

А.С. Овек

**ОСОБЕННОСТИ
ООГЕНЕЗА
И ХАРАКТЕР
НЕРЕСТА
МОРСКИХ РЫБ**



АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
Ордена Трудового Красного Знамени
Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского

А. С. Овца

**ОСОБЕННОСТИ
ООГЕНЕЗА
И ХАРАКТЕР
НЕРЕСТА
МОРСКИХ РЫБ**

КИЕВ
«НАУКОВА ДУМКА»
1976

В монографии представлены результаты многолетних наблюдений за размножением некоторых морских рыб теплых широт в полевых и экспериментальных условиях. Большое внимание уделено развитию и созреванию половых клеток у рыб в нерестовый период. Описаны разные типы оогенеза и соответствующие им типы икрометания. Дана характеристика многопорционного нереста, описана методика его выявления и изучения. Рассмотрен вопрос о методических подходах к изучению плодовитости порционно нерестующих рыб. Приведен фактический материал по 38 видам.

Расчитана на ихтиологов, гидробиологов, экологов, работников рыбохозяйственных учреждений, преподавателей и студентов учебных заведений биологического профиля.

Ответственный редактор

д-р биол. наук Т. В. Дехник

Рецензенты

д-р биол. наук Б. В. Кошелев

д-р биол. наук Г. Д. Подяков

Редакция общей биологии

Людия Сергеевна Овек

ОСОБЕННОСТИ ООГЕНЕЗА И ХАРАКТЕР НЕРЕСТА МОРСКИХ РЫБ

Печатается по постановлению ученого совета
Института биологии южных морей им. А. О. Копалевского АН УССР

Редакторы Ю. В. Альбиот, Г. И. Дружина. Художественный редактор Р. И. Калыш. Оформление художника Ю. А. Козюренко. Технический редактор Г. Р. Боднер. Корректор А. С. Улезко.

Сдано в набор 16.V 1975 г. Подписано к печати 16.I 1976 г. БФ 07816. Зак. № 5—1256. Изд. № 180. Тираж 1000. Бумага № 1, 60×90^{1/4}. Печ. физ. листов 8,25+2,0 на мел. бум. Усл. печ. листов 10,25. Учетно-пзд. листов 10,53. Цена 1 руб. 16 коп.

Издательство «Наукова думка», Киев, Репина, 3.

Изготовлено Нестеровской городской типографией Львовского облполиграфиздата (г. Нестеров, ул. Горького, 8) с матриц Головного предприятия республиканского производственного объединения «Полиграфинна» Госкомиздата УССР (г. Киев, Довженко, 3), зак. 1979.

21009—069
О 421—76
М231(04) — 76

© Издательство «Наукова думка», 1976

ВВЕДЕНИЕ

В мире рыб наблюдается необычайное разнообразие приспособлений к размножению, проявляющееся в строении гонад и половых клеток, характере гаметогенеза и типах нереста, возрасте полового созревания, плодовитости, местах икрометания, сроках и продолжительности нерестового сезона, нерестовом поведении и т. д. Особенности размножения рыб возникли в результате приспособлений к среде, обеспечивающих оптимальную численность популяций в данном водоеме. Специфика размножения каждого вида со всей полнотой проявляется в период нереста, характеризующегося своеобразием физиологического состояния и поведения рыб (Маляцкий, 1940; Сафьянова, Демидов, 1955; Смирнов, 1964, 1965; Шульман, 1972; Лебедев, 1973).

Изучение рыб в нерестовый сезон важно с научной и практической точек зрения, так как позволяет более полно познать их экологию и получить ценные данные для разработки биологических основ рационального рыболовства.

Известны два типа нереста полициклических рыб — одновременный и порционный. В основе их лежит различный характер развития ооцитов (Heidrich, 1923—1925; Филатов, 1926; Raitt, 1933; Clark, 1934; Мейен, 1927, 1939; Дрягин, 1949, 1952, 1967; Казанский, 1949; Виноградов, Ткачева, 1950; Смирнов, 1950; Иванов, 1951; Наумов, 1956; Prabhu, 1956; Götting, 1961; Кошелев, 1961, 1963; Сакун, Буцкая, 1963; Кузьмин, 1967; Ткачева, 1969, и др.). Среди морских рыб тропических, субтропических и умеренных широт преобладают виды с порционным типом нереста. Многие из них относятся к ценным промысловым видам (Веденский, 1954; Комаров, 1964; Горбунова, 1965; Парин, 1968; Наумов, 1968; Оверко, 1969, 1971; Жаров, 1973, и др.).

Бурное развитие океанического рыболовства ставит перед ихтиологами важную задачу всестороннего изучения естественного воспроизводства промысловых рыб. Однако обширность ареала, растянутость нерестового периода вида, обусловленная продолжительностью икрометания особи и расхождениями в сроках нереста рыб различных стад, особенности оогенеза, обеспечивающие различные пути увеличения плодовитости, и много-

образии форм проявления порционного икротетания чрезвычайно осложняют эту задачу (Дрягин, 1949; Казанский, 1949; Овен, 1973а, 1974). Поэтому многие вопросы размножения морских рыб в естественных условиях, в частности характер икротетания и плодовитости, до сих пор остаются малоизученными.

Плодовитость — один из исходных и чрезвычайно лабильных факторов формирования пополнения стада, приспособительно меняющийся в ответ на изменения условий жизни (Никольский, 1953, 1971, 1974; Иогансен, 1955; Персов, 1963, 1972; Анохина, 1969; Поляков, 1968, 1971а, б, и др.). Исследования ее необходимы для решения целого ряда важных научных и практических задач. Но получение достоверных данных по плодовитости многих морских рыб в значительной степени затрудняется малой изученностью порционного типа икротетания (Дрягин, 1949; Овен, 1973а, 1974).

Цель настоящей работы — осветить некоторые вопросы размножения морских костистых рыб, в частности особенности развития ооцитов и характер икротетания, а также рассмотреть некоторые методические подходы к изучению плодовитости рыб с порционным типом нереста. Особое внимание уделено многопорционному нересту морских рыб, его специфике, методам его выявления и изучения. В основу работы положены результаты многолетних исследований автора и литературные данные.

Выражаю искреннюю признательность докторам биологических наук Б. П. Мантейфелю, П. А. Дрягину и А. Н. Смирнову за то большое внимание и участие, с которыми они отнеслись к нашим первым опытам по изучению многопорционного нереста морских рыб. Приношу также глубокую благодарность руководителю отдела ихтиологии ИнБЮМ АН УССР доктору биологических наук Т. В. Дехник за содействие в организации исследований и своим коллегам Л. П. Салеховой, Э. М. Каличиной и Н. Ф. Шевченко за помощь в выполнении работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал был собран в Азовском, Черном, Средиземном и Красном морях, в Индийском и Атлантическом океанах в период с 1955 по 1973 гг. Основной объем работ выполнен на Черном море. Исследования черноморских рыб проводились в районе Карадага с 1955 по 1963 гг. и в районе Севастополя с 1964 по 1972 гг. Материал в Средиземном и Красном морях и в Адонском заливе был собран автором во время экспедиций на нис «Академик А. Ковалевский» в 1966, 1969, 1971 и 1973 гг. Сборы в Азовском море были осуществлены по нашей просьбе сотрудниками ИнБЮМ АН УССР В. И. Синюковой и А. В. Карпенко, в Индийском и Атлантическом океанах — Г. В. Зуевым, Н. Я. Липской, А. М. Парухиным и А. А. Ковалевой*.

Материал представляет собой наблюдения за созреванием и нерестом рыб в природных и экспериментальных условиях. Для изучения размножения рыб в природных условиях анализировались половозрелые рыбы, проводились гистологические исследования половых желез и биометрический анализ икры. При биологическом анализе рыб в качестве показателей использовались длина, вес и возраст рыб, вес и стадия зрелости гонад, коэффициент зрелости самок и самцов. Для гистологического анализа гонады фиксировались раствором Буэна или 4%-ным формалином. Кусочки половых желез проводились через спирты, ксилол, парафин. Срезы окрашивались по Маллори и железным гематоксилином по Гейденгайну (Роскин, Левинсон, 1957). Изготовлены гистологические препараты яичников и семенников 1500 экземпляров рыб 89 видов. По некоторым видам рыб использовались единичные фиксации для получения сравнительного материала.

Микрофотографии изготовлены с помощью микроскопа МБР-3 и микрофотонасадки МФН-2.

Для изучения размерного состава овариальной икры из каждого яичника измеряли от 100 до 700 желтковых ооцитов. Для определения количества икринок в одной порции и плодовитости

* Пользуясь случаем, выражаем им искреннюю благодарность.

рыб производили подсчет зрелых икринок и желтковых ооцитов по размерным группам.

Определение плодовитости у многих костистых рыб — процесс очень длительный, особенно у рыб с порционным икрометанием, в ястыках которых, наряду с относительно крупными зрелыми икринками, находится большое количество очень мелких разноразмерных икринок 0,1—0,5 мм в диаметре. Так как у рыб с порционным икрометанием необходимо учитывать размеры икринок, то при подсчете приходится измерять каждую икринку, а для этого они должны быть отделены друг от друга и освобождены от соединительной ткани яичника. Основная трудность и заключается в освобождении икринок от стромы яичника.

Не случайно именно изучение плодовитости порционно нерестующих рыб приводит к усовершенствованию существующих и разработке новых методов, которые сводятся главным образом к очистке икринок от стромы и сортировке их по размерам. Так, Д. С. Загороднева (1966) для разделения мелких икринок амурских рыб на размерные группы разработала и применила седиментационный метод, основанный на различной скорости оседания икринок в зависимости от их диаметра. Количество икринок в полученных таким методом фракциях определялось с помощью фотоколориметра.

В. Фишер, Ф. Балбонтин (Fischer, Balbontin, 1970) предложили новый метод определения плодовитости у рыб с порционным икрометанием. Они сконструировали два оригинальных прибора, которые приводятся в действие электромотором. В одном из приборов икринки в пробе очищаются струей воды от соединительной ткани, а в другом, имеющем набор сит, сортируются по размерам. Икринки каждой размерной группы подсчитываются, затем делается пересчет на весь яичник.

Метод, предложенный Р. Лиуеном (Leeuwen, 1972) для обработки гонад камбалы — *Pleuronectes platessa*, облегчает процесс освобождения икринок от стромы яичника и может быть использован также для различных рыб с мелкой икрой. Освобождение икринок от соединительной ткани достигается кратковременным кипячением свежих ястыков в пресной воде. Свободные икринки высушиваются при температуре 70°С с добавлением небольшого количества спирта. Высушенные икринки сохраняют округлую форму, не разрушаются и могут быть легко подсчитаны.

Нами была использована модификация метода Маляна. Наиболее трудоемкая часть работы — отделение икринок, особенно самых мелких, от стромы яичника — была чрезвычайно упрощена и ускорена благодаря предложенному Р. А. Маляном (1961) методу пропускания фиксированных яичников через шелковое сито № 15. (Мы использовали капроновое сито № 10 и № 15). В дальнейшем мы поступали иначе, чем Р. А. Малян. Он из общей массы икринок, освобожденных от стромы, брал

навеску, добавлял в нее немного воды, затем набирал икринки в микропипетку, в которой они располагались в один ряд, и подсчитывал их под бинокулярным микроскопом. Мы пропущенные через сито и благодаря этому освобожденные от соединительной ткани икринки помещали в шаровидную колбу объемом 100 см³. Затем колбу дополняли водой до отметки 100 см³, опускали в нее штемпель-пипетку объемом 1 см³, взбалтывали содержимое колбы до равномерного распределения икринок во всем объеме воды и брали пробу штемпель-пипеткой. Пробу помещали в камеру Богорова и в ней измеряли и подсчитывали под бинокулярным микроскопом все желтковые ооциты и зрелые икринки (если они имелись). Из каждого яичника или навески брали три пробы штемпель-пипеткой, высчитывали среднее. Небольшие ястыки, весом 0,5—5 г, пропускали через сито целиком. Из более крупных яичников брали навеску в 1—2 г и обрабатывали таким же способом, с последующим пересчетом на весь яичник. Точность применявшегося метода была проверена прямым подсчетом всех желтковых ооцитов в равной навеске из того же яичника.

Наблюдения за размножением рыб в аквариумах проведены в 1959—1962 гг. на Карадагской биологической станции АН УССР, а в 1964—1965 и 1972 гг. — в ИнБЮМ АН УССР. В аквариумах нерестились черноморские рыбы восьми видов. Материал и методика содержания рыб более подробно охарактеризованы в разделах, посвященных отдельным семействам рыб. При описании оогенеза нами принято деление на периоды развития ооцитов по П. А. Дрягину (1952), а на фазы развития — по В. А. Мейену (1927, 1939), с дополнениями, внесенными Б. Н. Казанским (1949).

У рыб с порционным икрометанием в нерестовый сезон яичники содержат ооциты почти всех фаз развития и, кроме того, пустые фолликулы, свидетельствующие о частичном вымете икры. Желая наиболее полно отразить качественный состав ооцитов и охарактеризовать состояние яичников, авторы прибегают к дву- или многозначному обозначению их стадии зрелости. Причем каждый автор по-своему комбинировал сочетания римских цифр, дополняя их объяснениями в тексте (Чугунова, Петрова, 1953; Батальянц, 1960; Кошелев, 1963а, б, 1971а, б; Комаров, 1964; Оверко, 1969; Ткачева, 1969; Алексеева, 1973; Овен, 1973, 1974).

Обозначения стадии зрелости, как рекомендуемое К. С. Ткачевой (1969) — V + IV + III(IV), так и применяемое нами — VI_a — II — III — IV (Овен, 1962, 1973, 1974), наиболее точно характеризуют состояние яичников порционно нерестующих рыб; но в такой детализации, как мы убедились, нет особой необходимости, потому что каждый исследователь подробно описывает все тонкости состояния яичников. Поэтому в настоящей работе нами принято обозначение стадии зрелости половых

желез по фазе развития ооцитов старшей генерации, а для нерестающих рыб в обозначение вводится цифра VI с индексом n (VI_n), показывающая, что данная самка выметала неизвестное нам количество порций икры — VI_n — III; VI_n — IV; VI_n — V.

Для количественной характеристики порционности нереста рыб А. В. Лукин (1948, с. 567) предложил «показатель порционности икротетания», под которым понимается «количество икры, остающейся в яичнике после удаления икринок первой генерации, выраженное в процентах к общей плодовитости данной особи». Поскольку для морских рыб с многопорционным нерестом нельзя установить достоверно, какая по счету порция икры подготовлена к вымету у конкретной особи, мы для количественной характеристики порционности нереста использовали «коэффициент порционности» — процентное отношение количества зрелых икринок (любой порции) к общему количеству зрелых икринок и желтковых ооцитов, имеющих в яичниках в данный момент.

Для характеристики развития ооцитов у рыб с порционным нерестом в отечественной литературе применяются термины «асинхронность вителлогенеза», «полисинхронность вителлогенеза» или «асинхронное развитие ооцитов в период вителлогенеза» (Казанский, 1949, 1962; Иванов, 1951), чтобы подчеркнуть асинхронность развития ооцитов именно в период большого роста (т. е. вителлогенеза). Тем самым как бы проводится резкая граница между периодами протоплазматического и трофоплазматического роста ооцитов, чего у многих морских рыб в период нереста практически не наблюдается. Поэтому мы при описании развития ооцитов прибегли к терминам, предложенным для морских рыб К. Гёттингом (Götting, 1961), — «непрерывный» и «прерывистый тип созревания ооцитов» (понимая под созреванием весь путь развития яйцевых клеток), несколько расширив смысловое значение этих терминов.

К рыбам с прерывистым типом созревания ооцитов К. Гёттинг относит виды рыб, у которых в яичниках в нерестовый сезон желтковые ооциты обособлены от резервных, а к рыбам с непрерывным типом созревания ооцитов — виды, в яичниках которых гистологически представлены непрерывные переходы между ооцитами всех фаз развития. По К. Гёттингу (1961), рыбы с прерывистым типом созревания ооцитов характеризуются коротким нерестовым периодом, однократным икротетанием и северным распространением. Рыбы с непрерывным типом созревания ооцитов характеризуются длительным нерестовым периодом, неоднократным икротетанием и южным распространением. По принятой в отечественной ихтиологии терминологии, первые соответствуют рыбам с одновременным икротетанием и синхронным развитием ооцитов в период вителлогенеза, вторые — рыбам с порционным икротетанием и асинхронным развитием ооцитов в период большого роста.

Мы рассматриваем непрерывный тип созревания ооцитов не только в качестве показателя длительного нерестового периода, но в первую очередь как показатель многопорционного нереста, понимаем под непрерывным типом созревания ооцитов непрерывное последовательное созревание многих генераций ооцитов в течение нерестового сезона, включая и резервные ооциты.

РАЗМНОЖЕНИЕ РЫБ ЧЕРНОГО МОРЯ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ И ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

Собственно морские рыбы в Черном море представлены 8 умеренноводными видами (бореально-атлантические реликты) и 109 тепловодными (южно-бореальные, субтропические и тропические) (Расс, 1965б). В связи с особенностями гидрологического и гидрохимического режима Черного моря, в частности зараженностью сероводородом основной толщи воды начиная с глубин 150—200 м, в нем натурализовались те виды рыб, которые нашли условия для размножения. Это, в первую очередь, рыбы, выметывающие пелагическую икру, которая развивается в поверхностных слоях воды, и рыбы, откладывающие демерсальную икру в мелководной прибрежной полосе (Водяницкий, 1930а). Приспособительные особенности строения и развития пелагических икринок и личинок черноморских рыб и причины обилия в Черном море рыб, откладывающих икру в гнезда и охраняющих ее, освещены в работе С. Г. Крыжановского, Н. Н. Дисле-ра и Е. И. Смирновой (1953).

В. А. Водяницкий (1930б) делит черноморских рыб по способам размножения на четыре группы: 1) живородящие; 2) вынашивающие икру в специальных выводковых камерах; 3) рыбы с пелагической икрой; 4) рыбы с демерсальной икрой. Т. В. Дехник (1969, 1973) разделила рыб с демерсальной икрой на две группы. По ее классификации, четвертую группу составляют рыбы, откладывающие икру на грунт, водоросли или различные подводные предметы и не охраняющие ее; в пятую группу входят гнездовые рыбы, охраняющие потомство и отличающиеся от других рыб с демерсальной икрой рядом биологических особенностей. Нашими исследованиями охвачены рыбы с пелагической и демерсальной икрой.

Рыбы с пелагической икрой

Сем. Султанковые — Mullidae

Черноморская султанка — *Mullus barbatus ponticus* Essipov. С давних пор является объектом промысла и высоко ценится за прекрасные вкусовые качества.

Материал по размножению султанки был собран в 1955—1961 гг. в районе Карадага. Произведен биологический анализ более 2000 особей. В Черном море в районе Карадага султанка держится с апреля — мая до сентября — октября. В уловах преобладают самки длиной 11—23 см в возрасте 4—6 лет и самцы длиной 9—18 см в возрасте 3—5 лет (Овен, 1962). Икра у султанки пелагическая. Диаметр икринок колеблется от 0,61 до 0,88 мм (Водяницкий, Казанова, 1954; Дехник, 1973). Нерест происходит в вечерние часы (Смирнов, 1953; Дехник, 1959, 1961).

Многочисленные сведения о сроках и продолжительности нерестового периода султанки в различных районах Черного моря (Зернов, 1913; Максимов, 1913; Арнольд, 1920; Ворсеев, 1933; Есинов, 1934; Косякина, 1938; Данилевский, 1939; Борисенко, 1940; Дехник, Павловская, 1950; Смирнов, 1951; Водяницкий, Казанова, 1954; Зайцев, 1956; Овен, 1959; Георгиев, Александров, Николов, 1960; Дехник, 1973) свидетельствуют о том, что нерест султанки длится 3—3,5 месяца, с конца мая — начала июня до конца августа — середины сентября. Причину длительности нерестового периода султанки исследователи объясняли по-разному. Н. Н. Данилевский (1939, с. 104) считал, что «нерест султанки в Черном море с конца мая по июль включительно нельзя рассматривать как растянутый период икротетания одних и тех же рыб». Он объяснял это расхождением в сроках нереста султанок различных экологических групп. А. М. Борисенко (1940) видел причину длительности нереста султанки в расхождении сроков икротетания различных возрастных групп. И только в 1949 г. появилось сообщение А. И. Смирнова о том, что черноморская султанка обладает порционным икротетанием и именно в этом главная причина растянутости ее нереста.

А. И. Смирнов высказал предположение, что султанка за нерестовый сезон выметывает не менее трех-четырёх порций икры, и при этом подчеркнул, что для уточнения количества порций, а также для выяснения продолжительности перерывов между выметами икры требуются специальные исследования. Почти одновременно со статьей А. И. Смирнова вышла из печати большая работа К. А. Виноградова и К. С. Ткачевой (1950), обоб-

щающая первые сведения о плодовитости черноморских рыб, в которой авторы высказывают мысль о том, что большинству черноморских рыб свойствен порционный характер нереста (с. 50).

Для того чтобы уточнить количество порций икры у султанки, а также определить частоту икротетания и величину порции икры, нами были проведены наблюдения за ее нерестом в аквариумах, изучены изменения коэффициента зрелости самок и количества желтковых ооцитов в яйцниках в течение нерестового сезона, сделан гистологический анализ половых желез 264 рыб, выловленных в разное время года.

Мы наблюдали за размножением султанки в аквариумах в течение четырех летних сезонов (1959—1962 гг.). В аквариумах нерестились 13 самок и около 30 самцов султанки. Рыбу получали из барабулечных ставников и размещали в нескольких аквариумах объемом 180 л каждый. На дно аквариумов насыпали мелкую гальку или ракушку. Для удобства наблюдений в каждый аквариум помещали крупную самку (15—20 см) и одного или двух, иногда трех, мелких самцов (9—12 см). Воду меняли два раза в сутки — утром и вечером. Кормили рыб живыми гаммарусами, реже мясом мидий и рыб, два раза в сутки, сразу после смены воды (Овен, 1961, 1962а). О начале и дальнейшем ходе нереста рыб судили по появлению икры в аквариумах. Икру извлекали газовым сачком и фиксировали 2%-ным формалином. Часть икры инкубировали для различных экспериментальных исследований. Результаты наблюдений за нерестом черноморской султанки в аквариумах представлены в табл. 1.

Первой начала нереститься самка, прожившая в аквариуме 10 суток. Утром 18.VI в ее аквариуме было обнаружено большое количество живой икры на стадии морулы, а на следующее утро — новая порция свежесметанной икры. Все последующие дни, вплоть до 24.VI (в этот день она выпрыгнула из аквариума и погибла), первая самка продолжала выметывать обильные порции икры. За семь суток она выметала семь порций икры (табл. 1).

Вторая самка султанки приступила к нересту с 21.VI. Она выметала в аквариуме 16 порций икры и 6.VII погибла от недостатка кислорода в воде. Состояние половых желез первой и второй самок свидетельствовало о том, что гибель прервала нерест этих рыб в самом начале. Яйцники обеих самок выглядели одинаково. Они были наполнены желтковыми ооцитами разных размеров. По внешнему виду гоада не было заметно, что одна самка выметала 7 порций, а вторая — 16. Коэффициент зрелости был высоким — у первой самки 8,6%, а у второй — 8,7%.

Третья самка метала икру в течение 13 суток, с 18 по 30.VII, а четвертая нерестилась на протяжении 60 суток, с 13.VII по

Результаты наблюдений за нерестом черноморской султанки в аквариумах

Год	Номер самки	Дата			
		вылова	начала нереста	окончания нереста	гибели самки
1959	1	8.VI	18.VI	24.VI	24.VI
	2	8.VI	21.VI	6.VII	6.VII
	3	15.VII	18.VII	30.VII	30.VII
	4	11.VII	13.VII	11.IX	11.IX
1960	5	29.IV	2.VI	12.VI	12.VI
	6	14.VI	15.VI	17.VI	18.VI
	7	18.VI	19.VI	1.VIII	1.VIII
	8	24.VI	25.VI	27.VIII	9.X
1961	9	19.VI	20.VI	21.VIII	31.VIII
	10	23.VI	24.VI	16.VIII	28.VIII
	11	14.VI	15.VI	17.VIII	22.VIII
1962	12	21.VI	27.VI	15.VIII	—
	13	30.VI	2.VII	10.VIII	14.VIII

II.IX, выметывая икру регулярно каждый вечер. Четвертая самка, как и предыдущие, погибла преждевременно, не закончив нереста. Об этом свидетельствует гистологический анализ ее яичников. На срезе видны немногочисленные ооциты периода малого роста, разноразмерные желтковые ооциты, зрелые икришки и пустые фолликулы. Коэффициент зрелости четвертой самки, несмотря на конец нерестового периода, был высоким — 7,2%, что обусловлено наличием в яичниках очередной порции зрелой икры (фото 1)*.

В 1960—1962 гг. мы провели аналогичные наблюдения за нерестом в аквариумах еще девяти самок султанки. Как видно из табл. 1, первые четыре самки и двенадцатая выметывали икру ежедневно. В нересте восьми самок иногда были перерывы.

У черноморской султанки переход ооцитов фазы E в фазу F, т. е. подготовка к вымету, судя по частоте икрометаний рыб в аквариумах, происходит очень быстро — за несколько часов. Поэтому вылов рыб и пересадка их в аквариумы, даже попадание самок в ставники и невозможность своевременно выметать готовую порцию икры, нарушают нормальный ход созревания и вымета икры: многие самки, выловленные в разгар нереста, в аквариуме не размножались, хотя интенсивно питались и жили долгое время. Некоторые рыбы после перерыва возобновляли нерест, и лишь немногие самки продолжали регулярно метать икру в аквариумах сразу после вылова их в море.

Продолжительность нереста в днях	Количество порций икры	Длина рыб, мм	Вес рыб, г	Стадия зрелости (по 6-балльной шкале)	Вес яичников, г	Коэффициент зрелости, %
7	7	168	52,3	VI _n — IV	4,5	8,6
16	16	188	65,2	VI _n — IV	5,7	8,7
13	13	152	32,0	VI _n — IV	1,6	5,0
60	60	163	44,2	VI _n — IV	3,2	7,2
11	9	237	119,8	VI _n — IV	5,8	4,84
3	3	204	81,5	VI _n — IV	4,5	5,52
44	24	212	96,7	VI _n — IV	5,5	5,68
64	52	190	14,5	VI _n — II	1,3	2,01
63	55	167	44,8	VI _n — IV	1,8	4,01
54	43	175	51,8	VI _n — III	1,3	2,5
65	50	197	17,8	VI _n — II	1,1	1,62
50	50	130	20,0	—	—	—
40	38	146	23,6	VI _n — V	1,6	6,7

Из всех подопытных самок султанки только восьмая и одиннадцатая закончили нерест в обычные сроки и после этого жили в аквариуме еще некоторое время. Их яичники, как показал гистологический анализ, находились в VI—II стадии зрелости. Икрометание остальных одиннадцати самок было прервано преждевременной гибелью рыб из-за различных нарушений в системе подачи морской воды (Овен, 1961а).

В 1959 г. мы неоднократно наблюдали в аквариумах процесс вымета рыбами половых продуктов. Икрометание всегда происходило в вечерние часы — между 22 и 24 ч, обычно с 22 ч 30 мин до 23 ч. В течение 30 мин каждая самка за пять — семь приемов выметывала одну порцию икры. Процесс вымета половых продуктов происходил следующим образом. Около 9 ч вечера рыбы начинали быстро плавать по аквариуму. Самцы неотступно следовали за самкой, прикасаясь к ней усиками. Наконец, самка в сопровождении самцов быстро опускалась на дно, резко изгибалась, касаясь брюшком грунта, и всплывала. В течение нескольких минут все три рыбки плотной стайкой плавали по аквариуму, затем снова повторялось опускание на дно и вымет икры и молок. Через некоторое время по уезу воды в аквариуме появлялись одна за другой икришки. Через полчаса икрометание заканчивалось, рыбы опускались на дно и стояли неподвижно. Вся выметанная икра поднималась к поверхности воды, где была хорошо заметна.

Как видно из табл. 2, количество икринок в порциях, выметываемых одной и той же самкой, колеблется в значительных пределах. В среднем в одной порции насчитывается от 1,4 до 17,5 тыс. икринок. Всего в аквариумах отдельные самки

* Все фотографии приведены в конце книги.

Таблица 2

Средняя величина порции икры у самок султанки, нерестящихся в аквариумах

Номер самки	Длина рыбы, см	Вес рыбы, г	Количество порций икры		Количество икринок учтенной икры, тыс. икринок	Количество икринок в порции, тыс. шт.	
			общее	с учетной икрой		пределы	среднее
2	18,8	65,2	16	4	70,3	15,5—21,7	17,5
3	15,2	32,0	13	2	22,0	9,0—13,0	11,0
5	23,7	119,8	9	9	31,4	1,4—6,7	3,1
7	21,2	96,7	24	17	83,8	1,1—13,1	4,9
8	19,0	64,0	52	36	120,0	0,6—6,1	3,3
9	16,7	44,8	55	50	73,8	0,3—5,2	1,4
10	17,5	51,8	43	41	159,4	0,3—10,0	3,8
11	19,7	67,8	50	49	265,9	0,4—13,6	5,4
12	13,0	20,0	50	50	200,0	0,4—6,7	4,0
13	14,6	23,6	38	37	137,5	0,8—5,8	3,7

(5,9—13) выметали от 31 до 266 тыс. икринок. Итак, в экспериментальных условиях черноморская султанка перестидась ежесуточно на протяжении длительного периода. Максимальное количество — 60 порций — выметала четвертая самка, выловленная в море 11.VII. Восьмая и двенадцатая самки, выметавшие 52 и 50 порций икры в аквариумах, были пойманы в конце июня; следовательно, можно предположить, что они перестидлись в море и до вылова выметали несколько порций икры. Значит, султанка может за сезон выметать больше, чем 50—60 порций икры.

Так проходил нерест султанки в экспериментальных условиях. Условия жизни в аквариуме, конечно, отличаются от природных. Можно предположить, что избыток пищи, отсутствие врагов и другие причины привели к такой частоте, регулярности и продолжительности нереста султанки. Некоторые исследователи (Ткачев, 1966, 1969) придерживаются мнения, что в природных условиях вряд ли возможен столь интенсивный нерест.

На наш взгляд, одинаковый характер нереста, а именно ежесуточный вымет икры в вечерние часы всеми тринадцатью подопытными самками, выловленными в разные годы и в разные периоды нерестовых сезонов, подтверждает закономерный, а не случайный характер такого нереста. Тем не менее, предвидя возможные сомнения и возражения других исследователей, мы воспользовались обширным материалом, собранным нами в 1955—1961 гг., который характеризует размножение черноморской султанки в природных условиях. Этот материал охватывает изменения коэффициента зрелости самок султанки в нерестовый сезон и в течение суток, изменение размерного и коли-

Таблица 3

Изменение коэффициента зрелости самок султанки (в %) в нерестовый период *

Год	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
1955	—	8,56(104)	7,41(102)	6,04(13)	—
1956	2,58(48)	8,32(119)	9,12(174)	3,24(56)	—
1957	3,80(23)	8,10(35)	6,83(63)	2,88(24)	2,35(7)
1958	3,11(39)	7,89(43)	8,77(18)	7,50(8)	1,39(18)
1959	3,54(49)	8,37(66)	7,20(26)	3,09(12)	1,14(25)
1960	—	7,10(32)	7,00(27)	2,40(10)	—

* В скобках указано количество рыб.

чественного состава желтковых ооцитов на протяжении нерестового сезона, гистологический анализ яичников рыб, выловленных в разные месяцы и часы суток.

Из табл. 3 видно, что в мае коэффициент зрелости самок колеблется от 2,6 до 3,5%. В июне он повышается до 7,1—8,6%. В июле коэффициент зрелости колеблется примерно в таких же пределах — от 6,8 до 9,1%, а в августе заметно снижается — до 2,4—7,5% (в разные годы), что связано с абиотическими условиями и различными сроками окончания нереста у разных самок. В сентябре коэффициент зрелости снижается до 1,14%.

В связи с тем, что султанка мечет икру в вечерние часы, существенное значение для суждения о скорости созревания очередной порции икры представляют наблюдения за изменениями коэффициента зрелости самок султанки и составом ооцитов в яичниках в течение суток.

Результаты анализа самок, выловленных в разные часы суток, представлены в табл. 4, а на фото 2 показаны гистологические срезы через их яичники.

В 7 ч утра яичники большинства рыб находятся в VI—IV стадии зрелости (фото 2, а). Коэффициент зрелости у рыб в утренние часы колеблется от 5,9 до 13,3%. Высокий коэффициент зрелости у некоторых самок объясняется тем, что они не успели выметать зрелую икру в связи с попаданием в ставник.

Днем, в 13 ч, коэффициент зрелости самок равен 10,8—12,2%. В яичниках рыб, кроме ооцитов периода малого роста и всех фаз периода большого роста, имеются ооциты переходной фазы от ооцита, наполненного желтком, к зрелому ооциту (фото 2, б).

Вечером, в 21 ч, коэффициент зрелости султанки достигает максимальной величины (11,6—17,4%). Яичники находятся в VI_н—V стадии зрелости, т. е. содержат зрелую икру очередной

Таблица 4

Изменение коэффициента зрелости самок султанки в нерестовый сезон в течение суток (29—30.VI и 14.VII 1961 г.) *

Время суток	Длина рыб, см	Вес рыб, г	Вес гонад, г	Стадия зрелости гонад	Коэффициент зрелости, %	Количество рыб
Утро (7.00)	12,5—18,5	18,5—63,3	1,1—6,7	VI—IV	5,9—13,3	23
	16,3	44,0	3,7		8,4	
День (13.00)	16,3—17,5	14,3—50,5	5,0—6,0	VI—(IV—V)	10,8—12,2	3
	16,9	47,1	5,4		11,6	
Вечер (21.00)	10,7—18,1	14,7—67,3	1,7—8,2	VI—V	11,6—17,4	10
	14,6	35,4	4,8		13,7	
Ночь (1.00)	16,0—17,8	39,5—53,3	3,7—3,9	VI—IV	7,3—9,4	4
	16,8	61,2	3,8		8,6	
	16,7—20,2	47,3—85,1	5,8—14,5	VI—V	11,7—17,3	4
	19,0	73,4	10,6		14,1	

* В числителе приведены пределы варьирования, в знаменателе — среднее значение.

порции, которая должна быть выметана в ближайшие часы или минуты (фото 2, в).

Ночью, в 1 ч, после вымета икры коэффициент зрелости султанок снижается до 7,3—9,4%. Яичники находятся в VI_n—IV стадии зрелости. На срезе через яичник видны ооциты периодов малого и большого роста и пустые фолликулы. В ночное время в уловах попадались также самки с невыметанной порцией зрелой икры. Коэффициент зрелости их (11,7—17,3%) был такой же, как у самок, выловленных в 21 ч, перед икрометанием (см. табл. 4).

Приведенные материалы указывают на следующие особенности в созревании половых желез и икрометании черноморской султанки:

а) после вымета очередной порции икры яичники рыб находятся в VI_n—IV стадии зрелости; это означает, что у султанки очередные порции икры созревают плавно и быстро, без длительных перерывов;

б) коэффициент зрелости достигает максимальной величины в вечерние часы перед выметом каждой очередной порции икры;

в) созревание ооцитов и икрометание султанки подчинены четкому суточному ритму.

Для сравнения результатов, полученных в эксперименте, с данными полевых наблюдений воспользуемся материалами по плодовитости черноморской султанки. По сведениям различных авторов (табл. 5), плодовитость султанки колеблется в больших пределах — от 36 до 163 тыс. икринок.

Нами подсчитано количество желтковых ооцитов у 71 самки султанки. Использованы яичники рыб, выловленных в разные

Таблица 5

Плодовитость султанки по данным различных авторов

Период наблюдений	Длина рыб, см	Количество икринок, тыс. шт.	Автор
1928—1938	9—12	10,0—16,0	Борисенко, 1940
1928—1938	12—16	24,0—28,0	То же
1946—1948	12—18	3,6—87,6	Виноградов, Ткачева, 1950
1949	8—11	10,7—28,7	Гудимович, 1951
1949	11—15	43,0—61,4	То же
1956—1960	—	9,8—163,1	Крыштын, 1961

месяцы нерестовых сезонов 1955 и 1958 гг. При подсчете желтковых ооцитов были разделены на три размерные группы:

1) крупные — от 0,4 до 0,6 мм в диаметре, полупрозрачные, близкие к зрелости;

2) средние — от 0,25 до 0,35 мм в диаметре, желтые, непрозрачные, наполненные желтком;

3) мелкие — от 0,15 до 0,20 мм в диаметре, желтые, полупрозрачные, в фазе первоначального накопления желтка.

Как видно из табл. 6, количество желтковых ооцитов у султанки на протяжении нерестового сезона колеблется от 14,1 до 449,1 тыс., составляя в среднем 31,7—202 тыс. В яичниках всех рыб, независимо от даты вылова, имеются желтковые ооциты трех размерных групп. Группа наиболее крупных ооцитов во всех случаях является самой малочисленной. Вторая размерная группа ооцитов по численности в большинстве случаев занимает среднее положение, а третья группа — самая многочисленная. Такое же количественное соотношение разноразмерных ооцитов в яичниках султанки отмечал П. К. Гудимович (1951).

У рыб с яичниками в V стадии зрелости порцию икры составляют овулировавшие и легко вытекающие из ястыков икринок. У рыб с яичниками в VI_n—IV стадии зрелости величину порции определяет количество наиболее крупных ооцитов переходной фазы — от наполненного желтком ооцита к зрелому. Первая размерная группа ооцитов, выделенная нами, соответствует одной порции икры. В 1961 г. в уловах нам встретилось несколько самок с текучей икрой. Количество зрелых икринок у этих рыб соответствовало величине готовой к вымету порции икры у султанки в природных условиях. Представление о количестве икринок в одной порции дает табл. 6, а также табл. 7, 8. Как видно из табл. 7, в природных условиях у самок султанки длиной 12—20 см в одной порции насчитывается в среднем от 1,8 до 24,1 тыс. икринок. У самок с яичниками в V стадии зрелости (или в VI_n—V стадии) количество зрелых икринок колебалось от 1,7 до 14,5 тыс. (табл. 8). Таким образом, расхождения в

Количество овариваемой икры у султанки в нерестовый период *

Дата	Длина рыб, см	Вес рыб, г	Количество икринок, тыс. шт.	Количество	
				крупных	
				тыс. шт.	%
4—11.VI 1958	15,2—20,2 17,6	35,0—95,0 61,0	90,1—317,5 202,0	6,5—29,3 17,6	5,9—13,5 9,0
16—21.VI 1958	13,0—20,4 16,8	30,0—107,0 46,8	61,4—449,1 158,4	4,7—77,6 15,5	3,6—17,1 9,5
28.VI 1955	12,2—17,0 15,3	15,0—50,0 35,1	18,4—71,2 50,7	1,6—12,1 9,0	8,7—25,4 18,0
29.VI 1955	12,8—17,0 14,6	19,0—43,0 29,0	20,8—69,6 42,9	4,8—15,0 8,0	15,0—26,0 18,5
2.VII 1955	12,0—17,8 15,1	16,0—58,0 35,2	14,1—93,7 53,4	0,8—17,3 4,6	2,8—18,7 7,7
7—8.VII 1955	12,4—16,0 14,2	15,0—33,0 22,5	17,5—60,7 33,3	1,0—13,5 3,8	5,1—22,2 9,9
11—25.VII 1955	12,6—15,0 14,2	17,0—30,0 26,0	17,1—43,9 37,0	1,5—7,4 3,3	4,1—15,2 8,6
6—10.VIII 1955	14,4—17,0 15,5	27,8—48,1 37,7	11,5—48,8 31,7	1,3—13,6 4,1	3,1—34,7 13,2

* В числителе приведены пределы варьирования, в знаменателе — среднее значение.

количестве икринок, выметываемых самками султанки за один раз в аквариумах и в море, не наблюдается.

Гистологический анализ половых желез самок султанки показал, что в конце апреля — начале мая яичники большинства рыб находятся во II стадии зрелости. Яичники крупных самок длиной 18—20 см переходят в III стадию зрелости в середине мая, а яичники более мелких рыб, длиной 12—15 см, — в конце мая. Из III стадии яичники через одну-две недели, т. е. в конце мая — начале июня, переходят в IV стадию зрелости. Они сильно увеличиваются в объеме и заполняют большую часть брюшной полости. На срезах видны наполненные желтком ооциты и весь комплекс ооцитов более ранних фаз развития. Затем наступает кратковременная промежуточная IV—V стадия зрелости, которая характеризуется присутствием ооцитов, близких к зрелости. Кроме них в яичниках имеются ооциты всех предыдущих фаз развития. Яичники из промежуточной IV—V стадии зрелости очень быстро переходят в V стадию.

После вымета первой порции икры яичники внешне почти не изменяются. Они по-прежнему круглые, ярко-желтые, наполненные ооцитами периода большого роста. По внешнему виду

Таблица 6

ошариваемых икринок				Количество рыб
средних		мелких		
тыс. шт.	%	тыс. шт.	%	
47,9—135,5 90,4	34,7—66,8 45	35,7—188,6 94,0	24,0—59,4 46,0	8
32,3—146,9 63,4	26,0—62,8 44	23,7—224,5 79,5	33,6—70,4 46,5	11
6,5—21,9 15,7	20,0—44,7 32,0	10,3—39,5 26,0	29,9—60,0 50,0	6
6,5—27,9 15,1	24,6—50,6 35,1	8,9—29,0 19,8	38,2—59,9 46,4	12
5,4—36,3 19,8	28,9—50,1 37,8	7,6—55,7 29,0	43,2—63,3 54,5	8
7,7—22,2 11,9	31,4—47,2 38,1	8,2—34,5 17,6	41,2—68,4 52,0	8
7,0—17,0 13,8	31,7—41,5 38,2	8,4—25,9 19,9	49,4—55,6 53,2	4
3,9—19,6 12,5	22,6—52,6 40,1	5,6—27,2 15,1	36,5—55,7 46,7	14

гонад трудно судить о том, метала данная самка икру или нет. Коэффициент зрелости остается высоким, но на срезах видны пустые фолликулы, свидетельствующие о вымете порции икры.

Таблица 7

Величина порции икры у самок султанки различных размерных групп в природных условиях

Год	Количество рыб	Длина рыб, см	Количество икринок в одной порции, тыс. шт.	
			пределы	среднее
1955	8	12,0—12,9	0,8—5,4	1,8
	6	13,0—13,9	1,9—7,2	4,3
	9	14,0—14,9	1,3—10,1	5,4
	10	15,0—15,9	1,6—13,6	5,6
	11	16,0—16,9	1,4—13,5	7,6
1958	5	17,0—17,9	6,3—17,3	11,9
	3	18,0—18,9	2,1—17,5	14,2
	3	20,0—20,9	18,9—77,6	24,1

Таблица 8

Величина порции икры, готовой к вымету, от текущих самок султанки (1961 г.)

Дата	Длина рыб, мм	Вес рыб, г	Вес половых желез, г	Коэффициент зрелости, %	Количество икринок в одной порции, тыс. шт.
19.VI	165	—	—	—	14,5
29.VI	157	35,1	5,3	15,1	5,4
	149	35,7	6,2	17,4	43,8
	202	85,1	14,5	17,0	11,3
	193	83,3	13,0	15,6	13,3
14.VII	160	41,7	3,4	8,1	4,2
	168	47,9	4,7	9,8	6,6
	173	55,2	4,0	7,2	3,7
	173	48,0	6,0	12,5	6,4
	177	63,0	5,3	8,4	3,4
26.VII	137	25,7	2,9	11,3	1,7
	154	33,5	4,8	14,3	5,7
	169	51,5	11,8	22,9	9,4
	170	52,5	11,2	21,3	9,3

а также ооциты всех фаз периода большого и малого роста (фото 3).

Таким образом, яичники султанки после вымета первой порции икры переходят в VI₁ — IV стадию зрелости. С начала нереста и почти до окончания его они выглядят так, как яичники описанной VI₁ — IV стадии зрелости, хотя фактически находятся в VI₂ — IV стадии. В июне определить VI стадию зрелости без применения гистологической методики крайне затруднительно.

На протяжении июня и июля состояние яичников одинаково у всех султанок. На гистологических срезах через них видны пустые фолликулы — следы выметанных порций икры, крупные ооциты, наполненные желтком (фаза E), ооциты фазы первоначального накопления желтка, фазы вакуолизации цитоплазмы и весь комплекс ооцитов периода малого роста. На срезах через яичники некоторых рыб видны также ооциты, близкие к зрелости. Во второй половине августа нерест султанки близится к концу (сроки окончания нереста изменяются по годам). Яичники становятся меньше, стенки их сморщиваются. Они приобретают красноватый оттенок, а в задней части — багровый. На срезах таких яичников имеется много пустых фолликулов, резорбирующихся невыметанных ооцитов, и, кроме этого, в них остается еще некоторый запас ооцитов периода малого роста, ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы и фазы первоначального накопления желтка. На срезах некоторых яичников видны единичные ооциты, наполненные желтком, и ооциты, близкие к зрелости.

У одних рыб, закончивших нерест раньше — в конце августа, а у других, закончивших икрометание позже — в начале сентября, яичники становятся маленькими, полупрозрачными, розовыми. На срезах видны редко расположенные ооциты периода малого роста и остатки резорбирующихся фолликулов и невыметанных

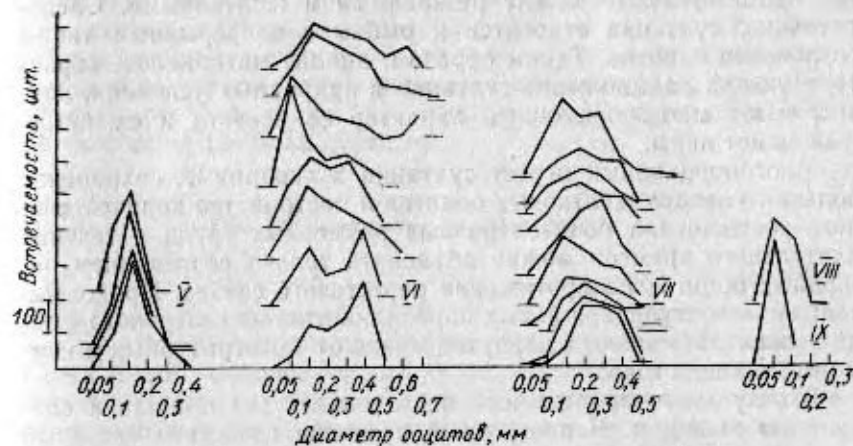


Рис. 1. Размерный состав ооцитов султанки в нерестовый сезон. На этом и других аналогичных рисунках каждая кривая соответствует размерному составу ооцитов одной самки.

ооцитов, т. е. яичники находятся в VI₂ — II стадии зрелости. Следы резорбции на гистологических срезах через яичники видны вплоть до первых чисел октября.

В сентябре в яичниках начинается медленный протоплазматический рост ооцитов. В середине октября немногие ооциты в яичниках достигают 71,5 мкм в диаметре. Следовательно, яичники султанок после окончания нереста переходят во II стадию зрелости, а не во II—III или III, что свойственно другим рыбам с порционным икрометанием (Мейен, 1939; Казанский, 1949; Дрягин, 1952). Во II стадии зрелости яичники находятся до конца апреля.

Среди 264 проанализированных яичников не было ни одного, указывающего на окончание нереста в июне или июле. Следовательно, длительный, почти трехмесячный, нерестовый период характерен не только для популяции султанки в целом, но и для каждой особи. Результаты гистологического анализа яичников султанки подтверждаются размерным составом овариальной икры на протяжении нерестового периода (рис. 1). Вариационные кривые размерного состава ооцитов в яичниках рыб, выловленных в мае, в конце августа и сентябре, т. е. до начала нереста и после его окончания, одновершинны. Вершины кривых, сдвинутые влево, отражают преобладание в яичниках мелких промежуточных ооцитов. В разгар нереста — в июне и в июле —

кривые более пологие, одновершинные. Они охватывают широкий размерный ряд ооцитов. Все кривые сходны между собой, несмотря на большую разницу в сроках вылова самок. Характер кривых свидетельствует о том, что в яичниках султанки на протяжении почти всего нерестового сезона имеются ооциты, промежуточные между резервными и желтковыми. Следовательно, султанка относится к рыбам с непрерывным типом созревания ооцитов. Таким образом, анализ материалов, характеризующих размножение султанки в природных условиях, подтверждает многопорционный характер ее нереста и ежесуточный вымет икры.

Многопорционный нерест султанки в аквариуме, сохранение большого запаса желтковых ооцитов и постоянство количественного соотношения ооцитов разных размерных групп в течение длительного времени можно объяснить только созреванием резервных ооцитов на протяжении нерестового сезона. Продолжительность поступления новых партий ооцитов из резервного фонда зависит, очевидно, в первую очередь от температурных и кормовых условий года.

В результате проведенных исследований мы пришли к следующим выводам. Черноморской султанке свойствен сезонный многопорционный нерест с ежесуточным выметом икры в вечерние часы. Многопорционность нереста обеспечивается за счет созревания резервных ооцитов в текущем нерестовом сезоне. В связи с этим количество желтковых ооцитов в яичниках рыб как до начала нереста, так и на протяжении его меньше индивидуальной плодовитости.

Для сравнения нами был использован небольшой материал по размножению султанки — *Mullus barbatus* L. в Средиземном море, собранный в июле и сентябре 1969 г. и в июле — августе 1973 г. Гистологический анализ половых желез 20 самок, выловленных в 1969 г., показал, что в июле султанка интенсивно нерестилась. В ее яичниках имелись пустые фолликулы и ооциты всех фаз развития периодов малого и большого роста. Гонады самки из сентябрьских уловов находились в стадии выбоя. Конец нерестового сезона султанки в Средиземном море, очевидно, приходится на конец августа — начало сентября. В это время наблюдается большое разнообразие в состоянии половых желез самцов. У одних самцов семенники находятся в стадии выбоя, у других они заполнены только зрелыми спермиями. В уловах встречаются самцы, у которых часть семенника заметно опустошена, ампулы с утолщенными стенками и остаточными спермиями, а другая часть семенника содержит зрелые спермии и цисты с половыми клетками более ранних фаз развития (фото 4). Попадают также самцы, у которых центральный проток семенников и прилежащие ампулы заполнены зрелыми сперматозоидами, а в ампулах вдоль стенок семенника расположены цисты с более молодыми половыми клетками.

Количество желтковых ооцитов в ястыках султанки в Средиземном море представлено в приложении. В июле — августе у рыб длиной 16,2—23,0 см насчитывается от 110,6 до 237,8 тыс. желтковых ооцитов. Количество наиболее крупных ооцитов, образующих одну порцию, колеблется от 2,2 до 13,2 тыс. или от 2,5 до 9%. Численно преобладают мелкие желтковые ооциты. Приведенные материалы свидетельствуют о том, что султанка в Средиземном море имеет такой же коэффициент порционности, как и ее черноморский подвид, и, следовательно, также может быть отнесена к рыбам с непрерывным созреванием ооцитов и многопорционным нерестом.

Сем. Скорпеновые — Scorpaenidae

Морской ерш — *Scorpaena porcus* L. Обычная, широко распространенная в Черном море, прибрежная рыба, имеющая местное промысловое значение, типичный хищник-засадчик. Ведет малоподвижный образ жизни, обычно сидит, затанувшись среди камней и подводной растительности, и выслеживает добычу. В Черном море морской ерш размножается с конца мая — начала июня по сентябрь включительно. Нерест происходит в вечерние и ночные часы. Икринки пелагические, без жировой капли, слаболинейсоидальной формы; величина большого диаметра 1,08—1,3 мм, малого — 0,9—1,15 мм (Дехник, 1973). По данным Ж. Георгиева, К. Александровой и Д. Николова (1960), морской ерш выметывает две-три порции икры.

Для уточнения количества икротетаний мы провели наблюдения за нерестом морского ерша в аквариумах. В 1948 г. З. А. Виноградова (1950), исследуя линьку морских ершей, наблюдала их нерест в аквариуме. По ее данным, самка длиной 148 мм перестилась с 11.VIII по 8. IX и за это время семь раз метала икру. Слизистый мешок, в котором находилась икра, в воде разбухал, икринки выпадали из слизи и всливали к поверхности воды. Каждый раз самка выметывала по два слизистых мешка. Семь порций состояли из 14 слизистых мешков, содержащих по 1700—1800 икринок каждый. Икротетание происходило нерегулярно, с перерывами от 1 до 5 суток. Всего самка отложила 25 746 икринок.

Мы наблюдали за икротетанием четырех самок ерша. Первая самка, длиной 263 мм, жила в аквариуме вместе с тремя самцами с 22.IV по 15.VII. С 15.VI по 12.VII она выметала 6 порций икры, всего 87 510 икринок. В отдельных порциях насчитывалось от 1,1 до 27,2 тыс. икринок, в среднем — 14,6 тыс.

Вторая и третья самки были выловлены в море с текущей икрой. Вторая самка выметала готовую порцию икры (14 500 икринок) в аквариуме в первую порцию. Третья самка отметала икру (12 200 икринок) через сутки после ее поимки. Обе

самки в аквариумах не брали корм и через несколько дней погибли. Четвертая самка ерша, длиной 23,9 см, жила в аквариуме объемом 360 л вместе с двумя самцами с 21.VI по 28.VII 1962 г. За период с 23.VI по 24.VII она выметала 14 порций икры. Икрометание происходило регулярно, как правило, через сутки, иногда через двое суток. В порциях насчитывалось от 2500 до 38 400 икринок, в среднем 22 900, а всего около 300 000 икринок.

Плодовитость морского ерша, по данным К. А. Виноградова и К. С. Ткачевой (1950, табл. 23), у рыб длиной 12,5—27,0 см колебалась от 2102 до 177 600 икринок. При определении плодовитости эти авторы учитывали разноразмерные ооциты от 0,3 до 1,5 мм в диаметре. У 3 из 47 экземпляров были подсчитаны только крупные ооциты — 1,0; 1,5 и 1—1,5 мм в диаметре. Судя по размерам, это были зрелые икринки, т. е. икринки одной порции. Таким образом, самка длиной 17,1 см имела 14 988 зрелых икринок, самка длиной 17,9 см — 26 499 икринок и третья самка, длиной 20,2 см, — 15 844 икринок. Приведенные цифры дают представление о количестве икринок в одной порции морского ерша в природных условиях. 22.VI 1968 г. была поймана редкая по величине (40 см) самка морского ерша с текучей икрой. По нашим подсчетам, в готовой кладке этой самки оказалось 93 000 икринок.

О характере созревания ооцитов у морского ерша дает представление гистологический анализ яичников 28 самок, выловленных с 2.IV по 18.IX 1960 г., и размерный состав ооцитов у 6 самок. В апреле, мае и начале июня встречались самки с яичниками во II стадии зрелости, а во второй половине июня — самки, уже начавшие нерест, с половыми железами в VI_n — IV стадии зрелости (фото 5, а). В июле происходит массовый нерест морского ерша. Самки имеют яичники в VI_n — IV или в VI_n — V стадии зрелости (фото 5, б).

У морского ерша созревающие ооциты скапливаются по наружному краю яичника под его оболочкой (фото 5). Слизистый слой с икринками снимается с обеих долей яичника в виде двух прозрачных полых мешков и выбрасывается наружу. В воде слизь разбухает, и через некоторое время икринки освобождаются от нее и свободно плавают в верхних слоях воды.

Нерест морского ерша продолжается и в августе. Яичники его в это время выглядят так же, как и в июле. К середине сентября нерест заканчивается. Самка, выловленная 18.IX, имела яичники в VI — II стадии зрелости. Следовательно, самки морского ерша длительное время (с сентября — октября до мая — июня) имеют яичники во II стадии зрелости. Переход половых желез в III, IV и V стадии зрелости происходит за 1—1,5 месяца.

Размерный состав ооцитов в яичниках морского ерша в нерестовый сезон (рис. 2) соответствует гистологической карти-

не. В первой декаде июня в ястыках преобладают ооциты фазы вакуолизации. Со второй половины июня в яичниках морского ерша имеется широкий размерный ряд ооцитов — от 0,1 до 0,6 мм в диаметре. В некоторых ястыках присутствуют крупные ооциты (0,8—0,9 мм) очередной созревающей порции. У всех проанализированных самок большой процент составляют мелкие промежуточные ооциты 0,1—0,2 мм в диаметре, что характерно для непрерывного типа созревания ооцитов.

На основании изложенного выше мы относим морского ерша к рыбам с непрерывным типом созревания ооцитов и многопорционным икрометанием.

В Средиземном море 15—17.VIII 1973 г. мы собрали небольшой материал по размножению морского ерша близкого вида — *Scorpaena scorpa*. Было исследовано 11 самок длиной 8,5—16,5 см в возрасте от 0+ до 4+ лет. Коэффициент зрелости их колебался от 1,2 до 8,1%. У 8 самок яичники находились в VI_n — V стадии зрелости, и у 3 самок — в VI_n — IV стадии. В яичниках морского ерша насчитывалось от 9500 до 41 600 желтковых ооцитов и зрелых икринок. Количество зрелых икринок колебалось от 1000 до 5200, что составляло 3,5—19%, в среднем 8% общего количества ооцитов. Коэффициент порционности свидетельствует о том, что данный вид морского ерша тоже относится к рыбам с многопорционным нерестом.

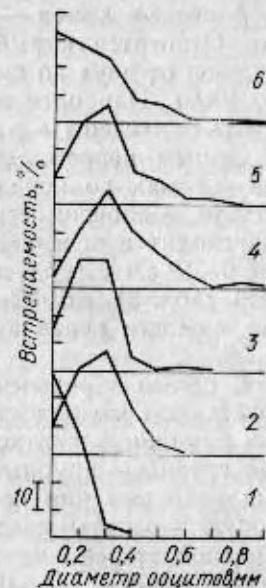


Рис. 2. Размерный состав ооцитов морского ерша в нерестовый сезон: 1 — 10.VI 1967 г., 2, 3 — 19.VI 1967 г., 4—6 — 25.VI 1964 г.

Сем. Апчусовые — Engraulidae

Хамса — *Engraulis encrasicolus* (Linné). Этот вид широко распространен в Атлантическом океане — от берегов Норвегии до Канарских островов — и в прилегающих морях. В пределах ареала образует несколько подвидов. В Черном море обитают два подвида: черноморская хамса — *E. encrasicolus ponticus* Aleksandrov и азовская хамса — *E. encrasicolus maeoticus* Pusanov. Азовская хамса зимует в Черном море, а нерестится и нагуливается в Азовском, Черноморская хамса живет в Черном море постоянно (Александров, 1927; Майорова, Чугунова, 1954). Хамса относится к важным промысловым рыбам Азово-Черноморского бассейна. Ее систематике, биологии, промыслу посвящено большое количество работ (Световидов, 1964). Сведения о сроках и условиях нереста хамсы в различных

морях содержатся в работах С. М. Малятского (Малятский, 1940а, б) и Т. В. Дехник (1973).

Азовская хамса — *Engraulis encrasicolus maeoticus* Pusa-pov. Относится к рыбам с порционным нерестом, выметывает за сезон от двух до пяти порций икры (Ткачева, 1955; Корнилова, 1960). Наиболее полные сведения о размножении азовской хамсы приведены в работе В. П. Корниловой (1960). Согласно ее данным, нерестовый период у хамсы длится около трех месяцев — с мая до конца июля или с начала июня до середины августа, в зависимости от температурных условий года. Нерест происходит в вечерние и ночные часы. Плодовитость рыб длиной 6—12 см колеблется от 2,6 до 33,4 тыс. икринок (Корнилова, 1960, табл. 3). Коэффициент зрелости рыб с яичниками в V стадии зрелости перед выметом первой порции икры равен 15,6—24,7%.

С целью определения величины одной порции икры у азовской хамсы мы подсчитали в ястыках 38 самок количество зрелых икринок и желтковых ооцитов, разделив их на три размерные группы — крупные, средние и мелкие. В первую группу вошли зрелые или почти зрелые, полупрозрачные икринки, во вторую — ооциты средних размеров — 0,3—0,5 мм в диаметре, в разной степени наполненные желтком, и в третью группу — мелкие ооциты, 0,1—0,2 мм в диаметре, в фазах вакуолизации и первоначального желтка. Результаты подсчетов представлены в приложении. Зрелых икринок, которые будут выметаны одновременно и, следовательно, составляют одну порцию икры, у азовской хамсы в начале июня насчитывается в среднем 2200—2600 или 8,1—16,2% общего количества ооцитов. Ооциты средних размеров составляют 29,8—35%, на долю мелких ооцитов приходится более 50% общего количества оваральных икринок. Минимальное количество икринок (7400) содержали яичники самки длиной 9,3 см, максимальное количество (51 600) было обнаружено в яичниках самки длиной 12 см. Коэффициент зрелости самок, пойманных в июне 1970 г., колебался от 20,1 до 24,6%, у выловленных в июне 1972 г. — от 7,8 до 25,1%, что согласуется с данными В. П. Корниловой (1960) о коэффициенте зрелости азовской хамсы перед выметом первой порции икры.

На основании более высокого коэффициента зрелости у азовской хамсы, по сравнению с черноморской, Н. И. Чугунова и Е. Г. Петрова (1953) пришли к выводу, что у азовской хамсы из трех выметываемых за сезон порций икры первая порция самая большая. Наши материалы, несмотря на совпадение величины коэффициента зрелости, не подтверждают этот вывод (см. приложение).

Черноморская хамса — *Engraulis encrasicolus ponticus* Aleksandrov. Имеет более растянутый период нереста, чем азовская, размножается с мая по сентябрь, т. е. 4—5 месяцев в году. Икрометание порционное (Малятский, 1940а, б; Смирнов, 1950;

Чугунова, Петрова, 1953; Майорова, Чугунова, 1954; Георгиев, Александрова, Николов, 1960). Нерест происходит в вечерние и ночные часы (Малятский, 1940б; Чугунова, Петрова, 1953; Сафьянова, Демидов, 1955; Дехник, 1959, 1973). По данным Н. И. Чугуновой с соавторами (Чугунова, Петрова, 1953; Майорова, Чугунова, 1954), черноморская хамса выметывает три-четыре порции икры за сезон. У рыб с яичниками в V стадии зрелости коэффициент зрелости достигает в среднем 9,5%. Первая порция икры у большинства рыб выметывается в июне — июле. В ней содержится наименьшее количество икринок — 23%. Вторая порция выметывается в июле — августе. Она содержит 31% икринок. Третья, последняя и самая большая порция икры (46% икринок) выметывается в сентябре. Средняя плодовитость у рыб длиной 7—14 см колеблется от 13,7 до 29,6 тыс. икринок, а абсолютная — от 11,7 до 30,9 тыс. икринок (Чугунова, Петрова, 1953, с. 70).

По данным К. С. Ткачевой (1955), плодовитость черноморской хамсы колеблется от 382 до 9156 икринок. Эти, более низкие показатели плодовитости могут быть объяснены тем, что, как отмечает автор, среди проанализированных рыб были самки с яичниками в VI—IV стадии зрелости, т. е. выметавшие часть икры. В. С. Чепурнов, М. С. Бурнашев и Л. Л. Пола (1955), как и предыдущие исследователи, отмечают наличие в зрелых яичниках черноморской хамсы трех генераций ооцитов, которые они принимают за три порции икры. Процентное соотношение икринок в трех порциях такое же, какое приводит Н. И. Чугунова. Плодовитость у рыб длиной 12,3—13,6 см колеблется от 5,8 до 19,3 тыс. икринок (Чепурнов и др., 1955, табл. 7).

Большой фактический материал по плодовитости черноморской хамсы и интересный анализ его представлены в работе А. П. Амброза (1955). Плодовитость хамсы в 1952 и 1953 гг. рассмотрена по месяцам и отдельно по возрастным группам. В 1952 г. плодовитость хамсы была значительно ниже, чем в 1953 г. Об этом свидетельствуют средние показатели плодовитости по месяцам и за весь нерестовый сезон. В 1953 г. у рыб длиной 8—15 см плодовитость колебалась в среднем от 5,0 до 41,4 тыс. икринок. Средняя плодовитость за сезон для всех размерных групп составила 15,7 тыс. икринок. Наибольшая средняя плодовитость — 20,1 тыс. икринок — наблюдалась в июле, у отдельных экземпляров она достигала 48—53 тыс. икринок. В 1952 г. у рыб длиной 7—15 см средняя плодовитость равнялась 5,3—16,0 тыс. икринок. Средняя плодовитость за сезон для всех размерных групп составляла 9,0 тыс. икринок. Наибольшая средняя плодовитость — 11,6 тыс. икринок — отмечалась в августе, достигая у отдельных особей 27 тыс. (Амброз, 1955, табл. 2).

Приведенные данные свидетельствуют об очень больших колебаниях плодовитости у черноморской хамсы по годам, что

связано с условиями нагула производителей, индивидуальными колебаниями числа икринок и порционным характером икрометания. Кроме того, как нам представляется, наблюдаемые колебания плодовитости в значительной степени обусловлены тем, что для определения плодовитости были использованы рыбы с яичниками в $VI_n - IV$ или $IV_n - V$ стадии зрелости.

При подсчете оварнальных икринок у азовской хамсы мы получили соотношение икринок в трех размерных группах, аналогичное соотношению, полученному другими исследователями у черноморской хамсы (см. приложение), называющими эти группы икринок порциями. Но мы считаем глубоко ошибочным отождествление понятий «порция» икры и «группа» желтковых ооцитов. Порцией можно назвать только количество зрелых икринок, которые будут выметаны одновременно, а из промежуточных желтковых ооцитов, объединяемых обычно в две группы, может быть сформировано несколько порций икры. Если бы икринки третьей, максимальной, по мнению многих авторов, порции созрели одновременно, то коэффициент зрелости самок оказался бы выше, чем перед выметом первой, минимальной порции икры; а этого, судя по данным А. А. Майоровой и Н. И. Чуговой (1954), не наблюдается. Наоборот, названные авторы подчеркивают, что «при созревании II порции икринок коэффициент зрелости вдвое меньше, чем при I порции, он достигает в среднем у самок 4,6% (у самцов 4,7%). Гонады с созревающей II порцией гораздо меньше, чем с первой порцией, и не заполняют всей полости тела. Гонады с созревающей III порцией почти вдвое меньше, чем гонады со II порцией. Коэффициент зрелости в этой стадии в среднем у самок 1,7, у самцов 1,5» (с. 22).

На рис. 3 представлены вариационные кривые размерного состава оварнальной икры у трех самок хамсы, выловленных в июне в Черном море, и пяти самок, выловленных в начале сентября и начале октября в Средиземном море. В июне в яичниках первой самки имелись ооциты всех размерных групп — от 0,1 до 1,3 мм в диаметре, т. е. ооциты всех фаз периода большого роста и зрелые икринки. Гонады двух других самок содержали ооциты диаметром от 0,1 до 0,5—0,6 мм. По этим кривым нельзя установить, какая по счету порция икры созрела в яичнике первой самки и какому количеству порций соответствует масса желтковых ооцитов в яичниках второй и третьей самок. Однако общим для всех трех особей является большой процент мелких желтковых ооцитов — 0,1—0,2 мм в диаметре.

Судя по вариационным кривым на рис. 3, б, в яичниках хамсы, пойманной в Средиземном море в конце нерестового сезона, имелись желтковые ооциты от 0,1 до 0,4—0,5 мм в диаметре. Мелкие ооциты, диаметром 0,1—0,2 мм, переходные от безжелтковых к желтковым, так же как и у июньской хамсы из Черного моря, составляли большой процент. Наличие промежу-

точных ооцитов в яичниках хамсы в Черном море в первой половине нерестового сезона и у хамсы в Средиземном море в конце нерестового сезона свидетельствует о непрерывном типе созревания ооцитов у данного вида.

Проведенный нами гистологический анализ половых желез 16 самок хамсы, выловленных в апреле — августе в Черном мо-

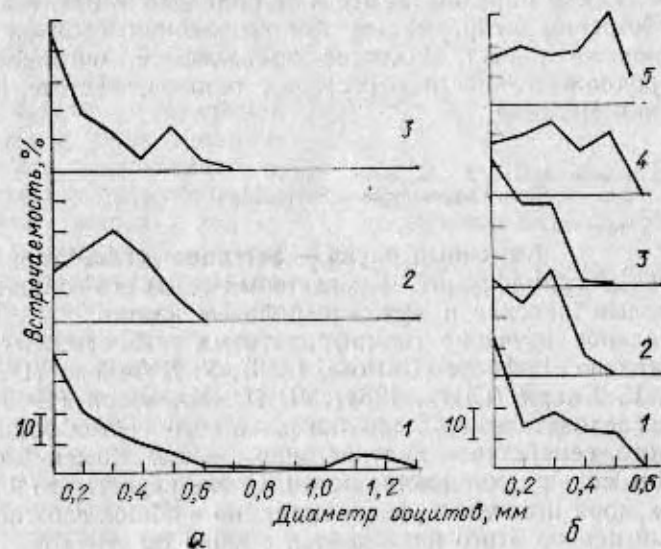


Рис. 3. Размерный состав ооцитов хамсы: а — у трех самок, выловленных 26.VI 1954 г. в Черном море; б — у рыб, выловленных в 1959 г. в Средиземном море: 1, 2 — 3.IX, 3, 4 — 5.IX, 5 — 1.X.

ре, и 5 самок и 2 самцов, выловленных в августе и сентябре в Средиземном море, подтверждает высказанное выше мнение о том, что нельзя выделяемые исследователями при определении плодовитости группы желтковых ооцитов отождествлять с порциями икры. На срезах через яичники рыб, выловленных в июне, июле, августе и начале сентября, наблюдается одинаковая картина — ооциты периода малого роста, пустые фолликулы и ооциты различных фаз периода большого роста, которые могут быть отнесены к трем генерациям (фото 6). На протяжении почти всего нерестового периода самки хамсы имеют гонады в $VI_n - IV$ стадии зрелости. Текущие рыбы ($V, VI_n - V$ стадии зрелости) встречаются преимущественно в вечерних и ночных уловах, т. е. во время икрометания хамсы.

В сентябре о приближении конца нерестового сезона хамсы в Средиземном море свидетельствуют коэффициент зрелости самок, который колеблется от 1,4 до 2,9%, и гистологические срезы половых желез самцов. Ампулы семенников полуопусто-

шны. В них находятся только зрелые сперматозоиды и небольшие группы сперматогоний (фото 7). Исходя из изложенного мы считаем более правильным отнести хамсу к рыбам с многопорционным нерестом. Хамса в Северном море, очевидно, тоже выметывает много порций икры, потому что К. Гёттинг (Götting, 1961) относит ее к рыбам с непрерывным типом созревания ооцитов. Таким образом, хамса и ее подвиды в пределах ареала свойственны непрерывный тип созревания ооцитов и многопорционный нерест. Различия проявляются, очевидно, только в продолжительности нерестовых сезонов, частоте и количестве икротетаний.

Сем. Серрановые — Serranidae

Каменный окунь — *Serranus scriba* Linné. Функциональный гермафродит. В нерестовый сезон его гонады содержат зрелые женские и мужские половые клетки.

Детальное изучение гермафродитизма рыб сем. Serranidae осуществлено Дюфоссе (Düffosse, 1856), У. Д'Анкона (D'Ancona, 1949b), Е. Кларк (Clark, 1959), Л. П. Салеховой (1963) и другими исследователями. Было показано, что гермафродитизм у рыб этого семейства — явление нормальное. Каменный окунь в Черном море размножается летом. Сроки нереста его в разных районах моря несколько различаются, но в общей сложности нерестовый период этого вида длится с июня по сентябрь. Разгар нереста приходится на июль — август (Дехник, 1973). Икротетание порционное (Ткачева, 1952; Салехова, 1963). Вымет половых продуктов происходит в вечерние часы (Дехник, 1959; Салехова, 1963).

Проведенный нами гистологический анализ половых желез 20 экземпляров каменного окуня показал, что во второй половине мая женская часть гонады находится в переходной II—III стадии зрелости, мужская часть — во II стадии зрелости. А через месяц, во второй половине июня, каменные окуни уже готовы к нересту. В женской доле гонады имеются ооциты всех фаз развития периодов малого и большого роста, в мужской доле — зрелые спермии. В уловах появляются особи с частично выметанными половыми продуктами, о чем свидетельствуют пустые фолликулы в яичниковой части гонады.

С конца июня и на протяжении всего июля и августа каменные окуни интенсивно нерестятся. Женская часть гонады у них находится в VI_n — IV или в VI_n — V стадии зрелости, в зависимости от времени суток: утром и днем старшая генерация представлена наполненными желтком ооцитами, а в вечерние часы — зрелыми икринками (фото 8). Мужская часть гонады все время содержит зрелые спермии и половые клетки более ранних фаз развития.

В первых числах сентября нерест каменного окуня заканчивается. Женская часть гонады находится в стадии выбоа, а в семенниковой части еще имеются зрелые сперматозоиды в спавшихся ампулах, но половые клетки более ранних фаз развития отсутствуют. В ампулах с утолщенными стенками видны лишь сперматогонии и небольшое количество сперматозоидов. Практически у каменного окуня женская и мужская доли гонады созревают и функционируют синхронно.

Результаты измерений овариальной икры у каменного окуня, выловленного в июле, свидетельствуют о том, что в его гонадах в разгар нереста имеются ооциты всех фаз развития периода большого роста — от 0,1 до 0,6 мм в диаметре — и зрелые икринки диаметром 0,9—1,1 мм, которые составляют небольшую долю общего количества ооцитов. На вариационной кривой они представлены небольшим пиком справа (рис. 4). Как видно из табл. 9, в женской доле гонад каменного окуня в нерестовый период, по данным различных авторов, насчитывается от 17 до 211 тыс. желтковых ооцитов и зрелых икринок. Количество последних в одной порции колеблется от 0,9 до 25,4 тыс., или от 0,6 до 16,1% общего количества овариальных икринок.

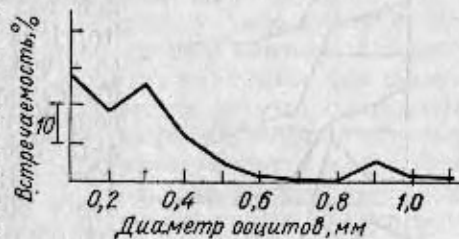


Рис. 4. Размерный состав ооцитов каменного окуня в нерестовый сезон 9.VII 1964.

Таблица 9

Количество зрелых икринок и желтковых ооцитов в гонадах каменного окуня — *Serranus scriba*

Дата	Количество рыб	Длина рыб, см	Количество зрелых икринок и желтковых ооцитов			Автор
			общее, тыс. шт.	в том числе зрелых икринок		
				тыс. шт.	%	
VI—VII 1960	20	13,7—21,3	18—211	0,9—9	0,6—16,1*	Салехова, 1963
VI—VIII 1967, 1970	14	15,0—20,4	19—207	2,2—25,4	3,7—12,6	Наши данные
1946—1948	4	14,5—20,5	17—102	—	—	Вицегорад, Ткачева, 1950

* Процент рассчитан нами по данным Л. П. Салеховой.

Результаты гистологического анализа половых желез, размерный состав ооцитов и коэффициент порционности позволяют отнести каменного окуня к рыбам с непрерывным типом созревания ооцитов и многопорционным икротетанием.

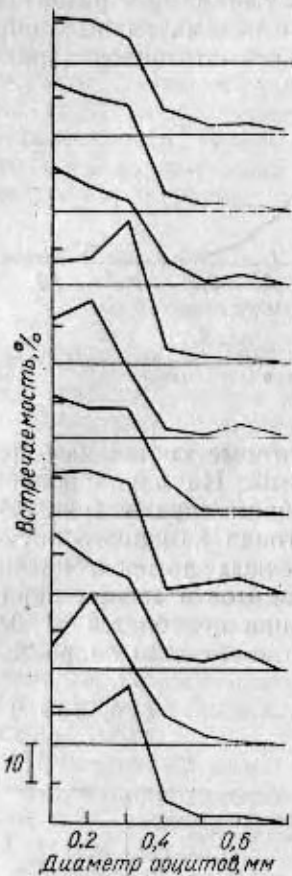


Рис. 5. Размерный состав ооцитов каменного окуня *Paracentropristis hepatus* в нерестовый сезон (август-сентябрь 1969 г.).

В Средиземном море живет близкий вид каменного окуня — *Paracentropristis hepatus*. Он также относится к функциональным гермафродитам. Материал по биологии этого вида был собран нами в Средиземном море в летне-осенние месяцы 1969 и 1971 гг. (Овен, 1973) и в 1973 г. Обработано более 300 экземпляров рыб. Сделан гистологический анализ половых желез 23 особей. Измерены овариальные икришки у 10 рыб, подсчитано количество зрелых икришек и желтковых ооцитов в гонадах 28 рыб.

По имеющимся в литературе сведениям, каменный окунь размножается с марта по август (Raffaele, 1888; Holt, 1899). Анализ половых желез рыб свидетельствует о том, что нерестовый период каменного окуня в различных районах Средиземного моря продолжается до октября. У одних рыб, в возрасте от 1+ до 5+ лет, выловленных в июле, августе и сентябре, в женской части гонады имелись пустые фолликулы, ооциты всех фаз периодов малого и большого роста (VI_n —IV стадия зрелости); у других, кроме того, имелись зрелые икришки (VI_n —V стадия зрелости). В мужской доле половой железы присутствовали половые клетки всех фаз развития, включая зрелые сперматозоиды.

В конце августа и в первых числах сентября 1969 г. в половых железах каменного окуня имелось от 7400 до 31 200 разно-размерных ооцитов. Крупных ооцитов (0,5—0,7 мм в диаметре), количество которых соответствует величине одной порции икры, насчитывалось от 600 до 2300, или 5—8% общего количества желтковых ооцитов (Овен, 1973а).

Результаты подсчета овариальной икры у рыб, выловленных в 1973 г., представлены в приложении. В первой половине августа 1973 г. у каменного окуня длиной 7,0—10,2 мм насчитыва-

лось от 5,4 до 23,3 тыс., в среднем 15,0 тыс. овариальных икришек. Количество зрелых икришек колебалось от 200 до 1200 и в среднем составляло 600. Коэффициент порционности равен 2—5%, в среднем 4%. В начале сентября 1973 г. у рыб длиной 9,0—10,8 см насчитывалось от 7,6 до 11,8 тыс. овариальных икришек. Количество зрелых икришек колебалось от 100 до 500. Средний коэффициент порционности равен 3,3%.

Размерный состав желтковых ооцитов у рыб, выловленных в эти же дни, соответствует гистологической картине яичников и количественному соотношению ооцитов различных фаз развития (рис. 5). Все вариационные кривые на рисунке однотипны. Они охватывают широкий непрерывный размерный ряд ооцитов, указывая на количественное преобладание ооцитов диаметром 0,1—0,3 мм. Ооциты созревающих порций составляют меньшинство (Овен, 1973а). Такие вариационные кривые размерного состава яйцеклеток характеризуют непрерывный тип созревания ооцитов.

Коэффициент зрелости каменного окуня в течение всего периода исследований колебался в широких пределах — от 1,4 до 13,2%. Интересно отметить, что он значительно изменялся и в течение суток. Обычно максимальной величины (9,6—13,2%) он достигал у рыб, выловленных в 10—14 ч, и был значительно ниже у рыб, пойманных в 18—20 ч (Овен, 1974). На основании того что в дневные часы у большинства исследованных рыб половые железы находятся в VI_n —V стадии зрелости, а в вечерние часы — в VI_n —IV стадии, можно предположить, что каменный окунь перестится между 14 и 18 ч. Таким образом, каменный окунь *Paracentropristis hepatus*, обитающий в Средиземном море, может быть отнесен к рыбам с непрерывным типом созревания ооцитов и многопорционным нерестом.

Сем. Морские драконы — Trachinidae

Морской дракон — *Trachinus draco* Linne. Обитает в Атлантическом океане — у берегов Европы и Африки от Тронхеймс-фиорда на севере до Гвинеи (ориентировочно) на юге — и в прилегающих морях — в западной части Балтийского, в Северном, Средиземном и Черном (Световидов, 1964). Живет в прибрежной зоне на участках с песчаным грунтом. Днем зарывается в песок, вечером активен. Нерестовый период морского дракона в Черном море длится с конца мая — начала июня до середины октября, в Средиземном море — весной и летом, в Северном — с июня по август. Икра морского дракона пелагическая. Диаметр икришек — 0,94—1,15 мм. Нерест происходит в разное время суток (Дехник, 1973).

Материал по размножению морского дракона был собран нами в Черном и Средиземном морях в нерестовый период.

Был сделан гистологический анализ половых желез 18 самок и 4 самцов, измерен диаметр овариальных икринок у 8 самок, подсчитано их количество у 13 самок. Самки морского дракона, выловленные в Черном море в конце мая и в начале июня, имели яичники во II стадии зрелости, а у самки, пойманной в середине июня, гонады были в IV стадии зрелости. В июле — августе и сентябре происходит массовый нерест морского дракона. Самки имеют яичники в VI_n — IV стадии зрелости (фото 9). Самки морского дракона, выловленные в Средиземном море в июле, тоже находились в нерестовом состоянии и имели гонады в VI_n — V стадии зрелости. В них находились ооциты всех фаз развития, зрелые икриночки и пустые фолликулы (фото 10).

У самца, пойманного одновременно с самками, в ампулах вдоль стенок семенника находились цисты с половыми клетками различных фаз развития, в просветах ампул — зрелые спермии; центральные ампулы были заполнены зрелыми сперматозоидами.

В начале сентября в семенниках морского дракона из Средиземного моря большинство ампул заполнены зрелыми сперматозоидами, а в пристенно расположенных ампулах имеются половые клетки различных фаз развития — от покоящихся и делящихся сперматогоний до сперматид и зрелых спермиев, еще не вышедших из цисты (фото 11).

Результаты подсчета овариальной икры у морского дракона из Средиземного моря представлены в приложении. У 11 проанализированных самок в яичниках имелись крупные прозрачные икриночки созревающей порции, которые были подсчитаны отдельно. Количество одновременно созревающих икриночек колебалось от 1 до 5,2 тыс., что составляет в среднем 3,3—4,2% всех овариальных икриночек. Кроме зрелых икриночек в яичниках имелись желтковые ооциты нескольких генераций, которые при подсчете были объединены в три размерные группы. У всех 11 рыб в ястыках преобладали мелкие и средние желтковые ооциты. Общее количество овариальных икриночек у рыб длиной 18,6—29,0 см колебалось от 41,7 до 184 тыс., в среднем — от 66,8 до 131,4 тыс.

Таблица 10

Количество овариальных икриночек у морского дракона в Черном море

Месяц	Количество рыб	Длина рыб, см	Количество икриночек, тыс. шт.	Автор
—	12	16,0—24,3	8,7—75,3	Виноградов, Ткачева, 1950
VI—VIII	22	13,1—23,0	19,8—52,2	Крыштан, 1957
VI—VII	2	25,0—28,4	156,6—270,2	Наша данные

По данным различных авторов, представленным в табл. 10, плодовитость морского дракона в Черном море при длине рыб от 13,1 до 28,4 см колеблется от 8,7 до 270 тыс. икриночек. Столь значительные колебания обусловлены, очевидно, размерным составом самок, временем вылова рыб, порционностью нереста и

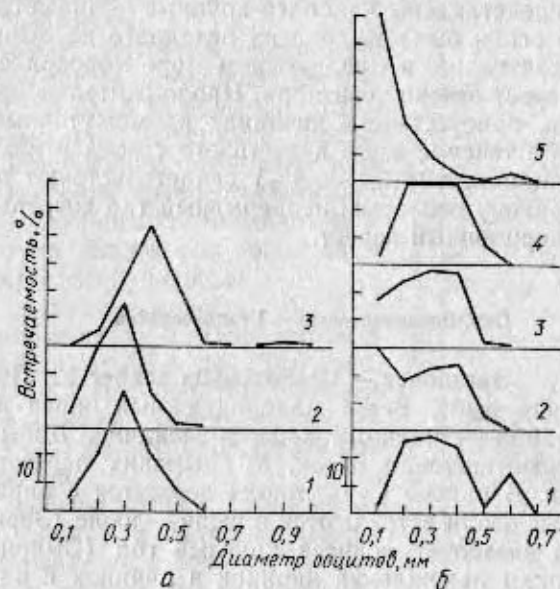


Рис. 6. Размерный состав ооцитов морского дракона:

а — выловленного в 1957 г. в Черном море: 1 — 19.VI, 2 — 9.IX, 3 — 23.IX; б — выловленного в 1969 г. в Средиземном море: 1—4 — 4.IX, 5 — 28.IX.

индивидуальным подходом исследователей к вопросу о размерах желтковых ооцитов, которые следует учитывать при определении плодовитости.

Вариационные кривые размерного состава ооцитов у морского дракона в Черном море в июне и начале сентября одновершинные (рис. 6, а). Они охватывают желтковые ооциты диаметром 0,1—0,6 мм. Преобладают ооциты диаметром 0,3 мм. У самки, выловленной в конце сентября, имеются остатки зрелых икриночек (0,9 мм в диаметре), которые представлены отдельным пиком кривой, и желтковые ооциты диаметром от 0,1 до 0,6 мм. Большинство составляют ооциты диаметром 0,4 мм. Размерный состав ооцитов у последней самки свидетельствует о большом запасе у нее желтковых ооцитов, которые при благоприятных условиях могли бы созреть в текущем году.

Вариационные кривые размерного состава ооцитов в яичниках морского дракона из Средиземного моря не имеют резко

выраженных вершин, кроме первой кривой, у которой правый пик соответствует обособившимся ооцитам созревающей порции (рис. 6, б). В яичниках следующих трех самок имеются ооциты диаметром 0,1—0,5 мм. В яичниках пятой самки преобладают самые мелкие желтковые ооциты (0,1—0,2 мм) и в небольшом количестве представлены наиболее крупные — диаметром 0,6 мм, т. е. данная особь была выловлена незадолго до окончания нереста. Следовательно, в Средиземном море морской дракон заканчивает нерест в конце сентября. Продолжительность периода размножения, присутствие в яичниках промежуточных желтковых ооцитов в течение всего нерестового сезона и низкий коэффициент порционности (3,7—4,8%) свидетельствуют о том, что морскому дракону свойствен непрерывный тип созревания ооцитов и многопорционный нерест.

Сем. Звездочетовые — Uranoscopidae

Звездочет — *Uranoscopus scaber* L. Прибрежная непромысловая рыба. Ведет малоподвижный образ жизни. По способу питания — типичный хищник-засадчик. Добычу подкарауливает, зарывшись в песок. У крымских берегов Черного моря обычен. В районе Севастополя держится с апреля по декабрь. Зрелые особи встречаются в июне — июле (Зернов, 1913). У Карадага звездочет ловится круглый год (Смирнов, 1959). Судя по срокам нахождения икринок и личинок в планктоне и вылова половозрелых рыб, нерестовый период звездочета длится с июня по сентябрь (Водяницкий, 1930б; Косякина, 1938; Овен, 1959; Смирнов, 1959; Дехник, 1973). Икринки крупные — от 1,93 до 2,23 мм в диаметре. Нерест происходит с 20 до 6 ч (Дехник, 1973). Икротетание порционное. По данным Ж. Георгиева, К. Александровой и Д. Николова (1960), звездочет выметывает две-три порции икры за сезон. Плодовитость особей длиной 19,8—21,4 см колеблется от 41 370 до 124 400 икринок (Виноградов, Ткачева, 1950). А. Н. Смирнов (1959) приводит плодовитость звездочета по материалам К. С. Ткачевой, равную 7,2—519,4 тыс. икринок.

Коэффициент зрелости самок звездочета, рассчитанный нами по материалам К. А. Виноградова и К. С. Ткачевой (1950, с. 32, табл. 27), колеблется от 12,1 до 26,2. По данным А. Н. Смирнова (1959), он изменяется по месяцам следующим образом: в мае — 0,95%, в июне — 7,0, в июле — 8,8, в августе — 11,9 и в сентябре — 2,3%.

Проведенный нами гистологический анализ 24 яичников рыб, выловленных с 19.V по 20.VIII, подтвердил порционный характер икротетания и сроки нереста звездочета. В мае встречались самки с яичниками в III стадии зрелости. 18.VI самки имели гонады в IV стадии зрелости, а в конце месяца появились нерестя-

щиеся особи с яичниками в VI_n — IV и VI_n — V стадиях зрелости (фото 12). Самки с такими яичниками встречались на протяжении июля и августа. В июле у самцов, как показал гистологический анализ 7 семеников, половые железы находятся в IV стадии зрелости. Ампулы семеников заполнены половыми клетками всех фаз развития и зрелыми спермиями.

По нашим подсчетам, количество желтковых ооцитов в яичниках звездочета с 22.V по 13.IX колебалось от 25,6 до 128,6 тыс. шт. Материалы, приведенные в приложении, позволяют проследить изменения количественного состава и процентного соотношения размерных групп желтковых ооцитов в течение нерестового периода.

Перед началом нереста (22.V — 5.VI) в яичниках IV стадии зрелости насчитывается от 95,4 до 128,6 тыс., в среднем 126,3 тыс. ооцитов. Крупные желтковые ооциты составляют 17—19%, мелкие — 26—50% общего количества ооцитов.

Через полтора месяца, в разгар нереста (11—20.VII) в яичниках звездочета насчитывается в среднем 51 тыс. ооцитов, т. е. почти в два раза меньше, чем в конце мая — начале июня. Количество крупных ооцитов сохраняется примерно таким же (в среднем 18,1 тыс.), но процент их возрастает до 27—46. Мелких ооцитов становится меньше, они составляют 20—24%.

В начале августа количество всех желтковых ооцитов в ястыках звездочета в среднем равно 112,1 тыс., т. е. такое же, как перед нерестом, что, возможно, связано с более крупными размерами самок, данные о которых, к сожалению, отсутствуют. Крупных ооцитов насчитывается 43,6—60,2 тыс., или 42—55%, а мелких — 3,6—7 тыс. или 3—7%. Наконец, самка, пойманная 13.IX, имела 2,5 тыс. крупных ооцитов (5%) и 54,3 тыс. мелких (95%). Она, очевидно, закончила или заканчивала нерест. Ооцитов старшей генерации у нее немного; они, вероятно, могли быть выметаны в этом году. Промежуточные ооциты средних размеров отсутствуют. Самые мелкие ооциты фазы вакуолизации, вероятно, предназначены для следующего года.

Размерный состав желтковых ооцитов у звездочета в период с конца мая до конца июля представлен на рис. 7. В конце мая у самки с яичниками в IV стадии зрелости имелись ооциты диа-

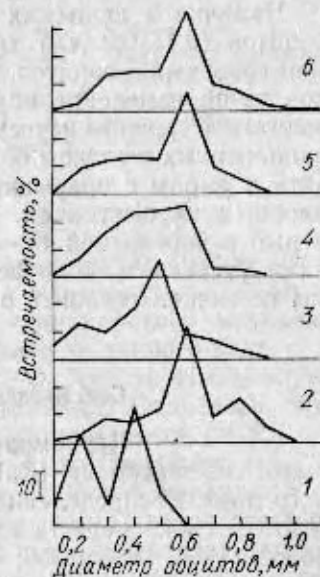


Рис. 7. Размерный состав ооцитов звездочета в нерестовый сезон: 1 — 31.V 1957 г., 2 — 4—24.VI 1957 г., 3 — 3.VII 1957 г., 4 — 29.VII 1957 г.

Плодовитость камбалы-калкана по данным различных авторов

Дата	Длина рыб, см	Количество рыб	Плодовитость, тыс. икринок	Автор
V 1936	56—78	10	3000—12 800	Кротов, 1941
—	49,5—59	4	2494,5—6150	Чепурнов, Бурнашев, Кубрак, 1955
—	56—62	3	437,6—980,2	Смирнов, 1959
15.IV 1972	60	1	8661,1	Наши данные
25.V 1972	59—59,5	2	1302,3—4107,2	» »

метром от 0,1 до 0,5 мм. Преобладают две размерные группы — 0,2 и 0,4 мм. Другие вариационные кривые отражают размерный состав ооцитов в яичниках нерестящихся самок. Преобладают наполненные желтком ооциты (0,5 и 0,6 мм). Самых мелких ооцитов (0,1 мм) очень мало — от 1 до 5%.

Наличие в июльских и июльских яичниках промежуточных ооцитов (0,1—0,3 мм) характерно для рыб с непрерывным типом созревания ооцитов. Однако, принимая во внимание описанное выше изменение количественного состава разноразмерных ооцитов в течение нерестового сезона — численное преобладание наполненных желтком ооцитов, правильнее будет отнести звездочета к рыбам с прерывистым типом созревания ооцитов и порционным икрометанием. В наших сборах не было текучих рыб и рыб в переходной IV—V стадии зрелости, которые бы позволили установить количество икринок в одной порции, поэтому мы не можем говорить о количестве икрометаний у звездочета.

Сем. Калкановые — Bothidae

Черноморская камбала, калкан — *Scophthalmus*

maeoticus maeoticus (Pallas). Ценная промысловая рыба Черного моря. Распределение, миграции, численность, питание, рост, места и сроки нереста калкана освещены в работах В. П. Половой (1954, 1958, 1966; Попова, Козок, 1973). Запасы калкана невелики. В настоящее время в связи с возросшей актуальностью проблемы охраны и обогащения фауны морей и океанов перед учеными возникла задача организации рационального морского рыбного хозяйства. Первыми шагами в этом направлении явились исследования по искусственному разведению калкана с целью увеличения его численности (Полова, 1969, 1973), поэтому изучение различных сторон размножения калкана приобретает, кроме научного, важное практическое значение (Чертов, Болквадзе, 1971; Таликина, 1974).

Калкан размножается с конца марта — начала апреля до середины — конца июня, иногда до середины июля. Икра пелагическая, икрометание порционное. По данным различных авторов (Марти, 1939; Смирнов, 1950; Попова, 1954; Георгиев, Александрова, Николов, 1960), калкан выметывает две-три порции икры. Э. М. Калинина (1960), проведя специальные исследования порционного икрометания калкана, пришла к выводу, что он выметывает пять-шесть порций икры за сезон.

Несмотря на большое внимание, уделяемое исследователями биологии калкана, данные о его плодовитости очень скудны (табл. 11). Первые сведения о плодовитости калкана принадлежат А. В. Кротову (1941). Он исследовал 10 самок, выловленных в первой половине мая 1936 г. в районе Тендры, плодовитость которых колебалась от 3 до 12,8 млн. икринок. Макси-

мальная плодовитость отмечена для самки весом 10,5 кг. Эти сведения являются основополагающими и цитируются во многих работах, посвященных биологии черноморского калкана, авторы которых сами не изучали плодовитость данного вида.

В. С. Чепурнов, М. С. Бурнашев и И. Ф. Кубрак (1955) определили плодовитость четырех самок калкана. Оказалось, что количество икринок в ястыках этих рыб колеблется от 2,5 до 6,2 млн. Цифры, приведенные в работе А. Н. Смирнова (1959), расходятся с данными других авторов на целый порядок. Мы объясняем эти расхождения тем, что указанный автор приводит величину, соответствующую количеству только зрелых икринок, а не всех желтковых ооцитов, иначе говоря, величину одной порции икры, а не всей плодовитости.

Нами определена плодовитость трех самок калкана и у одной самки подсчитано количество только зрелых икринок (приложение). У самки, выловленной в начале нерестового сезона (15.IV), насчитывалось около 8,7 млн. икринок, а у двух самок, пойманных 25.V, т. е. на спаде нереста — 1,3—4,1 млн. икринок. Для сравнения в приложении приведены данные по плодовитости азовского калкана — *Scophthalmus maeoticus torosus* (Rathke). Как видно из приложения, икринки одной порции составляют 3,3—23,8% общего количества овариальной икры. Наибольший процент (52,1—77,6%) составляют желтковые ооциты средней размерной группы.

Э. М. Калинина (1960) отмечает, что в нерестовый сезон в яичниках калкана присутствуют ооциты трех групп — резервные, желтковые ооциты «основного запаса» и зрелые икринки очередной порции. В тех случаях, когда встречались икринки всех трех групп, зрелые икринки составляли не более 3,8% всех желтковых ооцитов и, по мнению автора, являлись остатком уже выметанной порции. Последнее заключение является ошибочным, так как сделано на основании подсчета зрелых и желтковых ооцитов в навеске 250 мг и не пересчитано на вес всей гонады, что явствует из материалов, приведенных в кандидатской диссертации

ций Э. М. Калининой (1966, неопубликованные данные). Как видно из приложения, 3,3% соответствуют примерно 290 тыс. икринок; такое количество икры нельзя рассматривать как остаток выметанной порции.

Величина отдельных порций икры различна у разных рыб и у одной и той же особи в течение нерестового сезона. Проведенный нами гистологический анализ яичников 9 самок калкана показал, что рыбы, выловленные в конце апреля, имели половые железы в IV стадии зрелости (фото 13, а). В мае происходит массовый нерест калкана. Все выловленные в этом месяце самки находились в нерестовом состоянии и имели яичники в VI_n — IV (фото 13, б) или в VI_n — V (фото 13, в) стадии зрелости. В июле попадались уже отнерестившиеся самки с яичниками в VI—II стадии зрелости.

Размерный состав желтковых ооцитов в яичниках калкана в разгар нереста одинаков у разных самок (рис 8). Вариационные кривые двухвершинные. Они свидетельствуют о преобладании в ястыках всех самок желтковых ооцитов 0,3—0,5 мм в диаметре. Правый небольшой пик соответствует созревающим ооцитам очередной порции (0,9 мм в диаметре). Ооциты диаметром 0,1 мм составляют всего 0,5—2% общего количества ооцитов, у некоторых самок (кривая 3) они отсутствуют. Следовательно, в нерестовый сезон у калкана происходит обособление желтковых ооцитов от безжелтковых, появляется разрыв в размерном ряду ооцитов.

Это видно также из вариационных кривых размерного состава ооцитов калкана, приведенных в работе Э. М. Калининой (1960). Правда, обособление желтковых ооцитов не очень четко выражено, поскольку встречаются самки, у которых нет ооцитов диаметром 0,1 мм и очень мало ооцитов диаметром 0,3 мм, а у других довольно много ооцитов диаметром 0,2 мм. Из-за этого первоначально мы отнесли калкана к рыбам с промежуточным типом созревания ооцитов (Размножение и экология массовых рыб..., 1970). В настоящее время мы располагаем данными о количественном соотношении желтковых ооцитов различных размерных групп в нерестовый период, которые позволяют сделать

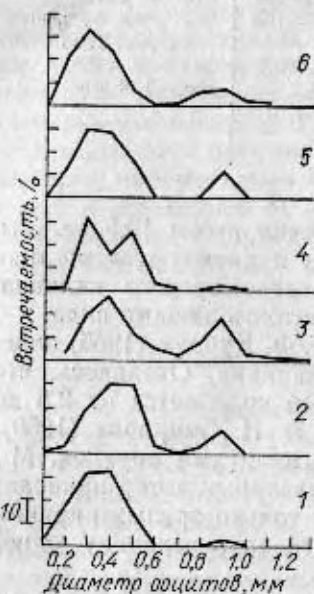


Рис. 8. Размерный состав ооцитов калбала-калкана:
1 — 15.IV 1972 г., 2 — 12.V 1966 г.,
3 — V 1964 г., 4 — V 1966 г., 5, 6 —
25.V 1972 г.

вывод, что калкан относится к рыбам с прерывистым типом созревания ооцитов и порционным нерестом.

Мы согласны с Э. М. Калининой (1960) в том, что если некоторое количество безжелтковых ооцитов созревает в текущем нерестовом сезоне, то оно незначительно и не меняет, по существу, плодовитость калкана. Но в отношении количества икротетаний придерживаемся другого мнения. У рыб с прерывистым типом созревания ооцитов количество желтковых ооцитов соответствует индивидуальной плодовитости. Значит, зная величину одной порции икры, можно рассчитать, за сколько приемов данная самка выметет весь запас желтковых ооцитов в текущем нерестовом сезоне. Поскольку величина одной порции у калкана значительно колеблется, а наши данные ограничиваются четырьмя самками (приложение), то для вычисления средней величины одной порции икры мы использовали данные по плодовитости трех самок, приведенные в работе А. Н. Смирнова (1959), которые получены, как мы полагаем, путем подсчета только зрелых икринок.

По нашим подсчетам, в одной порции у калкана в среднем насчитывается 482 тыс. икринок. Разделив общее количество зрелых и желтковых ооцитов на количество икринок в одной порции, мы установили, что самка, выловленная в середине апреля, т. е. в начале нерестового сезона, содержала такой запас зрелых икринок и желтковых ооцитов (8 661 100 штук), который мог быть ею выметан за 15 приемов, или 15 порциями. У одной из самок, выловленных в конце мая, т. е. ближе к окончанию нерестового сезона, количество овариальной икры (4 107 200 икринок) соответствовало восьми порциям, а у второй самки в то же время запас соответствовал трем порциям икры. Таким образом, у калкана от начала к концу нерестового сезона четко прослеживается уменьшение количества овариальной икры и соответственно количества порций икры.

По нашим ориентировочным подсчетам, одна самка калкана может выметать 15 (может быть, и больше, если учесть максимальную плодовитость — 12,8 млн. икринок) порций икры. Это количество порций недалеко от реальной цифры, поскольку экспериментальные исследования сотрудников АзЧерНИРО показали, что созревание очередной порции икры у калкана происходит за 36—60 ч, т. е. за 1,5—2,5 суток (Воробьева, Таликина, Золотницкий, 1975). Следовательно, при такой плодовитости и частоте икротетания нерестовый период одной особи длится около 1,5 месяца, а нерестовый период вида охватывает 2,0—2,5 месяца в году. Черноморский калкан может быть отнесен к рыбам с прерывистым типом созревания ооцитов и многопорционным нерестом.

Морской язык — *Solea lascaris nasuta* (Pallas).

Подвид средиземноморского и восточноатлантического вида *Solea lascaris* (Risso), который распространен по побережью Европы от Черного до Северного морей.

В Черном море морской язык обитает в прибрежной зоне на песчаных грунтах. Ловится в небольших количествах (Световидов, 1964). Размножается в теплое время года — с конца мая до конца сентября. Икришки пелагические, с множеством жировых капелек. Диаметр икринок 1,09—1,35 мм (Дехник, 1973). Икрометание порционное (Смирнов, 1950; Виноградов, Ткачева, 1950). Ж. Георгиев, К. Александрова и Д. Николов (1960) указывают, что морской язык выметывает три-четыре порции икры за сезон, причем каждая порция выбрасывается небольшими частями в течение нескольких дней. По данным Дж. Ляе (Lahavé, 1972), в проливе Ла-Манш у берегов Франции морской язык *Solea lascaris* мечет икру порционно, нерестовый период его длится 6 месяцев. Ю. Флюхтер (Flüchter, 1965) наблюдал нерест морского языка *Solea solea* в неволе в мае 1965 г. В бассейне объемом 4 м³ содержалось несколько половозрелых экземпляров длиной 30—37 см, выловленных у Гельголанда, с целью получения от них икры для опытов по искусственному выращиванию личинок. Рыбы в бассейне метали икру. Каждая самка выметывала икру не за один раз, а в три-четыре приема с перерывами в три дня. Нерест всегда происходил ночью. По данным этого же автора, морские языки длиной 27—35 см, которых содержали в таких же бассейнах с сентября 1964 г. для изучения их роста, созревали в неволе и нерестились. Первые из них отнерестились в начале июня.

Проведенный нами гистологический анализ яичников четырех самок морского языка, выловленных в Черном море у Севастополя в июне, июле и августе, подтверждает порционный характер нереста данного вида (фото 14). На срезах видны крупные, наполненные желтком ооциты, более мелкие ооциты в фазе первоначального накопления желтка и в фазе вакуолизации, ооциты периода малого роста и пустые фолликулы.

У двух самок морского языка, выловленных в мае 1972 г., было подсчитано количество желтковых ооцитов. У самки длиной 22,1 см было 181, 6 тыс. ооцитов; из них 25,6 тыс., или 14% общего количества ооцитов, составляли крупные яйцеклетки переходной фазы *E* — *F*. У самки длиной 28,0 см было 220,3 тыс. ооцитов, в том числе 24,8 тыс. крупных, т. е. 11%. У обеих самок в ястыках преобладали мелкие желтковые ооциты (56—63%).

По данным К. А. Виноградова и К. С. Ткачевой (1950), плодовитость у рыб длиной 23,0—27,0 см колеблется от 7050 до 103 500 икринок. У двух самок из шести были подсчитаны одинарные крупные икришки диаметром 1,0 мм. Количество их

соответствует одной порции: у самки длиной 24,2 см было 27 976 икринок, у второй самки, длиной 25,7 см, — 28 262 икришки (Виноградова, Ткачева, 1950, с. 34, табл. 29). Эти величины совпадают с нашими результатами.

Исходя из количества икринок в одной порции и общего количества ооцитов в одной порции можно рассчитать, скольким порциям соответствует имеющийся в ястыках самок запас желтковых ооцитов в тот или иной отрезок нерестового периода. Так, у одной из самок, выловленных в мае, т. е. в самом начале нерестового сезона, имелся запас желтковых ооцитов, равный примерно 7 порциям, у второй — 8—9 порциям.

Размерный состав оварияльной икры у морского языка показан на рис. 9. В яичниках самки, пойманной в июне, имелись ооциты всех размерных групп — от 0,1 до 1,1 мм в диаметре. По численности преобладали ооциты диаметром 0,2—0,6 мм. Созревающие ооциты (0,9—1,1 мм) представлены небольшим, обособленным справа, пиком вариационной кривой. Яичники самки, пойманной в августе, содержали желтковые ооциты от 0,1 до 0,5 мм в диаметре. У обеих самок было много мелких промежуточных ооцитов диаметром 0,1—0,2 мм, что свидетельствует о непрерывном типе созревания ооцитов у морского языка.

Таким образом, на основании гистологического анализа, размерного состава ооцитов и коэффициента порционности морского языка можно отнести к рыбам с непрерывным типом созревания ооцитов и многопорционным нерестом.

Рыбы с демерсальной икрой *

Сем. Атериновые — Atherinidae

В Черном море обитает три вида атерин: атеринка — *Atherina moschoni pontica* Eichwald, морской снеток — *Atherina hepsetus* Linne и коричневая атерина — *Atherina bonapartei* Goulenger. Наиболее массовой является атеринка. У всех атерин растянутый нерестовый период. Атеринка размножается с апреля по август, единичные половозрелые особи встречаются в марте и сентябре; морской снеток нерестится с апреля по

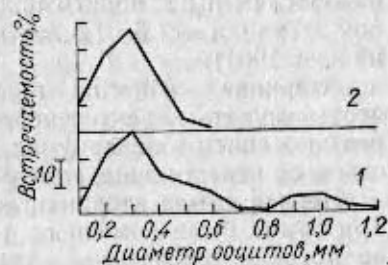


Рис. 9. Размерный состав ооцитов морского языка в нерестовый сезон:

1 — 25.VI 1967 г., 2 — 20.VIII 1965 г.

* За исключением гребенчатого губана, единственного в наших материалах представителя губановых с пелагической икрой.

июль (Ткачева, 1950; Георгиев, Александрова, Николов, 1960). К. С. Ткачева (1950) отмечает наличие в яичниках атерин в начале нереста икринок разных размеров и зрелости. По данным Ж. Георгиева, К. Александровой и Д. Николова (1960), атеринка и морской сеток выметывают по три порции икры.

Икринки атерин имеют вторичную оболочку с многочисленными нитевидными выростами, которыми они прикрепляются к водорослям и различным подводным предметам. Диаметр икринок атеринки — 1,5—1,6 мм, морского сетка — около 2 мм (Канинцев, 1961).

Атеринка — *Atherina mochon pontica* Eichwald. Для того чтобы изучить характер нереста атеринки, мы наблюдали за ее размножением в аквариумах. В аквариуме было устроено искусственное нерестилище, заменяющее водоросли.

Первая самка атеринки жила в аквариуме с 3.V по 25.VIII. Три самца были помещены в аквариум одновременно с самкой, но погибли раньше нее. Атерины приступили к нересту 16.V. Самка выметывала икру то каждые сутки, то с перерывом от 2 до 7 суток. За период с 16.V по 7.VII она выметала 10 порций икры. 11.VI погибли самцы, и самка перестала нереститься, но созревание икры у нее продолжалось, в результате чего брюшко стало быстро увеличиваться и через несколько дней раздулось до такой степени, что стенки его стали прозрачными. Самка перестала питаться. Так как самцы атерины в это время в уловах не встречались, мы, во избежание гибели самки, 16.V удалили из нее зрелую икру искусственным путем, после чего самка вновь начала питаться. В этот же день к ней подсадили двух самцов атерины другого вида — *Atherina hepsetus*. 18 и 19.VI в аквариуме была обнаружена икра, но она оказалась неоплодотворенной. Затем атерина длительное время не выметывала икру, и только 15.VII в аквариуме была обнаружена последняя порция икры, которая также была неоплодотворенной. Таким образом, первая самка после гибели самцов еще три раза выметывала икру. Всего ею было отложено 13 порций икры. В порциях насчитывалось от 20 до 365 икринок, чаще — 40—70.

Вторая самка жила в аквариуме с 21 по 28.VI. Она метала икру три раза — 24, 26 и 27.VI. Всего ею было отложено 357 икринок. В одной порции насчитывалось от 57 до 176 икринок.

Третья самка атеринки жила в аквариуме с 26.VI по 28.VII, метала икру с 1 по 22.VII с перерывами от 2 до 7 суток. За этот период она отложила 6 порций икры, от 20 до 80 икринок в каждой. 28.VII она выметала 206 икринок, а всего — 522 икринки.

Гистологический анализ 7 яичников показал, что половые железы атеринки в период с 7.VI по 25.VII находились в VI_n — IV и в VI_n — V стадиях зрелости. Самка, пойманная 5.VIII, имела яичники в стадии выбоя. По данным К. А. Виноградова и К. С. Ткачевой (1950, табл. 4) и К. С. Ткачевой (1950), пло-

довитость атеринки длиной 4,7—14,6 см колеблется от 25 до 2063 икринок. Представление о количестве икринок в одной порции у атеринки дают результаты наблюдений за нерестом в аквариумах.

Морской сеток — *Atherina hepsetus* Linné. Самки морского сетка, как показал гистологический анализ пяти яичников, с конца апреля до начала июля находились в нерестовом состоянии и имели половые железы в VI_n — IV и в VI_n — V стадиях зрелости. Плодовитость морского сетка, по данным К. А. Виноградова и К. С. Ткачевой (1950, табл. 6), колеблется от 96 до 4913 икринок, составляя в среднем — 1799 икринок. Авторы подсчитывали икринки диаметром 0,1—2,5 мм. У морского сетка длиной 10,4 см оказалось 96 икринок диаметром 2,0 мм, а у самки длиной 10,7 см — 140 икринок диаметром 1,5 мм. Следовательно, количество этих одноразмерных зрелых икринок можно принять за величину одной порции.

Нами подсчитано количество овариальных икринок у 23 самок морского сетка, выловленных в июне 1968 и 1971 гг. Количество разноразмерных ооцитов колебалось от 1600 до 5200 и составляло в среднем 2900. Зрелых икринок в одной порции насчитывалось от 82 до 400 (от 2,7 до 11,7%), в среднем — 215 (7,3% общего количества овариальных икринок).

Исходя из изложенного атеринку и морского сетка следует отнести к рыбам с многопорционным нерестом. Для суждения о типе созревания ооцитов у атерин необходимы дополнительные материалы.

Сем. Саргановые — Belonidae

Сарган — *Belone belone euxini* Günter. Первые обстоятельные исследования биологии черноморского саргана были проведены в 1938—1939 гг. А. Н. Пробатовым и Б. С. Москвинным (1940), позднее Т. М. Аведиковой (1957, 1962). Большое внимание эти исследователи уделили вопросам размножения саргана. Нерестовый период саргана в Черном море длится почти пять месяцев — с середины апреля до середины сентября. А. Н. Пробатов и Б. С. Москвин впервые обратили внимание на порционный характер нереста саргана и отметили наличие в яичниках всех половозрелых самок в нерестовый сезон трех групп яиц — мелких, средних и крупных. Крупные икринки, от 2,2 до 3,4 мм в диаметре, составляли от 13,3 до 31,5% общего количества яиц, средние, 1,2—2,2 мм в диаметре, — от 10,9 до 30,1% и мелкие, 0,2—1,2 мм, — от 48,2 до 68,3% (Пробатов, Москвин, 1940, с. 153, табл. 13). Авторы пришли к выводу, что в течение нерестового сезона созревают и выметываются икринки только двух групп — крупные и средние — и что, следовательно, индивидуальная плодовитость саргана равна сумме икринок этих

Плодовитость черноморского саргана *

Дата	Количество	Длина рыб, см	Коэффициент зрелости, %	Плодовитость, шт.		Автор
				пределы	средняя	
V 1936	8	29,7—57,0	12,2—36,4	3795—32 602	16 114	Кротов, 1941
1938—1939	285	16—50	—	1083—35 369	14 266	Пробатов, Москвина, 1940
1947—1948	14	28,4—43,7	5,4—35,0	755—19 856	8281	Виноградов, Ткачев, 1950
1954—1957	138	24—54	—	—	3594—48 312	Аведикова, 1962

* Коэффициент зрелости и средняя плодовитость рассчитаны нами по данным К. А. Виноградова и К. С. Ткачевой (1950, с. 16, табл. 3)

двух групп, составляя в среднем 50% всех находящихся в яичниках икринок.

Плодовитость саргана, по данным разных авторов, колеблется в широких пределах (табл. 12). Наиболее высокую плодовитость указывает Т. М. Аведикова (1962). С целью уточнения количества порций икры у саргана она изучила годичный цикл изменений его яичников и установила, что в конце октября — начале ноября у повторно нерестующих самок яичники находятся в переходной II—III стадии зрелости. Ооциты старшей генерации в них не превышают 0,6—0,7 мм в диаметре. К февралю ооциты увеличиваются до 1,0 мм в диаметре. Следовательно, самки саргана зимуют с яичниками в переходной стадии зрелости. Самки с яичниками в III стадии зрелости появляются в марте. Через 10—15 дней яичники переходят в IV стадию зрелости, диаметр ооцитов старшей генерации — более 1,5 мм. К моменту вымета очередной порции зрелой икры в яичниках саргана выделяется новая порция ооцитов диаметром 1,5—2,5 мм.

Постоянство состава ооцитов в яичниках самок в разные периоды нерестового сезона Т. М. Аведикова (1962) объясняет последовательным развитием нескольких генераций ооцитов, в том числе и некоторой части резервных. Исходя из наличия в течение всего нерестового сезона самок с яичниками только в III—IV, IV или V стадиях зрелости, продолжительности созревания одной порции икры и нерестового периода, Т. М. Аведикова пришла к выводу, что сарган выметывает за сезон восемь-девять порций икры. По данным Ж. Георгиева, К. Александровой и Д. Николова (1960), сарган выметывает три-четыре порции икры за сезон.

На рис. 10, а представлены результаты наших измерений вариационных кривых у трех самок саргана, а на рис. 10, б — аналогичные вариационные кривые, построенные нами по данным А. Н. Пробатова и Б. С. Москвина (1940, с. 151). В яичниках проанализированных нами самок (рис. 10, а) находились ооциты диаметром 0,1—1,4—1,8 мм, преобладали безжелтковые ооциты диаметром 0,1—0,7 мм. Каждая размерная группа желтковых ооцитов (0,8—1,8 мм) составляет от 1 до 6% общего количества измеренных ооцитов. Общее количество желтковых ооцитов достигает 15—30%.

В яичниках майских сарганов, по данным А. Н. Пробатова и Б. С. Москвина, имелись ооциты диаметром 0,3—1,8 мм и зрелые икриночки диаметром 2,7—3,2 мм, которые на вариационных кривых представлены обособленным пиком справа. Зрелые икриночки составляют в среднем 20—30%, ооциты средних размеров (0,9—1,7 мм) — около 20%, более 50% составляют, как и в нашем случае, безжелтковые ооциты. Такой размерный состав ооцитов в начале нерестового сезона (середина апреля), в разгар нереста (май) и в конце нереста (сентябрь) свидетельствует о непрерывном типе созревания их у саргана, что подтверждает мнение Т. М. Аведиковой (1962) о созревании у данного вида резервных ооцитов в текущем нерестовом сезоне.

При определении количества порций икры у саргана Т. М. Аведикова руководствовалась продолжительностью перерывов между икрометаниями, равной двум неделям. Так как для нас осталось неясным, каким образом была установлена продолжительность перерывов или частота икрометаний у саргана, мы попытались иным методом определить количество порций икры у данного вида, для чего воспользовались большим фактическим материалом, представленным в табл. 1 автореферата диссертации Т. М. Аведиковой (1962).

Если величину средней плодовитости рыб каждой размерной группы разделить на среднюю величину одной порции икры у рыб этой же размерной группы, то окажется, что самки десяти размерных групп содержат количество ооцитов, равное 10 порциям, а у самок двух размерных групп (38—40 и 40—42 см) запас ооцитов равен 11 порциям (табл. 13, последняя

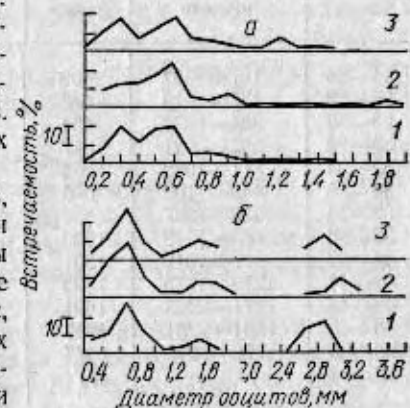


Рис. 10. Размерный состав ооцитов саргана:

а — наши данные: 1 — 19.IV 1957 г., 2 — 29.IV 1957 г., 3 — 2.IX 1966 г.; б — данные А. Н. Пробатова и Б. С. Москвина (1940, с. 151): 1, 3 — 7.V 1939 г.

Таблица 13

Варьирование числа икрипок в одной порции и плодовитости саргана в зависимости от длины самок (по Аведиковой, 1962)

Длина рыбы, см	Количество икры в одной порции		Индивидуальная плодовитость		Количество экземпляров	Количество порций икры
	пределы	среднее	пределы	среднее		
24—26	147—697	407	1 523—7 001	4 262	2	10
26—28	133—619	423	1 497—7 102	4 421	5	10
28—30	234—1021	454	2 541—9 961	4 811	8	10
30—32	222—921	547	2 968—9 305	5 625	8	10
32—34	371—1038	662	3 907—10 872	6 817	10	10
34—36	449—1103	685	4 629—12 271	7 001	14	10
36—38	530—1227	821	5 526—13 973	9 132	10	10
38—40	685—1543	1039	6 928—16 230	12 134	15	11
40—42	907—1813	1301	9 299—19 306	14 112	12	11
42—44	1213—1875	1532	14 132—19 270	15 993	16	10
44—46	1371—2025	1691	15 455—23 487	17 254	19	10
46—48	1581—2751	1997	16 724—28 239	20 113	12	10
48—50	1776—3073	2247	18 320—32 654	24 105	6	10
52—54		4771		48 312	1	10

графа рассчитана нами). Так как в табл. 13 представлены данные за весь нерестовый сезон, а не по месяцам, количество порций икры, вычисленное Т. М. Аведиковой и нами, нельзя принять за окончательное, потому что у рыб, уже выметавших некоторое количество порций, и у рыб, возможно, не успевших еще отложить ни одной порции икры, в ястыках осталось равное количество порций. Это еще раз подтверждает правильность мысли о созревании у саргана резервных ооцитов на протяжении нерестового сезона.

Таким образом, сарган может быть отнесен к рыбам с непрерывным типом созревания ооцитов и многопорционным нерестом. В настоящее время можно говорить о величине одной порции икры у саргана и о количестве желтковых ооцитов в конкретный момент нерестового сезона. Вопрос об индивидуальной плодовитости остается открытым.

Сем. Смаридовые — Centracanthidae (Macridae)

Смарида — *Spicara smaris* (Linné). Обитает в Атлантическом океане, Средиземном и Черном морях, заходит в Азовское море. В Черном море распространена повсеместно по кавказскому и крымскому побережью, у Болгарии, Румынии, Турции. Издавна служит объектом промысла (Пробатов, Москвин, 1940). По данным А. Н. Пробатова и Б. С. Москвина (1940), Б. С. Ильина (1949), П. И. Грудникова (1957), Т. В. Луговой (1960), смарида нерестится в прибрежной зоне моря в мае — июне, реже в июле. Ж. Георгиев, К. Александрова, Д. Ни-

колов (1960) отмечают нерест смариды у берегов Болгарии с апреля по июль. В онтогенезе смариды происходит передифференцировка пола — протогиния (Салехова, 1966). С этим связаны многие особенности ее экологии (Салехова, 1969). Икринки смариды донные, мелкие, диаметром 0,80—0,93 мм. Личинки пелагические (Луговая, 1960; Салехова, 1969; Калинин, Салехова, 1971).

Нерестилища смариды располагаются на песчано-галечных грунтах на глубине 6—30 м. Самец строит гнездо и охраняет икру. Брачный наряд самца смариды, устройство гнезда, соотношение полов на нерестилищах описаны Л. П. Салеховой (1969, 1973).

Икрометание у смариды порционное. А. И. Смирнов (1950) отмечает в яичниках этого вида четыре группы ооцитов. По данным Ж. Георгиева, А. Александровой и Д. Николова (1960), смарида откладывает три порции икры. Л. П. Салехова (1973) также считает, что смарида откладывает не более трех-четырёх порций икры за сезон.

С целью уточнения характера созревания ооцитов и типа икрометания у смариды мы сделали гистологический анализ половых желез 15 самок и 4 самцов. Материал был собран в основном в районе Карадага в 1960 г. В конце апреля самки имели яичники в III стадии зрелости (фото 15, а). В них преобладали ооциты в фазах вакуолизации и первоначального отложения желтка. У самок, выловленных в течение всего мая и в начале июня, яичники находились в IV стадии зрелости (фото 15, б). А в начале июля была выловлена самка, очевидно, вскоре после вымета икры, с яичниками в VI—III стадии зрелости. На срезе через яичники этой самки (фото 15, в) видны крупные пустые фолликулы, ооциты периода малого роста и ооциты начальных фаз периода большого роста. Рыб, только что закончивших нерест, в наших сборах не было. Самки, выловленные в ноябре, имели яичники во II стадии зрелости.

Два самца были пойманы 7.VIII. У одного из них ампулы семенника были заполнены зрелыми сперматозоидами, только в некоторых по краям находились цисты со сперматитами I и II порядка. Второй самец закончил нерест. Ампулы его семенника были спавшимися, с утолщенными стенками, в некоторых имелись остаточные спермии. В конце сентября ампулы семенников заполнены сперматогониями.

В дополнение к этим материалам была определена плодовитость у 11 самок смариды с яичниками в переходной IV—V и в V стадиях зрелости. Зрелые икринки подсчитывали отдельно. Плодовитость смариды, по данным различных авторов (табл. 14), колеблется от 13 до 78,8 тыс. икринок. Наиболее низкие показатели плодовитости, полученные К. А. Виноградовым и К. С. Ткачевой (1950), можно объяснить, по-видимому, тем, что анализируемый материал состоял из рыб, частично выметав-

Плодовитость смариды — *Spicara smaris* (Linné) в Черном море

Количество рыб	Длина рыб, см	Общее количество икринок, тыс. шт.	Количество икринок в одной порции		Автор
			тыс. шт.	%	
52	8,0—15,0	8,0—74,3	1,8—34,3	30—58	Салехова, 1973
11	11,9—16,0	16,1—78,8	5,8—42,6	36—54	Наши данные
150	8,0—16,0	6,1—63,1	—	—	Пробатов, Москвин, 1940
35	7,8—12,6	1,3—10,3	—	—	Виноградов, Ткачев, 1950
22	7,8—15,5	2,9—48,4	—	—	Грудинин, 1957

ших икру, о чем свидетельствует размерный состав учтенных икринок (Виноградов, Ткачев, 1950, с. 21, табл. 15).

П. И. Грудинин (1957) подсчитывал икринки диаметром 0,4—0,8 мм и, следовательно, учел не все желтковые ооциты.

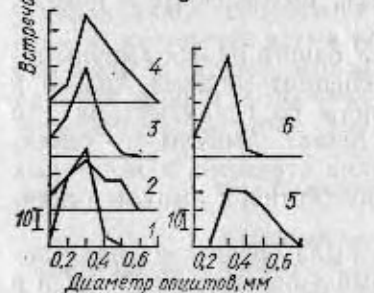


Рис. 11. Размерный состав ооцитов смариды в нерестовый сезон: а — по нашим данным: 1—4.V. 1966 г., 2—4—18.VI. 1962 г., 5—21.VI. 1967 г.; б — по данным А. Н. Пробатова и Б. С. Москвина (1940, с. 201) — при длине рыб (в см): 1—10,0, 2—9,8, 3—10,3, 4—9,7, 6—10,0.

Если же более мелких ооцитов не было в ястыках, значит, была подсчитана икра у рыб, уже нерестившихся в этом сезоне. Этим мы объясняем более низкие показатели плодовитости смариды, полученные П. И. Грудининым (1957), по сравнению с данными других исследователей. А. Н. Пробатов и Б. С. Москвин (1940) при определении плодовитости учитывали все желтковые ооциты диаметром от 0,1—0,7 мм. Л. П. Салеховой (1973) и нами, кроме всех желтковых ооцитов, отдельно учтены зрелые икринки, в результате чего получена величина одной порции икры у смариды (приложение).

Количество икринок в одной порции у рыб длиной 8—16 см колеблется от 1800 до 42 600, что составляет — 30—58% общего количества оварияльной икры. Значит, у смариды одновременно созревает около половины желтковых ооцитов, что подтверждается и вариационными кривыми

размерного состава ооцитов в яичниках в IV и переходной IV—V стадии зрелости (рис. 11). Большинство кривых отражает резкое преобладание какой-либо одной размерной группы ооцитов. У многих самок очень мало мелких промежуточных ооцитов — диаметром 0,1 мм, у одной самки они отсутствуют, а ооциты размерной группы диаметром 0,2 мм составляют всего 5%. Таким образом, в течение нерестового периода в яичниках смариды развивающиеся желтковые ооциты отделяются от резервных.

Анализ изложенных материалов позволяет сделать следующие выводы. Смариде свойствен прерывистый тип созревания ооцитов; нерестовый период отдельной особи непродолжителен и длится не более одного месяца. Икрометание порционное. После вымета каждой порции икры яичники смариды переходят в VI_n—III стадию зрелости. Плодовитость рыб длиной 8—16 см колеблется от 6 до 78,8 тыс. икринок. В первой порции насчитывается от 1,8 до 42,6 тыс. икринок, что составляет 30—58% всех оварияльных икринок. Оставшиеся в яичниках после вымета первой порции желтковые ооциты или выравниваются в росте и образуют вторую большую порцию икры, или же созревают и выметываются двумя небольшими порциями, т. е. смариды за нерестовый сезон откладывает всего две-три порции икры.

Сем. Морские ласточки — Pomacentridae

Семейство Pomacentridae представлено 10 родами с большим количеством видов, населяющих прибрежные воды тропических и субтропических зон морей и океанов. Это небольшие растительноядные и хищные рыбы, которые держатся среди скал и коралловых рифов на глубине 0,5—40 м.

В Черном и Средиземном морях обитает лишь один вид *Chromis chromis* (Linné) — ласточка, или монах. В Средиземном море ласточка особенно обильна у берегов Европы — в Тирренском, Ионическом и Адриатическом морях, у африканского побережья встречается реже. В Атлантическом океане этот вид распространен у западных берегов Пиренейского полуострова, у Канарских и Азорских островов, у западных берегов Африки до Сенегала. В Черном море обитает у берегов Крыма, Кавказа, Турции, Болгарии, Румынии (Световидов, 1964). Экология ласточки мало изучена. В литературе имеются сведения об икринках, личинках и мальках средиземноморской ласточки (Raffaele, 1888; Lo Bianco, 1908—1909; Fage, 1918; Gaetani, 1932). Описано поведение ласточек в нерестовый период (Abel, 1961).

Сведения о черноморской ласточке касаются преимущественно ее распространения и сроков икрометания (Световидов, 1964). В связи с этим нами вместе с Л. П. Салеховой и

Н. Ф. Шевченко (Овен, Салехова, Шевченко, 1973) были проведены наблюдения за черноморскими ласточками в нерестовый период как в естественных условиях, так и в аквариуме, изучены эмбриональное и постэмбриональное развитие, характер нереста. Материал был собран в 1967—1968 гг. Взрослые рыбы выловлены в июле — июле ставными жаберными сетями у Севастополя, Балаклавы и Ласпи на глубине 8—15 м; молодь поймана в конце августа аквалангистами в районе Ласпи на глубине 12—13 м, где она держится небольшими стайками. Проанализировано около 100 экземпляров ласточек.

Для изучения характера икротетания был сделан гистологический анализ половых желез 7 самок и 2 самцов ласточек, измерен диаметр ооцитов в яичниках 6 самок, подсчитано количество желтковых ооцитов у 5 самок.

Ласточки обычно держатся среди камней и плитняка, заросших цистозирой. У Севастополя и Балаклавы они в значительных количествах встречаются с мая по октябрь на глубине 0,5—30 м. Нерестовое стадо ласточек состоит преимущественно из рыб длиной 5,5—6,9 см в возрасте трех-четырех и пяти лет (2+, 3+, 4+). Самцы крупнее одновозрастных самок.

В Черном море ласточки нерестятся с мая по август (Водяницкий, Казанова, 1954). Е. Абель (Abel, 1961) провел наблюдения за нерестовым поведением ласточек в Средиземном море у острова Капри и у Сорренто. Во время нереста ласточки собираются на нерестилища, образуя колонии. Е. Абель видел нерестовые колонии ласточек на глубине 2—4 и 8—15 м. Наиболее длительные наблюдения были проведены им в июле на нерестилище, которое располагалось на глубине 4 м на слегка наклонной скале, покрытой толстыми камнями различной формы.

На территории площадью около 4 × 4 м находилось 26 самцов. Каждый самец занимал небольшую площадь на отвесной или наклонной стороне камня, на которую самки откладывали икру. Самцы охраняли свои участки, обмахивали кладки икры хвостовым плавником, прогоняли других рыб и беспозвоночных. Самки держались отдельной стайкой над самцами на расстоянии примерно 1 м. Время от времени отдельные самки отделялись от стайки и опускались на нерестовую площадку самца, сделавшего перед самкой сигнальный прыжок. Самка откладывала икринки в течение 2 мин и снова возвращалась в стаю. После того как самка покидала нерестовую площадку, самец осеменял отложенную икру. Иногда самец и самка одновременно выметывали половые продукты.

На площадку одного самца откладывали икру несколько самок. Благодаря этому на одной площадке образовывалась большая плотная кладка из 1000—2000 прозрачных желтоватых икринок. По данным Е. Абеля (1961), через три дня почти все самки отнерестились и покинули нерестилище. На седьмой день покинули нерестилище и самцы. Е. Абель подчеркнул, что, так

как им были проведены наблюдения только в июле, он не смог выяснить, как часто самки откладывают икру в нерестовый сезон и сколько раз заимают самцы новые нерестовые площади.

Таких больших нерестовых колоний нам не приходилось видеть в Черном море, но небольшие стайки ласточек в толще воды и одиночных рыб, стоящих под камнями, мы неоднократно наблюдали летом в прибрежных скалистых участках моря на глубине 1—10 м.

Для изучения размножения ласточек мы содержали их парами в четырех аквариумах в течение июня и июля 1968 г. В каждом аквариуме был сделан грот из трех-четырех камней. Самец занимал грот, а самка плавала по всему аквариуму или пряталась за камни. Из всех рыб только одна пара ласточек нерестились в аквариуме. 4.VII в одном из аквариумов на внутренней стенке грота была обнаружена кладка икры. Икра была оплодотворенной и находилась на первом этапе развития. Самец в гроте охранял икру и не подпускал к ней самку. 11.VII самец и самка погибли. Обе рыбы были в возрасте 3+. Длина самки 8,2 см, самца 8,6 см. Коэффициент зрелости самки был равен 2,1%, самца — 2,4%.

Гистологический анализ показал, что яичники самки находились в VI—IV стадии зрелости. В них имелись желтковые ооциты от 0,1 до 0,4 мм в диаметре. Преобладали ооциты размерной группы 0,2 мм. Наиболее крупная из самок, живших в аквариуме, имела длину 9,9 см и возраст 6+ и в неволе не нерестились. Коэффициент зрелости ее был равен 6,3%. Коэффициент зрелости других пяти самок, длительное время содержавшихся в аквариуме, но тоже не нерестившихся, колебался в пределах 2,8—8,5% (в среднем 5,1%).

Икринки ласточки продолговатые, с пучком клейких нитей на анимальном полюсе. Каждая икринка крепко прикрепляется к камню ниточками, попарно отходящими от оболочки, и свободно вращается на них, как на стельках. Икринки располагаются рассеянно, на расстоянии 1—3 мм друг от друга, анимальным полюсом вниз. Они очень мелкие, продольный диаметр их равен 0,67—0,77 мм, поперечный — 0,50—0,55 мм.

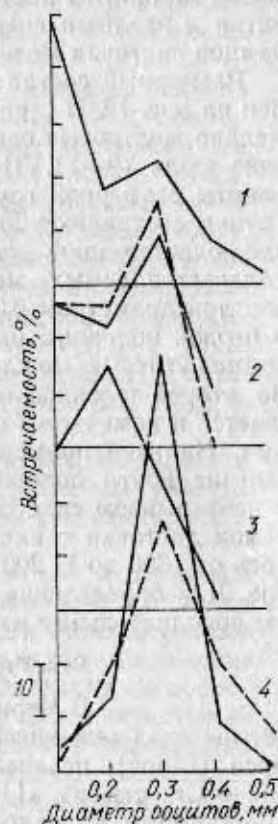


Рис. 12. Размерный состав ооцитов морской ласточки в нерестовый сезон 1968 г.: 1 — 18.VI, 2 — 9.VII, 3 — 11.VII, 4 — 17.VII.

В июне и июле, как показывает гистологический анализ половых желез, ласточки находятся в нерестовом состоянии. На гистологических срезах через яичники видны пустые фолликулы и ооциты периодов малого и большого роста. Ампулы семенников заполнены цистами с половыми клетками разных фаз развития и зрелыми сперматозоидами (фото 16). Половые клетки самцов ласточки мельче, чем самцов других видов рыб.

Размерный состав желтковых ооцитов у ласточки представлен на рис. 12. В середине июня в яичниках преобладают самые мелкие желтковые ооциты — 0,1 мм в диаметре. В первой половине июля (9—11.VII) в половых железах самок преобладают ооциты размерной группы 0,3 мм, но ооциты первой размерной группы составляют 25—30%. В яичниках самки из улова 17.VII наблюдается иное соотношение ооцитов — резко сокращается количество самых мелких ооцитов и возрастает количество ооцитов диаметром 0,3 мм. Следовательно, на протяжении июня и первой половины июля в яичниках ласточек имеются ооциты, промежуточные между резервными и наполненными желтком. Во второй половине июля количество их в яичниках резко уменьшается и намечается обособление желтковых ооцитов от резервных. Наличие промежуточных ооцитов в яичниках ласточки в течение почти половины нерестового сезона свидетельствует о непрерывном типе созревания ооцитов у данного вида. У пяти самок ласточки с яичниками в IV стадии зрелости насчитывалось от 1600 до 11 200 желтковых ооцитов, в среднем 6440 ооцитов. Для определения количества порций икры у ласточки нужны дополнительные материалы.

Сем. Губановые — Labridae

В Черном море обитает восемь видов губановых: четыре вида зеленушек рода *Crenilabrus*: (рулена — *Crenilabrus tinca* (Linné), перепелка — *Сг. quinque maculatus* (Bloch), рябчик — *Сг. griseus* (Linné) и глазчатый губан — *Сг. ocellatus* (Forsk.) и по одному виду родов *Symphodus* (носатый губан — *С. scina* (Forsk.)), *Stenolabrus* (гребенчатый губан — *St. rupestris* (Linné)), *Labrus* (петропсаро — *L. viridis* Linné) и *Coris* (морской юнкер — *С. julis* (Linné)). Первые пять видов широко распространены в Черном море и довольно многочисленны. Гребенчатый губан встречается редко, малочислен. Морской юнкер был отмечен только у берегов Болгарии. Икра у него пелагическая, в Черном море не обнаружена (Водяницкий, Казанова, 1954; Световидов, 1964; Дехник, 1973). Петропсаро встречается очень редко, биология его не изучена. (Световидов, 1964).

Зеленушки рода *Crenilabrus* — обычные представители ихтиофауны прибрежных зарослевых биоценозов. Размеры их небольшие, окраска пестрая. Половой диморфизм проявляется в ярком брачном наряде и в более крупных размерах самцов. Зеленушки откладывают мелкую клейкую икру, которую охраняют сам-

цы. Икрометание происходит в утренние и дневные часы. Самцы рябчика и глазчатого губана строят гнезда из различных водорослей, самцы перепелки используют для построения гнезд песок и водоросли. Самцы рулены не строят гнезд, а выбирают участки, на которые самки откладывают икру, и охраняют их. Самцы глазчатого губана и перепелки строят по нескольку гнезд.

Различные авторы отмечают порционный характер нереста зеленушек (Вишиградов, Ткачева, 1950; Калинина, 1963; Fiedler, 1964; Салехова, 1971). Интересные наблюдения за поведением восьми видов зеленушек рода *Crenilabrus*, в том числе *Сг. tinca*, *Сг. quinque maculatus*, *Сг. ocellatus* и *Сг. scina* (носатый губан отнесен к роду *Crenilabrus*, по классификации Tortonese, 1958), провел в Средиземном море К. Фидлер (Fiedler, 1964). Он подробно описал нерестовое поведение зеленушек в аквариумах и в море и отметил, что нерестовый период зеленушек в общей сложности длится с апреля по август, т. е. охватывает сезон наиболее обильной вегетации водорослей, используемых зеленушками как строительный материал для гнезд и как нерестовый субстрат.

Донную икру поедают различные ракообразные, рыбы, в том числе и сами зеленушки, поэтому владелец гнезда или участка с икрой почти постоянно находится в активном состоянии, охраняя кладку от грабителей.

Г. Петерс (Peters, 1968), изучая созревание яиц и овуляцию у представителей рода *Crenilabrus*, обратил внимание на то, что в зрелых яичниках зеленушек заметны все возможные переходы от мельчайших ооцитов, в которых еще не началось отложение желтка, до больших, близких к овуляции. Он видит своеобразие созревания яиц у зеленушек в том, что у них в нерестовый период из ооцитов яичника непрерывно вырастают яйцеклетки. Достигнув определенной величины, они овулируют и выходят в полость яичника, где накапливаются до определенного количества, после чего происходит вымет яиц. По мнению Г. Петерса, зеленушки, в отличие от рыб с одновременным икрометанием, откладывают икру постепенно, в несколько приемов. Исследования Г. Петерса свидетельствуют о непрерывном типе созревания ооцитов у представителей рода *Crenilabrus* и порционном икрометании.

Рулена — *Crenilabrus tinca* (Linné). Самый крупный представитель рода *Crenilabrus*. В отличие от других видов этого рода выметывает икру на грунт, а не в гнездо, но участок с икрой самец рулены охраняет так же, как и самцы других видов.

Нерестится рулена в мае — июне. Икринки диаметром 0,72—0,86 мм имеют толстую сильноклеякую оболочку (Калинина, Салехова, 1971). Гистологический анализ половых желез 19 самок и 7 самцов показал, что в середине апреля самки имеют яичники в переходной II—III стадии зрелости. Большинство рыб

в мае находится в преднерестовом состоянии с яичниками в IV стадии зрелости; отдельные особи уже нерестятся, на что указывают пустые фолликулы в их яичниках (VI_n — IV стадиях зрелости). В июне наблюдается массовый нерест рулены. Все самки имеют гонады в VI_n — IV стадии зрелости (фото 17). В начале июля в уловах встречаются отнерестившиеся самки.

У самцов рулены половые железы в апреле находятся в IV стадии зрелости. В мае и первой половине июня ампулы семенников заполнены цистами с половыми клетками различных фаз развития, протоки и прилежащие к ним ампулы заняты зрелыми сперматозоидами. Во второй половине июня в семенниках рулены видны спавшиеся, опустошенные ампулы и ампулы, заполненные только зрелыми спермиями; половых клеток ранних фаз развития нет (фото 18). В первых числах июля появляются самцы с семенниками в стадии выбоя.

Гистологический анализ половых желез рулены свидетельствует о быстром, дружном и интенсивном нересте. Разгар нереста приходится на июнь. Промеры оварпальной икры рыб, выловленных с 13.V по 8.VII, показали, что в начале нерестового периода в яичниках имеются разноразмерные желтковые ооциты диаметром от 0,1 до 0,5—0,8 мм (рис. 13). В яичниках большинства проанализированных самок, независимо от даты вылова, преобладают желтковые ооциты диаметром от 0,2 до 0,5—0,6 мм.

На протяжении нерестового периода в яичниках не наблюдается уменьшения количества ооцитов диаметром 0,1 и 0,2 мм. Первые составляют 1—27%, вторые — 14—36% общего количества ооцитов.

Эти данные хорошо согласуются с результатами подсчета зрелых и всех желтковых ооцитов (приложение). Ооциты диаметром 0,1 и 0,2 мм составляют группу «мелких» ооцитов. Количество мелких

желтковых ооцитов за нерестовый период почти не изменяется. Это относится и к другим размерным группам и к общему

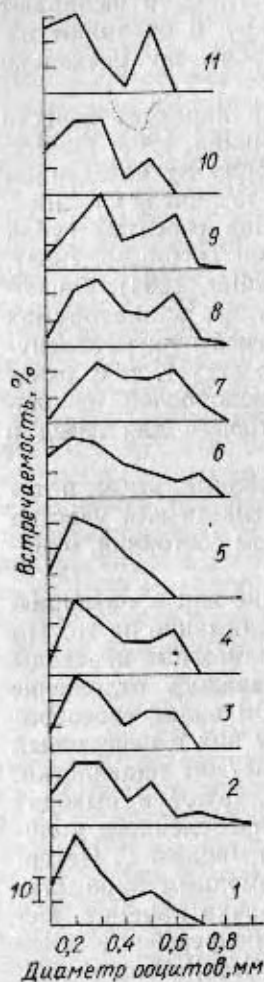


Рис. 13. Размерный состав ооцитов зеленушки-рулены в нерестовый сезон:

1, 2 — 13.V 1966 г., 3 — 17.V 1966 г., 4 — 20.V 1967 г., 5 — 21.V 1966 г., 6, 7 — 29.V 1966 г., 8, 9 — 5.VI 1957 г., 10 — 22.VI 1967 г., 11 — 8.VII 1969 г.

количеству ооцитов. В нерестовый сезон в ястыках самок длиной 10,3—18,2 см насчитывается от 57,9 до 74,6 тыс. оварпальных икринок. Количество зрелых икринок колеблется от 4,1 до 6,9 тыс., что составляет 7,0—10,9% общего количества оварпальной икры. В приложении отдельно приведены данные о количестве зрелых икринок и желтковых ооцитов в яичниках самой крупной в наших сборах самки рулены — 19,1 см длиной, которая была выловлена с текучей икрой. Искусственно отцеженная порция содержала 49,3 тыс. икринок, или 15,5% общего числа зрелых икринок и желтковых ооцитов.

По данным К. А. Виноградова и К. С. Ткачевой (1950, табл. 17), плодовитость рулены у рыб длиной от 17,5 до 26,0 см колеблется от 12 390 до 57 847 икринок. У четырех самок, судя по указанным авторами размерам, были подсчитаны только зрелые икришки диаметром 0,8 и 1,0 мм. У этих рыб насчитывалось от 17 784 до 47 375, в среднем 24 635 икринок. Приведенные цифры можно рассматривать как количество икринок в одной порции.

Размерный состав ооцитов, гистологическая картина яичников и наличие в яичниках самок рулены длиной 10,3—18,2 см примерно одинакового количества желтковых ооцитов в конце мая и в конце июня, а также коэффициент порционности позволяют отнести этот вид к рыбам с непрерывным типом созревания ооцитов и многопорционным нерестом, что подтверждается наблюдениями за нерестом рулены в аквариуме. В 1964 г. мы содержали пару рулен с 22.V до 16.VI. Дважды искусственно отцеживали зрелую икру из самки, а с 27.V она приступила к икрометанию. До 9.VI на дне, стенках аквариума и на кустике цистозиры ежедневно появлялась свежесметанная икра.

Наблюдения за размножением в аквариуме средиземноморской рулены были проведены К. Фидлером (Fiedler, 1964). По его данным, одна самка выметывает икру ежедневно в течение нескольких недель. Икрометание длится 40 мин, и за это время совершает до 73 импульсивных выбрасываний икры. В море, по наблюдениям К. Фидлера, самки рулены повторно выметывали икру обычно на том же участке, где уже имелась икра. Такая концентрация икры в одном месте облегчает самцу, как считает К. Фидлер, задачу охраны кладки.

Перепелка — *Crenilabrus quinque maculatus* (Bloch). Размножается в мае — июне. Диаметр икринок 0,72—0,88 мм. Оболочка сильноклеякая, очень тонкая (Калинина, Салехова, 1971). Гистологическому анализу были подвергнуты яичники семи рыб, выловленных в первой и третьей декаде мая, и семенников восьми рыб, выловленных в период с апреля до середины июля. В начале мая самки перепелки имеют яичники в III стадии зрелости. Старшая генерация представлена ооцитами, в фазе первоначального накопления желтка. В конце мая ловятся нерестящиеся самки, яичники которых находятся в VI_n — IV стадиях

зрелости. В конце апреля и начале мая половые железы самцов перепелки находятся в III стадии зрелости. На гистологическом срезе видны ампулы, в которых постепенно располагаются цисты, заполненные половыми клетками различных фаз развития (фото 19). В середине мая появляются текущие самцы. В их семенниках зрелые спермии заполняют центральный выводной проток и прилегающие к нему ампулы, пристенные ампулы содержат цисты с половыми клетками различных фаз развития. В июне в уловах встречаются самцы с такими же гонадами.

В середине июля появляются отнерестившиеся самцы.

Нерестовый период у перепелки, как и у рулены, непродолжительный, разгар нереста тоже приходится на июнь.

По данным К. А. Виноградова и К. С. Ткачевой (1950, табл. 19), плодовитость у рыб длиной 12,5—16,5 см колеблется от 6751 до 135 422 икринок. В яичниках 4 самок из 69 были подсчитаны только зрелые икринки (1,0 мм в диаметре). Их количество колебалось от 8675 до

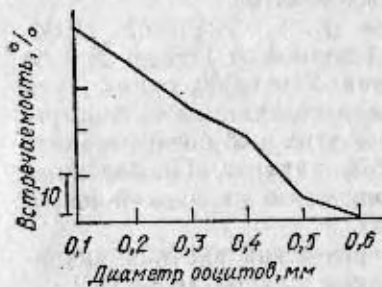


Рис. 14. Размерный состав ооцитов зеленушки-перепелки, выловленной 20.VI 1967 г.

17 896 (в среднем 13 508). Приведенные цифры характеризуют величину одной порции у зеленушки-перепелки.

По нашим подсчетам, у самки, выловленной 12.VI, было 54 тыс. желтковых ооцитов. Среди них крупных, близких к зрелости, насчитывалось 8,5 тыс., или 16% общего количества ооцитов.

Размерный состав ооцитов у самки, пойманной 20.VI, представлен на рис. 14. Вариационная кривая охватывает ооциты диаметром от 0,1 до 0,6 мм. Преобладают мелкие промежуточные ооциты диаметром 0,1—0,2 мм.

Гистологический анализ половых желез, размерный состав ооцитов в разгар нереста и низкий коэффициент порционности свидетельствуют о непрерывном типе созревания ооцитов и многопорционном икрометании у зеленушки-перепелки.

Рябчик — *Crenilabrus griseus* (Linné). По данным Л. П. Салеховой (1971), рябчик в Черном море у Севастополя обычен, встречается в течение всего года в мелководных участках прибрежной полосы с зарослями цистозир. Созревает к концу первой половины жизни. Икрометание порционное. Нерест в мае — июне. Диаметр икринок 0,67—0,73 мм, оболочка тонкая, слабосклеивающаяся (Калинина, Салехова, 1971).

Проведенный нами гистологический анализ 18 яичников и 12 семенников свидетельствует о том, что нерестовый период у рябчика более длителен, чем у рулены и перепелки. Начи-

нается он в конце апреля — начале мая и заканчивается во второй половине июля. В апреле встречаются самки с яичниками в III стадии зрелости (фото 20, а). В первых числах мая начинается нерест рябчика. Самки с яичниками в VI_n — IV стадии зрелости встречаются в течение всего мая, июня и первой половины июля (фото 20, б). Последняя самка с яичниками в VI_n — IV стадии зрелости была выловлена 18.VII. В это же время в уловах стали появляться самки с яичниками в стадии выбоя (VI—II). В ноябре и декабре яичники рябчика находятся во II стадии зрелости. Самцы рябчика в апреле имеют половые железы в III стадии зрелости. Ампулы заполнены цистами с половыми клетками всех фаз развития, кончая зрелыми сперматозоидами (фото 21). В течение мая, июня и первой половины июля самцы рябчика имеют текущие половые продукты, т. е. их семенники находятся в V стадии зрелости. Центральная часть ампул и выводной проток заполнены зрелыми спермиями, а вдоль стенок ампул находятся цисты со сперматогониями, сперматоцитами I и II порядков и сперматидами. Самец, пойманный в декабре, имел семенники во II стадии зрелости.

Измерения овариальной икры показали, что в яичниках рябчика в мае — июне находятся желтковые ооциты всех фаз развития периода большого роста от 0,1 до 0,7 мм в диаметре (рис. 15). Вариационные кривые размерного состава одно- и двухвершинные или пологие, без четко выраженных пиков. У всех исследованных рыб, независимо от даты вылова, в яичниках имеются ооциты начальных фаз развития периода большого роста диаметром 0,1 мм в количестве 1—48% у рыб, выловленных в мае, и 5—34% у рыб, выловленных в июне. У всех рыб большой процент (от 20 до 43) составляют ооциты диаметром 0,2 мм. Сведений о плодовитости зеленушки рябчика очень мало. К. А. Виноградов и К. С. Ткачева (1950) приводят данные для двух экземпляров рябчика. Самки длиной 6,2 и 9,1 см имели соответственно 1746 и 6275 икринок. Подсчитаны икринки только одного размера — 0,5 мм в диаметре.

По нашим данным, яичники самки рябчика длиной 11,5 см, пойманной 18.VII 1968 г., содержали 32 200 желтковых ооцитов и зрелых икринок. Зрелые икринки — 4600 штук — составляли 14,3% общего количества ооцитов.

Наличие в течение всего нерестового периода самок с яичниками в VI_n — IV стадии зрелости, размерный состав желтковых ооцитов и коэффициент порционности (14,3%) свидетельствует о непрерывном типе созревания ооцитов и многопорционном нересте у данного вида.

Глазчатый губан — *Crenilabrus ocellatus* (Forscal). Наиболее массовый представитель черноморских зеленушек. Живет на малых глубинах среди водной растительности, размножается летом. Самцы строят гнезда из различных водорослей на глубине 0,5—6 м (Крыжановский, Дислер, Смирнова, 1953; Георгиев,

Александрова, Николов, 1960; Fiedler, 1964). Самки откладывают в гнезда мелкую клейкую икру. Диаметр икринок 0,60—0,68 мм. Оболочка толстая, сильноклейкая (Калинина, Салехова, 1971). Глазчатый губан в Черном море живет в среднем три года (Салехова, Шевченко, 1966; Овен, 1971).

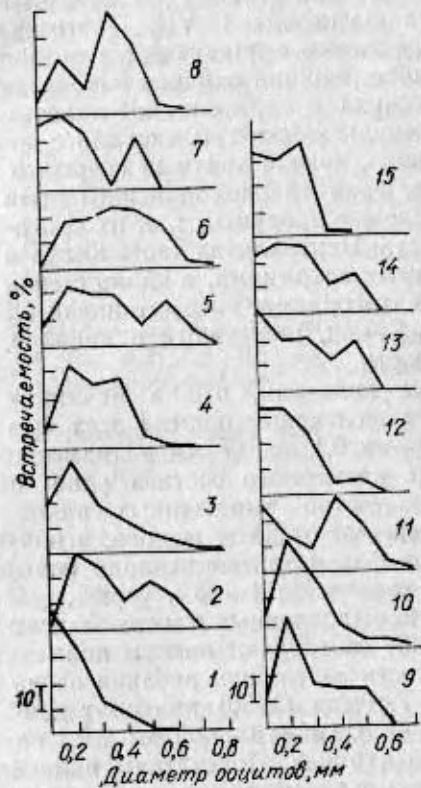


Рис. 15. Размерный состав ооцитов зеленушки-рябчика в нерестовый сезон:
1—6.V 1968 г., 2—14.V 1966 г., 3—6—17.V 1966 г., 7—30.V 1969 г., 8—11—1.VI 1962 г., 12—19.VI 1969 г., 13—22.VI 1967 г., 14—23.VI 1967 г., 15—27.VI 1966 г.

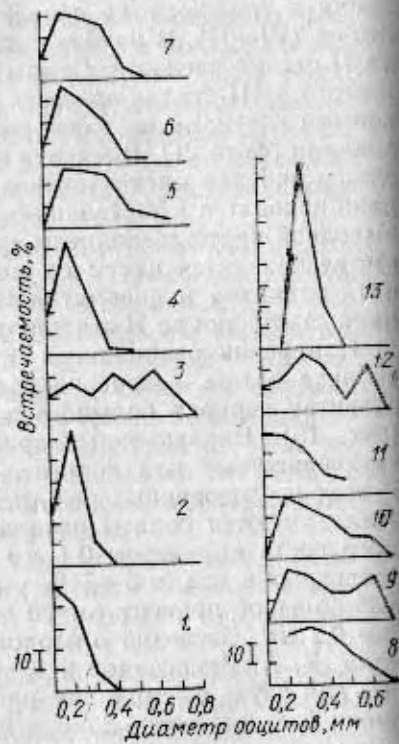


Рис. 16. Размерный состав ооцитов глазчатого губана в нерестовый сезон:
1—3—27.V 1966 г., 4—5—29.V 1966 г., 6—10—1.VI 1962 г., 11—22.VI 1968 г., 12—26.VI 1968 г., 13—9.VIII 1969 г.

Изучение гаметогенеза показало, что нерест глазчатого губана происходит с конца мая до середины августа, разгар приходится на июнь — начало июля (Овен, 1971).

Годовой цикл семенников глазчатого губана состоит из двух основных периодов — периода относительного покоя, в течение которого происходит лишь размножение сперматогоний, и периода бурного сперматогенеза. Первый период длится с сентября до марта, второй — с марта до августа; таким образом,

по продолжительности эти периоды почти одинаковы. Между ними можно выделить кратковременный период резорбции невыметанных половых продуктов в августе — сентябре. Период бурного сперматогенеза охватывает преднерестовый (март — апрель) и нерестовый (май — август) сезоны.

Сперматогенез в отдельных цистах происходит одновременно; поэтому в зрелых семенниках, наряду со зрелыми спермиями, лежащими в полости ампул, имеются многочисленные цисты с половыми клетками различных фаз развития (фото 22). Сперматозоиды, свободно лежащие в полости ампул, выбрасываются наружу не все сразу, а небольшими дозами. По мере удаления зрелых сперматозоидов запас их регулярно подпитывается за счет вновь сформировавшихся. В мае, июне, первой половине июля в семенниках непрерывно одна за другой протекают волны сперматогенеза. Все новые и новые сперматогонии дают дополнительные генерации. Если перед нерестом семенники бывают заполнены сперматогониями, то по ходу нереста количество их уменьшается. В разгар нереста ампулы семенников содержат цисты со сперматоцитами I и II порядка, сперматидами, зрелыми спермиями и в полости — сперматозоиды, вышедшие из цист. Ближе к концу нереста — во второй половине июля или в начале августа — волны сперматогенеза затухают, в семенниках появляются опустошенные ампулы, но еще имеется запас зрелых сперматозоидов и немногочисленные цисты со сперматидами. В августе созревают и выметываются остатки половых продуктов, и семенники переходят в состояние полного выбоя.

Годовой цикл семенников глазчатого губана свидетельствует о том, что самцам данного вида зеленушек свойствен длительный растянутый нерест, подобный таковому у леща, сырты и волжской сельди (Сакун, Буцкая, 1963). Однако следует отметить, что в нерестовый период сперматогенез у глазчатого губана продолжительнее (2—2,5 месяца), чем у перечисленных выше видов рыб (1—1,5 месяца (Овен, 1971)).

Самки глазчатого губана, как и самцы, зимуют с яичниками во II стадии зрелости. В конце марта — начале апреля яйцеклетки глазчатого губана вступают в период большого роста, начинающегося с вакуолизации цитоплазмы (Казанский, 1949; Гинзбург, 1956). Яичники переходят в III стадию зрелости, которая длится около месяца. Переход яичников в IV стадию зрелости происходит в первой половине мая. Эта стадия длится всего две-три недели. Гистологическая картина яичников в IV стадии зрелости характерна для рыб с порционным икрометанием. На препаратах видны ооциты всех фаз развития периодов малого и большого роста (фото 23). В конце мая начинается нерест глазчатого губана. На протяжении большей части нерестового сезона яичники глазчатого губана находятся в VI_n — IV или в VI_n — V стадии зрелости. В августе самки выметывают послед-

ние порции икринок, после чего яичники переходят в VI — II стадию зрелости. В сентябре — октябре исчезают следы нереста, и яичники переходят во II стадию зрелости.

Размерный состав ооцитов в яичниках глазчатого губана в нерестовый сезон представлены на рис. 16. Вариационные кривые одно-, двух- и трехвершинные, в большинстве одновершинные. Кривые 1, 2 и 4 отражают размерный состав ооцитов в яичниках IV стадии зрелости. В них присутствуют ооциты диаметром от 0,1 до 0,4 мм, преобладают ооциты диаметром 0,2 мм. Кривые 3, 5—12 характеризуют размерный состав ооцитов в яичниках нерестящихся самок. Они охватывают ооциты диаметром от 0,1 до 0,6 мм, т. е. ооциты периода большого роста, и зрелые или созревающие икришки диаметром 0,5—0,6 мм. У всех нерестящихся самок в яичниках имеются самые мелкие промежуточные ооциты (0,1 мм), большой процент составляют ооциты диаметром 0,2 мм. Только у самки, выловленной в июле, в яичниках отсутствуют промежуточные ооциты диаметром 0,1 мм, основную массу составляют ооциты диаметром 0,3—0,4 мм. Размерный состав ооцитов у глазчатого губана соответствует непрерывному типу созревания ооцитов. Сведения о плодовитости глазчатого губана ограничиваются указанием на то, что самки длиной 8,1 см имели в яичниках 5800 разноразмерных желтковых ооцитов (Световидов, 1964).

В приложении представлены результаты проведенного нами подсчета овариальных икринок у самок глазчатого губана. В разгар нереста у самок длиной 4,7—6,2 см насчитывается от 2,1 до 3,8 тыс. овариальных икринок. Количество зрелых икринок, составляющих одну порцию, колеблется от 0,3 до 0,9 тыс., или от 12 до 29%.

Наличие в течение почти всего нерестового периода самок глазчатого губана с половыми железами в VI_n — IV стадии зрелости, размерный состав ооцитов, характеризующийся присутствием промежуточных ооцитов, численное преобладание в яичниках мелких желтковых ооцитов в разгар нереста позволяют отнести глазчатого губана к рыбам с непрерывным типом созревания ооцитов и многопорционным нерестом.

Носатый губан — *Symphodus scina* (Forscal). Некоторые сведения по биологии этого малоизученного в Черном море вида зеленушки содержатся в работах А. П. Смирнова (1959), Э. М. Калининой (1963) и Л. П. Салеховой (1965). По их данным, носатый губан размножается в мае — июне. Л. П. Салехова (1965) отмечает появление зрелых особей в районе Севастополя в первой декаде мая; разгар нереста наблюдается со второй половины мая до первой половины июня. Диаметр икринок 0,70—0,92 мм, оболочка сильноклеякая (Калинина, Салехова, 1971).

Небольшой материал по размножению носатого губана был собран нами в летние месяцы в 1964—1972 гг. Гистологический

анализ гонад 9 самок и 7 самцов подтверждает сроки нереста, установленные упомянутыми исследователями. В двадцатых числах апреля самки имеют яичники в III стадии зрелости, а в середине мая уже встречаются нерестящиеся самки. Следовательно, переход яичников из III в IV и V стадии зрелости осуществляется очень быстро, примерно за один месяц, что характерно для многих летненерестующих черноморских рыб. На протяжении всего июня в яичниках носатого губана имеются разноразмерные ооциты всех фаз развития периодов малого и большого роста и пустые фолликулы, что говорит о порционности икротетания и интенсивности нереста данного вида в этом месяце. Во второй половине июля самки и самцы носатого губана имеют половые железы в стадии выбоя.

В разгар нереста в яичниках содержатся желтковые ооциты диаметром от 0,1 до 0,9 мм. Преобладают ооциты диаметром 0,2—0,6 мм (рис. 17). Вариационные кривые размерного состава ооцитов одно-, двух- и трехвершинные. Третья вершина соответствует самым крупным ооцитам. Обращает на себя внимание тот факт, что как в начале нереста (14.V), так и в разгар его (14.VI) в яичниках преобладали ооциты средних размеров (0,2—0,5 мм). Относительно постоянен процент самых мелких ооцитов периода большого роста — 0,1 мм в диаметре. Количество желтковых ооцитов у рыб длиной 8—10 см в конце апреля равнялось 34 тыс., в июне — 40,6 тыс. (приложение). Количество одновременно созревающих икринок, составляющих одну порцию, в среднем равно 2,9 тыс., или 7,1% общего количества овариальных икринок. 29.V 1972 г. была поймана очень крупная самка носатого губана, длиной 14,3 см, с текучей икрой. По данным Э. М. Калининой (1963), предельный размер для этого вида 15 см. В свободно вытекшей порции насчитывалось 10 000 икринок.

Результаты гистологического анализа, характер вариационных кривых размерного состава ооцитов и показатель порцион-

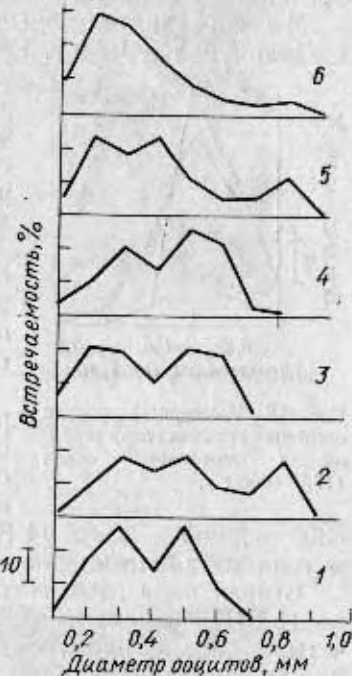


Рис. 17. Размерный состав ооцитов носатого губана в нерестовый сезон: 1 — 14.V 1966 г., 2, 3 — 26.V 1966 г., 4—6 — 14.VI 1967 г.

ности свидетельствуют о непрерывном типе созревания ооцитов и многопорционном нересте носатого губана.

Гребенчатый губан — *Ctenolabrus rupestris* (Linné). Один из двух представителей семейства Labridae в Черном море, имеющих пелагическую икру, встречается редко и в небольших количествах (Смирнов, 1959; Световидов, 1964). Нерестится с мая по август. По данным Ж. Георгиева, К. Александровой и Д. Николова (1960), выметывает три порции икры. Икринки без жировой капли, диаметром 0,69—1,0 мм (Дехник, 1973).

Мы провели наблюдения за нерестом гребенчатого губана в аквариумах в 1960 г. Гребенчатые губаны жили парами. Попытки подсадить в какой-либо аквариум второго самца были безуспешными. Ранее помещенный самец преследовал новичка и наносил ему удары головой до тех пор, пока тот не выпрыгивал из аквариума.

В нерестовый сезон гребенчатые губаны, очевидно, и в море держатся парами, потому что в сети, как правило, попадаются одновременно самец и самка.

Первая пара губанов жила в аквариуме с 10.IV до 9.VII. Нерестились они с 13 по 21.V. За это время первая самка выметала пять порций икры, в которых насчитывалось от 700 до

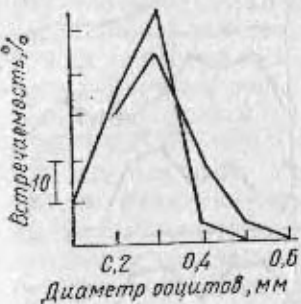


Рис. 18. Размерный состав ооцитов гребенчатого губана в нерестовый сезон (17.V.1966 г.).

5300 икринок, всего 14 400 икринок. Перерывы между икрометааниями длились один — трие суток.

Вторая пара гребенчатых губанов жила в аквариуме с 20.V по 15.VIII, нерестилась с 22 по 27.V. Вторая самка выметала четыре порции икры, с перерывами в одни-двае суток, всего 21 500 икринок, от 3300 до 8000 икринок в каждой порции. В аквариумах гребенчатые губаны нерестились только в мае, и притом очень недолго, выметав всего четыре и пять порций икры. После этого они длительное время жили в аквариуме, интенсивно питались, но не размножались.

Нами был сделан гистологический анализ яичников шести самок гребенчатого губана, выловленных в апреле и в мае в разные годы. В 1962 г., судя по гистологическому срезу, нерест гребенчатого губана начался в конце апреля. Самка, выловленная 26.IV, имела яичники в V стадии зрелости (фото 24). Самки, выловленные на протяжении всего мая, находились в нерестовом состоянии и имели яичники в VI_n — V стадии зрелости. Размерный состав желтковых ооцитов в гонадах двух самок, пойманных 17.V, представлен на рис. 18. В яичниках одной самки находились желтковые ооциты диаметром от 0,1 до 0,4 мм, в яичниках второй самки — диаметром от 0,2 до 0,5 мм.

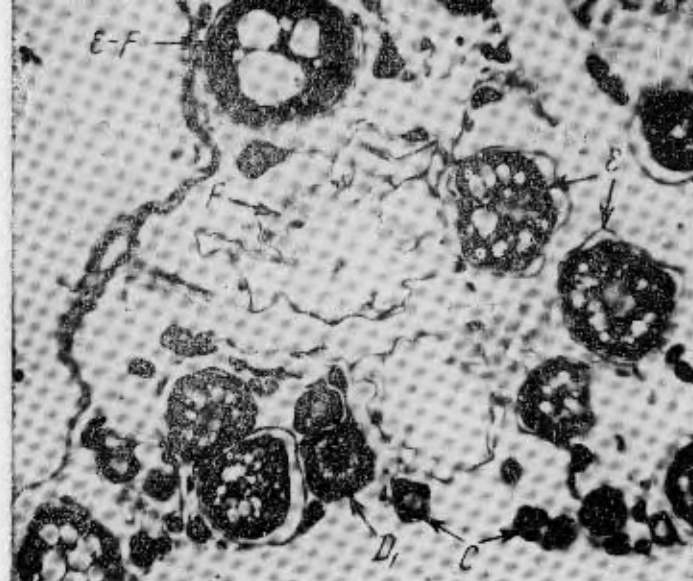
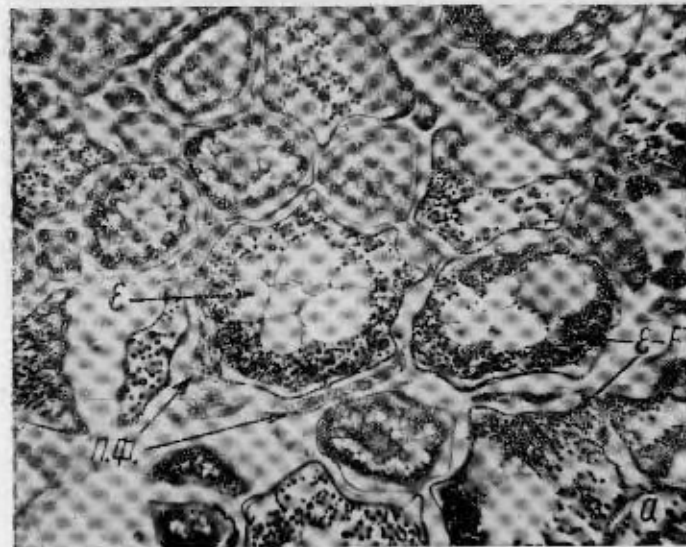


Фото 1 Срез через яичник четвертой самки султанки в VI_n — V стадии зрелости, выметавшей в аквариуме 60 порций икры Ок. 7 X, об. 8 X.

На этой и других микрофотографиях условные обозначения фаз развития половых клеток даны по Мейену (1937), Казанскому (1949) и Кулчеву (1944): C — фаза одноклеточного фолликула, D — фаза вакуолизации цитоплазмы, E — фаза первоначального накопления желтка, E-F — фаза накопления желтка ооцита, F — фаза зрелого ооцита, п.ф. — ястык фолликула, Спг. I — первичные сперматогонии, Спг. E — сперматогонии более поздних порядков, Спг. м — сперматогонии в стадии активного размножения, Спг. I — сперматиды I порядка, Спг. II — сперматиды II порядка, Спг. — сперматиды, Спз — зрелые сперматозоиды.



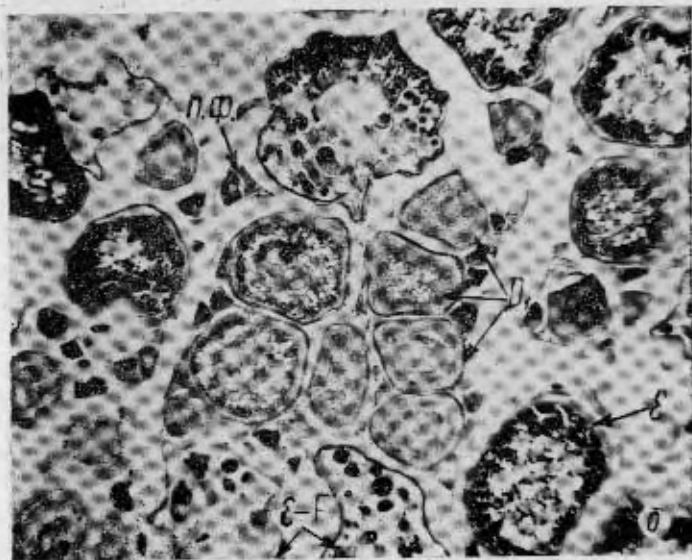


Фото 2. Срезы через яичники султанок, выловленных в разное время суток:
 а — в 7 ч утра 29.VI 1961 г., VI_п — IV стадия зрелости; б — в 13 ч 29.VI 1961 г., VI_п — (IV—V) стадия зрелости; в — в 21 ч 14.VII 1961 г., VI_п — V стадия зрелости. Ок. 7 X, об. 8 X.

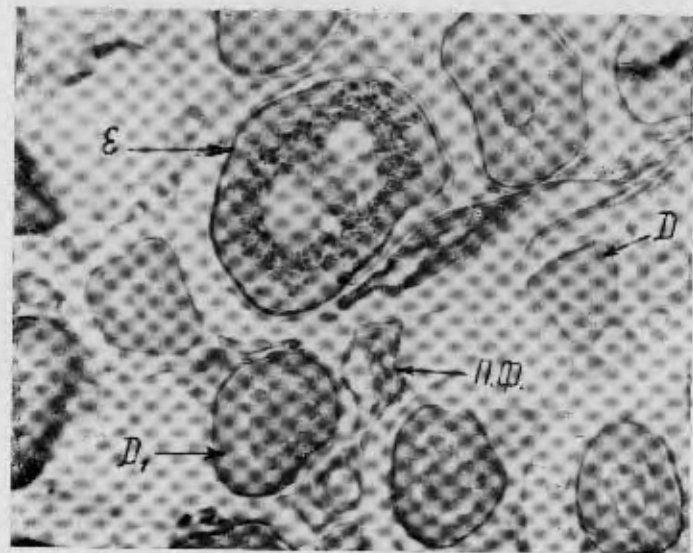


Фото 3. Срез через яичник султанки в VI_п — IV стадии зрелости. Ок. 7 X, об. 8 X.



Фото 4. Срез через семенник султанки, выловленной в Средиземном море в конце нерестового сезона. Ок. 7 X, об. 3 X.

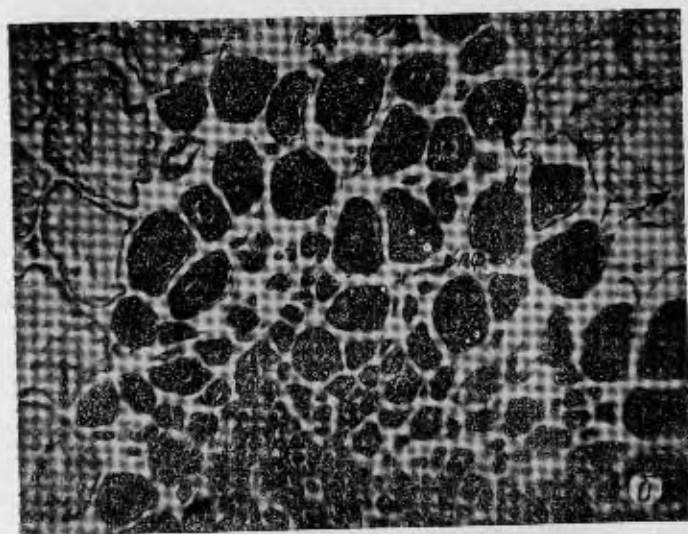
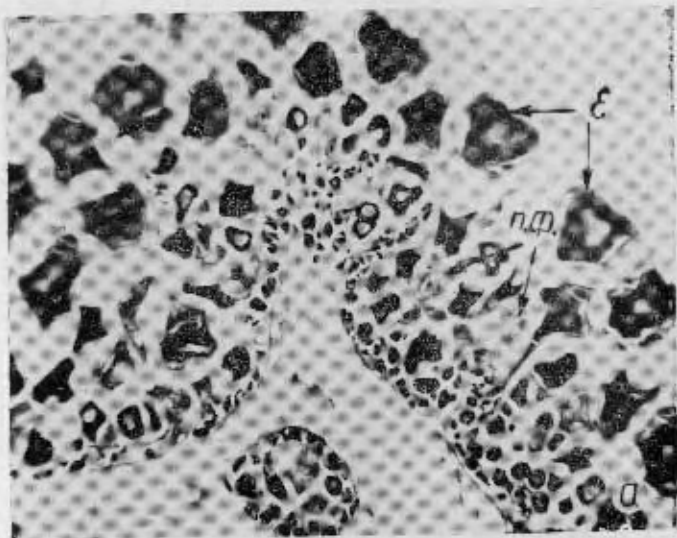


Фото 5. Срезы через яичники морских ершей:
a — VI₂ — IV стадии зрелости, *b* — VI₂ — V стадии зрелости.
 Ок. 7 X, об. 8 X.

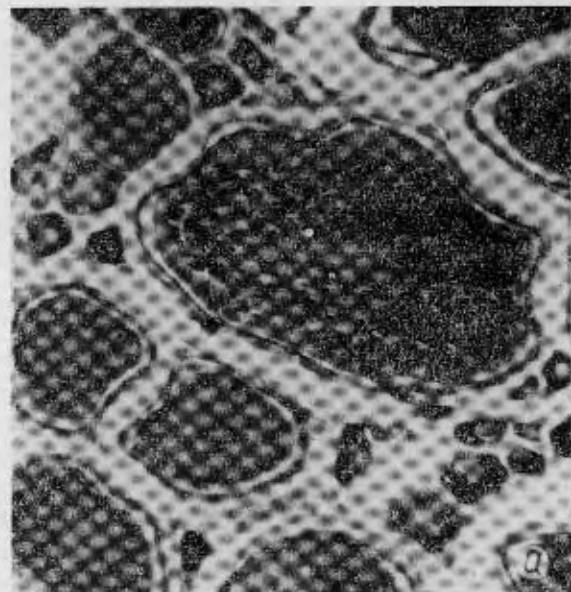


Фото 6. Фрагменты среза через яичник хамсы VI₂ — IV стадии зрелости:
a — в центре среза ооцит в переходной фазе развития от наполненного желтком к зрелому; *b* — ооциты, в различной степени наполненные желтком. Ок. 7 X, об. 8 X.

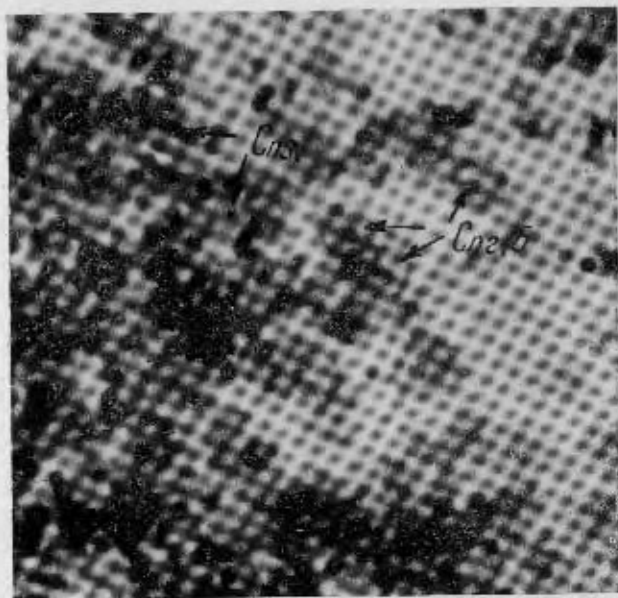


Фото 7. Срез через семенник хамсы. Ок. 7 X, об. 90 X.

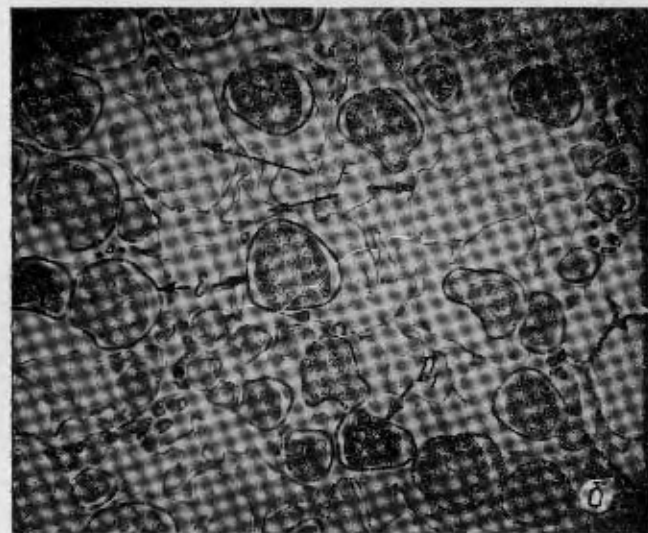
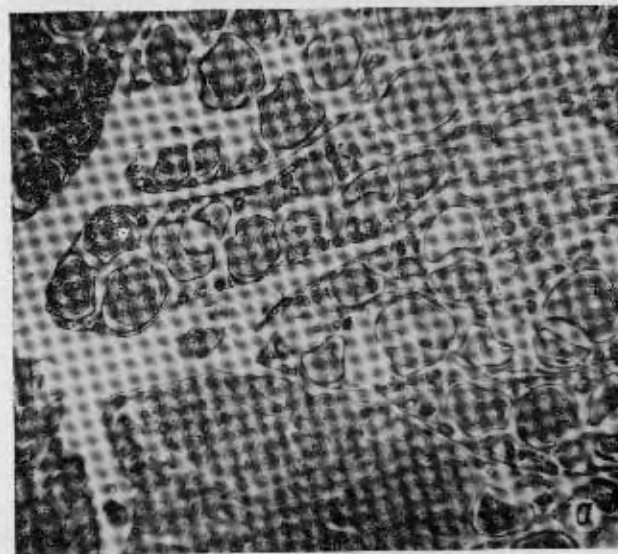


Фото 8. Срезы через половые железы камнного окуня: а — женская часть гонады в VI_п — IV стадиях зрелости, мужская часть гонады содержит зрелые спермии и половые клетки всех более ранних фаз развития; б — женская часть гонады в VI_п — V стадиях зрелости. Ок. 7 X, об. 8 X.



Фото 9. Срез через яичник морского дракона в VI_п — IV стадиях зрелости. Ок. 7 X, об. 8 X.

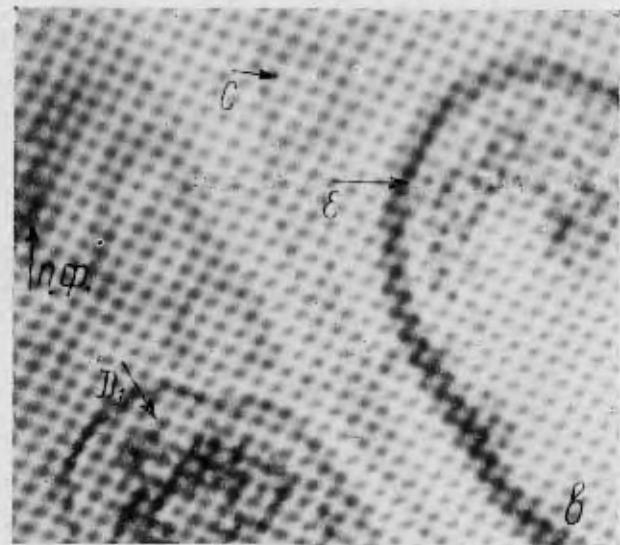
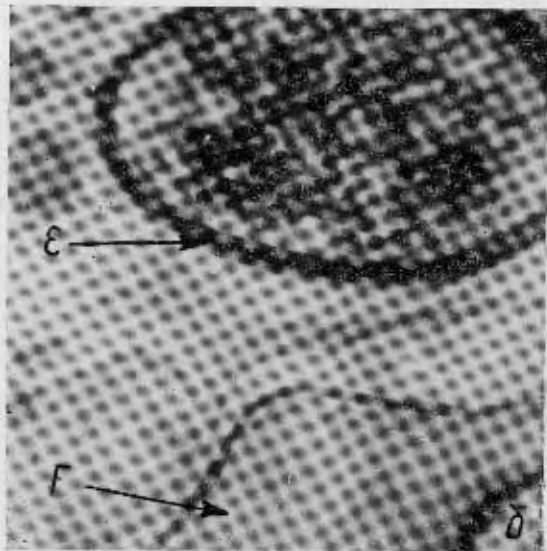
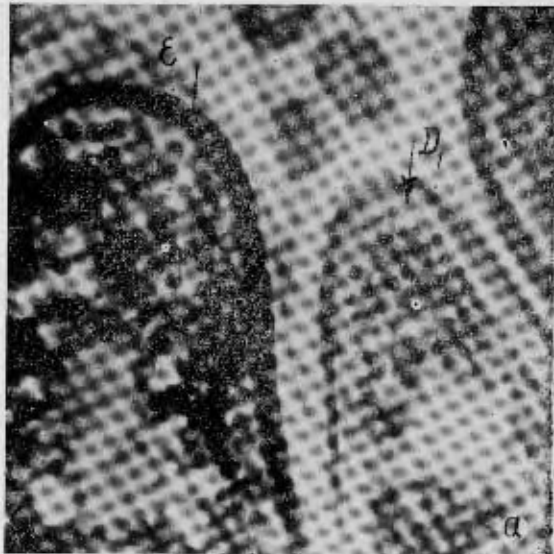


Фото 10. Фрагменты среза через яичник морского дракона в VI_a — V стадии зрелости, выловленного в июле в Средиземном море.

а — фрагмент с наполненным желтком ооцитом, б — со зрелым ооцитом, в — с пустым фолликулом. Ок. 7X, об. 10X.



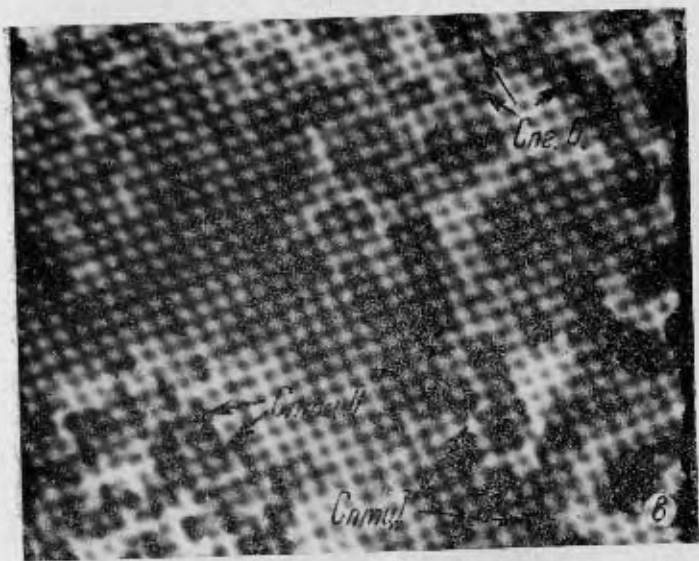
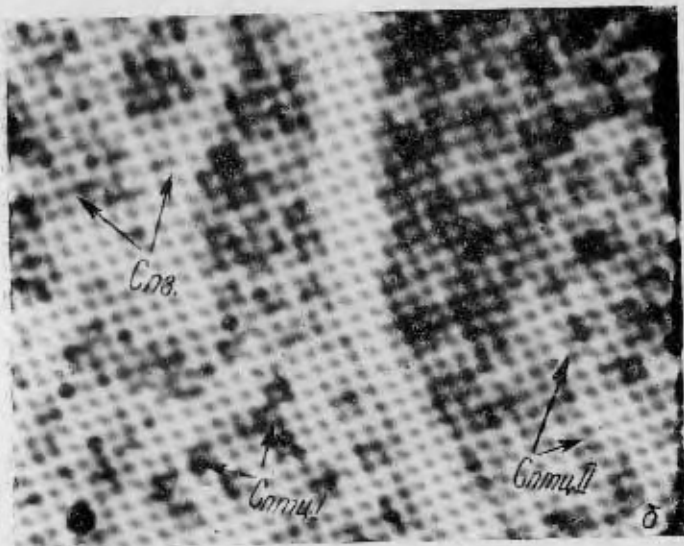


Фото 11. Фрагменты среза через семенник морского дракона, выловленного в начале сентября в Средиземном море:
 а — аннулы с кистами, содержащими полые «летки» разных фаз развития (ок. 7 X, об. 10 X); б — в — участки среза при большом увеличении (ок. 7 X, об. 90 X).

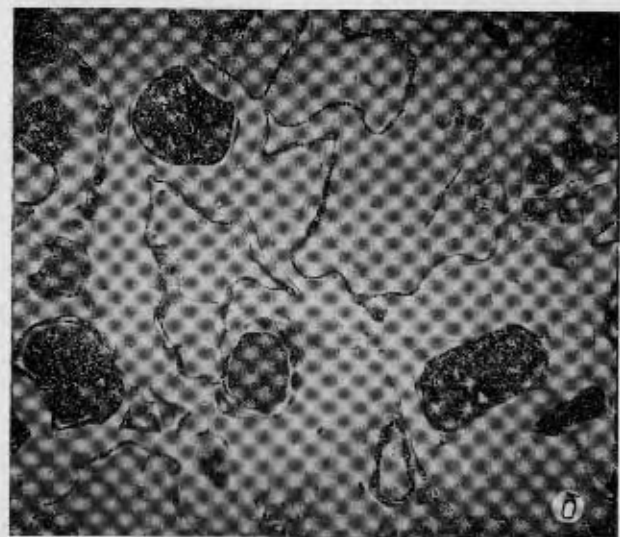
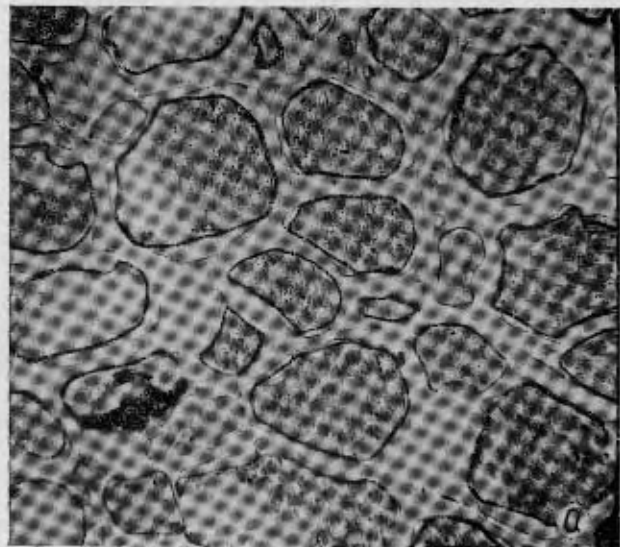


Фото 12. Срезы через яичники звездочета в IV (а) и VI_n — V (б) стадиях зрелости. Ок. 7 X, об. 8 X.

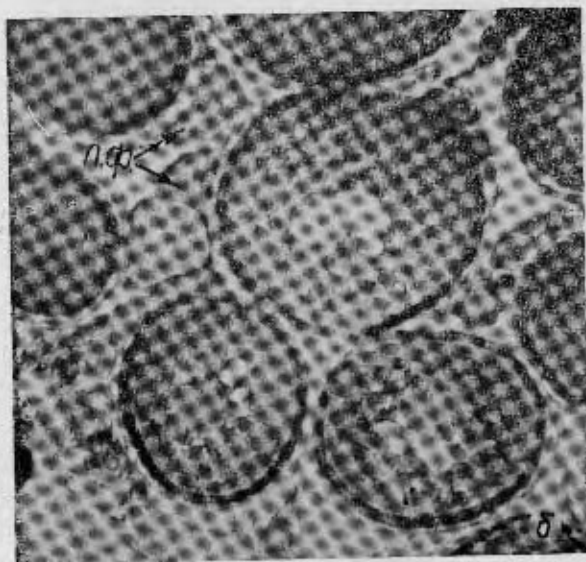
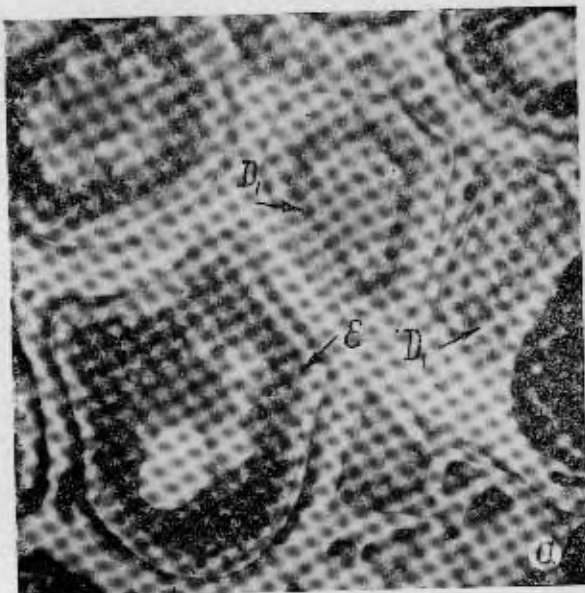


Фото 13. Срезы через яичники камбалы-каלקана в IV (а), VI_н — IV (б) и VI_н — V (в) стадиях зрелости. Ок. 7×, об. 8×.

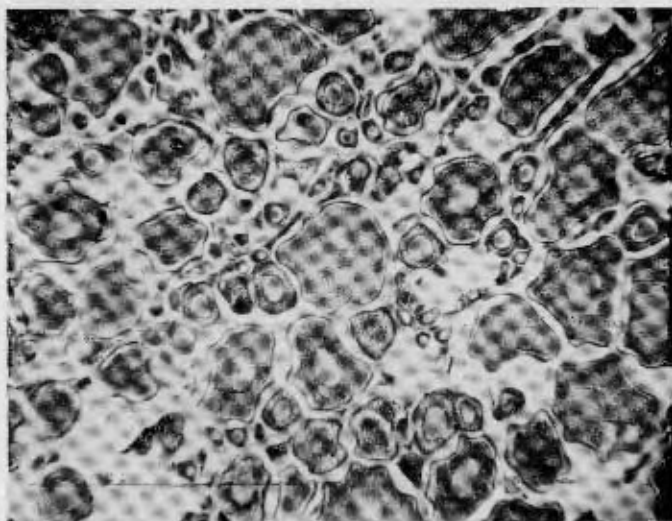


Фото 14. Срез через яичник морского языка в VI_н — IV стадии зрелости. Ок. 7×, об. 8×.

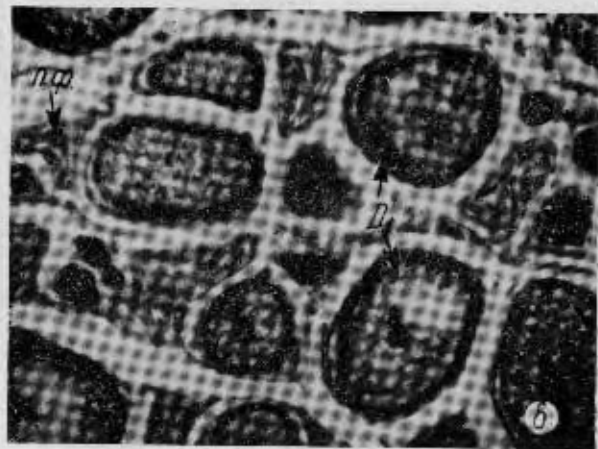
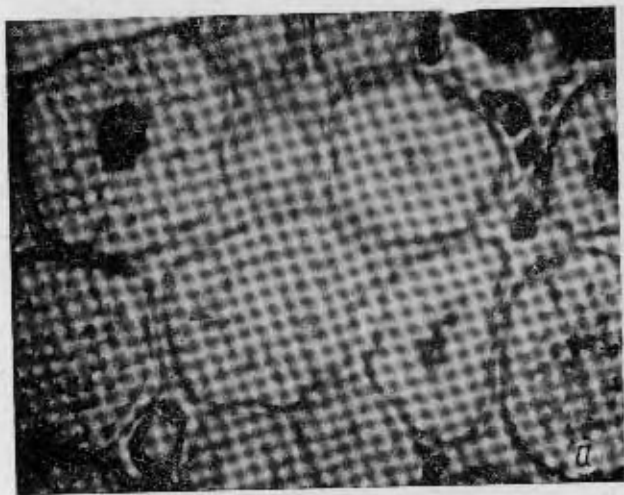
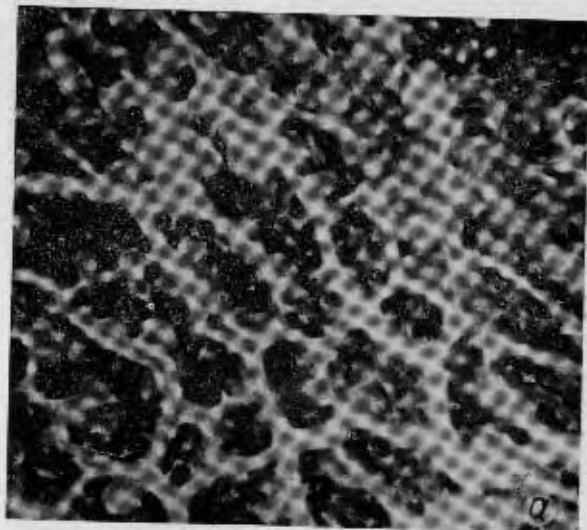
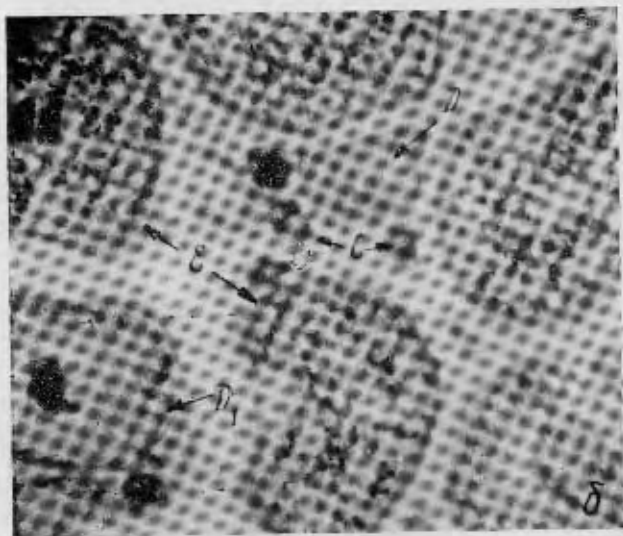


Фото 15 Срезы через яичники смирды в III(a), IV(b) и VI_а—III(в) стадиях зрелости. Ок. 7X, об. 10X.



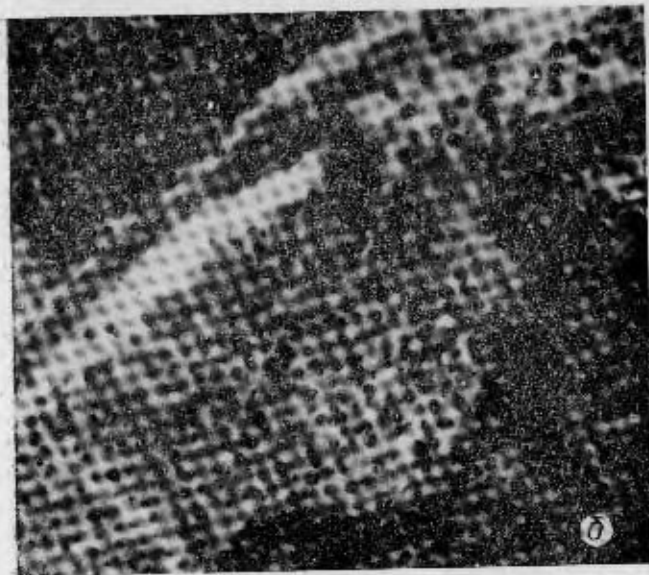


Фото 16. Срез через семенник морской ласточки:
 а — ампулы, заполненные цистами с половыми клетками разных
 фаз развития и зрелыми спермиями (ок. 7X, об. 10 X); б — в центре
 среза зрелые спермии (ок. 7 X, об. 90 X).

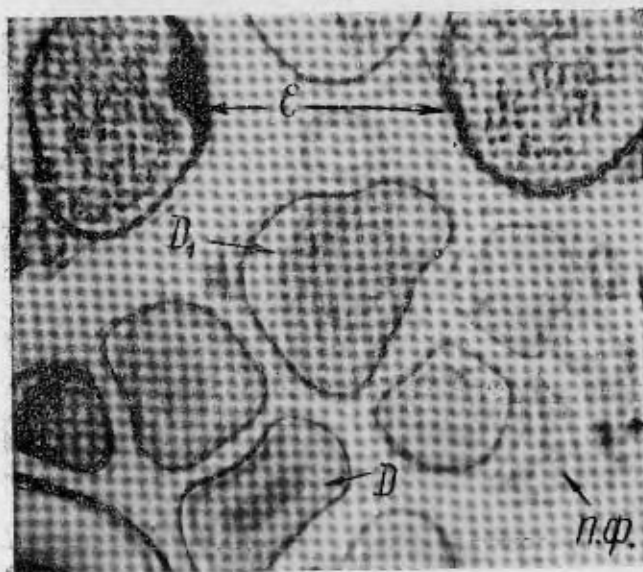


Фото 17. Срез через яичник зеленушки-рулены в VI_а—
 IV стадии зрелости. Ок. 7X, об. 8X.

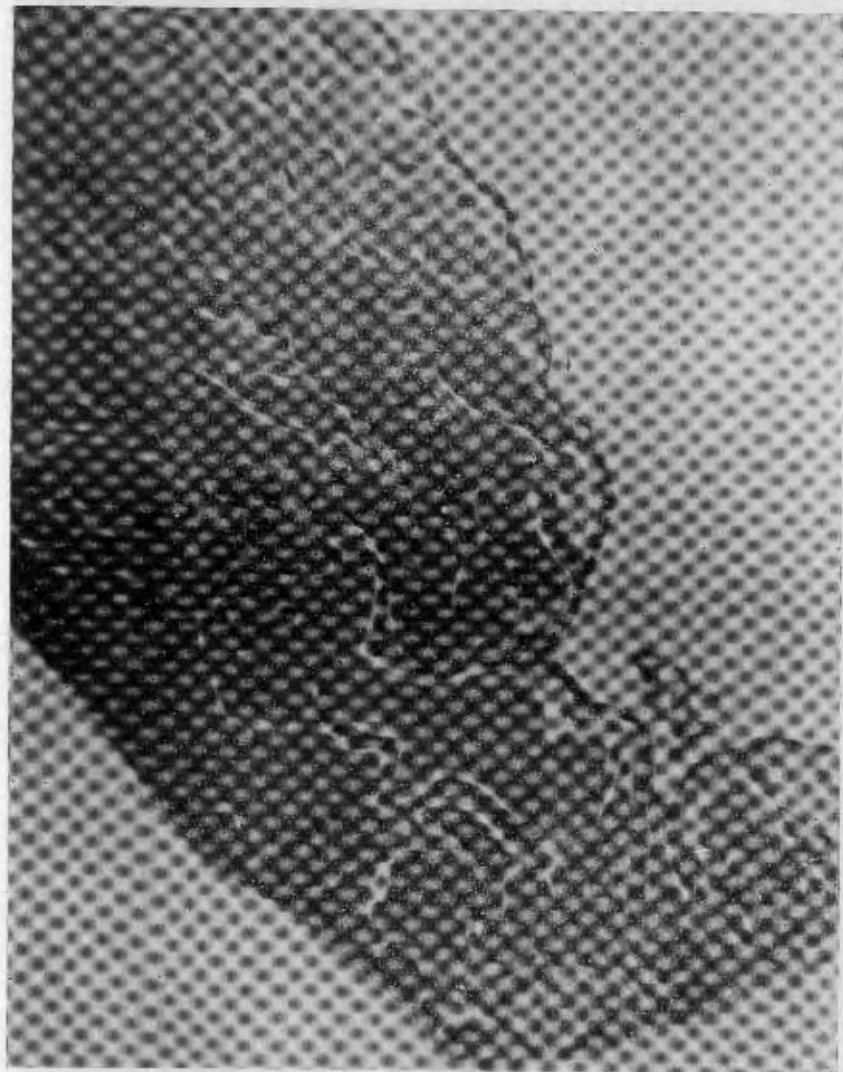


Фото 18. Срез через семенник зеленушки-рулены, выловленной в конце нерестового сезона — все ампулы заполнены спермиями. Ок. 7X, об. 8X.



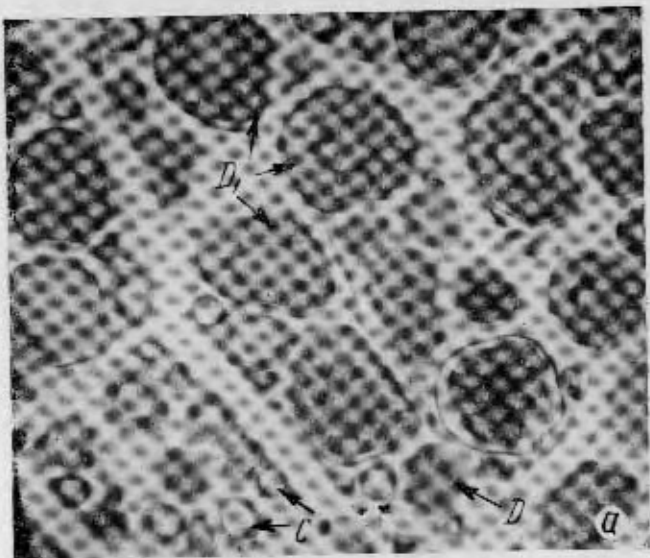
Фото 19. Срез через семенник зеленушки-перепелки III стадии зрелости.

В ампулах постепенно располагаются цисты с половыми клетками разных фаз развития. Ок. 7 X, об. 8 X.



Фото 20. Срезы через яичники зеленушки-раб-чнка.

а — III стадия зрелости (ок. 7 X, об. 8 X); б — VI стадия зрелости (ок. 7 X, об. 3,7 X).



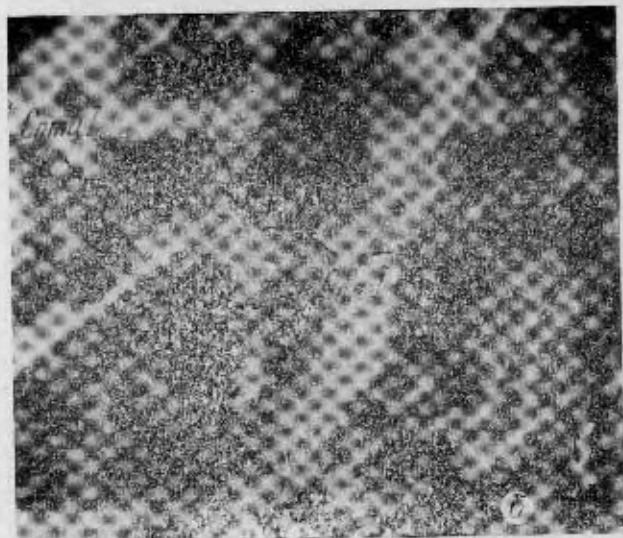


Фото 21. Срез через семенник зеленушки-рыбчика:
 2 — ампулы заполнены цистами с половыми клетками разных фаз развития, в центре ампул видны цисты со зрелыми спермиями (ок. 7 X, об. 10 X); 6, 8 — фрагменты среза при большом увеличении (ок. 7 X, об. 90 X).

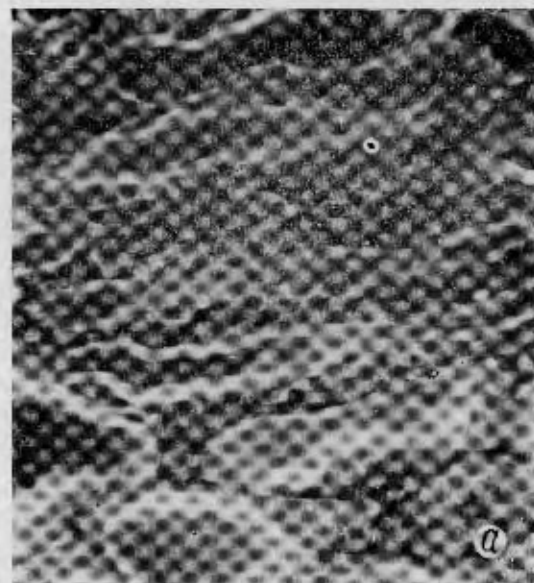


Фото 22. Срез через семенник глазчатого губана:
 а — просветы ампул заполнены зрелыми сперматозоидами, по краям ампул цисты с половыми клетками разных фаз развития (ок. 7 X, об. 10 X); б — фрагмент среза при большом увеличении (ок. 7 X, об. 90 X).

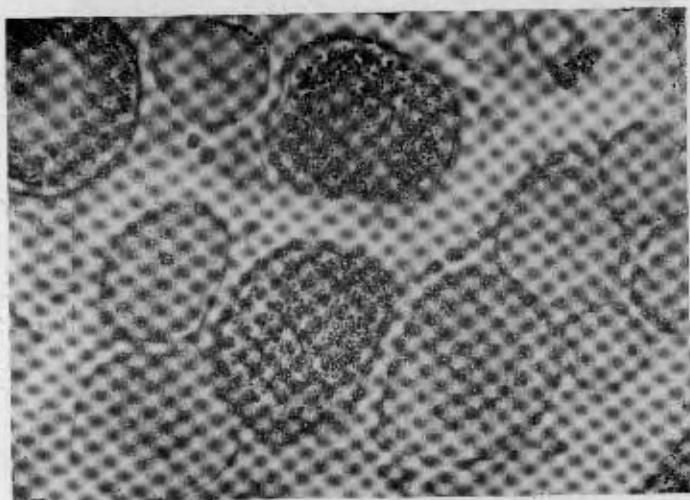


Фото 23. Срез через яичник глазчатого губана в IV стадии зрелости. Ок. 7X, об. 8X.

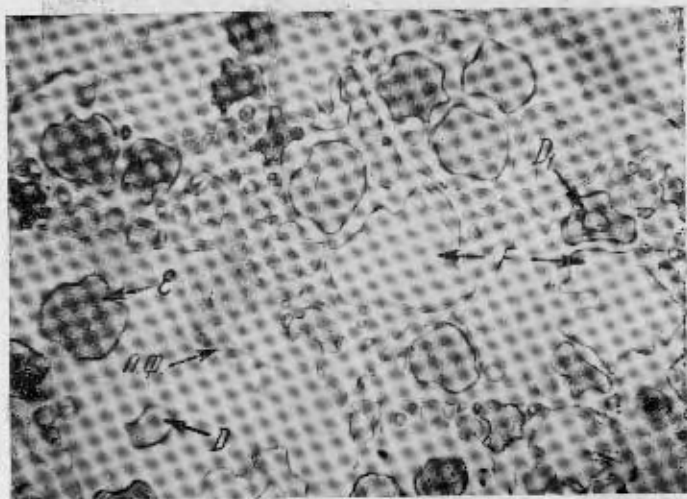


Фото 24. Срез через яичник гребенчатого губана в VI_a — V стадии зрелости. Ок. 7X, об. 8X.



Фото 25. Срез через семенник черноголовой собаки. В центре среза добавочная железа, вокруг гермативная ткань. Ок. 7X, об. 3,7X.

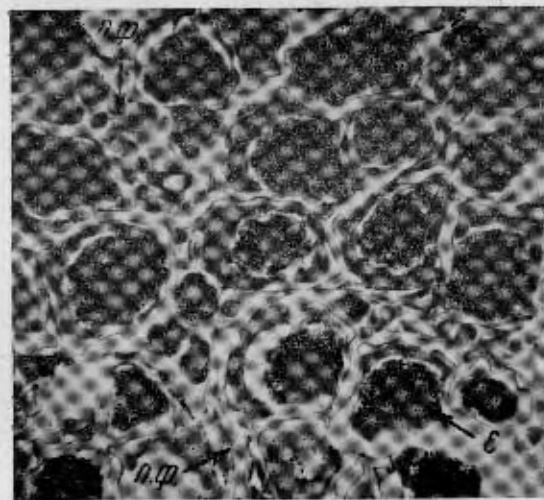


Фото 26. Срез через яичник бычка-травяника в VI_a — IV стадии зрелости. Ок. 7X, об. 3,7X.

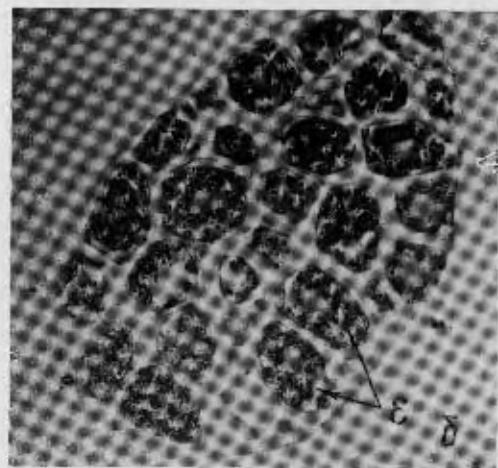
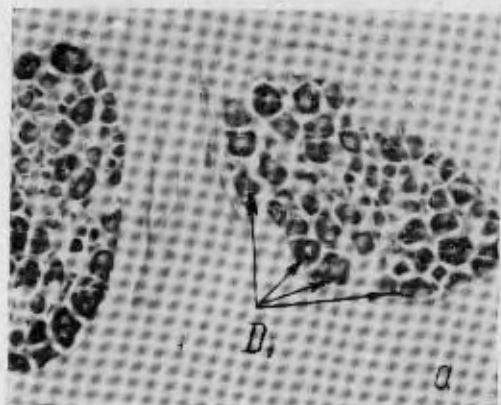


Фото 27. Срезы через яичники бычка-рыси в III(a) и IV(b) стадиях зрелости. Ок. 7X, об. 3X.



Фото 28. Срез через семенник бычка-рыси. По краям ампул расположены цисты с полными клетками разных фаз развития, в центре — остаточные сперм. Ок. 7X, об. 10X.



Фото 29. Срез через яичник морской собачки в VI_a — IV стадии зрелости. Ок. 7X, об. 10X.

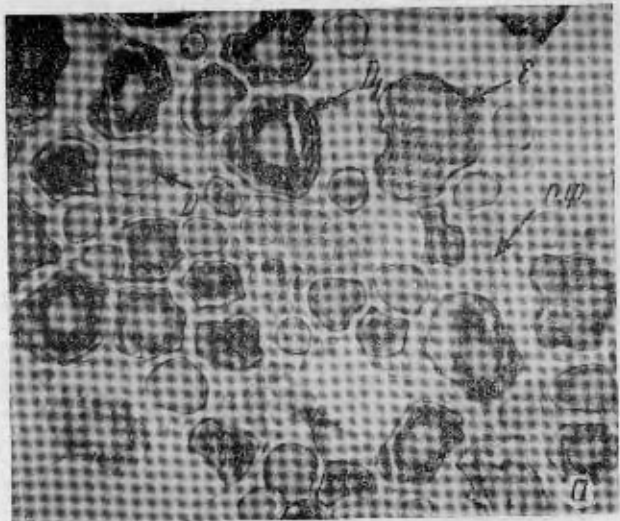


Фото 30. Срезы через яичники мерланга в $VI_n - IV(a)$ и $VI_n - V(b)$ стадиях зрелости. Ок. $7\times$, об. $8\times$.

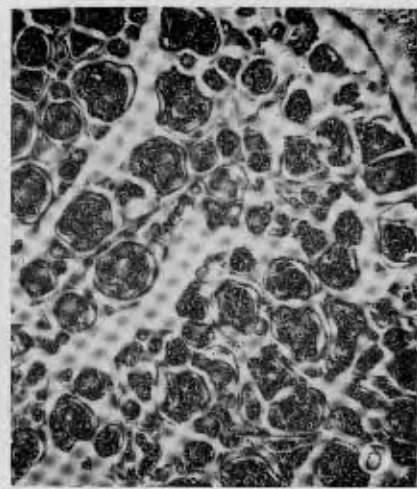


Фото 31. Срезы через яичники морского лосося:
 а - VI_n - III стадия зрелости, 29.X 1964 г. (ок. $7\times$, об. $8\times$); б - VI_n - IV стадия зрелости, 24.XII 1964 г. (ок. $7\times$, об. $3,7\times$).

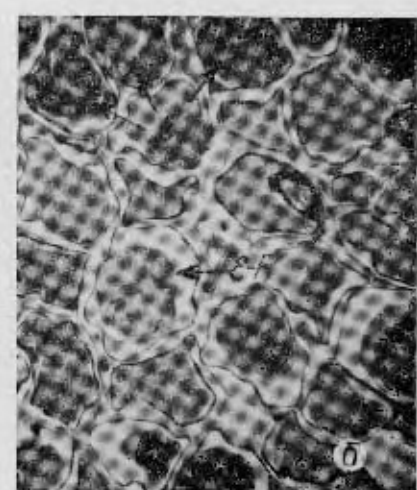
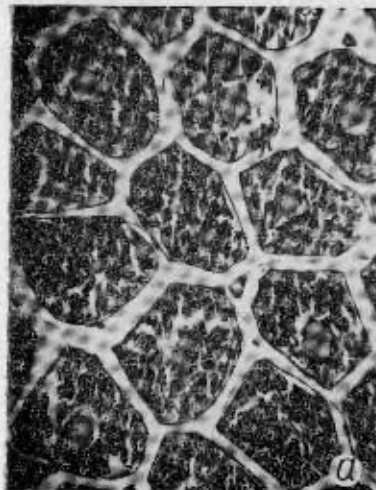


Фото 32. Срезы через яичники глоссы в $IV(a)$ и переходной $IV-V(b)$ стадиях зрелости. Ок. $7\times$, об. $8\times$.



Фото. 33. Срез через семенник тупорылого ящероголова.
В правой части среза — ампулы, заполненные зрелыми сперматозоидами; в левой части — ампулы, содержащие цисты с половыми клетками различных фаз развития и зрелые спермии. Ок. 7 X, об. 3,7 X.

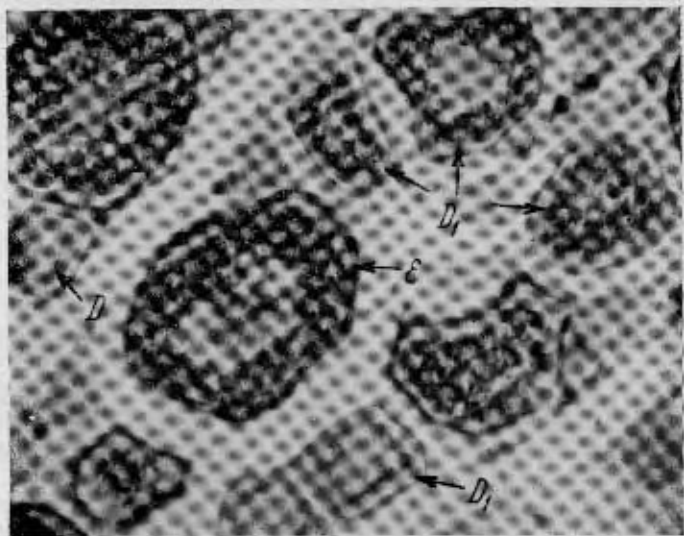


Фото 34. Срез через яичник каменного окуня — *Epiplatys spilargyus* петля в IV стадии зрелости. Ок. 7 X, об. 8 X.

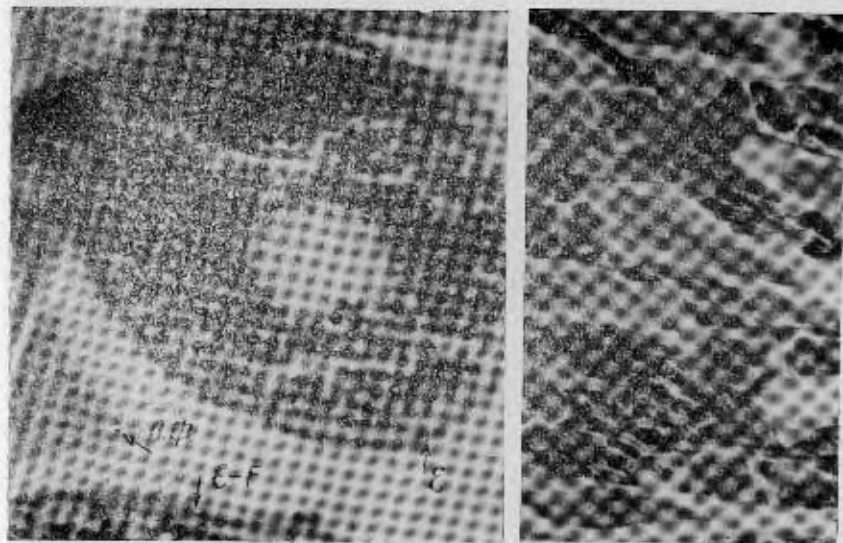


Фото 35. Срез через яичник окуня-лутьяпа — *Lepomis sanguinolentus* в VI_n—IV стадии зрелости. Ок. 7 X, об. 10 X.

Фото 36. Срез через семенник лутьяпа — *Lepomis gibbosus*.
В центре ампул зрелые сперматозоиды, по краям — цисты с половыми клетками разных фаз развития. Ок. 7 X, об. 10 X.

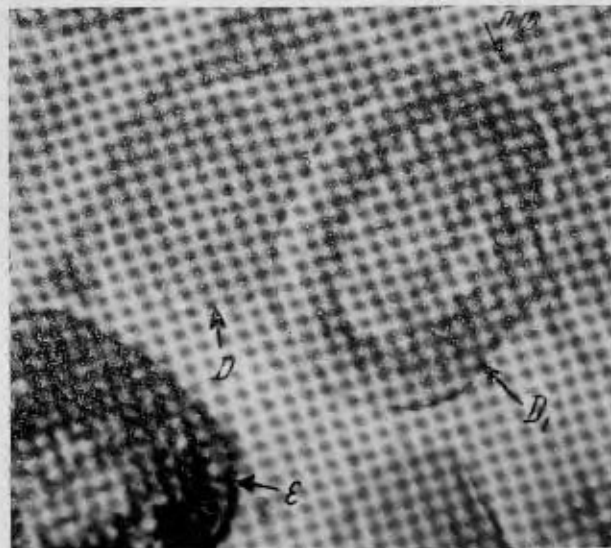


Фото 37. Срез через яичник карпа в VI_n—IV стадии зрелости. Ок. 7 X, об. 8 X.

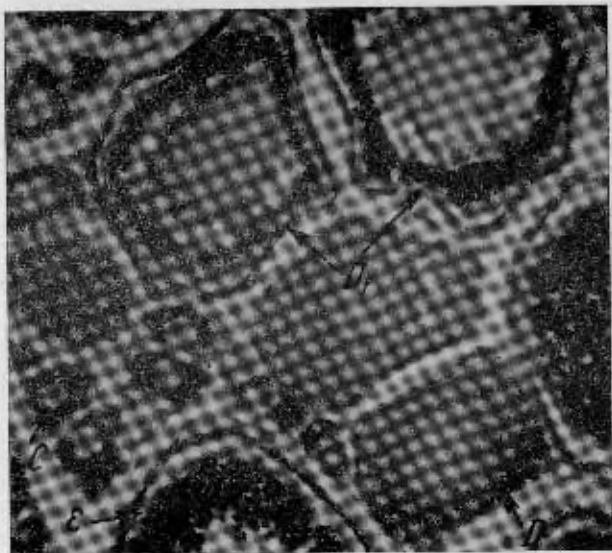


Фото 38. Срез через яичник ставриды селяр — *Salaria tetrapinna* в IV стадии зрелости. Ок. 7X, об. 8X.

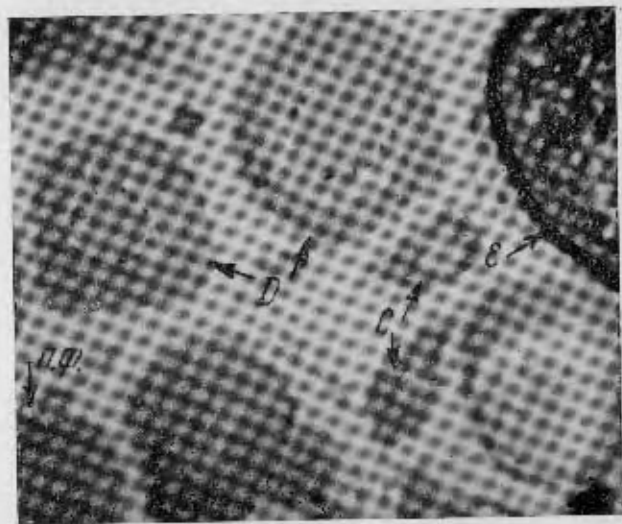
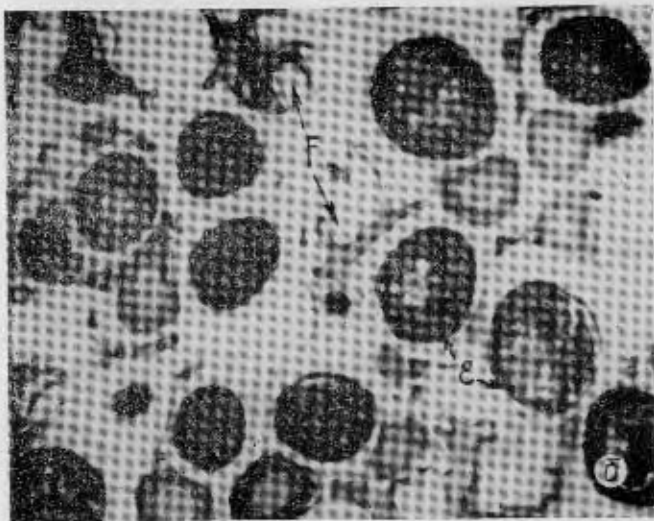
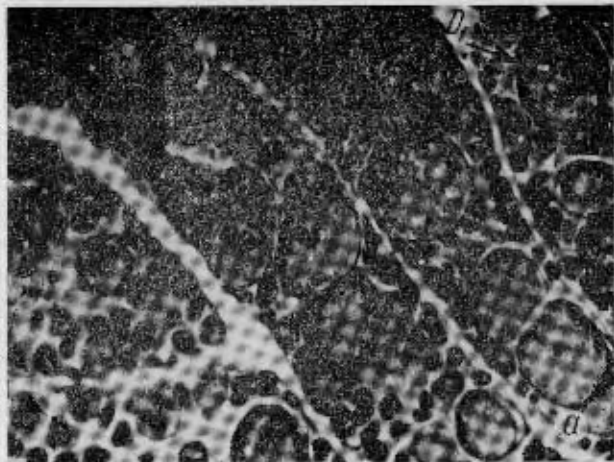


Фото 39. Срез через яичник ставриды-каранкса — *Salaria compressus* в VI — IV стадии зрелости. Ок. 7X, об. 8X.



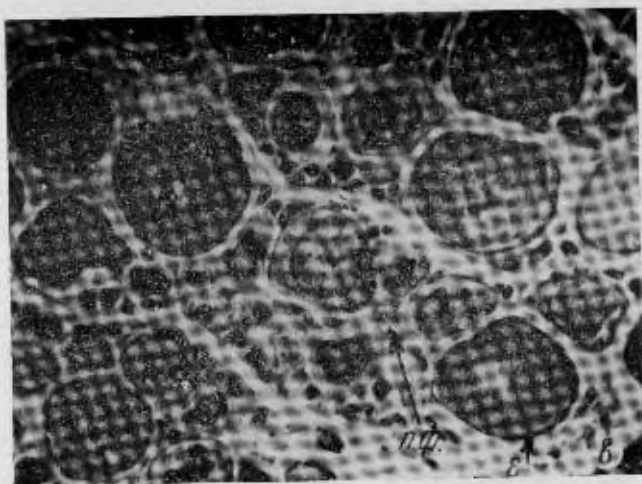


Фото 40. Срезы через яичники японского карася в III (а), V (б) и VI_а — IV (в) стадиях зрелости. Ок. 7 X, об. 8 X.



Фото 41. Срез через яичник большезубана в VI_а — IV стадии зрелости. Ок. 7 X, об. 8 X.

Отсутствие в яичниках второй самки ооцитов размерной группы 0,1 мм свидетельствует о том, что гребенчатому губану свойствен прерывистый тип созревания ооцитов. К сожалению, наши материалы ограничиваются рыбами, выловленными в начале нерестового сезона. А нерест этого вида, как уже упоминалось, длится все лето — с мая по август. И в районе Карадага, где был собран материал, немногочисленные икринки этого вида встречались в планктоне с мая по август (Овен, 1959).

Учитывая результаты наблюдений за нерестом двух самок гребенчатого губана в аквариумах и размерный состав ооцитов у самок, выловленных в мае, растянутость нерестового периода этого вида следует объяснить главным образом разновременностью созревания и вступления в нерест рыб различных возрастных и размерных групп, а не порционностью икрометания.

Возможно, каждая самка нерестится недолго, в течение одной-двух недель, выметывая четыре-пять порций икры. Количество икринок, выметанных самками гребенчатого губана в аквариумах (14 400 и 21 500), вероятно, соответствует их индивидуальной плодовитости.

Сем. Тросперые — *Tripterygiidae*

Черноголовая собачка — *Tripterygion tripteronotus* (Risso). Представители рода *Tripterygion* — небольшие прибрежные рыбки. Промыслового значения не имеют. Встречаются в водах Атлантического океана у берегов Америки и Европы. В Средиземном и Черном морях обитает один вид этого рода — *Tripterygion tripteronotus* (Risso) (Световидов, 1964).

Черноголовая собачка считается редким видом в Черном море. Биология ее не изучена. Известны единичные и редкие случаи поимки ее у крымских берегов (Максимов, 1907—1908; Зернов, 1913; Кирикович, 1927; Попов, 1930). По данным Е. П. Сластененко (1936), черноголовая собачка живет парами у скалистых берегов среди камней. У нее хорошо выражен половой диморфизм, проявляющийся в различной брачной окраске самцов и самок. По меристическим признакам представители разных полов не отличаются друг от друга. Сведения о половом диморфизме, питании и размножении черноголовой собачки содержатся в работе А. Д. Гординой, Л. А. Дуки, Л. С. Овена (1972). Материал собран в 1968—1970 гг. в районе Севастополя.

В Средиземном море нерест этого вида происходит с мая по июль (Abel, 1955), а в Черном море, по нашим данным, начинается в конце мая — начале июня и заканчивается в сентябре. Икринки донные, слабоовальной формы; их продольный диаметр равен 0,76—0,81 мм, поперечный — 0,58—0,63 мм. По данным Е. Абеля (Abel, 1955), самки откладывают икру на скалистом грунте, самцы охраняют ее.

С целью изучения характера икростаяния нами были сделаны гистологические препараты половых желез 8 самок и 19 самцов, измерен диаметр желтковых ооцитов в яичниках 10 половозрелых самок. Самки, пойманные в мас, имели яичники в III и III—IV стадиях зрелости. В июне, июле и августе подавляющее большинство самок имело яичники в VI_n—IV стадии зрелости, у единичных особей гонады были в VI_n—V стадии зрелости. Гистологическая картина половых желез этих самок была одинаковой — на каждом препарате были видны пустые фолликулы и ооциты всех фаз развития периодов малого и большого роста, а на некоторых препаратах — зрелые ооциты. В сентябре преобладали самки, закончившие нерест.

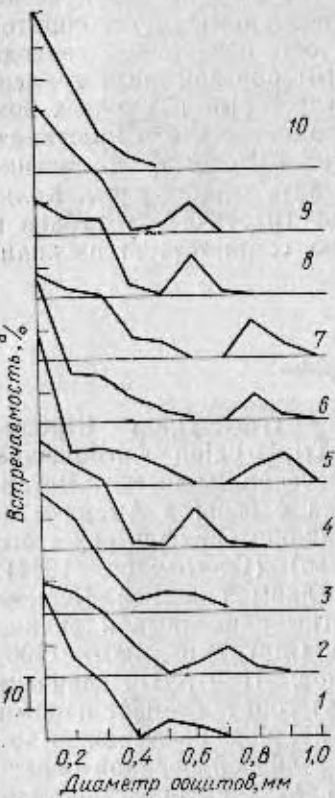


Рис. 19. Размерный состав ооцитов черноголовой собачки в нерестовый сезон в 1969 г.: 1, 2 — 19.VI, 3 — 23.VI, 4 — 2.VII, 5 — 17.VII, 6 — 22.VII, 7, 8 — 25.VII, 9 — 10.VIII, 10 — 1.IX.

Размерный состав ооцитов в яичниках черноголовой собачки в нерестовый сезон представлен на рис. 19. Вариационные кривые в основном двухвершинные. Правый пик соответствует количеству наиболее крупных ооцитов, из которых формируется одна порция икры. В разгар нереста в яичниках, судя по вариационным кривым, имеются ооциты, промежуточные между безжелтковы-

ми и желтковыми. Это свидетельствует о непрерывном типе созревания ооцитов у данного вида.

С целью изучения плодовитости черноголовой собачки нами было подсчитано количество желтковых ооцитов в яичниках 10 нерестящихся самок, выловленных в период с 19.VI по 1.IX включительно. Соответствующие данные приведены в приложении. Полученные величины отражают количество желтковых ооцитов в яичниках различных самок в конкретный момент. Эти величины, несомненно, меньше индивидуальной плодовитости, так как каждая из проанализированных самок вымстила часть икры. В яичниках насчитывается от 510 до 1922 ооцитов. Максимальное количество ооцитов (1922) было обнаружено у одной из самок, выловленных 19.VI. У самки, выловленной через месяц (22.VII), имелось 1792 ооцита, и даже в последний нерестовый месяц (19.VIII) у одной из самок был еще довольно большой запас ооцитов (1070). В разгар нереста в яичниках черноголовой собачки насчитывалось от 60 до 176, или от 4 до 16%, почти зрелых ооцитов, в среднем 10%. Ооциты средних размеров составляют 25% и мелкие ооциты — 65% (приложение).

Таким образом, гистологическая картина яичников, размерный состав ооцитов и показатель порционности свидетельствуют о том, что черноголовой собачке свойствен многопорционный нерест на основе непрерывного типа созревания ооцитов.

Семеники черноголовой собачки парные. Внутри каждой доли расположена массивная добавочная железа, вокруг которой находится генеративная ткань. У самцов, выловленных в июне, добавочная железа крупная, собственно семенник заполнен цистами с половыми клетками различных фаз развития (фото 25). В ходе нереста уменьшаются в объеме как собственно семенник, так и добавочная железа. В сентябре преобладают самцы, закончившие нерест, но наряду с ними нам вплоть до 19.IX встречались текущие самцы черноголовой собачки.

В нерестовый период коэффициент зрелости самок колеблется от 2,1 до 13,9% (в среднем 6,9%), самцов — от 1,3 до 5,1% (в среднем 3,3%).

Размерный состав ооцитов в яичниках черноголовой собачки в нерестовый сезон представлен на рис. 19. Вариационные кривые в основном двухвершинные. Правый пик соответствует количеству наиболее крупных ооцитов, из которых формируется одна порция икры. В разгар нереста в яичниках, судя по вариационным кривым, имеются ооциты, промежуточные между безжелтковы-

ми и желтковыми. Это свидетельствует о непрерывном типе созревания ооцитов у данного вида.

С целью изучения плодовитости черноголовой собачки нами было подсчитано количество желтковых ооцитов в яичниках 10 нерестящихся самок, выловленных в период с 19.VI по 1.IX включительно. Соответствующие данные приведены в приложении. Полученные величины отражают количество желтковых ооцитов в яичниках различных самок в конкретный момент. Эти величины, несомненно, меньше индивидуальной плодовитости, так как каждая из проанализированных самок вымстила часть икры. В яичниках насчитывается от 510 до 1922 ооцитов. Максимальное количество ооцитов (1922) было обнаружено у одной из самок, выловленных 19.VI. У самки, выловленной через месяц (22.VII), имелось 1792 ооцита, и даже в последний нерестовый месяц (19.VIII) у одной из самок был еще довольно большой запас ооцитов (1070). В разгар нереста в яичниках черноголовой собачки насчитывалось от 60 до 176, или от 4 до 16%, почти зрелых ооцитов, в среднем 10%. Ооциты средних размеров составляют 25% и мелкие ооциты — 65% (приложение).

Таким образом, гистологическая картина яичников, размерный состав ооцитов и показатель порционности свидетельствуют о том, что черноголовой собачке свойствен многопорционный нерест на основе непрерывного типа созревания ооцитов.

Сем. Бычковые — Gobiidae

Сведения по экологии бычков, обитающих в Черном и Азовском морях, содержатся в работах Б. И. Москвина (1940), Г. П. Трифонова (1955), Ж. Георгиева, К. Александровой и Д. Николова (1960), Э. М. Калининой (1968), Э. М. Калининой, Л. П. Салеховой (1971).

Бычок-травяник — *Gobius ophiocephalus* Pallas. Достигает 25 см в длину, в некоторых районах Черного и Азовского морей является объектом промысла (Световидов, 1964).

В Средиземном море травяник нерестится в марте. В одно гнездо, построенное из остатков водорослей, откладывают икру 5—10 самок (Nippi, 1936, цит. по Световидову, 1964). В Черном море травяник нерестится с апреля по июль. Ж. Георгиева, К. Александрова, Д. Николов (1960) наблюдали нерест бычка-травяника в природных условиях и в аквариумах. По их данным, травяник откладывает икру в два приема на водную растительность. Икринки у травяника мелкие — высотой 2,4—2,6 мм и шириной 0,8—0,9 мм. Плодовитость, по данным Б. С. Москвина (1940), колеблется от 7 до 22 тыс. икринок.

Проведенный нами гистологический анализ яичников четырех самок травяника, выловленных в начале июня 1964 г., подтверждает порционный характер нереста бычка-травяника (фото 26). На срезе видны крупные желтковые ооциты, пустые

фолликулы, мелкие ооциты периода малого роста и немногочисленные ооциты в фазе вакуолизации цитоплазмы. Промеры оварияльной икры выявляют четкое обособление большой группы желтковых ооцитов от резервных (рис. 20).

У самки длиной 16 см, пойманной 31.V 1973 г., мы подсчитали количество ооцитов трех размерных групп. Всего в ястыке имелось 38 600 ооцитов. Из них крупных, наполненных желтком — 27 600, ооцитов средних размеров в фазе первоначального отложения желтка — 400 и мелких ооцитов в фазе вакуолизации и, возможно, резервных — 10 600. Вероятно, для вымета в текущем году предназначены только крупные желтковые ооциты, могут созреть немногочисленные ооциты в фазе первоначального отложения желтка, а самые мелкие остаются на следующий год.

Таким образом, исходя из размерного состава ооцитов и гистологической картины яичников в разгар нереста, можно отнести бычка-травяника к рыбам с прерывистым типом созревания ооцитов и порционным икрометанием.

Бычок-рысь — *Gobius bucchichi* Steindachner. Принадлежит к мелким промысловым рыбам. Максимальная длина его 7—9 см. Встречается в Средиземном и Адриатическом морях (Световидов, 1964). В Черном море считался редким видом. При исследовании ихтиофауны взрослых биоценозов североафриканских бухт А. Д. Гордина обнаружила в значительных количествах

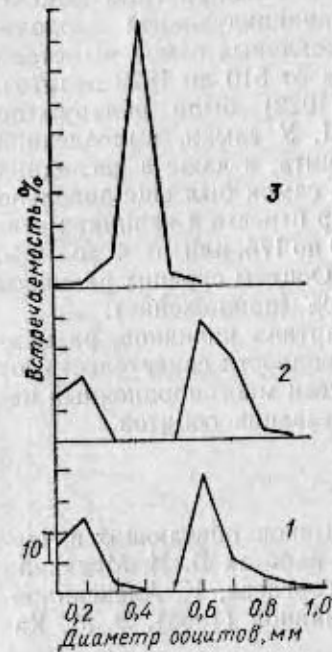


Рис. 20. Размерный состав ооцитов бычка-травяника в нерестовый сезон:
1 — 27.V 1966 г., 2 — 3.VI 1965 г., 3 — 4.VII 1964 г.

бычка-рысь в Казачьей бухте на илисто-песчаном грунте среди зарослей zostеры. Материал, собранный в апреле — декабре 1971 г. и в мае — июле 1972 г., позволил получить интересные сведения по биологии этого вида (Гордина, Дука, Овен, 1974). Рыбу ловили креветочным сачком, который протягивали в прибрежных мелководных участках бухты с зарослями zostеры. Было обработано более 500 экземпляров бычка этого вида, изготовлены гистологические препараты половых желез 30 самок и 17 самцов, определена плодовитость 49 самок, проведены наблюдения за размножением бычка-рыси в аквариумах.

Бычок-рысь созревает на первом году жизни. Нерестится ежегодно с конца мая до августа. Разгар нереста приходится

на июнь — июль. Овариальная икра мелкая, округлой формы. Ооциты периода большого роста имеют диаметр 0,1—0,3 мм, ооциты периода созревания — 0,4 мм. Оплодотворенные икринки яйцевидной формы, поперечно-продольный диаметр их составляет 1,05—1,56 мм. В июле нерестовое стадо бычка-рыси пополняется молодыми рыбами, которым в текущем нерестовом сезоне исполняется год и которые впервые участвуют в нересте.

Максимальный коэффициент зрелости самок равен 22,9%, самцов — 8,7%. В августе коэффициент зрелости и самок и самцов резко снижается и по декабрь включительно у большинства рыб не превышает 1% (приложение). При определении плодовитости мы учитывали желтковые ооциты по трем размерным группам — мелкие (0,1 мм), средние (0,2 мм) и крупные (0,3—0,4 мм). В апреле и мае в яичниках бычка-рыси были обнаружены только мелкие и средние желтковые ооциты в количестве от 1,84 до 10,2 тыс., в среднем 5,3 тыс. (приложение). Преобладали средние ооциты. Они составляли в среднем от 60 до 81%, у отдельных особей — до 92% общего количества желтковых ооцитов. В июне и июле в яичниках большинства самок бычка-рыси преобладают крупные ооциты (приложение). Так, у 10 самок из 14, выловленных в июне, в яичниках преобладали крупные ооциты, причем у 4 самок они составляли 100%. Из 19 самок, пойманных в июле, у 10 имелись крупные желтковые ооциты. У отдельных особей яичники содержали только одноразмерные крупные желтковые ооциты и мельчайшие безжелтковые. У других самок крупные ооциты в среднем составляли 61,6% общего числа желтковых ооцитов.

В разгар нереста нам попадались самки с текучей икрой. У одной из таких самок, длиной 4,3 см, 16.VI было искусственно отцежено 2823 икринки. В ястыке ее остались только безжелтковые и 979 мелких желтковых ооцитов.

5.VII в аквариуме, где содержались одна самка и два самца бычка-рыси, была обнаружена живая оплодотворенная икра на нижней стороне камня, приподнятого над дном. Икринки были подвижно прикреплены к камню пучком нитей и ровным слоем покрывали участок камня площадью примерно 20 см². На этом участке помещалось около 5000 икринок. Икра была оставлена на камне в аквариуме для инкубации, но в первый же день бычки почти всю ее съели.

10.VII в аквариуме, где находилось около 50 бычков, на внутренней стороне пустой раковины мидий, была обнаружена кладка, охраняемая самцом. В кладке насчитывалось 4556 оплодотворенных икринок. Количество выметываемых бычком икринок меньше количества желтковых ооцитов, имеющих в яичнике. Поэтому за величину плодовитости следует принимать количество крупных ооцитов (графа 7 приложения), а не общее количество желтковых ооцитов (графа 4 приложения). Таким

образом, средняя плодовитость бычка-рыси равна 1—3 тыс. икринок, максимальная — 6 тыс.

Гистологический анализ половых желез бычка-рыси показал, что в апреле — мае у большинства самок яичники находятся в III стадии зрелости, а в июне — июле — в IV, переходной IV—V и V стадиях зрелости (фото 27). В июле наряду с самками, находящимися в преднерестовом состоянии, встречаются самки с гонадами в стадии выбоя, т. е. отставшие икрю и закончившие нерест.

Исходя из размерного состава желтковых ооцитов в яичниках самок в мае — июне и июле, процентного соотношения мелких и крупных ооцитов, гистологического анализа яичников в течение всего нерестового периода и наблюдений за нерестом в аквариумах, мы пришли к выводу о одновременном икрометании у бычка-рыси. Продолжительность нерестового периода — 2—2,5 месяца — обусловлена разновременностью созревания и икрометания самок различных возрастных и размерных групп.

Самцы, как показал гистологический анализ семенников, участвуют в нересте длительное время. В их половых железах начиная с конца апреля и кончая серединой августа имеются половые клетки всех фаз развития, включая зрелые спермии. Но индивидуальные сроки нереста самцов различны. Одни самцы заканчивают нерест в середине июля, другие — в середине августа. Так, у самца, выловленного 17.V, все ампулы семенника были заполнены половыми клетками разных фаз развития и зрелыми спермиями, а у самца, пойманного 14.VII, многие ампулы были опустошены; в некоторых по краям имелись цисты с половыми клетками разных фаз, а в центре — остаточные спермии (фото 28). Благодаря последовательному созреванию половых клеток самцы могут неоднократно участвовать в нересте в течение одного сезона.

Сем. Морские собачки — *Blenniidae*

Морская собачка — *Blennius sanguinolentus* Pallas. Это самая крупная и многочисленная морская собачка в Черном море (Москин, 1940; Георгиев, Александрова, Николов, 1960). Нерестовый период ее длится с середины апреля до конца июня (Размножение и экология массовых рыб Черного моря..., 1970). Икринки сферические, слегка сплюснутые на полюсах, шириной 1,2—1,35 мм и высотой 0,8—0,9 мм (Калинина, Салехова, 1971). Вторичная оболочка икринок, на нижней стороне утолщенная, выделяет клейкое вещество, с помощью которого икринки прочно приклеиваются к субстрату. Нерест порционный. По данным Ж. Георгиева, К. Александровой и Д. Николова (1960), морская собачка выметывает три порции икры за сезон. Э. М. Калинина, основываясь на собственных

наблюдениях за нерестом морских собачек разных видов в море и в аквариумах, считает, что они выметывают значительно больше трех порций икры за сезон. Так, одна пара морской собачки павлина — *Blennius pavo* Risso в аквариуме в течение двух месяцев метала икру регулярно каждую неделю. «Следовательно, за весь нерестовый сезон, который длится у этого вида три месяца, может быть выметано свыше десяти порций икры» (Размножение и экология массовых рыб Черного моря..., 1970, с. 93). По данным Э. М. Калининой, морская собачка откладывает за один раз в среднем 3800 икринок.

Плодовитость этого вида, определенная К. А. Виноградовым и К. С. Ткачевой (1950) у 12 экземпляров длиной 15,5—20,0 см, колебалась от 3336 до 12 141 икринок. У большинства самок были подсчитаны икринки диаметром 1,0 мм, у некоторых — диаметром от 0,5 до 1,0 мм и у двух экземпляров — диаметром 1,2 мм и 1,3 мм, т. е. зрелые, готовые к вымету. Значит, количество икринок у этих двух собачек (4368 и 6415) можно считать равным одной порции (Виноградов, Ткачева, 1950, с. 33, табл. 28).

Нами сделаны гистологические срезы через яичники четырех самок морской собачки, выловленных в мае, июне и июле, и одного самца, пойманного в конце июля.

В мае и июне яичники находились в VI_n — IV стадии зрелости (фото 29). На срезах видны разноразмерные желтковые ооциты, пустые фолликулы и мелкие безжелтковые ооциты. Утолщение оболочки с одной стороны появляется у ооцитов в фазе вакуолизации.

Половые железы самца морской собачки находились в стадии выбоя. В центре их располагается добавочная железа, по краям — семенниковая ткань. В спавшихся ампулах семенника есть небольшое количество оставшихся сперматозоидов. Добавочная железа морских собачек продуцирует богатый липидами секрет, изливающийся в семявыносящие каналы. Полагают, что этот секрет способствует продлению жизни спермиев, а также усиливает клейкость выростов оболочки икринок, с помощью которых они прикрепляются к субстрату (Eggert, 1931; Шапур, 1921, цит. по Турдакову, 1972).

Результаты измерений диаметра овариальных икринок у морской собачки представлены на рис. 21. Размерный состав

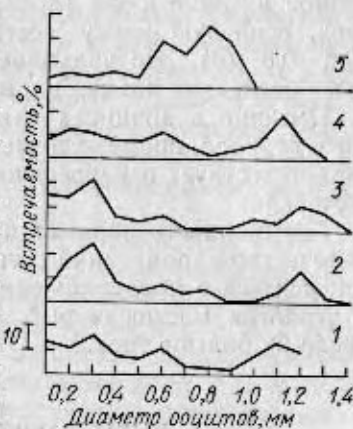


Рис. 21. Размерный состав ооцитов морской собачки в перестовый сезон:
1 — 22.IV 1967 г., 2 — 5.V 1966 г.,
3 — 4.VI 1964 г., 4 — 20.VI 1967 г., 5 — 27.VI 1967 г.

ооцитов в яичниках с конца апреля до 20.VI почти одинаков. Вариационные кривые охватывают широкий размерный ряд ооцитов — от 0,1 до 1,2—1,3 мм. Зрелые икринки диаметром 1,1—1,3 мм образуют правый пик. Большой процент составляют мелкие ооциты диаметром 0,1—0,4 мм. Желтковые ооциты размерных групп 0,4—1,0 мм составляют от 1 до 10%. У самки, выловленной в конце июня (кривая 5), т. е. в конце нерестового сезона, основную массу составляют ооциты средних размеров (0,6—0,8 мм). Это указывает на то, что у данной самки созревают последние порции икры.

Наличие в яичниках самок в течение почти всего нерестового периода промежуточных ооцитов 0,1—0,3 мм в диаметре свидетельствует о непрерывном типе созревания ооцитов у данного вида.

Порционность икрометания морской собачки несомненна, но количество икрометаний остается не выясненным. Можно только согласиться с предположением Э. М. Калининой (Размножение и экология массовых рыб Черного моря..., 1970) о том, что число их больше трех.

РЫБЫ, РАЗМНОЖАЮЩИЕСЯ В ХОЛОДНОЕ ВРЕМЯ ГОДА

Сем. Трекковые — Gadidae

Черноморский мерланг — *Odontogadus merlangus euxinus* (Nordmann). В Черном море размножается круглогодично. Массовый нерест приурочен к холодному времени года. Зимой мерланг нерестится в верхнем 80-метровом слое воды при температуре 7—8°С, а летом — в постоянно охлажденном промежуточном слое на глубине 40—50 м, с температурой воды 6—8°С (Бурдак, 1955, 1956, 1964). Икрометание у мерланга порционное. По данным различных авторов, самки этого вида за сезон выметывают две — четыре порции икры (Смирнов, 1949; Виноградов, Ткачева, 1950; Пробатов, Уральская, 1957; Георгиев, Александрова, Николов, 1960).

Новые сведения о количестве порций икры у мерланга были получены В. Д. Бурдак (1955, 1964). Проведя биометрический анализ внутриовариальной икры 32 самок, выловленных с августа 1954 г. по июль 1955 г., она выявила в яичниках от двух до шести статистически достоверных поколений желтковых ооцитов. Причем, как отмечает автор, «в большинстве случаев отдельные поколения икры в яичниках, соответствующие отдельным порциям икрометания, сгруппированы попарно, образуя одну, две или три группы» (Бурдак, 1964, с. 245). На основании проведенных исследований, В. Д. Бурдак (1964) высказала предположение о выметывании черноморским мерлангом шести

или более порций икры за нерестовый сезон. Растяннутость нереста особи в связи с порционным икрометанием и круглогодичность нереста вида чрезвычайно затрудняют изучение размножения черноморского мерланга.

Мы располагаем материалом, который позволяет пополнить имеющиеся в литературе сведения и высказать некоторые новые соображения об особенностях нереста данного вида. Материал был собран в районе Севастополя в 1964 и 1973 гг. и в районе Карадага в 1960, 1962 и 1963 гг. Сборы охватывают почти все месяцы года, за исключением июля, августа и ноября. Нами были проведены наблюдения за нерестом мерланга в аквариуме, биометрический анализ овариальной икры, гистологический анализ половых желез и определено количество овариальных икринок у самок в разгар нереста.

Самка и два самца жили в аквариуме с 27.I по 20.III 1964 г. Результаты наблюдений представлены в приложении. Первый раз икра в аквариуме была обнаружена в 19 ч 30.I. Вторая порция икры была выметана 2.II. Всего за период с 30.I по 21.II, т. е. в течение 23 суток, самка выметала шесть порций икры. Промежутки между икрометаниями длились от 2 до 9 суток. Очередность выметов первых четырех порций подтверждает попарное созревание порций, выявленное В. Д. Бурдак (1956, 1964). По времени вымета оказались сближенными первая и вторая, затем третья и четвертая порции. Перерыв между этими сближенными икрометаниями длился 9 суток. Однако эта закономерность в дальнейшем нарушилась: пятая порция икры была выметана на четвертые сутки после четвертой порции, а шестая — также на четвертые сутки после пятой. После вымета шестой порции икры рыбы прекратили нерест и жили в аквариуме еще месяц. Гистологический анализ яичников самки 20.III выявил резорбцию крупных желтковых ооцитов. Вероятно, нерест мерланга прекратился преждевременно по не известным нам причинам.

Количество выметанных в аквариуме одной самкой порций икры совпадает с предположением В. Д. Бурдак о шестикратном икрометании у черноморского мерланга. Наш первый и неполный опыт с одной самкой явно недостаточен для суждения о количестве порций икры. Тот факт, что за шесть раз самка отметала всего 21 700 икринок, заставляет предположить, что данному виду свойственно метать большее количество порций. В аквариуме самка выметывала за один раз от 1400 до 5300 икринок. О количестве икринок в одной порции у самок мерланга в природных условиях дает представление графа 6 приложения.

В яичниках всех самок старшая генерация состояла из зрелых икринок, следовательно, их количество соответствует величине одной порции икры. У самок длиной 18,1—21,8 см количество зрелых икринок колеблется от 2000 до 5200, т. е. в море

за один раз самки мерланга выметывают столько же икринок, сколько выметывала самка в неволе. Максимальное количество зрелых икринок (10 600) содержалось в яичниках самой крупной из проанализированных самок — длиной 22,0 см (приложение). Количество зрелых икринок составляет в среднем 3,8% общего количества зрелых и желтковых ооцитов. Общее количество оварнальных икринок у рыб длиной 18,1—22,0 см колеблется от 58 000 до 202 200.

По данным К. А. Виноградова и К. С. Ткачевой (1950, табл. 30), у рыб длиной 12,4—24,0 см насчитывается от 4422 до 588 100 икринок, причем благодаря порционности нереста, как отмечают авторы, количество икринок уменьшается от февраля к апрелю. По данным В. Д. Бурдак (1964), яичники самок длиной 16,9—20,6 см в ноябре — декабре содержат от 96 000 до 195 000 желтковых ооцитов, количество их увеличивается с размером самок.

Если проанализировать данные различных авторов для рыб одной размерной группы, то окажется, что в ноябре самка длиной 20,6 см имела 195 000 желтковых ооцитов (Бурдак, 1964), в марте у рыб длиной 20,0 см в яичниках насчитывалось 90 700 икринок (среднее для трех экземпляров, наши данные), а в апреле самка длиной 20,8 см имела 20 576 икринок (Виноградов, Ткачева, 1950). Конечно, нельзя забывать, что эти данные получены в разные годы и разными исследователями, причем на небольшом фактическом материале, но тем не менее они выявляют тенденцию к уменьшению количества желтковых ооцитов в яичниках самок мерланга от осени к весне, т. е. от начала к концу периода массового нереста этого вида в Черном море. Гистологический анализ яичников 27 самок показал, что в районе Севастополя и Карадага в сентябре у самок мерланга половые железы находятся во II стадии зрелости, в октябре встречаются самки с яичниками во II и III стадиях зрелости (ноябрьских рыб у нас, к сожалению, не было).

Рыбы, выловленные в период с декабря по апрель включительно, находились в нерестовом состоянии и имели гонады в VI_а — IV или в VI_в — V стадии зрелости (фото 30). В мае, наряду с нерестящимися рыбами, в уловах встречаются самки в стадии выбоя. А в июне в районе Севастополя была поймана текущая самка.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что у южного и юго-восточного побережья Крыма черноморский мерланг размножается как зимой, так и летом, причем массовый нерест его приходится на зиму и начало весны (декабрь — апрель). Эти данные согласуются с данными о круглогодичности нереста черноморского мерланга, которая, несомненно, обусловлена в первую очередь расхождением в сроках нереста различных возрастных и размерных групп. Но, на наш взгляд, и нерест одной особи мерланга довольно продолжителен благодаря порцион-

ности икротетания. В подтверждение этого обратимся к цифрам. При средней величине порции 3,4 тыс. икринок среднее количество икринок — 96 тыс. — может быть выметано примерно за 28 раз (приложение).

Исходя из того что 6 порций икры самка мерланга в аквариуме выметала в течение 23 суток, можно принять частоту икротетания равной четырем суткам. Отсюда для вымета 28 порций потребуется 112 суток, т. е. почти 4 месяца. Приведенные расчеты построены на величинах, полученных на рыбах, выловленных в конце марта, т. е. ближе к концу периода массового нереста. Поэтому можно предположить, что подобные расчеты для рыб декабрьских или январских уловов выявят еще большую продолжительность нерестового периода отдельной особи и большее количество порций.

Мерланг, как показала В. Д. Бурдак (1964), интенсивно питается круглый год, что, как нам кажется, наряду с благоприятными температурными условиями, которые этот вид находит в Черном море в течение всего года, позволяет каждой особи нереститься в данном водоеме длительное время.

Биометрический анализ оварнальной икры свидетельствует о том, что в разгар нереста в яичниках мерланга преобладают ооциты диаметром 0,2—0,4 мм, т. е. ооциты различных фаз периода большого роста (рис. 22). Вариационные кривые размерного состава ооцитов самок № 5, 6 и 8 указывают на наличие в их яичниках небольшого количества крупных ооцитов диаметром 0,9—1,2 мм. Это ооциты созревающей порции.

В яичниках большинства проанализированных рыб ооциты диаметром 0,1 мм составляют незначительный процент, а у самок № 6, 7 и 10 они отсутствуют. Это свидетельствует о том, что в яичниках многих самок мерланга в разгар нереста наблю-

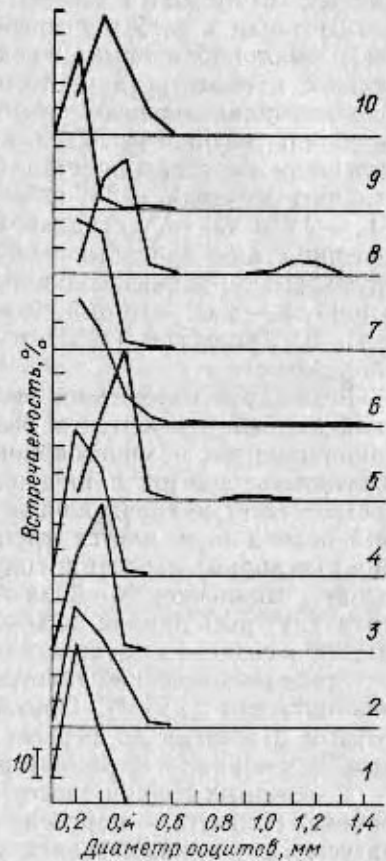


Рис. 22. Размерный состав ооцитов мерланга в нерестовый сезон: 1 — 14.XII 1964 г., 2 — 19.XII 1964 г., 3 — 21.I 1965 г., 4—5 — 5.III 1964 г., 6 — 6.III 1964 г., 7 — 7.III 1964 г., 8 — 10.III 1965 г., 9 — 20.III 1965 г., 10 — 25.IV 1953 г.

дается обособление желтковых ооцитов от резервных. Из-за нечеткости обособления созревающих ооцитов К. Гёттинг (Götting, 1961) отнес мерланга, обитающего в Северном море, к рыбам с промежуточным типом созревания ооцитов. Такого же мнения раньше придерживались и мы (Размножение и экология массовых рыб Черного моря..., 1970). Однако позже, на основании анализа собственных материалов и литературных данных, мы пришли к выводу, что черноморский мерланг может быть отнесен к рыбам с прерывистым типом созревания ооцитов и многопорционным икрометанием. Следовательно, и определение плодовитости у этого вида возможно путем подсчета всех желтковых ооцитов у рыб перед началом нереста. Главная трудность, на наш взгляд, в данном случае заключается в правильности определения стадии зрелости яичников, в умении отличить яичники в IV и V стадиях зрелости от яичников в VI_n — IV и VI_n — V стадиях. Возможно, именно ошибка в определении стадии зрелости сказалась на результатах подсчета всех желтковых и безжелтковых ооцитов у мерланга, выловленного в апреле — мае, который был осуществлен А. Н. Пробатовым и И. В. Уральской (1957) и дал наиболее низкие показатели плодовитости.

Резюмируя изложенное выше, можно сказать, что черноморский мерланг относится к рыбам с прерывистым типом созревания ооцитов и многопорционным икрометанием. Количество желтковых ооцитов в яичниках самок перед началом нереста соответствует индивидуальной плодовитости мерланга. Нерестовый период вида длится круглый год, а нерестовый сезон особи — несколько месяцев в году, в течение которого самка выметывает, возможно, 20—30 и более порций икры. В марте в яичниках рыб длиной 18,1—22,0 см содержится от 58 000 до 202 200 желтковых ооцитов.

Средиземноморский трехусый морской налим — *Gaidropsarus mediterraneus* (Linné). Обитает в Атлантическом океане — от берегов Норвегии до берегов Марокко, в Северном, Средиземном, Мраморном и Черном морях (Световидов, 1964).

У северных границ своего ареала — у берегов Ирландии и в районе Плимута — морской налим размножается в июне — августе, а у южных границ ареала — в холодное время года: в Средиземном море — с ноября по апрель, в Черном — с сентября по апрель. Икра пелагическая, диаметр икринок 0,7—0,9 мм (Дехник, 1973). Икрометание порционное. По данным Ж. Георгиева, К. Александровой и Д. Николова (1960), морской налим выметывает две-три порции икры.

Наблюдения за нерестом налимов в аквариумах были проведены нами в декабре 1962 г. и с сентября 1964 г. по март 1965 г. Рыб содержали попарно или в сочетании одна самка и два-три самца. Кормили мясом мидий и рыбой. В аквариумах нерестились 10 самок налима. Девять из них в неволе вы-

метали по одной-две порции икры. Десятая самка нерестилась в течение 43 суток и отложила семь порций икры. Перерывы между икрометаниями длились от 3 до 10 суток, чаще 6—7 суток (Овсн, 1968).

У морского налима одновременно созревает от 11,7 до 66,6 тыс. икринок. В одной порции у рыб длиной 21—28 см в среднем насчитывалось 33,6 тыс. икринок. Максимальное количество — 226 420 икринок — было выметано в аквариуме десятой самкой. По данным К. С. Ткачевой (Смирнов, 1959), плодовитость морского налима длиной 26,6—34,5 см колеблется от 137 до 433,7 тыс. икринок. По нашим подсчетам, количество желтковых ооцитов у пяти самок налима длиной 20,4—28,0 см, выловленных в октябре — феврале, колебалось от 77,8 до 264,1 тыс. (приложение). В природных условиях у самок налима созревает одновременно 19,1—49,8 тыс. икринок, в среднем 31,9 тыс. икринок, что составляет 20% общего количества желтковых ооцитов (приложение). Таким образом, в природных и экспериментальных условиях у налима одновременно созревает одинаковое количество икринок.

Характер кривых размерного состава ооцитов (рис. 23) зависит от того, в какое время нерестового периода (в начале, середине или конце) и через какой промежуток времени между выметами отдельных порций икры выловлена самка. Кривая 1 отражает состав ооцитов у рыб, еще не начавших нерест. В яичниках имеются мелкие ооциты в фазе вакуолизации и первоначального накопления желтка, следовательно, яичники находятся в III стадии зрелости. В ноябре в яичниках имеются ооциты диаметром 0,1—0,8 мм, т. е. разноразмерные желтковые ооциты и зрелые икриночки, которые на кривой 2 образуют правый пик. Кривые 3, 4 и 5 отражают размерный состав ооцитов в яичниках налима в течение января, т. е. в разгар нереста. Различия в размерном составе ооцитов у этих самок обусловлены сроками их вылова: кривая 3 свидетельствует о том, что самка была выловлена через несколько дней после икрометания, поэтому в ее яичниках большой процент составляют ооциты диаметром 0,6 мм, это ооциты очередной созревающей порции. Кривая 4 указывает на

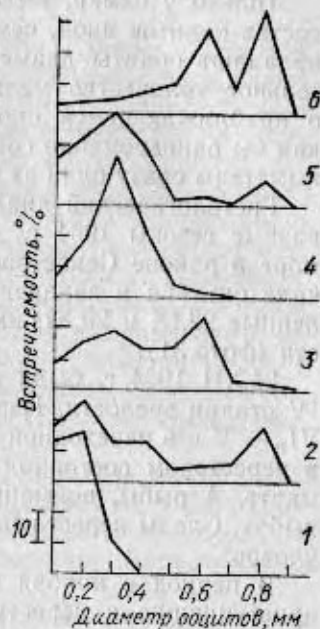


Рис. 23. Размерный состав ооцитов морского налима в нерестовый сезон:
1 — 7.X. 1965 г., 2 — 5.XI. 1964 г.,
3 — 9.I. 1965 г., 4 — 11.I. 1965 г.,
5 — 29.I. 1965 г., 6 — 16.III. 1965 г.

то, что самка выловлена вскоре после вымета икры: в ее яичниках находятся ооциты диаметром 0,1—0,6 мм, но преобладают ооциты диаметром 0,3—0,4 мм. Кривая 5 соответствует составу ооцитов перед икрометанием — в яичнике находятся крупные ооциты созревающей порции. У пяти самок (кривые 1—5) большой процент составляют ооциты 0,1—0,2 мм в диаметре.

Только у самки, выловленной 16.III (кривая 6), размерный состав ооцитов иной, чем у пяти предыдущих самок: резко преобладают ооциты диаметром 0,6—0,8 мм и имеется незначительное количество мелких желтковых ооцитов. Это говорит о приближающемся окончании нереста, причем в яичниках как бы одновременно созревает две порции икры, которые будут выметаны сразу одна за другой.

Гистологический анализ яичников 26 самок, выловленных в разные сезоны 1964 г., показал, что нерест налима в Черном море в районе Севастополя начинается в конце сентября — начале октября и заканчивается в начале марта. Самки, выловленные 22.IX и 29.XI, имели яичники в VI_n — III стадии зрелости (фото 31).

24.XII 1964 г. была выловлена самка с яичниками в VI_n — IV стадии зрелости. Изредка встречались самки с яичниками в VI_n — V и в переходной VI_n — (VI — V) стадиях зрелости. Самки в нерестовом состоянии ловились также в январе, феврале и марте. А рыбы, пойманные в апреле, имели яичники в стадии выбоя. Следы нереста были видны в яичниках рыб из июльских уловов.

В период с ноября по март нам не попадались самки, не приступившие к нересту или закончившие его. Это позволяет предположить, что длительный нерестовый период свойствен не только виду в целом, но и каждой особи в отдельности. Коэффициент зрелости самок в нерестовый период колеблется в значительных пределах — у текущих самок он равен 8,5—16,4%, а после вымета очередной порции икры снижается до 3,5—5,4%.

Гистологический анализ яичников и коэффициент зрелости самок свидетельствует о том, что после вымета икры яичники у налима переходят в VI_n — III стадию зрелости. С этим, очевидно, связана и продолжительность перерывов между икрометаниями от 3 до 10 суток.

О количестве порций икры и частоте икрометания у морского налима дают представление результаты наблюдений за его нерестом в аквариумах — 7 порций в течение 43 суток. В природных условиях, как показал гистологический анализ яичников, нерест отдельных особей длится значительно дольше; следовательно, они выметывают больше порций икры.

Наблюдения за нерестом морского налима в аквариумах, размерный состав ооцитов, характеризующийся наличием про-

межуточных желтковых ооцитов в течение почти всего нерестового периода, и одинаковое состояние (VI_n — III стадия зрелости) яичников с ноября по март свидетельствуют о многопорционном нересте у данного вида, в основе которого лежит непрерывный тип созревания ооцитов.

Сем. Камбаловые — Pleuronectidae

Глосса — *Platichthys flesus luscus* (Pallas).

Относится к подсем. Pleuronectinae, распространенному в морях северного полушария. В Черном море обитает подвид речной камбалы — *Platichthys flesus* (L.), которая встречается по всему побережью Европы от Азовского моря до восточной части Баренцева моря, заходит в лиманы и низовья рек. В пределах своего ареала речная камбала образует несколько подвидов (Световидов, 1964; Никольский, 1971). Речная камбала размножается при низкой температуре воды (2—11,5°С). Приуроченность размножения к определенным температурным условиям, обуславливает смещение сроков ее нереста в направлении с севера на юг с летних месяцев на зимние (Ehrenbaum, 1905—1909; Aurich, 1942; Хоросанова, 1949; Андрияшев, 1954; Замбриборц, 1956; Остроумова-Перцева, 1956; Назаров, Чепурнова, 1969).

В Черном море глосса нерестится в холодное время года, преимущественно с января по апрель (Водяницкий, 1936; Назаров, 1967; Дехник, 1973). Массовое размножение происходит в феврале — первой половине марта (Георгисв, Александрова, Николов, 1960).

Икра у глоссы целлагическая, без жирной капли. Диаметр икринок колеблется от 1,05 до 1,35 мм (Дехник, 1973). Икрометание порционное (Водяницкий, 1936; Георгиев, Александрова, Николов, 1960; Бурдак, 1964; Овен, 1967; Назаров, Чепурнова, 1969). По данным Ж. Георгиева, К. Александровой и Д. Николова (1960), глосса выметывает три-четыре порции икры, каждую небольшими частями в течение 2—4 дней.

Для уточнения характера созревания половых клеток и частоты икрометания мы провели в январе — марте 1964 и 1965 гг. наблюдения за созреванием глоссы в аквариуме, сделали гистологический анализ яичников восьми самок и промеры желтковых ооцитов у четырех самок (Овен, 1967).

Первая самка жила в аквариуме с I.II по I.IV 1964 г. В течение 50 суток начиная с 4.II она была тесучей 27 раз. Новая порция зрелой икры чаще всего была готова каждые сутки или через сутки. Всего от первой самки было получено 423 970 икринок. Максимальное количество икринок (48 600) содержалось в первой порции, минимальное (720 икринок) — в последней порции, отцеженной 24.III. В среднем одна порция содержала 16 тыс. икринок.

В феврале и марте 1965 г. такие же наблюдения были проведены за двумя другими самками глоссы. Обе самки были текучими нерегулярно, с перерывами от двух до восьми суток. От второй самки в течение 17 суток за 5 раз было получено 137,2 тыс. икринок, т. е. в среднем около 27 тыс. икринок за раз. У третьей самки на протяжении 26 суток созрело семь порций икры, в которых насчитывалось 88,65 тыс. икринок. Одна порция содержала в среднем 12 тыс. икринок.

По окончании наших наблюдений первая и третья самки имели большой запас желтковых ооцитов, и, следовательно, могли бы еще какое-то время продуцировать икру. Только у второй самки после отцеживания икры 4.III созревание половых клеток, очевидно, прекратилось и началась резорбция желтковых ооцитов. Результаты наблюдений за созреванием глоссы в аквариумах позволяют сделать вывод о принадлежности ее к рыбам с многопорционным нерестом.

Речная камбала — *Platichthys flesus* (L.), обитающая в Северном море, также выметывает икру порционно. Об этом свидетельствуют данные Ф. Гейнке и Э. Эренбаума (Heinke, Ehrenbaum, 1900), которые два года подряд с февраля по май выдерживали в рыбных садках у Гельголанда половозрелых самок и самцов речной камбалы. За это время они получили для искусственного оплодотворения икру от нескольких самок, причем три из них были текучими дважды с перерывами 10 суток, одна самка — 3 раза с перерывами от 9 до 18 суток и одна самка, длиной 44 см, была текучей 6 раз с 27.II по 15.IV с перерывами 10—13 суток.

Аналогичные данные приводили Ф. Коле, Дж. Джонстон (Cole, Johnstone, 1901). Они отмечали, что речная камбала в Северном море нерестится с середины января до мая, с максимумом в марте. Нерест прерывистый в течение сезона. За один раз самки выбрасывают относительно мало яиц. Средняя плодовитость — 300 тыс. икринок.

Итак, речная камбала в Северном море размножается примерно в те же сроки, что и ее черноморский подвид — глосса, и тоже порционно. Различны только частота икрометаний и, следовательно, количество порций икры.

Гистологический анализ яичников показывает, что самки глоссы созревают в конце осени — начале зимы. В январе яичники находятся в IV стадии зрелости, т. е. самки уже подготовлены к нересту. В марте и апреле мы наблюдали самок с яичниками в VI—IV стадии зрелости. Это свидетельствует о том, что самки приступили к нересту и отметали часть икры. В мае, очевидно, многие самки прекращают нерест. Яичники их находятся в VI—II стадии зрелости. На гистологических препаратах отчетливо видны следы недавно закончившегося нереста.

Интересен тот факт, что в зрелых яичниках глоссы, в отличие от яичников других черноморских рыб с порционным икро-

метанием, есть ооциты двух фаз развития, а именно: очень мелкие ооциты с однослойным фолликулом и крупные, наполненные желтком (фото 32).

Таким образом, у глоссы яичники в IV стадии зрелости по составу ооцитов очень похожи на зрелые яичники рыб с единовременным типом нереста. Однако при переходе яичников в V стадию зрелости выявляется асинхронность в развитии ооцитов. В яичниках переходной IV—V стадии зрелости имеются ооциты трех групп — безжелтковые (ооциты периода малого роста), наполненные желтком (фаза E) и созревающие ооциты переходной фазы E—F (рис. 55, б).

Асинхронность в росте желтковых ооцитов В. М. Назаров и Л. В. Чепурнова (1969) отмечают у глоссы северо-западной части Черного моря и у глоссы Хаджибейского лимана. На наличие нескольких групп желтковых ооцитов в яичниках половозрелых глосс указывает также В. Д. Бурдак (1964). У нерестящихся самок в яичниках, кроме резервных и желтковых ооцитов, находятся пустые фолликулы, что с несомненностью свидетельствует о порционном вымете икры.

Вариационные кривые размерного состава ооцитов у глоссы в феврале — марте указывают на отсутствие промежуточных ооцитов диаметром 0,1—0,2 мм (у самок, выловленных в марте, отсутствуют также ооциты диаметром 0,3 мм), преобладание группы желтковых ооцитов диаметром 0,3—0,6 мм. Созревающие ооциты диаметром 0,9—0,1 мм образуют на кривой небольшой пик справа (рис. 24). Гистологический анализ яичников (фото 32) и вариационные кривые (рис. 24) выявляют прерывистый тип созревания ооцитов у глоссы.

Изложенные данные позволяют сделать вывод о том, что для глоссы в Черном море характерны прерывистый тип созревания ооцитов и многопорционный нерест.

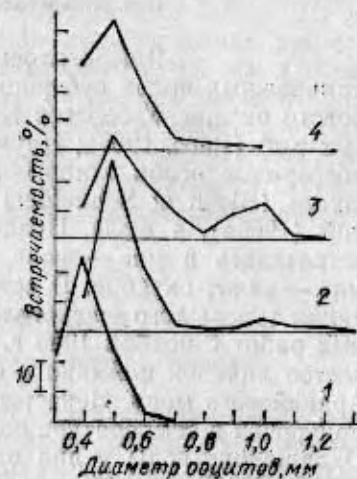


Рис. 24. Размерный состав ооцитов глоссы в нерестовый сезон в 1965 г.:

1 — 18.II, 2 — 19.III, 3, 4 — 20.III.

ХАРАКТЕР НЕРЕСТА РЫБ СУБТРОПИЧЕСКИХ И ТРОПИЧЕСКИХ ВОД АТЛАНТИЧЕСКОГО, ИНДИЙСКОГО И ТИХОГО ОКЕАНОВ

Сем. Ящероголовые — Synodontidae

Ящероголовые рыбы широко распространены в прибрежных водах субтропических и тропических областей Мирового океана. У берегов Индии они входят в число промысловых рыб (Расс, 1965а; Наумов, 1968). В Тонкинском заливе половозрелые особи тупорылого ящероголова — *Trachinocerphalus taylori* (Bloch et Schneider) ловились, по данным О. А. Звягиной (1965а), в июле. Пелагическая икра этого вида в 1960 г. встречалась в мае — июне, а личинки — в январе, феврале, мае — июне, октябре. В северной части Индийского океана личинки тупорылого ящероголова ловились в период экспедиционных работ с ноября 1960 г. по апрель 1961 г. Небольшое количество личинок поймано в северо-восточной и восточной частях Аравийского моря. Нерестовый период тупорылого ящероголова приурочен к температуре воды 20—28° С и солености 32—36,5‰. Охлаждение воды у дна в Тонкинском заливе в зимний сезон до 16—17° С, видимо, неблагоприятно для нереста данного вида. Приуроченность икрометания к определенной температуре и солености воды обуславливает, очевидно, сезонность нереста тупорылого ящероголова (Звягина, 1965а).

Небольшой материал по размножению этого вида ящероголова собран нами 23.IX 1966 г. в южной части Красного моря. Были пойманы семь половозрелых экземпляров — три самки длиной 13,6—16,8 см, с яичниками в VI_n — IV стадии зрелости, и четыре текущих самца длиной 12,5—19,7 см.

Коэффициент зрелости самок колеблется от 7,9 до 10,3%,

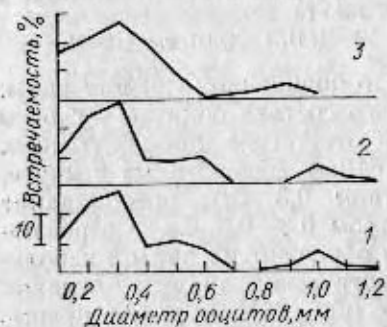


Рис. 25. Размерный состав ооцитов тупорылого ящероголова в сентябре 1966 г.

самцов — от 2,8 до 4,5%. Гистологический анализ половых желез самок показал, что данный вид относится к рыбам с порционным икрометанием. В яичниках имелись пустые фолликулы, безжелтковые ооциты и ооциты всех фаз развития периода большого роста. В семенниках преобладали зрелые сперматозоиды. У одного самца половина одной доли семеника была заполнена только зрелыми сперматозоидами, а в ампулах вто-

рой половины имелись цисты с половыми клетками всех фаз развития, начиная от сперматогоний и кончая зрелыми спермиями (фото 33). По состоянию семенников можно предположить, что данные особи участвовали в нересте длительное время. Размерный состав ооцитов в яичниках тупорылого ящероголова представлен на рис. 25. Вариационные кривые охватывают широкий размерный ряд ооцитов — от 0,1 до 1,1 мм в диаметре, т. е. ооциты всех фаз периода большого роста, и крупные, почти зрелые ооциты диаметром 0,8—1,1 мм. По численности у всех самок преобладали желтковые ооциты диаметром 0,2—0,3 мм. Наличие промежуточных ооцитов в гонадах нерестающихся рыб свидетельствует о непрерывном типе созревания ооцитов у данного вида. Для суждения о продолжительности нерестового периода и частоте икрометания нужны дополнительные материалы.

Сем. Каменные окупи (серрановые) — Serranidae

Сем. Рифовые окупи (луциановые) — Lutianidae

В Красном море обитает несколько видов морских окупей. Они широко представлены в тропической зоне Мирового океана. Многие из них достигают крупных размеров и используются промыслом (Овчинников, 1964; Расс, 1965а). В Красном море в августе — сентябре в ночное время на крючки были пойманы 5 экземпляров каменного окуня *Epinephelus merra* (сем. Serranidae) и 23 экземпляра рифовых окупей — *Lutianus sanguinolentus* и *L. gibbus*.

Половые желёзы самок каменного окуня *Epinephelus merra* находились в IV стадии зрелости. На гистологических срезах через яичники видны ооциты периодов малого и большого роста, что характерно для рыб с порционным икрометанием (фото 34). В гонадах самки длиной 32 см, выловленной 1.IX, насчитывалось 164 тыс. разноразмерных желтковых ооцитов. Самые крупные ооциты фазы E (32,8 тыс.) составляли 20% общего количества ооцитов.

Нерестовый период у каменного окуня, очевидно, длится несколько месяцев в году. Пелагические личинки сем. Serranidae, по данным А. Д. Гординой (1970), в Аденском заливе и Аравийском море встречались в мае — июле 1966 г.

Окунь-лутьян — *Lutianus sanguinolentus* (Forskal). Четыре самки этого вида длиной 51—59 см были выловлены 30.VIII и одна длиной 76 см — 23.IX. Коэффициент зрелости самок колеблется от 1,5 до 2,4%. Самки находились в нерестовом состоянии и имели яичники в VI_n — IV стадии зрелости. На гистологических срезах видны пустые фолликулы и разноразмерные ооциты периодов малого и большого роста (фото 35). У самки длиной 59 см насчитывалось 1173 тыс. разноразмерных

желтковых ооцитов, а у самки длиной 54,5 см — всего 226 тыс. Разница в количестве овариеальных икринок у этих рыб обусловлена, вероятно, различной продолжительностью их нереста.

Лутьян — *Lutianus gibbus* (Forsk.). 18 экземпляров этого вида было поймано 22 и 28.VIII. Самки длиной 42—66 см, выловленные 22.VIII, имели яичники в VI_n — IV стадии зрелости, а самки длиной 44—67 см из улова 28.VIII находились в состоянии выбоя. У самки длиной 66 см в яичниках насчитывалось 28,5 тыс. желтковых ооцитов, а у самки длиной 50 см — 1398 тыс. разноразмерных желтковых ооцитов. Первая самка, очевидно, уже заканчивала нерест, тогда как вторая недавно приступила к икрометаанию.

Гистологический анализ яичников четырех самок свидетельствует о порционном характере нереста лутьяна данного вида. На срезах через семенники трех лутьянов, пойманных 22, 28.VIII и 23.IX, видны зрелые спермии, заполняющие выводной проток и центральную часть ампул, а по краям ампул расположены цисты с половыми клетками различных фаз развития (фото 36). Следовательно, данные самцы находились в состоянии интенсивного нереста.

Сем. Терапоновые — Theraponidae

Терапоновые — прибрежные рыбы тропических зон Индийского и Тихого океанов. Терапон — *Therapon jarbua* (Forsk.) входит в число промысловых рыб Индии (Расс, 1965б).

Небольшой материал по размножению терапона был собран нами в сентябре 1966 г. в Аденском заливе. На глубине 35 м были пойманы удочками 24 самки и 7 самцов терапона. Самки были в возрасте от 2+ до 4+, длиной 22,1—30,3 см. Их гонады находились в VI_n — IV стадии зрелости. Коэффициент зрелости самок колебался от 2,3 до 8,8%. Самцы были в возрасте 2+, 3+ года, длиной 21,1—23,0 см. Половые железы их находились в V стадии зрелости. Коэффициент зрелости самцов был равен 1,3—2,7%.

Гистологический анализ яичников трех самок свидетельствует о порционном нересте терапона. На срезах видны пустые фолликулы, безжелтковые ооциты и ооциты всех фаз периода большого роста (фото 37). В семенниках основная масса ампул содержит цисты с половыми клетками различных фаз развития, а центральные ампулы и выводной проток заполнены зрелыми спермиями.

Результаты подсчета желтковых ооцитов в яичниках девяти самок представлены в приложении.

Овариеальные икринок у терапона мелкие. Наполненные желтком ооциты фазы E имеют диаметр 0,3—0,4 мм, ооциты в фазах вакуолизации и первоначального накопления желтка —

диаметр 0,1—0,2 мм. Количество желтковых ооцитов у рыб длиной 22,0—26,7 см колеблется от 141 до 554 тыс. Преобладают наполненные желтком ооциты, которые в среднем составляют 47% общего количества ооцитов. Мелких ооцитов в среднем 20%.

Состояние половых желез самок и самцов позволяет предположить, что данные особи были выловлены в начале их нерестового сезона. Соотношение разноразмерных групп желтковых ооцитов — преобладание по численности ооцитов старшей генерации — свидетельствует о том, что данному виду свойствен прерывистый тип созревания ооцитов. Наличие промежуточных ооцитов диаметром 0,1—0,2 мм, на основании чего в предварительном сообщении терапон был отнесен к рыбам с непрерывным типом созревания ооцитов, связано, видимо, с выловом рыб в начале нерестового периода (Овси, 1967б).

Сем. Ставридовые — Carangidae

Ставридовые — ценные промысловые рыбы. В мировом улове морских рыб они занимают пятое место после анчоусовых, сельдевых, тресковых и скумбриевых. В уловах среди ставридовых преобладают собственно ставриды — представители рода *Trachurus* (Мартинсен, 1966, 1969; Никитин, 1968).

Собственно ставриды ведут стайный нелагичский образ жизни. Они обитают в умеренных, субтропических и тропических водах трех океанов (Овчинников, 1964; Расс, 1965а; Васильев, 1971). Наибольшей эвритермностью отличается обыкновенная ставрида — *Trachurus trachurus* (Алеев, 1957). Ставрида, распространенная в Атлантическом океане от Исландии до островов Зеленого Мыса, в Средиземном море и прилегающих морях, выделена Ю. Г. Алеевым (1957) в подвид *Trachurus trachurus trachurus*, названный А. Н. Световидовым (1964) средиземноморско-атлантической ставридой.

С развитием мирового океанического рыболовства непрерывно возрастает промысловое значение ставриды. Поэтому изучение особенностей размножения ставриды в различных районах их ареалов имеет не только научное, но и большое практическое значение.

Материал по размножению средиземноморско-атлантической ставриды — *Trachurus trachurus trachurus* в Средиземном море был собран нами с 24.VIII по 11.X 1969 г. и с 1.VII по 21.VIII 1971 г. Биологическому анализу были подвергнуты 319 экземпляров ставриды. Изготовлены гистологические препараты половых желез 16 самок и 7 самцов. Измерен диаметр внутриовариальных икринок у 15 самок, подсчитано количество зрелых икринок и желтковых ооцитов в яичниках 16 самок. В наших

сборах были рыбы длиной от 8,3 до 27,2 см в возрасте от 0+ до 5+ лет. Сеголетки и двухлетки были неполовозрелыми. Самки и самцы в возрасте от 2+ до 5+ в июле, августе, сентябре и начале октября находились в нерестовом состоянии (Овен, Салехова, 1970; Овен, 1971; Овен, Шевченко, 1973). Половые железы большинства выловленных самок находились в VI_n — IV стадии зрелости.

Текущие самки с яичниками в VI_n — V стадии зрелости встречались в уловах в определенное время суток — с 16 до 18 ч. Все половозрелые самцы имели текущие половые продукты. На срезах через семенники видны ампулы, заполненные цистами с половыми клетками различных фаз развития, в центре ампул — зрелые сперматозоиды. Такой состав половых клеток свидетельствует о многих непрерывно проходящих волнах сперматогенеза в семенниках ставриды в течение нерестового периода.

Все представители рода *Trachurus* мечут икру порционно (Алеев, 1957). Количество порций икры, вероятно, различно у разных видов, но ни у одного вида оно не установлено с полной достоверностью.

В отношении обыкновенной ставриды — *Trachurus trachurus* L. Ю. А. Комаров (1964) высказал предположение, что у юго-западного побережья Африки она выметывает три порции икры. Наиболее интенсивный нерест ее наблюдается в августе — сентябре, но, как отмечает автор, не исключена возможность круглогодичного нереста ее в этом районе. По данным С. М. Оверко (1969а, б, 1971), ставрида у северо-западного побережья Африки нерестится с октября по апрель, т. е. в осенне-зимний гидрологический сезон. Нерест порционный. Икра выметывается в несколько приемов. После вымета первой порции икры яичники переходят не в VI, а в VI—IV стадию зрелости, которая отличается наличием в яичниках пустых фолликулов.

В Северном море, по данным Д. Сарге (Sahrhage, 1970), этот вид ставриды размножается в теплое время года — с июня до сентября. Разгар нереста в июле — августе. В это время ловится наибольшее количество рыб со зрелыми гонадами. В сентябре встречаются рыбы в стадии выбоя. Зимой ставрида имеет половые железы во II стадии зрелости, а весной вновь начинается созревание половых продуктов. В Средиземном море, судя по нахождению икринок и личинок в планктоне, ставрида размножается круглый год (Дехник, Синюкова, 1964).

Таким образом, в пределах арсала у ставриды сроки нерестового периода и его продолжительность различны. У северных границ ареала ставрида нерестится летом в течение трех месяцев, у южных границ ареала сроки нереста сдвигаются на осенне-зимние месяцы и охватывают шесть-семь месяцев в году или весь год. Нерест в течение столь длительного времени обеспечивается одновременностью размножения ставриды раз-

ных популяций и порционным характером икротетания (Комаров, 1964; Оверко, 1969в).

Размерный состав ооцитов представлен на рис. 26. Гистологический анализ половых желез тех же самок, у которых были измерены ооциты, позволяет более детально проанализировать вариационные кривые размерного состава овариальных яйцеклеток. Ооциты в фазе вакуолизации соответствуют размерной группе с модой 0,1 мм; ооциты в фазе первоначального накопления желтка составляют размерную группу с модой 0,2 мм; наполненные желтком ооциты представлены двумя размерными группами с модой 0,3 и 0,4 мм. Ооциты периода созревания соответствуют размерным группам с модой 0,6; 0,7 и 0,8 мм. Зрелые икринки образуют три размерные группы с модой 0,9; 1,0 и 1,1 мм.

Вариационные кривые характеризуют размерный состав ооцитов в яичниках нерестящихся рыб, т. е. уже отметавших какую-то часть икры, о чем свидетельствуют пустые фолликулы на гистологических срезах. Среди вариационных кривых выделяются двухвершинные кривые 3, 5—7, 12 и 14. Они указывают на наличие в яичниках двух групп ооцитов, обособленных друг от друга. Первая группа состоит из ооцитов диаметром 0,1—0,5 мм, т. е. из ооцитов всех фаз развития периода большого роста. Вторая группа содержит крупные ооциты периода созревания и зрелые икринки очередной порции, подготовленной к вымету. Остальные вариационные кривые, за исключением кривой 8, сходны между собой и свидетельствуют о наличии в яичниках ооцитов всех фаз развития периода большого роста.

Среди ставрид, выловленных в октябре, была самка, размерный состав ооцитов у которой свидетельствовал о том, что

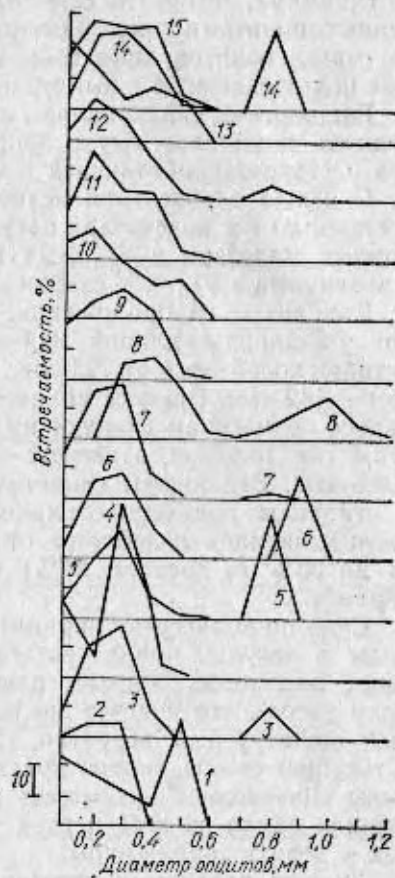


Рис. 26. Размерный состав ооцитов средиземноморско-атлантической ставриды в августе — октябре 1969 г.

она должна была закончить нерест раньше других (рис. 26, кривая 8). В яичниках этой самки отсутствовали две размерные группы ооцитов 0,1 и 0,2 мм, т. е. имелся разрыв между резервными и желтковыми ооцитами. Данной самке осталось, по-видимому, выметать еще несколько порций икры, представленных ооцитами трех размерных групп — 0,3; 0,4 и 0,5 мм, не считая ооцитов диаметром 0,9, 1,0 мм, которые составляют уже подготовленную к вымету порцию.

Гистологический анализ яичников и размерный состав ооцитов свидетельствует о непрерывном типе созревания ооцитов у ставриды, обитающей в Средиземном море (Овен, 1971).

С целью определения величины и количества порций икры у ставриды мы подсчитали овариальные икринки у 7 самок с половыми железами в VI_n — IV стадии зрелости и у 49 самок — с яичниками в VI_n — V стадии.

Как видно из приложения, количество овариальных икринок у ставриды длиной 22,6—30,2 см в период с июля по октябрь колебалось от 72,5 тыс. до 199 тыс. и составляло в среднем — 142 тыс. Среднее количество овариальных икринок изменялось по месяцам следующим образом: в июле насчитывалось 175,4 тыс. икринок, в августе — 143,3 тыс., в конце сентября — 108,8 тыс. Эти цифры свидетельствуют о плавном уменьшении у ставриды количества икринок в ходе нереста. Количество зрелых икринок колеблется от 5,5 тыс. до 38,6 тыс., или от 11 до 38% (в среднем 24%) общего количества овариальных икринок.

Судя по количеству икринок в одной порции, в ястыках ставриды в августе, конце сентября и начале октября находился запас желтковых ооцитов, равный четырем — девяти порциям. Если учесть, что подсчет зрелых икринок и желтковых ооцитов был сделан у рыб, вероятно, уже неоднократно метавших икру в текущем сезоне, можно предположить, что плодовитость ставриды значительно превышает цифры, полученные нами, и что каждая самка за весь период нереста выметывает более четырех — девяти порций икры.

Данные различных авторов, как видно из табл. 15, свидетельствуют о значительных колебаниях плодовитости у ставриды в нерестовый сезон. Коэффициент зрелости половозрелых самок, по данным Ю. А. Комарова (1964, рис. 6), также колеблется в значительных пределах. У самок с яичниками в IV и IV—V стадиях зрелости (по 7-балльной шкале) коэффициент зрелости равен 1—8%, а у рыб с яичниками в V—VI стадии зрелости он колеблется от 2 до 18%. Большой диапазон колебания коэффициента зрелости Ю. А. Комаров объясняет колебанием плодовитости, которая зависит от возраста рыб и типа нереста. В связи с тем что у ставриды по гистологическим препаратам и размерному составу ооцитов невозможно установить количество порций икры, под стадией зрелости VI—IV, которой

Таблица 15

Плодовитость ставриды — *Trachurus trachurus* (L.) в различных районах ареала

Месяц, год	Район	Количество рыб	Длина рыб, см	Стадия зрелости gonad	Плодовитость, тыс. шт.		Автор
					пределы	средняя	
1960—1962	Юго-Западное побережье Африки	51	22—38	IV	12,7—740,0	178,0	Комаров, 1964
III, VIII 1963	Северо-Западное побережье Африки	25	22—34	—	3,8—151,1	34,5	Оверко, 1964
I, III 1964	То же	46	27,8—35,5 24,2—31,0	IV VI—IV	39,3—226,8 21,0—110,4	129,2 39,3	Оверко, 1969 а, б То же
VII, X 1969—1971	Средиземное море	16	22,6—30,2	VI _n —IV VI _n —V	72,5—199,0	142,0	Наша даные

С. М. Оверко и Ю. А. Комаров обозначают стадию зрелости гонад нерестящихся рыб, следует подразумевать вымет не одной или двух порций икры, а неизвестного исследователю количества порций, поэтому правильное стадию зрелости яичников, в которых имеются пустые фолликулы, обозначить VI_n — IV . С учетом этого замечания мы считаем, что величины плодовитости, полученные при подсчете желтковых ооцитов у рыб с яичниками в VI_n — IV стадии зрелости, в различной степени занижены по сравнению с индивидуальной плодовитостью.

В настоящее время, очевидно, цифры, приведенные в табл. 15, следует рассматривать в качестве показателей количества желтковых ооцитов в определенный момент нерестового периода, а не показателя абсолютной плодовитости ставриды.

Изложенные данные позволяют сделать следующие выводы. Средиземноморско-атлантической ставриде свойствен многопорционный нерест, в основе которого лежит непрерывный тип созревания ооцитов. В конце августа, сентябре и начале октября нерест этого подвида ставриды в Средиземном море протекает интенсивно. Длительность индивидуального нерестового периода обусловлена порционностью икротетания, но круглогодичность нереста обеспечивается, по-видимому, за счет расхождения сроков икротетания различных групп или популяций ставриды.

У самок ставриды длиной 22,6—30,2 см в период с июля до начала октября в яичниках насчитывается от 51 до 199 тыс. желтковых ооцитов и зрелых икринок. Одновременно созревают и образуют одну порцию от 5,5 до 38,6 тыс. икринок. Средний коэффициент порционности у средиземноморско-атлантической ставриды равен 24%.

Ставрида-селяр — *Selar crumenophthalmus* (Bloch). Материал собран в Красном море и в Аденском заливе в апреле — сентябре 1966 г. Рыбы были пойманы крючковой снастью в южной части Красного моря и в северной части Аденского залива у аравийского и африканского побережья над глубинами 30—60 м.

По данным Смита (Smith, 1961), этот вид распространен в теплых водах Мирового океана. У северо-западного побережья Африки ставрида-селяр, как указывают Ю. Комаров и К. Кухоренко (1966), образует промысловые скопления, в которых преобладают рыбы длиной 25—40 см, встречаются особи до 45 см. В наших уловах были ставриды длиной 12,9—18,7 см в возрасте от 0+ до 2 лет (Липская, Овен, 1970).

Гистологический анализ половых желез 13 самок и 8 самцов ставриды-селяр, выловленной с 31.VIII по 23.IX 1966 г., свидетельствует о порционном нересте у данного вида. В указанные сроки встречались самки в преднерестовом состоянии с яичниками в IV стадии зрелости, нерестившиеся с гонадами в VI_n — IV стадии и отнерестившиеся. В яичниках IV стадии зрелости присутствуют разноразмерные ооциты различных фаз развития

периодов малого и большого роста (фото 38). В яичниках VI_n — IV стадии зрелости в отличие от яичников IV стадии присутствуют пустые фолликулы. Половозрелые самцы имели семенники в IV и V стадиях зрелости. На срезах через половые железы IV стадии зрелости видны ампулы, заполненные цистами с половыми клетками разных фаз развития и зрелыми сперматозоидами. В семенниках V стадии зрелости центральный проток и прилегающие к нему ампулы заполнены зрелыми спермиями, вдоль стенок располагаются ампулы с цистами, в которых находятся половые клетки разных фаз развития, начиная от сперматогоний и кончая сперматидами.

В яичниках четырех рыб длиной 17,7—18,8 см насчитывалось от 61,3 до 180,4 тыс. разноразмерных желтковых ооцитов, в среднем 115,5 тыс. (приложение). Среди них четко выделялись по размерам крупные, наполненные желтком ооциты. Их количество колебалось от 4,9 до 8,2 тыс. (в среднем 5950), что составляет от 4,0 до 8,0% (в среднем 5,5%) общего количества желтковых ооцитов. Самые мелкие ооциты — диаметром 0,1 мм — составляли от 8 до 30%, преобладали ооциты средних размеров (62—87%).

Процентное соотношение разноразмерных желтковых ооцитов в яичниках половозрелых рыб позволяет высказать предположение о прерывистом типе созревания ооцитов. Размерный состав ооцитов и гистологический анализ свидетельствуют о порционном характере нереста у ставриды-селяр.

Каранкс — *Caranx compressus*. Кроме ставриды-селяр в Красном море в августе были выловлены четыре половозрелые самки другого представителя ставридовых — *Caranx compressus* длиной 27,3—35,0 см. Коэффициент зрелости колебался в пределах 1,7—3,3%. Гистологический анализ яичников двух самок показал, что они находились в нерестовом состоянии. Часть икры они уже выметали. Их яичники были в VI_n — IV стадии зрелости. На срезах видны крупные, наполненные желтком ооциты, пустые фолликулы и ооциты в фазе вакуолизации и безжелтковые ооциты (фото 39). Следовательно, данный вид относится к рыбам с порционным типом нереста.

Сем. Нитеперые — Nemipteridae

Японский каранкс — *Nemipterus japonicus* (Bloch). Широко распространен в Индийском и Тихом океанах (Munro, 1955; Бий Дин Чунг, Дружнин, 1965; Расс, 1965а; Наумов, 1968; Некрасов, 1968). Он является одним из многочисленных видов континентального шельфа северо-западного района Индийского океана, держится обычно на глубинах 20—180 м. Молодые и половозрелые особи держатся на небольших глубинах на ракушечнике, песчаных и песчано-илистых грунтах.

Более крупные особи караса предпочитают глубины, ближе к 100 м, и ровное плитное дно. В отдельных районах японский карась образует значительные скопления и является важным объектом тралового промысла. Придонные скопления японского караса обнаружены по северному континентальному шельфу Аденского залива, Аравийского моря, западному побережью Индостана.

В Аденском заливе, в районе мыса Рас-Фартак, в бухте Саукара, на северном шельфе о. Масира, у западного побережья Индостана траловый промысел базируется главным образом на японском карасе (Наумов, 1968; Зуев, Салехова, 1970).

Материал по размножению японского караса собран в Аравийском море и у западного побережья Индостана в феврале, мае, августе и декабре 1966—1967 гг. (Овен, Салехова, 1970). Проанализировано 800 экземпляров караса. Изготовлены гистологические препараты половых желез 30 самок и 16 самцов.

Японский карась созревает в начале второго года жизни при длине 10—12 см. Нерестовый период его длится с сентября по январь. В августе рыбы находятся в преднерестовом состоянии. Самки имеют яичники в III и IV стадиях зрелости (фото 40, а). Половые железы самцов находятся в IV и V стадиях зрелости. В сентябре начинается нерест, в уловах появляются текучие самки и самцы караса. Яичники сильно растянуты, каждая яйценосная лопасть заполнена ооцитами всех фаз развития периодов малого и большого роста и зрелыми ооцитами (фото 40, б). Диаметр зрелых, но еще не овулировавших ооцитов колеблется от 0,62 до 0,70 мм, ооцитов фазы E — от 0,28 до 0,35 мм (в среднем — 0,31 мм), толщина оболочки 0,005 мм. Диаметр ооцитов фазы D равен 0,14—0,196 мм (в среднем 0,16 мм), толщина их оболочки 0,003 мм. Коэффициент зрелости у самок с текучей икрой достигает 11%. После вымета очередной порции икры яичники японского караса переходят в VI_n — IV стадию зрелости.

Размерный состав желтковых ооцитов в яичниках рыб, выловленных в конце нерестового сезона, представлен на рис. 27. Вариационные кривые свидетельствуют о больших различиях в состоянии половых желез самок японского караса в декабре.

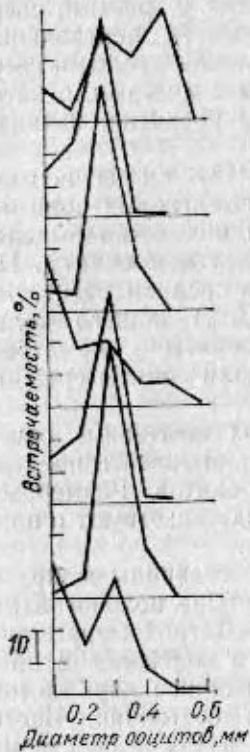


Рис. 27. Размерный состав ооцитов японского караса в декабре 1966 г.

У пяти из проанализированных самок в яичниках имелись ооциты от 0,1 до 0,4—0,55 мм в диаметре (кривые 1—6). Такой состав ооцитов наблюдается в яичниках IV и VI_n — IV стадий зрелости. Но соотношение ооцитов различных размерных групп различно у разных рыб. Так, у первой и четвертой самок преобладают мелкие промежуточные ооциты диаметром 0,1 мм (42—48%), у второй и пятой самок ооциты диаметром 0,3 мм составляют 72—78%, а мелкие желтковые ооциты (0,1—0,2 мм) — всего 2—7%. У третьей и шестой самок преобладают ооциты 0,3 мм, но у них довольно много более мелких ооцитов, которые составляют от 15 до 23%. Наконец, в яичниках седьмой самки преобладают ооциты 0,3 и 0,5 мм в диаметре (наполненные желтком и созревающие ооциты).

Вариационные кривые отражают разную продолжительность участия самок в нересте: одни (первая и четвертая) позже остальных приступили к нересту и будут более длительное время нереститься, другие (седьмая) наиболее близки к окончанию нереста. Присутствие в яичниках нерестящихся рыб промежуточных желтковых ооцитов в конце нерестового сезона, что выявляется гистологическим анализом яичников и вариационными кривыми размерного состава ооцитов, позволяет отнести японского караса к рыбам с непрерывным типом созревания ооцитов. Для суждения о количестве икротетаний и продолжительности нерестового периода особи необходимы дополнительные данные.

Сем. Морские карасы — Sparidae

Большеглазый зубан — *Dentex macrophthalmus*

Blach. Встречается в шельфовой зоне субтропических и тропических вод Атлантического и Индийского океанов на глубинах 50—380 м. Широко распространен у западного побережья Африки. В районах Капо-Бланко и Сен-Луи (Северо-Западная Африка) и в районе реки Кунене до Уолфиш-Бея (Юго-Западная Африка) большеглазый зубан образует значительные скопления и является одним из основных объектов тралового промысла (Комаров, Кухоренко, 1966; Трунов, 1966, 1968а, б, и др.).

Материал по размножению зубана собран в районах р. Кунене, мыса Фрио и Уолфиш-Бея в январе — феврале 1963 г. и в мае — ноябре 1965 г. (Овен, Салехова, 1970). Обработано 345 рыб, сделан гистологический анализ 25 самок и 17 самцов.

Нерестовый период большеглазого зубана сильно растянут, но в основном приурочен к определенному сезону года. У северо-западных берегов Африки он длится с октября по апрель (Доманевский, 1965), у юго-западных берегов, по данным И. А. Трунова (1966), с декабря по март и, по нашим данным, с октября по февраль. Разгар нереста, как показывают наши

материалы, приходится на январь. Самки и самцы большеглазого зубана длиной 16—19 см, выловленные в мас, имели половые железы во II стадии зрелости. В июне появляются самки с яичниками в переходной II—III стадии зрелости, в июле преобладают рыбы с гонадами в III стадии, а в августе большинство особей большеглазого зубана имеют половые железы в IV стадии зрелости. Наибольшее количество рыб со зрелыми половыми продуктами было выловлено в январе.

В период нереста в зрелых яичниках большеглазого зубана представлены ооциты всех фаз развития периодов малого и большого роста, зрелые икринки и пустые фолликулы — это яичники в VI_n — V стадии зрелости. Основную массу яичника (по объему, но не по количеству) занимают крупные, наполненные желтком ооциты фазы E. Диаметр их колеблется от 0,32 до 0,60 мм и в среднем равен 0,48 мм. Собственная оболочка ооцита (*zona radiata*) достигает наибольшей толщины 0,0065 мм. Ядро располагается в центре ооцита. Желток в виде мельчайших гранул равномерно заполняет ооцит. По всему яичнику редко разбросаны зрелые икринки. Между ооцитами фазы E и F располагаются разноразмерные, в разной степени наполненные желтком ооциты фазы D и мелкие безжелтковые ооциты.

Диаметр ооцитов фазы D колеблется от 0,098 до 0,28 мм и составляет в среднем 0,21 мм. Оболочка в два раза тоньше, чем у ооцитов фазы E (0,003 мм). Среди рыб, выловленных в нерестовый период, чаще встречаются самки с яичниками в VI_n — IV стадии зрелости (фото 41). Коэффициент зрелости самок с такими гонадами колеблется от 1,1 до 6,9%, а нерестящихся самцов — от 3,2 до 5,7%.

В февральских и мартовских пробах, взятых из улова с глубин 100—115 м, половые железы самок и самцов находились в VI—II и II стадиях зрелости. Коэффициент зрелости рыб, как правило, был меньше 0,5%. Возможно, нерест большеглазого зубана продолжается и в эти месяцы, но нерестящиеся особи держатся на больших глубинах. Так, по данным Л. И. Домашевского (1965), в районе Капо-Бланко в феврале — марте 1964 г. на глубинах 95—120 м 77% улова составляли отнерестившиеся самки и самцы, тогда как на глубинах свыше 170 м большую часть улова составляли особи со зрелыми половыми продуктами.

На основании изложенных данных можно сделать вывод о том, что большеглазый зубан относится к рыбам с порционным икрометанием. Нерестовый период его, по сведениям различных авторов, длится 4—7 месяцев в году, что обусловлено разновременностью созревания и участия в нересте рыб различных размерных и возрастных групп и порционным характером икрометания. Для суждения о продолжительности нерестового периода особи и количестве порций икры у большеглазого зубана нужны дополнительные материалы, и в первую очередь

данные о количестве зрелых икринок и желтковых ооцитов у половозрелых самок и их соотношении на протяжении нерестового сезона.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

РАСПРОСТРАНЕНИЕ РЫБ С РАЗЛИЧНЫМИ ТИПАМИ НЕРЕСТА

Ареалы рыб демонстрируют прямую зависимость характера икрометания от длительности вегетационного периода (Дрягин, 1949, 1967; Никольский, 1974). Среди рыб, обитающих в морях тропических и субтропических широт, большинство видов (и в первую очередь, пелагофильных) обладают порционным типом нереста (Комаров, 1964; Горбунова, 1965; Овсен, 1967; Парин, 1967, 1968; Кракатица, 1968; Наумов, 1968; Оверко, 1969, 1971; Димитрова, 1970; Комраков, Мещеряков, 1972; Lê-Trong Phâp, Kompowski, 1972; Щербачев, 1973; Жаров, 1973; Доброволова, 1973; Трунов, Малеваный, 1974, и др.).

В тропических широтах морские рыбы размножаются круглый год независимо от типа нереста. У рыб с порционным икрометанием круглогодичность размножения обеспечивается расхождением сроков нереста различных популяций и длительностью участия в нересте отдельных особей. У рыб с единовременным икрометанием нерест в течение года обусловлен разновременностью размножения рыб различных возрастных и размерных групп.

В водоемах умеренной широты северного полушария также в большом количестве представлены виды как морских, так и пресноводных рыб с порционным типом нереста (Лукин, 1948; Дрягин, 1949; Кагановский, 1951; Абдурахманов, 1960; Götting, 1961; Кошелев, 1961, 1963, 1971; Макеева, Попова, Потапова, 1965; Саускап, Серебряков, 1968; Григорьев, 1972; Иманов, 1972; Иванков, Иванкова, Волкова, 1972; Крюгер, 1972; Иванкова, 1973; Расулов, 1974, и др.).

В отличие от морских рыб тропических широт нерест большинства рыб морей умеренных широт носит сезонный характер.

В Черном море, как видно из приведенных в настоящей работе данных, у 23 видов обнаружен многопорционный нерест. В настоящее время порционный нерест отмечен у 74 видов рыб Черного моря (Георгиев, Александрова, Николов, 1960; Смирнов, 1950; Алесв, 1952; Асланова, 1954; Бурдак, 1964; Ращелерин, 1964; Калинина, 1960; Ткачева, 1969; Салехова, 1973; наши данные).

В высоких широтах в связи с суровыми климатическими условиями полициклические рыбы мечут икру один раз в год или один раз в два-три года, т. е. «пропускают» один или два

нерестовых сезона (Кошелев, 1958, 1963, 1965, 1966; Соловкниа, 1959; Dearborn, 1965; Новиков, 1966; Решетников, 1967; Пермитин, Сильянова, 1971; Шуст, Сильянова, 1971; Шилин, 1971; Пермитин, 1973). По мнению Кеннеди (Kennedy, 1953, — цит. по Решетникову, 1967), у многих пресноводных рыб северных водоемов пропуски нерестовых сезонов обусловлены коротким сезоном роста.

Пресноводные рыбы, ареал которых захватывает умеренную и северную широты, в северных водоемах от порционного икрометания переходят к единовременному (Кошелев, 1963, 1966; Дрягин, 1967; Решетников, 1967). В свете изложенных данных особый интерес представляют результаты исследования размножения чукучана — *Catostomus catostomus rostratus* в р. Колыме; полученные Ю. А. Шилиным (1973). Гистологический анализ яичников выявил асинхронность развития ооцитов в период трофоплазматического роста, что позволило Ю. А. Шилину сделать вывод о порционном икрометании у чукучана. Этот вывод был подтвержден выловом большого количества самок (до 50%) с частично выметанной икрой. Результаты исследования размножения колымского чукучана свидетельствуют о наличии в водоемах высоких широт рыб с порционным характером нереста. Объяснение этому редкому явлению следует, видимо, искать в конкретных условиях обитания чукучана, в экологии икры и молоди этого вида.

Надо полагать, что более углубленное изучение биологии размножения как морских, так и пресноводных рыб обнаружит много специфических особенностей в развитии половых клеток, в половых циклах, выявит новые формы проявления порционного типа нереста. В частности, описанный нами многопорционный нерест может быть обнаружен у многих из тех видов рыб, у которых на данном этапе знаний отмечен лишь порционный характер икрометания.

Вполне вероятно, что многопорционный нерест окажется более широко распространенным среди рыб умеренных широт, где имеет место четкая смена сезонов года и период, благоприятный для нереста, ограничивается несколькими месяцами. В этих условиях рыбы в относительно короткий вегетационный период максимально используют потенциальные возможности воспроизводительной системы, в то время как в тропических широтах такой путь адаптации размножения рыб не обязательен. Расхождение в сроках нереста отдельных популяций обеспечивает поступление многих генераций икры в течение всего года, что в конечном итоге приводит к выживанию такого количества молоди, которое достаточно для поддержания оптимальной численности вида.

ИЗМЕНЕНИЕ СРОКОВ НЕРЕСТА РЫБ В ПРЕДЕЛАХ АРЕАЛА

У многих морских рыб в пределах ареала сохраняется один и тот же тип икрометания, но сроки нереста смещаются в зависимости от района обитания популяции. С. Квазим (Quasim, 1956) объясняет смещение сроков нереста рыб в пределах ареала правилом Ортона (Orton, 1920), суть которого заключается в том, что виды, близкие к теплым границам своего распространения, размножаются в холодные месяцы года, а виды, обитающие близко к холодным границам области распространения, — в теплые месяцы. Такое смещение сроков размножения, несомненно, носит приспособительный характер, так как обеспечивает появление молоди и ее рост в оптимальных для нее температурных условиях, потому что молодь, как отмечает Квазим, менее терпима к крайним условиям, чем взрослые особи. По мнению Квазима, циклы размножения морских животных, имеющих планктонные личинки, должны быть так отрегулированы, чтобы личинки выводились во время сезона, наиболее благоприятного для нахождения планктонной пищи при условиях, преобладающих на большей части их ареала.

Обилие рыб с порционным икрометанием в тропиках Г. В. Никольский (1974) объясняет отсутствием резкой сезонности в развитии планктона, который обеспечивает питание многих генераций молоди в течение длительного срока.

Стабильностью условий среды объясняется круглогодичный нерест рыб в тропических широтах. Так, в Карибском море представители семейств Carangidae и Lutjanidae нерестятся круглый год (Munro, Gaut, Thompson, Reeson, 1973). Желтоперый тунец — *Thunnus albacares* в экваториальных водах между 4° с. ш. и 5° ю. ш. нерестится круглогодично, а в северных и южных районах ареала размножение его носит четко выраженный сезонный характер. В северных районах он размножается весной и летом северного полушария, а в южных районах — весной и летом южного полушария (Горбунова, 1965). У скумбрии в тропической зоне Атлантики нерест также длится в течение всего года (Новоженин, Старосельская, 1964). Н. В. Парин (1968) и Ю. Н. Щербачев (1973) отмечают, что тропические рыбы у периферических границ своих ареалов размножаются только в теплое время года.

В тропических водах в связи с большим постоянством условий среды даже у рыб с единовременным икрометанием нерест может идти круглогодично, как у летучего полурыла — *Oxyrorhamphus micropterus* и змевой макрели — *Gempylus serpens* Cuv. (Парин, 1967, 1968).

В последнем случае мы имеем пример совершенно особого приспособления вида к сохранению численности путем

разновременного участия в нересте рыб различных размерных и возрастных групп в течение всего года.

Смещение сроков нереста в пределах ареала наблюдается и у рыб умеренных широт. Так, шпрот — *Sprattus sprattus balticus* в различных районах Балтийского моря размножается в разные сроки: на юге и западе — в конце марта — начале апреля, в северной части — в конце мая, в Финском заливе — в июне (Крюгер, 1972), а в Черном море, в связи со специфической гидрологической режимом, шпрот нашел условия для размножения в течение круглого года (Асланова, 1954; Бурдак, 1964).

Еще С. А. Зернов (1913) обратил внимание на расхождение в сроках нереста некоторых видов прибрежных рыб, обитающих в Средиземном и Черном морях, и объяснил их более суровыми климатическими условиями Черного моря по сравнению со Средиземным.

У одних и тех же видов летненерестующих рыб, обитающих в Средиземном и Черном морях (хамса, султанка, морской дракон и др.), продолжительность нерестового периода различна. По нашим материалам можно отметить, что эти виды в Средиземном море раньше начинают и позже заканчивают нерест, чем в Черном. Основная причина этого кроется в более сильном охлаждении вод Черного моря зимой и более медленном прогревании их весной. В работах С. А. Ивановой (1936), Н. Л. Гербильского (1939), Е. Ф. Поликарповой (1924), Б. Н. Казанского (1951, 1952), А. Н. Кузьмина (1967) показано, что для нормального развития и созревания половых клеток важное значение имеют температурный и световой факторы. Продолжительность нерестовых периодов рыб в различных водоемах и смещение сроков нереста в пределах ареала подтверждают главенствующую роль этих факторов в размножении рыб.

В процессе исторического развития у рыб выработались различные типы половых циклов. Поэтому на одной и той же географической широте, в одном и том же водоеме обитают рыбы с различными половыми циклами. У рыб средней широты О. Б. Чернышев (1958, 1960) выявил три типа половых циклов, различия между которыми заключаются в сроках перехода половых желез в IV стадию зрелости, в продолжительности этой стадии и во времени интенсивного развития очередной порции половых продуктов.

Большинство рыб Черного моря могут быть отнесены к рыбам с III типом полового цикла, описанным О. Б. Чернышевым. У многих исследованных нами черноморских рыб переход половых желез в IV стадию зрелости осуществляется за очень короткий срок — 1—1,5 месяца. В течение нерестового сезона гонады находятся в состоянии интенсивного развития, созревания и выметывания половых продуктов (VI—IV, VI—V стадии зрелости). После окончания нереста половые железы переходят

в VI—II, затем во II стадию и в ней находятся в течение зимы. В конце зимы — начале весны начинается созревание гонад у рыб с весенним и весенне-летним нерестом (преимущественно рыбы с демерсальной икрой), а у рыб, размножающихся летом, переход половых желез в III стадию зрелости начинается в апреле — мае. Сроки нереста рыб в Черном и Азовском морях, как показывают наши материалы и литературные данные, изменяются по годам в зависимости от климатических условий.

О РОЛИ РЕЗЕРВНЫХ ООЦИТОВ В ФОРМИРОВАНИИ ПЛОДОВИТОСТИ

В современной ихтиологии плодовитость рыб рассматривается как видовое приспособление, направленное на сохранение оптимальной численности популяции в изменяющихся условиях среды (Никольский, 1953а, б, 1971, 1972; Иоганзен, 1955; Götting, 1961; Анохина, 1969; Персов, 1963, 1972; Поляков, 1971а, б; Пападопол, 1972, и др.).

Изменение плодовитости теснейшим образом связано с процессом оогенеза, который находится под контролем гонадотропной функции гипофиза (Казанский, 1949; Гербильский, 1951, 1957).

Как указывает Г. М. Персов (1963), колебания абсолютной плодовитости у рыб возможны только на основе изменения резервного фонда половых клеток, а последнее может быть достигнуто в результате изменений условий среды, которые приводят в действие механизм, регулирующий плодовитость рыб.

Важную роль в формировании индивидуальной плодовитости и в скорости реакции организма на изменение условий среды играет фонд половых клеток, или «потенциальная» плодовитость (Персов, 1963, 1972). Перед половым созреванием в гонадах рыб, как показала М. Я. Широкова (1971а, б) на примере балтийской трески, накапливается огромное количество половых клеток, в несколько раз превышающее видовую плодовитость.

У моноциклических рыб, как отмечает Г. М. Персов (1963, 1972), процесс дифференцировки пола завершается формированием фонда половых клеток, который в дальнейшем не пополняется. Поэтому у моноциклических рыб относительно легко установить индивидуальную потенциальную плодовитость и конечную. Значительно сложнее это сделать у полициклических рыб. М. Я. Широкова под потенциальной плодовитостью понимает количество оогоний и ооцитов периода протоплазматического роста. Если подразумевать под потенциальной плодовитостью только количество ооцитов периода протоплазматического роста, т. е. резервных, как это сделали Ю. К. Кузнецов и Н. И. Курхоренов (1971), то ее можно рассматривать в качестве фонда половых клеток, обеспечивающего у полициклических рыб потреб-

ности нерестового сезона одного года, а не всех лет жизни половозрелых особей популяции. И в таком понимании потенциальная плодовитость не утрачивает своего важного адаптационного значения. В связи с изложенным нам хотелось бы рассмотреть роль резервных ооцитов у рыб с многопорционным икротетанием в формировании индивидуальной плодовитости.

Работами многих исследователей показано, что число резервных ооцитов у рыб независимо от типа их нереста в несколько раз превышает количество желтковых ооцитов, т. е. ооцитов периода трофоплазматического роста (Дрягин, 1949; Амброс, 1955; Messtorff, 1959; Götting, 1961; Комаров, 1964; Abraham, 1966; Чигиринский, 1970).

Возможность созревания резервных ооцитов в период нереста выявлена у некоторых теплолюбивых пресноводных рыб, которые хорошо живут и размножаются в искусственных условиях и являются прекрасным объектом для различных экспериментальных исследований. Так, Г. Петерс (Peters, 1957) установил, что при экспериментальном удалении из яичника *Hemichromis bimaculatus* части выросших икринок резервные ооциты возмещают недостаток, в результате чего к вымету бывает готова нормальная по численности кладка икры. Н. Эгами (Egami, 1959) пришел к выводу о созревании резервных ооцитов в течение нерестового сезона на основании наблюдений за нерестом в аквариумах отдельных пар медаки — *Oryzias latipes*. В аквариуме одна пара этих рыбок откладывает икру каждое утро на протяжении нерестового периода, длящегося более 5 месяцев (с апреля до октября). В одной кладке насчитывается от 1 до 67 икринок, обычно в кладках содержится по 12—19 икринок. Количество икринок, отложенных одной самкой за сезон, достигает 3099, в среднем 1000—2000, а в апреле, до начала нереста в яичниках медаки имеется всего от 500 до 1000 икринок. Разница между исходным и конечным числом яиц рассматривается Н. Эгами как доказательство созревания у медаки резервных ооцитов в период нереста.

В последние годы в литературе все чаще стали появляться высказывания о созревании резервных ооцитов в течение нерестового сезона у пресноводных и морских рыб с порционным икротетанием. Так, Л. П. Астанин, М. И. Подгорный (1968, с. 270) объясняют однотипность вариационных кривых размерного состава ооцитов у серебряного и золотого карасей в течение всего нерестового сезона тем, что, по-видимому, «в течение вегетационного периода ооциты юношеского периода неоднократно переходят в созревающие, а икринки разной степени зрелости трансgressируют между собой по диаметру».

Для морских рыб, не считая наших работ по рыбам Черного моря, такое предположение высказано в отношении макрелешуки — *Scomberesox saurus*. А. И. Чигиринский (1973) выявил у макрелешуки из юго-восточной части Тихого океана много-

кратный перест (около 20 порций икры). На мысль о созревании в период нереста у макрелешуки резервных ооцитов данного автора натолкнул тот факт, что в яичниках «доля ооцитов ранних фаз вителлогенеза остается постоянной независимо от того, был перест или нет» (Чигиринский, 1973, с. 134). Однако он не учитывал резервных ооцитов, а только исходил из предположения, что все ооциты, вступившие на путь трофоплазматического роста, будут выметаны в течение нерестового сезона. Следовательно, при созревании резервных ооцитов самки макрелешуки за один сезон могут выметывать больше порций икры.

Названные авторы использовали некоторые косвенные показатели созревания резервных ооцитов, в частности присутствие в яичниках в течение почти всего периода нереста одинакового набора ооцитов, который проявляется в сходных вариационных кривых и одинаковой гистологической картине. Мы попытались подойти к решению вопроса о созревании резервных ооцитов путем подсчета их количества в ястыках рыб в начале и середине нерестового периода. Оказалось, что у некоторых черноморских рыб число резервных и желтковых яйцеклеток, уменьшается по ходу нереста. Так, у 13 самок шпрота *Sprattus sprattus phalericus*, выловленных в сентябре 1973 г. (начало нереста), резервные ооциты составляли в среднем 94,1%, а в январе 1974 г. (разгар нереста) они составляли в среднем для 21 самки 74,3%.

В яичниках пяти экземпляров ставриды — *T. mediterraneus ponticus* Aleev из июньских уловов 1974 г. резервные ооциты составляли в среднем 81,6%, а у семи самок, выловленных в первой половине июля — 78,5% (неопубликованные данные).

Как видно из приведенных цифр, наиболее убедительные данные получены по шпроту. За четыре нерестовых месяца количество резервных ооцитов у него снизилось почти на 20%. У ставриды расхождения в полученных величинах менее значительны, вероятно, потому что перерывы между ловами рыбы были небольшими (меньше месяца). Однако и у этого вида заметна тенденция к уменьшению резервных ооцитов по ходу нереста. Таким образом, на основании наших материалов и литературных данных, мы считаем возможным сделать вывод о том, что у рыб с непрерывным типом созревания яйцеклеток резервные ооциты участвуют в формировании индивидуальной плодовитости на протяжении нерестового сезона.

Указанный тип созревания ооцитов отражает перманентный процесс развития половых клеток от оогоний до зрелых икринок, протекающий в половых железах половозрелых самок рыб в течение вегетационного периода. Мы отваживаемся включить в этот процесс даже оогонии, опираясь на замечательные исследования Б. Н. Казанского (1949), который обнаружил в яичниках линя и вьюна непосредственно после первого икротетания

участки с многочисленными четкими картинками оогониальных делений. Никому из исследователей не удавалось наблюдать подобные участки яичника у половозрелых рыб с единовременным икрометанием, поэтому Б. Н. Казанский связывает наличие их в половых железах самок лня и вьюна с порционным типом нереста последних. Он считает, что оогониальные деления свидетельствуют об образовании у половозрелых особей новых поколений ооцитов в течение всего летнего сезона (Казанский, 1949).

Непрерывный тип созревания ооцитов, приводящий к многопорционному нересту, свидетельствует о большой лабильности репродуктивной системы рыб, ее адаптации к широкому диапазону колебаний условий среды. Не случайно многопорционный нерест широко представлен у рыб, не охраняющих свою икру. Известно, что наибольшая плодовитость наблюдается у рыб с пелагической икрой, которая гибнет в огромных количествах на ранних этапах развития под воздействием различных факторов среды (Дехник, 1963; Пикольский, 1974). Значительная часть пелагической икры погибает, по-видимому, от того, что остается неоплодотворенной, и, следовательно, не способна развиваться (Пузанов, 1967). Стало быть, величина плодовитости отражает напряженность сложных взаимосвязей рыб на ранних этапах развития со средой обитания. Ее изменения носят адаптивный характер и направлены на поддержание оптимальной численности популяции в конкретных условиях среды (Поляков, 1971).

Если мы обратимся к материалам по плодовитости черноморской султанки, ставриды, саргана, то увидим, что данные разных авторов очень различаются. Это связано не столько с колебаниями плодовитости у рыб в зависимости от веса, длины и возраста самок, сколько с индивидуальным подходом исследователей к установлению размерных границ желтковых ооцитов, выделяемых для подсчета плодовитости. К. Гёттинг (1961) именно в этом видел главную причину расхождений в цифрах плодовитости одного и того же вида, получаемых разными исследователями. На основании обстоятельного изучения оогенеза 10 видов рыб Северного моря он пришел к выводу, что у рыб с непрерывным типом созревания яйцеклеток граница в размерном ряду ооцитов может быть установлена (для определения плодовитости) путем сопоставления размерного состава половых клеток в преднерестовых и посленерестовых яичниках.

Мы считаем, что такой метод для рыб с непрерывным типом созревания ооцитов и многопорционным нерестом непригоден, так как не позволяет учесть количество резервных ооцитов, созревающих в текущем нерестовом сезоне. Поэтому в настоящей работе при изложении своих материалов мы вместо термина «плодовитость» применяем термин «количество желт-

ковых ооцитов», считая, что в каждый конкретный момент нерестового периода в яичниках рыб с непрерывным типом созревания яйцеклеток имеется оптимальное для данного вида количество желтковых ооцитов, которое, вероятно, неоднократно обновляется в течение нерестового сезона.

О РАЗМЕРНЫХ ГРУППАХ ООЦИТОВ И ПОРЦИЯХ ИКРЫ У РЫБ

В зрелых яичниках рыб с порционным типом нереста кроме набора половых клеток, свойственного неполовозрелым особям, присутствуют ооциты нескольких фаз периода трофоплазматического роста и зрелые икринки.

Измерения диаметра ооцитов в яичниках половозрелых рыб используются для суждения о степени зрелости половых желез, продолжительности нерестового периода, типе нереста. (Fulton, 1897; Raitt, 1933; Clark, 1934; Hickling, Rutenberg, 1936; Дрягин, 1949; Алеев, 1952, 1958; Асламова, 1954; Бурдак, 1956; Quasim, 1956; Prabhu, 1956; Шкицкий, 1968).

У рыб, выметывающих всего две или три порции икры за сезон, в яичниках IV стадии зрелости ооциты довольно четко разделяются по размерам и фазе развития на две или три группы, которые различимы при визуальном просмотре гопад и отчетливо видны на гистологических срезах. На вариационных кривых размерного состава ооцитов образуются соответственно два или три пика. Однако у рыб, которые за один сезон выметывают значительно больше порций икры, в яичниках наблюдается более сложная картина, и ни биометрический, ни гистологический методы не позволяют определить у них подлинное количество порций икры (Дрягин, 1949).

Б. Н. Казанский (1949, с. 92) в отношении днепровских лня и карася, размножающихся в течение всего лета, писал: «В результате непрерывной асинхронности роста ооцитов в период вителлогенеза невозможно выделить группы, соответствующие отдельным порциям икры, и очень затруднительно заключить, сколько раз та или иная самка участвовала в нересте в данном сезоне». И далее: «...вероятно, самки днепровского лня и карася потенциально способны в соответствующих условиях к почти непрерывному икрометанию с короткими промежутками времени».

Если по гистологическим срезам трудно определить, какое количество порций свойственно данному виду, то еще сложнее сделать это при визуальном просмотре яичников. Тем не менее большинство исследователей при изучении характера икрометания рыб ограничиваются этими методами или одним из них и часто приходят к ошибочным выводам и в конечном итоге к неправильному определению плодовитости.

Исходя из изложенных выше результатов наших исследований и литературных данных, мы склонны считать, что наиболее часто ошибки допускаются при изучении размножения морских рыб теплых широт.

В. М. Наумов (1968), изучавший плодовитость рыб Индийского океана, разделил их по характеру икротетания следующим образом: 60% видов отнес к рыбам с двухпорционным нерестом, 30% — к рыбам с трехпорционным нерестом и 10% — к рыбам с одновременным икротетанием. При разделении рыб он руководствовался следующим положением: «Когда в яичниках имеются развивающиеся ооциты трех различных фаз развития, икротетание в течение одного нерестового сезона может происходить тремя порциями» (Наумов, 1968, с. 423). Среди 44 исследованных им видов рыб при визуальном просмотре яичников в III и в IV стадиях зрелости не было обнаружено ни одного выметывающего более трех порций икры за сезон. Это представляется нам маловероятным, во-первых, в силу ограниченных возможностей примененного метода; во-вторых, наши материалы по тупорылому ящероголову — *Trachinotus* свидетельствуют о многопорционном икротетании у данного вида, а В. М. Наумов отмечает у него одну порцию икры (был обследован один экземпляр), что, вероятно, связано с тем, что данная особь поймана перед самым окончанием нереста. То же можно сказать в отношении японского караса — *Nemipterus japonicus*, у которого В. М. Наумов отметил две порции икры, тогда как нами у данного вида выявлен непрерывный тип созревания ооцитов.

За последние годы появилось немало работ, авторы которых убедились в том, что биометрический метод не всегда может быть использован для установления количества порций икры (Асланова, 1954; Возняк, 1956; Петрова, 1960; Шкицкий, 1968; Астанц, Саманева, 1968).

О. П. Кодолова (1967) при определении плодовитости тихоокеанской сайры — *Cololabis saira* установила, что количество групп ооцитов не соответствует числу выметываемых за сезон порций икры. В течение всего нерестового сезона в яичниках сайры находятся ооциты четырех групп, включая резервные, а количество зрелых икринок всегда составляет в среднем около 4% общего количества желтковых ооцитов. Исходя из величины плодовитости и количества одновременно созревающей икры, О. П. Кодолова пришла к выводу о многократном нересте у сайры, о вымете ею сезон не менее 15—18 порций икры.

А. И. Чигиринский (1972) на основании количественного соотношения зрелых икринок и желтковых ооцитов в ястыках установил многократный нерест у макрелешуки. По вариационным кривым этого сделать было нельзя. В. Н. Иванков, З. Г. Иванкова, Т. Д. Волкова (1972) подчеркивают, что им не

удалось визуально определить количество порций икры у трех видов камбал, потому что ооциты некоторых фаз развития почти не различаются по размерам.

Исследователи, принимающие за порцию икры одну размерную группу ооцитов (Алеев, 1958; Ткачева, Майорова, Логвинович, 1960), для многих морских рыб отмечают количественную неравнозначность порций: в первой порции насчитывается наименьшее количество икринок, во второй больше, чем в первой, а в третьей больше, чем во второй. Такие различия в величине порций отметил В. Л. Жаров (1973) для большеглазого тунца — *Thunnus obesus* в Атлантическом океане. Он обнаружил две порции икры в ястыках тунца, причем количество икринок в первой порции не превышало $\frac{1}{3}$ их общего числа.

Для объяснения неравенства двух порций икры В. Л. Жаров ввел понятие «рабочий» объем гонад. Он считает, что после вымета первой порции икры увеличивается «рабочий» объем гонады, поэтому вторая порция должна быть больше первой. Но, учитывая, что соотношение количества икринок в I и II порциях колеблется в значительных пределах — от 1 : 2,4 до 1 : 5,3, (т. е. вторая порция может более чем в 5 раз превышать первую) и что в таком случае даже при увеличении «рабочего» объема вряд ли гонады смогут вместить в себя такую большую порцию икры, автор находит выход из этого логического тупика в допущении, что вторая порция «будет выметана не вся одновременно, а отдельными порциями второго порядка, отделяющимися последовательно от общей массы ооцитов, находящихся в фазе трофоплазматического роста» (Жаров, 1973, с. 111). Таким образом, В. Л. Жаров пришел к выводу о существовании у большеглазого тунца двух различных способов икротетания: первая порция созревает и выметывается вся сразу, а вторая созревает частями и выметывается небольшими подпорциями.

Представление В. Л. Жарова о «рабочем» объеме гонад нам кажется ошибочным. Ошибка кроется в том, что наличие двух размерных групп желтковых ооцитов В. Л. Жаров отождествляет с двумя порциями икры, т. е. допускает ту же ошибку, о которой говорилось выше. Фактический материал автора свидетельствует о том, что в яичниках тунца перед нерестом имеются, кроме резервных ооцитов, половые клетки двух фаз развития — наполненные желтком ооциты (фаза E) и ооциты переходной фазы от наполненных желтком к зрелым (фаза E—F). Такой состав ооцитов наблюдается у минтая и глоссы (Горбунова, 1954; Овсен, 1967). Следовательно, большеглазого тунца можно отнести к видам с прерывистым типом созревания ооцитов и порционным нерестом. Если прибегнуть к применяемому нами методу расчета количества порций икры у рыб с таким типом созревания ооцитов, то окажется, что в половых железах самок тунца, проанализированных В. Л. Жаровым, находилось от четырех до шести порций икры. В данном случае

ошибка в определении количества порций икры не отражается на результатах подсчета плодовитости, если ястыки взяты перед нерестом, так как учитывались все желтковые ооциты, подготовленные к вымету в один сезон. Но понятие «рабочий» объем гонады биологически неверно.

А. А. Нестеров (1973) у макрелешуки Северной Атлантики отмечает три генерации ооцитов и соответственно три порции икры. Причем наличие большего количества ооцитов в последующих порциях он также объясняет увеличением «полезного» (т. е. «рабочего») объема гонады.

В данном случае допускается более серьезная ошибка, так как у макрелешуки, очевидно, иной тип созревания ооцитов, и это может существенно осложнить определение плодовитости (Чигиринский, 1972).

В связи с изложенным нам хочется еще раз подчеркнуть, что одной порции ооцитов соответствует количество только зрелых или близких к зрелости ооцитов, а из желтковых ооцитов формируется различное число порций икры у разных видов — от двух-трех до нескольких десятков. Поэтому при изучении характера нереста рыб, особенно морских, необходимо применение нескольких различных методов.

МНОГОПОРЦИОННЫЙ НЕРЕСТ МОРСКИХ РЫБ

Из 38 видов рыб, рассмотренных в настоящей работе, только один вид — бычок-рысь (*Gobius bucchichi*) — относится к рыбам с единовременным икрометанием. Нерестовый период у него в Черном море растянут и охватывает 1,5—2 летних месяца. В этом проявляется приспособление данного вида к максимальному использованию благоприятного вегетационного периода, способствующее сохранению и выживанию наибольшего количества икры и молоди. Четыре вида отнесены к рыбам с прерывистым типом созревания ооцитов и порционным икрометанием: смарида — *Spicara smaris*, которая, откладывает две-три порции икры за сезон; гребенчатый губан — *Stenolabrus guprestis*, выметывающий четыре-пять порций; бычок-травяник — *Gobius ophiocephalus*, откладывающий, вероятно, две порции икры, и звездочет — *Uranoscopus scaber*, который, судя по коэффициенту порционности, выметывает не более трех порций икры. Для семи видов рыб: *Therapon jarbua*, *Selar cruentophthalmus*, *Caranx compressus*, *Epinefelus merra*, *Lutianus sanguinolentus*, *Lutianus gibbus*, *Dentex macrophthalmus* — отмечен лишь порционный нерест, так как небольшое количество материала не позволило сделать более конкретные выводы о характере их икрометания. Три вида рыб имеют прерывистый тип созревания ооцитов и многопорционный нерест: мерланг — *Odontogadus merlangus euxinus*, камбала-калка — *Scophthalmus macoticus* и глосса — *Platichthys flesus luscus*. Наиболь-

шее число видов (23) отнесено нами к рыбам с многопорционным нерестом, в основе которого лежит непрерывный тип созревания ооцитов.

У рыб с многопорционным нерестом продолжительность нерестового периода различна и обусловлена как характером икрометания, так и расхождением в сроках размножения рыб различных возрастных и размерных групп. У некоторых зеленушек нерест длится всего 1—2 месяца; у многих черноморских рыб, размножающихся в теплое время года, период нереста охватывает 3—5 месяцев в году. У холодолюбивых рыб сезон размножения более длительный. Морской налим нерестится в течение 6—7 месяцев. Шпрот и мерланг в своеобразных условиях Черного моря размножаются круглый год, массовый нерест у них приходится на зимний сезон. Частота икрометаний у рыб с многопорционным нерестом также различна: султанка, морской карась и зеленушка-рулеца мечут икру ежедневно, морской ерш и глосса — через 1—2 суток, камбала-калка — через 1,5—2,5 суток, мерланг — через 3—4 суток, морской налим — через 6—7 суток.

Интенсивное размножение рыб в течение нескольких месяцев возможно при длительном вегетационном периоде, когда производители находятся в благоприятных кормовых и температурных условиях. Рыбы с порционным икрометанием питаются на протяжении всего нерестового сезона (Hickling, 1945; Асланова, 1954; Чайнова, 1954; Павловская, 1954; Messtorff, 1959; Бурдак, 1964; Шунтов, 1971, и др.). Рыбы с многопорционным икрометанием, как показали исследования Н. Я. Липской (1959а, б, 1967) на черноморской султанке, питаются наиболее интенсивно в период нереста. В это время у рыб наблюдаются наибольшие суточные рационы, что позволяет им не только продуцировать большое количество икры в течение длительного времени, но и интенсивно расти (Липская, 1967).

Многопорционный нерест на основе прерывистого типа созревания ооцитов — это своеобразное приспособление к увеличению плодовитости, основанное на почти синхронном развитии очень большого количества ооцитов до фазы *E* и последующем постепенном созревании и выметывании икры отдельными порциями. Наиболее ярким примером рыб с таким нерестом может служить глосса. Если бы у нее все желтковые ооциты, имеющиеся в яичниках в IV стадии зрелости, созрели одновременно, то их вес превзошел бы вес тела самки и коэффициент зрелости достиг бы 167,4% (Овен, 1967, с. 99). Такой же тип нереста описан Н. П. Горбуновой (1954) и Л. М. Зверьковой (1969, 1973) у минтая — *Theragra chalcogramma*. Аналогичный тип нереста, очевидно, свойствен большеглазому тунцу — *Thunnus obesus* (Жаров, 1973).

У рыб с многопорционным икрометанием и прерывистым типом созревания ооцитов определение плодовитости несложно.

Подсчитываются все желтковые ооциты, которые четко обособляются от резервных. Но для определения плодовитости необходимо иметь рыб в преднерестовом состоянии, не успевших еще выметать часть икры. Так как в самом начале нерестового сезона определить VI—IV стадии зрелости яичников по их внешнему виду затруднительно, следует провести гистологический анализ ястыков. У рыб с прерывистым типом созревания ооцитов выявить порционный нерест можно при анализе яичников в V или в переходной IV—V стадии зрелости, в которых зрелые или созревающие ооциты выделяются из общей массы наполненных желтком ооцитов и по количеству которых можно рассчитать коэффициент порционности. У рыб с таким характером развития ооцитов установление количества порций икры для определения плодовитости не обязательно, но оно важно для познания их экологии.

Особый интерес представляют рыбы с многопорционным нерестом, в основе которого лежит непрерывный тип созревания ооцитов. Он наиболее труден для исследования и наименее изучен. Трудности в изучении обусловлены прежде всего созреванием в период нереста резервных ооцитов, что создает впечатлительные «неисчерпаемости» запаса разноразмерных желтковых ооцитов в яичниках рыб в течение нерестового сезона и не позволяет общепринятыми методами определить плодовитость по фиксированному материалу. Поэтому при изучении созревания, икротетания и плодовитости порционно нерестующих рыб чрезвычайно важно в первую очередь выяснить, какую роль в текущем нерестовом сезоне играют резервные ооциты, являются ли они «резервом» будущих нерестовых сезонов, или какая-то часть из них созревает в текущем сезоне, за счет чего у данного вида увеличиваются число порций и плодовитость. Именно это может оказаться основным препятствием для решения многих вопросов размножения рыб.

Для выявления и изучения многопорционного икротетания необходимо экспериментальное исследование размножения рыб. Но в большинстве случаев ихтиологам приходится анализировать фиксированный материал. И от того, с каких позиций подходит исследователь к анализируемому материалу, какие методы применяет и какие показатели использует, зависит успех изучения особенностей размножения рыб.

Исходя из результатов изучения размножения некоторых морских рыб в искусственных и природных условиях, мы считаем возможным для выявления рыб с многопорционным нерестом и изучения их размножения использовать следующие показатели: размерный состав ооцитов в яичниках половозрелых рыб, коэффициент порционности, количественное соотношение желтковых ооцитов разных размерных групп, изменение коэффициента зрелости самок в течение нерестового сезона, — применяя для получения этих показателей биометрический анализ

овариальной икры, гистологический анализ половых желез, подсчет отдельно зрелых икринки и желтковых ооцитов по размерным группам. Все показатели должны быть получены на массовом материале из разных по времени уловов, с тем чтобы они охватывали как можно более продолжительный отрезок нерестового сезона.

Для первой ориентации в имеющемся материале достаточно применить наиболее простой метод — биометрический анализ ооцитов в зрелых ястыках. Наличие ооцитов, промежуточных между резервными и наполненными желтком, будет свидетельствовать о непрерывном типе созревания половых клеток. На основе результатов этого первого анализа для подтверждения предварительного вывода можно организовать сбор материала таким образом, чтобы анализ его позволил получить наиболее полную информацию об изучаемом виде. В частности, для вычисления коэффициента порционности нужно иметь текущих самок или рыб с яичниками в переходной IV—V стадии зрелости. Многие морские рыбы с пелагической икрой нерестятся в вечерние и ночные часы (Малаятский, 1940б; Попова, 1954; Корнилова, 1960; Дехник, 1959, 1961, 1973; Кракатица, 1968). Лов рыбы в это время может обеспечить добычу текущих самок. У рыб с непрерывным типом созревания ооцитов на протяжении первой половины нерестового сезона для вычисления коэффициента порционности может быть использована не только первая, но любая по счету порция зрелой икры. В каждый конкретный момент нерестового периода яичники содержат примерно одинаковое количество разноразмерных желтковых ооцитов, характерное для данного вида; только в конце нерестового сезона, когда прекращается созревание резервных ооцитов, уменьшается количество желтковых ооцитов и изменяется их численное соотношение.

Коэффициент порционности, колеблющийся от 2 до 20%, с несомненностью свидетельствует о многопорционном нересте. Для рыб, у которых этот показатель варьирует от 20 до 30%, необходимы дополнительные данные для суждения о характере икротетания. Коэффициент порционности, равный 40—50% и выше, свидетельствует о вымете двух-трех порций икры.

Кроме коэффициента порционности, в некоторых случаях численное соотношение ооцитов разных размерных групп достаточно убедительно демонстрирует тот или иной тип нереста. У рыб с непрерывным созреванием ооцитов и многопорционным икротетанием ооциты старшей генерации или первой размерной группы всегда составляют наименьший процент, а самые мелкие желтковые ооциты третьей размерной группы представляют большинство. Это соотношение нарушается только в конце нереста.

Для суждения о частоте икротетания рыб в природных условиях может оказаться полезным ежесуточный сбор

материала путем лова рыбы в разное время суток. VI_n — IV стадия зрелости яичников, выявляемая гистологическим методом на протяжении большей части нерестового сезона, также свидетельствует о многопорционном нересте, а наличие в гонадах длительное время ооцитов начальных фаз периода большого роста указывает на непрерывный тип созревания яйцеклеток.

Полученные нами результаты свидетельствуют о большом многообразии форм проявления порционного нереста рыб. Это многообразие создано в процессе исторического развития рыб благодаря их способности адаптивно изменять весь репродуктивный процесс в ответ на изменение условий среды. Воспроизводительная система рыб, особенно у видов с порционным нерестом, очень лабильна, о чем свидетельствуют многочисленные данные об изменении характера икротетания у рыб под влиянием условий среды, существенно меняющихся в результате хозяйственной деятельности человека (Мойен, 1944; Лукин, 1948; Беккер, 1957, 1958; Томнатик, Зеленин, 1959; Зеленин, 1960а, б; Владимиров, Сухойван, Бугай, 1963; Кошелев, 1961, 1963, 1965, 1968, 1971; Чепурнова, 1972; Кушин, 1973, и др.).

Некоторая асинхронность в развитии ооцитов у рыб с одновременно нерестом свидетельствует о потенциальной возможности у них порционного икротетания (Казанский, 1949). Непрерывный тип созревания ооцитов, приводящий к многопорционному икротетанию, может рассматриваться как наиболее яркий пример высокой адаптивной пластичности воспроизводительной системы рыб, позволяющей ей функционировать в широком диапазоне колебаний абиотических условий.

Важная роль в системе адаптаций, связанных с размножением рыб, принадлежит резорбционным процессам (Фалеева, 1965; Володин, Межини, Кузьмина, 1974). У рыб с многопорционным нерестом резорбция невыметанных икринок происходит параллельно с развитием, созреванием и овуляцией ооцитов очередной генерации, не тормозит, а способствует быстрому созреванию и вымету очередной порции икры.

ЛИТЕРАТУРА*

- Абдурахманов Ю. А. Биологическая характеристика пресноводных рыб Азербайджана. *З.* 1960, 39, № 5, с. 734—742.
- Лведикова Т. М. О размножении и развитии черноморского саргана *Belone belone euxini* Gunther. — Учен. зап. Кавк. ун-та, 1957, 57, с. 47—68.
- Аведикова Т. М. Биология саргана северо-восточной части Черного моря и пути дальнейшего расширения его промысла. — Автореф. канд. дис. Ростов н/Д, 1962.
- Алеев Ю. Г. О типе нереста у *Sprattus sprattus phalericus* (Risso). *З.* 1952, 82, № 1, с. 161—163.
- Алеев Ю. Г. Ставриды (Trachurus) морей СССР. *И.* 1957, 9, с. 167—242.
- Алеев Ю. Г. О биологии и хозяйственном значении черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso). *И.* 1958, 10, с. 90—108.
- Алеев Ю. Г. О размножении черноморской ставриды южного стада в северных районах Черного моря. *И.* 1959, 12, с. 271—284.
- Алексеева Е. И. Оогенез скумбрии *Scomber colias* Gmelin северо-западного побережья Африки. *З.* 1973, № 53, с. 86—98.
- Александров А. И. Анчоусы Азовско-Черноморского бассейна, их происхождение и таксономические обозначения. — Труды Керч. науч. рыбохоз. ст. 1927, 1, № 2/3, с. 37—99.
- Амброз А. П. Созревание и плодовитость черноморской хамсы по наблюдениям 1952 и 1953 гг. *З.* 1955, № 16, с. 461—467.
- Андрияшева А. П. Рыбы северных морей СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954.
- Анохина Л. Е. Закономерности изменения плодовитости весенне- и осенне-переступающей салаки. Автореф. канд. дис. Рига, 1966.
- Анохина Л. Е. Закономерности изменения плодовитости рыб на примере весенне- и осеннепереступающей салаки. М., «Наука», 1969, 291 с.
- Арнольд И. Н. Султанка. — В кн.: Естественные производительные силы СССР. Т. 6. Пг., 1920. Отд. 3, 2. Рыбы, с. 36—37.
- Асланова П. Е. Шпрот Черного моря. *З.* 1954, 28, с. 75—101.
- Астанин Л. П., Подгорный М. И. Особенности плодовитости карасей — *Carassius carassius* (L.), *Carassius auratus gibelio* (Bloch). *З.* 1968, 8, № 2, с. 266—273.
- Астанин Л. П., Саманева Л. И. Сравнительное изучение плодовитости рыбака в шемаи, акклиматизированных в Сенгилеевском водохранилище Ставропольского края. *З.* 1968, 8, № 4, с. 646—652.
- Астанин Л. П., Трофимов Л. М. Сравнительное изучение питания, роста и плодовитости сазана и карпа (*Cyprinus carpio* L.) Егорлыкского водохранилища. *З.* 1969, 9, № 3, с. 450—460.

* Названия наиболее часто упоминаемых изданий заменены их порядковыми номерами (набравши курсивом) по списку: 1 — Биология моря, 2 — Вопросы ихтиологии, 3 — Зоологический журнал, 4 — Доклады Академии Наук СССР, 5 — Труды АзЧерНИРО, 6 — Труды АтлантНИРО, 7 — Труды ВНИРО, 8 — Труды Карадagsкой биологической станции, 9 — Труды Новороссийской биологической станции, 10 — Труды Севастопольской биологической станции.

- Батальянц К. Я. Особенности гематогенеза *Sardinella aurita* районов Дахара и Такоради в связи с биологией размножения.— Труды Балт. НИИ мор. рыбного хоз-ва и океаногр., 1960, № 5, с. 118—126.
- Батраева М. Н. О порционном икрометании у рыб.— Биол. процессы в мор. и континент. водоемах. Тезисы докл. II съезда ВГБО. Кишинев, 1970, с. 37.
- Беккер В. Э. О влиянии условий существования на развитие гонад и порционность икрометания у золотого карася. 4, 1957, 117, № 15, с. 889—891.
- Беккер В. Э. Особенности вителлогенеза у самок золотого карася (*Carassius gattassius* L.) в условиях повышенной плотности населения. 4, 1958, 121, № 6, с. 1086—1090.
- Беккер В. Э. Влияние плотности населения на процесс овогенеза у золотого карася. Автореф. канд. дис. М., 1959.
- Бий Дин Чунг, Дружинин А. Д. Длина, вес, возраст и темп роста видов рода *Nemipterus* Swainson Северо-вьетнамского (Тонкинского) залива. 2, 1965, 5, № 3, с. 563—568.
- Борисенко А. М. До біології чорноморської султанки (*Mullus barbatus* L.). 8, 1940, № 6, с. 23—40.
- Борисов П. Г., Никольский Г. В. Основные этапы развития отечественных биологических рыбохозяйственных исследований за последние 100 лет. 3, 1961, 40, № 8, с. 1227—1239.
- Бурдак В. Д. Об особенностях полового цикла и нереста черноморского мерланга (*Odontogadus merlangus euxinus* (Nordmann)). 4, 1955, 104, № 4, с. 657—660.
- Бурдак В. Д. Рост, половое созревание и особенности состава стада черноморского мерланга (*Odontogadus merlangus euxinus* (Nordmann)). 4, 1956, 109, № 3, с. 642—646.
- Бурдак В. Д. Биология черноморского мерланга (*Odontogadus merlangus euxinus* (Nordmann)). 10, 1964, 15, с. 196—278.
- Буцкая А. А. Об особенностях функции семени у рыб с различными типами нереста. 4, 1955, 100, № 4, с. 809—812.
- Васильев Г. Д. О промысловой ихтиофауне юго-западной Атлантики (подрайон Монтвидео и Фолклендских островов). 6, 1971, № 33, с. 85—128.
- Веденский А. П. Биология дальневосточной скумбрии в Японском море.— Изв. ТИПРО, 1954, 42, с. 3—94.
- Виноградов К. О., Ткачова К. С. Про плодючість риб Чорного моря (попередні повідомлення).— Допов. АН УРСР. Від. біол. наук, 1948, № 2, с. 18—22.
- Виноградов К. А., Ткачова К. С. Материалы по плодовитости рыб Черного моря. 8, 1950, № 9, с. 3—53.
- Виноградова З. А. О годичном цикле линьки у морских ершей. 4, 1948, 60, № 4, с. 705—709.
- Виноградова З. А. О явлении линьки у некоторых рыб Черного моря. 8, 1950, № 9, с. 70—80.
- Владимиров В. И., Сухойван П. Г., Бугай К. С. Размножение рыб в условиях зарегулированного стока реки. Клев. Изд-во АН УССР, 1963, 394с.
- Водяницкий В. А. К вопросу о происхождении фауны рыб Черного моря.— Работы Новорос. биол. ст., 1930а, № 4, с. 3—34.
- Водяницкий В. А. Пелагические яйца и личинки рыб в районе Новоросийской бухты.— Работы Новорос. биол. ст., 1930б, № 4, с. 93—130.
- Водяницкий В. А. Наблюдения над пелагическими яйцами рыб Черного моря. 10, 1936, 5, с. 3—44.
- Водяницкий В. А. К изучению биологии пелагической области Черного моря.— Природа, 1939, № 4, с. 69—71.
- Водяницкий В. А. К экологии и истории рыб Черного моря. 9, 1940, 2, № 3, с. 21—30.
- Водяницкий В. А., Казанова И. И. Определитель пелагических икринок и личинок рыб Черного моря. 7, 1954, 28, с. 240—323.
- Возняк С. П. Шпрот Южной Балтики. Автореф. канд. дис. М., 1956.
- Володин В. М., Межнин Ф. И., Кузьмина В. В. Экспериментальное изучение резорбции икры леща *Abramis brama* L. 2, 1974, 14, № 2, с. 249—263.
- Воробьева Н. К., Таликина М. Г., Золотницкий А. П. Исследование созревания черноморской камбалы-калкана *Scorpaenidae macrotis* Pallas в экспериментальных условиях.— В кн.: Биологические основы морской аквакультуры. Вып. 1. К., 1975, с. 42—51.
- Георгиев Ж. М., Александрова К., Николов Д. Наблюдения вверху размножающего на рифе по болгарского черноморского крайбрежис.— Изв. на зоол. ин-т. София, 1960, кн. 9, с. 255—292.
- Гербиловский Н. Л. Развитие овоцитов зеркального карпа и его зависимость от температуры.— Биол. эксперим. биол. и мед., 1937, 3, № 2.
- Гербиловский Н. Л. Возрастные и сезонные изменения в ополотах зеркального карпа.— Арх. анат., гистол. и эмбриол., 1939, 21, № 2, с. 241—245.
- Гербиловский Н. Л. Биологические основы и методика планового воспроизводства осетровых в связи с гидростроительством.— Вестн. Ленингр. ун-та, 1951, № 9, с. 35—58.
- Гербиловский Н. Л. Внутривидовая биологическая дифференциация и ее значение для вида в мире рыб.— Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол., 1957, № 21, вып. 4, с. 75—82.
- Гербиловский Н. Л. Эколого-гистофизиологическое направление в ихтиологических исследованиях.— Труды Всесоюз. совещ. по биол. основам рыбного хоз-ва. Томск, 1959, с. 31—36.
- Гербиловский Н. Л. Экологическая гистофизиология в современных ихтиологических исследованиях.— Тезисы докл. Всесоюз. совещ. по экол. физиологии рыб. 1966. М., 1966, с. 77—78.
- Гинабург А. С. Жировые вещества в овоцитах и яйце северюги. 4, 1956, 111, № 1, с. 236—239.
- Горбач Э. И. О характере икрометания белого амура (*Steponpharyngodon idellus*).— Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии, Владивосток, 1972, № 7, с. 139—144.
- Горбунова Н. П. Размножение и развитие минтая *Theragra chalcogramma* (P).— Труды Ин-та океанологии, 1954, 11, с. 132—195.
- Горбунова Н. Н. Размножение и развитие черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso). 10, 1958, 10, с. 108—125.
- Горбунова Н. Н. Эмбриональное и раннее личиночное развитие губанов *Ctenilabrus tinca* L. и *Ctenilabrus quinquemaculatus* Bloch. 10, 1959, 11, с. 174—181.
- Горбунова Н. Н. Сроки и условия размножения скумбрии-видных рыб (Pisces, Scophroidei).— Труды Ин-та океанологии, 1965, 80, с. 36—61.
- Гордина А. Д. Качественный состав и количественное распределение ихтиопланктона в 1966 г. в северо-западной части Индийского океана. 1, 1970, № 21, с. 192—201.
- Гордина А. Д., Дука Л. А., Овен Л. С. Половой диморфизм, питание и размножение черноголовой собачки *Tripterygion tripteronotus* (Risso) Черного моря. 2, 1972, 12, № 3, с. 445—451.
- Гордина А. Д., Дука Л. А., Овен Л. С. Половой диморфизм, питание и размножение бычка-рыси — *Gobius bucchichi* Steindachner в Черном море. 2, 1974, 14, № 4, с. 623—629.
- Григорьев Г. В. О размножении тулорылого макруруса Северной Атлантики.— Труды ПИНРО, 1972, № 28, с. 107—115.
- Грудикин П. И. Некоторые данные о миграциях и размножении смариды *Spicara smaris flexuosa* Rehnésque.— Учен. зап. Рост. ун-та, 1957, 62, № 1, с. 117—123.
- Гудимович П. К. Краткие сведения о плодовитости черноморской султанки и характере ее икрометания. 3, 1951, 30, № 1, с. 85—86.
- Данилевский Н. Н. Биология черноморской султанки.— Труды Научн. рыбохоз. и биол. ст. Грузин, 1939, 2, с. 77—151.
- Дехник Т. В. О суточном ритме размножения и стадийности развития некоторых морских рыб. 10, 1959, 12, с. 285—296.

- Дехник Т. В. Этапы эмбрионального развития и суточный ритм размножения некоторых рыб Черного моря. *10*, 1961, 14, с. 222—258.
- Дехник Т. В. Некоторые закономерности колебаний численности и элиминации икринок и личинок *Erigaulis egrasicholus ponticus* Alex. в условиях Черного моря. *10*, 1963, 16, с. 340—358.
- Дехник Т. В. Систематизация рыб Черного моря по способам их размножения. 2, 1969, 9, № 6, с. 1032—1035.
- Дехник Т. В. Ихтиопланктон Черного моря. Киев, «Наук. думка», 1973, 235 с.
- Дехник Т. В., Павловская Р. М. Распределение икры и личинок некоторых рыб Черного моря. 5, 1950, № 14, с. 151—176.
- Дехник Т. В., Симокова В. И. Распределение пелагических икринок и личинок рыб в Средиземном море. *10*, 1964, 17, с. 77—115.
- Димитрова О. С. К вопросу о половом цикле некоторых промысловых рыб Индийского океана.— В кн.: Современное состояние биологической продуктивности и сырьевых биологических ресурсов Мирового океана и перспективы их использования. Калининград, АтлантНИРО, 1970, с. 165—168.
- Доброволова Св. Биологические особенности на мерлузата от Африканского крайбрежья на Атлантический океан.— Рыбно хозяйство, 1973, 20, № 1, с. 21—22.
- Доманевский Л. Н., Степкина М. В. Особенности биологии большеглазого зубана *Dentex macrophthalmus* Bloch района Центрально-Восточной Атлантики. 2, 1971, 11, № 3, с. 438—446.
- Драгин П. А. Порционное икротетание у карповых рыб.— Изв. ВНИОРХ, 1939, 21, с. 81—119.
- Драгин П. А. Половые циклы и нерест рыб.— Изв. ВНИОРХ, 1949, 28, с. 3—113.
- Драгин П. А. О полевых исследованиях размножения рыб.— Изв. ВНИОРХ, 1952, 30.
- Драгин П. А. Основные направления в изучении жизненных циклов рыб.— Научн.-техн. бюл. Гос. НИИ озерного и речного рыбного хоз-ва, 1961, № 13/14.
- Драгин П. А. Об исследовании особенностей порционного нереста рыб.— Изв. ГосНИОРХ, 1967, 62, с. 26—30.
- Есипов В. К. Султанка (*Mullus barbatus* L.) в Керченском районе. Ч. 1. Систематика.— Труды Керч. науч. рыбохоз. ст., 1927, 1, № 2/3, с. 101—146.
- Есипов В. К. Султанка (*Mullus barbatus* L.) в Керченском районе. Материалы по систематике, биологии и промыслу. II. Краткий очерк биологии и промысла. 3, 1934, 13, № 1, с. 97—116.
- Жаров В. Л. Плодородность большеглазого туша Атлантического океана. 6, 1973, № 53, с. 104—111.
- Загороднева Д. С. Методика определения плодовитости порционно нерестующих рыб.— Учен. зап. Рязан. пед. ин-та, 1966, 47, с. 71—76.
- Зайцев Ю. П. Размножение рыб с пелагической икрой в Одесском заливе. Автореф. канд. дис. Одесса, 1956.
- Замбрибориц Ф. С. Влияние условий жизни на возраст, рост и размножение камбалы-гlossы (*Pleuronectes flesus fuscus* Pallas) Хаджибейского лимана. 4, 1956, 100, № 5.
- Зверькова Л. М. О нересте минтая (*Theragra chalcogramma* (Pallas)) в водах западного побережья Камчатки. 2, 1969, 9, № 2, с. 270—275.
- Зверькова Л. М. К вопросу о нересте минтая в северной части Японского моря.— Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии, Владивосток, 1973, № 4, с. 129—134.
- Звягина О. А. Материалы о развитии ящероголовых рыб (Pisces, Synodontidae).— Труды Ин-та океанологии, 1965а, 80, с. 147—161.
- Звягина О. А. Материалы о развитии терапона — *Therapon theraps* Cuv. et Val. (Pisces, Theraponidae).— Труды Ин-та океанологии, 1965б, 80, с. 162—166.

- Зеленин А. М. Особенности оогенеза и нереста некоторых видов рыб Дубоссарского водохранилища как проявление адаптации к изменившимся условиям обитания.— Труды Юбил. Дарнин. конф. Кишинев, 1960а.
- Зеленин А. М. Некоторые характерные черты полового цикла порционно нерестующих рыб Дубоссарского водохранилища.— Тезисы докл. совещ. по типологии и биол. основанию рыбохоз. использования внутр. (пресноводных) водоемов южной зоны СССР, Кишинев, 1960б.
- Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря.— Зап. Императорской Акад. наук, 1913, 32, № 1, с. 1—299.
- Зувев Г. В., Салехова Л. П. Промысловая ихтиофауна шельфовой зоны Аравийского моря. 1, 1970, № 21, с. 229—235.
- Иванков В. Н., Иванкова З. Г., Волкова Т. Д. Тины икротетания и сроки нереста камбал залива Петра Великого.— Учен. зап. Дальневост. ун-та, 1972, 60, с. 49—61.
- Иванкова З. Г. Плодородность и характер икротетания малоротой камбалы *Glyptocephalus stellati* (Schmidt) залива Петра Великого.— Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии, Владивосток, 1973, № 4, с. 118—121.
- Иванов Л. С. Върху биологията на черноморската скумрия (*Scorpaenidae scorpaenidae* L.).— Изв. на науч.-иссл. ин-т за рибно стопанство и океангр., Варна, 1966, 7, с. 97—134.
- Иванов М. Ф. О закономерностях развития яйцесных клеток рыб.— Вестн. Ленингр. ун-та, 1951, № 9, с. 59—76.
- Иванов С. Н. Анализ плодовитости и порционности икротетания сазана *Syrphius asotus* L. озера Балхаш. 2, 1971, 11, № 5, с. 778—784.
- Иванова С. А. Сезонные изменения половых желез животных и факторы, их вызывающие.— Усп. соврем. биол., 1936, 5, № 6.
- Иванов Д. И. О некоторых закономерностях размножения рыб водоемов Тянь-Шаня.— Труды Кирг. ун-та. Сер. биол. наук, 1972, № 12, с. 108—114.
- Иогансен Б. Г. Плодородность рыб и определяющие ее факторы. 2, 1955, № 3, с. 57—68.
- Исаев А. И., Карзинкин Г. С., Кожин Н. И., Никольский Г. В., Черфас Б. Н. О теоретических основах воспроизводства рыбных запасов.— Тезисы докл. совещ. по теор. основам рыбоводства, М., 1964, с. 7—18.
- Казановский А. Г. Миграция скумбрии (*Rheumatophorus japonicus* Houttuyn) в Японском море.— Изв. ТИИРО, 1951, № 35, с. 61—79.
- Казанский Б. Н. Особенности функции яичника и гипофиза у рыб с порционным икротетанием.— Труды Лаб. основ рыбоводства, Л., 1949, 2, с. 64—120.
- Казанский Б. Н. Экспериментальный анализ роста овоцтов у рыб. 4, 1951, 80, № 2, с. 277—280.
- Казанский Б. Н. Экспериментальный анализ порционного икротетания у рыб. 3, 1952, 31, № 6, с. 883—896.
- Казанский Б. Н. Экспериментальный и гистофизиологический анализ изменений половых циклов рыб под воздействием экологических факторов.— Вopr. экологии. (По материалам 4-й экол. конф.). Т. 5, М., 1962, с. 88—89.
- Калинина Э. М. Особенности порционного икротетания черноморского камбала *Rhombus taeoticus* Pallas. 2, 1960, № 16, с. 137—144.
- Калинина Э. М. Рост и питание черноморских зеленушек родов *Crenilabrus* и *Symphodus*. 10, 1963, 16, с. 323—326.
- Калинина Э. М. Выживание допной икры рыб на примере бычков (Gobiidae) и собачек (Blenniidae) Черного и Азовского морей.— В кн.: Биологические исследования Черного моря и его промысловых ресурсов. М., 1968, с. 187—190.
- Калинина Э. М., Салехова Л. П. Определитель демерсальной икры рыб Черного моря. 1, 1971, № 25, с. 29—46.
- Канищев А. Н. Эмбриональное развитие черноморских атерин (*Atherina hepsetus* и *Atherina tochon pontica* Eichwald). 8, 1961, № 17, с. 24—45.

- Киселевич К. А. Материалы по биологии каспийских сельдей. 1. Плодовитость каспийско-волжских сельдей.—Труды Астрах. ихтиол. лаб., 1923, 5, № 1, с. 17—55.
- Книпович Н. М. Определитель рыб Черного и Азовского морей. М., 1923. 130 с.
- Кодолова О. П. О характере созревания и плодовитости тихоокеанской сельди *Cololabis saira*.—Изв. ТИНРО, 1967, 61, с. 331—334.
- Комаров Ю. А. Некоторые данные о размножении ставриды *Trachurus trachurus* L. из района юго-западного побережья Африки. 6, 1964, № 11, с. 87—99.
- Комаров Ю., Кухоренко К. Промысловые рыбы восточной части тропической Атлантики. Калининград, Кн. изд-во, 1966.
- Комраков О. Е., Мецлеров В. П. Некоторые особенности биологии летригуса (*Lethrinus leucostictus* (Cuv. et Val.)) района северо-западного побережья Австралии.—Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток, 1972, № 7, с. 151—160.
- Корнилова В. П. Биология и промысел азовской хамсы (*Engraulis encrasicolus maeoticus* Pusanovim). 5, 1960, 18, с. 50—73.
- Костарев Г. Ф. Рыбы бассейна реки Чусовой. Автореф. канд. дис. Л., 1971.
- Коскина Е. Г. Пелагическая икра рыб в районе Поворосийска. 9, 1938, 2, № 2, с. 7—30.
- Косилов Б. В. Сезонные особенности созревания икры у рыб с двумя типами икротетания. 4, 1961, 136, № 1, с. 214—217.
- Косилов Б. В. Влияние особенностей созревания икринок у рыб на плодовитость и структуру нерестового стада.—Вопр. экологии. (По материалам 4-й экол. конф.). Т. 5, М., 1962, с. 105—106.
- Косилов Б. В. Сезонные особенности овогенеза и половых циклов.—Тезисы докл. IV совещ. эмбриологов. Л., 1963а.
- Косилов Б. В. Морфо-экологические особенности овогенеза у близких видов окуневых рыб.—Труды Ин-та морфологии животных, 1963б, № 38, с. 189—231.
- Косилов Б. В. Изменение скорости развития половых желез и ритма созревания овоцитов у рыб как форма приспособления к различным условиям существования.—В кн.: Темы индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции. М., 1968, с. 38—65.
- Косилов Б. В. Роль темпов гаметогенеза и оварийных циклов в воспроизводстве популяции и видов рыб в различных условиях существования.—Третье совещание по проблеме: «Темы индивидуального развития животных». Тезисы докл. М., 1970.
- Косилов Б. В. Некоторые закономерности роста и времени наступления первого икротетания.—В кн.: Закономерности роста и созревания рыб. М., 1971а, с. 186—218.
- Косилов Б. В. Гаметогенез, половые циклы и биология размножения рыб.—Автореф. докт. дис. М., 1971б, 64 с.
- Кратлица В. В. Ранние стадии развития *Sardinella longiceps* Val. Аденского залива. 7, 1968, 64, (5, 28), с. 401—406.
- Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н., Смирнова Е. Н. Эколого-морфологические закономерности развития окушевидных рыб (Percoidae).—Труды Ин-та морфологии животных, 1953, № 10, с. 3—138.
- Крыштыч Э. Г. Материалы по биологии черноморской барабули.—Науч. конф., посвященная 40-летию деятельности Поворос. биол. ст. Март 1961. Тезисы докл. и сообщ. Новоросийск, 1961, с. 45—48.
- Крюгер Г. О некоторых причинах колебания численности кильки в Балтийском море. 7, 1972, 90, с. 131—140.
- Кузнецов Ю. К., Кухоренко Н. И. О потенциальной и конечной плодовитости сетки *Osmerus eperlanus eperlanus* morpha *spirinchus* Pallas. 6, 1971, № 35, с. 123—135.
- Кузьмин А. П. Коррелятивная зависимость возраста, роста и полового созревания у рыб, обитающих в разных географических зонах.—Вопр. экологии. (По материалам 4-й экол. конф.). Т. 5, М., 1962, с. 112—113.
- Кузьмин А. П. Гаметогенез и сравнительный анализ развития воспроизводительной системы у пеляди, выращиваемой в разных климатических зонах.—Изв. ГОСНИОРХ, 1967, 63, с. 9—40.
- Кулаев С. И. Наблюдения над изменением семенников речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) в течение годового цикла.—Рус. зоол. журн., 1927, 7, № 3, с. 15—50.
- Кулаев С. И. Строение и цикл развития семенников половозрелого сома. 3, 1944, 23, № 6, с. 330—341.
- Куниан М. А. Воспроизводительная способность аральского леща в разных экологических условиях. 7, 1973, 94, с. 31—39.
- Лапицкий Л. И. Овогенез и годичный цикл икринок у сига-лудоги.—Труды Лаб. основ рыбководства. Л., 1949, 2, с. 37—63.
- Лебедев В. Д. Экологические механизмы размножения рыб.—Природа, 1973, № 5, с. 58—65.
- Лещинская А. С. О роли света в жизни икры и личинок азовской хамсы (*Engraulis encrasicolus maeoticus* (Pusanov)). 4, 1954, 97, № 1, с. 165—168.
- Липская Н. Я. Продолжительность переваривания пищи барабулей (*Mullus barbatus ponticus* Essipov). 10, 1959а, 11, с. 200—212.
- Липская Н. Я. Суточный и сезонный ход питания барабули (*Mullus barbatus ponticus* Essipov). 10, 1959б, 11, с. 213—228.
- Липская Н. Я. Об оценке энергетических затрат на построение половых продуктов у рыб. 2, 1967, 7, № 6, с. 1123—1125.
- Липская Н. Я., Овен Л. С. К вопросу о причинах периодичности роста рыб в тропической зоне океана. 1, 1970, № 21, с. 237—244.
- Луговая Т. В. Эмбриональное и раннее постэмбриональное развитие черноморской ставриды (*Smaris chryselis* C. V.). 10, 1960, 13, с. 245—253.
- Лукин А. В. Зависимость плодовитости рыб и характера их икротетания от условий обитания.—Изв. АН СССР. Сер. биол., 1948, № 5, с. 565—574.
- Маилая Р. А. Новый метод определения плодовитости рыб с мелкими икринами. 3, 1961, 40, № 8, с. 1261—1262.
- Майорова А. А., Чулунова И. И. Биология, распределение и оценка запаса черноморской хамсы. 7, 1954, 28, с. 5—33.
- Макеева А. П., Пикальский Г. В. Половая структура нерестовой популяции рыб, ее приспособительное значение и способы регуляции.—В кн.: Теоретические основы рыболовства. М., 1965, с. 53—72.
- Макеева А. П., Полова Г. В., Потанова Т. Л. Созревание и размножение некоторых промысловых пелагиальных рыб Амура, 2, 1965, 5, № 1, с. 97—111.
- Максимов Н. Е. Два вида *Tripterygium* из Черного моря.—Труды О-ва испытателей природы при Харьк. ун-те, 1908, 17.
- Максимов Н. Е. Образ жизни промысловых рыб и их ловля у берегов Румынии и Болгарии в западной части Черного моря.—Ежегодник Зоол. музея Акад. наук, 1913, 18, с. 1—52.
- Малытский С. М. Нерест хамсы (*Engraulis encrasicolus* L.) в Черном море. 9, 1940а, 2, № 3, с. 219—236.
- Малытский С. М. В які години відбувається викидання ікри у чорноморського анчоуса. 8, 1940б, № 6, с. 135—139.
- Марти Ю. Ю. Материалы к биологии черноморской камбалы-калкапа (*Rhombus maeoticus* Pallas).—В кн.: Сборник, посвященный научной деятельности почетного акад. Н. М. Книповича. 1885—1939 гг. М., 1939, с. 232—253.
- Мартинсен Г. В. Современный мировой промысел рыбы и перибных объектов. М., «Пищевая пром-сть», 1966.
- Мартинсен Г. В. Основные данные по мировому рыболовству.—Сб. науч.-техн. информации ВНИРО, 1969, № 13.
- Мейер В. А. Наблюдения над годичными изменениями личинок у окуня (*Perca fluviatilis* L.).—Рус. зоол. журн., 1927, 7, № 4, с. 75—113.
- Мейер В. А. К вопросу о годовом цикле изменений икринок костистых рыб.—Изв. АН СССР. Сер. биол. науки, 1939, № 3, с. 389—420.

- Меден В. А. О причинах колебания размеров икринок костистых рыб. 4, 1940а, 28, № 7, с. 654—656.
- Меден В. А. Годовой цикл изменений яичников воблы Северного Каспия. 7, 1940 б. 11 Вобла Северного Каспия. Ч. 2, с. 25—48.
- Меден В. А. Изменения полового цикла самок костистых рыб под влиянием экологических условий.— Изв. АН СССР. Сер. биол. науки, 1944, № 2, с. 65—77.
- Милицкий Г. И. Биология и промысел морской камбалы (*Pleuronectes platessa*) Баренцева моря.— Труды ПИПРО, 1938, № 2, с. 59—92.
- Монастырский Г. Н. Перестовый ход, размножение и скат воблы. 7, 1940, 11. Вобла Северного Каспия. Ч. 2.
- Мороз В. Н. Закономерности изменения плодовитости диспровского рыбца (*Vimba vimba natio carinata* (Pall.)) 2, 1965, 5, № 3, с. 471—478.
- Москвин Б. С. Наблюдения над размножением некоторых видов рыб сем. Gobiidae, Blenniidae и Gobiiosocidae в Черном море. 9, 1940, 2, № 3, с. 123—132.
- Мухачева В. А. Некоторые данные по размножению, развитию и распространению сайры *Cololabis saira* (Brevoort).— Труды Ин-та океанологии, 1960, 41, с. 163—174.
- Назаров В. М. Глосса — *Platycthis flesus luscus* Pallas северо-западной части Черного моря. Автореф. канд. дис. Кишинев, 1967.
- Назаров В. М., Чепурнова Л. В. Приспособительные особенности экологии размножения и полового цикла глоссы северо-западной части Черного моря и прилегающих лиманов. 2, 1969, 9, № 6, с. 1133—1135.
- Наумов В. М. Овогенез и экология полового цикла мурманской сельди (*Clupea harengus harengus*).— Труды ПИПРО, 1956, № 9, с. 176—226.
- Наумов В. М. Плодовитость рыб Индийского океана. 7, 1968, 64, (5, 28), с. 431—436.
- Некрасов В. В. Биология и промысел ставриды рода *Decapterus* северо-западной части Индийского океана. 7, 1968, 64, (5, 28), с. 390—400.
- Нестеров А. А. О плодовитости макрелешуки северной Атлантики. 6, 1973, 53, с. 99—103.
- Никитин Б. П. Рыбные продукты. М., «Пищевая пром-сть», 1968. 340 с.
- Никольский Г. В. О некоторых закономерностях динамики плодовитости рыб.— В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.—Л., 1953а, с. 199—206.
- Никольский Г. В. О теоретических основах работ по динамике численности рыб.— Труды Всесоюз. конф. по вопросам рыбного хоз-ва. М., 1953б, с. 77—93.
- Никольский Г. В. Ихтиология.— В кн.: Развитие биологии в СССР. М., 1967, Гл. 9, с. 236—244.
- Никольский Г. В. Структура вида и некоторые вопросы изучения динамики стада рыб.— Проблемы экологии, Томск, 1971, 2, с. 19—24.
- Никольский Г. В. О некоторых вопросах теории экстенуации рыбных ресурсов 2, 1972, 12, № 4, с. 603—617.
- Никольский Г. В. Экология рыб. М., «Высш. школа», 1974а. 367 с.
- Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М., «Пищевая пром-сть», 1974б. 447 с.
- Новиков А. С. Рыбы реки Колымы. М., «Наука», 1966. 134 с.
- Новожилов Н. П., Старосельская А. Г. К биологии скумбрии северо-западного побережья Африки. 6, 1964, № 11, с. 65—71.
- Овен Л. С. Пелагические икрины рыб в Черном море у Карадага. 8, 1959, № 15, с. 13—30.
- Овен Л. С. О специфике порционного икрометания и о плодовитости черноморской султанки *Mullus barbatus ponticus* Essipov. 2, 1961а, № 17, с. 33—38.
- Овен Л. С. Овогенез и годичный цикл изменений яичников у черноморской султанки *Mullus barbatus ponticus* Essipov. 8, 1961б, № 17, с. 7—23.
- Овен Л. С. О нересте некоторых черноморских рыб в аквариумах. 8, 1962а, № 18, с. 30—36.
- Овен Л. С. О порционном икрометании у некоторых черноморских рыб.— Вopr. экологии. (По материалам 4-й экол. конф.). Т. 5. 1962б, с. 149—150.
- Овен Л. С. О размножении черноморской глоссы *Platichthys flesus luscus* (Pallas). 2, 1967а, 7, № 1, с. 94—100.
- Овен Л. С. О характере икрометания некоторых рыб Красного моря.— В кн.: Некоторые результаты исследований III Черноморской экспедиции. Киев, 1967б, с. 59—66.
- Овен Л. С. О характере икрометания черноморского палима.— Гидробиол. журн., 1968, 4, № 1, с. 77—80.
- Овен Л. С. О размножении некоторых черноморских рыб с демерсальной икрой.— В кн.: 50-летие Новорос. биол. ст. Материалы научн. конф. Новороссийск, 1971а, с. 103—104.
- Овен Л. С. Гаметогенез и половой цикл глазчатого губана *Ctenilabrus ocellatus* Forsk. в Черном море. 1, 1971а, № 23, с. 20—35.
- Овен Л. С. О размножении средиземноморско-атлантической ставриды — *Trachurus trachurus trachurus* (Linné) в Средиземном море. 1, 1971б, № 25, с. 76—84.
- Овен Л. С. К вопросу об определении количества порций икры у морских рыб с порционным типом нереста. 1, 1973а, № 29, с. 66—72.
- Овен Л. С. Размножение черноморских зеленушек рода *Ctenilabrus*.— Материалы Всесоюз. симпозиума по изученности Черного и Средиземного морей, использованию и охране их ресурсов. Ч. 2. Киев, 1973б, с. 155—158.
- Овен Л. С. Материалы по биологии каменного окуня — *Paracentropistis hepatus* Klunzinger. 1, 1973в, № 31, с. 76—82.
- Овен Л. С. О многопорционном нересте морских рыб.— В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. Киев, 1974, с. 206—213.
- Овен Л. С., Салехова Л. П. Рост и размножение некоторых морских тропических рыб. 1, 1970а, № 21, с. 245—266.
- Овен Л. С., Салехова Л. П. К вопросу о размножении средиземноморских рыб.— В кн.: Экспедиционные исследования в Средиземном море в августе — сентябре 1969 г. Киев, 1970б, с. 30—37.
- Овен Л. С., Салехова Л. П. Изучение размножения и развития морских рыб.— В кн.: Проблемы морской биологии. Киев, 1971, с. 95—99.
- Овен Л. С., Салехова Л. П., Шевченко Н. Ф. Размножение и развитие черноморской ласточки *Chromis chromis* L. 1, 1973, № 29, с. 23—41.
- Оверко С. М. О биологии и промысле ставриды у северо-западного побережья Африки. 6, 1964, № 11, с. 45—64.
- Оверко С. М. Материалы по плодовитости ставридовых сем. *Sarangidae* северо-западного побережья Африки. 6, 1969а, № 22, с. 72—85.
- Оверко С. М. Ставриды (*Trachurus trachurus* L., *T. tricae* Cadenat, *Sargax rhonchus* Geoffroy Saint-Hilaire) северо-западного побережья Африки. Автореф. канд. дис. Калининград, 1969б.
- Оверко С. М. К биологии размножения ставриды родов *Trachurus* и *Decapterus* у северо-западного побережья Африки. 6, 1969в, № 22, с. 86—102.
- Оверко С. М. Морфология, биология и промысел обыкновенной ставриды (*Trachurus trachurus* Linné) центрально-восточной Атлантики. 6, 1971, № 41, с. 102—121.
- Овчинников В. В. Состав ихтиофауны Мексиканского залива и некоторые вопросы ее происхождения. 6, 1964, № 11, с. 42—20.
- Остроумова-Перцева Т. А. Исследования размножения и развития камбал Приморья.— Труды проблемных и темат. совещ. Зоол. ин-та. Вып. 6. М.—Л., 1956, с. 138—139.
- Павловская Р. М. О размножении черноморского шпрота. 4, 1952, 82, № 1, с. 165—167.
- Павловская Р. М. Размножение шпрота, ставриды и барабули в Черном море. 7, 1954, 28, с. 126—136.

- Пападопол М. Г. К изучению биологии размножения вида в границах ареала. — В кн.: Методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс, 1972, с. 40—44.
- Парин Н. В. Материалы по распространению и биологии змевой макрели — *Gempylus serpens* Cuv. (Pisces, Gempylidae) в Тихом и Индийском океанах. 2, 1967, 7, № 6, с. 990—1000.
- Парин Н. В. Ихтиофауна оксанической эпипелагиали. М., «Наука», 1968, 185 с.
- Парин Н. В., Горбунова Н. Н. О размножении и развитии некоторых сарганобразных рыб (Belontiiformes, Pisces) Индийского океана. — Труды Ин-та океанологии, 1964, 73, с. 224—234.
- Пермитин Ю. Е. Плодовитости и биология размножения белокровных рыб (сем. Chaenichthyidae), угретресковых (сем. Muraenolepidae) и антарктических плоскокозов (сем. Bathyracoridae) моря Скоша (Антарктика). 2, 1973, 13, № 2, с. 245—258.
- Пермитин Ю. Е., Сильяков З. С. Новые данные по биологии размножения и плодовитости рыб рода *Notothenia* Rich. моря Скоша (Скотия, Антарктика). 2, 1971, 11, № 5, с. 806—819.
- Персов Г. М. «Популяционная» и «конечная» плодовитость рыб на примере горбуши, акклиматизируемой в бассейнах Белого и Баренцева морей. 2, 1963, 3, № 3, с. 490—496.
- Персов Г. М. Надежность функционирования воспроизводительной системы рыб. 2, 1972, 12, № 2, с. 258—272.
- Петрова Е. Г. О плодовитости и созревании балтийского шпрота. 7, 1960, 42, с. 99—108.
- Поликарпова Е. Ф. Зависимость икротетания от внешней среды. — Изв. АН СССР. Отд. биол. наук, 1942, № 1/2, с. 7—16.
- Поляков Г. Д. Взаимосвязь изменчивости плодовитости рыб с численностью, структурой и условиями питания популяции. 2, 1968, 8, № 1, с. 66—81.
- Поляков Г. Д. Некоторые закономерности динамики плодовитости атлантической сельди. — В кн.: Закономерности роста и созревания рыб. М., 1971а, с. 50—59.
- Поляков Г. Д. Количественная оценка и приспособительное значение изменчивости плодовитости и скорости воспроизводства популяций рыб. — В кн.: Закономерности роста и созревания рыб. М., 1971б, с. 5—20.
- Полов А. М. К познанию ихтиофауны Крымского побережья Черного моря. 4, 1930, А, № 9, с. 211—216.
- Попова В. П. Распределение камбалы в Черном море. 7, 1954, 28, с. 151—159.
- Попова В. П. Питание камбалы-калкана в Черном море. 5, 1958, № 17, с. 141—153.
- Попова В. П. Некоторые закономерности динамики численности камбалы-калкана Черного моря. 5, 1966, 24, с. 87—96.
- Попова В. П. Об искусственном разведении черноморской камбалы-калкана. — Рыбное хоз-во, 1969, № 5, с. 16—17.
- Попова В. П. Биологические аспекты современного состояния запаса камбалы-калкана Черного моря и пути увеличения ее численности. — Материалы Всесоюз. симпозиума по изучению Черного и Средиземного морей, использованию и охране их ресурсов. Ч. 3. Киев, 1973, с. 152—154.
- Попова В. П., Козок Л. М. О динамике стада черноморской камбалы-калкана и его рациональной эксплуатации. 7, 1973, 91, с. 151—160.
- Провдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М., «Пищевая пром-сть», 1966, 376 с.
- Пробатов А. Н., Москвин Б. С. Материалы по биологии саргана *Belone belone euxini* Gunther северо-восточной части Черного моря. 9, 1940а, 2, № 3, с. 133—164.
- Пробатов А. Н., Москвин Б. С. Материалы к систематике и биологии смариды (*Smaris s. Spicara chriselis* Cuv.) северо-восточной части Черного моря. 9, 1940б, 2, № 3, с. 191—208.
- Пробатов А. Н., Уральская И. В. Материалы по биологии черноморского мерланга *Odontogadus merlangus euxinus* Nordmann. — Учен. зап. Рост. ун-та, 1957, 57, № 1, с. 99—116.
- Пузанов И. И. Что такое видовая плодовитость? — Проблемы экологии, Томск, 1967, 1, с. 18—22.
- Пушкарёва Н. Ф. Материалы по плодовитости и развитию половых продуктов скумбрии. — Изв. ТИНРО, 1960, 46, с. 79—95.
- Пищичный Б. П. Некоторые данные о характере икротетания и плодовитости мерлузы банки Агулья. — Рыбное хоз-во, 1972, № 9, с. 24.
- Размножение и экология массовых рыб Черного моря на ранних стадиях онтогенеза. Киев, «Наук. думка», 1970, 204 с.
- Расс Т. С. Ихтиофауна Черного моря и ее использование. — Труды Ин-та океанологии, 1949, 4, с. 103—123.
- Расс Т. С. Промысловая ихтиофауна и рыбные ресурсы Индийского океана. — Труды Ин-та океанологии, 1965а, 80, с. 3—31.
- Расс Т. С. Рыбные ресурсы европейских морей СССР и возможности их пополнения акклиматизацией. М., «Наука», 1965б, 107 с.
- Расулов А. Х. Особенности размножения туркестанского усача (*Varbus carpio sopsocerhalus* K.) Кайрак-Кумского водохранилища. 3, 1974, 53, № 2, с. 302—304.
- Ращеперин В. К. Особенности порционного икротетания бычка-кругляка Азовского моря и численность его молоди. — Труды совещ. молодых ученых. М., 1964.
- Ращеперин В. К. Экология размножения бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas) Азовского моря. Автореф. канд. дис. Калининград, 1967.
- Резина Н. И., Шульман Г. Е., Сафьянова Т. Е. Энергетические резервы и некоторые особенности овогенеза у рыб. — В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М., 1965, с. 47—49.
- Решетников Ю. С. Периодичность размножения у сиган. 2, 1967, 7, № 6, с. 1019—1031.
- Роскин Г. И., Левинсон Л. Б. Микроскопическая техника. М., 1957, «Сов. наука», 467 с.
- Салехова Л. П. Гермафродитизм морского карася *Diplodus annularis* (L.). 10, 1961, 14, с. 259—270.
- Салехова Л. П. О самооплодотворении и развитии самооплодотворенной икры карасяного окуня *Serranus scriba* L. 2, 1963, 3, № 2, с. 275—288.
- Салехова Л. П. Эмбриональное и раннее постэмбриональное развитие поса-того губана *Symphodus scina* (Forsk.) 2, 1965, 5, № 3, с. 483—489.
- Салехова Л. П. Гермафродитизм у рыб. — Вопр. мор. биологии. Тезисы симпозиума молодых ученых. Киев, 1966а, с. 117—119.
- Салехова Л. П. Половой состав стада морского карася *Diplodus annularis* и смариды *Spicara smaris* (L.). — В кн.: Эколого-морфологические исследования пектонных животных. Киев, 1966б, с. 121—128.
- Салехова Л. П. Перест и пересталица смариды *Spicara smaris* (L.). 2, 1969, 9, № 1, с. 184—187.
- Салехова Л. П. Эмбриональный и ранний постэмбриональный периоды развития черноморских зеленушек рода *Crenilabrus*. 1, 1971, № 23, с. 36—77.
- Салехова Л. П. Гаметогенез, половой цикл и характер икротетания морского карася — *Diplodus annularis* L. 1, 1973, № 29, с. 50—65.
- Салехова Л. П., Шевченко П. Ф. Половой состав нерестового стада и перест зеленушки *Crenilabrus ocellatus* (Forsk.) — Вопр. мор. биологии. Тезисы симпозиума молодых ученых. Киев, 1966, с. 119—120.
- Сакуи О. Ф. Анализ функции половых желез у самок и самцов рыб в связи с характером нереста (на примере сырты *Vimba vimba* L.). 4, 1954, 98, № 3, с. 505—508.
- Сакуи О. Ф., Буцкая Н. А. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. М., «Рыбное хоз-во», 1963, 36 с.
- Саускаи В. И., Серебряков В. П. Размножение и развитие серебристого хека (*Merluccius bilinearis* Mitchil). 2, 1968, 8, № 3, с. 500—521.

- Сафьянова Т. Е., Демидов В. Ф. Отношение черноморской хамсы к искусственному свету в период размножения и нагула. 5, 1955, № 16, с. 71—88.
- Световидов А. Н. Трескообразные. М.—Л., 1948, 221 с. Фауна СССР. Т. 9. Рыбы. Вып. 4.
- Световидов А. П. Рыбы Черного моря. М.—Л., «Наука», 1964. 550 с.
- Седлецкая В. А. Динамика нереста обыкновенной ставриды (*Trachurus trachurus* L.) у берегов северо-западной Африки. 6, 1971, № 41, с. 122—130.
- Сильянова Э. С. Гистологический анализ личинок некоторых видов нототетий. 7, 1972, 90, с. 109—119.
- Скорняков В. И. Рыбы семейства спаровых (Sparidae) и перспективы их промысла у западного побережья Африки. 6, 1963, № 10, с. 117—123.
- Скорняков В. И. Биология и промысел некоторых видов спаровых (сем. Sparidae) северо-западного побережья Африки. Автореф. канд. дис. Калининград, 1964.
- Сластенико Е. П. О видовом составе рода *Tripterygion* в Черном море. 4, 1936, 4, № 3, с. 149.
- Смирнов А. И. Размножение и развитие черноморской султанки *Mullus barbatus ponticus* Essipov. 4, 1949, 68, № 6, с. 1131—1134.
- Смирнов А. И. Порционость икрметания пелагофильных рыб Черного моря.— 4, 1950, 70, № 1, с. 129—132.
- Смирнов А. И. Нерестилщица некоторых промысловых рыб Черного моря.— Бюл. МОИП, 1951, 56, № 5, с. 54—57.
- Смирнов А. И. Биология размножения и развития черноморской султанки (*Mullus barbatus ponticus* Essipov).— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1953, 58, № 4, с. 35—46.
- Смирнов А. И. Нерестовый этап развития и его специфика. 4, 1964, 159, № 2, с. 431—433.
- Смирнов А. И. Нерестовый этап и его специфика в развитии рыб.— В кн.: Теоретические основы рыболовства. М., 1965, с. 147—154.
- Смирнов А. Н. Изменения полового цикла хамсы и ее плодовитость.— Докл. АН АзССР, 1947, 3, № 12.
- Смирнов А. Н. Материалы по биологии рыб Черного моря в районе Карадага. 8, 1959, № 15, с. 31—109.
- Соловкина Л. Н. Некоторые данные о сигах реки Усы в период нереста. 2, 1959, № 13, с. 59—70.
- Сорокин В. П. Оогенез и половой цикл у трески (*Gadus morhua morhua* L.).— Труды ПИНРО, 1957, № 10, с. 125—145.
- Спановская В. Д., Григораш В. А., Лягина Т. Н. Динамика плодовитости рыб на примере плотвы. 2, 1963, 3, № 1, с. 67—83.
- Спановская В. Д., Григораш В. А., Лягина Т. Н. Структура нерестовой популяции и воспроизводительная способность плотвы *Rutilus rutilus* при зарегулировании речного стока. 2, 1966, 6, № 4, с. 648—655.
- Столяров С. А. Черноморский шпрот *Sprattus sprattus sulinus* (Antipa).— Тр. на Ин-т по зоол. Бюл. Акад. на наук., 1953, 3, 90 с.
- Таликина М. Г. Оогенез и половой цикл черноморской камбалы (*Scophthalmus paucicatus maoticus* (Pallas)). 2, 1974, 14, № 3, с. 436—444.
- Таликина М. Г. Сперматогенез и половой цикл камбалы калкана (*Scophthalmus paucicatus* Pallas).— В кн.: Биологические основы морской аквакультуры. Вып. 1. Киев, 1975, с. 30—42.
- Ткачева К. С. К биологии атерин Черного моря (*Pisces, Atherinidae*). 8, 1950, № 9, с. 81—94.
- Ткачева К. С. К биологии камешного окуня (*Serranus scriba* L.) в Черном море. 8, 1952, № 12, с. 26—28.
- Ткачева К. С. К биологии мальков черноморской хамсы *Engraulis encrasicolus ponticus* (Alex.). 8, 1955, № 13, с. 47—59.
- Ткачева К. С. Основные этапы жизненного цикла пелагиды (*Sarda sarda* Bloch.) и ее значение в рыболовстве Черного моря. Автореф. канд. дис. Днепропетровск, 1966.
- Ткачева К. С. О методике сбора и полевой обработки материала при изучении характера нереста черноморских костистых рыб. 5, 1969, 26, с. 35—43.
- Ткачева К. С., Майорова А. А., Логвинович Д. Н. Биология и промысел черноморской пелагиды. 5, 1960, № 18, с. 101—117.
- Тожнатик Е. Н., Зеленин А. М. Материалы к биологии размножения подуста (*Chondrostomus nasus nasus patio boyustenicum* Berg.) в Дубоссарском водохранилище.— Изв. Молд. филиала АН СССР, 1959, № 7.
- Трифонов Г. П. Биология размножения азовских бычков. 8, 1955, № 13, с. 5—46.
- Трунов И. А. Некоторые особенности распределения и биологии морского караса у берегов юго-западной Африки.— Вопр. мор. биологии. Тезисы симпозиума молодых ученых. Киев, 1966, с. 123—125.
- Трунов И. А. Размерно-половой состав большеглазого зубана в юго-восточной Атлантике.— Рыбное хоз-во, 1968а, № 2, с. 20—22.
- Трунов И. А. Размерно-возрастной состав большеглазого зубана в юго-восточной Атлантике.— Рыбное хоз-во, 1968б, № 6, с. 20—21.
- Трунов И. А., Малеваный А. П. К экологии морских петухов (сем. Triglidae) района Намибии. 2, 1974, 14, № 3, с. 424—430.
- Трусов В. З. Гистологический анализ так называемой IV стадии зрелости личинок судака.— Труды Ляб. основ рыболовства, 1947, 1, с. 155—167.
- Турдаков А. Ф. Воспроизводительная система самцов рыб. Фрунзе, «Илим», 1972. 280 с.
- Фадеев Н. С. О типе икрметания и плодовитости некоторых промысловых камбал Сахалина. 3, 1957, 36, № 12, с. 1841—1847.
- Фалеева Т. И. Анализ атрезии овоцитов у рыб в связи с адаптивным значением этого явления. 2, 1965, 5, № 3, с. 455—470.
- Филатов Д. П. К биологии и морфологии аральских рыб.— Рус. зоол. журн., 1926, 5, 1/2, с. 36—52.
- Хоросанова А. К. Биология глоссы Хаджибеевского лимана. 3, 1949, 28, № 4, с. 351—354.
- Чалынова Л. А. Питание черноморской хамсы. 7, 1954, 28, с. 49—64.
- Чепурнов А. В., Денисова Л. И. О связи условий нереста и физиологического состояния производителей с качеством икры у черноморской барабуля — *Mullus barbatus ponticus* Essipov. 1, 1973, № 29, с. 73—84.
- Чепурнов В. С., Бурнашев М. С., Кубрак И. Ф. Материалы по биологии калкана.— Учен. зап. Кншинев. ун-та. 1955, 20, Биол., с. 43—48.
- Чепурнов В. С., Бурнашев М. С., Попа Л. Л. Материалы по биологии черноморской хамсы *Engraulis encrasicolus ponticus* Alexandrov.— Учен. зап. Кншинев. ун-та, 1955, 20, Биол., с. 49—56.
- Чепурнова Л. В. Влияние гидростроительства на популяции рыб Днестра. Кншинев, «Штиница», 1972. 58 с.
- Чернишов О. Б. До питания про классификацию стаетвых пкклів у костистих рыб.— Вісн. Київ. ун-ту. Сер. біол., 1958, № 1, вип. 2, с. 123—126.
- Чернышев О. Б. Типы половых циклов у рыб средних широт.— Третье Всесоюз. совещ. эмбриологов. Тезисы докл. М., 1960, с. 180—181.
- Чертов Л. Ф., Болквадзе Л. Д. Изучение семяников камбалы-калкана в связи с его искусственным разведением. 7, 1971, 81, с. 179—189.
- Чигиринский А. И. Характер овогенеза и плодовитость японской ставриды *Trachurus japonicus* (Temminck et Schlegel). 2, 1970, 10, № 6, с. 1005—1011.
- Чигиринский А. И. Характер икрметания и плодовитость макреленуки (*Scomberesox saurus*).— Труды ТИИРО, 1972, № 7, с. 131—138.
- Чугунова Н. И., Петрова Е. Г. Приспособительные особенности нереста черноморской хамсы (созревание и плодовитость). 2, 1953, № 1, с. 68—72.
- Шилин Ю. А. Воспроизводительная система рыб средней Колымы.— Экология, 1971, № 3, с. 73—81.

Шилин Ю. А. Размножение чукучана *Catostomus catostomus rostratus* в реке Колыме.— Изв. ТИНРО, 1973, 86, с. 131—134.

Широкова М. Я. Гаметогенез и структура перестовой популяции балтийской трески (*Gadus morhua callaris* L.). Автореф. канд. дис. Калининград, 1971а.

Широкова М. Я. Особенности раннего оогенеза балтийской трески. 6, 1971б, № 35, с. 113—123.

Шкицкий В. А. Особенности созревания ооцитов в связи с порционностью микрометаста у балтийского шпрота.— Труды Калинингр. техн. ин-та рыбной пром-сти и хоз-ва, 1968, № 20, с. 103—111.

Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М., «Пищевая пром-сть», 1972, 368 с.

Шуст К. В., Сильванова З. С. Новые данные по биологии некоторых видов рыб юго-западной Атлантики. 7, 1971, 86/6, с. 70—81.

Щербачев Ю. Н. Биология и распространение корифен (*Pisces, Coryphaenidae*). 2, 1973, 13, № 2, с. 219—230.

Abel F. F. Freilandbeobachtungen an *Callionymus festivus* Pall. und *Tripterygion tripteronotus* Risso, zwei Mittelmeerfischen, unter besonderer Berücksichtigung des Fortpflanzungsverhaltens.— Sitzungsber. Ges. Naturforsch., 1955, 164, № 10, p. 817—854.

Abel E. F. Freiwasserstudien über das Fortpflanzungsverhalten des Mönchfisches *Chromis chromis* Linné, einem Vertreter der Pomacentriden in Mittelmeer.— Z. Tierpsych., 1961, 18, № 4, p. 441—449.

Abraham M., Blanc N., Yashow A. Oogenesis in five species of grey mullets (*Teleostei, Mugilidae*) from natural and landlocked habitats.— Israel J. Zool., 1966, 15, p. 155—172.

Atz J. M. Hermaphroditic Fish.— Science, 1965, 150, № 3697, p. 789—792.

Aurich H. J. Die Verbreitung der pelagischen Fischbrut in der Südlichen Nordsee während der Frühjahrsfahrten 1926—1937 der deutschen Forschungsschiffe «Poseidon» und «Makrele».— Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Helgoland, 1942, 2, № 2, S. 183—223.

Borcea I. Nouvelles observations sur les migrations et sur les périodes de ponte des espèces de poissons migrateurs de la Mer Noire.— Ann. sci. Univ. Jassy, 1933, 17, № 3/4.

Brock T. Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische.— Morphol. Jahrbuch, Leipzig, 1878, Bd. 4, S. 505—572.

Chteffi G., Botte V. Osservazioni sul significato funzionale della ghiandola annessa del testicolo dei Blenniidi.— Boll. Zool., 1964, 31, № 2, p. 471—475.

Clark P. N. Maturity of the California sardine (*Sardina caerulea*) determined by ova diameter measurements.— Calif. Fish. Bull., 1934, № 42, p. 1—49.

Cole F. J., Johnstone J. Pleuronectes.— In: Memoires on typical British marine plants, animals. London, 1901, 252 p.

D'Ancona U. Ermafroditismo ed intersessualità nei Teleostei.— Experientia, 1949a, 10.

D'Ancona U. Il differenziamento della gonade e l'inversione sessuale degli Sparidi.— Arch. ocean. e limnol., 1949b, 6, № 2/3.

D'Ancona U. Osservazioni sull'organizzazione della gonade ermafrodita di alcuni Serranidi.— Nove Thalassia, 1949c, 1, № 15.

Dearborn I. H. Reproduction in the Nototheniid Fish *Trematomus bernacchii* Boulenger at Mc Murdo Sound, Antarctica.— Copeia, 1965, № 3, p. 302—308.

Dufosse A. De l'hermaphroditisme chez certains Vertébrés.— Ann. Sci. Nat. Zool., 1856, S. 4, 5.

Egami Nobuo. Record of the number of eggs obtained from a single pair of *Oryzias latipes* kept in laboratory aquarium.— J. Fac. Sci., Univ. Tokyo, 1959, 4, 8, № 3, p. 521—538.

Ehrenbaum E. Eier und Larven von Fischen—Nordisches Plancton. Zool. teil. Kiel—Leipzig, 1905—1909, 387 p.

Page L. Shore-Fishes.— Rep. Danish Oceanograph. Exp. 1908—1910 to the Mediterranean and adjacent seas. 1918, 2, Biology. A, 3, Report № 4, 154 p.

Fárran G. P. On the size and number of the ova of Irish herrings.— J. Conseil, 1938, 13, № 1, p. 91—100.

Fiedler K. Verhaltensstudien an Lippfischen der Gattung *Crenilabrus* (Labridae, Perciformes).— Z. Tierpsych., 1964, 21, H. 5, S. 521—656.

Fischer W., Balbontin F. On the investigation of ovarian cycle and fecundity of fish with special reference to partial spawners.— Ber. Dtsch. Wiss. Kommis. Meeresforsch., 1970, 21, № 1-4, s. 56—77.

Flüchter J. Versuche zur Brutanzucht der Seezunge *Solea solea* in kleinen Aquarien.— Helgoländer Wiss. Meeresuntersuch., 1965, 12, № 4, S. 395—403.

Franz V. Die Eiproduction der Scholle (*Pleuronectes platessa* L.).— Wiss. Meeresuntersuch., 1909, H. 1.

Fulton F. On the growth and maturation of the ovarian eggs of teleostean fishes.— Rep. Fish. Bd. Scotland, 1897, № 16.

Gaetani D. Uova, larve e stadii giovanili di *Heliastes Chromis* Gthr.— R. Com. Talass. It., 1932, Memoria 193, 16 p.

Gamo Hideo. On the origin in germ cells and formation of gonad primordia in the medaka, *Oryzias latipes*.— Jap. J. Zool., 1961, 13, № 1, p. 101—116.

Götting K. J. Beiträge zur Kenntnis der Grundlagen der Fortpflanzung und zur Fruchtbarkeitbestimmung bei marinen Teleostern.— Helgoländer wiss. Meeresuntersuch., 1961, 8, № 1, S. 1—41.

Heidrich H. Über die Fortpflanzung von *Clupea sprattus* in der Kieler Bucht.— Wiss. Meeresuntersuch., Abt. 1923—1925, 20, H. 1, 103 s.

Heincke F., Ehrenbaum E. Eier und Larven von Fischen der deutschen Bucht. II. Die Bestimmung der schwimmenden Fischeier und die Methodik der Eimessungen.— In: Aus der biologischen Anstalt auf Helgoland. Kiel—Leipzig, 1900, S. 131—330.

Hickling C. F. The seasonal cycle in the cornish pilchard, *Sardina pilchardus* Walbaum.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1945, 26, № 2, p. 115—138.

Hickling C. F., Rutenberg E. The ovary as an indicator of the spawning period in fishes.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1936, 21, № 1, p. 311—317.

Higham J. R., Nicholson W. R. Sexual maturation and spawning of atlantic menhaden.— Fish. bull., Washington, 1964, 63, № 2.

Holt E. W. L. Recherches sur la reproduction des Poissons osseux, principalement dans le golfe de Marseille.— Ann. Mus. H. N., Marseille, 1899, 5, № 2.

Hubbs C., Strawn K. The effects of light and temperature on the fecundity of the Greenthroat darter, *Etheostoma lepidum*.— Ecology, 1957, 38, № 4, p. 596—602.

Lahay J. Cycles sexuels de quelques poissons plans des côtes bretonnes.— Rev. trav. Inst. pêches mar., 1972, 36, № 2, p. 191—207.

Lê-Trong Phán, Kompowski A. The bronze bream—*Pagellus acarne* (Risso).— from North-West african region.— Acta Ichthyol. et Piscatoria, 1972, 2, № 1, p. 3—18.

Lo Bianco. Note biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli.— Mitteil. Zool. Stat., Neapel, 1908—1909, № 19.

Messtorff J. Untersuchungen über die Biologie des Wittlings (*Merlangus merlangus* L.) in der Nordsee.— Ber. Dtsch. Wiss. Kommis. Meeresforsch. Neue Folge, 1959, 15, № 4.

Munro I. S. R. The marine and fresh water fishes of Ceylon, Sydney, Dep. External Affairs, 1955, 351 p.

Munro L., Gaut V. C., Thompson R., Reeson P. H. The spawning season of Caribbean reef fishes.— J. Fish Biol., 1973, 5, № 1, p. 69—84.

Orton J. H. Sea temperature, breeding and distribution of marine animals.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1920, № 12, p. 339—366.

Peters H. M. Über Eireifung und Ovulation bei *Crenilabrus* (Labridae, Teleostei).— Zool. Anz., 1968, 181, № 5/6, p. 371—378.

Prabhu M. S. Maturation of intraovarian eggs and spawning periodicities in some fishes.— Indian J. Fish., 1956, 3, № 1/2, p. 59—90.

- Qasim S. Z.* Time and duration of the spawning season in some marine teleostes in relation to their distribution.—*J. Conseil*, 1956, 21, № 2, p. 144—155.
- Raffaele F.* Le uova galleggianti di larve dei Teleostei nel golfo di Napoli.—*Mittheil. Zool. Stat., Neapel*, 1888, 8.
- Raitt D.* The fecundity of the Haddock.—*Fish. Board Scot., Sci. Invest.*, 1933, 1, p. 1—42.
- Reinboth R.* Morfologische und funktionelle Zweigeschlechtlichkeit bei marinen Teleostiern (Serranidae, Sparidae, Centranchidae, Labridae).—*Zool. Physiol.*, 1962, 69, H. 4, S. 405—480.
- Sahrhage D.* Ein Beitrag zur Biologie des Stöckers (*Trachurus trachurus* L.) in der Nordsee.—*Ber. Dtsch. Kommis. Meeresforsch. Neue Folge*, 1970, 21, S. 122—142.
- Smith J. L. B.* The sea fishes of southern Africa. Central news agency, South Africa, 1961. 580 p.
- Soljan M.* Fauna i flora Jadrana. Ribe. Split, 1948. 437 p.
- Soärdson G.* Laichakt des Hechtes.—*All. Fisch. Ztg.*, 1949, № 10.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Количество оваривальных икринок у морских рыб в нерестовый период *

Вид (район)	Дата	Количество рыб	Длина рыб, см	Общее количество икринок, тыс. шт.
Хамса— <i>Engraulis encrasicolus</i> Pausanov (Азовское море)	VI 1970 VII 1972	5 33	9,7—12,4 8,9—11,8	11,1—51,6 27,0 7,4—22,6 15,8
Каменный окунь— <i>Paracentropomus hepatus</i> Klunz. (Средиземное море)	1—17.VIII 1973 6.IX 1973	20 4	7,0—10,2 8,2 9,0—10,8 10,0	5,4—23,3 15,0 7,6—11,8 10,5 41,7—184,0 131,4
Морской дракон— <i>Trachinus draco</i> L. (Средиземное море)	VII 1971 VIII 1971 IX 1971	4 4 3	26,5—29,0 23,6—25,7 18,6—21,6	49,2—92,6 66,85 64,4—92,2 75,9
Звездочет— <i>Uranoscopus scaber</i> L. (Черное море)	22.V—5.VI 1972 11—20.VII 1970 3.VIII 1969 13.IX 1967	4 3 3 1	23,2—26,0 16,3—21,0 — 23,9	95,4—128,6 126,3 25,6—79,0 51,0 102,8—123,6 112,1 56,8
Камбала-калкап— <i>Scorpthalmus maeoticus</i> (Pallas) (Черное море)	15.IV 1972 25.V 1972 25.V 1972 V 1964	1 1 1 1	60,0 59,5 59,0 67,0	8661,1 4107,2 1302,3 —
Камбала— <i>Scorpthalmus maeoticus torosus</i> (Rathke) (Азовское море)	14.V 1964	1	32,8	1384,8
Зеленушка-рулена— <i>Crenilabrus linca</i> (L.) (Черное море)	26.V 1967 29.V 1973 12.VI 1973 5—18.VI 1967 29.VI 1971	8 1 2 4 4	10,3—14,8 19,1 15,7—16,6 12,0—18,2 15,0—16,0	58,5 253,1 74,6 62,8 57,9

* В числителе приведены пределы варьирования, в знаменателе—среднее значение

Количество зрелых икринок		Количество желтковых ооцитов					
тыс. шт.	%	крупных		средних		мелких	
		тыс. шт.	%	тыс. шт.	%	тыс. шт.	%
—	—	2,2—13,2 8,2	2,5—9,0 5,2	26,6—103,4 57,2	—	53,0—179,8 101,4	—
—	—	5,9—33,3 12,7	9,0—16,0 12,9	16,6—87,0 38,5	—	17,5—105,6 43,8	—
—	—	0,8—3,0 2,2	8,1 9,4	3,5—18,1 9,4	35,0	6,8—30,8 15,4	56,9
—	—	1,0—4,2 2,6	16,2	2,2—7,6 4,7	29,8	3,8—13,4 8,5	54,0
0,2—1,2 0,6	2—5 4,0	—	—	1,6—11,0 5,9	—	3,6—13,8 8,5	—
0,1—0,5 0,35	1—5 3,3	—	—	2,5—5,3 4,53	—	5,0—6,5 5,8	—
2,0—5,2 3,6	3,7—4,8 4,2	—	—	—	—	—	—
1,0—4,8 2,65	1,8—6,0 3,5	—	—	—	—	—	—
2,2—2,4 2,3	3,0—3,7 3,3	—	—	—	—	—	—
—	—	16,0—22,8 19,5	17—19 18	34,2—93,6 55,45	32—73 46	25,0—62,4 51,35	26—50 36
—	—	11,8—21,4 18,0	27—46 38	8,8—38,8 21,3	31—49 40	5,0—18,8 11,7	20—24 22
—	—	43,6—60,2 53,2	42—55 47	46,0—62,2 53,3	42—51 48	3,6—7,0 5,4	3—7 5
—	—	2,5 2,5	5 5	— —	— —	54,3 54,3	95 95
287,8 450,6	3,3 10,9	— —	— —	6724,8 3067,4	77,6 74,6	1622,3 589,2	19,1 14,5
310,0 426,8	23,8 —	103,8 —	7,9 —	678,8 —	52,1 —	209,7 —	16,2 —
79,9	5,7	227,5	16,6	447,7	32,3	629,7	45,4
4,1 49,3	7,0 15,5	10,2 23,0	— —	19,2 68,5	— —	25,0 112,3	— —
5,7 6,9	7,6 10,9	12,0 8,0	— —	21,4 18,9	— —	35,5 29,0	— —
5,3	9,1	11,6	—	11,5	—	29,5	—

Вид, (район)	Дата	Колпче- ство рыб	Длина рыб, см	Общее количе- ство икрынок, тыс. шт.
Носатый губан— <i>Symphodus scina</i> (Forsk.) (Черное море)	28.IV 1967	2	—	34,1
	VI 1969	6	—	40,6
Черноголовая собачка— <i>Tripterygion tripteronotus</i> (Risso) (Черное море)	19.VI—LIX 1969	10	3,4—5,2	0,51—1,9 1,04
Бычок-рысь— <i>Gobius bucchichi</i> (Черное море)	IV 1971	1	5,7	3,0
	V 1971	14	4,9—6,0	1,84—10,2
	VI 1971	14	5,3 3,7—6,0	5,3 1,054—6,216
	VII 1971	19	5,1 4,1—5,8	4,2 1,2—7,6
	VIII 1971	1	4,7	3,5
Мерланг— <i>Odontogadus merlangus euxinus</i> (Nordm.) (Черное море)	27.III 1973	14	4,3 18,1—21,8	1,2 58,0—146,2
	27.III 1973	1	19,6 22,0	96,1 202,2
Морской налим— <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> (L.) (Черное море)	X I	5	20,4—28,0	77,8—264,1
	II		22,0—26,7	157,4
Терапон— <i>Therapon jarbua</i> (Forsk.) (Аденский залив)	14.IX 1966	9	24,3	141,0—554,2 277,7
Средиземноморско-атлан- тическая ставрида— <i>Trachurus trachurus trachurus</i> (Linné)	VII 1971	4	22,6—30,2 25,3	144,3—199,0 175,4
	VIII 1971	3	26,0—27,7 26,6	130,6—153,4 143,3
(Средиземное море)	VIII 1971	1	25,1	103,8
	IX, X 1969	3	24,2—25,6 25,1	72,5—153,6 108,8
	IX, X 1969	3	23,6—25,1 24,4	—
Ставрида-селар— <i>Selariscimophthalmus</i> (Bloch.) (Красное море)	IX, X 1969	2	24,2—25,6	51,0—115,7 83,35
	31.VIII—5.IX 1966	4	17,7—18,8 18,2	61,3—180,4 115,5

Количество зрелых икрынок		Количество желтковых осинтов					
тыс. шт.	%	крупных		средних		мелких	
		тыс. шт.	%	тыс. шт.	%	тыс. шт.	%
0,3—0,9 0,6	12,0—29,0 21,0	—	—	0,2—1,5 0,6	9,0—40,0 21,0	1,3—2,0 1,5	45,0—65,0 58,0
— 2,9	— 7,1	5,5 7,0	—	11,9 13,9	—	16,7 16,8	—
0,06—0,176 0,111	4—16 10	—	—	0,09—0,5 0,256	18—34 25	0,354—1,404 0,67	50—82 65
—	—	—	—	1,8	—	1,2	—
—	—	—	—	1,0—8,4	—	0,6—1,8	—
—	—	—	—	4,3	—	1,0	—
—	—	1,6—6,0	—	0,2—3,4	—	0,4—1,4	—
—	—	3,1	—	0,6	—	0,5	—
—	—	0,9—4,1	—	0,4—4,4	—	0,2—1,4	—
—	—	1,2	—	1,4	—	0,9	—
—	—	—	—	1,2	—	—	—
2,0—5,2 3,4	2,5—6,0 3,8	—	—	8,6—77,2 38,2	—	31,8—67,4 54,5	—
10,6	5,2	—	—	75,0	—	116,6	—
—	—	19,1—49,8 31,9	20	33,5—128,4 59,6	38	25,2—108,8 65,9	42
—	—	32,2—343,2 129,5	23—70 47	61,6—136,6 93,2	23—70 33	19,2—83,0 55,0	7—39 20
—	—	—	—	24,8—111,8 59,7	—	87,2—144,2 115,7	—
—	—	26,0—35,8 29,3	—	33,6—40,4 36,5	—	59,2—87,0 77,5	—
22,9	22	12,2	—	22,9	—	45,8	—
16,2—38,6 23,9	11—38 24	12,9—35,6 20,8	—	20,1—48,8 31,2	—	22,5—53,0 32,9	—
7,0—9,0 7,7	—	—	—	—	—	—	—
5,5—13,1 9,3	10—11,3 10,6	—	—	—	—	—	—
—	—	4,9—8,2 5,9	4—8 5,5	38,2—121,6 86,0	62—87 74	9,5—50,6 23,6	8—30 20,51

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Материал и методика	5
Размножение рыб Черного моря в экспериментальных и природных условиях	9
Рыбы, размножающиеся в теплое время года	10
Рыбы с пелагической икрой	10
Сем. Султанковые — Mullidae	10
Сем. Скорпеновые — Scorpaenidae	23
Сем. Анчоусовые — Engraulidae	25
Сем. Серрановые — Serranidae	30
Сем. Морские драконы — Trachinidae	33
Сем. Звездочетовые — Uranoscopidae	36
Сем. Калкановые — Bothidae	38
Сем. Морские языки — Soleidae	42
Рыбы с демерсальной икрой	43
Сем. Атериновые — Atherinidae	43
Сем. Саргановые — Belontiidae	45
Сем. Смаридовые — Centracanthidae (Maenidae)	48
Сем. Морские ласточки — Pomacentridae	51
Сем. Губановые — Labridae	54
Сем. Троеперые — Tripterygiidae	65
Сем. Бычковые — Gobiidae	67
Сем. Морские собачки — Blenniidae	70
Рыбы, размножающиеся в холодное время года	72
Сем. Тресковые — Gadidae	72
Сем. Камбаловые — Pleuronectidae	79
Характер нереста рыб субтропических и тропических вод Атлантического, Индийского и Тихого океанов	82
Сем. Ящероголовые — Synodontidae	82
Сем. Каменные окуни (серрановые) — Serranidae	83
Сем. Рифовые окуни (луциановые) — Lutjanidae	83
Сем. Терапоновые — Theraponidae	84
Сем. Ставридовые — Carangidae	85
Сем. Нитеперые — Nemipteridae	91
Сем. Морские караси — Sparidae	93
Обсуждение результатов	95
Распространение рыб с различными типами нереста	95
Изменение сроков нереста рыб в пределах ареала	97
О роли резервных ооцитов в формировании плодовитости	99
О размерных группах ооцитов и порциях икры у рыб	103
Многопорционный нерест морских рыб	106
Литература	111
Приложение. Количество овариальных икринок у морских рыб в нерестовый период	127