затруднены, особенно в то время, когда раковина закрыта. Горчаки сохраняются живыми в вынутом из воды моллюске, содержащем ничтожное количество теплой воды около 12 ч при температуре 22°. Зародыши остаются живыми некоторое время в вырезанной разлагающейся жабре, где, очевидно, кислород полностью отсутствует. У горчаков развивается необыкновенно мощная дыхательная система. Она образована густой сетью разветвлений подкишечно-желточных вен на желтке и еще более густыми сосудистыми сетями в спинной и анальной плавниковых складках (рис. X. 3, Д). После появления в глазах пигмента зародыши становятся очень светобоязливыми, что предохраняет их от преждевременного выхода из

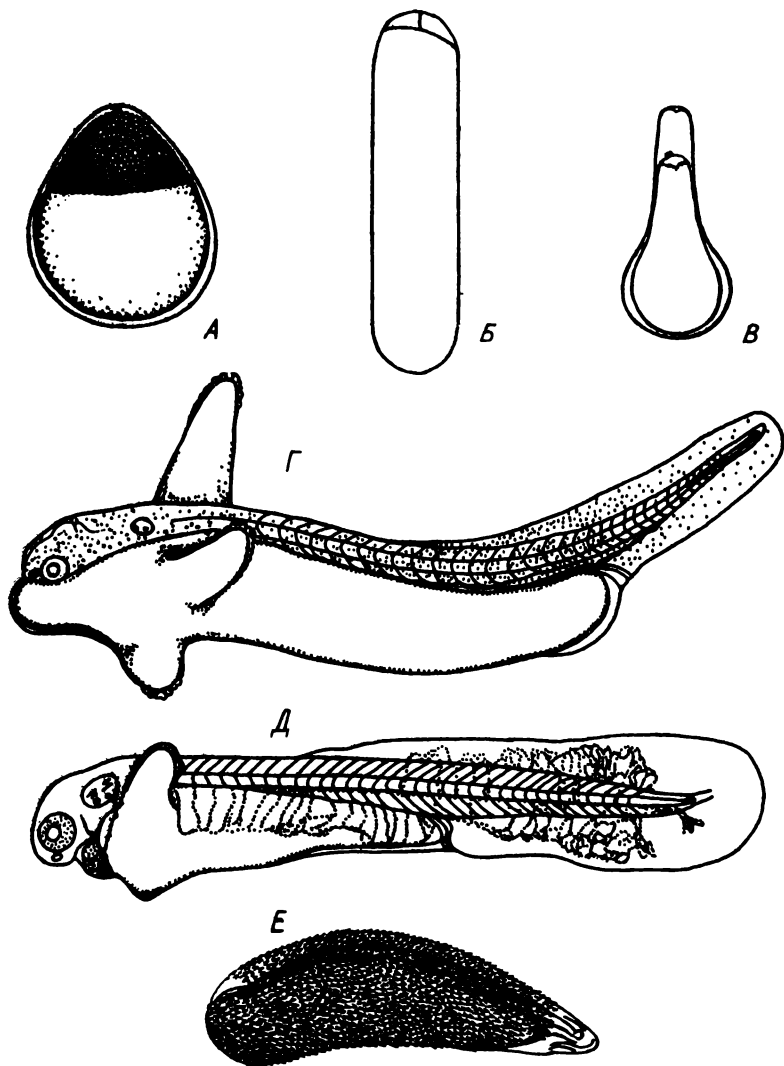


Рис. X.3. Яйца, зародыши и предличинки горчаков. А — амурский горчак (по Крыжановскому и др., 1951); Б — ахеилогнатус (по Nakatuga, 1969); В—Д — глазчатый горчак (ориг.); Е — колючий горчак (по Крыжановскому и др., 1951)

моллюска. Пигмент в теле обильно развивается незадолго до выхода из раковины.

Колючий горчак откладывает одновременно до 300 мелких икринок в виде комка. Дыхание зародышей затруднено, и они после вылупления расползаются по жабре. Такому расселению горчаков способствует развитие у них, вероятно из клеток перидермы, своеобразных чешуевидных клеток (рис. X. 3, Е). Благодаря обтекаемой форме тела, маленькой, прижатой к желтку голове, на-

личию чешуевидных клеток, которыми зародыши цепляются за жабры моллюска, и способности изгибать тело, они расползаются из комка и попадают в более благоприятные условия дыхания. На ранних стадиях эти горчаки столь не похожи на зародышей рыб, что их легко принять за каких-то паразитов моллюсков. Через некоторое время после расселения горчаков форма их тела и поведение меняются. Голова быстро растет и достигает обычных размеров.

Жизнь горчаков под защитой моллюсков длится у разных видов от 12 до 23 сут. Самостоятельную жизнь они начинают после выхода из раковины в конце личиночного периода жизни — у них заполняются воздухом обе камеры плавательного пузыря, отрицательное отношение к свету меняется на положительное, в непарных и грудных плавниках бывают развиты все лепидотрихии, функционируют жабры, появляется чешуя и лишь зачаточные брюшные плавники свидетельствуют, что горчаки находятся еще в личиночном периоде жизни.

**О х р а н я ю щ и е и к р у.** Среди карповых рыб имеются виды, охраняющие свои кладки. В нашей фауне таких видов два: лжепескарь *Pseudogobio rivularis* и псевдорасбора (амурский чебачок). Оба вида принадлежат подсемейству Gobioninae и ранее обитали они лишь в Амуре. В 60-х гг. эти виды появились и в водоемах Средней Азии, куда были случайно завезены вместе с личинками растительноядных рыб из Китая. Значительное число охраняющих икру карповых рыб подсем. ельцеподобных имеется в водоемах Северной Америки. Охраняют кладку самцы, поэтому они крупнее самок и на голове у них появляются ко времени размножения острые бугорки.

Лжепескарь откладывает икру на мелких местах на слабом течении в блюдцеобразные углубления, которые выкапывает самец. Икринки очень клейкие и к ним прилипают многочисленные песчинки, что делает яйца незаметными на грунте. После вылупления из оболочек предличинки продолжают развиваться в гнезде. Света они не избегают, держатся на дне, опираясь на него очень большими грудными плавниками с длинными пальцевидными выростами. В связи с хорошими условиями аэрации, как и у предличинок псаммофильных рыб, провизорная дыхательная система у них развита слабо.

Псевдорасбора откладывает икру в прибрежье, на камни, раковины или другие предметы, которые самец предварительно очищает от ила. Икринки располагаются одним слоем короткими полосками. Эмбриональные органы дыхания у зародышей развиты умеренно и представлены кьюверовыми протоками и нижней хвостовой веной. Развитие в оболочке под охраной самца продолжается около одной недели. После вылупления псевдорасбора сразу заполняет воздухом плавательный пузырь и переходит в личиночный период жизни.

### Х.3. РАЗНООБРАЗИЕ УСЛОВИЙ И СПОСОБОВ РАЗМНОЖЕНИЯ ХРЯЩЕВЫХ И КОСТНЫХ РЫБ

Сравнительно недавно Е. К. Балоном (Balon, 1981) на основе представлений об экологических группах С. Г. Крыжановского, собственных наблюдений и обобщения литературы представлена эколого-этологическая классификация типов размножения, построенная по принципу увеличения специализации в способах размножения и специфике развития. Она наиболее полно отражает многообразие типов размножения рыб.

Е. К. Балоном введено представление об этологических секциях, которые он выделяет на основании поведения рыб во время размножения и отношению их к потомству. Он выделил три этологические секции: неохраняющих, охраняющих и вынашивающих свое потомство рыб. Каждая из секций включает две группы, характеризующиеся особенностями проявления заботы о потомстве:

| Этологическая секция      | Группа                                                          |
|---------------------------|-----------------------------------------------------------------|
| А. Неохраняющие потомство | А.1. Разбрасывающие икру <sup>1</sup><br>А.2. Прячущие икру     |
| Б. Охраняющие потомство   | Б.1. Выбирающие субстрат<br>Б.2. Гнездящие                      |
| В. Вынашивающие потомство | В.1. Вынашивающие снаружи тела<br>В.2. Вынашивающие внутри тела |

Каждая группа включает несколько группировок (всего их 32), в названии которых отражено конкретное место откладки икры. Рассмотрим примеры таких группировок с некоторыми изменениями и дополнениями по материалам ряда авторов (Крыжановский и др., 1951; Гулидов, 1968; Дислер, 1977; Соин, 1968, 1981; Оммани, 1975; Смирнов, 1975; Жизнь животных, 1983; Расс, 1972; 1977; Lagler et al., 1962; Wourms, 1972, 1981).

#### А. Этологическая секция — неохраняющие потомство

Эта секция представлена двумя группами: А. 1 — разбрасывающими икру и А.2 — прячущими ее.

А.1. Разбрасывающие икру. В группу входят рыбы, выметывающие плавучую, пелагическую, или донную икру.

К рыбам пелагофильной группировки принадлежат многие морские виды и небольшое число пресноводных. Плавучее состояние обеспечивает зародышам хорошие условия аэрации, способствует более широкому использованию акватории для размно-

<sup>1</sup> По Балоу буквально: нерестящиеся на открытом субстрате.

жения и распространения икры, т. е. расселения вида. У морских рыб плавучесть икры достигается сильным оводнением желтка при созревании ооцитов (речная камбала *Platichthys flesus*, ершоватка *Limanda limanda*, анчоусы *Engraulis* и многие другие), присутствием одной или нескольких капель жира (султанка, мольва *Molva*, сардина *Sardina*, солея и др.), увеличением перивителлинового пространства (ряд камбал) (рис. X.4). У некоторых видов икринки заключены в плавучие слизистые баллоны или ленты (морские ерши — *Scorpaena*, морские черти — *Lophius*). Длина таких кладок у морского черта *L. piscatorius* достигает 12 м, а ширина — 0,6 м. Икринки через некоторое время освобождаются от слизи, но остаются в плавучем состоянии благодаря жировой капле. У пресноводных рыб так называемая пелагическая икра имеет (рис. X.2) отрицательную плавучесть. Она находится

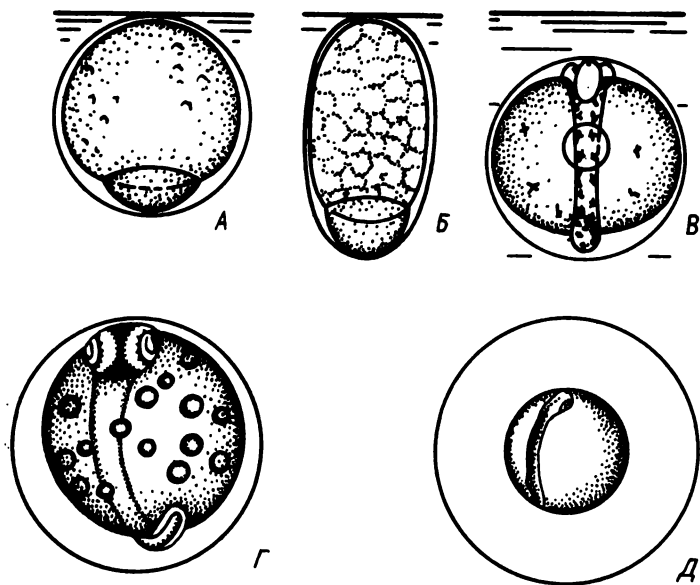


Рис. X.4. Пелагические икринки морских рыб. А — ершоватки (*Limanda*, Б — японского анчоуса *Engraulis japonica*, В — мольвы *Molva molva* (из Соина, 1968); Г — новозеландской камбалы — пелотреты *Pelotretis flavilatus* (из Расса, 1982); Д — японской палтусовидной камбалы *Hippoglossoides dubius* (по Перцевой-Остроумовой, 1961)

в толще воды только в потоке, в спокойной же воде тонет, поэтому такую икру правильнее называть батипелагической, или полупелагической.

Рыбы литофильной группировки откладывают икру на каменистый, галечный или галечно-песчаный грунт. Нерест их происходит на течении в реках (осетровые, жерех, усач) или в озерах олиготрофного типа с чистым каменистым дном (сиги). В морях литофильных рыб мало. Такую икру имеют ряд нототений (мра-

морная и другие) и белокровных рыб, икра которых развивается в специфических условиях низкой температуры. На твердый грунт откладывают икру атлантическая сельдь и салака.

Рыбы фитофильной группировки выметывают клейкую икру на водные растения. Среди них много пресноводных (сазан, лещ, плотва, линь и другие). Среди морских рыб икру на растительный субстрат откладывают немногочисленные виды, например, атерина *Atherina mochon pontica*, сарган *Belone belone*, хеилопогон *Cheilopogon furcatus*. Их икринки для прикрепления снабжены длинным нитями хориона. Густо приклеивают икру к растительности и некоторые сельди (тихоокеанская, беломорская).

Рыбы псаммофильной группировки откладывают икру на песок или на подмытые корни растений, свисающие над песком (пескари, кони *Hemibarbus*, щиповки). Размножаются они в реках на течении. На песок отмелей откладывают икру некоторые морские рыбы, например мойва *Mallotus villosus*.

Рыбы индифферентной группировки безразлично относятся к субстрату и откладывают икру на любые донные предметы (речной окунь, ерш).

А.2. Прячущие икру. Эти рыбы отличаются более сложным поведением, связанным с активным поиском и выбором мест для размножения. Некоторые из них совершают длинные миграции.

К группировке литофильных прячущих относятся лососи, прячущие икру в галечный грунт. Самки подготавливают соответствующие участки рек для нереста, выкапывая углубления. После откладки в них икры они засыпают ее галькой. В результате образуется нерестовый бугор. После нереста самки несколько дней могут находиться около бугра, потом уходят с нерестилища (тихоокеанские лососи гибнут). В море рыб, закапывающих икру в галечный грунт, нет.

Оригинальный способ откладки икры в маленькие водоемы, представляющие собой углубления в скалах, заполняющиеся брызгами морской воды, известен для одного юго-восточного бычка. Рыбы при этом вылезают из воды во время прилива и ползут по скалам в поисках этих водоемов. Отложив икру, производители возвращаются в море.

К группировке прячущих икру псаммофилов принадлежит атерина-грунион *Leuresthes tenuis*, обитающая у побережья Калифорнии. Во время наиболее высокого (сизигийного) прилива, связанного с фазами Луны, грунион откладывает икру мокрый песок у самого уреза воды. Икринки развиваются во влажном песке вплоть до следующего прилива, во время которого происходит вылупление предличинок и они уносятся волнами в море.

Группировка прячущих икру в беспозвоночных животных представлена видами разных семейств. Среди карповых рыб в жабры двустворчатых моллюсков откладывают икру голаки, среди морских рыб — некоторые липаровые. Под панцирь крабов откладывают икру карепрокты (сем. морских слизней).

в губки — трематом-пестряк *Trematomus bernacchii* (сем. нототениевых). У основания актиний откладывают икру живущие с ними в симбиозе амфиприоны *Amphiprion* (сем. помацентровых).

Группировка аридофильных (от лат. *āridus* — сухой) или ксерофильных (от греч. *xērós* — сухой) рыб. Рыбы этой группировки (отр. карпозубообразных) населяют временные водоемы (лужи, болота) Восточной Африки (нотобранх, амфисемион) и восточной части Южной Америки (цинолебия, птеролебия и др.). Икру эти рыбы откладывают в грунт, где она переживает сухой период, когда взрослые рыбы гибнут. Особенности развития этих рыб были рассмотрены в гл. VIII.

#### Б. Этологическая секция — охраняющие потомство

Рыбы этой этологической секции имеют довольно сложное нерестовое поведение, связанное с поисками удобного места для гнезда или устройством его. Они откладывают икру на ограниченном пространстве и активно охраняют ее и вылупившуюся молодь. Такую охраняемую рыбами кладку, по аналогии с птичьей кладкой, называют гнездом. Обычно гнездо охраняет самец, но иногда самка или оба родителя. По субстрату, на который помещена кладка, различают группировки литофильно-, псаммофильно-, фитофильно-, пелагофильногнездующих.

Секция рыб — охраняющие потомство — представлена двумя группами: Б.1 — выбирающими субстрат (для гнезда) и Б.2 — строящими гнезда.

Б.1. Выбирающие субстрат. Рыбы этой группы выбирают место и субстрат для кладки, обычно они чистят камни и раковины от песка и ила. Сверху на камни откладывает икру пинагор *Cyclopterus lumpus*, в пустые раковины моллюсков — маслюк *Pholis gunnelis*. На песке устраивает гнездо лжелепескарь и спикара *Spicara*. На примятую растительность откладывает икру обыкновенный сом, на плавающие водоросли-антарктическая рогатка *Harpagifer* и т. д. Бычки, морские собачки и некоторые виды американских дартеров *Etheostoma nigrum* (сем. окуневых) откладывают икру в убежища среди камней, своеобразные пещеры. Икру они приклеивают на стенки и потолок (рис. X. 5, А).

Б.2. Строящие гнезда. Эти рыбы сооружают довольно сложные гнезда. Девятиглая колюшка *Pungitius pungitius* склеивает из растительных обрывков с помощью особого секрета почек шарообразное гнездо, которое помещает на растения на некотором расстоянии от дна. Гнездо трехглай колюшки представляет ямку в грунте, покрытую склеенными кусочками растений.

Большие плавучие гнезда из растительности сооружает нильский гимнарх (X. 5, Б). Лабиринтовые рыбы, обитающие в тропической зоне в условиях дефицита кислорода, сооружают плавучие гнезда (рис. X. 5, В) из пузырьков воздуха, которые обволакиваются секретом слизистых ротовых желез. В таких гнездах и развиваются икринки. У некоторых видов рыб они имеют большую жировую каплю и обладают положительной плавучестью

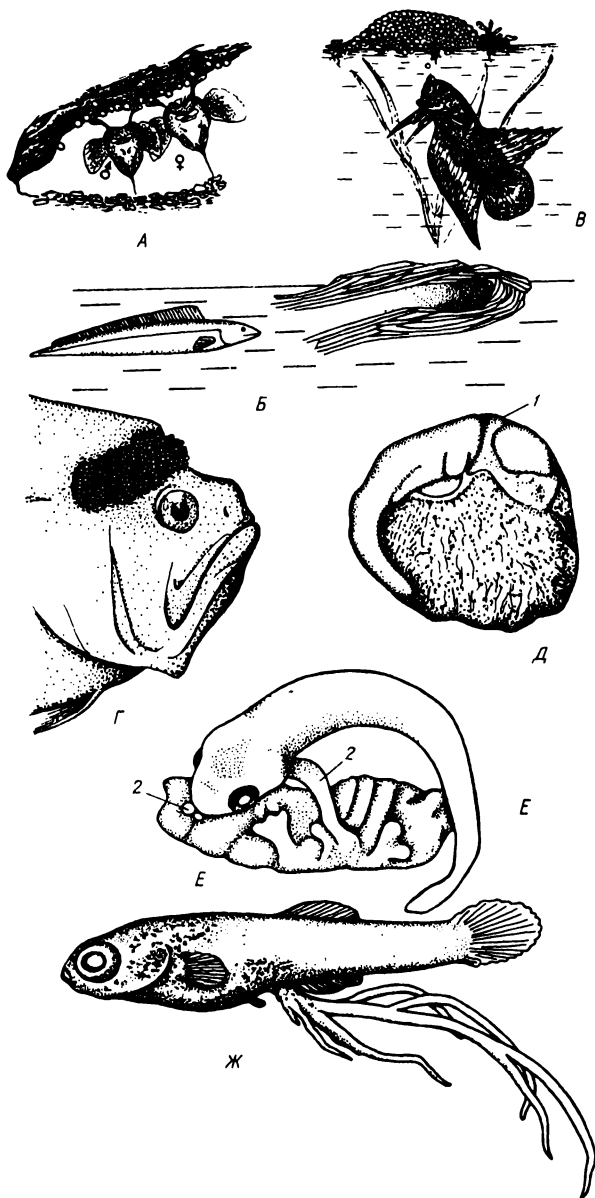


Рис. X.5. Разные способы размножения рыб. Строящие гнезда: А — дартер (по Lagler et al., 1962), Б — гимнарх (по Bertin, 1958), В — бойцовая рыбка (по Lagler et al., 1962). Вынашивающие потомство: Г — куртус с гроздьё икры на голове (по Оммани, 1975). Живородящие: Д — *Poecilia vivipara* на ранней стадии развития с «ошейником», Е — *Jeninsia lineata* с трофонемами, проникающими через жаберные отверстия в ротовую полость, Ж — *Zoogeneticus guitzeoensis* с аналейниками, 1 — «ошейник», 2 — трофонема (по Turner, 1940 из Соина, 1968)

(макропод, лялиус *Colisa lalia*). У других видов (бойцовая рыбка *Betta splendens*) жировых капель в икре нет, и они держатся у поверхности воды благодаря тонкой складчатой оболочке, которая расправляется у поверхности воды и прикрепляется к поверхностной пленке. Кроме того, самцы выпускают пузырьки воздуха, которые, прилипая к оболочке, создают дополнительные поправки.

Гнезда на мелководье в выкопанных в грунте норах среди растительности устраивают двоякодышащие рыбы — африканские протоперусы и южноамериканский чешуйчатник.

Косатка-скрипун *Pseudobagrus fulvidraco* (сем. Bagridae), обитающая в Амуре, устраивает кувшинообразные норки в прибрежной зоне. Гнезда у нее часто расположены колониями.

## В. Этологическая секция — вынашивающие потомство.

Способы вынашивания потомства у рыб отличаются большим разнообразием. Они сопровождаются специальными приспособлениями, которые или постоянно имеются у одного из родителей, или появляются ко времени размножения. Секция включает две группы: В.1 — вынашивающие потомство снаружи тела и В.2 — вынашивающие потомство внутри тела.

В.1. Вынашивающие снаружи тела. Способы вынашивания потомства снаружи тела весьма разнообразны. Наиболее распространено вынашивание потомства во рту. Этот способ встречается у представителей разных отрядов — у тилапий (мозамбикская тилапия) и апогона *Arogon* отр. окунеобразных, у сомов — ариуса *Arius* и галеихты *Galeichthys felis* отр. сомообразных, у южноамериканской араваны *Osteoglossum* и австралийских склеропагесов *Scleropages* отр. араванообразных. У некоторых видов (склеропагесы и мозамбикская тилапия) потомство вынашивают самки, у других видов — самцы. «Ротовая беременность» — это не только способ защиты икры, но и улучшение условий ее дыхания, поскольку икра во рту постоянно омывается водой.

Необычный способ вынашивания икры в жаберной полости имеется у американской слепой рыбки *Amblyopsis spelaea*, обитающей в пещерах. Самка откладывает икру в собственную увеличенную жаберную полость с помощью длинного яйцеклада, вырастающего ко времени размножения.

Оригинальный способ вынашивания потомства на губе имеется у одного из лорикариевых сомов *Loricariidae*, обитающих в Южной Америке. Ко времени размножения у самца вытягивается нижняя губа, образуя корзиночку, в которой он и вынашивает свое потомство.

Вынашивание икры на голове известно для австралийского куртуса *Kurtus* (отр. окунеобразных). Самцы удерживают гроздь икры, которые передают им самки, с помощью специального крючка, развивающегося из передних лучей спинного плавника (рис. X. 5, Г).

Вынашивание икры на брюхе известно для некоторых сомов. У самок южноамериканского сома аспредо *Aspredo filamentosus* ко времени размножения покровы брюшка становятся рыхлыми, и самка, ползая по отложенной на субстрат икре, вдавливая ее в губчатую массу, вскоре икринки обрастают тканью матери. У сомика из Азии мистуса *Mystus aor* икру на брюхе вынашивает самец, причем личинки некоторое время питаются выделениями его кожных желез и держатся около родителя.

Более сложны способы вынашивания потомства в специальных камерах или сумках, располагающихся на брюхе. Камеры бывают открытыми или закрытыми. Открытая камера в виде желобка имеется у самца змеевидной иглы (*Nerophis ophidion*). В желобке развивается особая губчатая ткань, которая обрастает основания икринок, большая же часть их остается открытой и омывается водой. У других рыб камеры бывают закрытыми. Так, самцы иглы-рыбы *Syngnathus schmidtii* вынашивают икру в камере, расположенной в вентральной части хвоста. Камера заполняется оплодотворенной икрой и края ее плотно срастаются. Каждая икринка окружается тканью, богато снабженной кровеносными сосудами, через которые и происходит газообмен между потомством и родителем. Стенки камеры к моменту выхода молоди раскрываются. Сходная камера имеется и у морского конька *Hippocampus*. В отличие от иглы-рыбы камера его не раскрывается, самцы «рождают» молодь, сокращая мышцы камеры и выталкивая маленьких коньков по одному из ее отверстий.

В.2. Вынашивающие внутри тела. В эту группу входят все представители класса хрящевых рыб, а из класса костных — латимерия, принадлежащая подклассу кистеперых и более 500 видов 14 семейств группы костистых. Для всех этих рыб характерно внутреннее осеменение и более или менее продолжительное развитие потомства в половых путях самки. На основании сроков развития яиц в теле матери различают две подгруппы. Представителям первой (I) из них свойственно факультативное (необязательное) живорождение, и их часто называют яйцеродящими, или яйцекладущими. У этих рыб оплодотворенные яйца задерживаются в половых путях самок на короткое время, иногда лишь на начальные стадии развития, а затем откладываются во внешнюю среду.

Представителями второй (II) подгруппы свойственно облигатное (обязательное) живорождение. Весь ранний онтогенез у них, вплоть до рождения сформированной молоди, протекает в теле матери: у хрящевых рыб в расширенных нижних отделах яйцеводов — матках, а у костистых — в яичниках, что представляет уникальное явление среди позвоночных животных. У костистых рыб различают фолликулярную и овариальную беременности. При фолликулярной беременности осеменение яиц происходит в фолликуле до овуляции. Для проникновения спермия в фолликулярной оболочке имеется специальный канал — «делле», прилегающий к микропиле лучистой оболочки. При овариальной беремен-

ности оплодотворение происходит после овуляции яйца, в полости яичника (Соин, 1968; Wourms, 1981).

Трофические отношения между матерью и вынашиваемым потомством у представителей второй подгруппы у разных видов различны, и по этому признаку различают две группировки: IIa — лецитотрофные, или яйцеживородящие и IIб — матротрофные формы, или истинно живородящие. Различия между ними состоят в том, что у лецитотрофных форм, как следует из их названия, потомство, развивающееся в теле матери, питается лишь запасами желтка в яйце, а матерью обеспечивается дыхание, осморегуляция и выведение продуктов обмена. При лецитотрофии только часть желтка идет на рост потомства, другая же часть используется на энергетические затраты, поэтому молодь имеет меньшую сухую массу, чем яйцо.

При матротрофии питание зародыша желтком яйца происходит лишь на ранних стадиях онтогенеза (часто в первую треть беременности), затем трофическая функция переходит к матери. Развивающееся потомство получает значительное количество питательных веществ, поэтому масса их к рождению значительно превышает массу яйца.

Отношения между матерью и развивающимся потомством у рыб столь разнообразны, что американский исследователь Вурмс (Wourms, 1981) остроумно заметил, что рыбы представляют собой как бы эволюционную лабораторию, в которой осуществляется поиск наилучших отношений между матерью и плодом.

I подгруппа — факультативное живорождение (яйцорождение)

Хрящевые рыбы. К этой подгруппе принадлежат некоторые акулы (кошачьи *Scyliorhinidae*, рогатые *Heterodontidae*, зебровая *Stegostoma fasciatum*, китовая *Rhincodon typus*), скаты (морская лисица или шиповатый скат *R. clavata*) и химеровые *Chimaeridae* рыбы. Большинство из них откладывает немного яиц — от одного-двух (рогатая, пилохвост) до нескольких десятков (шиповатый скат). Лишь полярная акула *Somniosus* откладывает около 500 яиц.

Задержка в теле матери оплодотворенных яиц, покрытых тонкой лучистой оболочкой, связана с образованием вокруг них третичных оболочек в яйцеводах. В передней части железы яйца покрываются белковой оболочкой и поступают в ее заднюю часть, где образуется плотная скорлупа или капсула. Скорлуповая оболочка в воде затвердевает и становится рогоподобной. Нитевидными придатками яйца прикрепляются к донным предметам. У химер яйцевая капсула сильно удлинена, и рыбы втыкают яйца в песок. Крупные яйца хрящевых рыб иногда находят на дне или выброшенными на берег — их называют «кошельками русалок». Развитие яиц до выхода молоди из капсулы длится очень долго — несколько месяцев, например у шиповатого ската — 5,5, у рогатой акулы — до 7, у обыкновенной кошачьей — до 9. Не у всех хрящевых рыб яйца заключены в прочную капсулу. Так, полярная

акула откладывает на большой глубине мягкие, эллипсовидной формы яйца длиной около 8 см. В капсуле у некоторых видов находится лишь одно яйцо (рогатая акула), у других их может быть от 2 до 20 (кошачья акула). В связи с тем что запасы желтка расходуются не только на рост зародышей, но и на энергетические процессы, детеныш акулы за время инкубации теряет в массе около 20% (рис. X. 6, 1).

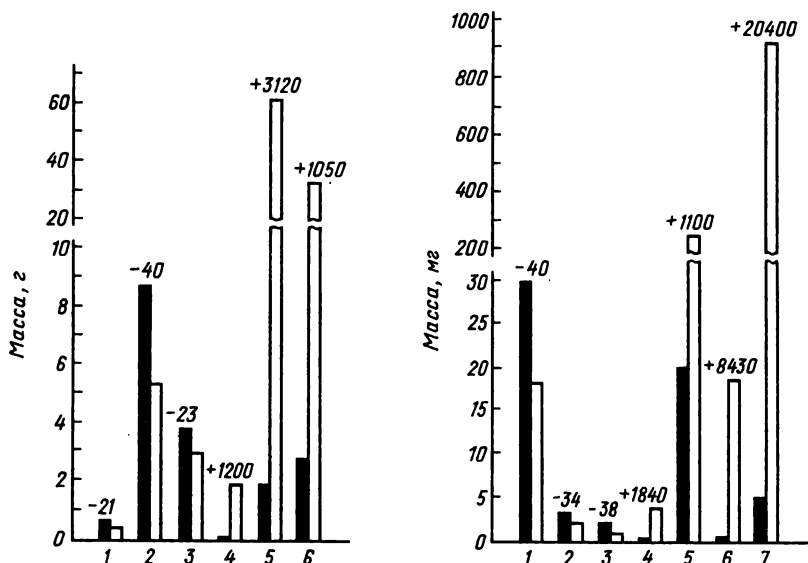


Рис. X.6. Изменение массы зародышей во время развития у хрящевых рыб (график составлен по данным таблицы Wourms, 1981). Черный столбик — масса яйца, белый столбик — масса организма к вылуплению или рождению. Над столбиками указано изменение сухой массы в %. 1 — кошачья акула *Scyliorhinus canicula* (яйцекладущая), 2 — колючая акула *Squalus acanthias* (лецитотрофия), 3 — электрический скат *Torpedo ocellata* (трофотения), 4 — песчаная акула *Odonaspis taurus* (оофагия, адельфофагия), 5 — скат-орляк *Myliobatis bovina* («молочное питание» с помощью трофонем), 6 — американская кунья акула *Mustelus canis* (плацента)

Рис. X.7. Изменение массы зародышей во время развития у костистых рыб (график составлен по данным таблицы Wourms, 1981). Обозначения, как на рис. X.6. 1 — радужная форель, 2 — морской окунь *Sebastes marinus* (лецитотрофия), 3 — *Poecilopsis monacha* (лецитотрофия), 4 — *P. turneri* (фолликулярная псевдоплацента), 5 — бельдюга *Zoarces viviparus* (питание овариальной жидкостью), 6 — *Ameia splendens* (питание с помощью трофотений), 7 — *Embiotoca lateralis* (питание овариальной жидкостью)

**Костистые рыбы.** К подгруппе с факультативным живорождением принадлежат некоторые рогатковые (*Oligocottus*, *Clinocottus*), откладывающие яйца на камни; гораихт (сем. гораихтовых), помещающий яйца, снабженные тонкими клейкими нитями, на растения; рисовые рыбки — медаки (сем. оризиевых), икринки которых, сцепленные нитями хориона в виде грозди, ви-

сят у одних видов около генитального отверстия, у других — отрываются от грозди и распределяются на растительном субстрате. Данных об изменениях массы у этих рыб за время инкубации нет, но они, естественно, сходны с такими показателями икрометущих рыб, которые теряют в массе 30 (сельдь) — 40 (радужная форель) % (рис. X.7, 1).

## II подгруппа — облигатное живорождение

### IIa. Лецитотрофные или яйцеживородящие рыбы

**Хрящевые рыбы.** У лецитотрофных представителей хрящевых рыб овулировавшие яйца покрываются сначала белковой оболочкой, а потом заключаются в тонкую полупрозрачную капсулу, обычно эллипсоидной формы. Число яиц в капсуле составляет у черноморской колючей акулы в среднем 14. Капсулы имеют на переднем и заднем концах жгуты, с помощью которых они фиксируются в определенном положении в матке. Через некоторое время, когда уже зародыши довольно хорошо развиты, капсула разрушается, и дальнейшее развитие происходит в полости матки. Питание детенышей происходит лишь за счет желтка, поэтому за время внутриутробного развития они теряют в массе 20—40% (рис. X.6, 2) Продолжительность беременности у некоторых видов акул (плащеносная, колючая) весьма велика и составляет 18—22 мес.

**Костистые рыбы.** У лецитотрофных форм развитие происходит в яичнике: в фолликуле (пецилиевые — гуппи *Poecilia reticulata*, *P. monacha*) или в овариальной полости (морские окуни, байкальские голомянки). Фолликулярная оболочка имеет густую сеть сосудов, обеспечивающих дыхание зародышей. У них развивается также мощная сеть сосудов на теле (гуппи). Молодь у этих рыб рождается уже в конце личиночного периода. У морских окуней (*Sebastes*) развитие зародышей протекает в полости яичника и, по-видимому, только у этой группы рыб рождаются многочисленные личинки, а не малочисленные мальки. За время беременности потомство теряет в массе у разных видов от 25 до 40% (рис. X.7, 2 и 3).

### IIб. Матротрофные рыбы

**Хрящевые рыбы.** Большинство видов хрящевых рыб принадлежат к матротрофным формам. В первой трети беременности зародыши питаются желтком яйца, а затем получают питание от матери. Способы снабжения детенышей дополнительным питанием у хрящевых рыб разнообразны и даже необычны. Так, например, у сельдевой акулы *Lamna* наблюдается оофагия, т. е. потребление развивающейся молодью овулировавших и опускающихся в матку яиц. У песчаной акулы *Odontaspis taurus* отмечена не только оофагия, но и адельфофагия — питание отставшими

в развитии своими собратьями, находящимися в матке. При таком способе питания рождается небольшое число довольно крупных особей, масса которых в 10—12 раз превышает массу яиц (рис. X.6, 4).

У ряда акул (южного катрана *Squalus fernandinus*, центрофоруса *Centrophorus granulosus*) и скатов (электрического *Torpedo ocellata*) в матке развиваются ворсинки — трофотении, выделяющие в маточную жидкость некоторое количество питательных веществ, что и потребляют детеныши после использования желтка. У скатахвостокола *Dasyatis pastinaca* подросшая в матке молодь попеременно засасывает в брызгальца разные пучки трофотений, которые выделяют питательные вещества сразу в пищевод. При таких способах питания рождается молодь, имеющая сходную с яйцом или несколько меньшую массу (рис. X.6, 3).

У ската-бабочки *Gymnura(-Pteroplatea)* и ската-орляка *Myliobatis* в матке развиваются длинные отростки — трофонемы, проникающие через брызгальца в пищеварительный тракт зародышей и продуцирующие дополнительное питание. Этот способ получения пищи называют «молочным» питанием. Масса новорожденных в этих случаях значительно превышает массу яиц (рис. X.6, 5).

Самые сложные взаимоотношения между матерью и развивающимся потомством описаны у некоторых акул — куньей *Mustelus canis*, серой *Carcharhinus*, молотоголовой *Sphyrna* и других. У них развивается плацента, представляющая собой разветвленные выросты покровов желточного мешка, тесно связанных с сильно васкуляризованной стенкой матки. Такую плаценту называют желточной или эпителио-хориальной. Через плаценту осуществляется питание, дыхание зародышей и выведение продуктов их обмена. Продолжительность беременности у куньей акулы составляет 10—11 мес. Рождающаяся молодь в несколько раз превышает массу яиц (рис. X.6, 6).

Кистеперые рыбы. Единственная ныне живущая кистеперая рыба — латимерия имеет крупные (9 см) темнокрасные яйца. Половая система ее имеет ряд особенностей: функционирует лишь правый крупный яичник (левый стерилен) и правый яйцевод с расширением — маткой в дистальном конце. Матка представлена несколькими хорошо васкуляризованными камерами. У рыбы длиной 1,6 м обнаружили 5 зародышей, каждый из них имел васкуляризованный желточный мешок, прилежавший к матке, но не связанный с ней. У одной особи той же длины нашли 19 овулировавших яиц, у другой — 30 овариальных яиц меньшего размера. Такое большое число зародышей не могло бы развиваться у этих самок, и было высказано предположение, что зародышам свойственна оофагия. Это подтвердилось наличием у зародышей в хорошо развитых желудке и кишке темного аморфного вещества, сходного с желтком. На ранних и средних стадиях зародыши лецитотрофны и немного теряют в массе, а на поздних стадиях матротрофны и сухая масса новорожденных (до 280 г) превышает таковую яиц (184 г) (Wourms et al., 1991).

Костистые рыбы. У этих рыб различают фолликулярную и овариальную беременности, но это деление несколько условно, поскольку имеются виды, у которых развитие сначала происходит в фолликуле, а затем в овариальной полости. Между процессами овуляции, оплодотворения, вылупления и рождения наблюдаются разнообразные соотношения. При фолликулярной беременности оплодотворение происходит до овуляции. У одних видов (некоторые пецилиевые, четырехглазковые) все развитие происходит в фолликуле. Последующие овуляция, вылупление и рождение у них почти совпадают по времени. У других видов (гудеевые, эмбиотоковые) овуляция происходит на ранней стадии и развитие продолжается в овариальной полости. У дженинсиевых в первую половину беременности развитие происходит в фолликуле, а во вторую — в полости гонады. При овариальной беременности оплодотворение происходит в полости гонады, где и протекает развитие потомства. Приспособления к питанию и дыханию у костистых рыб еще более разнообразны, чем у хрящевых.

При развитии в фолликуле обмен с матерью осуществляется через многочисленные васкуляризованные сосочки желточного мешка (четыреглазки), который сильно увеличивается вследствие опускания в него большого кишечника. Зародыши заглатывают богатую питательными веществами фолликулярную жидкость. У пецилиевых рыб для увеличения дыхательной поверхности и поглощения питательных веществ развиваются сильно васкуляризованные выросты перикардиальной полости, образующие своеобразные ошейники за головой или закрывающий голову капюшон (рис. X.5,Д).

У видов с внутривариальной беременностью (дженинсиевые) наблюдается сильная складчатость и васкуляризация внутренней поверхности яичника, образование выростов — трофонема, которые проникают через жаберные щели в ротовую полость (рис. X.5,Е). У представителей сем. гудеевых развиваются длинные анальные отростки (рис. X.5,Ж), служащие для поглощения питательных веществ.

У вылупившихся предличинок бельдюги (сем. бельдюговых) отмечено раннее функционирование челюстного аппарата и увеличение задней кишки. Предличинки заглатывают овариальную жидкость, за счет которой получают дополнительное питание. Родившиеся мальки у костистых рыб, как и у хрящевых, имеют массу, в несколько раз превышающую массу яйца (рис. X.7,4—7).

## Различия способов размножения хрящевых и костистых рыб

Хрящевые рыбы представляют собой однородную группу. Всем им свойственно внутреннее осеменение яиц и откладка их во внешнюю среду или вынашивание внутри тела. Палеонтологические данные свидетельствуют, что наиболее древней формой было яйцекладение, а яйцеживорождение появилось позже (в конце мелового периода). Вынашивание потомства в теле матери — это

не только защита его от хищников, но и важное приспособление, позволяющее молоды сразу после рождения питаться крупной пищей, у многих видов — костистыми рыбами. Среди акул встречаются виды, которые рожают очень крупную молодь. Например, песчаная акула рождает детенышей длиной 60 см, обыкновенная морская лисица *Alopias vulpinus* — даже до 1,5 м. Крупных детенышей — до 1 м имеет скат манта *Manta birostris*.

Несмотря на то что хрящевые рыбы очень древние животные, многие из ныне живущих семейств появились в юре и существуют более 150 млн. лет, они успешно конкурируют с костными рыбами и не обнаруживают признаков угасания.

Костные рыбы чрезвычайно разнообразны по своей биологии и размножению.

Двоякодышащие и ганоидные, включающие сем. осетровых, многоперовых, амиевых и панцирников, — обитатели пресных вод или проходные формы (осетровые). Всем им свойственно внешнее осеменение и донная икра, которую они разбрасывают на грунте или растительном субстрате, охраняют ее в примитивном гнезде или выкопанных норах.

Единственный представитель кистеперых рыб — латимерия — обитатель морских вод. Ей свойственно живорождение.

Костистые рыбы — процветающая ныне группа животных, которым свойственно большое многообразие способов размножения.

Наибольшее число разнообразных приспособлений к размножению отмечено у карповых рыб. Среди них имеются виды, откладывающие икру на камни, песок, в толщу воды, прячущие ее, гнездящиеся. Это самое многочисленное семейство среди прочих костистых рыб, освоившее разнообразные водоемы. Прочие семейства более однородны. Сельдевые имеют донную и пелагическую икру; осетровые и сиговые разбрасывают икру на каменистом дне, лососевые — закапывают ее в грунт; щуковые — разбрасывают икру на субстрат, камбаловые имеют пелагическую или донную икру и т. д.

По Е. К. Балону (Balon, 1981), основным способом размножения далеких предков рыбообразных (500—430 млн. лет) была пелагофилия. В силуре (430—345 млн. лет) стали появляться формы, вынашивающие потомство внутри тела. Еще позже, в карбоне (345—280 млн. лет) — формы, охраняющие потомство и вынашивающие его на теле, в триасе — начале юры (примерно 190—180 млн. лет) — все прочие группировки.

#### **Х.4. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП РЫБ ПО ВОДОЕМАМ**

Количество морских рыб, составляющее 59% от общего их числа, превышает число пресноводных (41%). Однако пресноводные рыбы отличаются большим разнообразием условий и способов

размножения. В наших пресных водах преобладают рыбы, не охраняющие свои кладки, они составляют 76%, остальные 24% приходится на долю рыб, охраняющих потомство. Среди неохраняющих потомство рыб преобладают представители литофильной группы (37%), за ней следует псаммофильная (11%) и фитофильная (10,5%) группы и группа рыб, прячущих икру в грунт (8,5%). Среднее положение занимает пелагофильная группа и последнее — остракофильная. Первые четыре экологические группы составляют основу нашей пресноводной ихтиофауны (Крыжановский, 1949).

Наибольшим многообразием в экологическом отношении отличается ихтиофауна крупных рек. Это объясняется большой их протяженностью, изменчивостью уровня в зависимости от паводков, наличием притоков, заросших заливов, создающих разнообразие условий размножения рыб. В реках представлены многие экологические группы.

Озера в экологическом отношении значительно однообразнее рек. Лишь большие равнинные озера (типа Ладожского, Онежского) также богаты экологическими группами, и в этом отношении они сходны с крупными реками. В замкнутых или заморных озерах отсутствуют литофильные, псаммофильные и пелагофильные рыбы. В них живут только фитофильные или индифферентно относящиеся к нерестовому субстрату рыбы. В среднеевропейских проточных озерах отсутствуют пелагофильные и охраняющие икру рыбы, а обитающие в них немногочисленные литофильные рыбы размножаются преимущественно в притоках.

Некоторые пресноводные экологические группы, как разбрасывающие икру литофильная и псаммофильная малочисленны среди представителей морской ихтиофауны. Эти группы отражают своеобразные условия обитания в пресных водах, где для воспроизводства их имеются благоприятные условия. Для литофильных и псаммофильных рыб они состоят в весенних паводках, создающих необходимую обстановку для нереста, а также небольшое число врагов икры. Для рыб, закапывающих икру в гальку (лососевые), — отсутствие волнений, т. е. относительная неподвижность грунта, а также наличие родников, омывающих закопанную икру (Крыжановский, 1949).

В морях, в отличие от пресных вод, преобладают рыбы, выметывающие пелагическую икру. Это преимущественно рыбы открытых вод океана (отряды сельде-, миктофо-, угре-, треско-, кефале-, окунеобразных и некоторые другие). Донную икру откладывают рыбы, обитающие в прибрежье или на шельфе. Соотношение видов, выметывающих пелагическую и донную икру, существенно отличается в морях разных климатических зон. В арктическом Карском море только 8% имеют пелагическую икру, в субарктическом Баренцевом море — 20, в теплом Черном — 56%. В тропических морях число видов, имеющих пелагическую икру, значительно преобладает над видами, выметывающими донную (Расс, 1977). В морях сравнительно мало рыб, разбрасывающих икру на субст-

рате и не охраняющих ее. Это преимущественно рыбы холодных арктических (песчанка, сельди) и антарктических (нототении, белокровки) вод, размножение которых происходит осенью или в начале зимы. Они имеют богатую желтком икру, развитие которой продолжается всю зиму и лишь к весне, когда начинается цветение фитопланктона и появляется зоопланктон, из икры вылупляются крупные предличинки (Лисовенко, Ефременко, 1983). Только немногие виды тропической области имеют донную икру, которую откладывают на прибрежную или плавучую растительность и не охраняют ее (атерины, сарган). Большинство морских рыб, имеющих донную икру, откладывают ее в убежища и охраняют (бычки, собачки). Так, в Белом море 48% рыб охраняют икру и 31% имеют пелагическую, в Балтийском — 31 и 66%, в Черном — 41 и 56% соответственно. В замкнутом Каспийском море преобладают охраняющие икру рыбы, их 83%, а пелагофильных — 15%. Почти полное отсутствие в теплых морях рыб, разбрасывающих и не охраняющих икру, связано с тем, что в них много врагов донной икры — разнообразных бычков, собачек, а также беспозвоночных (крабов). В морях нет также рыб, закапывающих икру в грунт в связи с отсутствием благоприятных для этого условий: в прибрежной полосе, где хорошие условия аэрации, идет постоянное перемещение грунта вследствие прилива, а на глубинах существует дефицит кислорода. Эволюция рыб в морях пошла по трем направлениям. В умеренной и южной зонах одни виды стали выметывать пелагическую икру, другие — прятать ее в убежища и охранять, третьи в арктической и антарктической зонах откладывать донную икру и не охранять ее. Пелагофильные и охраняющие икру рыбы преобладают в морях умеренной и тропической зон. Приспособления рыб к определенным условиям размножения и развития вызывают необходимость нерестовых миграций. Из обычных мест обитания не уходят лишь живородящие и многие охраняющие икру рыбы. Все не охраняющие икру виды совершают разной протяженности миграции (Крыжановский, 1949).

## Глава XI

# ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РАЗВИТИЯ ПОЛОВЫХ ЖЕЛЕЗ И НЕРЕСТА

Развитие и созревание половых клеток, поведение во время размножения, приобретение брачного наряда и сам процесс нереста регулируются у рыб, как и у других животных, рядом желез внутренней секреции. Среди них центральное место принадлежит гипофизу, продуцирующему несколько биологически активных веществ — гормонов. Функция гипофиза находится под контролем гипоталамуса — нижней части промежуточного мозга. Размножение происходит у каждого вида в определенное время года и в специфических для данного вида условиях. Информация от разнообразных источников внешней среды (продолжительности фотопериода, температуры воды, скорости течения, наличия субстрата для откладки икры) через зрительные, обонятельные, тактильные и другие рецепторы поступает в центральную нервную систему, анализируется ею и передается в гипоталамус. Здесь эта информация преобразуется в другие сигналы — нейросекреторные, которые поступают в гипофиз. Гормоны из гипофиза выводятся в кровь и воздействуют на органы- или ткани-мишени, воспринимающие эти гормоны и участвующие в сложной перестройке организма в связи с размножением (Баранникова, 1975, 1984).

### XI.1 ГИПОТАЛАМУС

В гипоталамусе расположены группы клеток, обладающие секреторными свойствами и называемые ядрами. Они синтезируют нейросекреторные вещества, которые могут стимулировать или тормозить деятельность секреторных клеток гипофиза. Нейросекреторные вещества, стимулирующие клетки гипофиза, называются рилинг-гормонами — РГ (рилинг-факторами), или либеринами, а тормозящие их деятельность — ингибирующими гормонами, или статинами. Гипоталамическая область мозга содержит также рецепторы, которые чувствительны к гормонам других желез (органов, тканей), регулирующих деятельность гипоталамуса по принципу обратной связи.

В гипоталамусе рыб имеется три парных ядра, связанных с регуляцией размножения. Преоптическое ядро располагается за зрительной хиазмой по обеим сторонам преоптической бухты третьего мозгового желудочка. Латеральное ядро серого бугра распола-

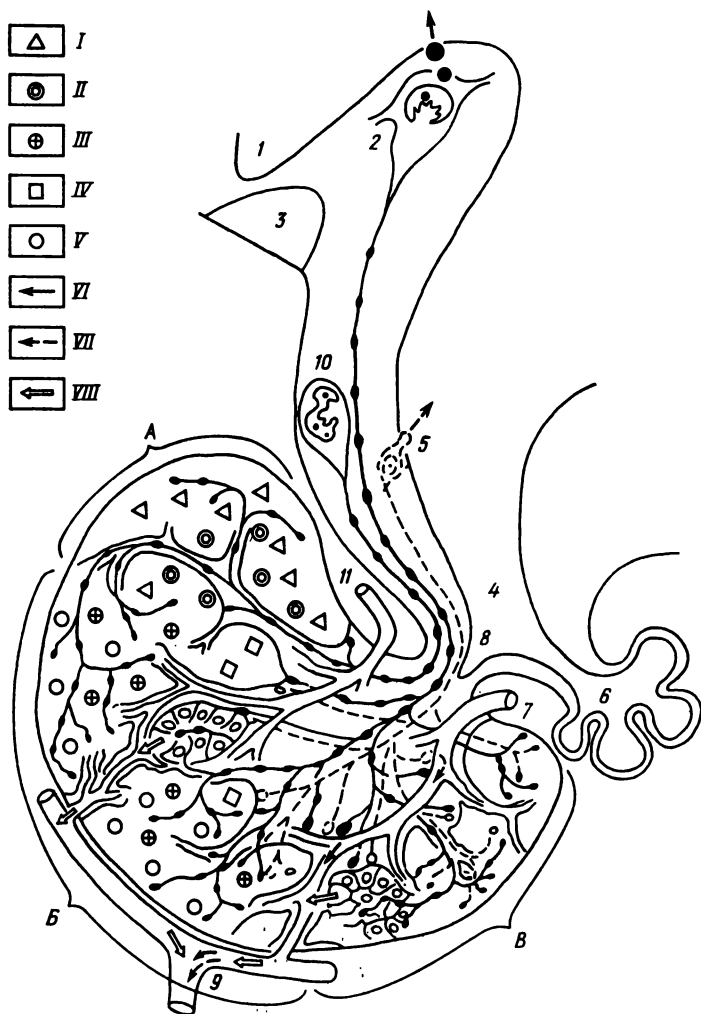


Рис. XI.1. Схема гипоталамо-гипофизарной системы костистых рыб (по Поленову, 1975). 1 — преоптическая бухта, 2 — преоптическое ядро, 3 — оптическая хиазма, 4 — инфундибулярная бухта, 5 — адренергическое ядро, 6 — сосудистый мешок, 7 — задняя гипофизарная артерия, 8 — гипофизарная бухта, 9 — гипофизарная вена, 10 — латеральное ядро, 11 — передняя гипофизарная артерия. А — проаденогипофиз, Б — метааденогипофиз. I—V — клетки, продуцирующие гормоны: I — пролактиноподобный, II — адренокортикотропный, III — соматотропный, IV — тиреотропный, V — гонадотропные, VI — пути выведения пептидных нейрогормонов, VII — пути выведения катехоламиновых нейрогормонов, VIII — пути выведения тропных гормонов аденогипофиза

гается в области окончания горизонтальной комиссуры среднего мозга. Это ядро есть не у всех рыб и отсутствует у прочих позвоночных. Третье ядро — адренергическое — располагается в каудальном отделе гипоталамуса (рис. XI.1). Все ядра связаны между собой нейронами. В нейросекреторных клетках, образующих ядра, различают тело клетки, где вырабатывается нейрогормон и длинный отросток — аксон, по которому нейрогормоны поступают в определенные доли гипофиза.

В гипоталамусе имеются две регулирующие системы — пептидергическая и аминергическая. Преоптическое и латеральное ядра, вырабатывающие пептидные гормоны, принадлежат к первой системе. Адренергическое ядро, продуцирующее гормоны группы катехоламинов, — ко второй. Выработка нейрогормонов в ядрах гипоталамуса начинается под действием центральной нервной системы. Нейросекрет из ядер гипоталамуса поступает в гипофиз и действует избирательно только на определенные гормонообразующие клетки (Баранникова, 1975, 1984; Поленов, 1975).

## XI.2. ГИПОФИЗ

Гипофиз — это нижняя мозговая железа, которая располагается в вентральной части промежуточного мозга, т. е. гипоталамуса. Гипофиз отходит от воронки промежуточного мозга. Он состоит из двух отделов: нервного — нейрогипофиза, пронизанного аксонами ядер гипоталамуса, и железистого — аденогипофиза. Эти отделы развиваются в эмбриональный период из разных зачатков. Нейрогипофиз является производным дна промежуточного мозга, аденогипофиз — эпителия крыши ротовой полости. Аденогипофиз состоит из трех долей: передней (проаденогипофиза), средней (мезоаденогипофиза) и задней (метааденогипофиза); по другой классификации эти доли именуются передняя, переходная и промежуточная (рис. XI.1).

Гипофиз снабжается артериальной кровью из двух артерий — передней и задней, которые образуют в железе систему капилляров. Из гипофиза кровь выходит по одной выносящей гипофизарной вене.

В проаденогипофизе располагаются клетки, продуцирующие пролактиноподобный и адренокортикотропный гормоны. В мезоаденогипофизе находятся клетки, синтезирующие гонадотропные и соматотропный гормоны. У большинства рыб на границе про- или мезоаденогипофиза, а у некоторых видов в про- или мезоаденогипофизе синтезируется тиреотропный гормон. В метааденогипофизе вырабатывается меланотропный гормон и накапливаются некоторые гормоны (окситоцин и вазопрессин), поступающие из гипоталамуса. Мы рассмотрим только те гормоны, которые регулируют функцию воспроизводительной системы и размножение.

**Гонадотропы.** Клетки, продуцирующие гонадотропные гормоны, располагаются в мезоаденогипофизе. Ранее у рыб

описывали лишь один тип клеток, продуцирующий гормон. Использование электронной микроскопии позволило выявить два типа клеток. В периферических отделах мезоаденогипофиза гормон запасается в структурах, имеющих вид глобул (шариков) и эти клетки называются глобулярными. В центральных клетках мезоаденогипофиза гормон запасается в виде мелких гранул или пузырьков, и эти клетки называются гранулярными или везикулярными.

Два типа гонадотропцитов обнаружены в последнее время на всех стадиях репродуктивного цикла у многих видов разных систематических групп — у лососевых, карповых, вьюновых, камбаловых, бычковых и других. В особенностях накопления секрета в гонадотропцитах и его выделении имеется тесная связь со спецификой нереста. У рыб с единовременным нерестом происходит быстрое освобождение всех гонадотропцитов от секрета. У порционнонерестящихся рыб секрет выделяется частями. У некоторых видов отмечены различия в выведении гормона у разных полов в связи с особенностями размножения. Так, у самок бычка-кругляка, выметывающих на протяжении сезона размножения 5—6 порций икры, соответственно несколько раз происходит выделение гормона из гонадотропцитов, у самцов же гормон выводится лишь один раз, поскольку они после осеменения икры, отложенной в гнездо несколькими самками, приступают к охране своего потомства (Моисеева, 1975).

### Х1.3 ГОНАДОТРОПИНЫ

Вопрос о количестве гонадотропинов у рыб длительное время был дискуссионным. К настоящему времени большинство исследователей пришли к заключению, что некоторым группам рыб, например осетровым, свойствен один гормон с широким спектром действия на функции половых желез, костистым же рыбам — два гормона, аналогичных по своему действию гонадотропинам млекопитающих. У млекопитающих есть два гормона: фоллитропин (фолликулостимулирующий) и лютропин (лютеинизирующий). Фоллитропин вызывает рост фолликулов у самок и сперматогенез у самцов, лютропин — овуляцию и образование желтого тела у самок и стимуляцию интерстициальных клеток у самцов.

Химическая природа гонадотропинов в целом известна — это гликопротеины. Молекулярная масса их составляет около 30 тыс.: у карпа — 26—31 тыс., у чавычи *O. tschawytscha* — 28—29 тыс., севрюги — примерно 28 тыс. (Гончаров, 1977). Гонадотропины разных видов рыб и представителей разных систематических групп имеют различия в биохимическом составе и в связи с этим обладают видовой или таксономической специфичностью. Это хорошо видно на рис. Х1.2, где представлены электрофореграммы белков гипофизов разных видов рыб и отмечены зоны, активные в гонадотропном отношении. У рыб разных систематических групп эти

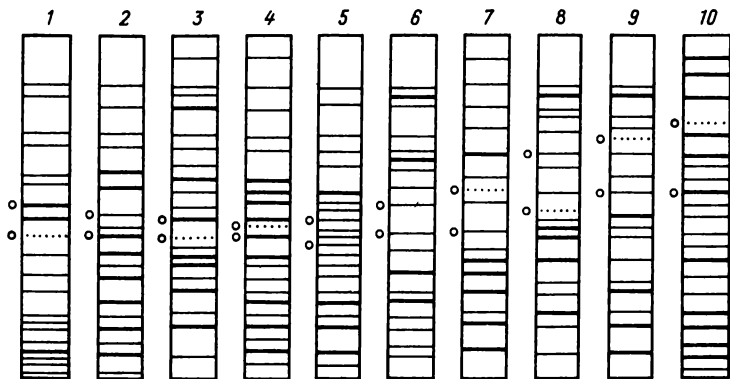


Рис. XI.2. Электрофореграммы водорастворимых белков и гонадотропных фракций (отмечены кружочками) гипофизов рыб разных систематических групп (по Бурлакову, 1978). Карповые: 1 — карп, 2 — белый толстолобик, 3 — пестрый толстолобик, 4 — трофей, 5 — лещ; лососевые: 6 — горбуша, 7 — нерка; осетровые: 8 — семга, 9 — осетр; змеёголовые: 10 — змеёголов

зоны отличаются электрофоретической подвижностью. Наиболее сходна подвижность зон у карповых рыб, у разных видов лососевых она различается больше, и еще значительнее различия у представителей осетровых рыб.

Гонадотропины рыб разных полов одного вида также часто имеют различия во фракциях (Idler, Ng, 1979) и биологической активности. У многих рыб большей активностью (в 2—3 раза) обладают гонадотропины самок (Веригин, Макеева, 1971). Однако у некоторых видов, например у калкана, в 6 раз активнее гормоны самцов (Бурлаков и др., 1979). В последние годы половые различия биологического действия подтверждены и различиями физико-химических свойств этих гормонов (Бурлаков, Хачаева, 1984; Зенкевич и др., 1985).

Изменения активности гипофизов в связи с накоплением в них гонадотропинов наблюдаются у рыб и на протяжении годового цикла. Перед нерестом, в конце IV стадии зрелости половых желез количество гормонов в гипофизах примерно в 2 раза больше, чем на II стадии. Поэтому заготовку гипофизов рыб для стимуляции созревания рыбоводных объектов рекомендуется проводить в преднерестовый период (Гербильский, 1941).

## 

Гонадотропины стимулируют в гонадах синтез половых гормонов стероидной природы. Эти гормоны разнообразны по строению, физико-химическим параметрам и физиологическому действию. Мужские половые гормоны называются андрогенами, женские — эстрогенами. Эти гормоны вырабатываются в гонадах самцов и самок, но соотношение их у разных полов различно. Андро-

гены синтезируются интерстициальными клетками, а у некоторых видов и фолликулярными, выстилающими каналцы семенника. В синтезе эстрогенов участвуют особые стероидогенные клетки фолликула — соединительнотканной теки, а также фолликулярные. Соединительнотканная тека продуцирует предшественник гормона, который далее превращается в фолликулярных клетках в гормон 17 $\beta$ -эстрадиол. Стероидогенным клеткам свойственны сильно развитые эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи и большое число митохондрий.

Половые стероидные гормоны начинают вырабатываться после поступления в клетки гонадотропина. Это было показано включением меченого по иоду гонадотропина карпа в некоторые клетки фолликула ооцитов золотой рыбки. Наиболее интенсивно включение меченого гонадотропина шло в вителлогенных ооцитах. Наибольшее число меток имелось в ооцитах, по размеру близких к дефинитивному (500—900 мкм).

Функции половых гормонов многообразны, и у костистых рыб на эти гормоны реагируют разные органы — или ткани-мишени — гонады, гипофиз, гипоталамус, печень, кожа и др. Стероидные гормоны регулируют развитие и созревание половых клеток. Количество гормонов меняется на протяжении репродуктивного цикла. Во время размножения оогониев и сперматогониев оно невелико, в период нереста возрастает в несколько раз, а после размножения через некоторое время снижается (Баранникова, 1975а, 1984).

Процесс регуляции созревания ооцитов оказался двуступенчатым. Опыты, проведенные на осетровых рыбах, показали, что период созревания состоит из двух ступеней. На первой из них — гормонозависимой — обязательно присутствие гонадотропина. На второй — гормонезависимой — присутствие гонадотропина не обязательно, процессы созревания идут как бы по инерции (Детлаф, 1977).

Регуляцией развития и созревания половых клеток не исчерпывается функциональная роль стероидных гормонов. По принципу обратной связи они регулируют синтетическую деятельность ядер гипоталамуса и гонадотропоцитов гипофиза. Возрастание концентрации стероидных гормонов в крови во время размножения и наличие значительного количества их еще некоторое время после нереста угнетают функцию гипоталамуса и гипофиза. Появление вакуолей в клетках фолликулярной оболочки после овуляции (запустевших фолликулах) связывают с их стероидогенной функцией (Nagahama et al., 1976). Через некоторое время после размножения уровень стероидов в крови снижается, это приводит к активации ядер гипоталамуса и усилению синтетической деятельности гонадотропоцитов.

Стероидным гормонам, и в частности 17 $\beta$ -эстрадиолу, принадлежит важная роль в индуцировании синтеза вителлогенина в печени, который далее поступает в ооциты, образуя желток.

Стероидные гормоны у рыб обеспечивают также проявление вторичных половых признаков и выделение кожными и некоторы-

ми другими железами особых веществ — феромонов, или экзогормонов. Эти вещества привлекают во время размножения особей противоположного пола.

## XI.5. РОЛЬ ДРУГИХ ЭНДОКРИННЫХ ЖЕЛЕЗ И ГОРМОНОВ В РАЗМНОЖЕНИИ

Размножение — очень важный период в жизненном цикле рыб. Большая перестройка физиологических процессов начинается еще в преднерестовый период, и внешне она выражается в изменении поведения — образовании стай или косяков, миграциях, поиске нерестилищ, брачных играх, нересте; у некоторых видов — строительстве гнезд. В перестройке физиологических функций организма участвует не только гипоталамус и гонадотропины гипофиза, но и другие гипофизарные гормоны и эндокринные железы. Преднерестовое состояние и нерест рассматривают как состояние физиологического стресса, при котором сильно активизируется вся эндокринная система рыб. Рассмотрим значение некоторых эндокринных желез и гипофизарных гормонов в регуляции гаметогенеза и нереста.

Щитовидная железа у большинства костистых рыб имеет фолликулярное строение и располагается в виде отдельных фолликулов на брюшной аорте в области передних жаберных дуг. У некоторых хрящевых рыб, а также у осетровых и ряда живородящих костистых эта железа компактна. Функцию щитовидной железы регулирует тиреотропный гормон гипофиза. Щитовидная железа вырабатывает два гормона: тироксин и трийодтиронин. У всех позвоночных животных удаление щитовидной железы приводит к задержке развития половых органов. У костистых рыб удалить всю железу очень трудно вследствие ее диффузного расположения. Однако опыт по удалению железы был проведен у самца бычка *Gobius paganellus*, и семенники у него остались в неактивном состоянии.

Гормоны щитовидной железы оказывают большое влияние на функции яичника и их чувствительность к гонадотропинам. Синергидно с гонадотропинами они регулируют вителлогенез. В период размножения у некоторых рыб наблюдается характерное изменение щитовидной железы, которое выражается в ее увеличении, изменении микроскопического строения и функционального состояния. Особенно заметны эти изменения у лососеобразных, которые размножаются поздней осенью при низкой температуре. Размножение их сопровождается тратой большого количества энергии. Очевидно, активация функции щитовидной железы в это время вызывает повышение уровня обмена веществ, несмотря на температуру (Киришенблат, 1973).

Эпифиз — это верхняя мозговая железа, расположенная в виде выроста крыши промежуточного мозга. Эта железа участ-

вует в синтезе меланотропного гормона, регулирующего репродуктивную функцию. У низших позвоночных эпифиз служит не только эндокринной железой, но и выполняет фоторецепторную функцию. У рыб он регулирует суточный (циркадный) физиологический ритм, т. е. передает информацию о фотопериоде.

Эпифизу принадлежит важная роль в регуляции развития гонад и размножении рыб. Основное действие его — угнетение развития половых желез. Удаление эпифиза приводит к их разрастанию. После такой операции возрастает содержание рилизинг-гормона в гипоталамусе и гонадотропная активность гипофиза. У оперированных рыб даже в условиях низкой температуры и короткого светового дня деятельность гипоталамуса усиливается, так как тормозящее действие эпифиза снято. Таким образом, эпифиз вовлекается в регуляцию развития гонад через гипоталамус и гипофиз.

Интерреналовая ткань представляет собой эндокринную железу, функцию которой регулирует адренокортикотропный гормон (АКТГ) проаденогипофиза. Эту железу считают гомологом надпочечника высших позвоночных. Она состоит из групп клеток включенных в головную почку, продуцирующих кортикостероидные гормоны. У некоторых видов рыб (мешкожаберный сом *Heteropneustes fossilis*) эти гормоны стимулируют созревание ооцитов, у других — созревания они не вызывают, но действуют синергично со стероидными гормонами, продуцируемыми гонадой. Такая активность интерреналовой ткани отмечена у осетровых, тихоокеанских лососей и некоторых других рыб во время нереста.

Урофиз — это эндокринная железа, имеющаяся только у рыб. Урофиз представлен нейросекреторными клетками в задней части спинного мозга, продуцирующими четыре гормона I—IV уротензины. Уротензин II стимулирует сокращение гладкой мускулатуры яичника и яйцеводов, и количество его в крови наибольшее перед нерестом, а после него происходит снижение.

Пролактиноподобный гормон вырабатывается клетками проаденогипофиза. Вместе с другими гормонами он обеспечивает определенные фазы нерестового поведения рыб и заботу о потомстве. Пролактиноподобный гормон стимулирует образование слизи эпидермисом, и у некоторых видов (симфизодон) специальные клетки кожи продуцируют особый секрет, которым питаются их личинки. Эту своеобразную функцию кожи у симфизодона, регулируемую пролактином, физиологи склонны рассматривать как случайно оказавшуюся связанной с размножением.

Во время размножения активируется функция еще двух эндокринных желез — телец Станниуса, присущих только рыбам, и ультимобранхиальных телец. Обе эти железы регулируют кальциевый обмен в организме (Обзоры: Баранникова, 1975, 1984).

## **XI.6. ПЕРЕХОД РЫБ В НЕРЕСТОВОЕ СОСТОЯНИЕ**

Для перехода рыб к нересту необходим целый комплекс внешних факторов. Важнейшие из них — продолжительность фотопериода и определенная температура воды. Другими необходимыми факторами служат соленость воды, скорость течения, наличие субстрата и, естественно, присутствие особей противоположного пола. Все эти факторы являются сигнальными для перехода рыб к размножению, и они специфичны для каждого вида. Сигналы о наличии комплекса внешних факторов через органы чувств поступают в центральную нервную систему, где анализируются и передаются в гипоталамус. Регулирующее влияние гипоталамуса распространяется на всю эндокринную систему, прежде всего гипофиз, и через нее передается гонадам и другим органам и тканям-мишеням. Все эти звенья единой системы взаимодействуют между собой и участвуют в сложной перестройке физиологии рыб в связи с размножением. Такая схема перехода рыб в нерестовое состояние была предложена профессором Ленинградского университета Н. Л. Гербильским. В последние годы она была значительно уточнена и дополнена новыми сведениями (Баранникова, 1984) (рис. XI.3).

## **XI.7. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДАННЫХ ПО ГОРМОНАЛЬНОЙ РЕГУЛЯЦИИ СОЗРЕВАНИЯ И РАЗМНОЖЕНИЯ В ПРАКТИКЕ РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА**

На основании разносторонних исследований воспроизводительной системы рыб и ее гормональной регуляции в нашей стране (и параллельно — в Бразилии) еще в 40-е гг. был разработан метод стимуляции созревания половых клеток у рыб и перевода их в нерестовое состояние. Это достигалось введением препарата гипофиза рыб. Способ получил название метода гипофизарных инъекций — МГИ. Разработан он Н. Л. Гербильским (1941) и его школой, метод нашел широкое применение в практике рыбководства во всех странах.

**Метод гипофизарных инъекций.** Для инъекций используют гипофизы, которые заготавливают заранее на промыслах от рыб, находящихся в преднерестовом состоянии, так как их гипофизы содержат наибольшее количество гонадотропинов. Гипофизы обезвоживают и обезжиривают химически чистым ацетоном, высушивают и складывают в хорошо закрывающиеся флаконы. В таком состоянии гипофизы могут храниться, не теряя или мало теряя свою активность, в течение нескольких лет. Перед проведением инъекций гипофизы размельчают в ступке, добавляют небольшое количество физиологического раствора или воды и вводят определенное количество суспензии в полость тела или в спинные мышцы рыбы.

Для успешной стимуляции созревания рыб необходима провер-

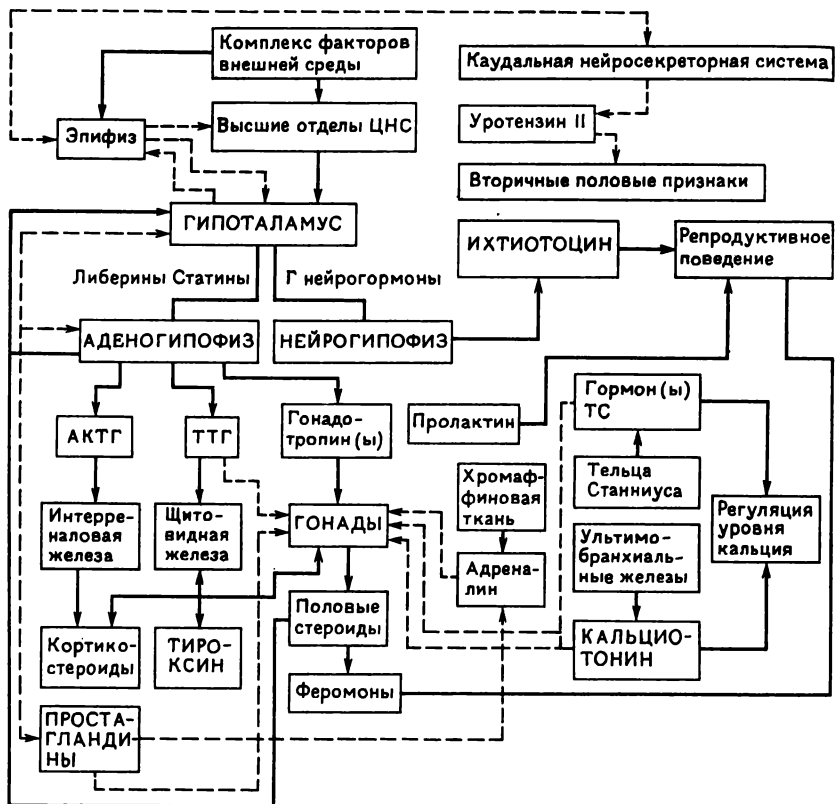


Рис. XI. 3. Нейрогормональный контроль размножения у рыб (по Баранниковой, 1984)

ка активности гипофизов, т. е. их тестирование, а также точное дозирование препарата при инъекции. Для выяснения активности гипофизов применяют разные методы: созревание ооцитов тест-объектов (обычно, вьюна) при помещении их в растворы гонадотропина разной концентрации, т. е. в культуре ткани; по реакции спермации у лягушек при введении им разных доз препарата; по реакции овуляции у вьюна при введении разных доз препарата. Каждый из этих методов имеет свои достоинства и недостатки. В перспективе следует перейти на централизованную заготовку гипофизов, выделения из них гонадотропинов или приготовления глицериновой вытяжки и стандартизацию этих препаратов (Гончаров, 1981; Баранникова, 1984).

Дозирование препаратов — важный элемент проведения инъекций. Недостаточное количество гормона может не привести рыб к созреванию. Избыточное количество, как правило, вызывает ускорение созревания и последующее повреждение овулировавших ооцитов в теле самки. Обычные дозы самкам карповых рыб составляют 3—5 мг сухого порошка гипофиза на 1 кг массы

гела. Доза препарата, вводимая самцам, в 2—3 раза меньше. Однократные инъекции не всегда эффективны. В таких случаях препарат вводят 2 или даже 3 раза, т. е. дробно, уменьшая при этом в несколько раз дозу первой (иногда и второй) инъекции.

При проведении гипофизарных инъекций необходимо учитывать таксономические различия гонадотропинов рыб. Так, гормоны окуневых рыб не стимулируют созревания половых клеток карповых, препараты гипофиза лососевых рыб вызывают созревание ооцитов у карповых рыб лишь в очень больших дозах, гипофиз карпа вызывает овуляцию у севрюги при введении дозы в 15 раз большей, чем при использовании гипофиза своего вида (Веригин, Макеева, 1971; Баранникова и др., 1979). Эти различия в реакции рыб на чужеродные гормоны, очевидно, связаны с эволюционными изменениями гонадотропинов и органов-мишеней у представителей разных систематических групп. Из всех изученных гипофизов разных видов рыб только гипофизы сазана (карпа) обладают универсальным действием: они вызывают созревание и овуляцию у рыб разных семейств, хотя при этом приходится увеличивать дозу.

**Замена гипофизов другими препаратами.** В связи с сокращением запасов сазана, гипофизы которого широко использовались в рыбоводстве, и увеличением объема искусственного разведения рыб встает вопрос о замене гипофизов рыб другими гормональными препаратами. Учитывая всю цепь гормональных взаимодействий, поиски таких препаратов могут вестись в трех направлениях. Первое из них связано с заменой гонадотропина гипофиза рыб другими гонадотропными препаратами, имеющими гипофизарное или плацентарное происхождение, второе — с использованием рилизинг-гормона, который мог бы активизировать собственный гипофиз рыбы, третье — с использованием стероидных гормонов, которые, воздействуя на ооциты, привели бы к их созреванию и овуляции (Гончаров, 1981).

В качестве заменителя гонадотропинов рыб в настоящее время используется хорионический гонадотропин. Этот гормон имеет плацентарное происхождение, он циркулирует в крови беременных млекопитающих и выводится из организма почками. Его получают специальными методами из мочи. Хорионический гонадотропин вызывает овуляцию у объектов прудового рыбоводства — белого и пестрого толстолобиков, у некоторых объектов морской аквакультуры — аураты *Sparus aurata*, морского языка *Solea solea*, кефалей, у лабораторной рыбки — вьюна. Неоднократные инъекции европейскому и японскому угрю привели к созреванию обоих полов в экспериментальных условиях. Однако хорионический гонадотропин не является универсальным препаратом, стимулирующим созревание всех рыб. Так, важные объекты рыбоводства — карп и белый амур — не созревают после инъекций этого препарата (Веригин и др., 1975).

Испытание для стимуляции созревания ооцитов у рыб двух гонадотропных препаратов млекопитающих — лютропина и фол-

литропина — показали, что первый гормон обладает широкой сферой действия на рыб, а второй — неэффективен (Lam, 1982).

Другой путь состоит в использовании рилизинг-гормона. К настоящему времени получены синтетические аналоги этого гормона. Использование их для стимуляции созревания некоторых лососей, осетровых, медаки, золотой рыбки, толстолобиков, карпа дают, как правило, хороший эффект. Результаты на радужной форели были нестабильны, на канальном соме — отрицательны.

Ведутся поиски использования в рыбоводстве гормонов стероидной группы. В этом отношении получены обнадеживающие результаты с рядом объектов. Самки радужной форели созревали после введения им  $17\alpha$ -гидроокиси —  $20\beta$ -дегидропрогестерона самки карпа после инъекций  $17\alpha$  —  $20\beta$ -прогестерона или 11-диоксикортизола. Как мы уже знаем, действие стероидных гормонов в организме многообразно. Эти гормоны влияют не только на гонады, но и на гипоталамус и гипофиз, поэтому необходим детальный анализ их физиологического воздействия на организм.

Имеются данные о влиянии на созревание и овуляцию у некоторых видов рыб биологически активных веществ группы простагландинов, вырабатываемых разными органами и тканями животных, а также некоторых медицинских препаратов негормональной природы, как кломифенцитрат (Гончаров, 1977, 1981; Баранникова, 1984).

В проблеме гормональной регуляции развития и созревания половых желез и созревания половых клеток необходимо отметить еще один важный аспект. Гормоны, будучи активными биологическими веществами, вызывают значительные изменения физиологии рыб. Последствия этих изменений пока не ясны. В естественных водоемах переход рыб в нерестовое состояние происходит под влиянием внешних факторов среды. Из них наиболее важное значение для всех рыб имеют температура воды и фотопериод, а также соленость, течение, наличие определенного субстрата и т. д. Изучение этих факторов и использование их в искусственных системах и водоемах для экологической стимуляции созревания и нереста может иметь большое хозяйственное значение.

Гормональное переопределение пола. Дифференциация половых желез у рыб в женском или мужском направлении, находясь под контролем генотипа, осуществляется эндокринной системой. Поэтому изменение гормонального баланса введением стероидных гормонов приводит к перестройке половых желез, вызывая инверсию пола. Первые успешные опыты по инверсии пола у медаки были проведены в Японии Ямамото (Yamamoto, 1953, 1969), разработавшего метод переопределения пола у рыб. Позднее рыбы-инверсанты получены у тилапий, ряда лососевых и карповых рыб (Гомельский, 1985; Катарасов, Черкас 1986). Введение гормона проводят малькам в период дифференциации половых желез в течение 1—2 мес. Обычно его в определенной дозе добавляют в корм, реже — в воду. Мужской половой гормон (метилтестостерон, андростенедион и др.) приводит к пре

вращению генетических самок в самцов. При этом у них наблюдается не только дегенерация ооцитов и последующее развитие мужских половых клеток, но и перестройка морфологии гонад (например, в яичнике у карпа исчезает овариальная полость). Женский половой гормон (эстрон, эстрадиол и др.) вызывает инверсию пола у самцов. Рыбы-инверсаны в функциональном отношении полноценны, они достигают половой зрелости и размножаются.

Инверсия пола у рыб возможна не только под действием стероидных гормонов. Недавно была показана возможность инверсии пола у осетровых под действием полоспецифичных гипофизарных гонадотропинов (Бурлаков и др., 1985).

Регуляцию пола у рыб можно использовать для решения ряда селекционных и рыбохозяйственных задач. Выращивание однополых популяций в недалеком будущем станет целесообразно проводить в том случае, если представители какого-то пола имеют преимущественную хозяйственную ценность — быстрее достигают товарной массы (у карповых — самки, у некоторых тилапий — самцы) или продуцируют деликатесный продукт — икру (осетровые, лососевые). Однополые популяции могут использоваться для предотвращения неконтролируемого нереста, что особенно важно при выращивании быстро созревающих рыб, для регуляции численности стад.

Все приведенные примеры использования гормональных препаратов в практике рыбоводства или в экспериментальных исследованиях отражают начальный этап использования достижений эндокринологии рыб в разработке способов управления размножением.

Авни А. А., Соин С. Г. Приспособительные особенности эмбриогенеза нотобранха в связи с обитанием в тропических временно пересыхающих водоемах//Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14, вып. 5, С. 846—858.

Айзенштадт Т. Б. Цитология оогенеза. М., 1984.

Анохина Л. Е. Закономерности изменения плодовитости рыб на примере весенне- и осеннерестующей салаки. М., 1969.

Бабурина Е. А. Развитие глаз у круглоротых и рыб в связи с экологией. М., 1972.

Баранникова И. А. Гормональная регуляция размножения и проблема стимуляции созревания половых желез рыб в связи с задачами рыбного хозяйства//Тр. ВНИРО. 1975. Т. 111. С. 23—33.

Баранникова И. А. Гонадотропные и половые гормоны и их роль в регуляции функции воспроизводительной системы у пойкилотермных позвоночных//Там же. 1975а. С. 34—53.

Баранникова И. А. Гормональная регуляция репродуктивной функции у рыб с различной экологией//Биологические основы рыбоводства. Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. М., 1984. С. 178—218.

Баранникова И. А., Боев А. А., Травкин Б. Г. Вопросы гормональной регуляции полового цикла рыб и биотехника гормональных воздействий в рыбоводстве//Современные вопросы экологической физиологии рыб. М., 1979. С. 137—140.

Белова Н. В. Эколого-физиологические особенности спермы прудовых карповых рыб. Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1978.

Белоусов Л. В. Введение в общую эмбриологию. М., 1980.

Беляева В. Н., Черфас Н. Б. О процессах созревания и оплодотворения в яйцеклетках вьюна [(*Misgurnus fossilis* (L))]/Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5, вып. 1. С. 82—90.

Берг Л. С. Дробление и образование парабласта у щуки (*Esox lucius*)//Дневник Зоологического отделения и Зоологического музея. 1899. Т. II, № 9 и 10. С. 1—24.

Бочаров Ю. С. Эволюционная эмбриология позвоночных. М., 1988.

Бурлаков А. Б. Гонадотропные гормоны гипофиза рыб и их таксономическая специфичность//Тр. ВНИРО. 1978. Т. 130. С. 17—24.

Бурлаков А. Б., Золотницкий А. И., Моисеева Е. Б. О половых различиях гонадотропинов черноморской камбалы калкана (*Scophthalmus maeoticus maeoticus*)//Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1979, Т. 15, № 5. С. 496—499.

Бурлаков А. Б., Федоров К. Е., Зубова С. Э. Изменение соотношения полов у молоди стерляди под воздействием гипофизарных полоспецифических гонадотропинов осетра, обладающих малой электрофоретической подвижностью//Докл. АН СССР. 1985. Т. 285, № 2. С. 503—505.

Бурлаков А. Б., Хапчаева Е. В. Изучение половой специфичности гипофизарных гонадотропинов русского осетра *Acipenser gueldenstaedti*. Биологическое действие гонадотропинов, обладающих высокой электрофоретической подвижностью, на созревание и овуляцию ооцитов вьюна//Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24, вып. 2. С. 287—296.

Буцкая Н. А. Некоторые особенности функции семенников у рыб с раз-

личными типами нереста//Экологическая пластичность половых циклов и размножения рыб. Л., 1975. С. 108—122.

Бэр К. М. История развития животных. Т. 2. М., 1953.

Васильев В. П. Эволюционная кариология рыб. М., 1985.

Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб//Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л., 1953. С. 207—217.

Веригин Б. В., Макеева А. П. Опыт определения активности гипофизов//Вопр. ихтиологии. 1971. Т. 11, вып. 6. С. 1014—1021.

Веригин Б. В., Макеева А. П., Бурлаков А. Б. и др. Биологические основы и практика применения хорионического гонадотропина в разведении прудовых карповых рыб//Тр. ВНИРО. 1975. Т. 111. С. 143—154.

Гербильский Н. Л. Возрастные и сезонные изменения в овоцитах зеркального карпа//Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии. 1939. Т. 21, вып. 2. С. 241—254.

Гербильский Н. Л. Метод гипофизарных инъекций и его роль в рыбоводстве//Метод гипофизарных инъекций и его роль в воспроизводстве рыбных запасов. Л., 1941. Т. 1. С. 5—36.

Гинзбург А. С. Оплодотворение у рыб и проблема полиспермии. М., 1968.

Гинзбург А. С. Ультраструктура спермия и акросомная реакция у севрюги//Проблемы экспериментальной биологии. М., 1977. С. 246—256.

Гинзбург А. С., Детлаф Т. А. Осетр *Acipenser güldenstädti*//Объекты биологии развития. М., 1975. С. 217—263.

Гомельский Б. И. Гормональная инверсия пола у карпа//Онтогенез. 1985. Т. 16, № 4. С. 398—405.

Гомельский Б. И., Рекубратский А. В. О возможности спонтанного андро- и гинеогенеза у рыб//Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30, вып. 4. С. 698—700.

Гончаров Б. Ф. Гормональная регуляция вителлогенеза и созревания у рыб и амфибий//Современные проблемы оогенеза. М., 1977. С. 173—199.

Гончаров Б. Ф. Использование метода гипофизарных инъекций в рыбоводстве. Некоторые итоги и перспективы//Исследования размножения и развития рыб. М., 1981. С. 16—47.

Грузова М. Н. Ядро в оогенезе (структурно-функциональный аспект). //Современные проблемы оогенеза. М., 1977. С. 51—91.

Гулидов М. В. Некоторые особенности эмбрионального развития рыб временно пересыхающих тропических водоемов//Морфо-экологические исследования развития. М., 1968. С. 136—141.

Дабаган Н. В. и др. Оплодотворение и раннее дробление яйцеклеток выюна//Журн. общей биологии, 1981. Т. 42, № 3. С. 440—447.

Детлаф Т. А. Методы микроскопии. Амфибии, осетровые и костистые рыбы//Методы биологии развития. М., 1974. С. 451—460.

Детлаф Т. А. Становление организации зрелого яйца у амфибий и рыб на заключительных стадиях оогенеза в период созревания//Современные проблемы оогенеза. М., 1977. С. 99—136.

Детлаф Т. А. Эволюция строения эктодермы, хордомезодермы и их производных у *Apatnia*//Онтогенез. 1982. Т. 13, № 5. С. 451—460.

Детлаф Т. А., Гинзбург А. С. Зародышевое развитие осетровых рыб (севрюги, осетра и белуги) в связи с вопросами их разведения. М., 1954.

Детлаф Т. А., Детлаф А. А. О безразмерных характеристиках продолжительности развития в эмбриологии//Докл. АН СССР. 1960. Т. 134. С. 199—202.

Детлаф Т. А., Гинзбург А. С., Шмальгаузен О. И. Развитие осетровых рыб. М., 1981.

Дехник Т. В. Ихтиопланктон Черного моря. Киев, 1973.

Дислер Н. Н. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М., 1960.

Дислер Н. Н. Этапы развития ската-хвостокола *Trigon pastinaca* (L.) — представителя древних рыб с внутриутробным эмбриогенезом//Морфо-экологический анализ развития рыб. М., 1967. С. 18—47.

Доронин Ю. К., Цеханская М. Ю., Барминцев В. А. Желточный синцитий зародышей костистых рыб//Архив анатомии гистологии и эмбриологии. 1989. Т. ХСVI, № 15. С. 74—82.

Дроздов А. Л., Колотухина Н. К., Максимович А. А. Особенности гистологического строения семенников и ультраструктура сперматозоидов горбуши//Биология моря. 1981. Т. 1. С. 54—60.

Дружинин А. Д. Спаровые рыбы Мирового океана. М., 1976.

Дрягин П. А. Половые циклы и нерест рыб//Изв. ВНИОРХ. 1949. Т. 28. С. 3—113.

Дуварова А. С. Созревание ооцитов толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) Cyprinidae после гормональных воздействий//Вопр. ихтиологии, 1982. Т. 22, вып. 5. С. 804—812.

Емельянова Н. Г. Формирование половых желез и дифференцировка пола у белого толстолобика в прудах Узбекистана//Биол. науки, 1976. № 11. С. 53—57.

Емельянова Н. Г. Оогенез белого толстолобика в прудовых условиях Узбекистана (по данным световой и электронной микроскопии): Автореф. канд. дис... М., 1980.

Емельянова Н. Г., Макеева А. П. Ультраструктура сперматозоидов некоторых карповых рыб//Вопр. ихтиологии. 1985. Т. 25, вып. 3. С. 459—468.

Емельянова Н. Г., Макеева А. П. Влияние температуры на состояние превителлогенных ооцитов некоторых карповых рыб//Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28, вып. 3. С. 446—452.

Емельянова Н. Г., Макеева А. П. Электронно-микроскопические исследования развития яйцевой оболочки у востребрюшки *Hemiculter leucisculus* и необычность ее дефинитивного строения//Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, Вып. 4. С. 671—675.

Емельянова Н. Г., Макеева А. П. Морфология гамет канального сома./Вопр. ихтиологии. 1991, вып. 1. С. 143—148.

Жизнь животных. М., 1983. Т. 4.

Жукинский В. Н. Влияние абиотических факторов на разнокачественность и жизнеспособность рыб в раннем онтогенезе. М., 1986.

Заки М. И. Гаметогенез и половые циклы солей *Solea solea* озера Карун (Египет)//Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 28, вып. 4. С. 582—588.

Зенкевич Г. А. и др. Выделение и сравнительная характеристика биологической активности хроматографически очищенных препаратов гипофизарного гонадотропина самцов и самок горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walb.) (Salmonidae)//Вопр. ихтиологии. 1985. Т. 25, вып. 2. С. 333—348.

Зотин А. И. Физиология водного обмена у зародышей рыб и круглоротых. М., 1961.

Иванков В. Н. Плодовитость рыб, методы определения, изменчивость, закономерности формирования. Владивосток, 1985.

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

Иванов П. П. Общая и сравнительная эмбриология. М.; Л. 1937.

Иванов П. П. Руководство по общей и сравнительной эмбриологии. Л., 1945.

Игнатьева Г. М. Ранний эмбриогенез рыб и амфибий. М., 1979.

Казанский Б. Н. Особенности функций яичника и гипофиза у рыб с порционным икрометанием//Тр. лаб. основ рыбоводства. 1949. Т. 2. С. 64—120.

Катасонов В. Я., Черфас Н. Б. Селекция и племненное дело в рыбоводстве. М., 1986.

Кауфман З. С. Эмбриология рыб. М., 1990.

Кишенблат Я. Д. Сравнительная эндокринология яичников. М., 1973.

Копейка Е. Ф., Белоус А. М., Пушкарь Н. С. Кримоконсервирование спермы рыб//Актуальные проблемы криобиологии. Киев, 1981. С. 281—299.

Копейка Е. Ф., Новиков А. Н. Кримоконсервирование спермы рыб//Кримоконсервирование клеточных суспензий. Киев, 1983. С. 204—215.

Кошелев Б. В. Эколого-морфологическое исследование гаметогебеза, половой цикличности и размножения рыб//Эколого-морфологические и физиологические исследования развития рыб. М., 1978. С. 10—42.

Кошелев Б. В. Экология размножения рыб. М., 1984.

Кошелев Б. В. Особенности воспроизводства рыб в различных водоемах//Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М., 1985. С. 5—11.

Кондратьев А. К. Морфо-функциональная характеристика ооцитов периода превителлогенеза в годовом цикле сибирской стерляди: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Л., 1977.

Крыжановский С. Г. Органы дыхания личинок рыб и псевдобранхия//Тр. лаб. эволюц. морф. АН СССР. 1933. Т. 1, вып. 2. С. 1—103.

Крыжановский С. Г. Принцип рекапитуляции и условия исторического понимания развития//Сб. памяти А. Н. Северцова. 1939. Т. 1. С. 281—382.

Крыжановский С. Г. Система семейства карповых рыб (Cyprinidae)//Зоол. журн. 1947. Т. 28, вып. 1. С. 53—63.

Крыжановский С. Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб//Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, 1949. Вып. 1. С. 5—332.

Крыжановский С. Г. Теоретические основы эмбриологии//Усп. совр. биол. 1950. Т. 30, вып. 3. С. 382—413.

Крыжановский С. Г. Материалы по развитию сельдевых рыб//Тр. ин-та морфол. животных АН СССР, 1956, Вып. 17. С. 5—332.

Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н., Смирнова Е. Н. Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб//Тр. ин-та морфол. животных АН СССР, 1953. Вып. 10. С. 3—138.

Крыжановский С. Г., Смирнов А. И., Соин С. Г. Материалы по развитию рыб р. Амура//Тр. Амурск. ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг. 1951. Т. 2. С. 5—222.

Кулаев С. И. Наблюдения за изменениями семенников речного окуня в течение годового цикла//Русск. зоол. журн. 1927. Т. 7, вып. 3.

Лисовенко Л. А., Ефременко В. Н. Размножение и развитие белокровных рыб Антарктики. М., 1983.

Макеева А. П. Развитие стато-акустического органа у некоторых карповых рыб в эмбрионально-личиночной период развития//Научн. докл. высш. школы. 1958. № 2. С. 41—45.

Макеева А. П. Особенности образования клейкой оболочки икринок у лжепескаря//Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16, вып. 2. С. 377—382.

Макеева А. П. Триплоидия и гиногенез при отдаленной гибридизации рыб//Кариологическая изменчивость, мутагенез и гиногенез у рыб. Л., 1980. С. 86—90.

Макеева А. П., Велигорская Е. В., Емельянова Н. Г. Ультраструктура первичных половых клеток и закладка гонад у карпа//Биол. науки. 1988. № 10. С. 37—43.

Макеева А. П., Веригин Б. В. Метод гипофизарных инъекций в практике воспроизводства толстолобиков и белого амура//Вопр. ихтиологии. 1971. Т. 11, вып. 2. С. 217—232.

Макеева А. П., Емельянова Н. Г. Периодизация оогенеза у карповых рыб//Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 6. С. 931—943.

Макеева А. П., Емельянова Н. Г., Веригин Б. В. О качестве икры, продуцируемой дальневосточными растительноядными рыбами в условиях их заводского воспроизводства//Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27, вып. 5. С. 809—822.

Макеева А. П., Микодина Е. В. Строение яйцевых оболочек карповых рыб и некоторые данные об их химической природе//Биол. науки. 1977. № 9. С. 60—64.

Макеева А. П., Шаха Д. Н. Цитологическое исследование овулировавших ооцитов и зародышей при искусственном воспроизводстве толстолобика и белого амура//Биол. науки. 1985. № 7. С. 38—43.

Матвеев Б. С. О биологических этапах в постэмбриональном развитии осетровых рыб//Зоол. журн. 1953. Т. 32, вып. 2. С. 249—255.

Махотин В. В. Особенности раннего онтогенеза тресковых рыб Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1982.

Мейен В. А. Наблюдения над годичными изменениями яичника у окуня *Perca fluviatilis* L.//Русский зоол. журн. 1927. Т. 7, вып. 1, С. 75—113.

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 изменения яичников воibly Северного Каспия//Тр. ВНИРО. 1940. Т. 2. С. 99—114.

Мешков М. М., Лебедева О. А. Строение икринок Teleostei (к вопросу

о филогении)//Эколого-морфологические исследования раннего онтогенеза позвоночных. М., 1984. С. 62—70.

Микодина Е. В. Микроструктура яйцевых оболочек костистых рыб разных экологических групп: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979.

Микулин А. Е. Исследование роли каротиноидов в эмбриогенезе рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1978.

Микулин А. Е., Соин С. Г. О функциональном значении каротиноидов в эмбриональном развитии костистых рыб//Вопр. ихтиологии. 1975. Т. 15, вып. 5. С. 833—844.

Моисеева Е. Б. Гистофизиология аденогипофиза рыб//Усп. совр. биол. 1975. Т. 79, № 1. С. 95—100.

Моисеева Е. Б. Развитие половых желез бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas) (Gobiidae) в эмбриональный период//Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23, вып. 5. С. 786—796.

Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития/Под. ред. В. В. Васнецова. М., 1948.

Москалькова К. И. Развитие азовского бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas) в связи с особенностями условий его существования в индивидуальном и историческом развитии//Эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования развития рыб. М., 1978. С. 48—75.

Москалькова К. И. Анатомо-гистологические и функциональные особенности развития кишечника у бычка-кругляка *Neogobius melanostomus*, рыбы с прямым типом развития//Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28, вып. 5. С. 812—827.

Натали В. Ф., Натали А. И. Развитие и дифференцировка гонад у карповых рыб в связи с проблемой превращения полов//Учен. зап. Гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина. 1947. Т. 60, вып. 3. С. 3—63.

Нейфах А. А., Тимофеева М. Я. Молекулярная биология процессов развития. М., 1977.

Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М., 1974.

Никольский Г. В. Экология рыб. М., 1974а.

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

Овен Л. С. Типы нереста рыб в морях низких широт//Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М., 1985. С. 35—45.

Омманн Ф. Рыбы. М., 1975.

Павлов Д. А. Лососевые (биология развития и воспроизводства). М., 1989.

Персов Г. М. «Потенциальная» и «конечная» плодовитость рыб на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.), акклиматизируемой в бассейнах Белого и Баренцева морей//Вопр. ихтиологии. 1963. Т. 3, вып. 3. С. 490—497.

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

Перцева-Остроумова Т. А. Размножение и развитие дальневосточных камбал. М., 1961.

Поленов А. Л. Гипоталамический контроль процессов размножения у рыб//Тр. ВНИРО. 1975. Т. 111. С. 54—69.

Расс Т. С. Ступени онтогенеза костистых рыб//Зоол. журн. 1946. Т. 46, вып. 2. С. 137—149.

Расс Т. С. Значение строения икринок и личинок для систематики рыб//Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., 1953. С. 183—198.

Расс Т. С. Систематика плавучих икринок и личинок морских рыб (ихтиопланктона)//Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1972. Т. 77, № 5. С. 5—18.

Расс Т. С. Географические закономерности размножения и развития рыб в разных климатических поясах//Тр. Ин-та океанол. АН СССР. 1977. Т. 109. С. 7—41.

Расс Т. С. О некоторых эколого-морфологических аспектах эмбриологии рыб//Пробл. развития и морфологии животных. М., 1982. С. 172—182.

Расс Т. С. Биogeографическое правило обратной связи размеров яиц пойкилотермных животных с температурой среды//Тр. Ин-та океанол. АН СССР. 1986. Т. 116. С. 152—168.

Резниченко П. Н. Преобразование и смена механизмов функций в онтогенезе низших позвоночных животных. М., 1982.

Решетников Ю. С. Специфика размножения тропических рыб//Осо-

бенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М., 1985. С. 12—34.

Романычева О. Д. О роли внутренней (первичной) оболочки икры су-  
дака//Зоол. журн. 1962. Т. 41, вып. 9.

Ротт Н. Н. Клеточные деления в предгастрюляционный период развития//  
Онтогенез. 1980. Т. 11, № 1. С. 3—23.

Ротт Н. Н. Клеточные циклы в раннем эмбриогенезе животных. М., 1987.

Ротшильд Н. М. В. Оплодотворение. М., 1958.

Рузен-Ранге Э. Сперматогенез у животных. М., 1980.

Саат Т. В., Юронен Э. И. Изменения ядра спермия при оплодотворе-  
нии у бисексуальной и гиногенетической форм серебряного карася//Онтогенез.  
1985. Т. 16, № 5. С. 492—496.

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

Салехова Л. П. Гермафродитизм морского карася *Diplodus annularis* (L.).  
//Тр. Севастопольской биол. станции АН СССР. 1961. Т. 14. С. 257—268.

Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции//Собр. соч.  
Т. V. М.; Л., 1949.

Смирнов А. И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лосо-  
сей. М., 1975.

Смирнов С. А. Развитие органов боковой линии окуня и ерша в связи  
с их экологией: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985.

Современные проблемы оогенеза. М., 1977.

Современные проблемы сперматогенеза. М., 1982.

Соин С. Г. Морфо-экологические особенности развития белого амурского  
толстолобика//Проблемы рыбохозяйственного использования растительных  
водоемов СССР. Ашхабад, 1963. С. 100—137.

Соин С. Г. Развитие, типы строения и филогенез сосудистой системы  
желточного мешка зародышей рыб, выполняющей дыхательную функцию//Зоол.  
журн. 1966. Т. 45, вып. 9. С. 1382—1397.

✓ Соин С. Г. Приспособительные особенности развития рыб. М., 1968.

Соин С. Г. О типах развития лососевидных рыб и их таксономическом зна-  
чении//Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20, вып. 1, С. 65—72.

Соин С. Г. К вопросу о разнообразии экологических групп рыб по условиям  
их размножения и развития//Современные проблемы ихтиологии. М., 1981.  
С. 124—141.

Соин С. Г. Новая классификация строения зрелых яиц рыб по соотноше-  
нию количества желтка и оплодотворения//Онтогенез. 1981а. Т. 12, № 1. С. 21—26.

Соин С. Г., Черняев Ж. А. О развитии перифагического синуса у эм-  
брионов лососевидных и некоторых других костистых рыб//Докл. АН СССР. 1961.  
Г. 137. № 5. С. 1249—1252.

Суворов Е. К. Основы ихтиологии. Л., 1948.

Суханова А. И. Развитие черного амурского карася (*Mylopharyngodon piceus* (Rich)).  
//Вопр. ихтиологии, 1967. Т. 7, вып. 4.

Сытина Л. А., Тимофеев О. Б. Периодизация развития осетровых  
(сем. Acipenseridae) и проблема изменчивости организмов//Вопр. ихтиологии.  
1973. Т. 13, вып. 2. С. 275—289.

Токин Б. П. Общая эмбриология. М., 1987.

Тринкаус Дж. От клеток к органам. М., 1972.

Турдаков А. Ф. Партогенетическое развитие исыскульского чеба-  
ка//Вопр. ихтиологии. 1961. Т. 1, вып. 3. С. 491—496.

Турдаков А. Ф. Воспроизводительная система самцов рыб. Фрунзе, 1972.

Фалеева Т. И. Особенности процесса атрезии овариального фолликула  
ерша при разных температурах//Экологическая пластичность половых циклов  
и размножения рыб. Л., 1975. С. 123—139.

Черфас Н. Б. Гиногенез у рыб//В кн. В. С. Кирпичникова — Генетика и  
селекция рыб. Гл. 7. Л., 1987. С. 309—335.

Чистова М. Н. Изменение плодовитости у тилпии *Tilapia mossambica*  
Peters при гормональном воздействии на самок III стадии зрелости//Вопр. ихтио-  
логии. 1973. Т. 13, вып. 6. С. 1119—1121.

Чмилевский Д. А. Синтез ДНК в раннем онтогенезе ерша//Цитология. 1970. Т. 12, № 5. С. 675—678.

Шадрин А. М. Эмбрионально-личиночное развитие корюшковых (Osmeridae) Дальнего Востока. II. Мойва *Mallotus villosus socialis*//Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28, вып. 4. С. 632—643.

Шадрин А. М. Эмбрионально-личиночное развитие корюшковых Дальнего Востока. III. Морская малоротая корюшка *Hypomesus japonicus*//Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 2. С. 289—301.

Широкова М. Я. Гаметогенез и структура нерестовой популяции балтийской трески: Автореф. канд. дис. Калининград, 1971. 21 с.

Шмальгаузен О. И. Осетр *Acipenser güldenstädti colchicus*. Развитие предличинки//Объекты биологии развития. М., 1975. С. 264—277.

Шмидт Г. А. Эмбриология животных. 1951. Ч. 1.

Afzelius B. A. Fine structure of the garfish spermatozoon//J. Ultr. Res. 1978. Vol. 64, № 3. P. 309—314.

Bacci G., Razzanti A. Falco gonocorismo in *Coris julis* (L.)//Atti Acad. naz. Licei Rend. Cl. sci fis. mat. et natur. 1957. Vol. 23, № 3—4. P. 181—189.

Balfour F. M. A monograph of the development of Elasmobranch fishes. London, 1878.

Ballard W. W. Morphogenetic movements in *Salmo gairdneri* Richardson//J. Exp. Zool. 1973. № 1. P. 27—48.

Ballard W. W. Morphogenetic movements and fate maps of vertebrates//Amer. Zool. 1981. Vol. 21, № 2, P. 391—399.

Ballard W. W. Morphogenetic movements and fate maps of the Cypriniform Teleost, *Catostomus commersoni* (Lacepede)//J. Exp. Zool. 1982. Vol. 219, № 3. P. 301—321.

Ballard W. W. Stages and rates of normal development in the Holostean fish, *Amia calva*//J. Exp. Zool. 1986. Vol. 238. P. 337—354.

Balon E. K. About processes which cause the evolution of guilds and species//Env. Biol. 1981. Vol. 6. P. 129—138.

Balon E. K. Saltatory processes and altricial to precocial forms in the ontogeny of fishes//Amer. Zool. 1981a. Vol. 21, № 2. P. 567—590.

Balon E. K. (Ed.) Early life histories of fishes: New developmental ecological and evolutionary perspectives. Dordrecht, 1985.

Bertin L. Nidification//Traité de Zoologie. Anatomie, systematique, biologie. /P. Grasse. 1958. T. XIII. P. 1653—1684.

Billard R. Spermatogenesis and spermatology of some teleost fish species//Reprod. Nutr. Develop. 1986. Vol. 26, № 4. P. 877—920.

Bouvet J. Enveloping layer and periderm of the trout embryo (*S. trutta fario* L.)//Cell and tissue res. 1976. V. 170, № 3. P. 367—382.

Clark E. Functional hermaphroditism and self-fertilization in a Serranid fish//Science. 1959. Vol. 129. № 3343. P. 215—216.

Collares-Pereira M. J. Estudo sistemático e citogenético dos pequenos ciprinídeos ibéricos pertencentes aos géneros *Chondrostoma* Agassiz, 1835, *Rutilus* Rafinesque, 1820 e *Anaocypris* Collares-Pereira, 1983//Dissert. para obtenção do grau de Doutor. Lisboa, 1983.

Crisp D. T. A desk study of the relationship between temperature and hatching time for the eggs five species of salmonid fishes//Freshwater Biol. 1981. Vol. 11, № 4. P. 361—368.

D'Ancona U. Détermination et différentiation du sexe chez les poissons//Arch. anat. microsc. et morphol. exptl. 1950. Vol. 39. № 3.

Eigenmann C. On the precocious segregation of the sex cells in *Micrometrus aggregatus* Gibbons//J. Morphol. 1891. V. 5. P. 481—492.

Elliott J., Humpesch U. H., Harley M. A. A comparative study of eight mathematical models for the relationship between water temperature and hatching time of eggs of freshwater fish//Arch. Hydrobiol. 1987. Vol. 109, № 2. P. 257—277.

Gamo H. On the origin of germ cells and formation of gonad primordia on the medaka, *Oryzias latipes*//Jap. J. Zool. 1961. Vol. 13, № 1. P. 101—116.

Götting K. S. Beitrage zur Kenntnis der Grundlagen der Fortpflanzung

und zur Fruchtbarkeitbestimmung bei marinen Teleosteen//Helgoländ. Wiss. Meer-  
suntersuch. 1961. Bd 8, № 1. S. 1—41.

Grier H. J. Cellular organization in the testis and spermatogenesis in fi-  
shes//Amer. Zool. 1981. Vol. 21, N 2. P. 345—357.

Grodziński Z. Anatomia i embriologia ryb. Warszawa, 1961.

Harder W. Anatomie der Fische//Handbuch der Binnenfischerei Mit-  
teleuropas. Stuttgart, 1964.

Hogan J. C. An ultrastructural analyses of "cytoplasmic markers" in germ  
cells of *Oryzias latipes*//J. Ultrastruct. Res. 1978. Vol. 62. P. 237—250.

Hosokawa K. Electron microscopic observation of chorion formation in  
the teleost, *Navodon modestus*//Zool. Sci. 1985. V. 2, N 4. P. 513—522.

Hubbs C. L., Hubbs L. C. Apparent parthenogenesis in nature, in a form  
of fish of hybrid origin//Science. 1932. Vol. 76. P. 628—630.

Idler D. R., Ng B. T. Studies on two types of gonadotropins from both  
salmon and carp pituitaries//Gen. Comp. Endocrinol. 1979. Vol. 38, N 4. P. 421—440.

Kemp A. The biology of the australien lungfish, *Neoceratodus forsteri* (Krefft,  
1870)//J. Morphol. 1986. Suppl. 1. P. 181—198.

Kerr J. G. The external features in the development of *Leridosiren paradoxa*//  
Fitz. Philos. Trans. R. Soc. Lond. (Biol.). 1900. Vol. 182. P. 299—330.

Knight D. P., Hunt S. Fibril structure of collagen in egg capsule of dog-  
fish//Nature. 1974. Vol. 249, N 5455. P. 379—380.

Kudo S. Sperm penetration and the formation of a fertilization cone in the  
common carp egg//Develop., Growth and Differ. 1980. Vol. 22, N 3. P. 403—414.

Laale H. W. Fish embryo culture observations on axial cord differentiation  
in presomitic isolates of the zebrafish *Brachydanio rerio* (Hamilton-Buchanan)//  
J. Can. Zool. 1982. Vol. 60. P. 67—78.

Lagler K. F., Bardach J. E., Miller R. R. Ichthyology. 1962.

Lam T. G. Applications of endocrinology to fish culture//Can. J. Fish. aqu. sci.  
1982. N 36. P. 111—137.

Liem K. F. Sex reversal as a natural process in the synbranchiform fish  
*Monopterus albus*//Copeia. 1963. N 2. P. 303—312.

Long W. L. The role of the yolk syncytial layer in determination of the plane  
of bilateral symmetry in the rainbow trout *Salmo gairdneri*//J. exp. Zool. 1983. Vol.  
228, N 1. P. 41—70.

Mattei X. et al. Spermatozoides aflagellés chez un Poisson: *Gymnarchus*  
*niloticus* (Teleosteen, Gymnarchidae)//C.R. Acad. Sci. 1967. Vol. 265. P. 2010—2012.

Mattei X. et al. Ultrastructure des spermatozoides aflagellés des mormyres  
(Poissons, Téléostéens)//J. Microscopie. 1972. Vol. 15, N 1. P. 67—78.

Michibata H. Cell population kinetics of primary spermatogonia activated  
by warm temperatures in the Teleost, *Oryzias latipes* during the winter months//  
J. Sci. Univ. Tokyo. 1975. Ser. 4. Vol. 13. P. 299—309.

Nagahama H., Chan K., Hoar S. W. Histochemistry and ultrastruc-  
ture of pre- and postovulatory follicles in the ovary of the goldfish *Carassius auratus*//  
Can. J. Zool. 1976. Vol. 54. P. 1128—1139.

Nelsen O. E. Comparative embryology of the Vertebrates. N. Y.: Toronto, 1953.  
Ontogeny and Systematics. 1984.

Oppenheimer J. Processes of localization in developing *Fundulus*//J. Exp.  
Zool. 1936. Vol. 73. P. 405—444.

Pasteels J. Etudes sur la gastrulation des vertèbres méroblastiques. I. Té-  
léostéens//Arch. Biol. 1937. Vol. 47. P. 205—308.

Purkerson M. L., Jarvis J. U. M., Luse S. A. et al. X-rayanalysis coupled  
with scanning and transmission electron microscopic observations of spermatozoa  
of the african lung fish, *Protopterus aethiopicus*//J. Zool. 1974. Vol. 172, N 1. P. 1—12.

Reibisch J. Über den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von  
Fischeiern//Wiss. Meeresunt. N. F. Abt. Kiel. 1902. Bd 6. S. 213—233.

Reinboth R. Morphologische und funktionelle Zweigeschlechtlichkeit bei ma-  
rinen Teleostiern (Serranidae, Sparidae, Centranchidae, Labridae)//Zool. Jahrb.  
Abt. 1. Physiol. 1962. Bd 69. H. S. 405—480.

Reinboth R. Can sex inversion be environmentally induced//Biology of re-  
production, 1980. Vol. 22. P. 49—59.

Schultz R. J. Hybridization, unisexuality and polyploidy in the teleost *Poeci-*

liopsis (Poeciliidae) and other Vertebrates//Amer. Natur. 1969. Vol. 103, N 934. P. 605—619.

Schultz R. J. Evolution and ecology of unisexual fishes//Evol. Biol. N.Y., 1977. Vol 10. P. 277—331.

Te Winkel L. E. Observations on later phases of embryonic nutrition in *Squalus acanthias* J.//J. Morphol. 1943. Vol. 73. P. 177—205.

Te Winkel L. E. Notes on ovulation, ova and early development in the smooth dogfish, *Mustelus canis*//Biol. Bull. 1950. Vol. 99. P. 474—486.

Todd P. R. Ultrastructure of the spermatozoa and spermiogenesis in New Zealand freshwater eels (Anguillidae)//Cell Tiss. Res. 1976. Vol. 171. P. 221—232.

Trifonova A. Partenogenese der Fische//Zool. Anz. 1934. Bd 15. S. 183—213.

Wourms J. P. Developmental biology of annual fishes. I. II. III//J. Exp. Zool. 1972. Vol 182. P. 169—200, 143—168, 389—414.

Wourms J. P. Viviparity: the maternal-fetal relationship in fishes//Amer. Zool. 1981. Vol. 21. N 2. P. 433—515; //Env. Biol. Fish. 1991. Vol. 32. P. 225—248.

Yamamoto T. Artificially induced sex reversal in genitipic males of the medaka (*Oryzias latipes*)//J. exp. Zool. 1953. Vol. 123, N 3. P. 471—594.

Yamamoto T. Sex-differentiation//Fish Physiology. 1969. Vol. 3. Acad. Press. P. 117—175.

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

Yamazaki F. Sex control and manipulation in fish//Aquaculture. 1983. Vol. 33, N 1—4. P. 329—354.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

|                                                                                                                 |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <i>Предисловие</i>                                                                                              | 3   |
| <i>Введение. Предмет, содержание и направления в эмбриологии рыб</i>                                            | 5   |
| <i>Глава I. Обособление первичных половых клеток и развитие гонад</i>                                           | 11  |
| <i>Глава II. Половая система самок</i>                                                                          | 19  |
| <i>Глава III. Половая система самцов</i>                                                                        | 49  |
| <i>Глава IV. Типы гаметогенеза, нереста и гермафродитизм</i>                                                    | 68  |
| <i>Глава V. Оплодотворение и особые способы восстановления плоидности — гиногенез, гибридогенез, андрогенез</i> | 79  |
| <i>Глава VI. Классификация яиц и периодизация раннего онтогенеза</i>                                            | 90  |
| <i>Глава VII. Ранний онтогенез низших костных рыб</i>                                                           | 108 |
| <i>Глава VIII. Ранний онтогенез костистых рыб</i>                                                               | 132 |
| <i>Глава IX. Ранний онтогенез хрящевых рыб</i>                                                                  | 161 |
| <i>Глава X. Условия и способы размножения рыб</i>                                                               | 168 |
| <i>Глава XI. Гормональная регуляция развития половых желез и нереста</i>                                        | 195 |
| <i>Литература</i>                                                                                               | 208 |