

УДК 597.553.2

Ю. К. Кузнецов, М. В. Мосягина

## ОСОБЕННОСТИ ГАМЕТОГЕНЕЗА САМЦОВ ПАЛИИ (*SALVELINUS ALPINUS COMPLEX*) В УСЛОВИЯХ СПЕЦИАЛИЗИРОВАННОГО РЫБОВОДНОГО ХОЗЯЙСТВА

### Введение

При разведении тех или иных объектов в рыбоводных хозяйствах обыкновенно возникают вопросы, связанные с их воспроизводительной способностью: ход гонадо- и гаметогенеза, время полового созревания, половой цикл, возможные нарушения в ходе гаметогенеза. Особенно необходимы исследования репродуктивного потенциала объектов, новых для данного хозяйства, которые предполагается в дальнейшем ввести в рыбоводную практику.

Таким объектом в Федеральном селекционно-генетическом центре рыбоводства (ФСГЦР) в Ропше (Ленинградская область) стала, в частности, ладожская палия, принадлежащая к роду гольцов (*Salvelinus*). Палия является для России новым и, как предполагается, перспективным рыбоводным объектом, поскольку другие формы гольцов проявили хорошие рыбоводные качества в хозяйствах ряда европейских стран [9, 11]. Настоящая работа посвящена исследованию особенностей гаметогенеза самцов палии, поскольку у них выявлены некоторые отклонения, которые могут иметь значение для хозяйственного освоения этой формы гольца.

### Материал и методы исследования

Для исследования были взяты особи ладожской палии разного возраста: 1 год (29.11.01), 1 год и 5 месяцев (14.05.02), 2 года (16.03.01), 2 года и 8 месяцев (16.11.01), 3 года и 2 месяца (15.05.02), 3 года и 5 месяцев (16.08.02) и 3 года и 9 месяцев (16.12.02). Рыбы двух первых выборок принадлежали к поколению 2000 г., остальные к поколению 1998 г. Под поколением данного года понимается поколение года, в котором произошло оплодотворение. Возраст отсчитывался от момента вылупления. Всего было исследовано 64 самца.

Среднемесячная температура воды в емкостях, где содержались рыбы, колебалась в течение 2001 г. следующим образом: от 5,4 °С в январе до 9,8 °С в июле, после чего постепенно снизилась до 4,4 °С в декабре. В 2002 г. в январе среднемесячная температура была 4,6 °С. В июле она поднялась до 10 °С и в декабре была равна 4 °С.

Гонады рыб были подвергнуты стандартной гистологической обработке: фиксация в жидкости Буэна, проводка по спиртам повышающейся концентрации, заливка в парафин, изготовление срезов толщиной 5 мкм, окраска железным гематоксилином по Гейденгайну.

Цифровая фотосъемка и дальнейшая обработка микрофотографий производились на оборудовании ЦКП «Хромас» БиНИИ СПбГУ: использовались микроскоп

Leica DMRXA и камера Leica DC 500. Увеличения, которые приводятся в подписях под рисунками, являются увеличениями объектива микроскопа, поскольку съемка производится без окуляров.

К сожалению, информация о биологии ладожской палии скудна. Сведения о гаметогенезе самцов практически отсутствуют. Очень мало сведений и о сперматогенезе других гольцов. Лишь в работе Н. Е. Хендерсон [10] довольно подробно описывается сперматогенез гольца *Salvelinus fontinalis*. Рыб в этой работе выдерживали в открытых танках.

### Результаты исследования и обсуждение

В возрасте 1 года (29.11.01) и 1 года и 5 месяцев (14.05.02) семенники находились в I неактивной стадии зрелости, по И. Г. Мурза и О. Л. Христофорову [6]. В дальнейшем мы будем ссылаться на шкалу стадий зрелости, разработанную этими авторами для лосося и кумжи. Эта шкала вполне подходит и для палии. В семенниках рыб этих возрастов можно было видеть многочисленные гнезда сперматогоний (рис. 1). Иногда сперматогонии группировались вокруг небольшого просвета.

В возрасте около двух лет (16.03.01) микроанатомическая структура семенников уже полностью сформирована: есть семявыносящий проток и видны просветы в семенных канальцах (рис. 2).

В дальнейшем вплоть до 16 августа 2002 г. (до возраста 3 года и 5 месяцев), т. е. в течение почти полутора лет, гистологическая структура семенников меняется мало. Увеличивается лишь толщина прослоек между семенными канальцами. Семенники в это время росли сравнительно медленно. Величина гонадо-соматического индекса (ГСИ) увеличилась всего лишь от 0,05 до 0,14 %. Митотическая активность сперматогоний была низкой, и увеличение массы семенников шло не только за счет увеличения числа сперматогоний, но и, очевидно, в значительной степени за счет нарастания массы соединительной

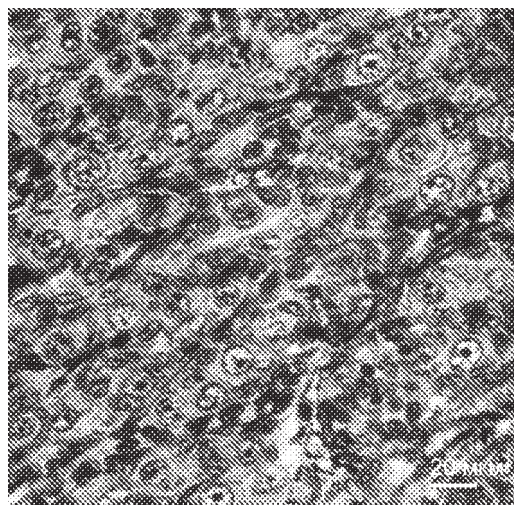


Рис. 1. Участок семенника I неактивной стадии зрелости

Видны небольшие гнезда сперматогоний.  
Возраст самца 1 год 5 месяцев (14.05.02), масса 72 г.  
Увеличение  $\times 40$ .

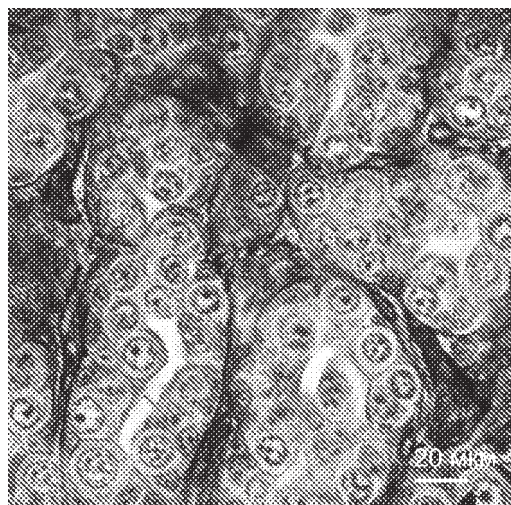


Рис. 2. Участок семенника I активной стадии зрелости

Видны просветы семенных канальцев.  
Возраст самца 2 года (16.03.01), масса 452 г.  
Увеличение  $\times 40$ .

ткани. За период с 16 марта 2001 г. по 16 августа 2002 г. исследовано 35 самцов одного и того же поколения (выборки 16 марта и 16 ноября 2001 г. и 15 мая и 16 августа 2002 г.). При этом у 34 самцов из 35 мы наблюдали картины, характерные для так называемой «попытки сперматогенеза». Это явление было неоднократно описано у разных лососей [3–5, 7, 8 и др.].

«Попытка сперматогенеза» проявляется в том, что в семеннике обнаруживается большее или меньшее число крупных цист, в которых происходит активный сперматогенез. Обычно такие цисты наблюдаются вблизи семявыносящего протока и половой артерии.

В цистах могут быть сперматоциты I и II порядков, сперматиды и даже сперматозоиды (рис. 3). Встречаются эти цисты также в центральных и краевых участках семенников. Подчеркиваем, что подобные картины наблюдались у всех самцов, кроме одного, во все сроки фиксации на протяжении периода от 16 марта 2001 г. до 16 августа 2002 г. Площадь, занимаемая такими цистами на срезе семенника, могла быть разной у разных особей, но в целом она была безусловно меньше площади остальной его ткани, где в семенных канальцах были только сперматогонии. «Попытка сперматогенеза» отражает факт несвоевременного вступления небольшой части сперматогоний в процесс сперматогенеза, когда организм молодых самцов ни энергетически, ни физиологически к нему не подготовлен. Следствием такого преждевременного созревания мужских половых клеток является их гибель. Действительно, на протяжении всего указанного периода в тех семенниках, где зафиксирована «попытка сперматогенеза», т. е. практически во всех, наблюдались картины различных вариантов ликвидации преждевременно развившихся мужских половых клеток (рис. 4). Погибшие клетки лизируются или фагоцитируются в просвете семенного канальца проникшими туда из соединительнотканной стромы семенника клетками фагоцитами (рис. 5). Образовавшийся детрит в конечном итоге попадает по системе семенных канальцев в семявыносящий проток (рис. 6).

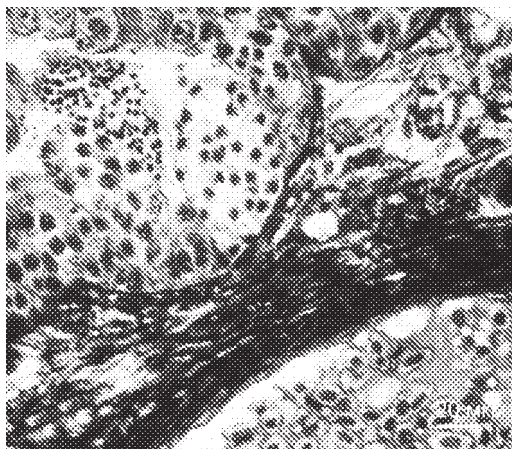


Рис. 3. «Попытка сперматогенеза» у самца в возрасте двух лет (16.03.01)

Видны цисты со сперматоцитами и сперматидами вблизи от половой артерии. Масса самца 468 г. Увеличение  $\times 40$ .

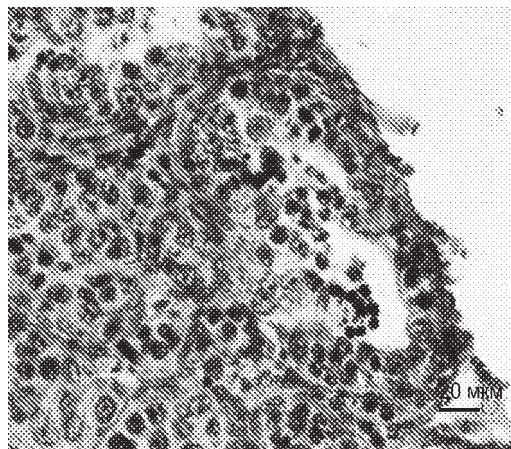
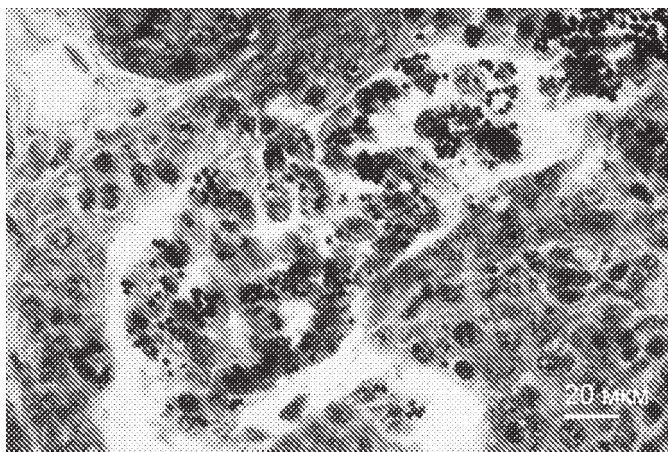


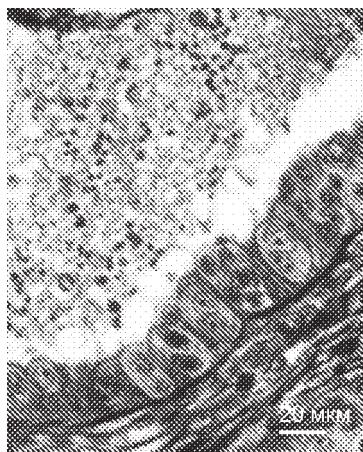
Рис. 4. Погибшие в ходе «попытки сперматогенеза» половые клетки в просвете семенного канальца

Возраст самца 3 года 2 месяца (15.05.02), масса 1570 г. Увеличение  $\times 40$ .





*Рис. 5.* Фагоцитоз половых клеток, погибших в ходе «попытки сперматогенеза», в просвете семенного канальца  
Возраст самца 3 года 5 месяцев (16.08.02), масса 2450 г.  
Увеличение  $\times 40$ .

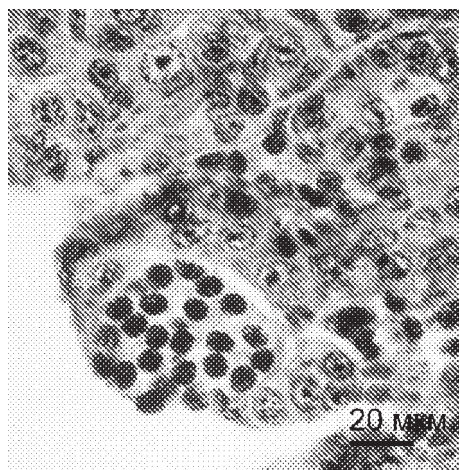


*Рис. 6.* Детрит в просвете семявыносящего протока в семеннике самца, предпринявшего «попытку сперматогенеза»  
Возраст самца 2 года (16.03.01), масса 664 г. Увеличение  $\times 40$ .

На всем протяжении вышеуказанного периода (16 марта 2001 — 16 августа 2002 г.) мы встречали в гонадах самцов также цисты со сперматогониями типа Б (рис. 7), т. е. сперматогониями, образующими клоны и вступающими в процесс активного сперматогенеза. Очевидно, преждевременное созревание небольшого числа мужских половых клеток постоянно провоцируется в условиях содержания рыб, и вместо погибающих клеток все время появляются новые. Возможно также, что преждевременно созревающие или созревшие мужские половые клетки могут сравнительно долго сохраняться в семеннике.

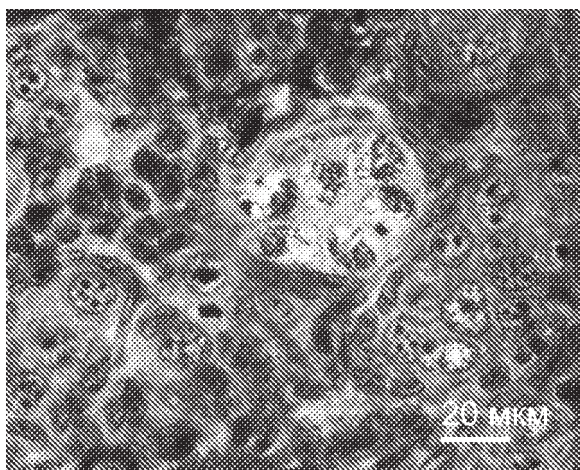
Интересным представляется тот факт, что в семенниках многих исследованных самцов встречаются женские половые клетки. У более молодых самцов это гнезда с мейоцитами (рис. 8). Позже в семенниках можно встретить одиночные ооциты периода протоплазматического роста (превителлогенеза) или даже их группы (рис. 9). И. Г. Мурза [3] сообщает, что у самцов сеголеток заводской молодежи лосося ооциты, как правило, встречаются в более развитых гонадах, в частности в семенниках карликовых самцов. Автор полагает, что наличие ооцитов связано с ускоренным развитием семенников. Таким образом, у самцов палии наблюдалась тенденция к ускорению полового созревания, которая проявлялась как в форме «попытки сперматогенеза», так и в виде появления ооцитов в ткани семенников.

Ускорение развития семенников можно объяснить особенностями гормонального баланса самцов в данных искусственных условиях. Одной из таких предполагаемых особенностей может быть повышенное содержание женских половых гормонов в крови. Измененный гормональный баланс мог, с одной стороны, вызвать торможение митотической активности сперматогоний, а с другой — стимулировать «попытку сперматогенеза» и передифференцировку некоторых сперматогоний в женском направлении, в результате чего в семенниках появляются мейоциты, а позже и ооциты периода протоплазматического роста. В то же время дальнейшее развитие мужских половых клеток в цистах тормозилось



*Рис. 7.* Циста со сперматогониями типа Б в семеннике самца, предпринявшего «попытку сперматогенеза»

Возраст самца 2 года 8 месяцев (16.11.01), масса 1182 г. Увеличение  $\times 40$ .



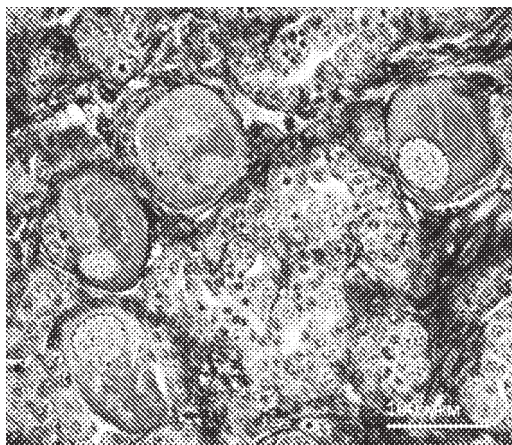
*Рис. 8.* Гнездо с мейоцитами в семеннике I неактивной стадии зрелости

Возраст самца 1 год (29.11.01), масса 28 г. Увеличение  $\times 40$ .

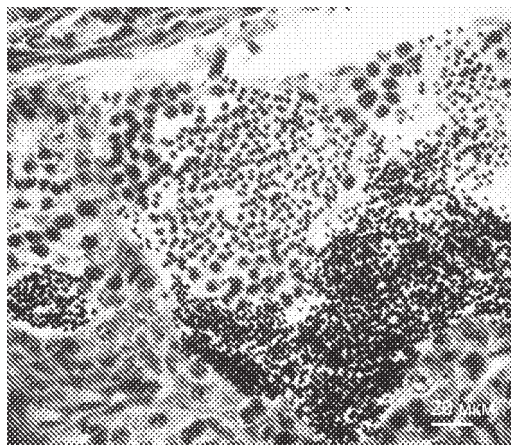
некими факторами, способствующими гибели этих преждевременно развившихся клеток, что и наблюдалось в семенниках исследованных нами самцов. Некоторые участки ткани семенников, прежде всего находящиеся вблизи от семявыносящего протока и половой артерии, оказались особенно чувствительными к повышенному содержанию половых гормонов или к иному, чем в природе, их соотношению. Сам же предполагаемый гормональный дисбаланс, возможно, возник именно в данных условиях содержания рыб (количество и состав корма, ход годовых температур, освещенность, содержание кислорода в воде, качество воды, плотность посадки, пересадки и ряд других факторов).

16 августа 2002 г. у всех самцов мы констатировали «попытку сперматогенеза». Однако на гистологической картине гонад одного из них остановимся подробнее. Еще при вскрытии мы обратили внимание на «мраморную» окраску его семенников: серовато-беловатые пятна неправильной формы чередовались со светло-бежевыми. ГСИ у этого самца был равен 0,22 %. На гистологических препаратах семенников в районе семявыносящего протока, на периферии и в ряде центральных участков гонад были видны крупные цисты со сперматоцитами и сперматидами, а также скопления сперматозоидов, вышедших из цист (рис. 10). На срезах присутствовали также многочисленные мелкие цисты со сперматогониями типа Б. С первого взгляда такое состояние семенников можно было бы отнести к III стадии зрелости. Однако во многих их участках видны широкие просветы семенных канальцев, которые выглядят так, как будто их лишь недавно покинули массы сперматозоидов (рис. 11). Вероятно, часть спермиев действительно покинула семенные канальцы и поступила в семявыносящий проток и далее наружу в результате небольших поллюций. Другая же часть вместе с отторгнутыми в просветы канальцев сперматоцитами и сперматидами лизировалась на месте и в составе детрита также поступала в семявыносящий проток. В последнем мы действительно наблюдали детритные массы. Однако часть мужских половых клеток подвергается фагоцитозу непосредственно





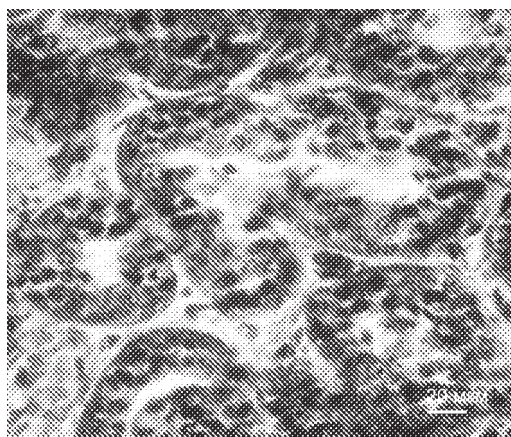
*Рис. 9.* Ооциты периода протоплазматического роста в семеннике I активной стадии зрелости. Возраст самца 2 года (16.03.01), масса 363 г. Увеличение  $\times 20$ .



*Рис. 10.* Участок семенника самца, осуществившего «массированную попытку сперматогенеза». Циста со сперматоцитами, сперматидами и спермиями. Возраст самца 3 года 9 месяцев (16.12.02), масса 1898 г. Увеличение  $\times 40$ .

в просветах семенных канальцев, и подобные картины соответствовали в данном случае картине, изображенной на рис. 5. Представляется, что для такого состояния семенников следует ввести термин «массированная попытка сперматогенеза». При обычной «попытке сперматогенеза» стимулируется к дальнейшему развитию незначительная часть сперматогоний. В данном же случае такая «попытка» захватила очень большой объем гонады, так что ее можно было бы принять за нормальное созревание, если бы не картины ликвидационных процессов, характерные для «попыток». Созревание не произошло, тем более что до сезона нереста было еще далеко. Между тем ликвидационные процессы уже шли полным ходом.

16 декабря 2002 г., через 4 месяца после предыдущей фиксации, были взяты для исследования 9 самцов палии того же поколения (1998). Среди них можно было выделить 4 группы. К первой из них мы отнесли двух особей с очень низким ГСИ (0,06–0,07 %), хотя эти рыбы в данной выборке принадлежали к наиболее крупным. Состояние гонад этих самцов оценили как I активную стадию зрелости. Семенные канальцы были сформированы. Сперматогонии в их стенках располагались в один ряд. В то же



*Рис. 11.* Другой участок семенника самца, осуществившего «массированную попытку сперматогенеза». В этом участке видны запустевшие семенные канальцы. Увеличение  $\times 40$ .

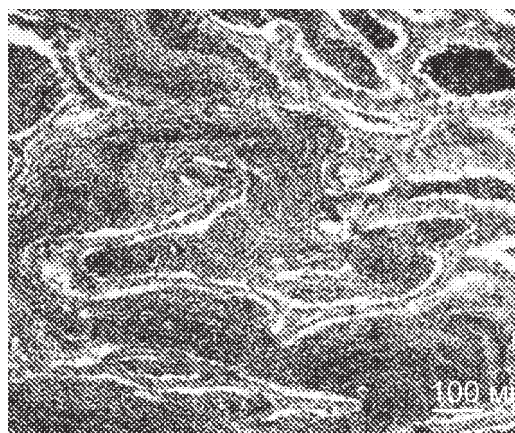


Рис. 12. Участок семенника V стадии зрелости, в котором семенные каналцы заполнены массами сперматозоидов

Возраст самца 3 года 9 месяцев (16.12.02), масса 1898 г. Увеличение  $\times 10$ .

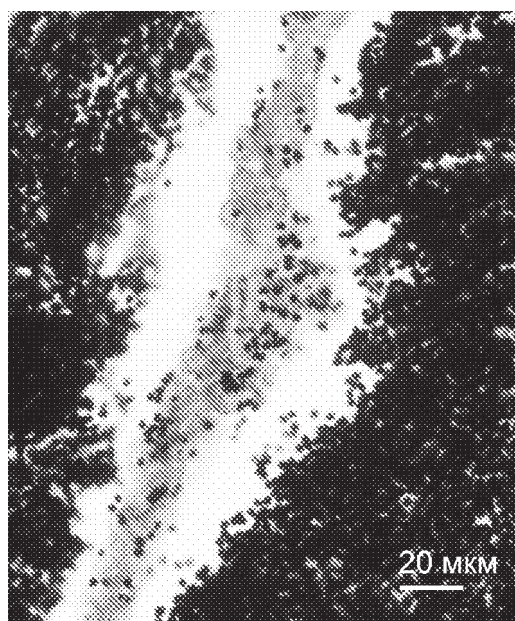


Рис. 13. Участок семенника V стадии зрелости, в котором семенные каналцы запустевают. Активный фагоцитоз спермиев клетками фолликулярного эпителия

Возраст самца 3 года 9 месяцев (16.12.02), масса 2673 г. Увеличение  $\times 40$ .

время в семенниках наблюдались картины слабо выраженной «попытки сперматогенеза» в виде небольших и немногочисленных цист со сперматоцитами, сперматидами и спермиями, локализованных вблизи от семявыносящего протока. В самом протоке был виден детрит, в котором различались не только сперматозоиды, но и мужские половые клетки более ранних фаз развития.

У двух самцов второй группы (ГСИ 2,19 и 3,35 %) края разрезов семенников оплывают. Гистологическая картина гонад соответствует V стадии зрелости. Большая часть площади срезов семенников занята скоплениями сперматозоидов (рис. 12). Семенные каналцы расширены, а их стенки, выстланные плоскими фолликулярными клетками, очень тонки. В других участках тех же семенников видим частично или полностью запустевшие каналцы с узкими просветами. В таких каналцах размеры фолликулярных клеток увеличиваются, и они становятся кубическими или даже призматическими. Их ядра также увеличиваются и становятся округлыми. Эти клетки активно фагоцитируют находящиеся в просвете каналца спермии (рис. 13).

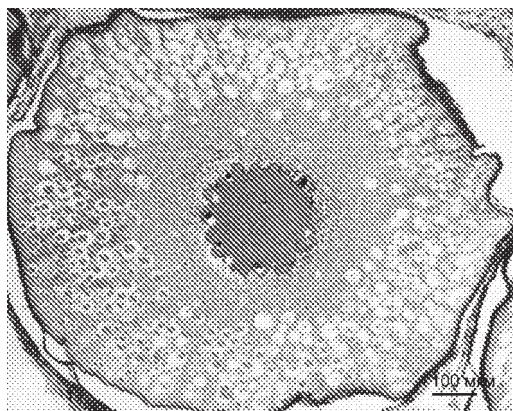
Таким образом, самцы второй группы созрели и были готовы к нересту, который не состоялся из-за отсутствия созревших самок. У самок этой выборки яичники находились в ранней III стадии зрелости. В них присутствовали ооциты различных этапов фазы вакуолизации периода трофоплазматического роста (рис. 14). Немногочисленные желтковые ооциты подверглись дегенерации. Поскольку созревшие сперматозоиды у самцов палии не могли долго находиться в семенниках, начался процесс их эвакуации, по-видимому, с помощью мелких поллюций, в процессе которых часть семенных каналцев запустела. Массированного вытекания спермы не было из-за того, что организм самцов и их воспроизводительная система не получили должной стимуляции, которая имеет место при нормальном нересте в присутствии созревших самок.



Помимо поллюций, в семенниках наблюдается и фагоцитоз спермиев.

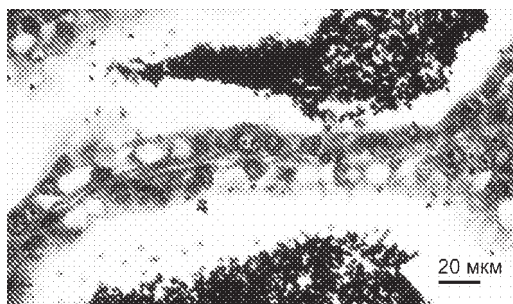
У третьей группы самцов (две особи с ГСИ 1,13 и 3, 33 %) площадь, занимаемая на срезах семенников частично или полностью запустевшими канальцами, значительно больше, чем у самцов второй группы, но при этом сохранились и участки с расширенными тонкостенными канальцами, которые заполнены большими массами сперматозоидов. Края разрезов семенников здесь также оплывают. Ясно, что у самцов третьей группы значительные массы сперматозоидов уже покинули семенники в ходе нескольких последовательных поллюций. У обоих вышеуказанных самцов семявыносящие протоки и семяпроводы были заполнены скоплениями сперматозоидов. Одновременно в канальцах идет фагоцитоз, а в некоторых местах и лизис спермиев. Фагоцитоз осуществляют как уплощенные, так и крупные фолликулярные клетки кубической формы. Во многих участках видны сильно увеличенные и вакуолизированные (пузыревидные) фолликулярные клетки, которые также фагоцитируют спермии (рис. 15). Именно такого рода клетки описаны, в частности, И. Г. Мурза и О. Л. Христофоровым [5] у самцов лосося в посленерестовый период. В других случаях спермии в просветах канальцев фагоцитируют клетки-фагоциты, мигрирующие из соединительной ткани семенника. Картина такого фагоцитоза аналогична картине, изображенной на рис. 5. Состояние семенников на гистологических препаратах напоминает посленерестовое состояние. Однако самцы этой группы, как и самцы второй группы, не могли отнереститься естественным путем, поскольку не было созревших самок.

Состояние гонад самцов четвертой группы (три особи с ГСИ 0,76; 0,84 и 2,26 %) мы оцениваем как «массированную попытку сперматогенеза». В семенниках этих самцов канальцы, заполненные спермиями, практически отсутствуют или их очень мало. Там, где сперматозоиды в канальцах еще остались, наблюдается их фагоцитоз фолликулярными клетками или клетками, проникшими внутрь канальцев из соединительнотканной стромы семенников. Характерной чертой семенников всех этих самцов является наличие большого количества сперматогоний, которые располагаются в стенках семенных канальцев в 1–2 ряда, а иногда и более. Благодаря этому стенки канальцев кажутся утолщенными (рис. 16).



*Рис. 14.* Ооциты фаз вакуолизации в яичнике самки одного поколения с самцами, взятыми для исследования 16.12.02

Возраст 3 года 9 месяцев. Масса самки 2088 г.  
Увеличение  $\times 10$ .



*Рис. 15.* Вакуолизированные (пузыревидные) фолликулярные клетки, участвующие в фагоцитозе спермиев, в семеннике самца из выборки 16.12.02

Возраст 3 года 9 месяцев. Масса самца 1958 г.  
Увеличение  $\times 40$ .



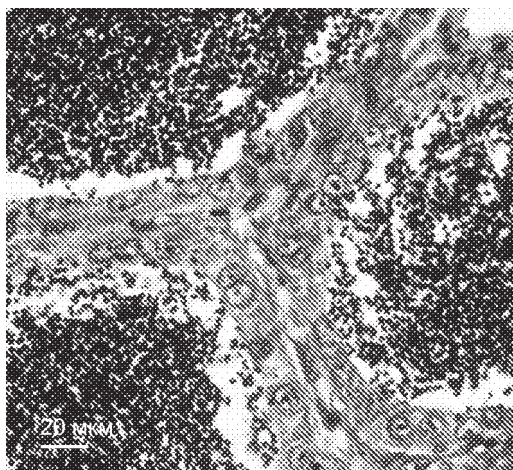


Рис. 16. Участок семенника самца из выборки 16.12.02

Возраст 3 года 9 месяцев. В просветах канальцев сохранились значительные массы сперматозоидов. Сперматогонии в стенках канальцев расположены в 1–2 ряда. Масса самца 1395 г. Увеличение  $\times 40$ .

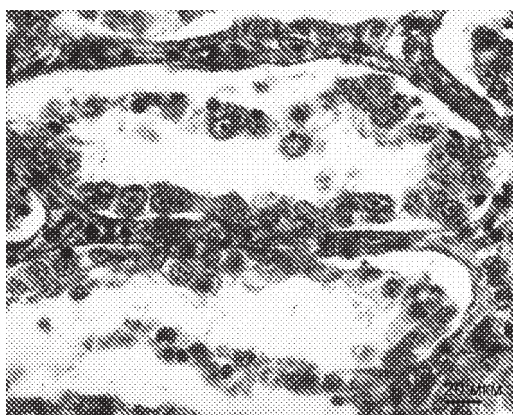


Рис. 17. Участок семенника самца из выборки 16.12.02

Возраст 3 года 9 месяцев. Отторжение фолликулярных клеток в просвет семенного канальца. Вместе с ними в просвет попадают и сперматогонии. Масса самца 1291 г. Увеличение  $\times 40$ .

в просвет канальцев и в их оголившихся стенках остаются только некоторые сперматогонии, окруженные немногими фолликулярными клетками. Однако в данном случае картины посленерестового состояния наблюдаются у самцов, которые не участвовали в нересте.

Подводя итоги, отметим следующее.

1. Нам неизвестно, существуют ли различия в скорости полового созревания самцов и самок ладожской палии в естественных условиях. В условиях ФСГЦР часть самцов созрела

У самцов второй и третьей групп сперматогонии в стенках канальцев единичны. При обычной «попытке сперматогенеза», которая была зарегистрирована нами у подавляющего большинства самцов палии весной и летом 2002 г., в активный сперматогенез вовлекалась небольшая часть сперматогоний, как правило, вблизи от семявыносящего протока и половой артерии. У самцов четвертой группы из выборки 16 декабря 2002 г. в процесс активного сперматогенеза была, по видимому, вовлечена очень большая часть сперматогоний по всему объему семенников. Эта часть и образовала цисты, в которых мужские половые клетки дошли до созревания, сформировав значительные скопления сперматозоидов, впоследствии выведенных наружу в процессе последовательных поллюций. Однако немалая часть сперматогоний сохранилась в стенках канальцев, что мы и наблюдаем на препаратах.

В семенниках самцов всех групп зрелые сперматозоиды либо были эвакуированы из семенных канальцев, либо подверглись фагоцитозу и лизису на месте. В момент исследования у самцов второй–четвертой групп их осталось сравнительно мало. В семенниках самцов четвертой группы наше внимание привлекли картины отслоения фолликулярных клеток от соединительнотканых стенок канальцев. При этом в просвет канальцев попадают не только фолликулярные клетки, но и находившиеся среди них сперматогонии (рис. 17). Гибель тех и других предрешена. Подобную картину наблюдала и Н. А. Буцкая [1] в семенниках окуня, и она соответствует гистологической картине посленерестового состояния семенников (VI стадия зрелости), когда происходит сращивание фолликулярных клеток

в возрасте 3+, по крайней мере, на год раньше самок, хотя не исключаем, что в этом возрасте созрели и единичные самки. 16 августа 2002 г. нам попалась одна самка, которая предположительно могла бы созреть в том же году в обычные для палии сроки в сентябре–октябре.

2. Практически у всех самцов, за единственным исключением, на протяжении длительного периода времени мы наблюдали более или менее выраженную «попытку сперматогенеза». В некоторых случаях «попытку сперматогенеза» определили как «мас-сированную». При этом в активный сперматогенез вовлекалось большое число мужских половых клеток во всем объеме семенников. В какой степени эти явления распространены среди неполовозрелых самцов палии в естественных условиях, неизвестно, поскольку вообще мало известно о гаметогенезе и половых циклах палии.

3. Во всех случаях при «попытке сперматогенеза» преждевременно созревшие мужские половые клетки погибают. Создается впечатление, что у самцов происходит непрерывная стимуляция отдельных сперматогоний, поскольку картины «попыток сперматогенеза» мы встречали у самцов всех возрастов на протяжении весенне–летнего сезона 2002 г. Кроме того, у всех самцов встречались цисты со сперматогониями типа Б. Вполне возможно, что определенная стимуляция сперматогоний к дальнейшему развитию осуществляется постоянно, и на смену погибшим клеткам приходят новые контингенты преждевременно созревающих.

4. Вопрос о том, является ли «попытка сперматогенеза» у самцов палии нормальным явлением, требует и дальнейших исследований, и обсуждения. Поскольку это явление широко распространено и у других лососевых, то можно считать его нормальным. Во всяком случае оно не приводит в дальнейшем к потере особью репродуктивной способности. Вопрос следует перевести в другую плоскость: встречается ли «попытка сперматогенеза» у палии в естественных условиях столь же часто, как в искусственных? Если это не так, то можно в какой-то мере говорить об аномалии. В таком случае возникает другой вопрос: чем эта аномалия вызвана? Полагаем, что необычные условия существования, по сравнению с природными, могли вызвать у самцов палии определенный гормональный дисбаланс, который и спровоцировал перманентный процесс «попыток сперматогенеза».

5. Созревшие самцы не смогли отнереститься из-за отсутствия созревших самок. Поэтому у них происходит ликвидация «неостребованных» сперматозоидов. Сходный процесс ликвидации невыметанных сперматозоидов наблюдается у нормально нерестящихся самцов других лососевых. Только у самцов палии в данных условиях он происходит медленно. По всей видимости, семенники неотнерестившихся самцов палии освобождаются от части сперматозоидов, заполняющих семенные каналы, с помощью многочисленных мелких поллюций, механизм которых требует изучения. При нормальном нересте сперма вытекает обычно быстро, так как семенник получает мощный гормональный импульс со стороны гипофиза. В данном случае такого импульса не было. Кроме того, часть сперматозоидов лизируется или подвергается фагоцитозу. Все эти процессы наблюдаются и у самцов других рыб [1, 2, 5, 8] в том случае, если после нереста в семенниках остается значительное количество невыметанных сперматозоидов. Таким образом, ликвидация «неостребованных» сперматозоидов должна рассматриваться как адаптивный процесс, способствующий переходу самца к новому половому циклу.

\* \* \*

Приносим благодарность Т. В. Куликовой за помощь в работе на оборудовании ЦКП «Хромас» БиНИИ СПбГУ.

## Литература

1. Буцкая Н. А. Фолликулярный эпителий семенников и особенности его функции, связанные с типом нереста (на примере окуневых) // Зоол. журн. 1959. Т. 38. Вып. 12. С. 1844–1849.
2. Буцкая Н. А. Роль температуры и фотопериода в половом цикле ерша *Acerina cernua* (L.) (Percidae) // Вопр. ихтиол. 1980. Т. 20. Вып. 5 (124). С. 849–858.
3. Мурза И. Г. Исследование развития семенников сеголеток невского лосося, выращиваемых при различных температурных режимах // Изв. ГосНИОРХ. 1976. Т. 112. С. 113–117.
4. Мурза И. Г. Темп полового созревания кумжи бассейна Балтийского моря // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. 1985. Вып. 228. С. 136–162.
5. Мурза И. Г., Христофоров О. Л. Сперматогенез и половой цикл самцов атлантического лосося *Salmo salar* L. 1. Становление репродуктивной функции и периодизация цикла развития семенников // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. 1983. Вып. 200. С. 50–77.
6. Мурза И. Г., Христофоров О. Л. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Л., 1991. 102 с.
7. Христофоров О. Л., Мурза И. Г. Некоторые аспекты изучения развития и функции гонад у атлантического лосося // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. 1985. Вып. 238. С. 821–823.
8. Billard R., Takashima F. Resorption of spermatozooids in the sperm duct of rainbow trout during the postspawning period // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1983. Vol. 49 (3) P. 387–392.
9. Eriksson L. O. Present progress and problems with the culture of Arctic Charr in Sweden // Workshop Arctic Charr biodiversity, conservation, management and culture. 10–13 September 2000, LUSTO, the Finnish Forest Museum. Punkaharju (Finland), 2000. P. 17.
10. Henderson N. E. The annual cycle in the testis of the eastern brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill) // Can. J. Zool. 1962. Vol. 40, N 4. P. 631–642.
11. Thorarensen H., Kristjánsson Th. Future prospects in Arctic Charr farming // Workshop on Arctic Charr biodiversity, conservation, management and culture. 10–13 September 2000, LUSTO, the Finnish Forest Museum. Punkaharju (Finland), 2000. P. 21.