

А. П. Петлина

**ОПРЕДЕЛЕНИЕ
ПЛОДОВИТОСТИ
И СТАДИЙ
ЗРЕЛОСТИ РЫБ**

А.П.Петляна

О П Р Е Д Е Л Е Н И Е
ПЛОДОВИТОСТИ И СТАДИИ ЗРЕЛОСТИ РЫБ
(учебное пособие)

Под редакцией
кандидата биологических наук
В.В.Кафановой

Издательство Томского университета
Томск - 1987

УДК 697: 591.16

Петлина А.П. Определение плодовитости и стадий зрелости рыб: учебное пособие. - Томск: Изд-во Том.ун-та, 1987. - 106с. - 20 к. 300 экз. 2005000000.

В учебном пособии рассмотрены термины и понятия, применяемые при изучении плодовитости рыб: общее определение понятия "плодовитость", а также индивидуальная, популяционная, видовая. Изложены способы выражения плодовитости (абсолютная, относительная), показатели плодовитости. Дается описание методики сбора материала по плодовитости и методы ее определения, способы подсчета икринок, методика определения пола и стадии зрелости половых продуктов. Рассмотрены закономерности изменения плодовитости с возрастом, длиной тела, массой рыбы.

Для студентов-биологов, ихтиологов, работников рыбного хозяйства и рыбоводов.

Рецензент - канд. биол. наук Н.А. Залозный

П 2005000000 75-87
177(012)-87

© Издательство Томского университета, 1987

ВВЕДЕНИЕ

Данное пособие рассчитано на студентов-биологов IУ курса, специализирующихся по ихтиологии и гидробиологии. Его написание связано с недостаточным количеством методической литературы при проведении практических занятий со студентами, а также разрозненностью изложения методик, хотя по вопросам плодовитости рыб в литературе накоплен большой фактический материал.

В основу пособия положены работы Л.Е.Анохиной "Закономерности изменения плодовитости рыб" (1969), В.Г.Иоганзена "К изучению плодовитости рыб" (1955), В.Г.Иоганзена "Плодовитость рыб и определяющие ее факторы" (1955а), "Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов" (ч. I, II, 1974 1976), О.Ф.Сахун и Н.А.Вуцкой "Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб" (1963), А.Ф.Турдакова "Воспроизводительная система самцов рыб" (1972) и др.

В комплексе рыбохозяйственных исследований основной задачей ихтиологов является познание законов динамики численности рыб и создание теории эксплуатации и воспроизводства рыбных запасов в целях управления формированием популяций промысловых рыб. В этом плане одним из ключевых вопросов ихтиологии является изучение плодовитости рыб, что важно для выяснения воздействия плодовитости, а следовательно, и числа производителей на величину приплода промыслового стада рыб.

Важным составным элементом в изучении динамики стада рыб является количественное определение воспроизводительной способности нерестовой части популяции, естественного темпа воспроизводства, а следовательно, и плодовитости самок.

Под понятием "плодовитость" имеется в виду количественная сторона процесса воспроизводства. Как указывает Л.Е.Анохина

(1969), исследователь должен в первую очередь выяснить, сколько икринок дает одна самка одновременно, затем - сколько икринок выметывают все самки популяции за один нерестовый сезон, как часто размножаются особи данного вида и данной популяции, чем определяются интервалы между последовательными икрометаниями, каково соотношение полов в нерестовой части популяции и, наконец, какие же причины определяют плодовитость. Иными словами, необходимо знать величину и характер изменения плодовитости отдельной особи, популяции и, в конечном счете, вида в целом, т.е. выяснить закономерности динамики плодовитости в широком смысле.

Изучение закономерностей плодовитости рыб, как и других животных, имеет очень большое и теоретическое, и практическое значение. Количество откладываемых икринок представляет собой начальную точку динамики поколения, и знание причин, определяющих динамику плодовитости, позволяет в какой-то мере предсказать возможную величину будущего поколения.

Величина плодовитости самок связана с условиями существования рыб на протяжении всей их жизни и является приспособлением популяции к этим условиям.

Количество икринок, продуцируемых одной самкой, зависит не только от ее принадлежности к определенному виду, популяции, стаду рыб, но и от индивидуальных качеств самки, следовательно, индивидуальная плодовитость в значительной степени определяется состоянием родительского организма. Таким образом, плодовитость в известной мере может служить одним из важных показателей состояния производителей и в конечном счете - условий существования изучаемой популяции. Во многих случаях, кроме индивидуальной плодовитости, важно знать общее количество икринок, отложенных всеми самками популяции в данный нерестовый сезон. Эта величина зависит от количества и качества нерестящихся самок, что, в свою очередь, определяется комплексом разнообразных факторов. Общее количество выметанных икринок, характеризующее эффективность нереста, является одним из исходных показателей для определения динамики пополнения в определенный год и выяснения соотношения родителей и потомства.

Несмотря на то, что в очень многих икhtiологических работах приводится число выметываемых самками икринок, плодовитость

рыб до настоящего времени изучена мало, что в значительной мере объясняется недооценкой значения этого показателя, а также трудоемкостью работы (Анохина Л.Е., 1969).

Как известно, плодовитость рыб намного выше плодовитости других позвоночных жиготных, особенно наземных, во многих случаях она очень велика и растет с увеличением длины тела, массы и возраста самок. В связи с этим некоторые ихтиологи не придают значения колебаниям плодовитости рыб, полагая, что популяции почти всегда обеспечены избыточным пополнением.

Изучение плодовитости необходимо для решения таких важных теоретических вопросов биологии, как выяснение путей эволюции отдельных группировок рыб и вида в целом; рассмотрение внутривидовых и межвидовых отношений; расшифровка отдельных явлений онтогенеза и т.д.

Решение всех перечисленных и некоторых других вопросов имеет первостепенное практическое значение. В частности, выяснение особенностей плодовитости помогает понять сущность сезонных и локальных группировок рыб и научно обосновать или уточнить нормы вылова; сопоставление величины плодовитости близких симпатрических видов позволяет при интенсивном рыболовстве предсказать очередность замещения одних видов другими и т.д. Точное знание плодовитости разных видов рыб совершенно необходимо для научного обоснования способов их разведения и акклиматизации, для расчисления числа производителей на нерестилищах и т.д.

Следовательно, плодовитость рыб — чрезвычайно большая и многогранная проблема. Мы из этой сложной проблемы взяли лишь некоторые аспекты методического характера, в которых должен быть хорошо осведомленным и настоящим, и будущий специалист при проведении своих научных исследований: история разработки проблемы, анализ понятий и способов выражения плодовитости рыб, обзор методик подсчета икринок и расчисления плодовитости, выявление закономерностей динамики плодовитости (частично по нашему фактическому материалу).

При изучении процесса размножения рыб первостепенное значение приобретает знание не только плодовитости, но и таких важных вопросов, как определение стадий зрелости гонад, изучение половых циклов. В связи с этим мы сочли нужным осветить в

учебном пособии такие вопросы: характеристика стадий зрелости гонад рыб по визуальным данным и гистофизиологическим исследованиям, описание методик сбора и обработки материала на гистофизиологический анализ, особенности оогенеза и сперматогенеза у костистых рыб.

В работе широко использованы литературные данные, исследования сотрудников кафедры ихтиологии и гидробиологии Томского государственного университета, а также исследования автора.

Большую помощь в проведении работ оказали сотрудники, а также студенты кафедры. Всем им автор выражает искреннюю благодарность.

ГЛАВА I

ВОПРОСЫ ТЕРМИНОЛОГИИ ПО ПЛОДОВИТОСТИ РЫБ

I.I. История разработки данной проблемы

Плодовитость рыб являлась предметом изучения еще в давние времена. Уже в работах А.Левенгука (Leeuwenhoek A., 1695) имеются сведения о подсчете количества икринок, содержащихся в ястыках трески. В России 100 лет назад К.М.Бер (1854, 1860) отмечал, что рыбы различаются по плодовитости.

Более глубокое изучение плодовитости рыб начато Т.Фультоном (Fulton T.W., 1891), который определил абсолютную и относительную индивидуальную плодовитость, коэффициенты зрелости гонад самок у 39 видов морских рыб.

В русской литературе первое весьма оригинальное специальное исследование плодовитости рыб (осетровых) принадлежит А.С.Скорокову (1911), который различает индивидуальную абсолютную плодовитость, относительную — на единицу массы и на единицу длины тела рыбы, а также коэффициент зрелости гонад.

К настоящему времени имеются многочисленные сведения по плодовитости рыб.

В связи с этим необходимо остановиться на таких вопросах; как определяется в различных работах понятие "плодовитость рыб", какие подразделения оно имеет и в каких терминах выражается.

В процессе изучения плодовитости рыб было предложено много терминов и способов определения того или иного количества икринок (таб. I).

Первые попытки разобраться в пестроте понятий и терминах,

употребляемых при изучении плодовитости рыб, а также в способах их выражения, принадлежат В.Г.Иоганзену и Д.С.Загородневой (Иоганзен В.Г., 1950а; Иоганзен В.Г., Загороднева Д.С., 1950; Загороднева Д.С., 1954; Иоганзен В.Г., 1954). В.Г.Иоганзен (1955а), анализирует формулировки плодовитости в работах русских авторов (Скороков А.С., 1911; Солдатов В.К., 1915, 1934; Бенинг А.Л., 1927; Мейснер В.И., 1933; Правдин И.Ф., 1958, 1966; Суворов Е.К., 1948; Северцов С.А., 1941; Лукин А.В., 1948, 1949; Ивлев В.С., 1953; Иоганзен В.Г., 1950а, 1955б), систематизирует их по типу определенных величин и по способу их исчисления (табл.2).

Наименование плодовитости, как указывает В.Г.Иоганзен (1955а), "естественно возникает из сочетания наименования типа плодовитости (И, П, В) и способа ее выражения (АП, ОП, ПП). Ради краткости в тексте тройные наименования могут заменяться условными обозначениями, составленными из начальных букв соответствующих слов". Таким образом, индивидуальную абсолютную плодовитость обозначаем ИАП, популяционную абсолютную плодовитость — ПАП и видовую абсолютную плодовитость — ВАП. В клетках, которые образованы пересечением трех горизонтальных рубрик с тремя вертикальными графами, автор помещает также буквенные обозначения и формулы соответствующих величин и фамилии предложивших их авторов.

Все эти исследования (табл.1, 2) показывают, что анализ плодовитости может дать многое для понимания особенностей биологии и динамики стада рыб.

1.2. Общее определение понятия "плодовитость"

Плодовитость организмов издавна привлекала внимание ученых. Еще О.Аристотель писал: "Множество рожденных зачатков погибает. Поэтому — то род рыб отличается плодовитостью: ведь природа большим количеством возмещает гибель" (Аристотель О., 1940).

Ч.Дарвин исходил из положения: "Так как производится более особей, чем может выжить, в каждом случае должна происходить борьба или между особями того же вида, или между особями различных видов, или с физическими условиями жизни" (Дарвин Ч., 1937). Положив в основу своей теории геометрическую прогрессию размножения, далее Ч.Дарвин оговаривается: "Но настоящее зна-

чение многочисленности яиц или семян заключается в том, чтобы покрывать значительную их убыль, вызываемую истреблением в каком-нибудь периоде их жизни, а этот период в большей части случаев бывает очень ранний ... Значит, во всех случаях среднее число животных или растений только коловенно зависит от числа яиц или семян" (Дарвин Ч., 1937).

Плодовитость рыб, колеблющаяся в пределах от сотни яиц у колюшки до 300 млн. икринок у луны-рыбы, подверженная изменением под влиянием различных внутренних и внешних факторов, привлекает особое внимание исследователей. Можно сказать, что плодовитость рыб и ее динамика изучены лучше, чем многих других групп организмов.

Явление плодовитости имеет два аспекта – физиологический и экологический, которые взаимосвязаны и обуславливают друг друга (Иоганзен В.Г., 1956). С одной стороны, физиологически плодовитость является результатом определенного состояния организма, так как количество икринок, продуцируемое самкой, зависит от индивидуальных качеств животного. С другой стороны, экологически плодовитость выступает в роли фактора, в какой-то мере влияющего на численность будущего поколения, причем это влияние опосредовано конкретной выживаемостью.

Плодовитость представляет собой одно из важнейших экологических явлений, входящих в понятие "биология размножения" и обуславливающих существование популяций, развитие видов, формирование биоценозов. Явление плодовитости весьма сложно и трудно дать его однозначное определение. Поэтому в некоторых солидных руководствах по экологии, например Ю.Одуму (1975), явление плодовитости игнорируется (Иоганзен В.Г., Кафанова В.В., Петлина А.П., 1984).

Плодовитость – видовой признак, его величина закономерно изменяется в течение онтогенеза и в зависимости от условий окружающей среды. Последнее позволяет рассматривать ее как биологический показатель, характеризующий, подобно другим показателям (массе, упитанности, жирности), состояние особей данной популяции. При изучении продуктивности вида в ареале определению плодовитости как биологического показателя, характеризующего воспроизводительную способность популяции, является необходимым (Спиновская В.Д., Григорьев В.А., 1976).

Таблица I

Термины, предложенные разными авторами при изучении плодовитости рыб (по Анохиной Л.Е., 1969)

Термин	Обозначение	Автор, год
Плодовитость	r	Leeuwenhoek A., 1696
Отношение количества яиц к остальной массе рыбы	$\frac{F}{Q-R}$	Fulton T., 1891
Индивидуальная плодовитость	$\frac{F}{Q}; \frac{r}{Q-R}$	Скориков А.С., 1911
Относительная плодовитость	$\frac{F}{I}$	То же
Абсолютная плодовитость	r	Солдатов В.К., 1916
Относительная плодовитость	$\frac{F}{Q}$	То же
Коэффициент плодовитости	$\frac{L \cdot Q}{r}$	Бенинг А.Л., 1927
Индивидуальная (и средняя) плодовитость	r	Мейснер В.И., 1933
Видовая плодовитость	$r \cdot x$	То же
Относительная плодовитость	$\frac{F}{I}; \frac{F}{Q}$	Соколов Л.И., 1933
Рабочая плодовитость	r_{per}	Дуковский Н.Д., 1934
Индивидуальная, или абсолютная, плодовитость	r	Правдин И.Ф., 1939
Видовая плодовитость	r	То же
Показатель видовой плодовитости	$\frac{r \cdot x}{\sqrt{1+r}}$	Северцев С.А., 1941
Показатель порционного икротетания	$\frac{(r-r_1) \cdot 100}{r}$	Лукин А.В., Штейнфельд А.П., 1949
Плодовитость популяции	$r \cdot x$	То же
Линейная относительная плодовитость	$\frac{F}{I}$	Турин П.С., 1950
Весовая относительная плодовитость	$\frac{F}{Q}$	То же
Индекс относительной плодовитости	$\frac{F}{I_{sm}}; \frac{F}{Q}$	Павлов П.И., 1951
Популяционная плодовитость	$\frac{r \cdot g}{t \cdot p}$	Ивлев В.С., 1953
Популяционная абсолютная плодовитость	$\sum r$	Иогансен Б.Г., 1955А
Популяционная относительная плодовитость	$\frac{\sum r}{\sum I}; \frac{\sum r}{\sum Q}$	То же
Показатель популяционной плодовитости	$\frac{\sum r}{r \cdot x}$	" "

Таблица I (окончание)

Термин	Обозначение	Автор и год
Плодовитость стада	$\sum r$	Никольский Г.В., 1960
Относительная популяционная плодовитость	$\sum r$	Никольский Г.В., 1960

Примечание. i - возраст наступления половой зрелости, год;
 L - абсолютная длина рыбы, мм; l - длина тела, мм; l_n - "промысловая" длина рыбы, мм (от середины глаза до конца средних лучей хвостового плавника, употреблялась для осетровых в дореволюционной России); l_{3a} - длина рыбы по Сийтту, мм (от конца рыла до конца средних лучей хвостового плавника); n - число половозрелых самок; p - продолжительность периода между двумя икрометаниями, год; Q - масса рыбы, г; q - масса тела рыбы, г; R - масса личников, г; r - число зрелых икринок в рыбе; r_1 - число икринок в первой порции (самых крупных); $r_{исл}$ - число икринок, используемых для искусственного оплодотворения; r_{t_i} - число икринок в рыбе определенного возраста; a - отношение числа самок к числу самцов; a_1 - среднее относительное количество самок; t - средний возрастной состав популяции; t_1 - процент каждой возрастной группы рыб в уловах; x - число икрометаний самки за ее жизнь.

Таблица 2

Классификация типов и способов выведения плодovitости рыб
(по Иоганзену Б.Г., 1955а)

Тип плодovitости	Способ выведения плодovitости (П)		Показатель (П)
	Абсолютная (А)	Относительная (О)	
Индивидуальная (И) (одной особи за один период развития)	ИАП г (Lesiwehhoek A., 1695)	ИОП $\frac{F}{Q}$ (Смориков А.С., 1911) $\frac{F}{Q-R}$ (Смориков А.С., 1911) $\frac{F}{Q}$ (Солдатов В.К., 1915)	$\frac{F \cdot Q}{P}$ (Бенинг А.Д., 1927) $\frac{(F-F_1) \cdot OQ}{F}$ (Дукан А.В., 1949) $\frac{1 \cdot Q}{F}$ (Иоганзен Б.Г., 1950а) $\frac{1 \cdot Q}{F}$ (Иоганзен Б.Г., 1950а)
	ИАП $\sum r$ (Иоганзен Б.Г., 1955а)	ИОП $\frac{\sum F}{\sum Q}$ (Иоганзен Б.Г., 1955а) $\frac{\sum F}{\sum Q}$ (Иоганзен Б.Г., 1955а) ИОП	$\frac{F \cdot S}{I}$ (Ивлев В.С., 1953) $\frac{\sum F}{F \cdot X}$ (Иоганзен Б.Г., 1955) $\frac{F \cdot S}{I}$ (Северцов С.А., 1941) $\frac{F \cdot X}{I}$ (Иоганзен Б.Г., 1950а) $\frac{F \cdot X}{Q}$ (Иоганзен Б.Г., 1950а)
Видовая (В) (одной особи за всю ее жизнь)	ВАП г · х (Мейснер В.И., 1933)	ВООП $\frac{F \cdot X}{Q}$	$\frac{F \cdot X}{I}$ (Иоганзен Б.Г., 1950а)

Примечание. Буквенные обозначения те же, что и в табл. 1.

В ихтиологической литературе нет единого снения о том, что следует понимать под термином "плодовитость".

В попытках определения общего понятия плодовитости можно заметить две основные тенденции: в первом случае плодовитость рассматривается более узко – как число икринок, выметываемое одной самкой (или группой самок) в течение одного сезона размножения или одной самкой за всю жизнь (Вукотич Н.Н., 1915; Киселевич К.А., 1923; Иоганзен Б.Г., 1955а, б; Пробатов А.Н. и Фридланд И.Г., 1957 к др.); во втором случае плодовитость трактуется более широко – как приспособительное свойство (Бар К.М., 1864; 1860; Никольский Г.В., 1950, 1953, 1960, 1961; Иоганзен Б.Г.; Петкевич А.Н., 1958 и др.).

Так, например, Н.Н.Вукотич (1915) под плодовитостью данной особи понимал "количество икринок, выбрасываемое ею в один период икротетания", К.А.Киселевич (1923) определял плодовитость как "общее количество икры, выметываемой каждой особью в один период икротетания"; А.Н.Пробатов и И.Г.Фридланд (1957) – как "количество икринок в личинках самки в стадии, непосредственно предшествующей текучести, когда закончилось накопление желтка в икринках. Плодовитость определяется количеством икринок, которые будут выметаны в данном году". Несколько в ином плане рассматривают плодовитость другие исследователи. Так, Г.В.Никольский (1966) считает, что "плодовитость – это видовое приспособление, обеспечивающее существование вида и отдельных популяций в конкретных, меняющихся – в пределах определенной амплитуды – условиях". Б.Г.Иоганзен и А.Н.Петкевич (1958) относят плодовитость "к числу приспособительных свойств вида, которые складываются исторически в конкретных условиях выживания популяции и закрепляются естественным отбором". Такой подход к плодовитости рыб быстро распространился среди ихтиологов, и в большинстве современных работ плодовитость рассматривается как приспособительное свойство рыб.

Как отмечает Л.Е.Анохина (1969), определения плодовитости у этих авторов в общем не противоречат друг другу, но каждое из них страдает некоторой односторонностью. В одних случаях понятие ограничивается числом икринок, выметываемых одной особью (за один нерест или за всю жизнь), в других подчеркивается биологический смысл данного свойства рыб, но не указывается, что

само понятие "плодовитость" – прежде всего числовое и т.д.

Л.Е.Анохина (1969) считает, что при определении понятия "плодовитость рыб" следует учитывать несколько моментов. Прежде всего нужно отразить количественную сторону – сколько икринок дает самки определенного вида рыб? Такой подход к изучению плодовитости рыб правомочен, так как в большинстве случаев количество самоцов и продуцируемой ими спермы не ограничивает возможности размножения рыб. Во-вторых, должна быть указана специфика этого количества для рыб каждого вида. В-третьих, общее определение должно в равной мере характеризовать плодовитость как одной особи, так и определенного множества особей до вида в целом. В-четвертых, общее понятие "плодовитость" должно охватывать более частные понятия (например, индивидуальную абсолютную и относительную плодовитость и др.). В-пятых, в определении следует указать, что количество икринок, выметываемое самками одного вида, колеблется в довольно широких пределах. Кроме того, в определении надо обязательно подчеркнуть, что плодовитость является важным биологическим свойством самок рыб и имеет существенное приспособительное значение.

Учитывая все выше-изложенные особенности, плодовитость можно определить следующим образом: плодовитостью рыб следует называть количество нормально развитых, выметываемых самками икринок (а при живорождении – количество выметываемых эмбрионов, личинок или мальков); это количество и изменения его даже в широких пределах специфичны для каждого вида и причинно определены в каждом конкретном случае, являясь одним из приспособительных свойств, обеспечивающих нормальное существование вида в данных условиях (Анохина Л.Е., 1969).

После общего определения плодовитости следует перейти к рассмотрению типов плодовитости и способов ее выражения.

1.3. Индивидуальная плодовитость

По мнению Л.Е.Анохиной (1969), наиболее приемлемым можно считать следующее определение этого понятия: индивидуальная плодовитость рыб есть абсолютное и относительное количество зрелых икринок, выметываемых одной самкой за один нерестовый сезон. Необходимо иметь в виду, что по сути дела термин "индивидуальная плодовитость" обычно характеризует не фактичес-

кую плодовитость отдельных особей, а среднюю плодовитость группы самок, подобранных по какому-либо признаку. Индивидуальная плодовитость, как правило, выражается средним числом икринок, выметываемых самками одинаковой длины, или одинаковой массы, или одинакового возраста, или одного срока размножения и т.д. Причем точность определения средних пределов колебаний, модальных значений и т.д. повышается с увеличением числа исследованных самок в такой произвольно взятой группе.

Индивидуальная плодовитость может быть определена несколькими способами и в зависимости от целей может иметь и разные наименования. Б.Г.Иогансен (1955) различает индивидуальную абсолютную плодовитость, индивидуальную относительную плодовитость и показатель индивидуальной плодовитости.

Изучение индивидуальной абсолютной плодовитости – необходимый во всех случаях первый этап исследования плодовитости вообще, основание для вычисления всех остальных форм плодовитости и для суждения о воспроизводительной способности и темпе воспроизводства рыб любого вида.

Термин ИАП впервые предложен Б.Г.Иогансеном (1950а). Наиболее приемлемым можно считать следующее определение этого термина: индивидуальной абсолютной плодовитостью рыб называется общее число зрелых икринок, выметываемых одной самкой за один нерестовый сезон.

Многими исследователями показано, что, как правило, ИАП увеличивается с возрастом, массой и длиной тела рыб.

Однако у разных популяций рыб одного вида средняя ИАП может существенно различаться.

Например, популяции литофильной сибирской ряпушки с полициклическим и одновременным икрометанием (Иогансен В.Г., Загороднева Д.С., 1960) имеют

Ряпушка	Средняя масса, г	Средняя ИАП, шт. икринок
Тазовская	124	9000
Обская	103	11100
Новопортовская	85	800

У сибирского ельца, по данным В.В.Кафановой (1954), литофильная форма (средняя ИАП 8270) обладает более высокой плодовитостью, чем литофильная (средняя ИАП 6130).

Высокая ИАП (например, у сибирского осетра – до 0,7 млн. икринок) свидетельствует не о напряженности внутривидовых отно-

шений, а о низкой выживаемости на протяжении длительного онтогенеза. Отдельные популяции сигов, карповых, окуневых и других рыб Сибири в различных водоемах заметно различаются по показателям плодовитости в связи с влиянием условий жизни. П.А.Дригин (1948) указывает, что в пределах вида у его отдельных популяций имеются закономерные различия в плодовитости и эти различия являются при пособительными к тем условиям, в которых существуют популяции. Так, индивидуальная абсолютная плодовитость ерша Средней Оби (протока Ягодная) колеблется в пределах 6900-64665 икринок, в среднем достигая 25960. Значительно ниже плодовитость ерша Бухтарминского водохранилища (ИАП колеблется от 4400 до 12170 икринок, в среднем составляя 8900) (Петлина А.П., 1966).

Горбуша, характеризующаяся моноциклическим единовременным нерестом в разные годы и в разных реках, имеет ИАП в пределах 374-2732 икринок, в среднем 1579 (Иоганзен В.Г., 19556).

При возникновении временной перенаселенности того или иного вида рыб в замкнутом водоеме наблюдается ухудшение темпа роста, задержка полового развития и снижение плодовитости. Такие данные, например, имеются по золотистому карасю-фитофильной рыбе с полициклическим и порционным икрометанием. Во многих озерах Западной Сибири его ИАП колеблется от 25 до 185 тыс. икринок. В прудах же, где карась глохо растет и имеет карликовые размеры, ИАП не превышает 10-15 тыс. икринок.

Разрежение популяции рыб ведет к ускорению роста, раннему наступлению половой зрелости и повышению плодовитости. Если в пруду, населенном карасем, начать систематический отлов рыбы или пустить в него щуку, то уже через несколько лет вместе с увеличением размера рыб будет наблюдаться и возрастание их ИАП (Иоганзен В.Г., В.В.Кафанова, Петлина А.П., 1984).

Аналогичную картину имеет и "эффект акклиматизации" в начальный период формирования популяции пеляди или другого акклиматизанта в новом местообитании. Такая картина наблюдается в разных районах страны.

Термин рабочая плодовитость обозначает среднее абсолютное количество икринок, получаемое от самок для искусственного оплодотворения при проведении рыбоводных и акклиматизационных работ. Этот термин введен в литературу Н.Д.Жуковским (1934).

Рабочая плодовитость всегда ниже индивидуальной абсолютной плодовитости и зависит от многих причин, в частности, от способа и времени взятия икры у самок. Так, К.И.Мичарин (1960) указыва-

ет, что рабочая плодовитость байкальского омуля, например, составляет от 30 до 80 % индивидуальной абсолютной плодовитости и меняется в течение суток: ночной сбор наиболее эффективен, так как интенсивный нерест в природе происходит ночью.

Стремление сравнить между собой плодовитость самок одного вида, а также плодовитость самок разных видов привело к возникновению понятия "относительная плодовитость". Сам термин "относительная плодовитость" впервые употребляет А.С.Скориков (1911), обозначая им число икринок, приходящихся на единицу длины самки. В ихтиологических же исследованиях, как правило, используется индивидуальная относительная плодовитость, рассчитанная на единицу массы рыбы.

Индивидуальная относительная плодовитость в сочетании с другими показателями (в частности, с коэффициентом зрелости) может характеризовать воспроизводительную способность самок. По изменению относительной плодовитости можно судить о развитии или затухании воспроизводительной способности у самок разных возрастных групп и т.д.

Л.Е.Анохина (1969) дает следующее определение этого термина: индивидуальной относительной плодовитостью рыб называется число зрелых икринок, выметываемых одной самкой за один нерестовый сезон в пересчете на 1 г массы тела рыбы. Такое развернутое определение, по мнению Л.Е.Анохиной, необходимо из-за того, что исследователи используют различные способы взвешивания самок и пересчитывают количество икринок на разную массу. Для устранения разных точек зрения по этому вопросу и предлагается рассчитывать относительную плодовитость на 1 г массы самки без внутренних (массы тела рыбы).

В.Д.Спановская (1976) предлагает использовать величину ОП в качестве показателя интенсивности воспроизводительной способности самки. Разнокачественность самок по интенсивности воспроизводительной способности в пределах одного поколения (или других однородных групп) можно характеризовать рядами распределения величин ОП и называть это спектром ОП. Величину ОП, выше которой продуцирование икры приводит к физиологическому истощению и ускорению естественной гибели, можно назвать критической величиной ОП. Показатель ОП, характеризующий разнокачественность самок в отношении интенсивности их воспроизводительной способности, может быть включен в оценку состояния донной популяции.

1.4. Популяционная плодовитость

О том, что называть популяционной плодовитостью и как ее определять, единого мнения также не существует. Этот термин впервые употребил В.С.Ивлев (1963).

Популяционная плодовитость (ПП) – количество икринок, которое дает популяция в конкретных условиях местообитания.

Как показала В.В.Кафанова (1963, 1964), у ельца бассейна р. Оби различия в ПП были так далеко, что представляется возможным говорить о наличии у него фитофильной и литофильной форм.

В.В.Кафанова выяснила, что повышенная плодовитость фитофильного ельца из р.Аленки сравнительно с одновозрастным из устья р.Томи объясняется не только его более крупными размерами, но имеет и экологическое значение (Иогансен В.Г., Кафанова В.В., Петлина А.П., 1984). Сопоставление плодовитости двух форм ельца по группам одинаковой массы также показывает большое число икринок у рыб, мечущих на сорах, как это видно из следующих цифр изменения ИАП с увеличением массы тела:

Елец	20	– 30	– 40	– 50	– 60	– 70
Литофильный	2471		3453	4377	5199	5794
Фитофильный	2689		3556	6198	6967	7943

На величине ПП отражаются соотношение полов (при преобладании самок ПП увеличивается), возрастной состав стада (при преобладании повторно нерестующих самок ПП увеличивается) и другие факторы.

Для характеристики плодовитости рыб, составляющих определенную популяцию, предложено несколько способов. А.В.Лукин, А.П. Штейнфельд (1949) определяют плодовитость популяции как суммарное число икринок, отложенных одной самкой за всю ее жизнь ($\sum x \cdot x$, где x – индивидуальная абсолютная плодовитость, x – число нерестов).

Информативным показателем воспроизводительной способности популяции считают показатель популяционной плодовитости (Ивлев В.С., 1953; Спановская В.Д., Григораш В.А., 1976 и др.), который позволяет проследить за динамикой плодовитости той или иной популяции, сравнить плодовитость разных популяций. Как известно, популяции состоят из ряда поколений, каждое из которых, вступая в нерестовую популяцию и пребывая в ней, характеризуется отличными от других поколений биологическими показателями (длиной тела, массой, соотношением полов и т.д.) и соответст-

венно АП. Возрастная структура популяций бывает различной. Динамика плодовитости популяций тесно связана с динамикой ее биологических показателей, отражает ее структуру и конкретные условия жизни. В связи с этим В.С.Ивлев (1963) предлагает рассчитывать "показатель популяционной плодовитости" (ППП) рыб по формуле

$$\text{ППП} = \frac{K \sum_{t'}^t \text{рАП} \cdot \sum_{t'}^t \frac{pf}{f+m}}{100 \sum_{t'}^t pt}$$

где t - возраст в годах; t' - возраст наступления половой зрелости; t'' - возраст, при котором особи перестают нереститься; p - доля каждой возрастной группы в % от всех рыб; АП - абсолютная плодовитость самки данного возраста; f - доля самок в каждой возрастной группе, %; m - доля самцов в каждой возрастной группе, %; K - количество икрметаний в течение года (для большинства рыб в пределах СССР он равен 1).

Практически популяционная плодовитость, по В.С.Ивлеву, равна средневзвешенному числу икринок в расчете на одну половозрелую особь (самок и самцов вместе), уменьшенному на величину среднего возраста рыб.

Совершенно очевидно, что ППП по В.С.Ивлеву является показателем, имеющим не абсолютное, а относительное значение для сравнения плодовитости разных популяций или одной популяции в разные годы.

Для облегчения вычислений выражение $\sum_{t'}^t \frac{pf}{f+m}$ из формулы можно убрать, так как для определения плодовитости берутся только самки. В знаменателе выражение $\sum_{t'}^t pt$ также можно убрать, так как относительная численность рыб выражается в %. Поскольку у самки в личинках подсчитывается все количество желтковых ооцитов, а не только одна порция икры (в случае порционного икрметания), то количество икрметаний - K необходимо из формулы убрать.

Учитывая все это, В.Д.Спановская, В.А.Григораш (1976) предлагают упростить вычисление этого показателя и характеризовать популяционную плодовитость величиной АП средней особи нерестовой популяции

$$\text{ППП} = \frac{\sum_{t'}^t \text{рАП}}{100}, \quad \text{где}$$

t - возрастные группы в нерестовой популяции; p - доля самок в каждой возрастной группе (в % от общего числа особей в популяции); AP - среднее число икринок у самок каждой возрастной группы.

В указанной формуле p - относительная численность самок какой-либо определенной возрастной группы. У рыб же отмечается связь не только между плодовитостью и возрастом, но также между плодовитостью и размерами тела, то, следовательно, в формуле относительную численность возрастной группы можно заменить на относительную численность размерной группы (рыб определенной длины или массы тела). В.Н.Иванков (1974) показал, что удобно отражать связь между плодовитостью и длиной тела и определять среднюю популяционную плодовитость по формуле

$$\bar{E} = \frac{\sum_{i=1}^n E_i N_i}{\sum_{i=1}^n N_i}, \text{ где}$$

\bar{E} - популяционная плодовитость; E_i - абсолютная плодовитость i-й размерной группы самок; N_i - количество самок в этой группе; $i = 1, 2, \dots, n$ - соответственно первая, вторая и т.д. размерная группа самок.

Если количество самок берется в относительных величинах (в%), то формула записывается так:

$$\bar{E} = \frac{\sum_{i=1}^n E_i N_i}{100}.$$

Нужно отметить, что в последние годы некоторые исследователи используют формулу В.С.Ивлева для расчета популяционной плодовитости (Никаноров Ю.И., 1959; Спановская В.Д., Григорян В.А., Лягина Т.Н., 1963; Соколов Л.И., 1964, 1965). Б.Г.Иоганзен (1955 а, см. табл.2) предлагает рассчитывать популяционную плодовитость для 100 особей популяции (без разбору по полу и возрасту) за один сезон. Г.В.Никольский (1960) использует для характеристики изменений плодовитости популяции по годам суммарное число икринок, которое выметывают 100 половозрелых самок известного возрастного состава, причем называет его относительной популяционной плодовитостью (Никольский Г.В., 1965).

В ряде случаев для характеристики плодовитости популяции целесообразно использовать в работе и другую величину - количество икринок, выметанных самками популяции при пересчете на одного производителя. Это можно делать в том случае, когда надо учесть только состав нерестовой части популяции. При этом расчет сле-

Дует производить на одного производителя, а не на 100 особей.

Зная абсолютное число имеющихся в водоеме самок или всех производителей, легко перейти от любой из рассмотренных выше величин к общему числу икринок, отложенных всеми самками популяции.

Количество икринок, отложенных одной самкой за всю ее жизнь ($G \cdot x$), также может служить для характеристики самок популяции и конкретных условий их жизни. Средний возраст наступления половой зрелости и продолжительности жизни различны для самок одного и того же вида, обитающих в разных водоемах (Драгин П.А., 1934; Васнецов В.В., 1946, 1947, 1953; Лапин Ю.Г., Кровицкий Ю.Г., 1959 и др.). Поэтому и число икринок, отложенных за всю жизнь, будет различным у самок разных популяций. Изменение этой величины можно проследить у самок одной популяции при изменении условий жизни и резком омоложении (или постарении) нерестовой части популяции, как это показали на плотве В.Д. Спановская, В.А. Григораш, Т.Н. Лягина (1963).

Таким образом, Л.Е. Анохина (1969) отмечает, что популяционную плодовитость можно характеризовать несколькими величинами. Лучше всего ее определять как количество икринок, отложенных всеми самками популяции за один нерестовой сезон. Но в некоторых случаях, особенно при невозможности расчислить общее количество нерестившихся самок, в качестве показателя популяционной плодовитости можно принять количество икринок, выметанных одной самкой за один нерестовой сезон, в пересчете на одну среднюю самку или на одного среднего производителя в популяции. Показателем популяционной плодовитости может служить также количество икринок, отложенных одной средней самкой популяции за всю ее жизнь.

1.5. Видовая плодовитость

Единого мнения о том, что называть видовой плодовитостью и как ее определять, также не существует (Анохина Л.Е., 1969). Практические попытки дать определение понятия видовой плодовитости сводятся к определению выживаемости (Баранов Ф.И., 1929), к подсчету числа икринок, выметываемых одной самкой за всю жизнь (Мейснер В.И., 1933; Иоганзен Б.Г., 1950а, б; Иоганзен В.Г. и Загороднова Д.С., 1950; Правдин И.Ф., 1958), или просто к выявлению индивидуальной плодовитости (Правдин И.Ф., 1939; Майлян Р.А., 1961). Некоторые исследователи для оценки видовой плодовитости предлагают рассчитывать общее число икринок, отло-

женных самками популяции (Сергеев Р.С., Пермитин И.Е., Ястребков А.А., 1955), сопоставлять индивидуальную плодовитость, длительность жизненного цикла и продолжительность интервалов между последовательными нерестами (Подлесный А.В., 1947) и даже учитывать процент оплодотворенных икринок (Пузанов И.И., 1967).

По В.Г.Иоганзену (1955) под видовой плодовитостью следует понимать общее количество икры, выметываемое рыбой за всю ее жизнь. У рыб с посленерестовой гибелью индивидуальная и видовая плодовитость будут совпадать.

Поскольку в пределах вида отдельные популяции обычно довольно значительно отличаются по своей плодовитости, то видовая плодовитость должна характеризовать не только среднюю, но также и колебания исследуемых величин. Видовая плодовитость (ВП) отражает количество икринок, производимое самкой определенного вида за ее жизнь в конкретных условиях существования. Поэтому не может быть одной абстрактной величины для "вида вообще", а будут конкретные величины, связанные с местом и временем.

Видовая плодовитость выражается в трех формах: абсолютной, относительной и в виде особых показателей (Иоганзен В.Г., 1955). Видовая абсолютная плодовитость (ВАП) может быть охарактеризована как сумма икринок, откладываемых самкой в продолжении всей ее жизни. Эту величину можно получить путем сложения средней индивидуальной абсолютной плодовитости, вычисленной для отдельных возрастных групп, начиная с возраста, когда самка впервые становится половозрелой, и кончая предельным возрастом, при котором еще не утрачены половые функции особи. Средняя ВАП должна строиться на данных, полученных, как средняя арифметическая из плодовитости рыб разного возраста.

Величину средней ВАП можно получить как суммированием средней индивидуальной плодовитости особи за отдельные года ее последующего нереста, так и умножением средней арифметической абсолютной плодовитости на число икрометаний, что практически одно и то же.

Пример. Сибирский елец на Средней Оби (в районе устья Томи) мечет икру в возрасте с 3 до 8 лет и, возможно, старше, определяем ВАП следующим образом: средняя арифметическая плодовитость в возрасте 3-7 лет составляет 5828 икринок. При умножении этой цифры на 5 (возрастные группы соответствующие пяти ежегодным нерестам особи) получаем ВАП, равной 29140 икринок.

Относительная плодовитость (ВОП) показывает суммарную произ-

водительность икринок на единицу массы тела рыбы за всю ее жизнь. Иными словами, ВОП может быть получена умножением средней ИОП на количество икротетаний или делением средней ВАП на среднюю массу производителя $\left(\frac{F \cdot X}{Q}; \frac{F \cdot X}{q}\right)$.

Видовую плодовитость можно выразить и через специальный показатель видовой плодовитости (ПВП), который С.А.Северцов (1941) предложил для характеристики экологии размножения позвоночных животных. ПВП связывает количество потомства (x), приносимое одной парой производителей (I) в год, возраст наступления половой зрелости (i), период между двумя сезонами размножения (p) и соотношение числа яиц и самцов (a). Это сложное соотношение имеет вид $(1+x) \frac{p^{i-1}}{i}$ или $p^{i-1} \sqrt{i+2}$. Применяя формулу специально к рыбам, необходимо ее упростить (Иоганзен В.Г., 1960а): ввиду общего равенства численности полов у вида $a = 1$, а в сумме $I + x$ пара производителей (I), при наличии огромного количества икринок (x), не играет роли, поэтому ПВП приобретает вид $\frac{p^{i-1}}{\sqrt{x}}$. Но С.А.Северцов, учитывая величину промежутков между двумя икротетаниями (p), не принимает во внимание общую продолжительность жизненного цикла организма, характеристика которого для видовой плодовитости должна иметь важнейшее значение. Не подлежит сомнению, что каждое последующее икротетание немалого увеличивает плодовитость вида. Поэтому В.Г. Иоганзен (1955) считает нужным придать формуле ПВП вид $\frac{p^{i-1}}{\sqrt{x \cdot x}}$.

В качестве примера приведем ПВП нескольких видов рыб ($a=1$):

Виды рыб	Среднее число икринок (x)	Возраст половой зрелости (i)	Период между двумя икротетан.	ПВП
Велуга	2400000	16-20	5	1,2
Севрюга	200000	10	3	1,5
Стерлядь	25000	3-4	2	4,2
Сиг	40000	4-6	1	8,3
Язь	80000	3-5	1	16,8
Лещ	250000	3-5	1	22,4
Уклея	5000	2-3	1	30,2
Ряпушка	2000	1-3	1	44,7
Окунь	150000	2-3	1	117,6
Ерш	14000	2	1	118,3

Из этого видно, что у рыб с длительным жизненным циклом ИАП

значительно выше, чем у скороспелых. Последние даже при низкой ИАП (ерш, ряпушка, укляк) обладают быстрым темпом воспроизводства стада, что и проявляется в высоком ПВП.

По величине ПВП рыбы могут быть разбиты на три группы:

I. I - 10	II. 10 - 50	III. 50 - 210
Ведуга (1,2)	Щука (15,6)	Налим (100,0)
Северюга (1,5)	Язь (16,8)	Окунь (117,6)
Сибирский осетр (1,5)	Карась (21,2)	Ерш (118,3)
Нельма (2,5)	Линь (23,4)	Тутун (207,0)
Муксун (3,2)	Судак (23,4)	
Стерлядь (4,2)	Карп (27,8)	
Сибирский сиг (5,4)	Укляк (30,2)	
Кета (7,1)	Ряпушка (44,7)	
Лудога (8,3)		

Анализируя данные, связанные с ПВП по С.А.Северцову, П.А.Дрягин (1952) заключает, что "наименьшие показатели ПВП наблюдаются у видов, подвергающихся слабой межвидовой конкуренции и ничтожному воздействию хищников (осетр, стерлядь), а также у хищных рыб (нельма, щука), за исключением налима, и наоборот, наибольшие показатели у видов, испытывающих острую межвидовую конкуренцию и сильное преследование хищников (тутун и др.)".

Обратное (до некоторой степени) соотношение величины ИАП и ПВП имеет важное практическое значение, хотя оно не всегда достаточно учитывается при исследованиях динамики численности рыб, прогнозах роста стада, определении масштаба посадки и рыбоводно-акклиматизационных работ и т.п.

Можно считать доказанным, что при анализе явлений, связанных с влиянием плодовитости на пополнение и численность популяций, нельзя ограничиваться данными (как это часто делается) о количестве икринок, т.е. величиной ИАП, но нужно рассмотреть в связи с ними и другие показатели жизненного цикла рыбы, имеющие приспособительное значение для вида и находящие выражение в ПВП.

До сих пор не решен вопрос о научном определении величины посадки при рыбоводно-интродукционных работах. На практике этот вопрос нередко решается исходя из величины ИАП, причем "плодовитых" рыб выпускают меньше, а "малоплодовитых" больше, что нередко приводит к грубым ошибкам. И.Г.Иогансен (1950) показал, что при определении масштаба посадки следует опираться на ПВП, введя его в специальную формулу. По Западной Сибири установлено (Иогансен Б.Г., Петкевич А.Н., 1951), что посадки новых видов

рыб, величина которых соответствовала расчету по интродукционной формуле В.Г.Иоганзена(1955), была выше, увенчалась положительным биологическим (акклиматизация) и хозяйственным (натурализация) результатом. В тех же случаях, когда посадка была ниже расчетной, результат, как правило, оказывался отрицательным.

Неправильно ведется также расчет ущерба рыбному хозяйству в случаях гибели рыб от загрязнения водоемов, когда учитывается не только погибшая рыба, но и ее возможное потомство. Расчет основан на ошибочном положении, будто гибель высокоплодовитых рыб является для народного хозяйства более убыточной, чем рыб с низкой ИАП. Следовало бы в этих расчетах заменить показатели ИАП на ПВП, как биологически более обоснованные.

Таким образом, анализ литературных данных по вопросам терминологии плодовитости рыб показывает, что в практике и теории наибольшее применение находят следующие понятия:

П л о д о в и т о с т ь р ы б – количество нормально развитых выметываемых самками икринок (а при живорождении – количество выметываемых эмбрионов, личинок или мальков); это количество и изменения его, даже в широких пределах, специфичны для каждого вида и причинно определены в каждом конкретном случае, являясь одним из приспособительных свойств, обеспечивающих нормальное существование вида в данных условиях.

И н д и в и д у а л ь н а я а б с о л ю т н а я п л о д о в и т о с т ь – общее число зрелых икринок, выметываемых одной самкой за один нерестовый сезон.

И н д и в и д у а л ь н а я о т н о с и т е л ь н а я п л о д о в и т о с т ь – число зрелых икринок, выметываемых одной самкой за один нерестовый сезон, в пересчете на 1 г массы рыбы без внутренностей (массы тела рыбы).

П о п у л я ц и о н н а я п л о д о в и т о с т ь – количество икринок, отложенных всеми самками популяции за один нерестовый сезон. Но в ряде случаев, особенно при невозможности подсчитать общее количество нерестящихся самок, в качестве условного показателя популяционной плодовитости можно принять среднее взвешенное количество икринок, выметанных одной самкой за один нерестовый сезон, в пересчете на одну среднюю нерестящуюся самку или на одного среднего производителя.

В и д о в а я п л о д о в и т о с т ь – отражает количество икринок, производимое самкой определенного вида за ее жизнь в конкретных условиях существования.

ГЛАВА 2

МЕТОДИКИ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПЛОДОВИТОСТИ РЫБ

2.1. Методики сбора материала и его фиксирование

Как известно, икрометание у рыб происходит либо одновременно, либо порционно.

При одновременном икрометании каждая самка участвует в нересте в течение одного нерестового сезона только один раз, вне зависимости от длительности периода нереста рыб всей популяции. При длительном нересте на нерестилища подходят все новые и новые самки, непрерывно сменяющие уже отнерестившихся. Каждая самка выметывает все икринки, созревающие синхронно, в один прием, за короткий срок.

При порционном икрометании каждая самка в течение одного нерестового сезона участвует в нересте несколько раз. Все икринки, подлежащие вымету в один сезон, созревают не сразу, а постепенно, отдельными порциями, и по мере созревания выметываются. Интервалы между выметом последовательных порций различны: от одного и нескольких дней до 1-2 месяцев (Дрягин П.А., 1939, 1949; Лукин А.В. и Штейнфельд А.П., 1949; Пиху Э.Р., 1958; Овен Л.С., 1961а, б, 1962 и др.).

Сроки сбора проб у рыб с порционным икрометанием должны быть растянуты на весь нерестовый сезон, это позволит более точно определить количество порций, среднее количество икринок и среднюю массу одной икринки в каждой порции.

При сборе материала для определения плодовитости одновременно икрометущих рыб нужно следовать указаниям типовой методики (Брылинська М., Брылински Э., 1974).

Время взятия проб для исследований по индивидуальной абсолютной плодовитости может зависеть от достижения такой зрелости

яичника исследуемого вида рыб, в которой можно различить яйца, созревшие для вымета при ближайшем нересте, а изолирование их из яичника не представляет особых трудностей. Время взятия проб будет также зависеть от появления в уловах различных возрастных групп самок исследуемого вида рыб и от возможности сравнения материала. Поэтому яичники для исследований плодовитости лучше всего брать у самок, идущих на нерестилища.

У отловленных для исследований рыб берут яичники (которые вместе с номером, написанным на технической кильке пролотым карандашом, помещают в небольшие сосуды или же, завертывая их в марлю, помещают в большие сосуды), чешую, отоиды или позвонки для выяснения возраста. Определяют также и такие показатели, как масса рыбы (с внутренними органами), масса половых желез, масса тела рыбы (без внутренних органов), длина тела (Чутунова Н.И., 1959).

Обычно для подсчета икринок пользуются фиксированным материалом, для чего гонады проваривают (Fulton T.W., 1891; Mitchell A.M., 1913; и др.), консервируют в растворах формалина (пользуются таким способом подавляющее большинство советских исследователей, а также многие зарубежные авторы), спирта (Киселевич К.А., 1923), растворе Буэна: водный насыщенный раствор пикриновой кислоты — 15 см³, формалин 40 %-ный — 5 см³, ледяная уксусная кислота — 1 см³ (Sargol L., 1963), в растворе Дильсона (Franz V., 1909; Pitt T.K., 1964 и др.).

Раствор Дильсона состоит из 100 мл 60 %-ного этилового спирта, 880 мл дистиллированной воды, 15 мл 80 %-ной азотной кислоты, 18 мл ледяной уксусной кислоты и 20 г сулемы. Фиксация гонад раствором Дильсона значительно облегчает изучение плодовитости рыб, так как при этом икринки легко выпадают из строма яичника. Продолжительность фиксации гонад неодинакова; для камбал, например, около суток, для сельдей — две недели (Kandler R., Dutt S., 1968). Однако лучшие результаты дает трехмесячная консервация. Более продолжительное хранение яичников в жидкости Дильсона не рекомендуется, поскольку они становятся легкими, что затрудняет подсчет. В случае необходимости более продолжительного хранения яичников лучше применять 4 % формалин и сушить фиксированные яйца, изолированные из яичников. При фиксации яичников формалином отделению икринок друг от друга способствует слабый раствор лимонка (Дмитриев А.Н., 1929).

Приготовляя яйца для подсчета, следует промыть их, изменяя

раствор водой. Перед этим нужно встряхнуть сосуд, чтобы яйца вышли из яичника, а потом тщательно собрать выпавшие при встряхивании яйца и вынуть оставшиеся в яичнике.

2.2. Способы подсчета икринок

Описанные в литературе способы определения числа икринок, продуцируемых одной самкой, можно разделить на две группы: полный поштучный подсчет икринок в яичниках и подсчет икринок в средней пробе, составляющей часть гонад.

Полностью просчитывают икринки обычно у рыб с небольшой плодовитостью и крупной икрой (Ravergat-Wattel G., 1905; Максудов И.Х., 1938 и др.). Кроме того, поштучный подсчет проводится для определения ошибки при использовании других способов.

У рыб с большой плодовитостью полный подсчет икринок осуществляется при помощи специальных автоматических счетчиков для икринок рыб.

При подсчете икринок в средней пробе последнюю отбирают по массе икринок (или яичников), по их объему или по площади, занимаемой икринками при распределении их в один ряд.

Разнообразны и способы подсчета икринок в пробе. В большинстве случаев икринки просчитывают вручную, на темном стеклянном фоне, в чашке Петри при помощи препаровальных игл. Малые икринки просчитывают под бинокулярной лупой или микроскопом, иногда их подкрашивают для контрастности нейтральным красным или метиленовым синим (Виноградов К.А., Ткачева К.С., 1950; Чугунова Н.И., Петрова Е.Г., 1953).

Икринки просчитывают по десяткам, десятки объединяют в сотни. Число икринок в навеске записывают в карточку по плодовитости. У 20 икринок измеряют диаметр, располагая их по прямой линии: диаметр 10 икринок и затем находят путем деления на 20 средний диаметр икринки. Измерения производят штангенциркулем. Возможны измерения с помощью микроскопа с использованием объектива окуляр-микрометра (для мелкой икры).

Для определения сырой массы икринки 100 икринок взвешивают на торсионных весах с точностью 0,0005 г. Их можно использовать (в случае необходимости) для определения сухого веса. В результате можно определить среднюю сырую массу икринки, амплитуду изменчивости ее диаметра и средний диаметр икринки. Все это относится к одновременно икромечущим видам рыб.

Перед подсчетом икринок в навеске порционно икромечущих рыб,

характеризующихся прерывистым типом созревания ооцитов, навеску слегка обсушивают и взвешивают на торсионных весах, затем помещают на плоское стекло размером 4x8 см на темном фоне. Навеску увлажняют, икринки разделяют и распределяют в один слой. В зависимости от количества икринок (величины площади) отделяют 1/2 - 1/5 площади уложенных икринок, обсушивают на фильтровальной бумаге, взвешивают (навеска₂) и помещают на предметное стекло. Под бинокулярной лупой МБС-1 промеряют подряд 200 икринок, остальные желтковые икринки просчитывают. Если после подсчета 500-1000 икринок на стекле остается значительная часть пробы, в дальнейшем следует брать меньший участок площади навески. В данном случае икру, оставшуюся после подсчета 1000 икринок, можно подсушить, взвесить и вычесть из навески, помещенной на стекло. Ступенчатый отбор навески для подсчета икринок порционно икринящихся рыб (сначала пробы из гонад, а затем из этой пробы навеска для подсчета икринок) определяется тем, что если брать небольшую навеску для подсчета непосредственно из гонады, в ней могут преобладать икринки сходного размера (т.е. какой-то одной порции).

Трудоемкость такого способа определения плодовитости у порционно икринящихся рыб заставляет исследователей искать другие приемы, и такие приемы были найдены.

Интересный способ разделения икринок по их величине у порционно нерестующих рыб и подсчета числа мелких икринок разработала Д.С.Загородневa (1954, 1966). Для разделения икринок на порции она использовала различную скорость оседания икринок различного диаметра. Разделение основано на физическом законе Стокса (скорость оседания тел в воде прямо пропорциональна их диаметру), для чего сконструирован специальный прибор.

Результаты опыта следующие: скорость оседания икринок диаметром 1 мм равна 2 см/с, а диаметром 0,6 мм - 0,63 см/с, крупные икринки проходят путь 100 см за 50 с, а мелкие - за 159 с.

Метод Д.С.Загородневой позволяет работать с большой навеской, что является очень важным при работе с личниками, имеющими большую массу (например, с личниками *связана*).

При непрерывном типе созревания ооцитов невозможно определить плодовитость путем подсчета только желтковых икринок в личниках.

Необходим непосредственный учет выметываемой икры в экспериментальных условиях, как это сделано для многих морских рыб.

После подсчета числа икринок в навеске вычисляется общее количество икры в гонадах-ИАП (В.Д.Спановская, В.А.Григораш, 1976):

для ед.новременно икротечущих рыб

$$\text{ИАП} = \frac{\text{число икринок в навеске}}{\text{навеска, г}} \times \text{вес гонад, г}$$

для порционно икротечущих рыб

$$\text{ИАП} = \frac{\text{число икринок в навеске}_2 \times \text{фиксированная навеска, г} \times \text{вес гонад, г}}{\text{навеска}_2, \text{ г} \times \text{навеска, г}}$$

Помимо ИАП для порционно икротечущих рыб высчитывают количество икринок в каждой порции или, по крайней мере, в первой. Для этого для 200 промеренных икринок составляют ряд распределения по их диаметру, находят моду и резкое снижение числа дат, последнее принимают за границы отдельных порций. Высчитывают процентное соотношение между количеством просчитанных икринок в разных порциях, а затем соответственно этому соотношению распределяют все количество икры в гонадах.

А.В.Лукин (1948) предложил степень порционности нереста характеризовать показателем порционности, который представляет собой количество икры, остающейся в яичнике после удаления икринок первой порции, выраженное в процентах: $\frac{(r_1 - r_2) \cdot 100}{r}$, где r - число икринок в яичнике, r_1 - число икринок в I порции.

Основные результаты обработки можно оформить в таблицу

№ п/п	Вид рыбы	Длина тела, см	Масса тела, г	АП, шт. икринок	ОП, шт. икринок	Средняя АП	Средняя ОП	Диаметр икры
:	:	:	:	:	:	:	:	:

2.3. Методы определения плодовитости

Для определения плодовитости рыб используются несколько методов: весовой, объемный, площадный. Чаще всего используют весовой метод, сущность которого заключается в определении числа икринок в небольшой навеске, с последующим пересчетом на массу всей гонады.

При определении числа икринок по весовому методу можно применить два варианта (М.Брилинька, Э.Брилиньски, 1974): в первом - икринки осушают фильтровальной бумагой, чтобы устранить избыток влаги; во-втором - изолированные из яичника икринки сушат в сушильном шкафу, после чего на 2-5 дней оставляют в помещении

до момента взвешивания. Второй вариант называют сухим весовым методом. При весовом методе наиболее важным является следующее: пробы нужно брать из перемешанных икринок в различных частях яичника, а перед взвешиванием влажность должна быть уравновешена с влажностью воздуха в месте подсчета.

Основные моменты весового метода: точность и порядок взвешивания, так как от этого зависит точность определения плодовитости. В некоторых руководствах рекомендуется очищать яичники от оболочки и взвешивать только икру (Дрягин П.А., 1962), измерять диаметр и массу икринок перед фиксацией (Брылинская М. и Брылинский Э., 1974). В Д.Спановская, В.А.Григораш (1976) возражают против этого по следующей причине: незадолго до нереста икра легко рассеивается, и если яичники освободить от оболочки, то быстро взвесить гонады и тщательно брать навеску бывает трудно. Измерение диаметра икринок требует много времени, наличия соответствующей оптики, на что в экспедиционных условиях рассчитывать нельзя.

Целесообразнее взвешивать яичники с оболочкой. С яичников карповых рыб предварительно необходимо тщательно удалить жир.

Яичники массой более 1000 г взвешивают с точностью до 1 г, массой 500-1000 г - с точностью до 0,5 г, массой менее 500 г - с точностью до 0,1 г.

Навеску берут из середины гонады, ее масса зависит от размера икры: при диаметре икры 0,4-0,7 мм (снеток, налиим и др.) она равняется 0,25-0,50 г, при диаметре 1-2 мм (лещ, окунь и др.) - 0,5 - 1 г, предполагают, что в навеске будет содержаться 500 - 700 икринок. При диаметре икры около 5 мм (лососи, голец) навеска равняется 10-20 г и содержит 50-200 икринок.

Из яичников порционно икроемцудых рыб, имеющих диаметр икры первой порции 1 мм (или немного более), берут навеску 0,5-1 г. По мере вымета отдельных порций икры масса яичников уменьшается и соответственно берут меньшую навеску - 0,3-0,5 г.

Навеску взвешивают с точностью до 0,001 г. Для взвешивания яичников можно пользоваться техническими весами, обеспечивающими точность взвешивания до 0,1 г, для взвешивания навески - торзионными, обеспечивающими точность взвешивания до 0,001 г. Если технических весов (с указанной точностью) и торзионных нет, то взвешивать яичники массой до 200 г и навеску можно на аптекарских весах, но в этом случае желательно иметь две пары весов. На одних взвесить гонады, а на других - только навеску с точно-

стью до 0,005 г. Навеску взвешивают на предварительно заготовленных кусочках пергамента стандартной массы. В результате чашечка весов остается сухой и чистой, это повышает точность и скорость взвешивания. Навеску на пергаменте с соответствующей этикеткой свободно завязывают в марлевую салфетку, опускают в 4 % изотонический формалин (100 мл формальдегида, 900 мл воды и 7 г NaCl). Иногда навеску снимают с пергамента и фиксируют в пенициллиновом флаконе.

Анализ литературы (Зырянова Н.И., 1961; Правдин И.Л., 1958) свидетельствует о том, что для точности определения плодовитости большое значение, кроме установления минимально допустимой величины навески, имеет и точность, и быстрота взвешивания навесок.

Для подсчета икры не следует пользоваться зрелой текучей икрой У стадии, потому что часть ее может оказаться выстатной.

Величина яиц в личинке неодинакова, в зависимости от степени зрелости, поэтому и число их в 1 г колеблется в сравнительно широких пределах.

Объемный метод определения плодовитости существует в нескольких модификациях. Часто объем всех или части икринок измеряют по объему вытесненной ими воды (Гакичко С., 1932 и др.); иногда его находят по верхнему уровню яиц, оставленных на сутки в градуированном сосуде (Raitt D.S., 1933); в некоторых случаях просчитывают количество икринок, вмещающихся в сосуде известного объема (лотке, кружке и т.д.), или определяют объем известного числа икринок.

При работе с мелкими икринками используется модификация метода Гензена для планктона: икринки помещают в сосуд с водой известного объема (калиброванный сосуд емкостью 2 л, на половину заполненный водой). После определения общего объема яиц, помещенных в сосуд, их тщательно перемешивают путем сильного встряхивания. После чем яйца начнут оседать, быстро берут пробы при помощи пипетки (объемом от 10 до 300 мл) и просчитывают количество икринок, содержащихся в этих пробах. Затем производят пересчет на весь объем (Reib'sch I., 1899; по Анохиной Л.Е., 1969).

Широко использовал объемный метод для определения плодовитости морской камбалы Франц (Franz V., 1909). Сущность объемного метода в том виде, как его применил Франц (Franz V., 1909), заключается в следующем. Отделенные от оболочек икринки

в 70° спирте помещаются в калиброванный сосуд, закрытый пробкой. Через отверстие в пробке вводится планктонная пипетка Гензена; жидкость старательно для равномерного распределения в ней икринок, встряхивается и в то же время в пипетку втягивается 0,5 - 1 см³ спирта с икринками. Затем проба распределяется с помощью кисточки на черной навозной дощечке в 10 см², разграфленной на см². Полученные путем подсчета цифры записываются также на разграфленную бумагу. Конечно, нужно несколько раз повторить такие подсчеты и исходить из средней, отсюда нетрудно рассчитать общее количество икринок. Например, морская камбала в возрасте 8 лет достигает длины тела 51 см. Икринки ее гонад заключаются в 440 см³ спирта. В пробе 1 см³ подсчитано 776 икринок, следовательно, всего икринок будет 776 x 440 = 341440 шт.

Зарубежными учеными для определения плодовитости довольно широко используется так называемый метод Байера (Bayer H., 1910, по Анохиной Л.Е., 1969), являющийся разновидностью объемного. Число икринок, содержащихся в определенном объеме, рассчитывают по их диаметру. Для измерения среднего диаметра икринок несколько штук (обычно 10, 20 или 40) располагают в один ряд вплотную друг к другу в У-образном желобе с нанесенной шкалой; по которой можно определить средний диаметр икринки. Затем определяется объем икринки ($\frac{4}{3} \pi r^3$).

Далее объем икринок в яичниках делится на объем икринки и получают количество икринок в яичнике. Иногда используется уравнение для расчета количества икры в I по диаметру икринки

$$y = \frac{1049479}{x^3},$$

где y - количество икры в I л, x - диаметр икринки.

В некоторых случаях предлагается рассчитывать по диаметру икринок их количество в I г, а затем пересчитывать его на вес всей гонады (Vladkov V.D. and Legendre Y., 1940). При методе Байера считать большое количество икринок нет необходимости.

Площадный метод. В некоторых редких случаях плодовитость рыб определяют методом площадей (Mitchell A.M., 1913; Hickling G.F., 1940). Так, А.М.Митчел распределяла всю массу икринок по стеклянной пластинке, разделенной на квадратные сантиметры, и просчитывала количество икринок на нескольких квадратах. С.Ф. Хиклинг помещал икринки в один слой в прямоугольную камеру и общее количество их определял как произведение числа икринок,

лежащих вдоль двух соприкасающихся сторон прямоугольника.

Кроме перечисленных методов, для определения количества икринок пользуются также пластинами Бранштетера (цит. по: Жуковский Н.Д., 1934), на которых рядами высверливали полукруглые углубления, диаметр которых соответствовал диаметру просчитываемых икринок. В работе Карбайн (Carbine W.F., 1943) просчитывалось количество икринок в любом из 250 углублений, сделанных на черной панели, а затем умножалось на число занятых икрой углублений.

И наконец, Г.М.Персов (1958, 1962, 1963) и Хардисти (1961, 1963, 1964) определяли количество половых клеток у личинок и молоди путем подсчета их в подобранной серии поперечных гистологических срезов всей гонады.

Некоторые исследователи провели сравнение точности определения плодовитости рыб разными методами. Так, М.Врылинска, Э.Врылински (1974) указывают, что наименее точным является мокрый весовой метод при небольшой величине проб (50 мг) для личинок, фиксированных в жидкости Джильсона ($\pm 15,2\%$). Меньшая ошибка установлена для личинок, фиксированных в формалине ($\pm 12,9\%$). Увеличение веса пробы до 200 мг повышает точность, уменьшая пределы колебания ошибки до $\pm 11,5\%$ для личинок, фиксированных в жидкости Джильсона, и до $\pm 5,9\%$ для личинок, фиксированных в формалине. Дальнейшее увеличение проб уже не оказывает существенного влияния на точность определения.

Определение абсолютной плодовитости по сухому весовому методу явно снижает ошибку, уменьшая пределы ее колебания до $\pm 2,9\%$ для пробы величиной в 10 мг. При использовании сухого весового метода вид фиксирующей жидкости уже не имеет значения. Увеличение пробы до 100 мг снижает ошибку до $\pm 1,1\%$. Для определения средней численности лучше всего брать 3 пробы. Дальнейшее увеличение количества взятых проб не влияет на точность определения. В свою очередь, меньшее их количество повышает ошибку до $\pm 2,5\%$. Большое влияние на степень достоверности определения оказывает точность взвешивания пробы, которая должна составлять 0,0001 г.

Ошибка при применении объемного метода может достигать $\pm 15\%$ (пробы 10 мл) для личинок, фиксированных в жидкости Джильсона, и $\pm 15,2\%$ - в растворе формалина.

Увеличение пробы до 100 мл снижает ошибку до $\pm 2,5\%$ для личинок, фиксированных в жидкости Джильсона, и до $\pm 6,9\%$ для личинок, фиксированных в растворе формалина. Следовательно, при

использовании объемного метода, в противоположность весовому, лучше применять жидкость Джилсона.

По данным Эпплгейт (Applegate V.O., 1949), Бекстер (Baxter I.G., 1959), разница в результатах определения плодовитости весовым и объемным методами невелика - 2,5 и 3,2 %. По данным Ибрагим (Ibrahim K.H., 1957), при объемном методе ошибка значительно меньше, чем при весовом (колебание от -3,7 до 9,9 % и от 9,7 до +16,6 % соответственно, цит. по [Анохина Л.Е., 1969]).

Вышеуказанные данные свидетельствуют о том, что точность определения плодовитости рыб зависит от нескольких моментов: от применяемого метода, фиксирующей жидкости, величины пробы и, наконец, от аккуратности в работе.

На основании использования того или иного метода далее определяют следующие исходные биологические показатели.

Индивидуальная абсолютная плодовитость вычисляется на основании данных массы гонад, величины навески и числа икринок в ней по формуле прямой пропорциональности.

Относительную индивидуальную плодовитость определяют на 1 г массы тела самок.

Коэффициент зрелости определяют по формуле: $\frac{R}{q} \cdot 100$, где R - масса гонад, г; q - масса тела рыбы самок, определится как на основании свежего материала, так и на основании массы фиксированных гонад.

Глава 3

Зависимость плодовитости рыб от некоторых биологических показателей

В настоящее время выполнено большое количество работ (Анохина Л.Е., 1969; Иоганзен Б.Г., 1955; Никольский Г.В., 1953; Соколов Н.П., 1933; и многие др.) по изучению зависимости плодовитости рыб от некоторых биологических показателей (длина тела, масса, возраст, упитанность, жирность, коэффициент зрелости гоноад).

3.1. Зависимость плодовитости самок от длины тела, массы, возраста

Указанная зависимость рассмотрена на примере трех видов рыб: сибирском ельце (Иоганзен Б.Г., 1955; Кафанова В.В., 1954); ерше, ельце (данные 1985 г.), салаке (Анохина Л.Е., 1969).

У сибирского ельца (Иоганзен Б.Г., 1955; Кафанова В.В., 1954) выявлено две популяции: литофильная (из устья р.Томи) и фитофильная (из р.Аленки - приток р.Оби). По своим биологическим показателям сибирский елец из двух указанных популяций различается между собой. При этом, учитывая возрастной состав, длину тела и массу рыбы, следует отметить, что елец из р.Аленки по указанным выше признакам характеризуется большими величинами по сравнению с таковыми у ельца из устья р.Томи.

Так, популяция ельца из устья р.Томи представлена особями со средней длиной тела 167,0 мм, массой 50,7 г и возрастной структурой нерестующих особей 2 - 7+ лет, тогда как у ельца из р.Аленки эти показатели соответственно равны 170 мм, 58,0 г и возраст особей - 2+ - 6+ лет. Основу же уловов в обеих популяциях составляли особи в возрасте 3+ лет (табл.3).

Таблица 3
Биологические показатели сибирского
ельца разных популяций

Река	Возраст, лет	Средняя		Доля самок в уловах, %	Плодовитость, тыс. икринок		n
		Длина тела l, мм	Масса q, г		IIAP	III	
Томь (устье)	2+ - 7+ (3+)	167,0	50,7	14,5	0,567-22,3 6,13±0,54	54I, I	70
Аленка (приток Оби)	2+ - 6+ (3+)	170,0	58,0	27,9	1,4I - 20,6 8,27 ± 0,90 t = 2,14 p ≤ 0,05	85I, 0	42

Установлено также, что большие колебания индивидуальной абсолютной плодовитости (567 - 22368 икринок) наблюдаются у ельца из устья Томи, однако в среднем абсолютная плодовитость у ельца этой популяции несколько меньше, чем в другой популяции. Так, индивидуальная абсолютная плодовитость ельца из устья р.Томи составляет в среднем 6130 икринок, тогда как у ельца из р.Аленки она возрастает до 8270 икринок. Различия проявляются также между популяциями, если анализировать изменение абсолютной плодовитости по возрастным или размерным группам (табл.4).

Таблица 4
Плодовитость ельца разных популяций по
возрастным группам (Кафанова В.В., 1954)

Река	Возраст, лет					
	2+	3+	4+	5+	6+	7+
Томь (устье)	2480	3020	7500	8370	9150	11650
Аленка (приток Оби)	1541	4099	7750	9500	21607	-

Так, с возрастом от 2+ до 7+ лет наблюдается закономерное увеличение средней абсолютной плодовитости у ельца р.Томи от 2480 до 11650 икринок, у ельца же из реки Аленки соответственно от 1541 до 21607 икринок. Видно, что наиболее интенсивно нарастание средней абсолютной плодовитости с возрастом наблюдается у ельца из р.Аленки. В пределах возрастных групп отмечено широкое колебание плодовитости.

В.В.Кафанова (1954) отмечает, что различия между популяциями ельца проявляются и в экологии размножения. Так, у ельца из устья р.Томи нерест проходит в конце апреля-начале мая на течении и на глубине 6-8 м. Икра приклеивается на дне к гальке, где и происходит ее развитие. Врагов в придонном слое меньше, гибель икры и молоди меньше, отсюда и меньшая плодовитость. У ельца из р. Аленки нерест проходит несколько позднее (в середине-конце мая), икра откладывается на прошлогоднюю растительность в прибрежных участках на глубине от 20 см до 1 м. Врагов в данных условиях больше, больше и гибель и как следствие этого выше плодовитость. Абсолютная плодовитость ельца из устья рек Томи и Аленки достоверно ($p \leq 0,05$) различаются между собой.

Известно, что наиболее информативными приспособительными показателями плодовитости являются популяционная плодовитость и воспроизводительная способность популяций.

Для оценки приспособительности плодовитости у вида, взятого из различных точек его ареала, нами применен коррелятивно-регрессионный анализ исследования (Вольскис Р.С., Кеминискене Б.А., 1976; Терентьев П.В., Ростова Н.С., 1977; Рокицкий П.Ф., 1967; Правдин И.Ф., 1966). Специфичность популяций сибирского ельца хорошо отражают исследования зависимости плодовитости от длины тела, массы и возраста рыбы. Абсолютная плодовитость сибирского ельца находится в сильной коррелятивной зависимости от массы, длины тела и возраста рыбы. Но эта сопряженность у ельца разных популяций проявляется неравнозначно (табл.5).

Так, у ельца из р.Томи абсолютная плодовитость сильнее всего сопряжена с возрастом, коэффициент корреляции (r) равен 0,94; несколько меньше с массой ($r = 0,87$) и длиной тела ($r = 0,83$). У ельца из р. Аленки указанная связь проявляется иначе: абсолютная плодовитость наиболее сильно сопряжена с массой ($r = 0,98$) и несколько меньше с длиной тела ($r = 0,87$) и возрастом ($r = 0,86$). Неравнозначность популяции проявляется и при определении линии регрессии, показывающей изменение плодовитости на еди-

Таблица 5

Зависимость плодovitости сибирского ельда от длины тела, массы, возраста (по Йогансену Б.Г., Кефеновой В.В., Лезинной А.Л., 1984)

Река	Коэффициент корреляции				Регрессия			n
	Q, г	l, см	t (возраст)	r/Q	r/l	r/t		
Томь (устье)	0,87	0,83	0,94	$y = 2,13 + 0,07x$	$y = -5,47 + 0,77x$	$y = -1,17 + 1,81x$	70	
Аленка (приток Оби)	0,98	0,87	0,86	$y = 0,25 + 0,11x$ $t = 0,3$	$y = -24,0 + 1,6x$ $t = 3,94$	$y = -16,8 + 5,93x$ $t = 3,8$	42	

ницу длины, массы и возраста. Так, у ельца из р.Томи изменение плодовитости на единицу массы соответствует уравнению $y = 1,134 + 0,07x$, длины тела - $y = -5,47 + 0,77x$ и возраста - $y = -1,17 + 1,81x$. По иному выглядит линия регрессии в популяции ельца из р.Аленки: на единицу массы соответствует $y = -0,25 + 0,11x$, длины тела - $y = -24 + 1,6x$ и возраста - $y = -16,8 + 5,93x$. Следовательно, линии регрессии в каждой конкретной популяции проявляются неодинаково (рис.1-3).

Имеются ли различия между выявленными линиями регрессии, отражающими зависимость плодовитости от биологических показателей в разных популяциях? Используя t - критерий, установлено, что нет достоверных различий между линиями регрессии, показывающими зависимость плодовитости от массы, у ельца разных популяций ($t = 0,3$). Линии же регрессии, отражающие зависимость плодовитости от длины тела, достоверно различаются с вероятностью выше уровня значимости $p < 0,01$ ($t = 3,94$). Достоверность различий проявляется и между линиями регрессии, отражающими зависимость плодовитости с возрастом, с вероятностью выше 99 % или выше уровня значимости $p < 0,001$ ($t = 3,8$).

Следовательно, корреляционно-регрессионный анализ позволил вскрыть специфичность, неравнозначность двух популяций сибирского ельца (Иогансен В.Г., Кафанова В.В., Петлина А.П., 1984). Выявленные особенности проявляются в конкретной популяции, что объясняется конкретными условиями жизни, определяющими биологию вида.

Рассмотрим изменение плодовитости ерша р.Томи с его длиной и массой тела. Индивидуальная абсолютная плодовитость ерша из р.Томи (окрестности г.Томска) колеблется в довольно широких пределах: от 5382 до 18068 икринок, в среднем составляя 11170 икринок. С увеличением длины тела от 9,0 до 14,7 см абсолютная плодовитость возрастает в среднем от 7,6 до 14,4 тыс.икр.(табл. 6). В пределах одной линейной группы индивидуальная абсолютная плодовитость значительно колеблется.

Индивидуальная относительная плодовитость ерша в среднем достигает 355 икринок при колебании от 160 до 604 икринок. Четкой закономерности в изменении этого показателя с увеличением длины тела ерша не выявлено, хотя в первых четырех линейных группах отмечено ее увеличение в среднем от 309 до 382 икринок. Дальнейшее уменьшение возможно связано с недостаточным количеством исследованных особей по группам.

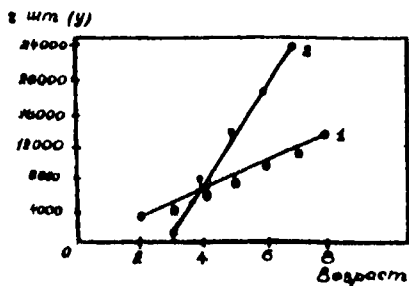


Рис.1. Линия регрессии, показывающая зависимость плодородности $z (y)$ от возраста $t (x)$ у ольцы различных популяций: 1 - р.Томь (устье);
2 - р.Аленка

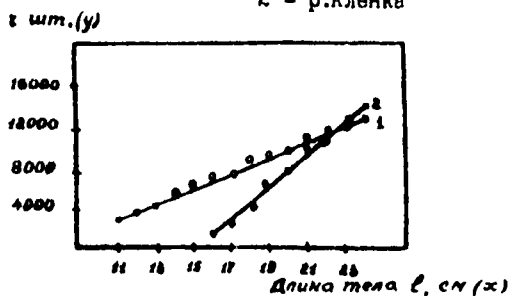


Рис.2. Линия регрессии, показывающая зависимость плодородности $z (y)$ от длины тела $l (x)$ у ольцы различных популяций: 1 - р.Томь (устье); 2 - р.Аленка

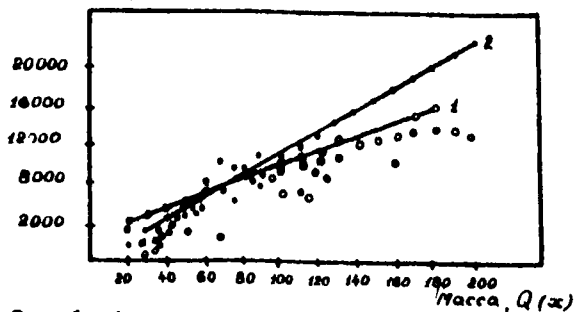


Рис. 3. Линия регрессии, показывающая зависимость плодородности $z (y)$ от массы $Q (x)$ у ольцы различных популяций: 1 - р.Томь (устье); 2 - р.Аленка

Закономерное увеличение абсолютной плодовитости ерша наблюдается также и с увеличением массы тела. Так, при увеличении массы тела ерша от 20,0 до 46,2 г абсолютная плодовитость возрастает в среднем от 7,9 до 15,63 тыс. икринок (табл. 7).

Четкой закономерности в изменении относительной плодовитости ерша с массой тела не выявлено.

По данным Л.Е.Анохиной (1969), по мере увеличения длины тела, массы и возраста самок саяки ее относительная плодовитость возрастала не так стремительно и постоянно, как абсолютная плодовитость. Она обычно повышалась с увеличением длины и массы рыбы, достигала максимума и уменьшалась. Абсолютная же плодовитость ерша как с увеличением длины тела, так и массы тела закономерно возрастает (табл. 8).

Какая же зависимость более тесная: плодовитости и длины тела или плодовитости и массы тела рыбы? Для выяснения этого вопроса нами составлены корреляционные решетки и определены коэффициенты корреляции $(r = \frac{\sum f a_x \cdot f a_y - .n b_1 x \cdot b_1 y}{n b_x \cdot b_y})$ между индивидуальной абсолютной плодовитостью, с одной стороны, и длиной тела и массой тела – с другой. Оказалось, что связь индивидуальной абсолютной плодовитости ерша с длиной тела ($r = 0,62$) и массой ($r = 0,63$) положительная и не очень высокая (табл. 9, 10). Следовательно, у каждого вида связи эти довольно специфичны.

Чтобы судить о том, как изменяется индивидуальная абсолютная плодовитость на единицу длины тела или единицу массы тела, нами применен регрессионный анализ. Известно (Рокицкий П.Ф., 1973; Лаккин Г.Ф., 1973), что уравнения регрессии могут выражать как прямую, более простую взаимосвязь типа $y = a + bx$, так и более сложную, выражающую криволинейные зависимости, в том числе показательную или экспоненциальную $y = av^x$, степенную $y = ax^b$ и другие виды связи. Во всех случаях, применительно к плодовитости рыб, эти связи выражают зависимость между абсолютной плодовитостью и длиной тела или массой тела на единицу.

Следовательно, для установления регрессии, необходимы данные по абсолютной плодовитости и длине тела или массе тела конкретных особей.

Прежде чем выбрать ту или иную функцию, по которой будут проводиться расчисления, нужно предварительно определить тип связи, для чего на числовых осях – абсциссе – откладывают значения абсолютной плодовитости, на оси ординат – массы тела или длины те-

Таблица 6

Изменение плодovitости ерша р. Томи с длиной тела (1985 г.)

Плодовитость	Длина тела, см						Сред- няя
	8,9	9,9	10,9	11,9	12,9	13,9 - 14,9	
ИАП (тыс. икр.)	$\frac{7,6}{6,1-10,3}$	$\frac{8,7}{5,4-15,3}$	$\frac{11,4}{5,83-15,8}$	$\frac{11,1}{5,3-15,7}$	$\frac{13,1}{10,1-18,0}$	$\frac{14,4}{12,3-16,5}$	11,17
ИОП (шт. икр.)	$\frac{309}{250-431}$	$\frac{324}{201-496}$	$\frac{353}{166-562}$	$\frac{382}{164-604}$	$\frac{345}{256-438}$	$\frac{372}{350-394}$	365
Всего (экз.)	4	9	18	14	10	2	57

Примечание. В числителе - средня, в знаменателе - колебания.

Таблица 7

Изменение плодovitости ерша р. Томи с массой тела (1985 г.)

Плодовитость	Масса тела г						Сред- няя
	19,9	23,9	27,9	31,9	36,9	39,9 - 43,9 - 47,9	
ИАП (тыс. икр.)	$\frac{7,9}{5,7-10,4}$	$\frac{9,2}{5,8-14,5}$	$\frac{11,4}{7,6-15,8}$	$\frac{10,3}{5,3-16,3}$	$\frac{12,9}{9,3-17,2}$	$\frac{15,6}{10,3-18,0}$	11,2
ИОП (шт. икр.)	$\frac{372}{264-484}$	$\frac{363}{201-562}$	$\frac{375}{260-527}$	$\frac{351}{164-460}$	$\frac{345}{252-438}$	$\frac{487}{268-304}$	364
Всего (экз.)	4	11	10	12	8	3	57

Примечание. В числителе - средня, в знаменателе - колебания.

Таблица 8

Изменение абсолютной плодородности земли с длиной тела и массой тела (р.Томь, 1956г.)

Длина тела L, см	27,2	- 32,7	- 38,2	- 43,7	- 49,2	- 54,7	- 60,2	- 65,7	Колич. эвз.
	Масса тела		Q, г						
8,7	6515								2
9,6		8046	11085						7
10,5	8506			8624	10133	9380			13
11,4									13
12,3		7240		11-57	10847	13384	13025		14
13,2				15718	11822	13230	14431	13245	6
14,1						10682	13737	15961	2
15,0								12385	57
Колич. эвз.	5	7	11	12	8	8	8	6	

Корреляционная решетка зависимости между индивидуальной абсолютной плодovitостью (τ) и длиной тела (L) самок ерша (Р.Томь, 1986 г.)

$\tau(\tau)$	Абсолютная плодovitость, тыс. икр.						$\sum \tau$	$\sum L$	$\sum \tau L$	$\sum \tau^2$	$\sum L^2$
	7,4	9,6	11,7	13,8	15,9	18,0					
8,7	2						2	-2	2	-3	
9,6	3	1	3	1			8	-10	12	-2	
10,5	3	4	5	1			13	-23	-	-1	
11,4	2	1	3	4	4		14	-	-	A	
12,3			5	2	5	2	14	+20	-	1	
13,2			2	1	1	2	5	+6	7	2	
14,1				1	1	2	1	+1	1	2	
15,0											
$\sum \tau$	10	6	18	10	10	9	4				57
$\sum L$	-10	-16	-	+23	+13	+4					
$\sum \tau L$	10	-	-	-	17	4					
	-2	-1	A	+1	+2	+3					
											$r = +0,62$

Таблица 1С
 Корреляционная решетка зависимости между индивидуальной абсолютной
 плодовитостью (♀) и массой тела (♂) самок ерша (р.Томь, 1966г.)

х(♂)	Абсолютная плодовитость, тыс.икр.				h	h ₁
у(♀)	5,38	7,49	9,61	11,72	13,84	15,95 - 18,06
27,2						
32,7	3	1	1			5 -2
38,2	4	1	1			6 -1
43,7	1	2	5	2	3	13 - A
49,2	1	1	6	3	1	12 +38 - +1
54,7		1	2	2	2	9 +21 38 +2
60,2		1	1	2	2	7 +12 17 +3
65,7				3	2	5 +5 6 +4
Σ(h)	9	7	17	12	8	4
h	-9	-15	-	+24	+12	+4
h ₁	9	-	-	-	16	4
			A	+1	+2	+3
						Σ = +0,63

ла для каждой особи. Точки пересечения этих данных определяют эмпирическую линию, по которой и судят о типе связи. Если разброс точек значителен, то линию проводят в месте наибольшего сгущения точек (рис. 4, 5).

Для ерша из р. Томи нами принята прямолинейная зависимость типа $y = a + vx$, где y и x представляют собой коррелирующие между собой величины (плодовитость и масса тела); a — первоначальное значение y при $x = 0$, v — коэффициент пропорциональности, который показывает степень зависимости y от x .

Для определения значения a и v нужно решить систему двух нормальных уравнений по эмпирическим данным (табл. II):

$$na + (\sum x_1) \cdot b = \sum y_1 \quad (1)$$

$$(\sum x_1) \cdot a + (\sum x^2) \cdot b = \sum x_1 \cdot y_1 \quad (2)$$

Составление этих уравнений основано на применении так называемого способа "наименьших квадратов", с помощью которого вычисляются такие параметры для уравнений, при которых сумма квадратов отклонений эмпирических значений y по отношению к теоретически вычисленной является наименьшей $\sum (y_1 - y)^2 = \min$. После подстановки итоговых значений (представленных в табл. II) в уравнения (1) и (2) они приобретают следующий вид. Для решения их обычными алгебраическими методами надо умножить коэффициенты уравнений на среднюю арифметическую \bar{x} (y нас она равна 36,08) и вычесть данные уравнения (1) из уравнения (2).

$$9a + 324,72v = 110395, \text{ умножаем на } 36,08 \text{ и получаем}$$

$$- \quad 324,72a + 12303,8v = 413902,4$$

$$\underline{324,72a - 11715,8v = 398305,6}$$

$$587,5v = 156850,8$$

$$v = \frac{156850,8}{587,5} = 267,02.$$

После подстановки значения v в уравнение (1) получаем значение a :

$$9a + 324,72 \cdot 267,02 = 110395;$$

$$9a + 86708,03 = 110395;$$

$$9a = 110395 - 86708,03;$$

$$a = \frac{23686,97}{9} = 2631,89.$$

Подставляя значения a и v в первоначальное уравнение $y = a + vx$, получаем $y = 2631,8 + 267,02 \cdot x$.

Подставляя вместо x значения массы тела (g) ерша, получаем рассчитанную абсолютную плодовитость.

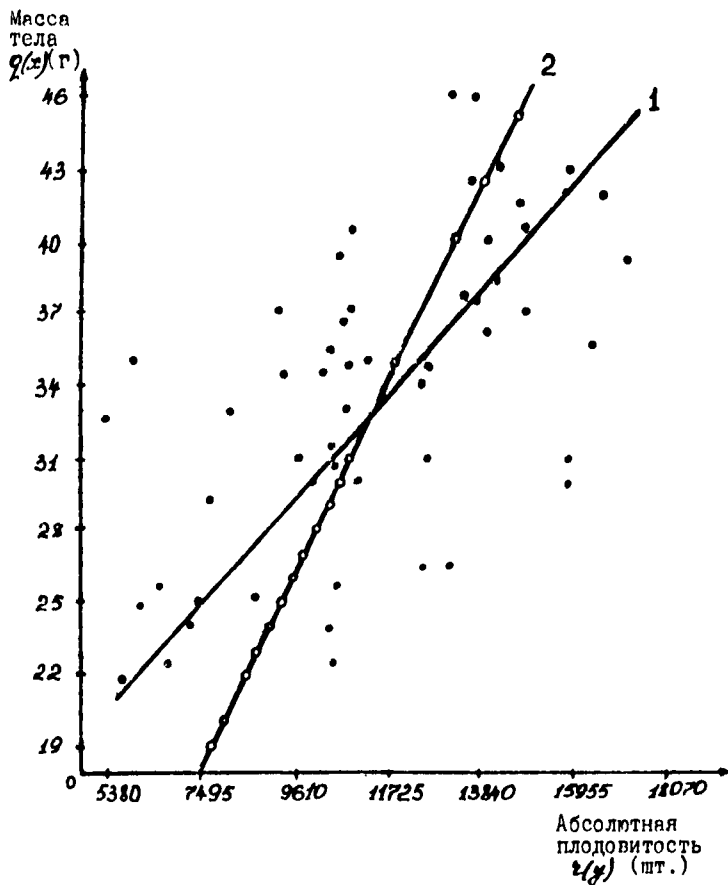


Рис.4. Линия, показывающая зависимость абсолютной плодовитости от массы тела ерша р.Томи (1985г.):
 1 - эмпирическая;
 2 - теоретическая

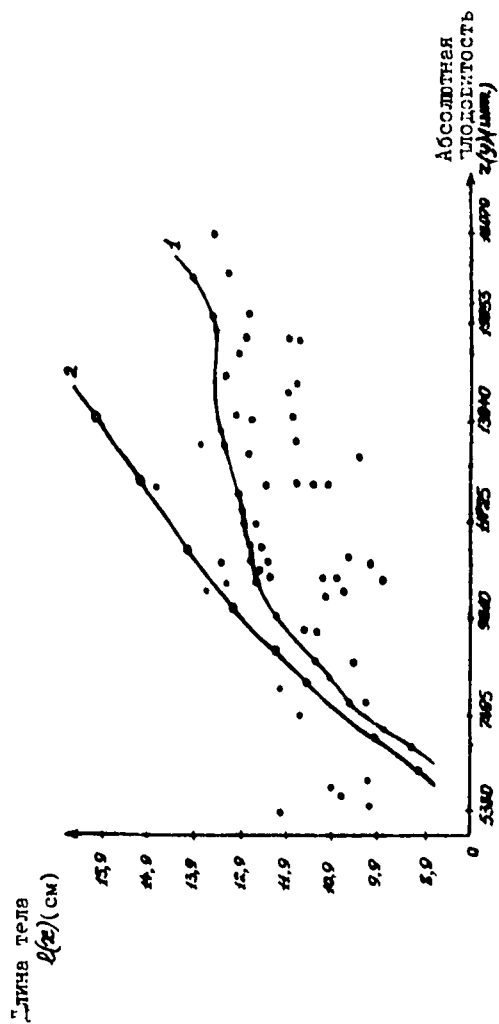


Рис.5. Линия, показывающая зависимость абсолютной плодовитости от длины тела ерша р.Томы (1985 г.):

1 - эмпирическая;

2 - теоретическая

Таблица II

Данные о массе тела (q) и абсолютной плодovitости (r) ерша (р.Томь, 1986 г.)

п	Усредненная эмпирическая r (y)	q (x)	x ²	x.y
1	8306	21,06	443,52	174924,36
2	9357	25,12	631,01	235047,84
3	10810	31,08	965,97	335974,80
4	10596	36,82	1355,71	390144,72
5	14259	38,63	1492,78	550825,17
6	13078	40,33	1626,51	527435,74
7	15318	42,23	1783,37	646879,14
8	15659	43,35	1879,22	678817,65
9	13012	46,1	2125,21	599853,2
	$\sum y_1 = 110395$	$\sum x_1 = 324,72$ $\bar{x}_1 = 36,08$	$\sum x_1^2 = 12303,3$	$\sum x_1 y_1 = 4139902,4$

$$y_{19} = 2631,8 + 267,02 \cdot 19 = 7705 \text{ икринок}$$

$$y_{20} = 2631,8 + 267,02 \cdot 20 = 7972 \text{ "}$$

$$y_{21} = 2631,8 + 267,02 \cdot 21 = 8239 \text{ "}$$

$$y_{22} = 2631,8 + 267,02 \cdot 22 = 8506 \text{ "}$$

$$y_{23} = 2631,8 + 267,02 \cdot 23 = 8773 \text{ "}$$

$$y_{24} = 2631,8 + 267,02 \cdot 24 = 9040 \text{ "}$$

$$y_{25} = 2631,8 + 267,02 \cdot 25 = 9307 \text{ "}$$

$$y_{26} = 2631,8 + 267,02 \cdot 26 = 9574 \text{ "}$$

$$y_{27} = 2631,8 + 267,02 \cdot 27 = 9841 \text{ "}$$

$$y_{28} = 2631,8 + 267,02 \cdot 28 = 10108 \text{ "}$$

$$y_{29} = 2631,8 + 267,02 \cdot 29 = 10375 \text{ "}$$

$$y_{30} = 2631,8 + 267,02 \cdot 30 = 10642 \text{ "}$$

$$y_{31} = 2631,8 + 267,02 \cdot 31 = 10908 \text{ "}$$

$$y_{32} = 2631,8 + 267,02 \cdot 32 = 11176 \text{ "}$$

$$y_{33} = 2631,8 + 267,02 \cdot 33 = 11442 \text{ "}$$

$$y_{34} = 2631,8 + 267,02 \cdot 34 = 11709 \text{ "}$$

$$y_{35} = 2631,8 + 267,02 \cdot 35 = 11977 \text{ "}$$

$$y_{40} = 2631,8 + 267,02 \cdot 40 = 13312 \text{ "}$$

$$y_{45} = 2631,8 + 267,02 \cdot 45 = 14647 \text{ "}$$

Сравнивая теоретические рассчитанные значения абсолютной плодovitости с эмпирическими, можно отметить, что они довольно

близки и отсюда вывод: выбранный нами тип связи ($y = a + bx$), т.е. прямолинейный, довольно полно отражает характер изменения абсолютной плодovitости с массой тела ерша.

В окончательном виде данное уравнение регрессии будет иметь следующую модель: $y = 2,63 + 0,26x$. Расчеты показали, что с увеличением массы тела ерша на 1 г абсолютная плодovitость возрастает на 267 икринок.

Соотношение между абсолютной плодovitостью и длиной тела ерша (табл.12) выражает криволинейную зависимость (рис.5) и описывается нами уравнением показательной (экспоненциальной) функции типа $y = vv^x$, путем логарифмирования которой достигается превращение ее в уравнение прямой линии, имеющей вид (Лакин Г.Ф., 1973):

$$\lg y = \lg a + x \lg b.$$

Таблица 12

Данные о длине тела (l) и абсолютной плодovitости (г) ерша р.Томи (1965г.)

Эмпирическая г (y)	l(x)	$\lg y$	x^2	$x \lg(y)$
6,4	8,0	0,80	64	6,4
7,3	9,8	0,84	96,04	8,23
9,6	11,9	1,07	141,6	12,73
9,6	12,4	1,09	153,8	13,5
11,7	12,4	1,09	153,8	13,5
13,4	12,9	1,11	166,4	14,32
16,0	13,4	1,12	179,6	15,0
17,0	13,9	1,14	193,2	15,8
18,0	15,0	1,17	225,0	17,6
$\Sigma y = 109$	$\Sigma x = 109,7$	$\Sigma \lg y = 9,43$	$\Sigma x^2 = 1373,4$	$\Sigma x \lg y = 117,03$

Система нормальных уравнений для определения параметров а и в в данном случае следующая:

$$n \lg a + \lg b \Sigma x = \Sigma \lg y; \quad (1)$$

$$\lg a \cdot \Sigma x + \lg b \Sigma x^2 = \Sigma (x \lg y). \quad (2)$$

Для решения уравнений пользуемся данными табл. 12. Однако определение значений а и в проще всего производить "способом подстановок" по готовым формулам, где

$$l_{ga} = \frac{\sum l_{gy} \cdot \sum x^2 - (\sum x l_{gy}) \cdot \sum x}{n \sum x - (\sum x \cdot \sum x)}$$

$$l_{gb} = \frac{n \cdot \sum (x l_{gy}) - \sum x \cdot \sum l_{gy}}{n \sum x^2 - (\sum x \cdot \sum x)}$$

Откуда

$$l_{ga} = \frac{9 \cdot 43 \cdot 1373,4 - 117,03 \cdot 109,7}{9 \cdot 1373,4 - (109,7 \cdot 109,7)} = \frac{113}{326} = 0,34;$$

$$l_{ga} = 0,34$$

$$l_{gb} = \frac{9 \cdot 117,03 - 109,7 \cdot 9,43}{9 \cdot 1373,4 - (109,7 \cdot 109,7)} = \frac{18,8}{326} = 0,05.$$

$$l_{gb} = 0,05$$

Отсюда $l_{gy_x} = l_{ga} + x l_{gb}$; $l_{gy_x} = 0,34 + 0,05 x$.

Отсюда рассчитанная абсолютная плодовитость на каждую единицу длины тела ерша равна:

$$l_{gy_8} = 0,34 + 0,05 \cdot 8 = l_{g} 0,74 = 5,50 \text{ или } 5500 \text{ икринок}$$

$$l_{gy_9} = 0,34 + 0,05 \cdot 9 = l_{g} 0,79 = 6,17 \text{ или } 6170 \text{ икринок}$$

$$l_{gy_{10}} = 0,34 + 0,05 \cdot 10 = l_{g} 0,84 = 7,0 \text{ или } 7000 \text{ икринок}$$

$$l_{gy_{11}} = 0,34 + 0,05 \cdot 11 = l_{g} 0,89 = 7,77 \text{ или } 7770 \text{ икринок}$$

$$l_{gy_{12}} = 0,34 + 0,05 \cdot 12 = l_{g} 0,94 = 8,80 \text{ или } 8800 \text{ икринок}$$

$$l_{gy_{13}} = 0,34 + 0,05 \cdot 13 = l_{g} 0,99 = 9,78 \text{ или } 9780 \text{ икринок}$$

$$l_{gy_{14}} = 0,34 + 0,05 \cdot 14 = l_{g} 1,04 = 11,0 \text{ или } 11000 \text{ икринок}$$

$$l_{gy_{15}} = 0,34 + 0,05 \cdot 14 = l_{g} 1,09 = 12,4 \text{ или } 12400 \text{ икринок}$$

При нанесении рассчитанной плодовитости на рис. 5 получаем кривую линию, отражающую зависимость абсолютной плодовитости от длины тела. Расчеты показали, что с увеличением длины тела ерша на 1 см абсолютная плодовитость возрастает в пределах 1000-1400 икринок.

Литературные данные и проведенные собственные исследования свидетельствуют о том, что в природе в большинстве случаев имеет место увеличение плодовитости с возрастом рыб, повышением длины тела и массы. Но эта закономерность обычно проявляется до определенного предела, после которого наблюдается снижение плодовитости в связи со старением организма.

Исходя из литературных данных (Моганзен Б.Г., 1955), выявлено, что параллельно с тем же увеличением плодовитости с возрастом рыбы, ее длиной тела и массой не наблюдается, что можно проиллю-

стрировать на сибирском ельце (средние показатели первой возрастной группы приняты за единицу):

Возраст	3	4	5	6	7
Абсолютная длина	1	1,1	1,2	1,3	1,4
Длина тела	1	1,1	1,2	1,2	1,3
Масса рыбы	1	1,3	1,8	2,2	3,5
Масса тела	1	1,3	1,7	2,1	3,3
Число икринок	1	1,2	1,7	2,2	3,8

3.2. Зависимость плодовитости от темпа роста, упитанности, коэффициента зрелости гонад, жирности

С повышением темпа роста наблюдается закономерное увеличение абсолютной плодовитости.

В качестве примера указанной зависимости можно привести данные о плодовитости сибирской плотвы из района устья р.Томи (май, 1948 г.). Было исследовано влияние темпа роста на число икринок. Самки условно разбиты на три группы: с плохим (годовой прирост до 2 мм), средним (прирост 3-4 мм) и хорошим (прирост 5 мм и более) темпом роста (табл.13).

Таблица 13

Зависимость плодовитости сибирской плотвы от темпа роста (по Иоганзену В.Г., 1955)

Возраст	Кол-во экз.	Темп роста			Средняя
		плохой	средний	хороший	
4	10	3501	3983	4775	4116
5	20	4293	4744	7697	5578
6	14	2684	7214	8920	6279
7	4	-	-	10116	10116
Итого	48	3523	5314	7877	6522

Видно, что в пределах даже одной возрастной группы наблюдаются индивидуальные различия и по темпу роста, и по плодовитости.

Каков же биологический смысл того явления, что рыбы с лучшим темпом роста оказываются плодовитее одновозрастных рыб того же поколения? В.Г.Иоганзен (1955) отмечает, что ответ на поставленный вопрос можно получить, исходя из работ С.Г.Крыжовского (1949) и В.И.Черфаса (1950): "высокая плодовитость фитопланктонных карповых, каковым является синец, связана с большой смертностью

в личиночный период жизни. В этих условиях более плодовитая рыба имеет гораздо больше шансов оставить после себя потомство по сравнению с рыбой, менее плодовитой. А так как большая плодовитость связана с лучшим темпом роста, это является приспособлением к передаче по наследству лучших биологических свойств, в данном случае — темпа роста».

Какова связь плодовитости самок с их упитанностью? Связь упитанности и абсолютной плодовитости самок рыб может быть положительной или реже — неопределенной (Скориков А., 1911; Иоганзен В.Г., Загороднева Д.С., 1950; Кафанова В.В., 1954 и др.) Исследования 1985 г. свидетельствуют о том, что абсолютная плодовитость закономерно возрастает с увеличением упитанности ельца из р.Томь (табл.14).

Таблица 14

Изменение абсолютной плодовитости сибирского ельца с упитанностью (р.Томь, 1985г.)

Упитанность по Фультоу	Кол-во экз.	Абсолютная плодовитость	
		Средняя	Колебания
1,25	1	4611	3 966 - 5 699
1			
1,40	7	4717	3 650 - 6 395
1			
1,55	5	4911	2 231 - 10 650
1			
1,70	29	5333	2 373 - 8 304
1			
1,85	11	7018	1 063 - 9 784
1			
2,00	3	5926	
1			
2,15			

По данным Л.Е.Анохиной (1969), у салаки практически отсутствует связь между индивидуальной абсолютной плодовитостью и коэффициентом упитанности по Кларк, но, с другой стороны, имеется положительная связь между абсолютной плодовитостью и коэффициентом упитанности по Фультоу. Отсутствие четкой связи между плодови-

тостью салаки и коэффициентом ее упитанности по Кларк, вероятно, по мнению Л.Е.Анохиной, объясняется тем, что далеко не всегда более жирные рыбы являются и более тяжелыми. Положительную же связь плодовитости с коэффициентом упитанности по Фультоу можно объяснить большим весом половых продуктов более плодовитых рыб (при прочих равных условиях), что складывается на погашении общей массы самок, и следовательно, на увеличении коэффициента их упитанности по Фультону.

Определенная связь существует между жирностью и плодовитостью рыб. Исследования Л.Е.Анохиной показали, что абсолютная и относительная плодовитость весеннерестующей салаки одних и тех же размеров изменяется однозначно с изменением их жирности как в пределах одного сезона, так и по годам: с увеличением (даже незначительным) жирности повышается плодовитость салаки с одной и той же длиной тела, с уменьшением жирности плодовитость также уменьшается. Более тесная связь плодовитости и жирности отмечена у мелких самок. При анализе изменений плодовитости и жирности самок двух соседних размерных классов установлено, что уменьшение плодовитости более крупных рыб обычно сопровождается и уменьшением их жирности, а увеличение плодовитости — повышением жирности (табл. 15).

Таблица 15

Коэффициент корреляции между индивидуальной абсолютной плодовитостью и жирностью самок салаки разных размерных групп (по Анохиной Л.Е., 1969)

Длина тела, см	Плодовитость, тыс. икр.	Жирность, % сырого вещества	Коефф. корреляции	Вероятность, %	Кол-во экз.
10 - 12	6,9	5,9	+0,81	100	31
13-14	12,5	8,3	+0,33	96	41
15 - 16	11,6	6,8	+0,06	-	6
11 - 12	3,7	4,6	+0,89	45	5

В определенной сопряженности неходится величины коэффициента зрелости гонад и абсолютной плодовитости (табл. 16, 17).

Следовательно, большая абсолютная плодовитость наблюдается у особей с более высоким коэффициентом зрелости гонад.

Рассмотренный материал в данной главе позволяет сделать вывод,

Таблица 16

Абсолютная плодовитость салаки (возраст 4 года)
с разным коэффициентом зрелости гонад (по Ано-
хиной Л.Е., 1969)

Кoeffици- ент зре- лости, %	Абсолютная плодовитость, тыс. икр.	Кол-во эка.	Длина тела, см
10 - 14	10,0	12	15,2
20 - 24	12,9	35	15,1
30 - 34	15,8	6	15,7

Таблица 17

Абсолютная плодовитость сибирского ельца
(одноразмерная группа) с разным коэффициентом
зрелости (р.Томь, 1985 г.)

Кoeffициент зрелости, %	Абсолютная плодовитость, тыс. икр.	Длина тела, см	Кол-во эка.	
R. 100	17,5 - 22,6	5885	15,2	10
	20,0 - 23,2	5709	15,0	8
	22,6 - 24,1	6428	15,3	6
R. 100	22,2 - 30,2	5885	15,2	10
	25,5 - 30,4	5709	15,0	8
	24,0 - 32,6	6428	15,3	6

что между плодовитостью рыб и их биологическими показателями
существует определенная сопряженность, чаще всего она положи-
тельная и определяется спецификой биологии вида и условиями его
обитания.

Глава 4

СТАДИИ ЗРЕЛОСТИ ГОНАД И ПОЛОВЫЕ ЦИКЛЫ КОСТИСТЫХ РЫБ

С давних пор человек занимается рыболовством и рыбоводством, и поэтому его всегда интересовала биология вылавливаемых и разводных видов рыб. К настоящему времени ихтиофауна внутренних водоемов нашей страны уже довольно хорошо изучена. Но все возрастающее влияние различных антропогенных факторов (урбанизация, использование водоемов в качестве охладителей энергетических объектов и т.д.) приводит к существенным и зачастую необратимым изменениям условий существования многих видов. Происходят коренные изменения в видовом составе фауны рыб. Численность одних катастрофически падает, других, наоборот, возрастает, что отражается на величине и ценности промысловых уловов (Коселев Б.В., 1984). Поэтому в настоящее время человек вынужден брать под контроль многие звенья жизненного цикла рыб, и в первую очередь, репродуктивного процесса.

При изучении процесса размножения рыб особенно возросла необходимость изучения половых циклов и точного определения стадий зрелости рыб в водоемах, режим которых подвергается глубоким изменениям в процессе их энергетического и водохозяйственного освоения. Нарушение условий миграций, размножения, нагула рыб влечет за собой нарушение полового цикла, изменение образа жизни рыб, их поведения, изменение структуры популяций. Поэтому возрастает необходимость точной характеристики созревания и изменений, происходящих в половых железах рыб в течение всего полового цикла. Проведение таких исследований крайне необходимо и в селекционной работе и при акклиматизации.

Наиболее правильное представление о тех процессах, которые протекают в половых железах рыб, дает метод гистологического

анализа гонад, пошедшего в ихтиологическую литературу под названием гистофизиологического. По мнению Н.Л.Гербильского (1959), на данных гистофизиологических исследований органов воспроизводительной системы основывается разработка методики экспериментальных воздействий на половой цикл (например, перевод организма рыбы в нерестовое состояние). Столь же необходима гистофизиология и при разработке теории нерестовых миграций в мире рыб, при разработке проблемы численности вида в мире рыб и, в частности, при внутривидовой биологической дифференциации (Гербильский Н.Л., 1956).

Прежде чем рассматривать особенности оогенеза, сперматогенеза, стадии зрелости гонад рыб, необходимо осветить те методики, которые используются при гистофизиологических исследованиях.

4.1. Методики сбора и обработки материала при гистофизиологических исследованиях

Для более детального изучения оогенеза и сперматогенеза рыб необходимо провести гистологическое исследование половых желез. Материал для анализа берут от живой или только что уснувшей рыбы. Предварительно рыбу измеряют, взвешивают и берут чешую для определения возраста. Осторожно вынимают половые железы, стараясь не повредить их (Сакун О.Ф., Буцкая Н.А., 1963). Это необходимо для вычисления коэффициента зрелости гонад, который, как указывает Н.А.Дрягин (1952), может использоваться в качестве одного из показателей степени зрелости половых продуктов.

Из среднего участка половой железы вырезают кусочек величиной 1 см^3 , лучше из одной и той же железы брать не один кусочек, а несколько (из переднего, среднего и заднего участка гонады), так как в различные периоды жизненного цикла рыбы гистологическое строение разных участков гонад бывает не всегда тождественно, и фиксируют в жидкости Буэна или 10 %-ном растворе формалина.

Фиксация преследует одну цель: убивая объект, сохранить его прижизненную структуру. В гистологической методике для фиксации гонад рыб в основном применяется жидкость Буэна, в состав которой входит пикриновая кислота, формалин и ледяная уксусная кислота. Жидкость Буэна готовится в момент фиксации. Насыщенный раствор пикриновой кислоты получают при растворении 30 г сухой пикриновой кислоты в 1 л горячей воды (70°). В состав жидкости Буэна входят 15 частей водного раствора пикриновой кислоты, 5 частей формалина 40 %-ного и 1 часть ледяной уксусной кислоты.

Эта фиксация необходима для консервации материала, она приводит к уплотнению и уменьшению в объеме тканей. Фиксатор переводит все компоненты клетки в нерастворимое состояние (Елисеєв В.Г., 1967). Фиксированные кусочки гонад обрабатывают дальше по общепринятой гистологической методике, состоящей из нескольких этапов (Ромейс Б., 1954):

А. П р о м ы в к а. Осуществляется последовательно в спиртах двух концентраций: спирт 70° - 15 мин; спирт 80° - 15 мин. Промывкой обеспечивается первоначальное очищение материала от фиксатора. В воде промывка бесполезна, так как пикриновая кислота в ней плохо растворяется.

Б. О б е з в о ж и в а н и е. Кусочки гонад проводят через спирты возрастающей крепости: от 70° до 100° (абсолютный спирт). Схема обезвоживания при фиксации в Буэне: спирт 60° - 15 мин; спирт 70° - 30 мин; спирт 80° - 1 ч; спирт 90° - 1,5 ч; спирт 96° - 2 ч, спирт 100° - 24 ч. Абсолютный спирт получают из 96 %-ного спирта действием безводного медного купороса. Схема обезвоживания при фиксации в формалине: спирт 80° - 12 ч, спирт 90° - 12 ч; спирт 96° - 12 ч.

В. З а л и в к а м а т е р и а л а в з а с т ы в а ю щ и е с р е д ы. Большое значение имеет после окончания обезвоживания удаление спирта. В качестве промежуточной жидкости между парафином и спиртом берут бензин или хлороформ. При этом объекты переносят из абсолютного спирта в раствор, содержащий 50 % абсолютного спирта и 50 % бензола или хлороформа, или ксилола на 20-30 мин, а затем в бензол₁ (хлороформ₁) (чистый), на 30 мин и бензол₂ (хлороформ₂) - 20 мин. Когда объект пропитывается бензолом, его переносят затем в бензол, насыщенный парафином. Для приготовления бензол-парафина в чистый бензол добавляют столько парафина, чтобы оставался небольшой нерастворившийся его избыток. Для заливки можно использовать маленькие фарфоровые тигельки. Объект в тигельке переносят в термостат на 12 ч, поддерживая температуру 37°C. После достаточного пропитывания бензол-парафином объект переносят подогретым склячком в чистый расплавленный парафин с воском (5 г воска на 100 г парафина). Пропитывание парафином проводят в термостате не менее трех-пяти часов при температуре 58°C.

Для окончательной заливки гонад необходимо приготовить буковые коробочки форматом 2x1,5x2 см. Кусочки гонад переносят в центр дни коробочки и заливают парафином из тигельки. Коробочки с

залитым материалом ставят на предметное стекло и переносят в бачок с холодной водой ($T = 10^{\circ} - 16^{\circ}C$). Расплавленный парафин, охлаждаемый водой, быстро застывает в плотную гомогенную массу. Затвердевший парафин отделяют от бумаги и обрезают ножом в форме трапеции. Основанием трапецию приплавляют к деревянному блоку (кусочек гонады должен находиться в вершине трапеции).

Г. Приготовление препаратов на микротоме. Осуществляется с помощью сапфирового микротома Юнга. Толщина срезов 7-10 микрон. Получаемые срезы снимают с микротомной бритвы кисточкой, переносят на поверхность воды, нагретой до $40^{\circ}C$. Срезы расправляются.

Чтобы получить возможность рассматривать срезы, во многих случаях (а после заливки в парафин всегда) необходимо удалить среду, в которую заключен материал. В процессе удаления среды срезы часто теряются или разрываются. Для предотвращения этого срезы перед дальнейшей обработкой необходимо наклеить на предметные стекла, которые предварительно моют, иногда кипятят в мыльном растворе, а затем помещают в спирт-бензоловую смесь и досуха протирают неволокнистой тряпочкой. Срезы приклеивают к стеклу белковым клеем, который готовят следующим образом: белок свежего куриного яйца хорошо взбивают, добавляют кусочек камфоры или карболки и фильтруют через складчатый фильтр, после фильтрации добавляют равное количество химически чистого глицерина - для предотвращения гниения. На предметном стекле растирают тонким слоем каплю белкового клея; затем кисточкой наносят пару капель воды, кладут на нее срезы и расплавляют, осторожно нагревая, проводя 2-3 раза над пламенем спиртовки. После этого следует многочасовое высушивание в термостате.

Д. Окрасивание и приготовление постоянных препаратов. Перед окрашиванием осуществляется предварительная обработка срезов, которая заключается в удалении парафина. Срезы помещают последовательно:

при фиксации в Буэне:	при фиксации формалином:
бензол ₁ - 5 мин	бензол ₁ - 10 мин
бензол ₂ - 5 мин	бензол ₂ - 10 мин
спирт 100° - 3 мин	спирт 96° - 2 мин
спирт 96° - 5 мин	спирт 96° - 2 мин
спирт 80° - 3 мин	спирт 70° - 2 мин
дистил. вода - 3 мин	дистил. вода - 5-10 мин
спирт 70° - 4 мин	

Для получения общей морфологической картины материал окрашивают по методу Гейденгейна. Схема окрашивания: железосамлячные квасцы 3% - 1 ч ; дистил. вода - 2-3 мин ; гематоксилин - 3 ч ; дистил. вода - 5 мин. Дифференцировка железосамлячными квасцами для ослабления окраски осуществляется следующим образом: проточная вода - 15-20 мин ; спирт 70° - 3-5 мин ; спирт 80° - 3-5 мин ; спирт 96° - 3-5 мин ; карбол+бензол - 3-5 мин ; бензол - 3-5 мин.

Для сохранения препаратов в доступном для микроскопирования виде срезы помещают между двумя стеклами в каплю канадского бальзама. Для этого предметное стекло с наклеенным на него срезом извлекают из бензола, быстро просушивают с обратной стороны чистой сухой тряпочкой и, положив на стол, наносят на срез каплю бальзама и закрывают покровным стеклом. Приготовленные гистологические препараты сохраняют на специальных лотках до тех пор, пока бальзам не затвердеет (около 24 ч). Заключение препаратов можно осуществлять в полистирол. Готовые препараты в дальнейшем подвергают тщательному анализу по выявлению структуры семенников, яичников и веществ, входящих в них.

4.2. Общая схема гаметогенеза

Гаметогенезом называется развитие половых клеток. Развитие женских половых клеток носит название оогенеза, мужских - сперматогенеза.

Увеличение количества клеток в процессе развития каждого многоклеточного организма происходит в результате клеточного деления. При этом клетки в основном делятся митотическим путем. Одноклеточный зародыш - зигота - разделяется сначала на две клетки, которые, в свою очередь, делятся еще на две, затем каждая из образовавшихся четырех клеток снова делится на две и т.д. Конечным результатом этого процесса является образование большого количества клеток с самой разнообразной специализацией, большинство из которых становятся соматическими, т.е. клетками тела (от слова "сома" - тело). Небольшая часть клеток дифференцируется в так называемые клетки полового пути. Под этим понимается такая их специализация, которая в дальнейшем позволит им развиваться в зрелые половые клетки. Во многих случаях судьба клеток полового пути на самых ранних стадиях еще не прослежена (Кузнецов Ю.К., 1972).

Первичные половые клетки обособляются в зародышах с мероб-

ластическим типом дробления, благодаря чему их клетки сначала лишены желточных включений. Источник возникновения половых клеток — первичная энтомеродерма; обособление их от соматических клеток происходит в конце гаструляции. Первичные половые клетки появляются на уровне дорсальной губы бластопора; затем они концентрируются в перибластах на уровне каудального выроста желточного мешка. Характеризуются крупными размерами, объемистым светлым ядром с отчетливыми контурами и одним-двумя резко выделяющимися большими ядрышками. Четко выделяемая оболочка этих клеток никогда не исчезает при соприкосновении с другими клетками. Во время своего пребывания в перибласте первичные половые клетки поглощают желток, который "сообщает" им особые потенции. Перибласт вырабатывает ферменты, воздействующие на составные части желтка, т.е. содействует образованию желточных включений в половых клетках (Вивьен Ж., 1968).

Миграция первичных половых клеток в гонады происходит в составе тканей пассивно или же может протекать активно. Для рыб допускаются оба способа миграции (Персов Г.М., 1975).

В общем случае миграция первичных половых клеток на значительные расстояния осуществляется посредством эмбрионных движений, но последующий этап перемещения их — по латеральной мезодерме — происходит пассивно, путем "транслокаций" (Вивьен Ж., 1968). Первичные половые клетки могут попадать не только в гонады, но и в другие органы, что объясняется условиями миграции (Персов Г.М., 1975).

После окончания миграции первичных половых клеток начинается этап их размножения. Клетки, возникшие в результате митотического деления первичных половых клеток, называются гониями. Гонии, развивающиеся по пути женских половых клеток, называются оогониями, по пути мужских — сперматогониями.

На ранних этапах оогонии и сперматогонии морфологически не различимы. Поэтому, говоря об оогониях и сперматогониях, не имеет в виду их морфологическое различие, а лишь подчеркивается предопределенность развития этих гоний в том или ином направлении, определяемом наследственностью организма.

Процесс гаметогенеза, по Д.К. Кузнецову (1972), можно проиллюстрировать следующим образом (рис.6): в результате митотических делений из одной точечной зародыша — зиготы — возникает большое количество клеток, часть из которых идет по женскому половому пути, а другая часть — по мужскому, т.е. "отличаются", раздвигаясь

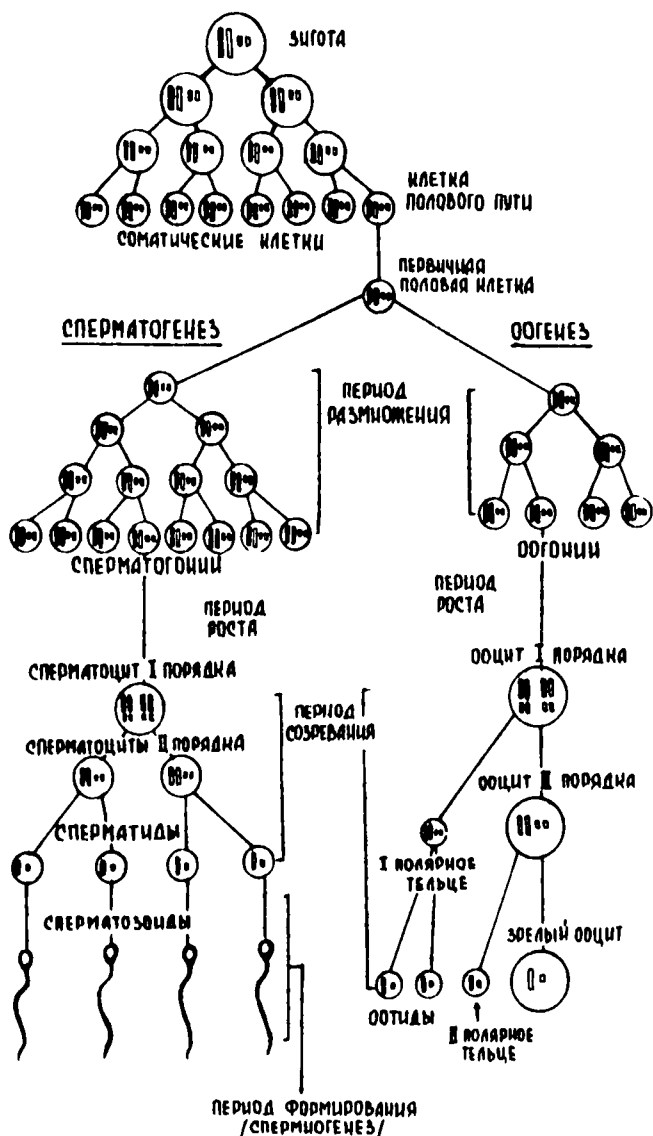


Рис.6. Общая схема гаметогенеза (по Кузнецову Ю.К., 1972)

хромосомный набор равен всего четырем хромосомам, т.е. двум парам. Поскольку размножение идет митотическим путем, то хромосомные наборы как соматических клеток, так и клеток полового пути должны быть идентичны хромосомному набору зиготы, что и отражено на рис. 6.

С того момента, как клетки полового пути четко дифференцируются в гонадах, их принято называть первичными половыми клетками. Первые же две клетки, возникшие в результате деления первичной половой клетки, именуются гониями, в генетически мужском организме – сперматогониями, в генетически женском – оогониями.

Сперматогенез подразделяется на четыре периода: периоды размножения, роста, созревания и формирования (спермиогенез). Особенности периодов будут рассмотрены ниже.

В оогенезе выделяют три периода, аналогичные соответствующим периодам сперматогенеза (рис.6), однако каждый из этих периодов оогенеза существенно отличается от аналогичного периода сперматогенеза.

Оогониальных дел: в период размножения значительно меньше, чем сперматогониальных. Поэтому количество оогоний во много раз меньше количества сперматогоний. После окончания периода размножения оогонии вступают в период роста и называются ооцитами I порядка. Затем ооциты переходят в период созревания: после первого мейотического деления ооцит I порядка разделяется на резко различны по величине ооцит II порядка и первое полярное тельце. После второго мейотического деления ооцит II порядка разделяется на зрелую яйцеклетку и второе полярное тельце. В свою очередь, первое полярное тельце может разделяться на две ооиды (Кузнецов Ю.К., 1972). Таким образом, в результате двух последовательных мейотических делений из одного ооцита I порядка могут возникнуть четыре клетки, несущие гаплоидный набор хромосом, и с этой точки зрения равноценные друг другу. Однако в то время как каждый из четырех сперматозоидов, возникших из сперматоцита I порядка, является полноценной клеткой, ооиды и второе полярное тельце не равноценны зрелой яйцеклетке. Только последняя из четырех является полноценной, поскольку получает весь запас питательных веществ, содержащихся в ооците I порядка.

По окончании процесса гаметогенеза зрелые половые клетки приобретают гаплоидный набор хромосом. Значение этого фактора состоит в том, что при слиянии женской и мужской гамет происходит восстановление диплоидного набора, в котором, таким образом,

объединяется наследственная информация обоих родителей.

После общей схемы гаметогенеза рассмотрим отдельно особенности спермиогенеза и оогенеза.

4.3. Спермиогенез и стадии зрелости семенников

Исследования тонкого строения семенников и процесса сперматогенеза у рыб охватывают широкий круг проблем от происхождения половых клеток и цикличности гаметогенеза до влияния внешних и внутренних (гормональных) факторов на этот процесс (Турдаков А.Ф., 1972).

Для костистых и некоторых других групп рыб принято разделение семенников на два типа: оцинозный, или циприноидный, и радиальный, или перкоидный (рис. 7). Первый тип семенников впервые был описан для карповых. Он характерен также для осетровых, лососевых, сельдевых, сомовых, щуковых. Второй тип семенников распространен менее широко и описан для окуневых, колюшковых и некоторых других видов рыб (Сахун О.Ф., Буцкая Н.А., 1963).

Структурные образования, внутри которых происходит созревание семенных клеток и по которым они затем изливаются в общий выводной проток, в отечественных работах обычно называют лопастями, семенными ампулами, дольками или каналцами (Кулдаев С.И., 1927; Буцкая Н.А., 1955; 1959, и др.).

Оболочка семенника, стенки семенных каналцев и межканальцевая ткань состоят из негерминативных элементов, образующих строму гонады. Как и половые клетки, большинство из этих элементов претерпевают изменения на протяжении полового цикла. Каждый такой цикл, или волна, сперматогенеза начинается с размножения половых клеток, составляющих исходный фонд для образования зрелых спермиев (Турдаков А.Ф., 1972).

При рассмотрении литературы, касающейся дифференцировки пола и предшествующего периода, становится очевидным, что относительно полная картина последовательности явлений получена лишь для ограниченного количества видов рыб. Имеющиеся данные позволяют составить только общую характеристику основных моментов этого процесса (Персов Г.М., 1975).

Предполагают, что у некоторых видов костистых рыб накопление фонда половых клеток в гонаде идет в период, предшествующий дифференцировке пола за счет двух источников: первичных половых клеток и преобразующихся клеток герминативного эпителия (Турдаков А.Ф., 1972). Так, Г.М.Персов (1975), например, указывает на

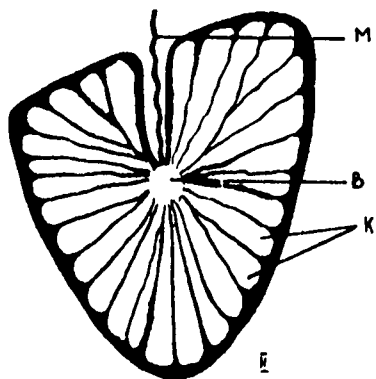
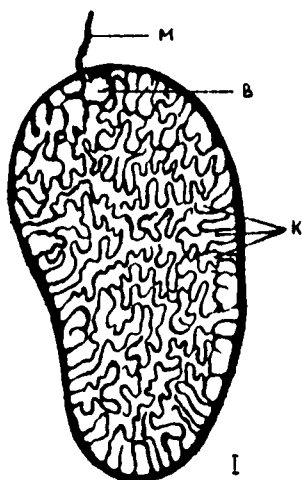


Рис.7. Типы строения семенников у костистых рыб (по Сақун О.Ф., Буцкой Н.А., 1963):

I - циприноидный; II - перкоидный тип;

М - мезорхий; К - семенные каналцы; В - общий выводной проток

наличие обоих путей возникновения зачатковых клеток у осетровых, при этом полагая, что включение второго источника не является обязательным и может вызываться исключительными обстоятельствами, поэтому их можно рассматривать как резервный (аварийный) источник пополнения фонда половых клеток. Автор рассматривает этот путь накопления фонда половых клеток "как эволюционное приобретение, расширяющее лабильность процесса развития воспроизводительной системы" (Турдаков А.Ф., 1972).

Развитие мужских половых клеток может происходить в три этапа: 1) развитие первичных половых клеток; 2) пресперматогенез; 3) собственно сперматогенез. Развитие первичных половых клеток (ППК) происходит у зародка вне гонады. По мнению Г.М.Персова (1975), в тот период ППК легче всего отыскать по первично-почечным (вольфовым) протокам. Именно здесь происходит их постепенная концентрация. В этот период мужские и женские половые клетки морфологичны, за исключением их хромосомных наборов. Эти клетки митотически делятся и обладают амфибидным движением, что позволяет им достигать гонады. Большинство ученых (Райцина С.С., 1982) считают, что в основе миграции ППК лежит хемотаксис. Предполагается, что закладки гонад вырабатывают телоферон, привлекающий половые клетки, а образование телоферона связано с белковым синтезом.

Второй период протекает в гонаде, где осуществляется дифференцировка пола. В этот период клетки носят название стволовых. Период характеризуется фазами митотической активности, чередующимися с фазами дегенерации клеток (Данилова Л.В., 1982).

Первая стадия сперматогенеза – стадия размножения, или сперматоцитогенез, во время которой клетки носят название сперматогоний (рис. 6). В результате нескольких делений из каждой исходной сперматогонии образуется группа более мелких сперматогоний, окруженных общей оболочкой – цистой (Сакуи О.Ф., Буцкая Н.А., 1963).

После стадии размножения следует стадия роста. Сперматогонии прекращают деление и начинают увеличиваться в объеме. На этот период падает длинная профза фаза мейоза, когда совершается конъюгация гомологичных хромосом и обмен участками между гомологичными хромосомами, т.е. происходит рекомбинация генетического материала, полученного от двух родителей (кроссинговер), и образуются тетрады (Данилова Л.В., 1982).

В третьей стадии – созревания – совершаются два деления соз-

ревания, или мейоз. Эти два деления характеризуются тем, что им предшествует однократный синтез ДНК в предметной фазе интерфазы. Клетки на этой стадии называются сперматоцитами I и II порядка или сперматоцитами I и II. В этот период происходит редукция и число хромосом уменьшается вдвое. После мейоза начинается последняя стадия — спермиогенез. Клетки в этот период носят название сперматид. Сперматиды не делятся и испытывают превращения, которые приводят к образованию зрелых сперматозоидов (Данилова Л.В., 1982).

Семенники костистых рыб имеют канальцево-цистное строение. Стенки семенных канальцев выстланы фолликулярным эпителием, между клетками которого вклинены створчатые сперматогонии; таким образом, зачаточная зона семенника расположена внутри семенных канальцев. По мнению С.И.Кулаева, Н.А.Буцкой, О.Ф.Сакуна, А.Ф.Турдакова, с началом сперматогенного цикла клетки фолликулярного эпителия образуют вокруг первичных сперматогоний сперматоцисты (рис. 8), внутри которых и осуществляется сперматогенез (рис.8) (цит. по Габеева Н.С., 1982). В пределах каждой цисты половые клетки находятся на одинаковой стадии развития, так как являются потомками одной сперматогонимальной клетки и образуют как бы единую семью (Сакун О.Ф., Буцкая Н.А., 1963; Турдаков А.Ф., 1972).

Стенка сперматоцист у костистых образована многими фолликулярными клетками, число которых не строго постоянно. От внутренней поверхности стенки сперматоцист отходят ветвящиеся между половыми клетками цитоплазматические отростки фолликулярных клеток. С началом сперматогенеза они вытягиваются, а цитоплазматическая стенка цист утолщается. Импантация сперматид в стенку цист наблюдается не у всех костистых. Она имеет место, например, у окунеобразных, карпозузов, но отсутствует у форели, карпа, плотвы, щуки, что рассматривается как примитивная черта во взаимоотношениях половых и вспомогательных клеток в фолликуле (Габеева Н.С., 1982).

У большинства костистых годовой цикл сперматогенеза довольно отчетливо разделяется на стадии, или этапы. Предлагаемые в различных работах "шкалы зрелости", основанные на попытке связать периодичность процесса сперматогенеза с изменениями внешнего вида гоняд, в значительной мере отличаются друг от друга. Это объясняется не только видовыми особенностями гаметогенеза у исследуемых видов, но и различием в признаках, которые принимаются их составителями в качестве показателей перехода от одной стадии

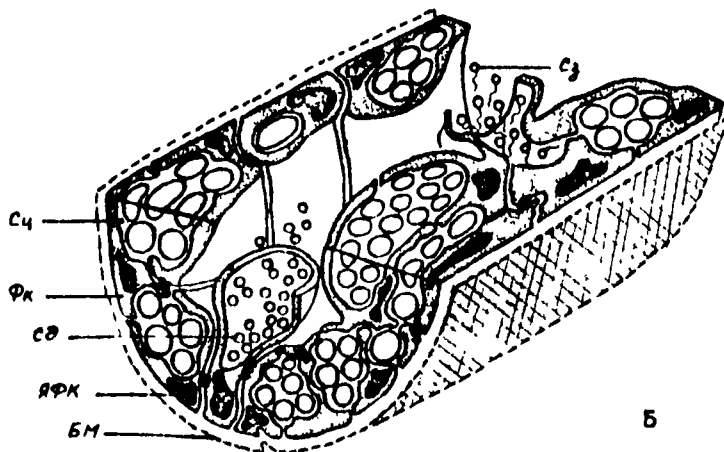
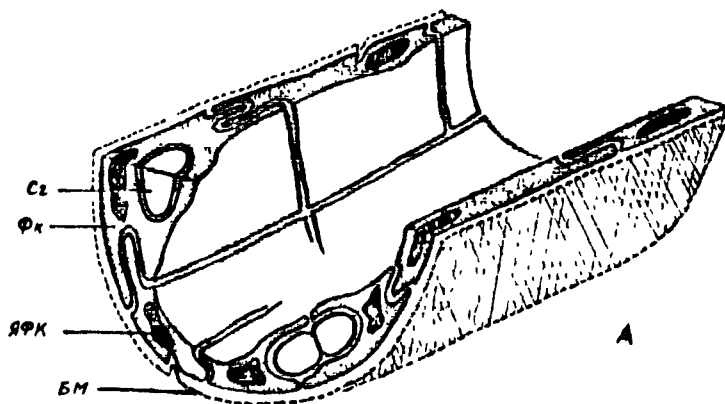


Рис.8. Схема строения семенного канала костистых рыб с пристеночно расположенными сперматоцитами [Dillard et al, 1972]:

А - в период угасания сперматогенеза; Б - в период активного сперматогенеза; БМ - базальная мембрана; Фк - фолликулярные клетки; Сд - сперматиды; Сг - сперматогонии; Сз - сперматоциты; Сз - сперматозоиды; ЯФк - ядро фолликулярной клетки

зрелости к другой (Турдаков А.Ф., 1972).

В том случае, если отдельные фазы сперматогенеза у костистых разграничены четко и не происходит взаимного наложения фаз, тогда весь цикл развития мужских половых клеток подразделяют на шесть стадий. О.Ф.Сыкун и Н.А.Буцкая (1963) характеризуют эти стадии следующим образом:

I стадия свойственна неполовозрелым рыбам. Гонады имеют вид тонких бесцветных или бледно-розовых тяжей. Из половых клеток в семенниках присутствуют только крупные сперматогонии (рис. 9).

II стадия отличается интенсивным размножением сперматогониев. В результате семенники утолщаются, теряют прозрачность и становятся мутными. У таких видов, как проходные сельди и лососи, в гонадах особенно мощно развивается сеть кровеносных сосудов, отчего они приобретают красноватый оттенок /рис. 10 /.

III стадия характеризуется быстрым увеличением объема половых желез. Просветы канальцев еще очень узкие. В этот период в гонадах можно встретить половые клетки всех стадий сперматогенеза: роста, созревания и формирования. Кроме постоянно присутствующих в семенниках сперматогониев, появляются цисты со сперматоцитами I и II порядков, сперматидами, а к концу III стадии - цисты со сформированными спермиями (рис. 11).

IV стадия завершает сперматогенез. Просвет семенных канальцев целиком заполняется массой сформированных, покинувших цисты, спермиев. В пристенном слое канальцев сохраняются единичные крупные сперматогонии, которые составляют резервный фонд половых клеток (рис. 12). Объем семенников достигает максимальной величины, и гонады приобретают белый или сероватый оттенок. При надавливании на брюшко у самца из полового отверстия выделяется капля густой спермы.

V стадия характеризует нерестовое состояние самцов - текучесть половых продуктов - и легко определяется при внешнем осмотре рыбы. На этой стадии образуется семенная жидкость, которая сильно разжижает массы зрелых спермиев и вызывает их вытекание. Если слегка надавить на брюшко рыбы или изогнуть ее, из полового отверстия потечет сперма (молоки), имеющая консистенцию молока или жидкой сметаны.

VI стадия, называемая обычно стадией выбоа, характеризует посленерестовое состояние семенника. Стенки опустевших семенных канальцев спадются, приобретают вид тонких вялых тяжей. Происходит процесс резорбции остаточных спермиев (рис. 13).

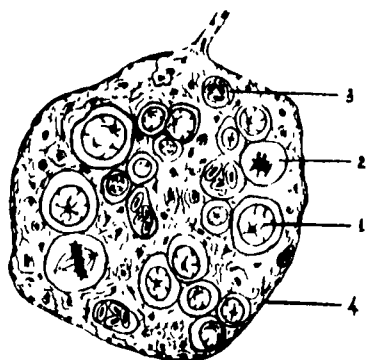


Рис.9. Поперечный срез семенника I стадии зрелости (по Сакун О.Ф., Буцкой Н.А., 1963):
 1 - первичный сперматогоний; 2 - делящийся сперматогоний;
 3 - кровеносный сосуд с эритроцитами; 4 - оболочка семенника

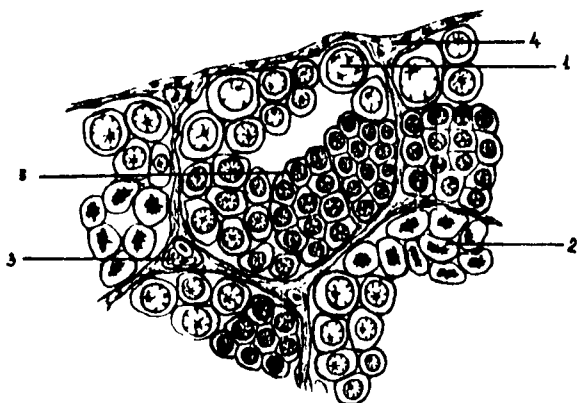


Рис.10. Участок семенника II стадии зрелости (по Сакун О.Ф., Буцкой Н.А., 1963):
 1 - первичный сперматогоний; 2 - делящийся сперматогоний;
 3 - кровеносный сосуд с эритроцитами; 4 - оболочка семенника;
 5 - циста с мелкими сперматогониями

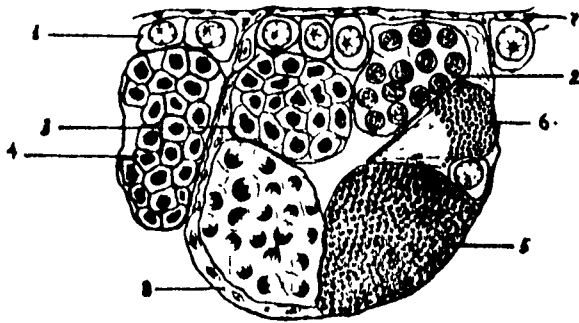


Рис.11. Участок семенника костистой рыбы в III стадии зрелости (по Сакун О.Ф., Буцкой Н.А., 1963):

1 - сперматогоний; 2 - циста со сперматоцитами I порядка; 3 - циста с делящимися сперматоцитами I порядка; 4 - циста с делящимися сперматоцитами; 5 - циста со сперматидами; 6 - циста со сформированными спермиями; 7 - оболочка семенника; 8 - фолликулярный эпителий

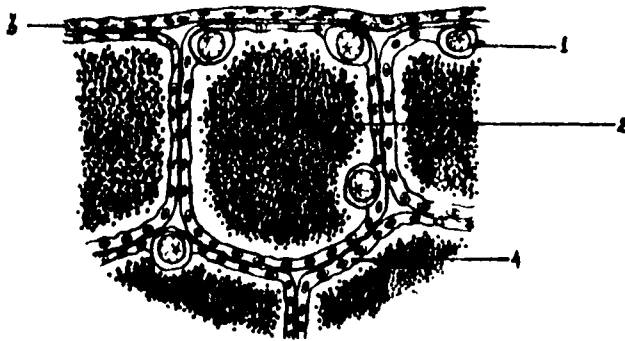


Рис.12. Участок семенника костистой рыбы в IV стадии зрелости (по Сакун О.Ф., Буцкой Н.А., 1963):

1 - сперматогоний; 2 - спермии; 3 - оболочка семенника; 4 - фолликулярный эпителий

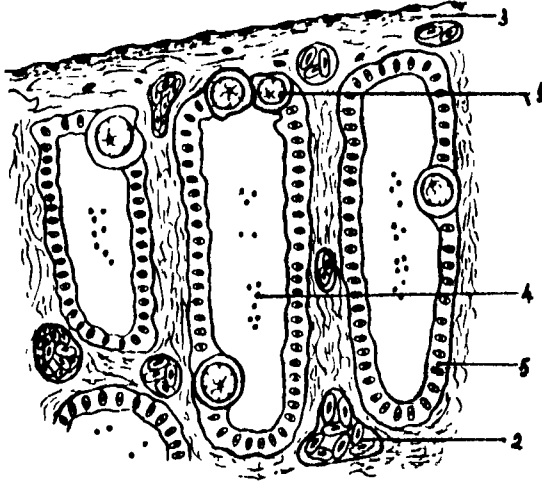


Рис.13. Участок семенника костистой рыбы в VI стадии зрелости (по Сакун О.Ф., Буцкой Н.А., 1963):
1 - сперматогонии; 2 - кровеносный сосуд с эритроцитами;
3 - оболочка семенника; 4 - остаточные спермии; 5 - фолликулярный эпителий

Вслед за VI стадией в семеннике начинается вновь волна размножения сперматогониев, и гонады переходят во II стадию зрелости.

Фагоцитоз остаточных спермиев осуществляется клетками Сертоли (Кулаев С.И., 1927) или, как их иначе называют, фолликулярными клетками семенных канальцев, а также появляющимися в этот период в просвете семенных долек фагоцитарными клетками типа гистиоцитов.

Фагоцитоз остаточных сперматозоидов у окуня был впервые описан С.И.Кулаевым (1927), отметившим в половых железах рыбы после нереста появление пузырчатых клеток, которые являлись преобразованными фолликулярными клетками. В цитоплазме таких клеток находились захваченные сперматозоиды на различных этапах дегенерации. Но, по мнению Н.А.Буцкой (1959), эти данные требуют некоторого уточнения. Набухание фолликулярного эпителия начинается раньше - в период начала текучести, и связано с вакуолизацией и выделением содержимого вакуолей в полость канальца. Включение единичных сперматозоидов в цитоплазму фолликулярных клеток можно видеть еще перед нерестом. В момент нереста в секретирующих клетках находится большое количество сперматозоидов, в это время уже наблюдаются и продукты их распада - темноокрашающиеся мелкие фрагменты головок спермиев.

В тех случаях, когда по каким-либо причинам самец окуня не участвует в нересте, через некоторое время после окончания нереста начинают протекать активные процессы резорбции неиспользованных половых продуктов, в которых принимают участие блуждающие клетки и фолликулярный эпителий (Буцкая Н.А., 1959).

Помимо фагоцитарной функции фолликулярный эпителий в половой железе выполняет еще и секреторную функцию. Фолликулярные клетки секретируют семенную жидкость, которая способствует разжижению и выведению спермиев наружу. Но строение и функции фолликулярного эпителия у различных видов рыб, по литературным данным, неодинаковы. Для сравнения возьмем 2 вида рыб из семейства окуневых: окуня *Perca fluviatilis* L. и ерша *Acerina cernua* L. В преднерестовый период строение фолликулярного эпителия у обоих видов одинаково. Это тонкий слой сильно уплощенных клеток. Клеточных границ различить не удается. Соединительная ткань между канальцами также сильно растянута и тонка. На участках канальцев, которые расположены неподалеку от выводного протока, значительное количество спермиев выходит в просвет последнего, так что стенки канальцев в этой области семенника спадывают и утолщаются. Фол-

ликулярный эпителий становится выше, достигает толщины от 2 до 5 μ , ядра его округляются, в некоторых местах сливаются, возможным различить границы клеток. Утолщается также межклеточная соединительная ткань (Буцкая Н.А., 1959).

В нерестовый и посленерестовый период строение и функции фолликулярного эпителия у окуня и ерша очень сильно различаются.

У самцов окуня, перешедших в нерестовое состояние, фолликулярный эпителий набухает. Клетки его становятся высокими, цитоплазма приобретает пенистую структуру и содержит большое количество крупных и мелких вакуолей. Поверхность эпителия делается неровной, часто наблюдается разрыв апикальных краев клеток, с чем, видимо, связан выход вещества, содержащегося в вакуолях, в полость канальцев. Эти морфологические изменения в фолликулярном эпителии, указывающие на его секреторную функцию, проявляются на всем протяжении канальцев от поверхности семенника до выводного протока. Однако степень активности секреции фолликулярного эпителия по ходу канальцев неодинакова. Наименее интенсивно секреция протекает в поверхностной зоне гонады и наиболее активно — в нижних участках канальцев, прилежащих к выводному протоку. Это имеет большое биологическое значение; интенсивная секреция в нижних отделах канальцев препятствует образованию пробок и затворов спермы при выходе ее в семявыносящий проток; слабая секреция фолликулярных клеток в верхних участках канальцев способствует сохранению здесь запаса сперматогоний (Буцкая Н.А., 1959).

Описанные секреторные изменения в фолликулярном эпителии семенников окуня по времени совпадают с переходом самцов в текучее состояние. В результате интенсивной секреции образуется большое количество семенной жидкости, которая и приводит к разжижению масс семенных клеток. Это обеспечивает быстрое вытекание половых продуктов и тем самым обуславливает краткость нереста у самцов этого вида.

Что касается ерша, то в семенниках самцов в период нереста никаких следов секреции в клетках фолликулярного эпителия наблюдать не удастся. Отчетливую секрецию у нерестующего ерша можно видеть только в клетках эпителия семяпровода, что наблюдается у всех рыб, независимо от типа нереста. Следствием этого является более экономное и растянутое во времени расходование половых продуктов, с чем связана возможность длительного участия в нересте самцов этого вида.

Таким образом, характер функционирования клеток фолликулярно-

го эпителии в период образования ими цист и в период нереста различен: в первом случае они выполняют трофическую и опорную функции; во втором – участвуют в секреции семенной жидкости и в фагоцитозе остаточных спермиев. При этом степень секреторной активности фолликулярного эпителии связана с характером нереста – единовременным (интенсивный процесс секреции семенной жидкости, например, у окуня) или порционным (секреция клетками фолликулярного эпителии практически отсутствует, например, у ерша) (Габеева Н.С., 1982).

П.А.Дригин (1949) по характеру продуцирования самцами спермы подразделяет костистых рыб на две группы: 1) со сравнительно коротким, хотя и прерывистым (порционным), выведением молок и соответственно с кратким нерестом; 2) с растянутым нерестом и длительным (в течение нескольких недель, месяцев) порционным выделением молок. Наиболее существенным различием в половых клетках семенников у этих двух групп рыб считается то, что у самцов первой группы в течение года наблюдается лишь одна волна сперматогенеза, у второй же – несколько волн или непрерывный в течение всего вегетационного периода процесс сперматогенеза (Буцкая Н.А., 1955).

О.Ф.Сақун и Н.А.Буцкой (1963) показаны изменения в семенниках у нескольких видов рыб с разными типами нереста (рис.14).

Самцы судака, окуня, ерша, щуки и плотвы (1, 2, 4 и 9-й ряды на рис.14) входят в группу рыб с кратким весенним нерестом, а сиг-лудога и семга (5 и 6-й ряды на рис.14) – с кратким осенним нерестом. Им присуще четкое чередование стадий зрелости, полное завершение сперматогенеза к преднерестовому периоду, быстрая отдача спермы, переход в состояние выбоя (VI стадия зрелости) и возникновение вслед за этим новой волны сперматогенеза: II стадия зрелости (Турдаков А.Ф., 1972). У видов, которые нерестятся весной, сперматогенез может завершиться уже осенью (судак, окунь, щука), тогда они зимуют с гонадами в IV стадии зрелости (Сақун О.Ф., Буцкая Н.А., 1963).

У плотвы сперматогенез завершается только весной, непосредственно перед началом периода размножения, и самцы зимуют с гонадами во II – III стадиях зрелости.

Для видов с растянутым нерестом О.Ф.Сақун и Н.А.Буцкая (1963) указывают три способа длительного продуцирования самцами спермы. Первый способ характерен для ерша (3-й ряд на рис.14). Более продолжительному продуцированию спермы самцами ерша спо-

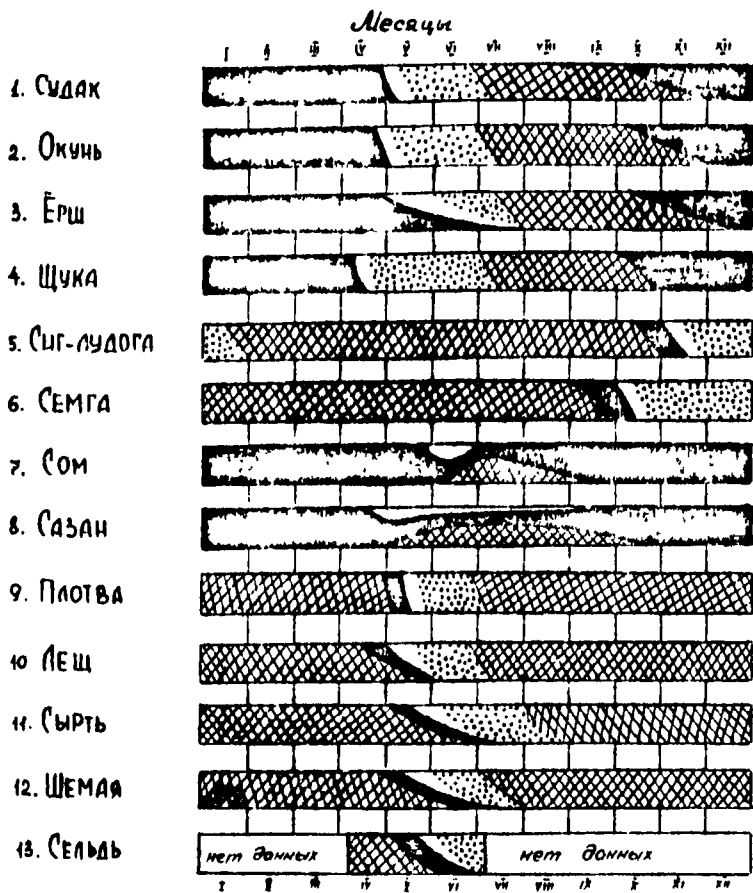


Рис.14. Типы годовых половых циклов семеников у рыб с различной экологией нереста (по Турдакову А.Ф., 1972): 1,2,4 и 9 - виды с кратким весенним нерестом; 5 и 6 - виды с кратким осенним нерестом; 3,8,10,11,12 и 13 - виды с растянутым весенне-летним нерестом.



А - П и Ш стадии зрелости; Б - IУ стадия зрелости; В - У стадия зрелости; Г - УI стадия зрелости

собствуют небольшая волна сперматогенеза и медленное выведение спермы в период нереста (Сақун О.Ф., Буцкая Н.А., 1963). Это вызвано тем, что у ерша отсутствует процесс интенсивного разжижения спермиев в семенных дольках секретом фолликулярного эпителия канальцев. Спермиальная жидкость у него образуется только в семявыводящих протоках, что способствует медленному опустошению семенных канальцев.

Второй способ достижения растянутого нереста показан на примере сазана и сома (7 и 8-й ряды на рис. 14). У этих видов гонады в преднерестовый период находятся в IV стадии зрелости. Однако одновременно с переходом в состояние текучести в гонадах у сома и сазана начинается новая волна сперматогенеза. Так как процессы, характерные для II и III стадий зрелости, у сазана и сома протекают в период функциональной зрелости (V стадия), гонады у них никогда не переходят в состояние полного выбоя (Турдаков А.Ф., 1972).

Третий способ обеспечения растянутости нереста свойствен лещу, сырти, шемае и волжской сельди (10, II, 12 и 13-й ряды на рис. 14). Как и плотва, эти виды рыб зимуют с гонадами, находящимися в состоянии незавершенного сперматогенеза. Весной перед нерестом у них созревает лишь часть цист, остальные дозревают в процессе размножения, что приводит к удлинению периода функциональной зрелости. В конце нереста семенники переходят в состояние выбоя. Процесс восстановления запаса половых клеток для нереста в следующем году начинается летом и, как уже говорилось, не успевает завершиться к зиме (Турдаков А.Ф., 1972).

По особенностям функций самцов с растянутым нерестом Н.А.Буцкая (1975) выделяет 4 способа, обеспечивающих длительное выведение половых продуктов: 1) наличие добавочной волны сперматогенеза, начинающейся и заканчивающейся в период нереста (ерш); 2) неполное созревание половых продуктов к началу нереста и дозревание их в отдельных цистах семенника, растягивающееся на весь период нереста (лещ, сирть, шема, голавль); 3) созревание половых продуктов к началу нереста только в дорсальной зоне семенника и дозревание их в остальных зонах в течение нереста (волжская сельдь); 4) протекающий непрерывно сперматогенез, дающий возможность использовать половые продукты в любой период с весны до осени, а при наличии благоприятных условий и в течение круглого года (сазан).

По способу образования спермиальной жидкости выделено (Буцкая Н.А., 1975) 4 функциональных типа семенников:

- 1) только в семяпроводе, что характерно только для рыб с растянутым нерестом - ерш, сазан, шемал, лещ, голавль;
- 2) кроме семяпровода, в семенных канальцах за счет секреции клеток фолликулярного эпителия - окунь, налим, волжская сельдь;
- 3) в семенных канальцах и семяпроводе за счет секреции липидов без разрушения клеток эпителия - щука, лососевые, осетровые;
- 4) кроме семяпровода, в семенных канальцах за счет экссудативных процессов - судаки.

4.4. Особенности оогенеза и стадии зрелости личников

Данный раздел написан по материалам Д.К. Кузнецова (1972), О.Ф. Сакун и Н.А. Буцкой (1963).

Яичники у рыб бывают открытого и закрытого типа. В яичниках закрытого типа имеется полость, переходящая затем в полость яйцевода. Созревшие яйцеклетки (икринки) выпадают сначала в полость личника, а затем по яйцеводу поступают наружу. От стенок личника в полость отходят многочисленные поперечные выросты, которые называются яйценосными пластинками. Яичники закрытого типа подразделяются, в свою очередь, на два вида: яичники с боковой полостью (у карповых) и яичники с центральной полостью (у окуневых) (рис. 15).

В яичниках открытого типа нет полости и отсутствуют яйцеводы. Яйценосные пластинки свисают прямо в полость тела, и туда же выпадают созревшие яйцеклетки, которые потом выводятся наружу через особое половое отверстие (у осетровых, у миног, у лососевых).

Развитие ооцитов происходит в особых мешочках - фолликулах, строение которых будет рассмотрено ниже.

Фолликул прикрепляется к яйценосным пластинкам. Яйценосная пластинка представляет собой складку стенки личника, построенную из рыхлой соединительной ткани и покрытую со стороны, обращенной в полость личника (или полость тела), герминативным эпителием. Внутрь яйценосной пластинки входит кровеносный сосуд, давший ответвления.

Оогонии - довольно крупные клетки, их размер около 8 мк. Ядро чаще округлое. Вокруг ядра имеется узкий слой цитоплазмы. В ядре можно видеть ядрышко и мелкие глыбки хроматина. После завершения последнего оогонияльного деления оогонии переходят в новое качественное состояние: в них начинаются мейотические процессы. Клетки на этом пути называются уже ооцитами I порядка. Ооциты сразу начинают расти и в процессе их роста можно выделить три основных

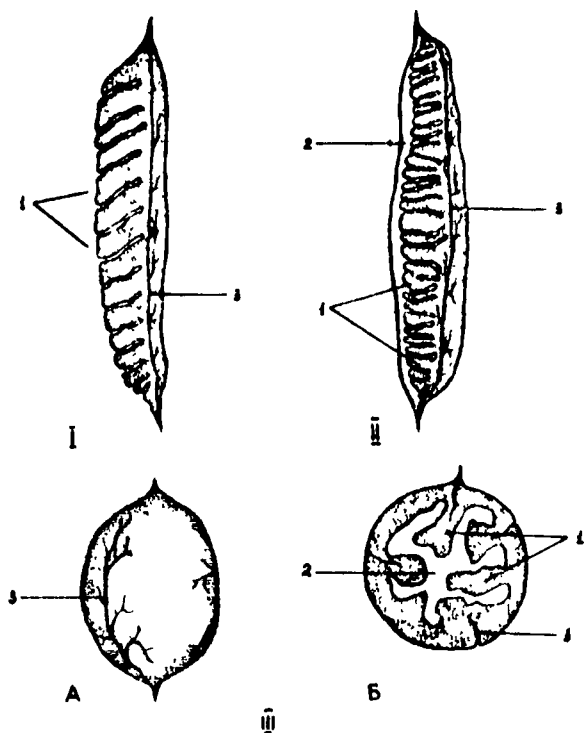


Рис.15. Различные типы анатомического строения
яичников у рыб (по Сахун О.Ф., Буцкой Н.А., 1963)

I - незамкнутый яичник, не имеющий собственной полости;

II - яичник с боковой полостью;

III - яичник с центральной полостью (А - внешний вид,

Б - поперечный разрез);

I - яйценосные пластинки; 2 - полость яичника;

3 - кровеносные сосуды

периода: премеитических преобразований, протоплазматического роста и период трофоплазматического роста.

В период премеитических преобразований ядро ооцита I порядка проходит ряд стадий; они выделяются на основании тех морфологических изменений, которые в это время претерпевают хромосомы. Рост ооцита в фазе премеитических преобразований незначителен и носит название малого роста.

Во время протоплазматического роста масса ооцита сильно увеличивается благодаря активному синтезу веществ в цитоплазме. Ооцит за это время увеличивается в объеме более чем в 15000 раз. Желток в ооците еще не откладывается, в связи с чем период протоплазматического роста часто называют периодом превителлогенеза (вителлин – желток; вителлогенез – образование желтка). Во время роста (прото- и трофоплазматического) хромосомы либо вообще не видны, либо приобретают вид "ламповых щеток" – образований, напоминающих до некоторой степени ершики для чистки керосиновых ламп.

На протяжении всего периода протоплазматического роста ядро очень большое, светлое, округлое.

Многочисленные ядрышки чаще всего находятся вблизи ядерной мембраны. Уже на самых ранних этапах оогенеза ооцит окружен так называемыми фолликулярными клетками, которые образуют вокруг него фолликулярную оболочку. Фолликулярные клетки являются производными эпителия яичника. К концу периода в ооците формируется тонкая оболочка. Протоплазматический рост ооцитов может длиться годами, но может завершиться и сравнительно быстро.

Переход ооцитов от протоплазматического роста к трофоплазматическому означает начало полового созревания самки. Во время трофоплазматического роста (трофе – питание) в цитоплазме ооцитов начинает накапливаться желток, который представляет запас питательных веществ для будущего зародыша. Состав его сложен: углеводный, жировой и белковый. Углеводный желток образуется в особых вакуолях. Жировой желток откладывается в виде жировых капель. Белковый желток заполняет цитоплазму в виде многочисленных гранул. Однако в гранулах содержится не только белок, но и липиды, то есть гранулы являются липопротеидными образованиями.

При переходе от протоплазматического роста к трофоплазматическому по периферии ооцита появляется один ряд сравнительно мелких вакуолей, это так называемые кортикальные вакуоли (от слова кортекс – кора, имеется в виду периферический слой ооцита),

заполненные углеводным желтком – полисахаридом.

Как отмечает Х.Равен (1964), с ростом ооцита кортикальный слой становится толще и в нем появляется радиальная исчерченность, так образуется зона radiata. В то же время число вакуолей под этим слоем уменьшается. Наконец, под кортикальным слоем остается лишь один слой кортикальных альвеол. Кортикальный слой сливается с желточной оболочкой в общую, довольно толстую яйцевую оболочку. При оплодотворении икринки кортикальные альвеолы разрушаются, при этом под яйцевую оболочку выделяется водорастворимый коллоид, осмотическое давление которого в перивителлиновом пространстве вызывает отделение яйцевой оболочки от поверхности яйца.

Как только вакуолизация дошла до центральной зоны цитоплазмы ооцита, начинают откладываться глыбки желтка в форме мелких шариков. Идет накопление жирового желтка. Его частицы лежат между вакуолями внутренних рядов, в тяжах цитоплазмы и в свободном от вакуолей слое вокруг ядра. Постепенно шарики жирового желтка заполняют всю свободную от вакуолей цитоплазму (Казанский В.Н., 1962). Липидные капли появляются в цитоплазме ооцитов вне видимой связи с какими-либо клеточными структурами (Детлаф Т.А., 1977). Место и время появления в клетке видимых шариков жира не обязательно совпадает с метом и временем синтеза жирового желтка, появление этих шариков представляет, вероятно, результат процесса конденсации и осаждения липидов, находившихся ранее в цитоплазме в растворенном состоянии. Цитохимическими методами показано, что обычно глыбки жирового желтка сначала богаты фосфолипидами, на более поздних стадиях начинают преобладать нейтральные жиры (триглицериды), так что жировой желток завершившего рост ооцита состоит почти целиком из насыщенных жиров и жирных кислот, а также небольшого количества фосфолипидов (Равен Х., 1964).

Только после отложения жирового желтка в отдельных вакуолях начинают появляться первоначальные включения белкового желтка. У костистых рыб наружный кортикальный слой сначала свободен от желтка. Затем желток распространяется по всей цитоплазме, причем концентрация его нарастает от периферии к центру (Казанский В.Н., 1962). Желток – сложный комплекс макромолекул, представляющий совокупность желточных гранул, в состав которых входят белки, углеводно-белковые комплексы и липопротеиды. Желточные белки имеют двойное происхождение (Айзенштадт Т.Б., 1977): большая часть их

синтезируется вне гондды, меньшая синтезируется самим ооцитом. Экзогенное происхождение основной массы желточных белков было установлено Д.А.Чилевским (1972). Белок, который синтезируется в печени "вителлогенных" самок, характеризуется как сывороточный липофосфопроteid. Позднее за ним закрепилось название "вителлогенин". Вителлогенин содержит до 16-20 % липидов. Включаясь в ооциты, вителлогенин распадается на липовителлин и фосфитин, которые, в свою очередь, формируют кристаллический желток. Макромолекулы вителлогенина проходят между фолликулярными клетками. Оказавшись в переооцитном пространстве, вителлогенин поступает в ооцит путем микропиноцитоза. Процессу пиноцитоза предшествует концентрация молекул на определенном участке плазматической мембраны. Этот участок образует углубляющееся внутрь клетки выпячивание, а затем, в результате смыкания краев плазматической мембраны, в клетке оказывается пузырек диаметром 100-200 нм, содержащий внеклеточные вещества.

Можно предположить, что прекращение синтеза вителлогенина или его поступления в ооциты также регулируются гормонами. Кортикостерон и прогестерон подавляют *in vitro* включение вителлогенина в ооциты рыб (Айзенштадт Т.Б., 1972). Внутри ооцита пиноцитозные пузырьки перемещаются и сливаются друг с другом, образуя гранулы примордиального желтка. К последним присоединяются пузырьки аппарата Гольджи и формирующиеся дефинитивные желточные включения. Эндогенный желток синтезируется в пузырьках аппарата Гольджи. При их контакте с пиноцитозными пузырьками происходит слияние экзо- и эндогенного желтка. Белки, входящие в состав гликопротеида, синтезируются в эндоплазматическом ретикулуме и переносятся в аппарат Гольджи в составе мелких гранул. Цитоплазма целиком заполняется желтком, распределенным более или менее равномерно. Иногда узкая периферическая зона остается свободной от желтка. Слияние желточных гранул происходит очень быстро с образованием единой маслянистой массы желтка, одновременно сохраняются крупные жировые капли (Равен Х., 1964).

Во время интенсивного трофоплазматического роста ядро, как правило, имеет неправильные очертания. Края его сильно изрезаны, причём имеют "фестончатый" вид.

К концу трофоплазматического роста окончательно формируются оболочки ооцита. Оболочки яйцеклеток бывают первичные, вторичные и третичные. Первичная (или собственная) оболочка представляет собой уплотнение периферического слоя цитоплазмы ооцита. Вторичная

ная оболочка образуется фолликулярными клетками. Третичные оболочки формируются уже после опуляции в результате секреторной деятельности желез яйцевода, по которому продвигаются икринки (у костистых рыб не встречаются).

Пока ооцит находится в яичнике, он заключен в фолликуле, словно в футляре. Фолликул состоит из собственно фолликулярной оболочки и располагающейся поверх нее теки. Тека построена из соединительно-тканых клеток и волокон и снабжена большим количеством кровеносных капилляров. В первичной оболочке наблюдается радиальная исчерченность, благодаря которой она приобрела еще одно название: *zona radiata* - лучистая зона. Исчерченность обуславливается присутствием в первичной оболочке многочисленных пор, или канальцев. В эти радиальные канальцы, с одной стороны, входят микроворсинки, образованные ооцитом, а с другой - цитоплазматические выросты фолликулярных клеток.

Фолликулярные клетки проводят в ооцит в неизменном или переработанном виде питательные вещества, поступающие в кровеносные капилляры теки. Во время трофоплазматического роста эти вещества, по всей вероятности, выделяются цитоплазматическими выростами фолликулярных клеток в просвет радиальных канальцев, где и захватываются микроворсинками ооцита.

Строение яйцевых оболочек рыб тесно связано с экологией их нереста. Наиболее просто устроена оболочка у рыб, выметывающих икру в толщу воды (чехонь). Она представлена только одной *zona radiata*. Сложнее построена оболочка у рыб с приклеивающейся икрой (поверх *zona radiata* имеется студенистая оболочка вторичного происхождения, очень толстая у окуня). В воде эта оболочка набухает и приклеивается к субстрату. Очень сложно построены оболочки у осетровых: у них имеется две лучистые зоны - внутренняя и внешняя *zona radiata*, а кроме того, вторичная студенисто-ворсинчатая оболочка, приклеивающаяся к субстрату. Существование двух лучистых зон связывают с амортизационными свойствами яйца, на которое может оказывать механическое воздействие перекачивающаяся по дну галька.

К концу трофоплазматического роста окончательно формируется микропиле (рис. 16). Микропиле представляет отверстие в оболочках, через которое впоследствии проникает сперматозоид. У костистых рыб имеется одно широкое воронкообразное микропиле, расположенное на анимальном полюсе ооцита. Пока ооцит находится в фолликуле, микропиле заполнено либо группой фолликулярных клеток,

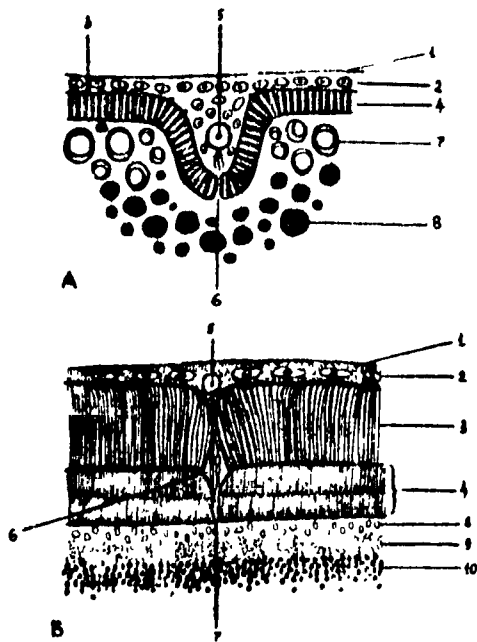


Рис.16. Строение микропиле (по Сакун О.Ф.,
Буцкой Н.А., 1963) (А - у сырти);

1 - соединительно-тканная оболочка; 2 - фолликулярная оболочка; 3 - бугорки для приклеивания икры к субстрату; 4 - радиально-исчерченная оболочка; 5 - клетка, отросток которой закрывает отверстие канала микропиле; 6 - канал микропиле; 7 - вакуоли; 8 - желток.

(Б - у осетровых):

1 - соединительно-тканная оболочка; 2 - фолликулярная оболочка; 3 - студенистый слой; 4 - двухслойная радиально-исчерченная оболочка; 5 - клетка, закрывающая микропиле; 6 - ампула микропиле; 7 - канала микропиле; 8 - гранулы углеводной природы; 9 - пигментные гранулы; 10 - мелкозернистый желток

либо одной крупной фолликулярной клеткой. У осетровых на анимальном полюсе имеется несколько микропиле, которые представляют узкие ходы, их диаметр соответствует диаметру головки сперматозоида.

Благодаря росту яйцеклетки стенки фолликула растягиваются, и к концу трофоплазматического роста фолликулярные клетки сильно утолщены.

После завершения трофоплазматического роста начинается процесс созревания ооцитов. Характерной особенностью большинства костистых рыб является миграция ядра, до сих пор занимавшего центральное положение в ооците, к анимальному полюсу в район микропиле. С начала процесса созревания ядрышки исчезают, ядерная мембрана растворяется и содержимое ядра смешивается с цитоплазмой анимального полюса, образуя так называемую миксоплазму. После растворения ядерной мембраны в ооцитах продолжают мейотические процессы, которые были заблокированы с момента завершения премейотических преобразований, в самом начале роста. Быстро завершается первое деление созревания, в результате ооцит I порядка делится на ооцит II порядка и первое полярное тельце (рис. 6). Полярное тельце отходит на территорию ооцита II порядка и остается под оболочками. Затем начинается второе деление созревания, которое останавливается на метафазе. В этом состоянии происходит овуляция, т.е. разрыв фолликула и выпадение ооцита в полость яичника или подость тела, вслед за чем он попадает в воду. Пустой фолликул остается в яичнике и впоследствии дегенерирует. В момент овуляции микропиле освобождается от "пробки" из фолликулярных клеток и ооцит оказывается готовым к оплодотворению.

"Зрелый" ооцит, готовый к оплодотворению, представляет собой ооцит II порядка, установившийся на метафазе второго мейотического деления. Именно в этом состоянии он может быть оплодотворен; и только после проникновения в него сперматозоида завершается второе деление созревания, в результате которого ооцит II порядка делится на зрелую яйцеклетку и второе полярное тельце (Кузнецов Д.К., 1972).

Стадии зрелости яичников. Степень готовности рыбы к размножению можно оценить по состоянию ее половых желез. С этой целью половой цикл рыб разбивается на ряд стадий. В настоящее время общепринятой является шестибальная шкала стадий зрелости яичников, описанная О.Ф.Сакуи, Н.А.Буцкой (1963)

и Д.К.Кузнецовым (1972). При характеристике стадий зрелости яичников приводятся как визуальные, так и гистологические данные.

По способности к периодичности размножения рыбы делятся на полициклических и моноциклических. К полициклическим относятся рыбы, нерестующие в течение своей жизни несколько раз с периодичностью в год или более. Моноциклические рыбы нерестуют один раз в жизни, после чего погибают. Рассмотрим стадии зрелости яичников полициклических рыб.

При описании стадий зрелости гонад рыб следует руководствоваться единым принципом выделения стадий в соответствии с периодами развития половых клеток.

I стадия зрелости. В яичнике можно видеть ооциты начала протоплазматического роста, оогонии, которые являются родоначальными для всех яичевых клеток, выметываемых самкой (рис. 17А). Большинство оогоний при дифференцировке пола становится премейотическими ооцитами, но часть из них сохраняется недолго в покоем состоянии. На I стадии яичники имеют вид тонких, прозрачных, иногда желтоватых или розоватых тяжей. Половые клетки простым глазом не различимы.

II стадия зрелости. Основную массу половых клеток составляют ооциты протоплазматического роста. Появились ооциты, закончившие протоплазматический рост, это крупные ооциты, различимые невооруженным глазом. Присутствуют также оогонии и ооциты начального периода протоплазматического роста, которые представляют резервный фонд (рис. 17Б). Яичники по-прежнему остаются прозрачными и почти бесцветными.

III стадия зрелости. В ооцитах, предназначенных для очередного нереста, начинается и идет активный трофоплазматический рост. Ооциты растут не только за счет увеличения объема цитоплазмы, но и в результате накопления питательных или трофических веществ: капли жира и зерна желтка (рис. 17В). Кроме питательных веществ, во время трофоплазматического роста в ооцитах появляются вакуоли, содержащие особое вещество углеводной природы. У осетровых эти вещества откладываются в виде мелких гранул, вакуолей у них не образуется. Во время оплодотворения эти вещества выделяются под оболочку и способствуют насыщению воды: между оболочкой и поверхностью икринки возникает перивителлиновое пространство и икринка набухает.

Параллельно с процессом накопления всех этих веществ протекает формирование оболочек ооцита (рис. 18).

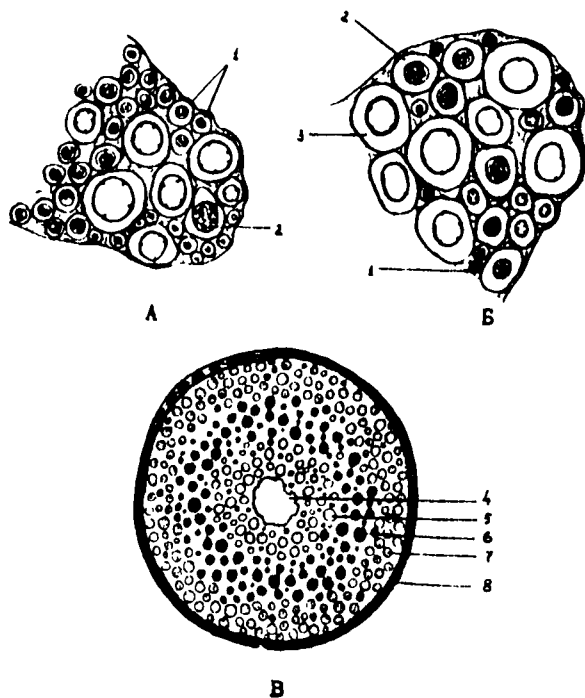


Рис.17. Участки яичника и строение ооцита семги.

А. Участок яичника I стадии зрелости:
 1 - оогонии; 2 - ооциты начала протоплазматического роста.

Б. Участок яичника II стадии зрелости:
 1 - оогонии; 2 - ооциты начала протоплазматического роста; 3 - ооциты конца протоплазматического роста.

В. Ооцит периода трофоплазматического роста из яичника III стадии зрелости:
 4 - ядро; 5 - капли жира; 6 - желточные зерна;
 7 - вакуоли; 8 - оболочке ооцита.

(по Сякун О.Ф., Буцкой Н.А., 1963)

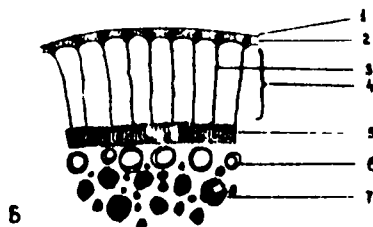
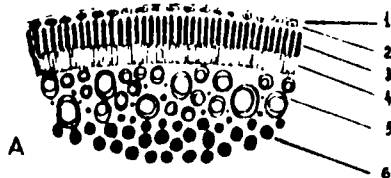


Рис.18. Строение оболочки ооцита (по Сакун О.Ф., Буцкой Н.А., 1963)

(А - плотвы):

1 - соединительно-тканная оболочка; 2 - фолликулярная оболочка; 3 - ворсинки; 4 - радиально-поясчатая оболочка; 5 - вакуоли; 6 - желток.

(Б - окуня):

1 - соединительно-тканная оболочка; 2 - фолликулярная оболочка; 3 - отростки фолликулярных клеток в студенистой оболочке; 4 - студенистая оболочка; 5 - радиально-поясчатая оболочка; 6 - вакуоли; 7 - желток

На этой стадии в яичниках имеются клетки резервного фонда: оогонии и ооциты протоплазматического роста. На III стадии наблюдается значительное увеличение размеров икринок и яичников. Икринок становятся непрозрачными, мутными и приобретают окраску от светло-желтой с различными оттенками до ярко-оранжевой.

IV стадия зрелости. В ооцитах, предназначенных для вымета при очередном нересте, трофоплазматический рост закончился или близок к завершению. Икринки достигают конечных размеров, характерных для данного вида. Кроме того, в яичнике присутствуют половые клетки резервного фонда: оогонии и ооциты протоплазматического роста. Ооциты старшей группы вступают в период созревания: ядро смещается к микропиле. В процессе смещения ядра ооцит приобретает полярное строение. На одном полюсе (анимальном) располагается ядро и основная масса цитоплазмы, на другом (вегетативном) — желток. Затем происходит частичное или полное слияние желтка и жира (рис. 19). В результате этого ооциты снова становятся прозрачными.

Яичники крупные, занимают большую часть полости тела, прозрачные. Цвет их у разных рыб различен (в большинстве случаев желтый различных оттенков или оранжевый).

V стадия зрелости. В течение этой очень кратковременной стадии завершается подготовка ооцитов к оплодотворению и происходит их освобождение от фолликулярной оболочки. Зрелые ооциты в яичниках рыб всегда располагаются по краю яиченосных пластинок. Поэтому при переходе самки в текучее состояние, когда фолликулярная оболочка разрывается, ооцит выпадает в полость яичника или в полость тела. Лопнувшие фолликулы остаются в яичнике. В составе тканей яичника присутствуют также половые клетки резервного фонда. Разрыв фолликулов и выход икринок в полость яичника или в полость тела у одних видов рыб протекает синхронно, у других носит растянутый характер (несколько часов или даже дней). На V стадии зрелости икра "течет", то есть свободно выделяется из полового отверстия при легком нажатии на брюшко рыбы.

VI стадия зрелости. На VI стадии зрелости в яичниках присутствуют лопнувшие фолликулы (рис. 20). По составу половых клеток у одних рыб яичники напоминают II стадию зрелости, у других — начало III. Поэтому после рассасывания лопнувших фолликулов перед началом нового цикла яичники соответственно переходят во II или сразу в III стадию зрелости. Следовательно, после достижения половой зрелости из годовичного полового цикла самки костистых

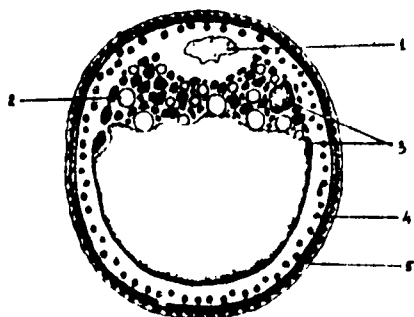


Рис.19. Ооцит сига из яичника IV стадии зрелости. Трофоплазматический рост закончен, идет процесс слияния жира и желтка (по Сагун О.Ф., Буцкой Н.А., 1963):

1 - ядро, 2 - капли жира; 3 - желточные зерна; 4 - вакуоли; 5 - оболочки ооцита

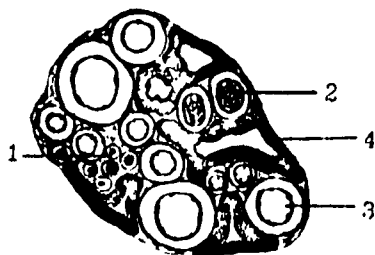


Рис.20. Участок яичника VI стадии зрелости (по Сагун О.Ф., Буцкой Н.А., 1963):

1 - оогонии; 2 - ооциты начала протоплазматического роста; 3 - ооциты конца протоплазматического роста; 4 - лопнувшие фолликулы

рыб может выпасть не только I, но и II стадия зрелости.

Яичники на VI стадии небольшого размера, дряблые, часто багрово-красного цвета, который связан с небольшими кровоизлияниями, возникающими при разрыве фолликулов.

Следует отметить, что на фоне общих закономерностей, рассмотренных выше, возможны значительные видовые различия. Поэтому разработка шкал зрелости гонад для отдельных видов рыб является сейчас важной задачей ихтиологов.

Рассмотренные выше вопросы касались рыб с единовременным икрометанием, то есть таких, которые нерестуют один раз в сезон, выметывая всю созревшую икру в течение нескольких часов или, в крайнем случае, нескольких суток. Но не менее многочисленны рыбы с порционным икрометанием (многие карповые, окуневые, некоторые сельди). У этих рыб половой цикл усложняется благодаря тому, что ооциты, предназначенные для вымета, созревают неодновременно, что проявляется уже в период трофоплазматического роста, то есть когда яичники находятся в III стадии зрелости. Поэтому при переходе яичника в IV стадию зрелости не все ооциты успевают закончить трофоплазматический рост. В результате после вымета первой порции икры яичники переходят не в VI, как у единовременно нерестующих рыб, а в III стадию зрелости, которую можно обозначить как Ш_2 . Эта стадия отличается от стадии III присутствием лопнувших фолликулов, оставшихся после вымета первой порции икры (рис. 21). То же характерно и для стадии IV_2 , наступающей после стадии Ш_2 , и для последующей стадии V_2 . После вымета второй порции икры яичник у порционно нерестующих рыб перейдет в стадию Ш_3 , который отличается от яичников в стадии Ш_2 только большим количеством лопнувших фолликулов. В VI стадии яичник перейдет только после вымета последней порции икры.

Продолжительность отдельных стадий зрелости половых желез влияет на время наступления зрелости и характер половых циклов. Время наступления половой зрелости зависит главным образом от продолжительности I и особенно II стадии зрелости (Мейен, 1944; Кузьмин, 1957). Продолжительность этих стадий зрелости связана, в первую очередь, со скоростью процесса протоплазматического роста ооцитов, в этот период развития ооцитов может длиться около 3 лет. Следует отметить, что протоплазматический рост, как правило, самый продолжительный период в развитии ооцитов, превышающий обычно длительность одного полового цикла. Поэтому ежегодность нереста обеспечивается тем, что развитие половых клеток для оче-

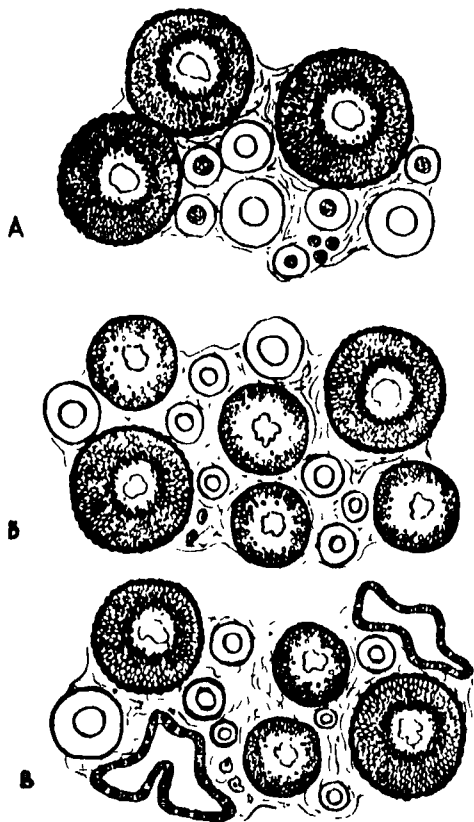


Рис.21. Участок яичника:

- А - одновременно нерестующей рыбы (III стадия зрелости). Все ооциты находятся в одной фазе трофоплазматического роста. Видны ооциты резервного фонда.
- Б - порционно нерестующей рыбы (III стадия зрелости). Ооциты различных порций находятся в разных фазах трофоплазматического роста.
- В - порционно нерестующей рыбы (стадия зрелости III₂). В яичнике появились лопнувшие фолликулы, оставшиеся после овуляции первой порции икры.

(по Сакун О.Ф., Буцкой Н.А., 1963)

радного нерестового сезона начинается у половозрелых рыб не с оогоний, а с ооцитов, закончивших протоплазматический рост. В личинках половозрелых самок постоянно присутствуют ооциты этого периода развития и их количество ежегодно пополняется новыми, возникающими из оогоний. Следовательно, стадия развития, на которой в половых железах обнаруживаются одни оогонии, характерна для неполовозрелых самок. У половозрелых самок резервный фонд половых клеток состоит из оогоний и ооцитов периода протоплазматического роста.

Не меньшее влияние оказывает продолжительность отдельных стадий зрелости половых желез и на характер полового цикла. Однако характер полового цикла в значительной мере определяется сроками наступления этих стадий. Общеизвестно, что по срокам нереста рыбы делятся на осенне- и весенне-нерестующих. Кроме того, в зависимости от сроков перехода личинок в IV стадию и времени интенсивного происхождения III стадии зрелости, половые циклы самок могут быть разделены на три основных типа (Чернышев, 1960) (рис. 22):

I тип полового цикла характерен для осенне-нерестующих лососевых и сиговых. Нерест у них происходит осенью. После сравнительно непродолжительной VI стадии зрелости личинки переходят в промежуточное состояние между II и III стадией (можно обозначать как П-Ш). Затем наступает очень продолжительная III стадия зрелости, которая начинается зимой и заканчивается осенью, поэтому IV стадия очень кратковременна. Наиболее интенсивное накопление питательных веществ в ооцитах у этих рыб начинается во второй половине лета.

2 тип полового цикла встречается у большинства речных и части морских рыб с весенне-летним икрометанием. У этих рыб VI, II и III стадии, которые личинки последовательно проходят после икрометания, относительно непродолжительны. Уже осенью наступает IV стадия, продолжающаяся всю зиму. Следует отметить, что у одновременно нерестующих рыб (судака, окуня, щуки, плотвы и др.) и части порционно нерестующих рыб (ерш, кубанский рыбец) после VI наступает II стадия зрелости, а у некоторых порционно нерестующих (вюн, сазан) III или даже III-IV.

3 тип полового цикла свойствен некоторым речным (пескарь, колюшка) и многим морским рыбам с весенне-летним икрометанием. У этих рыб в отличие от рыб, имеющих второй тип полового цикла, III стадия — самая длительная и она заканчивается только весной. В результате этого значительно сокращается IV стадия зрелости.

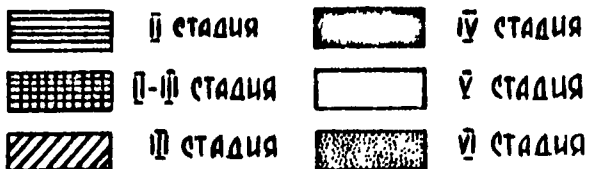
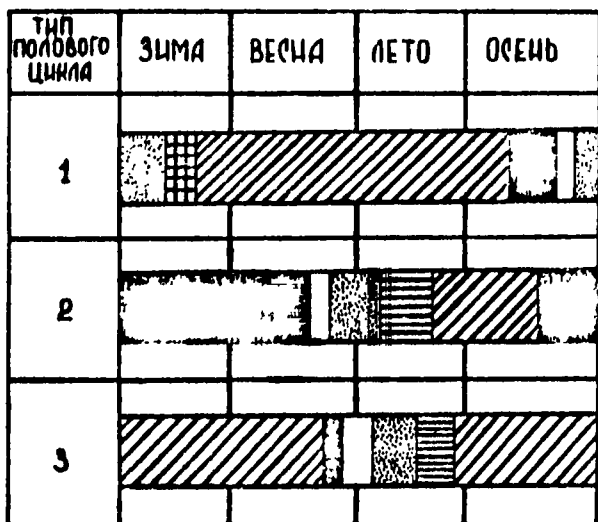


Рис.22. Продолжительность и сроки наступления различных стадий зрелости половых желез у самок рыб с различным типом полового цикла (по Чернышову О.Б., 1960)

Л И Т Е Р А Т У Р А

Айзенштадт Т.Б. Рост ооцитов и вителлогенез. - В кн: Современные проблемы оогенеза. М., 1977, с. 5-7.

Анохина Л.Е. Закономерности изменения плодовитости рыб. - М.: Наука, 1969. - 291 с.

Аристотель О. О возникновении животных. - М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. - 141 с.

Баранов Ф.И. О плодовитости рыб и методологии научно-промысловых исследований. - Бюлл.рыбн.хоз., 1929, № 1, с. 21-22.

Бенинг А.Л. О плодовитости стерляди. - Изв.Саратов.гос.ин-та сельского хозяйства и мелиорации, 1927, т.3, с.32 - 36.

Брылинська М., Брылиньски Э. Методы определения плодовитости рыб на примере леща *Salmonidae* - В кн.: Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс, 1974, ч. I, с. 45-55.

Буцкая Н.А. Об особенностях функции семенника у рыб с различным типом нереста. - Докл. АН СССР, 1955, т.100, № 4, с.809-812.

Буцкая Н.А. Фолликулярный эпителий семенников и особенности его функции, связанные с типом нереста (на примере окуневых) - Зоол.журн., 1969, т.38, вып. 12, с. 1844-1849.

Бер К.М. Рыболовство в Чудском и Псковском озерах и в Балтийском море. - В кн.: Очерки по биологическим основам рыб.хоз. М.: АН СССР, 1961, с. 24-29.

Васнецов В.В. Дивергенция и адаптация в онтогенезе. - Зоол. журн., 1948, т.25, вып.3, с. 185-200.

Васнецов В.В. Рост рыб как адаптация. - Бюлл. Моск.об-ва испыт. природы, 1947, т.52, № 1, с. 23-34.

Васнецов В.В. О закономерностях роста рыб. - В кн.: Очерки

по общим вопросам ихтиологии. М.-Л.: АН СССР, 1963, с. 218-227.

Вивьен Ж. Происхождение половых клеток у рыб. - В кн.: Происхождение и развитие половых клеток в онтогенезе позвоночных и некоторых групп беспозвоночных. Л., 1968, с. 255-273.

Виноградов К.А., Ткачева К.С. Материалы по плодовитости рыб Черного моря. - Тр. Карадаг.биол.станции, 1960, вып.9, с.3-63.

Вольскис Р.С., Каминескене Б.А. Метод исследования плодовитости и ее зависимости от некоторых биологических параметров особей разных популяций вида. - В кн.: Типовые методики исследования продуктивности видов в пределах их ареалов. Вильнюс: Мокслас, 1976, с.2, с.70-76.

Вукотиц Н.Н. К определению плодовитости сельдей у рода *Савриолова*. - Материалы к познанию рус. рыболовства. 1915, т.6, вып.6, с. 1-45.

Габаева Н.С. О строении и функциях фолликулярного эпителия семенников. - В кн.: Современные проблемы сперматогенеза. М., 1982, с.108-160.

Гакичко С. К характеристике величины зерна икры осетровых рыб. - Тр.Центр.науч.ин-та рыбн.хоз-ва, 1932, т.6, с.102-108.

Гербильский Н.Л. Гистологический анализ переходов между ранними этапами онтогенеза у рыб. - Тр.совещания эмбриологов. Л., 1956, с. 38-42.

Гербильский Н.Л. Специфика и задачи экологической гистофизиологии как одного из направлений гистологических исследований. - Архив анатомии, гистол. и эмбриологии, 1956а, № 2, с. 14-21.

Гербильский Н.Л. Эколого-гисто-физиологическое направление в ихтиологических исследованиях. - В кн.: Биологические основы рыбного хозяйства. Томск, 1959, с. 31-36.

Данилова Л.В. Сперматогонии, сперматоциты, сперматиды. - В кн.: Современные проблемы сперматогенеза. М., 1982, с. 25-73.

Дарвин Ч. Происхождение видов. -М.Л.: 1937, с. 254-678.

Дрягин П.А. Размеры рыб при достижении половой зрелости. - Рыбн. хоз-во, 1934, № 4, с. 10-12.

Дрягин П.А. Порционное икротетание у карповых рыб. - Изв. ВНИОРХ, 1939, т. 21, с. 81-119.

Дрягин П.А. Промысловые рыбы Обь-Иртышского бассейна. -Изв. ВНИОРХ, 1948, т. 25, вып. II, с. 3-105.

Дрягин П.А. Половые циклы и нерест рыб. - Изв.ВНИОРХ, 1949, т.28, с. 103-114.

Дрягин И.А. О полевых исследованиях размножения рыб. - Изв. ВНИОРХ, 1952, т.30, с.3-70.

Елисеев В.Г. Основы гистологии и гистологической техники. - М.: Медицина, 1967. - 267 с.

Жуковский Н.Д. Массовое искусственное рыбозаведение. Справочник по рыб. хозяйству малых водоемов. - М.-Л.: Огиз-Сельхозгиз, 1934, с.129-208.

Загороднева Д.С. Плодовитость жилых рыб реки Амура: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. - Киров, 1951. - 14 с.

Загороднева Д.С. Методика определения плодовитости порционно нерестующих рыб. - Уч. зап. Рязанск. под. ин-та, 1966, т.47, с.71-77.

Зирянова Н.И. Плотва реки Вятки. Биология, морфологические особенности, промысел. - Автореф. дис. ...канд. биол. наук. - Киров, 1951. - 14 с.

Иванков В.Н. К методике определения плодовитости пойм-лотерейных животных. - Гидробиол. ж., 1974, т.10, № 1, с.34-43.

Ивлев В.С. Метод оценки популяционной плодовитости рыб. - Тр. Латв. отд. ВНИРО, 1953, вып.1, с.82-93.

Иоганзен Б.Г., Загороднева Д.С. Плодовитость себурского ельца и факторы, ее определяющие. - Уч. зап. Том. ун-та, 1950, № 15, с.117-140.

Иоганзен Б.Г. Методы исследования динамики плодовитости рыб. - В кн.: Вторая экологическая конференция, 1950 а, ч.2, с.16-20.

Иоганзен Б.Г. Определение величины посадки при рыбоводно-интродукционных работах. - Уч. зап. Том. ун-та, 1950, № 13, с.69-95.

Иоганзен Б.Г. К изучению плодовитости рыб: - Тр./Том. ун-т, 1955 а, т.131, с.139-162.

Иоганзен Б.Г. Плодовитость рыб и определяющие ее факторы. - Вопросы ихтиологии 1955 б, вып.3, с.57-68.

Иоганзен Б.Г., Петкевич А.Н. Акклиматизация рыб в Западной Сибири. - Новосибирск: Главсибрыбпром, 1951. - 206 с.

Иоганзен Б.Г., Петкевич А.Н. Плодовитость промысловых рыб Западной Сибири. - Новосибирск, 1958. - 47 с.

Иоганзен Б.Г., Кафанова В.В., Петлина А.П. Плодовитость рыб как популяционное приспособление. - В кн.: Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1984, с.235-245.

Казанский Б.Н. Особенности функции яичника и гипофиза у рыб с порционным икрометанием. - Тр. лаб. основ. рыб. водства, 1962,

т. 2, с. 114-120.

Кафанова В.В. К изучению биологии размножения ельца на Средней Оби: Тр./Том. ун-т, 1953, т.125, с. 77-91.

Кафанова В.В. К биологии размножения сибирского ельца. - Вопросы ихтиологии, 1954, вып.2, с. 32-40.

Киселевич К.А. Годовой отчет Астраханской ихтиологической лаборатории за 1923 год. - Тр. Астрах.ихтиол.лабор., 1924, т.6, вып. I, - 162 с.

Кошелев В.В. Экология размножения рыб. - М.,1984. - 309 с.

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

Кузьмин А.Н. Развитие воспроизводительной системы у карпов, обитающих в разных широтах. - Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 43, вып. I, с. 3-66.

Кулаев С.И. Наблюдения над изменением семенников речного окуня в течение годового цикла. - Рус. зоол.журн., 1927, т. 7, вып. 3, с. 17-59.

Лакин Г.Ф. Биометрия. - М.: Высшая школа, 1973. - 293 с.

Лапин В.Е., Юровицкий Ю.Г. О внутривидовых закономерностях созревания и динамики плодовитости у рыб. - Журн.общ.биол., 1959, т.20, № 6, с. 439-446.

Лукин А.В. Зависимость плодовитости рыб и характера их икринметания от условий обитания. - Изв. АН СССР, сер.биол., 1948, № 5, с. 566-574.

Лукин А.В. Возраст полового созревания и продолжительность жизни рыб как один из факторов борьбы за существование. - Изв. Казан.ФАН СССР, сер.биол., 1949, № I, с. 63-79.

Лукин А.В., Штейнфельд А.П. Плодовитость главнейших промысловых рыб Средней Волги. - Изв. Казан.фил. АН СССР, сер.биол. и с.-х. наук, 1949, вып. I, с. 87-106.

Максудов И.Х. К вопросу об изучении плодовитости животных. - Сб. работ Бухар. гос. пед. ин-та, 1938, с. 28-32.

Маляин Р.А. Новый метод определения плодовитости рыб с мелкими икринками. - Зоол.журн., 1961, т.60, вып. 8, с.1261-1262.

Мейен В.А. Наблюдения над годичными изменениями яичника у окуня. - Рус. зоол.журн., 1927, т.7, вып.4, с. 75-102.

Мейснер В.И. Промысловая ихтиология. - М.-Л., 1933. -191 с.

Митарин К.И. Искусственное разведение байкальского омуля. - Вопр.ихтиол., 1960, вып.15, с.111-118.

Никаноров Ю.И. О популяционной плодовитости европейской ряпушки *Coregonus albula* L. в озерах Латвийской ССР. - Докл. АН СССР, 1959, т. 124, № 4. с. 947-949.

Никольский Г.В. Частная ихтиология. - М.: Сов.наука, 1950а. - 437 с.

Никольский Г.В. О динамике численности стада рыб и о так называемой проблеме продуктивности водоемов. - Зоол. журнал, 1960, т. 29, вып. 6. с. 489-500.

Никольский Г.В. О некоторых закономерностях динамики плодовитости рыб. - В кн.: Очерки по общ.вопр.ихтиол. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. - 199 с.

Никольский Г.В. О формах приспособлений к саморегуляции численности популяции у рыб. - Журн.общ.биол., 1960, т. 21, № 4.

Никольский Г.В. Экология рыб. - М., 1961. - 364 с.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. - М.: Пищевая промышленность, 1965. - 382 с.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. - М.: Пищевая промышленность, 1974а. - 446 с.

Овен Л.С. О специфике порционного икротетания и о плодовитости черноморской султанки. - Вопр. ихт., 1961а, вып. 17, с. 33-38.

Овен Л.С. Овогенез и годичный цикл изменений яичников у черноморской султанки. - Тр. Карадаг. биол. станции, 1961б, вып. 17, с. 17-23.

Овен Л.С. 1962. О порционном икротетании у некоторых черноморских рыб. - Вопросы экологии, 1962, т. 5, с. 149-150.

Одум Ю. Основы экологии. - М.: Мир, 1975. - 740 с.

Павлов П.И. Материалы по биологии севанской форели. - Тр. Севан. гидробиол. станции, 1951, т. 12. с. 35-42.

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

Персов Г.М. К вопросу об источниках пополнения фонда половых клеток (на примере стерляди и других осетровых). - Архив анат., гистол. и эмбриол., 1958, т. 35, № 3, с. 51-57.

Персов Г.М. Анализ изменения плодовитости у рыб на примере горбуши, акклиматизируемой в бассейне Белого и Баренцева морей. - Вопр. экологии, 1962, т. 5. - 160 с.

Персов Г.М. "Потенциальная" и "конечная" плодовитость рыб на примере горбуши, акклиматизируемой в бассейне Белого и Баренцева морей. - Вопр. ихтиол., 1963, т. 3, вып. 2 (28), с. 490-496.

- Петлина А.П. О размножении ерша Обь-Иртышского бассейна. - В кн.: Вопросы зоологии. Томск, 1966, с. 124-126.
- Пиху Э.Р. О плодовитости порционно-нерестующих рыб озера Выртсыярв. - Материалы VI научной конф. по изуч. водоем. Прибалтики. Вильнюс, 1958, с. 52-68.
- Подлесный А.В. Белорыбца *stenodus leucichthys* Guld. - Тр. Сиб.отд. ВНИОРХ, 1947, т. 7, вып. I, с. 57-62.
- Правадин И.Ф. Руководство по изучению рыб. - Л., 1939. - 246 с.
- Правадин И.Ф. Вопросы методики икhtiологических исследований. 4. Методы определения плодовитости рыб. - Тр. Карельск.фил.АН СССР, 1958, вып. 13, с. 167-198.
- Правадин И.Ф. Руководство по изучению рыб.-М.: Пищевая промышленность, 1966. - 306 с.
- Пробатов А.Н., Фридланд И.Г. Некоторые закономерности изменения плодовитости у тихоокеанской сельди. - Уч.зап.Рост.гос.ун-та, 1957, т. 28, вып. 5, с. 141-149.
- Пузанов И.И. Что такое видовая плодовитость? - В кн.: Проблемы экологии, Томск, Изд-во Том ун - та, 1967, т. I, с. 18-24.
- Равен Х. Оогенез.-М.: Мир, 1964. - 306 с.
- Райцина С.С. Происхождение и развитие половых клеток. - В кн.: Современные проблемы сперматогенеза. М., 1982, с. 5-12.
- Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика.-М.: Высшая школа, 1967. - 326 с.
- Ромойс Б. Микроскопическая техника. - М., 1954. - 412 с.
- Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб.-М., 1963. - 35 с.
- Северцов С.А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных.-М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1941. - 316 с.
- Сергеев Р.С., Пермитин И.Е., Ястробков А.А. О плодовитости рыб Рыбинского водохранилища. - Тр.Биол.станции, Борок, 1955, вып. 2, с. 278-300.
- Скориков А. Из биологии осетровых. I. К плодовитости осетровых. - Вестн.рыбпромыш., 1911, т. 26, № I, с. 14-27.
- Соколов Н.П. Плодовитость сазана Каспийско-Волжского района. - Тр. Среднеаз.гос.ун-та, серия УШ-а (зоол.), 1933, вып.13, с. 95-98.
- Соколов Л.И. О популяционной плодовитости сибирского осетра реки Лены. -Научн.докл.высш.школы. Биол.науки, 1964, № 3,

с. 23-26.

Соколов Л.И. Созревание и плодовитость сибирского осетра реки Лены. - *Вопр.ихтиол.*, 1965, т.5, вып. I, с. 70-82.

Солдатов В.К. Исследования осетровых Амура. - *Материалы к познанию русского рыболовства*, 1915, т.13, вып. I2, с. 38-64.

Солдатов В.К. Промысловая ихтиология. Часть I. *Общая ихтиология*. - М.-Л.; Снабтехиздат, 1934. - 319 с.

Спановская В.Д. Относительная плодовитость рыб (определение, использование как показателя разнокачественности самок). - В кн.: *Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов*. Вильнюс: Мокслас, 1976, ч. 2, с. 63-69.

Спановская В.Д., Григораш В.А. К методике определения плодовитости одновременно и порционно икротечущих рыб. - В кн.: *Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов*. Вильнюс, 1976, ч.2, с. 64-62.

Спановская В.Д., Григораш В.А., Лягина Т.Н. Динамика плодовитости рыб на примере плотвы. - *Вопр.ихтиол.*, 1963, т. 3, вып. I, с. 67-83.

Суворов Е.К. *Основы ихтиологии*. -Л., 1948, - 570 с.

Терентьев П.В., Ростова Н.С. *Практикум по биометрии*. -Л. 1977. - 125 с.

-

Турдаков А.Ф. Воспроизводительная система самцов рыб.- *Фрунзе; Илим*, 1972. - 279 с.

Турин П.С. Плодовитость Иссык-кульского голого османа. - *Тр. Биол. ин-та Кир. фил. АН СССР*, 1950, вып. 3, с. 145-159.

Чернышев О.Б. Типы половых циклов у рыб средних широт. - *Третье всесоюзное совещание эмбриологов*, 1960. - 180 с.

Чугунова Н.И. *Руководство по изучению возраста и роста рыб*. - М., 1959. - 162 с.

Чугунова Н.И., Петрова Е.Г. Приспособительные особенности нереста черноморской хамсы (созревание и плодовитость). - *Вопр. ихтиол.*, 1953, вып. I, с. 68-72.

Applegate V.C, 1949, *Sea lamprey investigations. II. Egg development, maturity, egg production, and percentage on unspawned eggs of sea lampreys, Petromyzon marinus, captured in several Lake Huron tributaries*. - *Papers Michigan Acad. Sci., Arts and Lett.*, v. 35, p. 1-237.

Baxter I.G. 1959. Fecundities of winter-spring and summer-autumn herring spawners. - J. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 25, N 1, p. 85-120.

Carbine W.F. 1943. Egg production of the northern pike, *Esox lucius* L., and the percentage of survival eggs and young on the spawning grounds. - Papers Michigan Acad. Sci., Arts and Lett., v. 29, p. 4-182.

Carufel L.H. 1963. Life history of saugers in Garrison Reservoir. - J. Wildlife Manag., v. 27, N 3, p. 93-124.

Franz V. 1909. Die Eiproduction der Scholle (*Pleuronectes platessa* L.) - Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland, N.F., Bd. 9, H. 1, N 11, S. 1300-1420.

Fulton T.W. 1891. The comparative fecundity of sea-fishes. - Ninth Annual Rept. Fish. Board Scotland, p. 17-98.

Hardisty M.W. 1961. Oocyte numbers as a diagnostic character for the identification of ammocoetes species. - Nature, London, v. 191, N 4794, p. 121-142.

Hardisty M.W., 1963. Fecundity and speciation in lampreys. - Evolution, v. 17, N 1, p. 17-22.

Hardisty M.W. 1964. The fecundity of lampreys. - Arch. Hydrobiol., Bd. 60, N 3, p. 42-48.

Hickling C.F. 1940. The fecundity of the herring of the Southern North Sea. - J. Marine Biol. Assoc. U.K., v. 24, N 2, p. 142-211.

Ibrahim K.H. 1957. Bionomics of forage fishes: Observations on the fecundity of three common species of minor barbels. - J. Bombay Natur. History Soc., v. 54, N 4, p. 39-128.

Kändler R. and Dutt S. 1958. Fecundity of Baltic herring. - Rapp. et process - verbaux Conseil perman. internat. explorat. mer. v. 143, p. 132-148.

Leeuwenhoek A., van, 1695. Arcana naturae detecta. Defft (Delphis Batavorum) apud Henricum a Krooneveld.

Mitchell A.M., 1913. The egg-production of certain fishes. Fifth Rept., for 1908-1911, Fish. Board Scotland, ser. North Sea Fish. Invest.

Pitt T.K. 1964. Fecundity of the American plaice, *Hippoglossoides platessoides* (Fabr.), from Grand Bank and Newfoundland areas. - J. Fish. Res. Board Canada, v. 21, N 3, p. 597-612.

Raitt D.S. 1933. The fecundity of haddock. - Scient. Invest. Fish. Board Scotland, N 1 (for the year 1932). Edinburg.

Rasquin P. and Hafter E. 1951. Age changes in the testis of the teleost, *Astyanax mexicanus*. - J. Morphol., v. 89, N 3, p. 142-230.

Reibisch J. 1899. Ueber die Eizahl bei *Pleuronectes platessa* und die Alterbestimmung dieser Form aus den Otoliten. - Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Kiel, N.F., Bd. 4.

Vladykov V.D. and Legendre V. 1940. The determination of the number of eggs in ovaries of brook trout (*Salvelinus fontinalis*). - Copeia, N 4, p. 1428-1510.

О Г Л А В Л Е Н И Е

ВВЕДЕНИЕ	3
Глава 1. Вопросы терминологии по плодовитости рыб	7
1.1. История разработки данной проблемы.	7
1.2. Общее определение понятия "плодовитость"	8
1.3. Индивидуальная плодовитость	14
1.4. Популяционная плодовитость	18
1.5. Видовая плодовитость	21
Глава 2. Методики определения плодовитости рыб	26
2.1. Методики сбора материала и его фиксирование	26
2.2. Способы подсчета икринок	28
2.3. Методы определения плодовитости	30
Глава 3. Зависимость плодовитости рыб от некоторых биологических показателей	36
3.1. Зависимость плодовитости самок от длины тела, массы, возраста	36
3.2. Зависимость плодовитости от темпа, роста, упитанности, коэффициента зрелости, жирности	53
Глава 4. Стадии зрелости гонад и половые циклы костистых рыб	57
4.1. Методики сбора и обработки материала при гистофизиологических исследованиях	58
4.2. Общая схема гаметогенеза	61
4.3. Сперматогенез и стадия зрелости семенников.....	65
4.4. Особенности оогенеза и стадия зрелости яичников	79
ЛИТЕРАТУРА	96

Альбина Петровна Петлина

Определение плодовитости и стадий зрелости рыб

Учебное пособие

Редактор Л.И. Джанова

ИБ 1910

Подписано в печать 15.01.87. КЗ 06035

Формат 60x84 ¹/₁₆. Печать офсетная. Печ.л. 7,25

Усл.печ.л. 6,74. Уч.-изд.л. 5,9.

Тираж 300

Заказ 788

Цена 20 к.

Издательство ТГУ, 634029, Томск, ул.Никитина, 4
Ротапринт ТГУ, 634029, Томск, ул.Никитина, 4



ИЗДАТЕЛЬСТВО
ТОМСКОГО
УНИВЕРСИТЕТА