

РГБ ОЛ  
20.001.005

ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ  
ПРУДОВОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА (ВНИИПРХ)

На правах рукописи

ИЛЯСОВА ВЕРА АЛЕКСАНДРОВНА

ГАМЕТОГЕНЕЗ И ПОЛОВЫЕ ЦИКЛЫ НОВЫХ ОБЪЕКТОВ  
РЫБОВОДСТВА И АККЛИМАТИЗАЦИИ В СВЯЗИ  
С ИСКУССТВЕННЫМ ВОСПРОИЗВОДСТВОМ

03.00.10 - ихтиология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

*Илясова*

Москва, 1995

Работа выполнена в отделе акклиматизации и сырьевых исследований Всероссийского научно-исследовательского института прудового рыбного хозяйства (ВНИИПРХ).

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук, профессор ДУШКИНА Л. А.

Доктор биологических наук, профессор СИМАКОВ Ю. Г.

Доктор биологических наук, с. н. с. ВИХМАН А. А.

Ведущая организация - Московская сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева.

Защита состоится <<19>> декабря 1995 г. в 11 час. на заседании диссертационного совета Д 117.04.01 при Всероссийском научно-исследовательском институте прудового рыбного хозяйства (ВНИИПРХ) по адресу:

141821, Московская область, Дмитровский район, пос. Рыбное, ВНИИПРХ.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ВНИИПРХ.

Автореферат разослан <<10>> ноября 1995 г.

Ученый секретарь  
диссертационного  
совета, канд. биол. наук

С. П. ТРЯМКИНА

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность проблемы.** Рыбохозяйственное использование внутренних водоемов России методами пастбищной аквакультуры предполагает решение проблемы конструирования экосистем и рациональное управление их функционированием, обеспечивающих поддержание оптимального санитарно-экологического состояния водоемов.

Основной стратегией пастбищного рыбоводства является использование поликультуры. Для ее реализации необходимо иметь ассортимент видов - объектов поликультуры и надежные технологии производства посадочного материала. Многолетние исследования ВНИИПРХ по акклиматизации и рыбохозяйственному освоению рыб позволили комплектовать генофонд новых для отечественного рыбоводства видов, изучить особенности размножения их в новых условиях обитания и при массовом воспроизводстве на специализированных предприятиях рыбохозяйственного комплекса страны (Виноградов, Ерохина, 1979; Виноградов, 1985).

В представляемой работе обобщены многолетние исследования гаметогенеза и половых циклов шести новых видов рыб, относящихся к четырем семействам и являющихся перспективными объектами пастбищной аквакультуры и рыбоводной мелиорации. Исследования выполнены в рамках отраслевой КЦП "Амур" (1981-1988 гг.) и проекта Миннауки России "Пресноводная аквакультура" (1989-1995 гг.).

**Цель и задачи.** Цель наших исследований - изучение закономерностей гамето- и гонадогенеза, половых циклов у рыб в процессе акклиматизации и на начальных этапах доместикации, разработка рекомендаций по технологии искусственного воспроизводства с учетом особенностей полового созревания (рис. 1).

В общей проблеме было выделено несколько конкретных задач:

- изучение структуры, локализации и количества первичных половых клеток в постэмбриогенезе;
- изучение процессов развития половых клеток и формирования гонад на ранних стадиях развития;
- описание и анализ хода гаметогенеза и полового цикла у самок;
- описание и анализ хода гаметогенеза и полового цикла у самцов;
- оптимизация способов искусственного воспроизводства с учетом особенностей протекания гаметогенеза у того или иного вида рыб.

**Фактический материал.** В диссертации подведены итоги исследований гамето- и гонадогенеза и половых циклов у новых объектов

Процессы развития половых клеток

Технологические операции

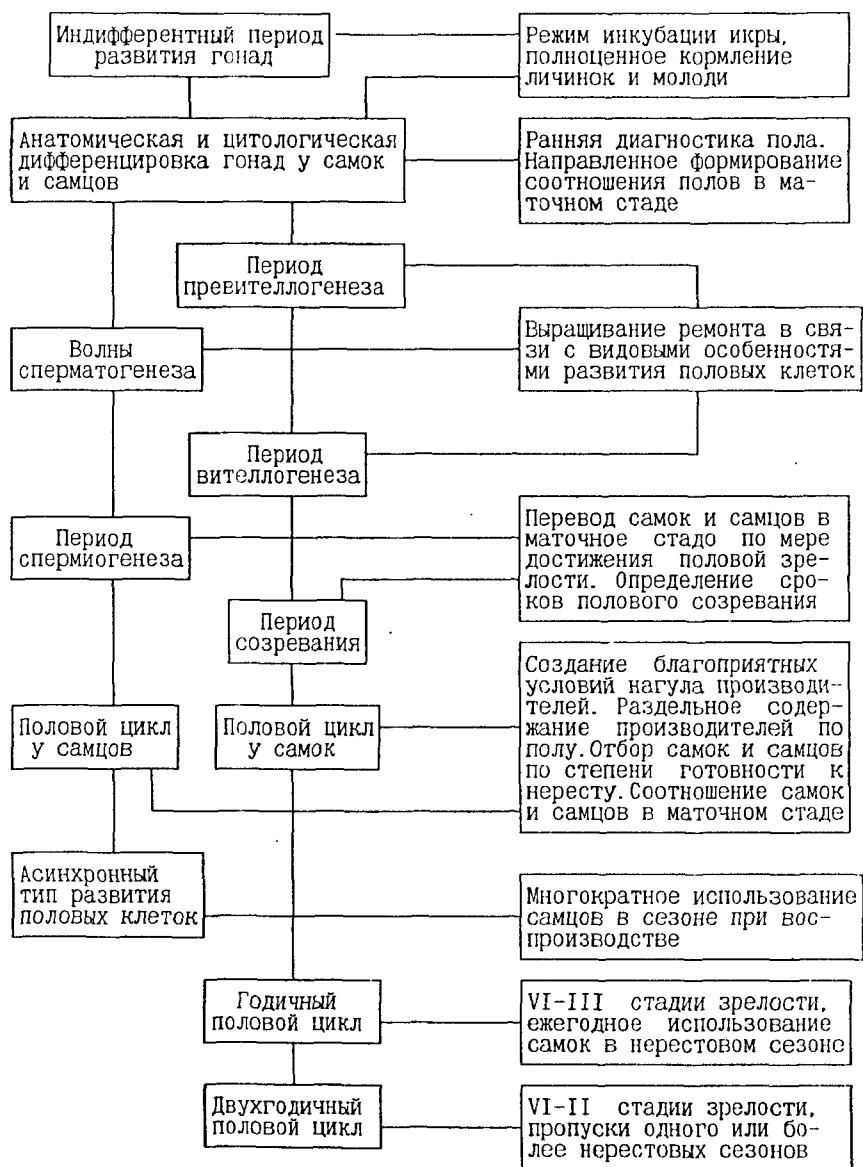


Рис. 1. Схема исследований

рыбоводства и акклиматизации представителей сем. **Ictaluridae**, **Polyodontidae**, **Cyprinidae**, **Catostomidae** выполненные в отделе акклиматизации ВНИИПРХ в период с 1975 по 1994 гг. При обобщении результатов экспериментальных работ использованы литературные материалы.

**Научная новизна.** Впервые в мировой и отечественной практике акклиматизации и рыборазведения изучены закономерности развития половых клеток и полового созревания, начиная от закладки первичных половых клеток до полового цикла у представителей сем. **Ictaluridae**, **Polyodontidae**, **Cyprinidae**, **Catostomidae**. Показано влияние новых условий обитания, искусственного содержания и выращивания на длительность протекания стадий гаметогенеза, развитие половых и питательных клеток. Разработаны практические рекомендации по совершенствованию способов искусственного воспроизводства рыб.

**Практическая ценность работы.** Установленные закономерности развития гонад и формирования половых клеток использованы при составлении технологических нормативов и инструкций по искусственному разведению канального сома, веслоноса, черного амура, буффало и других видов рыб - объектов акклиматизации и одомашнивания.

**Предмет защиты.** Закономерности формирования половых клеток, роста и развития гонад у представителей четырех семейств пресноводных рыб в процессе акклиматизации; научно-обоснованная система разведения и эффективного воспроизводства новых объектов рыбоводства.

**Апробация работы.** Результаты научных исследований, составляющих основу диссертации доложены на заседании методического совета ВНИИПРХ по проблемам акклиматизации (1975-1994 гг.), Ученом совете ВНИИПРХ (1975-1994 гг.), научно-методическом совете КЦП "Амур" (1981-1988 гг.).

**Публикации.** Результаты исследований по теме диссертации изложены в 28 работах, опубликованные в открытой печати, общим объемом 13 печатных листов.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация изложена на **297** стр. машинописного текста, включает введение, литературный обзор, материал и методы исследований и 4 главы основного содержания, обсуждения и выводов. Список литературы включает **371** наименований, в том числе **214** источников на иностранных языках. В тексте диссертации **118** рисунков (иллюстративных фотографий) и **18** таблиц.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### Объекты исследования

***Ictalurus punctatus* (Raf.)** относится к семейству **Ictaluridae**, отряду **Cypriniformes**, классу **Osteichthyes**, ряду **Pisces** (Никольский, 1971).

Канальный сом является одним из основных объектов товарного и спортивного рыбоводства в США. Сравнительная неприхотливость к условиям среды, высокие адаптивные способности, хороший рост, эффективная оплата корма и отличные гастрономические качества послужили причиной акклиматизации канального сома во многих странах, в том числе и в нашей стране.

Материалом для исследований послужили различные возрастные группы канального сома, выращенные от личинок, завезенных из США, а также полученные от производителей, выращенных в прудах рыбо-разводного завода "Горячий Ключ" в Краснодарском крае.

***Polyodon spathula* (Wal.)** относится к семейству **Polyodontidae**, отряду **Acipenseriformes**, классу **Osteichthyes** и ряду **Pisces** (Никольский, 1954).

Американский веслонос - единственный представитель отряда осетрообразных, питающийся планктоном. Именно эта особенность определила целесообразность интродукции веслоноса в Россию из США несмотря на то, что в нашей стране имеется большое разнообразие осетровых рыб.

Благодаря особенностям питания он представляет интерес не только для прудового рыбоводства, а, главным образом, для вселения в водоемы многолетнего регулирования (водохранилища, озера, водоемы-охладители), площадь которых в России составляет около 25 млн. га, в которых большие запасы биомассы планктона используются недостаточно.

Для исследований использовали различные возрастные группы веслоноса, полученные от личинок, завезенных из США, а также от производителей, выращенных в прудах рыбо-разводного завода "Горячий Ключ" в Краснодарском крае. Сбор материала проводили на протяжении всего периода формирования маточного стада, получения половых продуктов у достигших половой зрелости рыб, от повторно-нерестующих самок и самцов, у личинок и мальков новой (местной) генерации.

**Mylopharyngodon piceus** (Rich.) относится к семейству **Cyprinidae**, отряду **Cypriniformes**, классу **Osteichthyes**, ряду **Pisces** (Никольский, 1971).

Изучение черного амура как перспективного объекта рыбоводства и акклиматизации было начато в нашей стране одновременно с растительноядными рыбами. Выращивание племенного материала, формирование маточных стад и организация воспроизводства черного амура на рыбозаводном заводе "Горячий Ключ" позволило детально изучить особенности развития воспроизводительной системы.

**Ictiobus cyprinellus** (Val.) относится к семейству **Catostomidae**, отряду **Cypriniformes**, классу **Osteichthyes**, ряду **Pisces** (Суворов, 1948).

В 1971-1972 гг. из США в нашу страну были завезены личинки трех видов буффало (большеротый, черный и малоротый), что позволило приступить к изучению биологии и разработке технологии разведения и выращивания этих объектов. В связи с большим сходством размножения у этих видов, в данной работе представлен гаметогенез и половые циклы только большеротого буффало.

Материалом для исследований гаметогенеза и половых циклов, послужили различные возрастные группы большеротого буффало от сеголетков до пятигодовиков, выращенных в прудах рыбозаводного завода "Горячий Ключ".

Кроме описанных видов в работе использованы также материалы по изучению развития гонад и формированию половых клеток у растительноядных рыб, малоротого и черного буффало.

### Гистологическая техника

Сбор, фиксацию и гистологическую обработку проб гонад проводили общепринятыми методами (Ромейс, 1953).

Всего было собрано и проанализировано более 2000 проб гонад у рыб разного возраста.

Пробы отбирали весной, летом и осенью, не менее 10 шт каждого возраста. При отборе проб фиксировали возраст рыб, массу и длину тела, массу гонад.

При описании стадий зрелости гонад и развития половых клеток у изучаемых рыб использовали универсальную шкалу (Сакун, Буцкая, 1963) с некоторыми дополнениями. В частности, шкалы для оценки

состояния яичников и семенников канального сома (Grizzle, Rogers, 1976), обыкновенного сома (Кулаев, 1944), осетровых рыб (Персов, 1947; Трусов, 1964; Серебрякова, 1964; Фалева, 1965), карповых рыб (Казанский, 1947), кумжи (Мурза, Христофоров, 1963). Для прижизненной оценки степени зрелости гонад использовали метод биопсии (Казанский и др., 1978).

В работе использованы обычные методы вычисления основных статистических показателей (Рокицкий, 1967).

## **ГАМЕТОГЕНЕЗ И ПОЛОВЫЕ ЦИКЛЫ КАНАЛЬНОГО СОМА (*Ictalurus punctatus* (Raf.), сем. Ictaluridae)**

### **ИндиФферентный период-развития гонад**

Во время индиФферентного периода происходят процессы обособления первичных половых клеток, их миграция, концентрация, закладка и начальные этапы формирования гонад. У канального сома процессы обособления первичных половых клеток, их миграция и начало концентрации в области закладки гонад отмечены в возрасте 5 суток. На поперечных гистологических срезах личинок первичные половые клетки обнаружены над кишечником между вольфовыми протоками в количестве до 10 шт. По месту локализации эти клетки можно охарактеризовать как находящиеся в процессе обособления. Диаметр клеток составляет 8-12 мкм, ядра 4-6 мкм. Первичные половые клетки по форме округлые с четкими границами ядра и цитоплазмы, хорошей окрашиваемостью ядер и слабой окрашиваемостью цитоплазмы.

Процесс миграции первичных половых клеток происходит из мезентерия вдоль латеральных пластин в область локализации будущей гонады. Гистологически процесс миграции сопровождается образованием половых валиков, которые выглядят как округлое образование с первичной половой клеткой в центре. Размер полового валика в поперечном сечении колеблется от 33 до 44 мкм. За счет разрастания перитонеального эпителия, образующего половые валики, происходит закладка соматической части гонады.

В процессе концентрации первичные половые клетки сосредотачиваются в дефинитивной области будущей гонады. На срезах они располагаются небольшими группами (цепочками) под вольфовыми протоками, между почкой и кишечником.

Процессы миграции и концентрации сопровождаются структурными преобразованиями клеток. Они увеличиваются в размерах, становятся



более рыхлыми, ядра зачастую имеют полиморфный вид. У некоторых личинок первичные половые клетки увеличиваются в 1,5 раза, их диаметр составляет 16-17 мкм, диаметр ядра - 5-9 мкм.

Процесс концентрации первичных половых клеток завершается к моменту достижения личинками возраста 10 суток. Клетки с полиморфными ядрами на поперечных срезах лежат поодиночке, на относительно большом расстоянии друг от друга в перитонеальном эпителии, где еще имеются остатки резорбирующегося желтка. На продольных гистологических срезах десятидневных личинок скопления первичных половых клеток обнаружены на уровне между 11 и 17 туловищными миотомами, количество их доходит до 34 штук. Размеры клеток варьируют от 10 до 18 мкм, ядра - от 4 до 8 мкм.

### Анатомическая и цитологическая дифференцировка гонад

На определенном этапе индивидуального развития начинают выявляться признаки половой дифференцировки. Раньше всего обнаруживаются структурные изменения морфологического характера. Признаками анатомической дифференцировки служат форма и общий вид гонады, способ ее прикрепления к перитонеальному эпителию. У мальков канального сома в возрасте 24 суток уже имеются признаки анатомической дифференцировки гонад в направлении яичников. На гистологических препаратах наблюдается отчетливое формирование борозды-щели в срединной части гонады, свидетельствующей о прохождении анатомической дифференцировки гонад. Гонады самок снаружи покрыты мезотелием, в поперечном сечении имеют овальную, чуть удлинненную форму. На продольном срезе гонады выглядят как тонкие прозрачные тяжи в дорзальной части туловища вдоль вольфовых каналов. Половые клетки группируются в яичниках в области щели и представлены оогониями. Диаметр их 10-12 мкм, ядра - 4-5 мкм. Гонады на этой стадии имеют большие жировые тела во много раз превосходящие генеративную ткань.

У мальков в возрасте 50 суток дистальный край гонады подворачивается и срастается с перитонеальным эпителием, образуя овариальную полость. Оогонии имеют различную величину: наряду с крупными, неделящимися, диаметр которых равен 12-16 мкм, встречаются гнездами мелкие оогонии в состоянии митотического деления, диаметр которых равен 7-9 мкм.

Вступление женских половых клеток в мейоз характеризует цитоморфологическую дифференцировку пола, которая соответствует

1-ой стадии развития яичников. Это происходит у мальков в возрасте 60 суток при средней длине равной 6 см и средней массе 1,9 г. Оогонии при переходе к периоду синаптенного пути прекращают делиться митотическим путем, в ядрах проходит ряд структурных преобразований, характерных для ранней профазы мейоза. Диаметр ооцитов синаптенного пути варьирует в пределах от 18 до 22 мкм. Период синаптенного пути завершается с переходом ядра ооцитов в состояние ранней диплотены, которая наблюдается у мальков в возрасте 74 суток.

У самцов анатомическая дифференцировка гонад происходит в возрасте 36 суток. Гонада подвешена на непарном мезорхрии над кишечником и состоит из соединительнотканной стромы и половых клеток. Снаружи она покрыта плоским целомическим эпителием. На поперечном гистологическом срезе семенники имеют узкую удлиненную форму и очень большое жировое тело. Половые клетки диаметром около 10 мкм с ядром 5 мкм расположены в периферической части семенника.

Цитологическая дифференцировка у самок и самцов начинается в разные сроки. У самок канального сома в возрасте 60 суток проходит цитологическая дифференцировка пола, а уже в возрасте 74 суток сформированы яйцевые пластины, в которых наряду с митотически делящимися оогониями (размер 7 мкм) встречаются ооциты синаптенного пути размером до 22 мкм и ооциты протоплазматического роста - до 43 мкм (табл. 1).

У самцов в возрасте 74 суток семенные цисты еще не сформированы. Семенник заполнен сперматогониями с четкими границами ядра и оболочки. Размеры клеток 8,5-9 мкм, ядра 4-6 мкм. Анатомически он своеобразно прикрепляется на длинной нити латерально к почке. Для семенника характерна 1 стадия зрелости.

Процесс цитологической дифференцировки пола у самцов канального сома становится возможным в железе, анатомически полностью сформированной. Начало волны сперматогенеза наблюдается в двухлетнем возрасте, что и является признаком цитологической дифференцировки пола.

### **Оогенез канального сома**

Оогенез канального сома, несмотря на некоторые свойственные виду особенности, в целом подчинен закономерностям характерным для других видов рыб.

Таблица 1

Размерно-весовые показатели и формирование гонад  
у личинок и мальков канального сома

Воз- раст, сутки	Длина тела, см	CV, %	Масса тела, г	CV, %	Преобразование гонад в ходе развития
5	1,5±0,01	2,2	0,02±0,001	10,9	Обособление, миграция и концентрация ППК*
10	1,8±0,02	1,2	0,04±0,002	19,1	Продолжение миграции и концентрации ППК, закладка гонад
24	3,4±0,02	2,0	0,34±0,005	4,4	Анатомическая диффе- ренцировка гонад у самок
36	5,0±0,04	2,3	0,91±0,017	6,0	Анатомическая диффе- ренцировка гонад у самцов
50	6,3±0,19	9,7	2,23±0,189	26,9	Рост массы стромы в гонадах
60	6,1±0,12	6,2	1,89±0,126	21,2	Цитологическая диффе- ренцировка гонад у самок
74	9,3±0,07	2,5	7,51±0,164	6,9	Яичники во II стадии зрелости

-----

\* ППК - первичные половые клетки

У канального сома в возрасте сеголетков, годовиков и двух-  
летков (до августа) наблюдается II стадия зрелости яичников, коэф-  
фициент зрелости составляет 0,09-0,15. Развитие ооцитов включает  
ранний период превителлогенеза фазы протоплазматического роста I  
и 2-ой ступеней. Асинхронность в развитии ооцитов резко выражена  
на протяжении всего периода наблюдений.

В середине октября яичники у двухлетков канального сома пе-  
реходят во II-III стадию зрелости. Масса рыб в среднем увеличивается  
до 309 г, коэффициент зрелости возрастает и достигает значения  
0,22. В крупных ооцитах размером свыше 500 мкм проходят процессы  
вакуолизации, что соответствует фазе формирования кортикальных и

жировых вакуолей. Однако основную массу половых клеток составляют ооциты фазы протоплазматического роста, диаметр которых колеблется от 84 до 190 мкм, что соответствует развитию ооцитов 3 ступени фазы протоплазматического роста. Цитоплазма этих ооцитов менее интенсивно воспринимает краситель и имеет сетчатую исчерченность. Наряду с такими самками канального сома встречаются самки, яичники которых находятся во II стадии зрелости. Яйцевые пластины у этих самок узкие, ооциты расположены вдоль пластин. В середине яйцевых пластин в небольшом количестве заметны следы резорбции в виде нитей и сгустков тканей и почти резорбированные ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы. По-видимому, в данном случае имеет место резорбция наиболее продвинутых в развитии ооцитов. Таким путем происходит сглаживание асинхронности роста ооцитов у самок, еще не достигших размерно-весовых кондиций, характерных для данного возраста.

В апреле у двухгодовиков масса тела составляла 490 г, коэффициент зрелости практически не изменился. Яичники находятся во II, II-III или III стадиях зрелости. В яичниках II и II-III стадиях зрелости цитологическая картина принципиальных изменений не претерпевает. У особей, яичники которых находятся на III стадии зрелости, встречаются ооциты фазы формирования кортикальных и жировых вакуолей всех ступеней развития. Диаметр ооцитов ступени  $D_1$  колеблется в пределах от 230 до 370 мкм, ядер - от 140 до 211 мкм. Ооциты ступени  $D_2$  и  $D_3$  различаются между собой по толщине зоны занимаемой вакуолями.

Осенью в октябре трехлетки средней массой 809 г имеют коэффициент зрелости 2,41. Для трехлеток отмечен большой разброс как по массе тела (495-1060 г), так и коэффициенту зрелости (0,32-4,24).

Для основной группы самок, независимо от массы тела, характерна III-IV стадия зрелости, в ооцитах проходит процесс вителлогенеза. Диаметр ооцитов превышает 1000 мкм, коэффициент зрелости колеблется от 2,37 до 4,24. Оболочка ооцитов имеет в поперечном сечении размеры от 18 до 22 мкм, появляется радиальная исчерченность, снижается асинхронность роста ооцитов.

Весной следующего года трехгодовики в период преднерестового содержания (апрель-май, начало июня) достигают половой зрелости. Средняя масса рыб увеличивается до 1335 г, коэффициент зрелости возрастает до 6,17, яичники находятся в IV стадии зрелости. Ооциты достигают дефинитивных размеров, их диаметр увеличивается

до 2300 мкм, полностью завершается период вителлогенеза, смещение ядра на периферию является морфологическим признаком периода созревания.

Самки в нерестовый период имеют ярко выраженные вторичные половые признаки (мягкое брюшко, припухшую, покрасневшую генитальную область). После гипофизарных инъекций 73-80% хорошо подготовленных к нересту самок дают качественную икру. Период созревания (предовуляционные процессы, мейоз и овуляция) после гормональной стимуляции у самок канального сома составляет 2-3 суток.

Таким образом, у самок канального сома в ходе оогенеза I стадия занимает по времени 2 недели, II - 1 год, II-III - 1 год, III-IV - 9 мес., IV - 3 мес.

Для канального сома характерна асинхронность роста ооцитов, которая присутствует практически на всех стадиях развития яичника, в ходе оогенеза имеет место резорбция наиболее продвинутых в развитии ооцитов на II-III стадиях зрелости яичников. Самки канального сома в условиях Краснодарского края при выращивании в прудах достигают половой зрелости в 3 года и относятся к видам рыб с единовременным типом икрометания. Самки трехгодовики могут быть использованы для воспроизводства (табл. 2).

Таблица 2

Размерно-весовые показатели и процессы развития яичников у канального сома

Возраст, лет	Масса тела, г	CV, %	Коэффициент зрелости, %	CV, %	Стадия зрелости яичников
0+	43,3± 1,2	8,8	0,15±0,003	5,5	П
1	74,5± 1,5	6,5	0,09±0,001	2,0	П
1+	309,6±14,9	15,2	0,22±0,017	24,5	II-III
2	491,6± 7,3	4,7	0,24±0,009	11,8	II-III
2+	809,0±30,8	12,0	2,41±0,206	26,9	III-IV
3	1335,0±40,0	9,6	6,17±0,311	15,8	IV
3+	1010,6±35,0	10,9	1,97±0,101	16,2	III-IV

## Половой цикл у самок канального сома

В апреле-мае самки трехгодовики имеют яичники в IV незавершенной стадии зрелости. Развитие ооцитов синхронное. Ооциты ранних ступеней фазы протоплазматического роста размером до 130 мкм занимают незначительную часть яичника, являясь резервом для следующей генерации икры. У некоторых особей наблюдается асинхронность в развитии ооцитов, наряду с желтковыми ооцитами присутствуют ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы.

В конце мая-июне наступает IV завершенная стадия зрелости яичников. Коэффициент зрелости достигает значений 9 и более. Перед овуляцией уплотненные клетки фолликулярного эпителия приобретают кубическую форму. Ооциты старшей генерации соответствуют периоду завершения созревания, их диаметр достигает дефинитивных размеров - 2100-2400 мкм. При достижении оптимальных нерестовых температур воды в пределах 25-30°C происходит овуляция и завершение созревания ооцитов (V стадия зрелости яичника). I мейотическое деление заканчивается, а II деление мейоза приостанавливается на метафазе II до момента оплодотворения.

После нереста в яичниках канального сома наступает VI стадия зрелости. Происходит интенсивный процесс резорбции пустых фолликулов и атрезия остаточной икры, ооциты протоплазматического роста в это время находятся в стадии относительного покоя. Масса яичника сильно уменьшается. Так, например, самки массой 1700 г имеют коэффициент зрелости 0,16. На срезах гистологических препаратов видно много пустых фолликулов, фолликулярные клетки имеют кубическую форму. Резорбция невыметанных икринок протекает поэтапно. Первый этап резорбции характеризуется тем, что разрушается ядро, оболочка набухает и становится гомогенной.

В течение последующих 15-20 дней осуществляются второй и третий этапы резорбции невыметанных икринок. После разрушения оболочки ооцита клетки фолликулярного эпителия интенсивно фагоцитируют желток. По окончании резорбции желтка остается "запустевший фолликул". Претерпевает изменения и соматическая часть гонады. Оставшиеся в гонаде пустые фолликулы становятся бледными, сплющиваются, полости их исчезают, кое-где в складках можно обнаружить отдельные глыбки желтка, высота фолликулярного эпителия уменьшается. Большое количество ядер в них заключено в тончайшую

сеть соединительных волокон, имеющих форму тяжей и отдельных сплетений. Необходимо отметить, что через 15-20 дней после нереста в гонадах встречаются отдельные фрагменты, сохраняющие строение фолликулярных клеток. Яйцевые пластины суживаются. Невыметанные икринки подвергаются разрушению, сгустки желтковой ткани и всевозможных ядер находятся между ооцитами начала фазы вакуолизации цитоплазмы и ооцитами фазы протоплазматического роста. Таким образом, через 15-20 дней после нереста завершаются первый-третий этапы резорбции и начинается развитие ооцитов будущей генерации. Наблюдается переход из VI стадии зрелости в III стадию зрелости, что является начальным моментом подготовки яичников к новому нересту.

К осени, через 3 месяца после нереста, яичники у большинства самок вступают в III-IV стадии зрелости, коэффициент зрелости имеет значение 1,97 (см. табл. 2). Они в основном заполнены ооцитами периода вителлогенеза, размер которых составляет 650-980-1300 мкм, т.е. развитие идет асинхронно. В таком состоянии самки уходят в зимовку.

Весной, с повышением температуры воды, завершается процесс вителлогенеза и самки вновь готовы к нересту. Таким образом, половой цикл у самок канального сома длится 1 год и характеризуется следующим временным распределением стадий зрелости: П-Ш - 2,5 мес. (июль-сентябрь), Ш-IV - 6 мес. (октябрь-март), IV - 3 мес. (апрель-июнь), VI - 2-3 недели (июнь-июль).

### **Сперматогенез и половой цикл канального сома**

Семенники канального сома имеют дольчатое строение, по своей структуре они относятся к ацинозному типу. Характерной особенностью семенников канального сома является то, что они состоят из двух зон, отличающихся друг от друга как морфологически, так и функционально. Дольки передней части являются сперматогенной зоной, а задней - железистой зоной семенника. Сперматогенная зона семенника занимает в общем объеме гонады 2/3, а железистая - 1/3. В передней части семенника формируются сперматозоиды, а железистая область (задняя часть) продуцирует жидкость, обеспечивающую передвижение спермиев и другие функции, связанные с процессом осеменения (Clemens, Sneed, 1973).

Семенники у канального сома расположены в задней части брюшной полости, вдоль почечных канальцев и плавательного пузыря.

Сперматогенез подразделяется на три периода: размножение сперматогоний, мейотические деления клеток и спермиогенез.

Анатомическая дифференцировка мужской половой железы у канального сома происходит у мальков в возрасте 36 суток (см. табл. 1).

В середине октября у сеголетков канального сома массой 25 г, семенники находятся на I стадии зрелости. В этот момент идет активный процесс формирования семенных канальцев. Коэффициент зрелости колеблется в пределах 0,015-0,022.

У годовиков канального сома средней массой 37 г в апреле семенники имеют коэффициент зрелости 0,046 и находятся на II стадии зрелости.

Для сперматогенной зоны семенника характерен период размножения сперматогоний. В это время происходит последовательная дифференция, специализация и увеличение количества сперматогоний, которые четко различаются по интенсивности окрашивания и размерам. Темноокрашенные резервные сперматогонии типа А встречаются среди фолликулярных клеток поодиночке или попарно, размер их не превышает 10-12 мкм. Постепенно они превращаются в светлоокрашенные сперматогонии, относящиеся к типу А, размер которых увеличивается до 20-22 мкм, что отражает процессы подготовки к митотическим делениям.

Формирование сперматогоний типа Б, путем ряда митотических делений светлоокрашенных сперматогоний типа А, происходит в цисте, стенки которых образованы фолликулярными клетками.

В железистой зоне семенника происходит деление эпителиальных клеток, выстилающих внутренний край цисты. Эпителиальные клетки имеют цилиндрическую форму и не несут никакой сперматогенной активности. Размер клеток не превышает 10 мкм. Срединная часть цисты свободна от каких-либо клеточных образований.

В начале июля гистологическая картина у двухлетков сперматогенной части семенника меняется незначительно. Происходит формирование цист со сперматогониями типа Б, которые активно размножаются. В железистой части наблюдается увеличение размеров эпителиальных клеток до 14 мкм, цисты также увеличиваются в объеме.

К осени (октябрь) у двухлетков прирост массы тела составляет 400 г, коэффициент зрелости семенника увеличивается до 0,06. Гонады находятся на II, III-IV и IV-VI стадиях зрелости. Наступает период мейотических преобразований половых клеток и спермиогенез. По состоянию гонад имеет место разброс, характер созревания асинхронный.



У большинства особей канального сома семенники находятся в IV-VI стадиях зрелости. Происходит завершение волны сперматогенеза. Просветы ампул заполнены вышедшими из цист зрелыми сперматозоидами. У этих особей наблюдается изменение клеток фолликулярного эпителия. Из плоских они становятся кубическими, размеры их сильно увеличиваются, ядра округляются. Внутри фолликулярных клеток можно различить фагоцитированные головки сперматозоидов на разных стадиях дегенерации.

Таким образом, одновременно с волной сперматогенеза проходят процессы резорбции перезревшей спермы. Чем меньше коэффициент зрелости семенников у двухлетков канального сома, имеющих IV-VI стадии зрелости, тем интенсивнее проходят процессы резорбции, осуществляемые клетками фолликулярного эпителия.

Железистая часть семенника у двухлетков канального сома увеличивается в размерах. Эпителиальные клетки почти заполняют просветы канальцев в дольках.

Визуально обе части семенника (сперматогенная и железистая) хорошо различаются по цвету, морфологии и строению тканей. Сперматогенная часть - белая с широкими дольками и состоит из рыхлой ткани, в то время как, железистая часть - розовая с тонкими дольками и относительно твердой тканью.

Весной у двухгодовиков канального сома масса и коэффициент зрелости изменяется незначительно. Для семенников характерна IV-VI стадии зрелости. Гистологическая картина остается прежней, в семенниках происходит волна сперматогенеза. В середине лета состояние семенников существенно меняется. В конце июля у трехлетков в семенниках отмечается III-IV стадии зрелости, т.е. происходит новая волна сперматогенеза. В цистах присутствует весь комплекс половых клеток: сперматогонии - 9 мкм; сперматоциты I порядка - 8-9,5 мкм; сперматоциты II порядка - 5,0-5,5 мкм; сперматиды - 2,0-2,5 мкм. Осенью, в конце октября, масса рыб увеличивается в среднем до 1098 г, что характеризует половозрелых рыб, а коэффициент зрелости возрастает до 0,25. Семенники вновь переходят в IV-VI стадии зрелости. Весной самцы трехгодовики готовы к нерестовому сезону. Для семенников характерна IV стадия зрелости, в цистах преобладают формирующиеся сперматозоиды. Растянутые стенки многих цист становятся непрочными, разрываются и сперматозоиды освобождаются в просветы ампул, а затем выводного протока. Клетки фолликулярного эпителия смещаются в область выводных протоков и образуют их выстилку. У самцов канального сома

масса семенников очень мала, коэффициент зрелости не превышает в нерестовый сезон 0,2-0,7. При нажатии на брюшко отсутствует характерное для рыб выделение эякулята. Производители канального сома тем не менее легко различаются по полу. Самцы во всех возрастных группах крупнее самок, имеют более темную окраску. Голова у самцов более широкая, массивная, с хорошо выраженными мышечными буграми. Характерным отличительным признаком является наличие у самца уrogenитального сосочка, который представляет собой плотное выпячивание ткани, расположенное позади анального отверстия.

Самцы канального сома при выращивании в прудах достигают половой зрелости в возрасте двухгодовиков, зрелые половые продукты подвергаются активной резорбции, если самцы не участвуют в нересте.

У самцов канального сома половой цикл менее выражен, чем у самок. В течение года самцы имеют зрелые сперматозоиды, особенно количество их увеличивается в весенний период. Половой цикл выражается в периодическом изменении коэффициента зрелости. Для канального сома характерен непрерывно протекающий процесс сперматогенеза. На протяжении года многократно проходят волны сперматогенеза одновременно с разрушительными процессами - резорбцией зрелой, но не используемой спермы. Самцы способны быстро восстанавливать посленерестовые потери. Целесообразно использовать в нерестовой кампании самцов в возрасте трехгодовиков, когда скорость резорбционных процессов снижается. Таким образом, самцы канального сома практически круглый год зрелые, так как VI стадия зрелости (выбой) непродолжительна во времени (табл. 3).

В железистой части семенника после нереста наблюдаются структурные изменения эпителиальных клеток, они становятся бесформенными. Функция железистой части семенника точно не установлена, поэтому трудно сказать, что именно происходит в данный момент в цистах. Можно предположить, что и здесь проходят восстановительные процессы для осуществления функций фолликулярных клеток в следующей волне сперматогенеза.

Анализ полученных материалов не обнаружил аномалий в ходе развития половых клеток у канального сома при выращивании в прудах за пределами естественного ареала. Полученные данные использованы для разработки способов контроля за выращиванием племенного материала и технологии искусственного воспроизводства канального сома.

Таблица 3

Размерно-весовые показатели и процессы развития  
семенников у канального сома

Воз- раст, лет	Масса тела, г	CV, %	Коэффициент зрелости, %	CV, %	Стадия зрелости яичников
0+	25,5±0,68	8,4	0,02±0,001	5,2	I
1	37,3±1,74	14,7	0,04±0,003	27,7	II
1+	411,6±15,30	11,7	0,06±0,005	28,5	III, IV, IV-VI
2	495,0±9,49	6,1	0,12±0,005	12,5	IV-VI
2+	1098,1±59,5	17,1	0,25±0,022	28,0	IV, IV-VI
3	1866,7±73,8	12,4	0,39±0,026	21,2	IV
3+	2051,7±25,3	3,8	0,14±0,003	6,9	IV-VI

**ГАМЕТОГЕНЕЗ И ПОЛОВЫЕ ЦИКЛЫ ВЕСЛОНОСА**  
(*Polyodon spathula* (Wal.), сем. *Polyodontidae*)

**Индифферентный период развития гонад**

У веслоноса скопление первичных половых клеток обнаруживается у предличинок. Диаметр клеток колеблется от 10 до 14 мкм. Число первичных половых клеток на поперечных срезах предличинок невелико и колеблется от 2 до 10.

Процесс миграции первичных половых клеток обнаруживается в возрасте 10 суток и происходит вдоль туловища в паренхиматозных тканях. Первичные половые клетки концентрируются в области формирования гонадной соматической ткани. Во время миграции некоторые половые клетки имеют полиморфные ядра, диаметр их увеличивается до 20-28 мкм. Процесс концентрации мигрирующих первичных половых клеток в области закладки будущей гонады отмечен на 18-20 сутки развития личинок, скопление клеток наблюдается между почкой и кишечником.

В последующие два месяца происходит формирование и рост гонад, которые к концу индифферентного периода представлены двумя нитевидными тяжами вдоль всей длины полости тела. У анального отверстия левая и правая часть гонады соединяются. Параллельно с ростом гонад идет формирование яйцеводов. На поперечном срезе малька гонады выглядят как узкие отростки латеральнее яйцевода. По мере роста первичные половые клетки претерпевают ряд митотических делений, образуя первичные гонии. Размер их по сравнению с первичными половыми клетками уменьшается до 6,2-9,3 мкм, они имеют округлую форму, ядро интенсивно окрашивается гематоксилином.

Индифферентный период развития гонад у веслоноса заканчивается в возрасте 4 месяцев (табл. 4).

Таблица 4

Размерно-весовые показатели в индифферентный период развития гонад у веслоноса

Возраст, сутки	Длина тела, см	CV, %	Масса тела, г	CV, %	Преобразования гонад в ходе развития
1	0,8±0,005	2,08	0,009±0,0002	3,70	Обособление ППК
10	1,6±0,01	2,06	0,020±0,0003	5,83	Миграция ППК
18	2,6±0,03	3,20	0,115±0,0042	11,59	Концентрация ППК
25	3,2±0,06	5,72	0,3±0,01	11,11	Рост первичной гонады вдоль полости тела
36	5,9±0,04	2,25	1,8±0,02	2,77	- " -
45	8,8±0,23	8,14	3,3±0,21	19,69	- " -
60	22,1±0,11	1,50	37,2±0,28	2,41	- " -
88	28,2±0,21	2,30	76,3±1,11	4,60	Рост массы стро- мы в гонадах, митотические деления половых клеток
129	35,3±0,79	7,08	111,0±3,06	8,70	- " -

## Анатомическая и цитологическая дифференцировка гонад

Наиболее типичным, легко выявляемым доказательством анатомической дифференцировки гонад у осетровых рыб в направлении яичника является появление борозды-щели в срединной части гонады (Персов, 1975). Зафиксировано оно у сеголетков веслоноса в возрасте 150-160 дней.

Изменяется и внутренняя структура гонады. Именно в этот момент на всем протяжении борозды в перпендикулярном к ней направлении начинается формирование яйценосных пластин. Половые клетки, которые уже именуется оогонии, группируются в области щели и претерпевают активные митотические деления. Гонады на этой стадии развития включают жировые тела, размер которых во много раз превосходит генеративную ткань.

Отсутствие борозды-щели в срединной части гонады в момент развития, когда у значительной части сеголетков она уже четко видна, может служить косвенным показателем развития гонад в направлении семенника. Анатомическая дифференцировка у самцов происходит в возрасте двухлетков. Показателем анатомической дифференцировки гонад в мужском направлении развития является формирование семенных канальцев. При этом наблюдаются единичные половые клетки размером от 10 до 12 мкм. Клетки сосредоточены в пристеночном слое семенных канальцев или на слепом конце семенника. У некоторых особей наблюдаются активные митотические деления половых клеток - сперматогоний.

У самок веслоноса разрыв во времени между сроками анатомической и цитологической дифференцировок незначителен. Появление ооцитов синаптенной стадии является показателем цитологической дифференцировки пола.

Ооциты синаптенного пути наблюдаются у самок веслоноса в возрасте двухлетков. Кроме того, в гонадах имеются многочисленные оогонии в состоянии активного митотического деления и единичные ооциты начала протоплазматического роста периода превителлогенеза. Они крупнее ооцитов синаптенного пути, размер их в диаметре составляет от 28 до 63 мкм.

Анатомически гонады у двухлетних самок выглядят в виде тонких, светло-розовых лент, покрытых с медиальной стороны слоем жировой ткани. Жировых включений в гонадах очень мало, яйцевые пластины небольшие и все пространство в них заполнено половыми клетками. Яичники самок в этом возрасте находятся в I - начале II полужировой стадии зрелости.

У самцов признаком цитологической дифференцировки является начало процесса сперматогенеза - появление сперматоцитов I порядка, которое наблюдается на срезах семенников у четырехлетков.

Таким образом, анатомическая и цитологическая дифференцировка пола у самок и самцов веслоноса начинается в разные сроки, временной интервал составляет 1,5-2 года.

### Оогенез веслоноса

В трехлетнем возрасте яичники у самок веслоноса имеют вид розовато-желтых образований, также покрытых с медиальной стороны слоем жировой ткани. С латеральной стороны заметна поперечная дольчатость. Яйцевые пластины хорошо развиты, вдоль краев расположены половые клетки. Количество половых клеток небольшое, расположены они редко, просветы яйцевых пластин заполнены жировыми включениями. Рост и развитие половых клеток протекает асинхронно, на срезах можно наблюдать половые клетки на разных этапах развития: оогонии - 8-9,2 мкм; ооциты синаптенного пути - 17-21 мкм; ооциты протоплазматического роста 1-ой ступени - 30-33 мкм; ооциты протоплазматического роста 2-ой ступени - 60-80 мкм.

Основную массу половых клеток составляют ооциты фазы протоплазматического роста 1, 2-ой ступеней. Оогонии расположены очень редко, небольшими гнездами, единичные ооциты синаптенного пути - отдельно друг от друга. Масса гонад у самок массой до 3 кг невелика и коэффициент зрелости составляет всего лишь 0,06. Таким образом, в трехлетнем возрасте яичники у самок веслоноса переходят во вторую жировую стадию зрелости, паренхимные клетки стромы гонады содержат жир.

В возрасте четырехлетков при длине тела 106 см и средней массе тела 4,7 кг коэффициент зрелости возрастает до 0,36. Продолжается протоплазматический рост ооцитов, размер их увеличивается до 150 мкм, ядро таких клеток имеет размер до 80 мкм. Неравномерность роста ооцитов сглаживается.

В возрасте пятилетков (длина тела 110 см, средняя масса 6,5 кг) коэффициент зрелости увеличивается до 0,47. Расположение половых клеток в яйцевых пластинах остается прежним. Между ними находятся жировые включения. У основной группы самок можно обнаружить ряд половых клеток следующих размеров: оогонии митотически активные - 8,1-8,5 мкм; ооциты синаптенного пути - до 26,6 мкм; ооциты протоплазматического роста 2-3-й ступеней - от 82 до

170 мкм; ооциты протоплазматического роста с сетчатой структурой цитоплазмы 3-й ступени - от 200 до 230 мкм. Оогонии и ооциты синнаптенного пути являются резервными клетками очередной порции икры. Появление единичных ооцитов с мелкозернистой, сетчатой структурой цитоплазмы говорит о подготовке их к наполнению трофических веществ. Состояние развития яичников самок в возрасте пятилетков соответствует II жировой стадии зрелости.

В шестилетнем и семилетнем возрасте принципиальных изменений в структуре яичника, соотношении половых клеток не происходит. Идет рост массы гонад, коэффициент зрелости возрастает в два раза, увеличивается размер ооцитов. Отдельные ооциты достигают 250-260 мкм, ядро - до 110 мкм. Завершается II жировая стадия зрелости яичника.

Таким образом, у самок веслоноса от сеголетков до семилетков длится II стадия зрелости яичников. За этот период происходит увеличение длины тела, характерное для зрелых рыб, линейную зависимость с возрастом имеет и коэффициент зрелости (табл. 5). В половых клетках яичников осуществляется медленный процесс протоплазматического роста.

Первые признаки III стадии зрелости яичников отмечены у самок в восьмилетнем возрасте. Максимальный размер ооцитов в это время достигает 390 мкм, ядра - 160 мкм. Ядро ооцита светлое, с хорошо выраженными краями, по периферии ядерной оболочки расположены крупные, многочисленные ядрышки. Цитоплазма окрашивается менее интенсивно, имеет мелкозернистую структуру. Единичные ооциты находятся в фазе вакуолизации цитоплазмы. Яйцевые пластины заполнены растущими ооцитами от края пластины к центру. В гонаде имеются вкрапления жира. Синхронный рост ооцитов, за исключением единичных максимальных и минимальных по размеру ооцитов, указывает на то, что количество растущих ооцитов в яичниках самок от пятилетков до восьмилетков не увеличивается. Основная масса ооцитов имеет диаметр от 250 до 300 мкм, коэффициент зрелости около I.

В девятилетнем возрасте у самок наступает период вителлогенеза, фаза интенсивного накопления желтка. Масса гонад увеличивается, коэффициент зрелости возрастает до 3,5. Яичники еще имеют мощные наслоения жировой ткани. В цитоплазме растущего ооцита происходит укрупнение вакуолей и накопление желтка в виде зерен. Они заполняют почти весь ооцит. Строение ядра мало меняется, ядрышки располагаются по периферии. Размер ооцитов сильно увеличи-

Таблица 5

Размерно-весовые показатели и процессы развития  
яичников у веслоноса

Воз- раст лет	Длина тела, см	CV, %	Масса тела, кг	CV, %	Коэффициент зрелости	CV, %	Стадия зрелости яичника
0+	35±0,8	7,14	0,10±0,002	8,33	0,07±0,001	4,76	I
1+	75±0,3	1,11	1,2±0,02	5,55	0,03±0,002	5,55	I, пере- ход во II полужи- ровую
2+	86±0,2	0,58	3,1±0,01	1,07	0,06±0,002	11,11	переход во II жи- ровую
3+	106±0,9	2,33	4,7±0,15	6,73	0,36±0,015	13,42	II жиро- вая
4+	109±1,1	3,21	6,5±0,24	11,5	0,47±0,021	14,18	- " -
5+	122±0,5	1,22	6,8±0,15	6,86	0,78±0,018	7,69	- " -
6+	124±1,6	4,03	7,9±0,09	3,58	0,76±0,011	4,60	- " -
7+	123±0,9	2,30	9,7±0,14	4,46	0,96±0,014	4,51	переход в III
8+	128±1,5	3,77	10,2±0,18	5,71	3,5±0,05	4,28	III
9+	133±1,4	3,38	10,7±0,24	7,00	8±0,2	8,33	IV неза- вершен- ная
10	133±1,4	3,38	10,7±0,24	7,00	10±0,4	11,66	IV завер- шенная

вается и составляет от 0,8 до 1,3 мм. Это старшая генерация ооцитов, обеспечивающая первую зрелую порцию икры. Наряду с этими ооцитами в яйцевых пластинах имеются ооциты протоплазматического роста, диаметр которых составляет около 200 мкм. Это ооциты следующего нереста. III стадия зрелости яичников продолжается около двух лет ( у восьмилетков и девятилетков).

В десятилетнем возрасте гонады у самок переходят в IV незавершенную стадию зрелости. В этот момент для уточнения состояния яичников целесообразно использовать метод биопсии (Казанский



и др., 1978). Икра веслоноса овальной формы, имеет типичную для осетровых рыб пигментацию. Размер икринок 1,8-2,0 мм, ядра 0,5 мм. Снаружи ооцит покрыт фолликулярной оболочкой, под ней расположены наружная и внутренняя желточные оболочки, имеющие радиальную исчерченность. Цитоплазма ооцитов заполнена зернами желтка и капельками жира. Ядро ооцита также имеет овальную форму, ядерная оболочка образует много выпячиваний в виде зубчиков. В кариоплазме ядра в большом количестве находятся ядрышки разных размеров, часть из которых расположена в центре ядра, а остальная часть по периферии, вдоль оболочки ядра. Интенсивное накопление питательных веществ завершается осенью.

Переход яичников в завершую IV стадию зрелости наблюдается весной у самок десятигодовиков. Ядро в ооцитах смещается в направлении анимального полюса, из зоны крупнозернистого желтка переходит в зону с мелкозернистыми желточными включениями. Структура икринок хорошо заметна по внешнему виду, характерному распределению пигмента. Вегетативная часть, богатая крупнозернистым желтком, пигментирована интенсивно и равномерно (темно-серого цвета). Анимальная область, где сосредоточена основная часть цитоплазмы и мелкозернистый желток, значительно светлее остальной части икринки. В центре анимального полюса находится светлое полярное пятно, которое окружено пигментными кольцами.

Таким образом, процесс вителлогенеза у самок веслоноса протекает около 2,5 лет. Развитие синхронное. Размер икринок по отношению к размеру первичных половых клеток увеличивается в 200 раз. Самки веслоноса в условиях прудов Краснодарского края созревают в возрасте десятигодовиков (см. табл. 5). В ходе оогенеза I стадия зрелости занимает во времени I год, II - 6-7 лет, III - 1,5-2 года, IV - 6-7 месяцев.

#### **Созревание и оценка состояния половых продуктов самок веслоноса в преднерестовый период**

Реакция самок на инъекцию гипофизарного гонадотропина зависит от состояния яичников рыб в момент инъекции. Существуют различные способы оценки готовности самок к нересту и среди них - способ прижизненного тестирования состояния ооцитов дефинитивных размеров. Количественным критерием пригодности самок к искусственному воспроизводству является положение ядра в ооците, именуемое показателем поляризации (Казанский и др., 1978; Трусов, 1964).

Анализ осеннего состояния гонад половозрелых самок-десятилетков веслоноса показал, что яичники этих самок находятся в IV незавершенной стадии зрелости. Ооциты пигментированные, размер от 1,8 до 2,2 мм. Ядро расположено в зоне крупнозернистого желтка. Полярность ядра слабо выражена, показатель поляризации от 0,22 до 0,33. Для всех проанализированных самок веслоноса, не участвовавших в нересте этого года, характерна такая величина поляризации.

Анализ весенних проб икринок показал разную степень поляризации ядра и различную морфологическую картину ядра и цитоплазмы. В основном ооциты находились в IV завершенной стадии зрелости яичника. Размеры икринок колебались от 2,2 до 2,4 мм. Для IV завершенной стадии характерны смещение ядра ооцита к анимальному полюсу, мелкозернистая структура желтка в анимальной области икринок. Показатель поляризации в ооцитах разных самок имел значения: 0,14, 0,12, 0,05, 0,02, 0,01. Оптимальное (для воспроизводства) состояние икры в яичниках самок веслоноса при коэффициенте поляризации 0,05. У осетровых рыб положительная реакция на гипофизарную инъекцию наступает в том случае, если показатель поляризации равен 0,07 (Казанский и др., 1978). Показатель поляризации 0,01–0,02 свидетельствует о начале перезревания икры в яичнике. При инъекции рыб, икра которых находится в такой фазе развития, следует избегать завышенных дозировок гормонального препарата. Среди проанализированных препаратов встречаются ооциты, находящиеся на первых этапах резорбции. Начальные этапы резорбции гистологически выражаются в отсутствии ядра, разрушении оболочек ооцита.

Таким образом, способность самок к заводскому способу воспроизводства можно прогнозировать на основе гистологических характеристик структуры ооцитов по показателю поляризации и морфологической картине ядра (табл. 6).

### Половой цикл самок веслоноса

Наблюдения за половым циклом самок веслоноса проводили у отнерестившихся рыб. Меткой для отличия таких самок в стаде служил шов на брюшной стороне тела. Отбор проб проводили методом биопсии.

После нереста у рыб наблюдается VI стадия зрелости. Масса яичников сильно уменьшается, они имеют дряблый вид, сильно воспа-

Таблица 6

Схема оптимизации заводского способа воспроизводства  
весплоноса

Коэффициент поляризации	Мероприятия по оптимизации
0,30 - 0,35	Ооциты IV незавершенной стадии зрелости. Икра незрелая. Самки не способны к овуляции икры при искусственной стимуляции.
0,15 - 0,20	Ооциты IV завершенной стадии зрелости. Икра незрелая. Самки способны к овуляции икры при увеличении интервала времени между предварительной и разрешающей инъекцией гипофиза или трехступенчатой схеме инъекции.
0,05 - 0,07	Ооциты IV завершенной стадии зрелости. Оптимальное состояние яичников для искусственной стимуляции по двухступенчатой схеме с интервалом между предварительной и разрешающей инъекцией в одни сутки.
0,01 - 0,02	Ооциты IV завершенной стадии зрелости. Наступают начальные этапы резорбции, перезревание икры. Самки способны к овуляции, но при пониженной дозе гипофиза и однократной инъекции.
Ядро разрушено	Перезревшие самки. Деструкция икры. Самки не способны дать полноценную икру.

лены. После выбоя в яичнике остается небольшое количество невыметанной икры, спавшиеся фолликулы и комплекс ооцитов протоплазматического роста (максимальный размер до 200 мкм). Резорбция и дальнейший рост ооцитов новой генерации характеризуется как VI-п стадии зрелости яичников. Резорбция пустых фолликул проходит быстрее, чем ооцитов дефинитивных размеров. Рассасывающийся опустевший фолликул спадается и выглядит в виде комочков тканей. Остатки от опустевших фолликулов (следы резорбции) могут оставаться долго. Процесс резорбции невыметанных икринок происходит следующим образом: радиальная оболочка разрушается в результате секреторной деятельности фолликулярного эпителия, разрушается ядро. Это первый этап резорбции. Далее идет самая длительная фаза

резорбции - резорбция желтка и жира. Жир резорбируется медленнее, чем желток. К концу резорбции желтка на месте ооцита образуется участок рыхлой ткани, заполненный жиром. Этот этап наблюдается у веслоноса через два месяца после нереста. С этого момента начинается интенсивный рост ооцитов протоплазматического роста (диаметр ооцитов до 250 мкм).

Через 6 мес. после нереста яичники находятся в III стадии зрелости, ооциты в фазе вакуолизации цитоплазмы. В таком состоянии самки зимуют. Весной в яичниках самок начинается интенсивный процесс желткообразования, который длится все лето. Через 1,5 года после нереста (осенью) яичники этих самок находятся в IV незавершенной стадии зрелости. Икринки имеют диаметр 1,8-2,2 мм. Вновь самки уходят на зимовку, но уже со зрелыми половыми продуктами. Основное, что характеризует ооциты в этот период, - это поляризация ядра. Весной самки, имеющие показатель поляризации в пределах 0,05-0,07, готовы к новому нересту. Таким образом, половой цикл у самок веслоноса длится 2 года и характеризуется следующим временным распределением стадий зрелости: VI-II - 6 мес. (май-октябрь), III - 1 год, IV - 6-7 мес. (октябрь-апрель). Следовательно, самки веслоноса могут быть использованы в целях воспроизводства через один нерестовый сезон.

Веслонос относится к видам рыб с синхронным ростом ооцитов (асинхронность в незначительной мере наблюдается у ооцитов протоплазматического роста) и единовременным типом икротетания. Половозрелые рыбы, яичники которых в IV завершённой стадии зрелости, в нерестовый сезон отдают всю икру. При заводском способе воспроизводства это наиболее очевидно.

### Сперматогенез и половой цикл веслоноса

Признаки анатомической дифференцировки пола у самцов веслоноса отмечены у двухлетков при средней массе до 1 кг и заканчивается этот процесс в трехлетнем возрасте при средней массе рыбы до 2 кг. В семенниках идет формирование семенных канальцев и размножение сперматогоний. Вся гонада пронизана цитоплазматическими отростками фолликулярных клеток, которые ветвятся между сперматогониями. Гонады имеют незначительную массу, выглядят в виде двух нитевидных тяжей. Цвет гонад белый. Коэффициент зрелости у двухлетков не превышает 0,03, у трехлетков - 0,40. Состояние гонад соответствует I-II стадиям зрелости.

Семенники веслоноса по своей структуре относятся к ацинозному типу. Основным структурным элементом семенника является систе-

ма канальцев и цист. Семенные канальцы берут свое начало у поверхности гонад. Мелкие, извитые канальцы объединяются в древо-видную сеть, которая направляется к общему выводному протоку, расположенному в медиальной части семенника.

Масса гонад, коэффициент зрелости значительно возрастают у самцов в четырехлетнем возрасте. Семенники переходят во П-Ш стадии зрелости. Жировая ткань покрывает генеративную часть семенника, но не полностью. Процесс жиросотложения начинается с медиальной стороны органов, распространяясь к латеральной стороне. Объем гонад сильно увеличивается за счет увеличения размеров сперматозоидов, цитоплазматические отростки фолликулярных клеток втягиваются, и цитоплазматическая стенка цист утолщается. По внутренней стороне сперматозоидов находится множество делящихся сперматогоний типа А, которые начинают образовывать клоны более мелких половых клеток - сперматогоний типа Б. Деление сперматогоний последней генерации приводит к образованию сперматозоидов I порядка. Процесс размножения на этом заканчивается, и эти клетки в последующем вступают в мейоз, что является признаком цитоморфологической дифференцировки пола. Развитие половых клеток в семенниках асинхронное. В некоторых сперматозоидов наступают активные мейотические деления клеток, просветы в них еще большие. Половые клетки хорошо различаются по структуре и размерам: сперматогонии - 6,2-7,0 мкм; сперматозоиды I порядка - 6,5-4,7 мкм; сперматозоиды II порядка - 3,0-3,7 мкм; сперматиды - 2,0-2,4 мкм; сперматозоиды (головка) - 5,2x1,0 мкм.

В пятилетнем возрасте семенники у веслоноса переходят в Ш-IV стадии зрелости. Они беловато-розового или сиреневого цвета, размер гонад увеличивается, коэффициент зрелости достигает значения I и более. В сперматозоидов встречаются половые клетки на разных этапах сперматогенеза. Много цист со сперматидами, встречаются такие, в которых количественно преобладают формирующиеся сперматозоиды.

Половой зрелости самцы веслоноса в условиях Краснодарского края достигают в шестилетнем возрасте. Длина тела самцов в это время достигает 125 см, средняя масса 8 кг. У самцов в этом возрасте и в нерестовый период хорошо выражены вторичные половые признаки. Рострум, голова, а иногда и все тело покрыты "жемчужной сыпью" и на ощупь они становятся шероховатыми. Созревание самцов сопровождается обеднением семенников жиром. Значительного

прироста массы гонад, однако, не наблюдается, коэффициент зрелости не превышает I. В сперматоцитах преобладающей фракцией половых клеток являются сперматиды и зрелые сперматозоиды. Семенники белого цвета, поверхность гладкая, на поперечных срезах выступает небольшое количество молок. У самцов более старших возрастных групп резко увеличивается масса гонад, коэффициент зрелости возрастает до 7-8. В весенний период у зрелых самцов при легком сдавливании брюшка из семявыносящего канала выделяется сперма. Это состояние семенников соответствует V стадии зрелости.

Семенники веслоноса после нереста вступают в VI стадию зрелости (выбой). Они сильно спадают, воспалены, коэффициент зрелости уменьшается до I. Сперматоциты, свободные от половых клеток, суживаются, остатки сперматозоидов подвергаются резорбции. По краям цист беспорядочно расположены сперматогонии в стадии покоя, но часть из них находится в процессе митотических делений. В гонадах у таких самцов имеется наибольшее количество цист, заполненных зрелыми сперматозоидами. Это обстоятельство указывает на возможность многократного использования самцов в нерестовом сезоне (табл. 7).

Таблица 7

Размерно-весовые показатели и процессы развития  
семенников у веслоноса

Воз- раст лет	Длина тела, см	CV, %	Масса тела, кг	CV, %	Коэффициент зрелости	CV, %	Стадия зре- лости се- менников
0+	35±0,5	4,28	0,12±0,001	2,77	0,07±0,001	4,76	Индифферент- ный период
1+	71±0,5	2,11	1,0±0,02	5,00	0,03±0,001	11,10	I
2+	80±0,4	1,45	2,0±0,04	5,83	0,40±0,004	3,33	II
3+	93±0,6	1,97	3,6±0,04	3,24	0,77±0,040	16,66	III
4+	105±0,6	1,74	5,1±0,13	8,16	1,11±0,052	14,86	III, начало IV
5+	124±1,3	3,36	8,0±0,13	5,20	1,30±0,030	7,30	IV
6	124±1,3	3,36	8,0±0,13	5,20	7,50±0,052	2,22	V
6+	129±1,3	3,10	9,1±0,09	3,11	1,32±0,021	5,05	III, IV

Половой цикл развития клеток у самцов веслоноса короче, чем у самок. После выбоя семенники переходят в VI-II стадии зрелости. В первую половину лета происходит резорбция остаточных сперматозоидов и новый процесс размножения сперматогоний, в августе-сентябре семенники переходят в III стадию зрелости, начинается новая волна сперматогенеза и в октябре самцы веслоноса находятся на III-IV и IV стадиях зрелости. Зимуют самцы со зрелыми половыми продуктами.

Весной, при наступлении нерестовых температур, семенники переходят в V стадию зрелости. В гонадах самцов имеются цисты с половыми клетками на разных этапах сперматогенеза. Веслонос относится к группе одновременно нерестующих рыб, для которых характерна одна волна сперматогенеза. Однако характер развития половых клеток асинхронный. В связи с этим самцы веслоноса могут участвовать в нересте неоднократно, но в сжатый период - не более нескольких дней. Половой цикл у самцов веслоноса завершается в течение одного года, поэтому они могут быть использованы для воспроизводства ежегодно.

Анализ полученных материалов не обнаружил аномалий в ходе гаметогенеза и развития половых клеток веслоноса при выращивании в прудах за пределами естественного.

### ГАМЕТОГЕНЕЗ И ПОЛОВЫЕ ЦИКЛЫ ЧЕРНОГО АМУРА (*Mylopharyngodon piceus* (Rich.), сем. Cyprinidae)

#### Инди́ферентный период развития гонад

Обособление первичных половых клеток у черного амура наблюдается у личинок в возрасте 1-2 суток. Серийные поперечные и продольные срезы личинок показали, что скопление первичных половых клеток обнаружены на уровне 6-7-го митоза в перитонеальном эпителии. Число клеток колеблется от 1 до 4, диаметры - 11-13 мкм.

Процесс миграции первичных половых клеток у черного амура идет медленно. Во время миграции и концентрации проходят митотические деления первичных половых клеток. При митозах претерпевает изменение форма ядер - от полиморфной к округлой. Соматическая часть гонады формируется за счет клеток перитонеального эпителия.

У самок в возрасте сеголетков и годовиков завершается инди́ферентный период развития гонад. Гонады представлены нитевидными тяжами, расположенными вдоль полости тела. Основную массу гонад

составляет соматическая ткань, в которой встречаются единичные гонии диаметром 7-10 мкм.

Для самцов черного амура характерен более длительный индифферентный период развития гонад. Их цитоморфологическое состояние и размер практически не изменяются на протяжении первых трех лет жизни. Это обстоятельство сильно отличает самцов от самок черного амура. Гистологическими методами по этому признаку можно определить и контролировать соотношение полов в группах младшего ремонта.

### **Анатомическая и цитологическая дифференцировка гонад**

У самок черного амура в возрасте двухлетков начинают появляться признаки половой дифференцировки. Вначале обнаруживаются структурные изменения морфологического характера. Гонады самок, имеющие на поперечных срезах удлинненную форму, подвешены в полости тела на двух мезовариях. В это время происходит формирование яичника и его полости. У некоторых крупных двухлетков массой 1,8-2,0 кг наблюдается начало I стадии зрелости яичников. Среди размножающихся оогоний появляются ооциты синаптенного пути, что свидетельствует о цитологической дифференцировке пола. Размер ооцитов синаптенного пути колеблется от 13 до 25 мкм.

У самцов черного амура анатомическая дифференцировка гонад начинается в четырехлетнем возрасте. На поперечных гистологических срезах гонады имеют грушевидную форму, соединенную с перитонеальным эпителием непарным мезорхием. Внутри гонады формируются семенные каналы. У крупных четырехлетков при массе тела свыше 3 кг наблюдаются в небольшом количестве делящиеся сперматогонии. Развитие семенника соответствует I стадии зрелости. В пятилетнем возрасте семенники черного амура остаются на I, II стадиях зрелости.

Таким образом, анатомическая и цитологическая дифференцировка пола у самок и самцов начинается в разные сроки с разницей во времени 2-2,5 года.

### **Оогенез черного амура.**

В трехлетнем возрасте яичники вступают во II стадию зрелости. Начинается формирование яйценосных пластин, вдоль которых расположены ооциты периода преемного геноза фазы протоплазматического



роста 1 и 2-ой ступеней. Для развития половых клеток характерен протоплазматический рост. размеры ооцитов увеличиваются до 90 мкм. Наряду с ооцитами в яичниках присутствуют в небольшом количестве делящиеся оогонии и единичные ооциты синаптенного пути.

В четырехлетнем возрасте происходит дальнейшее формирование яйценосных пластин, увеличивается количество ооцитов протоплазматического роста. По сравнению с предыдущим годом коэффициент зрелости существенно не меняется (табл. 8).

Таблица 8  
Размерно-весовые показатели и процессы развития  
яичников у черного амурского амура

Возраст, лет	Масса тела, кг	CV, %	Коэффициент зрелости, %	CV, %	Стадия зрелости яичников
0+	0,05±0,001	6,66	0,005±0,0001	10,00	Инди- ферент- ный период
1+	1,00±0,042	13,33	0,02±0,002	33,33	I
2+	2,04±0,015	2,36	0,04±0,002	25,00	П
3+	2,77±0,048	5,53	0,04±0,003	35,05	П
4+	4,69±0,071	4,79	0,13±0,014	5,16	П
5+	6,40±0,094	4,68	0,31±0,020	19,89	П
6+	7,12±0,036	1,63	0,50±0,019	8,33	Ш
7	6,98±0,084	3,82	1,55±0,206	42,04	IV

В пятилетнем возрасте наряду с увеличением массы тела отмечается более быстрое нарастание массы гонад. У некоторых особей массой около 5 кг коэффициент зрелости достигает значения - 0,3. Развитие ооцитов соответствует II стадии зрелости, размер ооцитов старшей генерации колеблется от 90 до 220 мкм, что отражает их асинхронный рост. У ооцитов 1, 2-ой ступеней протоплазматического роста ядра расположены эксцентрично, цитоплазма базофильная. У ооцитов 3-й ступени размером свыше 180 мкм ядра расположены в центре, цитоплазма светлая и имеет сетчатую структуру.

В шестилетнем возрасте асинхронность по всем изученным параметрам сглаживается. У большинства самок в яичниках преобладают ооциты фазы протоплазматического роста 3-й ступени. Завершается П

стадия зрелости яичника, продолжительность которой у самок черного амура можно определить в 3-4 года. У отдельных особей в этом возрасте в гонадах появляются ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы. Наряду с такими самками встречаются особи, развитие яичников которых отстает, старшая генерация ооцитов представлена ооцитами протоплазматического роста 1 и 2-ой ступеней.

В апреле-мае большинство самок-шестигодовиков имеют яичники в начале III стадии зрелости. Основная масса ооцитов имеет диаметр от 250 до 300 мкм. У единичных самок в этом возрасте желтковые ооциты достигают размеров, близких к дефинитивным - 700-800 мкм. К осени средняя масса рыб составляет 7 кг, коэффициент зрелости 0,5, в половых клетках отмечается процесс желткообразования. В таком состоянии самки черного амура уходят в зиму. Весной происходит завершение процесса вителлогенеза. У отдельных особей коэффициент зрелости достигает значения 4,3, яичники вступают в IV стадию зрелости. От таких самок можно получить икру с помощью гипофизарных инъекций. Процесс вителлогенеза у самок черного амура длится в течении одного года. Самки черного амура в условиях Краснодарского края достигают половой зрелости в возрасте семигодовиков. Таким образом, в ходе оогенеза I стадия зрелости занимает во времени 1 год, II - 3-4 года, III - 1 год, IV - 2-3 мес.

### Половой цикл самок черного амура

Черный амур относится к рыбам с единовременным типом икремения. На ранних этапах вителлогенеза у черного амура в развитии ооцитов обычно наблюдается асинхронность. При переходе яичников в IV стадию зрелости размеры ооцитов выравниваются. У зрелых самок, положительно реагирующих на гипофизарные инъекции, основную массу составляют ооциты, достигшие дефинитивных размеров, ооциты ранних фаз развития занимают незначительную часть яичника, являясь резервом для следующих генераций икры.

После нереста яичник приобретает вид дряблого, мешковидного тела багрово-красного цвета. При гистологическом исследовании таких яичников обнаруживаются оставшиеся зрелые икринки, большое количество пустых фолликулов, а также ооциты периода превителлогенеза и более ранних фаз развития. В это время в яичнике происходит два процесса: резорбция оставшихся зрелых икринок, пустых фолликулов и рост ооцитов новой генерации. Вскоре после нереста, задолго до окончания процессов резорбции, значительная часть

ооцитов завершает протоплазматический рост и переходит в фазу вакуолизации и первоначального наполнения желтка. Таким образом, у отнерестившихся самок черного амура наблюдается переход из VI стадии зрелости в III, минуя II стадию, которая характерна только для неполовозрелых рыб. В конце июля-августа многие отнерестившиеся в конце мая-июня самки имеют яичники, находящиеся в фазе начала вакуолизации. Осенью яичники большинства самок находятся на III, III-IV стадиях зрелости. В таком состоянии самки зимуют.

В середине мая с повышением температуры воды до 18-20°C завершается процесс вителлогенеза, яичники достигают IV стадии зрелости, и самки вновь могут участвовать в нересте. У самок, которых не использовали для получения потомства (в том числе и впервые нерестующие), икра резорбируется. Резорбция происходит плавно, следы ее обнаруживаются на гистологических препаратах даже в октябре-ноябре. Одновременно с этим в яичниках идет процесс формирования ооцитов новой генерации. При создании благоприятных условий нагула (обязательна посадка в нагульные пруды ранней весной) у таких самок резорбция не нарушает нормального хода развития ооцитов новой генерации. Осенью они имеют яичники в III-IV стадии зрелости и после зимовки могут участвовать в нересте в обычные сроки. Половой цикл у самок черного амура характеризуется следующим временным распределением стадий зрелости: VI-III - 2 мес. (июнь-июль), III - 7 мес. (август-февраль), IV - 3 мес. (март-май).

Если зрелые самки, отобранные для нереста, длительное время содержались в преднерестовых прудах и были высажены на летний нагул с большим опозданием, то осенью их гонады значительно отстают в развитии и таких самок нельзя будет использовать в следующем сезоне для целей рыборазведения. После зимовки их следует отправить в нагульные пруды. В результате такие самки пропускают два нерестовых сезона.

### **Сперматогенез черного амура**

Как было отмечено выше, для самцов черного амура характерен длительный индифферентный период развития гонад. Лишь к четырехлетнему возрасту гонады претерпевают структурные изменения, которые на препаратах представлены сетью семенных канальцев, что определяет начало анатомической дифференцировки пола.

В пятилетнем возрасте масса тела у отдельных особей доходит до 5 кг, а коэффициент зрелости гонад практически не увеличивается и составляет 0,014 (табл. 9). Семенники к этому времени находятся на I, II стадиях зрелости, начинается размножение спермато-

гоний. С началом сперматогенного цикла клетки фолликулярного эпителия образуют вокруг сперматогоний сперматоциты, внутри которых и протекает сперматогенез. Сперматоциты еще малых размеров. Размер крупных сперматогоний типа А равен 16-18 мкм, кроме крупных в цисте имеется масса более мелких размножающихся сперматогоний типа Б, диаметр которых колеблется от 5,0 до 7,5 мкм.

Таблица 9  
Размерно-весовые показатели и процессы развития семенников у черного амура

Воз- раст, лет	Масса тела, кг	CV, %	Коэффициент зрелости, %	CV, %	Стадия зрелости семенников
0+	0,05±0,001	6,66	0,005±0,0001	10,00	Индифферент- ный период
1+	0,66±0,025	12,06	0,011±0,0008	22,72	- " -
2+	1,87±0,041	6,95	0,012±0,0001	1,38	- " -
3+	3,02±0,084	8,83	0,013±0,0007	16,66	I
4+	4,32±0,070	5,13	0,014±0,0007	0,23	I, П
5+	6,40±0,105	5,20	0,062±0,0006	3,22	П, Ш
6	6,56±0,063	3,04	0,203±0,0204	31,77	Ш, IV
6+	6,70±0,053	2,51	0,051±0,0008	5,55	VI, П
7+	9,00±0,105	3,70	0,080±0,0046	18,33	VI, П
8+	9,74±0,050	1,62	0,070±0,0010	4,76	VI, П

В шестилетнем возрасте семенники черного амура переходят во П-Ш стадии зрелости, коэффициент зрелости достигает значения 0,062. Объем гонад увеличивается за счет увеличения размеров сперматоцист. На внутренней стороне сперматоциты находится множество делящихся сперматогоний, которые начинают образовывать новую и последнюю генерацию сперматогоний - сперматоциты I порядка. После этого клетки вступают в мейоз, что является признаком цитоморфологической дифференцировки пола. Развитие половых клеток в семенниках асинхронное. Клетки хорошо различаются по размеру и структуре: сперматогонии - 5,0-7,5 мкм; сперматоциты I порядка - 3,4-4,5 мкм; сперматоциты II порядка - 2,3-2,7 мкм; сперматиды - 1,0-1,2 мкм.

В шестигодовалом возрасте весной при повышении температуры активно проходит волна сперматогенеза. В сперматоцистах преобладающей фракцией половых клеток являются сперматиды и зрелые сперматозоиды. Для семенников характерна IV стадия зрелости. Семенники таких самцов представляют собой округлые бело-розовые тяжи, местами утолщенные, масса их составляет 3-5 г. У самцов в этом возрасте в нерестовый период хорошо выражены вторичные половые признаки. На лучах грудных плавников, голове появляется небольшая шероховатость, так называемая "жемчужная сыпь". Наряду со зрелыми самцами встречаются самцы, значительно отставшие в половом развитии, семенники у них находятся в I, II стадии зрелости. Для зрелых самцов черного амура характерно выделение очень малого количества спермы, объем ее не превышает 3-5 мл. У самцов более старших возрастных групп масса семенников не увеличивается. Таким образом, самцы черного амура достигают половой зрелости в шестигодовалом возрасте, особенностью их является продуцирование малого количества спермы, что значительно осложняет технологию заводского воспроизводства данного вида.

#### Половой цикл самцов черного амура

После нереста семенники самцов находятся в VI стадии зрелости. В связи с тем, что развитие половых клеток в семенниках черного амура асинхронное, на гистологических срезах в этот период можно наблюдать неодинаковую картину. Обычно в выводном протоке и в прилежащих частях к нему наблюдаются остатки сперматозоидов, которые подвергаются резорбции клетками фолликулярного эпителия. Сперматоцисты, свободные от сперматозоидов, суживаются, по краям их находятся единичные сперматогонии. В этой же гонаде имеются участки, в сперматоцистах которых активно идет размножение сперматогоний, а в некоторых протекает волна сперматогенеза. Во вторую половину лета происходит резорбция остаточных сперматозоидов. К концу процесса резорбции дегенерирующие сперматозоиды могут сливаться в сплошные непросвечивающие массы. Для гонад характерна VI, II стадии зрелости. В октябре наблюдается интенсивное размножение сперматогоний, что соответствует II стадии зрелости семенников. В таком состоянии самцы черного амура уходят в зиму. Весной начинается новая волна сперматогенеза, которая проходит очень быстро и в нерестовую кампанию эти самцы могут быть использованы

для повторного воспроизводства. Коэффициент зрелости у повторно созревающих самцов имеет значение 0,4. В осеннее время коэффициент зрелости семенников падает до 0,07, что связано с прохождением процессов резорбции остаточных половых продуктов. Половой цикл у самцов черного амура длится 1 год и для искусственного воспроизводства их можно использовать ежегодно.

Таким образом, черный амур относится к рыбам с единовременным нерестом. Половой цикл у самок и самцов длится один год. При выращивании в прудах в условиях Краснодарского края самки черного амура достигают половой зрелости в возрасте семигодовиков. У самок, которых не использовали для воспроизводства, икра резорбируется. При этом не нарушается нормальный ход развития ооцитов новой генерации и самки могут участвовать в нерестовой кампании следующего года. Самцы достигают половой зрелости шестигодовиками. Они продуцируют незначительное количество спермы, что усложняет использование их при заводском способе воспроизводства и диктует необходимость поддерживать оптимальное соотношение самок и самцов в маточном стаде 1:1.

#### **ГАМЕТОГЕНЕЗ И ПОЛОВЫЕ ЦИКЛЫ БОЛЬШЕРОТОГО БУФФАЛО (*Ictiobus cyprinellus* (Wal.), сем. *Catostomidae*)**

Три вида буффало (большеротый, черный и малоротый) выращивали в одинаковых условиях при совместной посадке. В процессе изучения развития половых клеток и формирования гонад обнаружили много сходного. Установлены отличия в сроках созревания, самки большеротого буффало достигают половой зрелости в возрасте трехгодовиков, черного буффало - в возрасте четырехгодовиков и малоротый буффало - в возрасте пятигодовиков. Видовые отличия, в основном, связаны с длительностью фазы протоплазматического роста. Самки трех видов буффало относятся к рыбам с единовременным типом икрометания. (Ерохина и др., 1980).

Учитывая сходный характер гаметогенеза и половых циклов представителей рода *Ictiobus* нами представлены данные только по большеротому буффало.

В августе у сеголетков большеротого буффало массой от 150 до 260 г яичники находятся на I - начале II стадии зрелости, коэффициент зрелости имеет значение от 0,067 до 0,14. Гонады имеют вид тонких прозрачных лент или тяжей. При микроскопическом исследовании на препаратах видны гнезда оогоний, окруженные соединитель-

но-тканной оболочкой. Между оогониями встречаются отдельные ооциты синаптенного пути, говорящие о цитоморфологической дифференцировке пола. У отдельных самок яичники уже в августе готовы к переходу во II стадию зрелости. Диаметры наиболее продвинувшихся в развитии ооцитов имеют от 56 до 64 мкм, ядра - от 25 до 35 мкм. Развитие ооцитов соответствует I - начало 2-ой ступени фазы протоплазматического роста периода превителлогенеза.

В октябре сеголетки достигают массы 410 г, а диаметр ооцитов старшей генерации составляет 75-78 мкм. Коэффициент зрелости и развитие ооцитов остается на прежнем уровне.

Весной, в апреле гистологическая картина практически не меняется, гонады у годовиков находятся во II стадии зрелости. В июле-августе по мере роста рыбы увеличивается масса гонад, увеличивается и размер ооцитов фазы протоплазматического роста до 89 мкм, набор ооцитов практически не меняется.

Осенью, в октябре, размеры ооцитов увеличиваются до 93-140 мкм, ядра - 47-64 мкм. По краям яйценосных пластин располагаются делящиеся оогонии и единичные ооциты синаптенного пути. Коэффициент зрелости возрастает до 0,77. Для самок-двухлеток характерна II стадия зрелости яичников. Появляются единичные самки, у которых в яичниках начался переход в III стадию зрелости. Такие самки достигли массы 1,5 кг, коэффициент зрелости - 0,79. Среди ооцитов протоплазматического роста встречаются ооциты фазы вакуолизации всех ступеней развития, размерами от 212 до 403 мкм.

В возрасте двухгодовиков у большинства самок большеротого буффало яичники находятся во II стадии зрелости. В августе для яичников самок-трехлеток характерна III стадия зрелости. К октябрю гонады значительно увеличиваются в размерах, коэффициент зрелости достигает 11,0. Гонады находятся в IV стадии зрелости. Для ооцитов характерен период вителлогенеза. Диаметр ооцитов составляет 664-945 мкм. В зимовку самки-трехлетки уходят со зрелыми половыми продуктами.

Весной при потеплении и создании нерестовой обстановки происходит нерест.

Самки большеротого буффало в условиях II зоны рыбоводства (Московская область) достигают половой зрелости в возрасте 9+ при средней массе 2,5 кг, коэффициенте зрелости 9,8%. Изменение сроков созревания связано в основном с длительностью протекания фазы протоплазматического роста, II стадия зрелости яичников в условиях Московской области длится у самок большеротого буффало - 7 лет. Самцы созревают на 2-3 года раньше самок.

## Половой цикл самок большеротого буффало

В апреле самки при массе 1,0-1,5 кг при коэффициенте зрелости 14 готовы к нересту. В конце апреля-начале мая после нереста коэффициент зрелости уменьшается до 0,3-1,9. На гистологических препаратах видна четкая посленерестовая картина - спавшиеся фолликулы, встречаются единичные невыметанные ооциты дефинитивных размеров и ооциты протоплазматического роста 1, 2, и 3-ей ступеней. В яikle гонады находятся в начале III стадии зрелости, основную массу половых клеток составляют ооциты периода превителлогенеза фазы вакуолизации. Их размеры достигают 261-316 мкм.

В октябре у самок большеротого буффало коэффициент зрелости колеблется от 4,8 до 12, яичники находятся в IV стадии зрелости. Диаметры ооцитов периода вителлогенеза - от 645 до 943 мкм. На следующий год в апреле коэффициент зрелости увеличивается до 18-19. Половой цикл у самок большеротого буффало длится 1 год и характеризуется следующим временным распределением стадий зрелости: IV - 1 мес. (апрель), VI-П-Ш - 3 мес. (май-июль), Ш - 2 мес. (август, сентябрь), IV - 7 мес. (октябрь-март).

Сходная картина полового цикла наблюдается и у половозрелых самок всех трех видов буффало, содержащихся в прудах, расположенных в Краснодарском крае.

## Сперматогенез и половой цикл большеротого буффало

В августе сеголетки массой от 155 до 250 г имеют семенники П стадии зрелости в виде тонких прозрачных тяжей, коэффициент зрелости составляет 0,01-0,06. В октябре самцы массой 250-300 г имеют гонады в начале III стадии зрелости. Встречаются единичные самцы при массе тела 300 г в текущем состоянии, характер развития половых клеток асинхронный. У годовиков гистологическая картина семенников изменяется незначительно. В июле семенники заметно увеличиваются в размерах и приобретают характерный розоватый оттенок. Масса рыбы колеблется от 790 г до 1,2 кг, коэффициент зрелости составляет 5-6. Отдельные особи находятся в текущем состоянии. На зимовку двухлетки уходят с гонадами в завершающей стадии сперматогенеза. В апреле будущего года семенники двухгодовиков имеют вид крупных тяжей с большим количеством кровеносных сосудов. На гистологических срезах все сперматоциты заполнены зрелыми



сперматозоидами. Самцы двухгодовики большеротого буффало в условиях Краснодарского края достигают функциональной зрелости и могут участвовать в нересте. Самцы текучие весь год, кроме двух месяцев (июль, август), когда в семенниках активно происходит резорбция невыметанных половых продуктов. Семенники у зрелых самцов довольно крупные, коэффициент зрелости у текучих самцов превышает 9.

Осенью и весной самцы буффало имеют хорошо выраженный брачный наряд в виде "жемчужной сыпи" не только на голове, но и по всему телу. Поверхность тела у них наощупь шероховатая, у самок гладкая. Самцы трех видов буффало созревают на 1,5-2 года раньше самок. В практическом плане самок и самцов буффало необходимо содержать раздельно в период зимнего содержания и в преднерестовых прудах, чтобы исключить "дикий" нерест.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние десятилетия в развитии рыбного хозяйства многих стран произошли коренные изменения - увеличение объемов производства обеспечивается не за счет интенсификации промысла, а путем развития аквакультуры, главным образом рыбоводства.

Разведение и выращивание водных организмов, особенно ценных в пищевом отношении, приобретает стратегический характер, обеспечивая "выживание человечества". Успехи в области аквакультуры практически всех стран мира направлены на выращивание наиболее ценных и пользующихся большим спросом на рынке объектов - это лососи, тилапии, толстолобик, амур, карпы, канальный сом, желтохвост - среди рыб; креветки и гребешки - среди беспозвоночных животных. Именно эти объекты обеспечивают в последние годы наиболее быстрое нарастание объемов продукции (7,6 млн. тонн или 86% общего объема пресноводной аквакультуры). В некоторых странах аквакультура вышла на первое место в сфере сельскохозяйственного производства - Китай, Япония, Норвегия.

Стратегия развития аквакультуры в разных странах определяется историческими традициями, уровнем экономики и направлена на получение продукции, обеспечивающей максимальную прибыль.

Развитые страны Западной Европы, США, Канада ориентированы на получение высококачественной продукции лососевых, угря, канального сома, выращиваемых в индустриальных условиях. При выращивании рыб используют корма с высоким содержанием протеина.

Страны Юго-Восточной Азии основную продукцию получают за счет пастбищного рыбоводства путем эффективного использования естественной кормовой базы пресноводных водоемов. Основными объектами культивирования в них являются рыбы китайского равнинного комплекса – консументы первого порядка. Лидирующее положение в развитии пресноводной аквакультуры занимает Китай, продукция которого в 1994 г. достигла объемов 8,9 млн. тонн, более 70% мирового уровня (Виноградов, Золотова, 1994).

В России имеются все возможности для развития обоих направлений аквакультуры – громадный фонд внутренних водоемов, инфраструктура рыбохозяйственного комплекса страны, аборигенный и импортированный генофонд ценных видов пресноводных рыб (лососи, сиги, осетровые, растительноядные виды рыб, канальный сом, веслонос, черный амур и другие виды). Первоочередными задачами научных исследований является сохранение генетического разнообразия гидробионтов, формирование пользовательных маточных стад и масштабное искусственное воспроизводство ассортимента видов для разнообразных форм хозяйствования в аквакультуре.

Надежные технологии искусственного воспроизводства рыб можно создать только при условии тщательного и всестороннего изучения различных звеньев репродуктивного процесса, начиная от начальных моментов развития половых клеток и гонад до анализа закономерностей гаметогенеза, процессов полового созревания и получения зрелых половых продуктов.

Нами детально изучены ход гаметогенеза у самок и самцов, тип икрометания, его цикличность в условиях Северного Кавказа шести новых для отечественного рыбоводства видов рыб (канальный сом, веслонос, черный амур, большеротый, черный и малоротый буффало), установлены общие закономерности гамето- и гонадогенеза.

Ранний период гаметогенеза у изученных видов протекает по схеме, характерной для многих видов рыб. Индифферентное состояние

формирующейся репродуктивной системы занимает непродолжительный отрезок времени и завершается видоспецифичной анатомической дифференцировкой гонад. Анатомическая дифференцировка гонад предшествует цитологической. На цитологическом уровне женские гонады формируются значительно раньше, чем мужские.

Для оценки состояния гонад различных видов мы использовали шестибальные шкалы зрелости яичников и семенников (Сакун, Буцкая, 1963) и придерживались следующей схемы периодизации.

Оогенез подразделяли на четыре периода: синаптенный или начальных мейотических преобразований, превителлогенез, вителлогенез, завершения созревания. Превителлогенез в свою очередь подразделяли на две фазы: протоплазматического роста и формирования кортикальных и жировых вакуолей. В пределах этих фаз выделены три ступени для ооцитов протоплазматического роста (1, 2, 3) и три ступени для ооцитов фазы вакуолизации ( $D_1$ ,  $D_2$ ,  $D_3$ ), которые различаются по диаметрам клеток и морфологии ооцитов. В периоде вителлогенеза выделяли две фазы: ранняя и поздняя, подразделяющиеся на четыре ступени ( $D_4$ ,  $D_5$ ,  $D_6$  и  $D_7$ ; соответственно), которые также различаются по диаметрам клеток и морфологии ооцитов. В сперматогенезе мы выделяли три периода: размножения сперматогоний, мейотических преобразований и спермиогенеза.

Протекание оогенеза в самой длинной фазе протоплазматического роста у изученных видов сходно по размерным характеристикам клеток и морфологии ооцитов. В последующих фазах развития половых клеток размерные характеристики ооцитов видоспецифичны. Протекание сперматогенеза и формирование семенников специфично для каждого из изученных видов, но характер развития половых клеток у всех асинхронный.

Наступление половой зрелости т. е. начало икрометания наступают у изученных видов рыб в период преобладания весового прироста над линейным, наиболее очевидно это у веслоноса. Изменения во времени наступления половой зрелости у рыб тесно связаны в удлинением или сокращением периода превителлогенеза (I и II стадия зрелости).

На основании изученных закономерностей развития половых клеток новые объекты рыбоводства можно подразделить на скороспелые или короткоцикловые (канальный сом, большеротый буффало), средне-созревающие (черный и малоротый буффало) и позднеспелые или длин-ноцикловые (черный амур, веслонос) виды. По срокам нереста - на виды, нерестующие ранней весной (веслонос, буффало) или поздней

весной-летом (черный амур, канальный сом). Для всех изученных видов характерен единовременный тип икростания, ежегодный ритм размножения (канальный сом, три вида буффало, черный амур) или двухлетний половой цикл (веслонос).

Для видов рыб с ежегодным ритмом размножения яичники после нереста находятся на VI-Ш стадиях зрелости (черный амур, три вида буффало, канальный сом). Резорбционные процессы у них протекают быстро и не оказывают влияния на скорость развития половых клеток новой генерации. У веслоноса (двухлетний половой цикл) яичники после нереста находятся на VI-П стадиях зрелости и развитие половых клеток новой генерации начинается после завершения резорбционных процессов. После окончания резорбционных процессов в яичниках отнерестившихся самок всегда остаются посленерестовые следы, которые могут служить надежным критерием для разграничения самок, размножающихся впервые или повторно, для определения скорости прохождения полового цикла и для обнаружения особей в нерестовом стаде, пропускающих очередной нерестовый сезон.

Установлено два типа развития половых клеток у изученных видов рыб в течение повторяющихся половых циклов:

1. Самки зимуют с половыми клетками в конечных фазах вителлогенеза (веслонос, большеротый, малоротый и черный буффало); самцы зимуют со зрелыми половыми клетками в семенных канальцах (веслонос, канальный сом и три вида буффало).

2. Самки зимуют с незрелыми половыми клетками, процесс интенсивного вителлогенеза наблюдается весной (канальный сом и черный амур); самцы зимуют с незрелыми половыми клетками, процесс сперматогенеза завершается весной незадолго до размножения (черный амур).

Выращенные в одинаковых условиях виды рыб сохраняют свою приуроченность ко времени нереста в сезоне. Так, готовность к нересту веслоноса (при температуре воды 13-14°С), буффало (при температуре воды 16-17°С) приходится на раннюю весну (апрель), черного амура на конец мая - начало июня (при температуре воды 20-25°С), канального сома на начало июня (при температуре 23-30°С). Эти видовые особенности обеспечивают равномерную загрузку производственных мощностей заводов по воспроизводству и позволяют совместно выращивать для племенных целей целый комплекс видов - объектов пастбищной аквакультуры и рыбоводной мелиорации. Установленные закономерности гаметогенеза и половых циклов изученных видов позволили разработать технологические нормативы по форми-

рованию ремонтных групп и выращиванию производителей, промышленной эксплуатации их; прогнозировать возможные изменения нормативных показателей при расширении ареала одомашниваемых видов рыб на территории России и сопредельных стран.

### ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Процесс обособления первичных половых клеток у изученных видов рыб протекает в эмбриональный период и завершается у предличинок с желточным мешком. Первичные половые клетки имеют типичное строение, округлую форму, крупное ядро. Размер клеток, в среднем, составляет 10 мкм. Миграция и концентрация первичных половых клеток приурочена к области формирования предпочечных протоков. Индифферентный период в развитии гонад занимает по времени у самок срок от 1 мес. (канальный сом) до 1 года (черный амур), у самцов - от 1,5 мес. ( канальный сом) до 2 лет (черный амур).

2. Анатомическая и цитологическая дифференцировка в развитии гонад имеет четкие видовые особенности. Для всех видов характерна более ранняя дифференциация развития гонад в женском направлении. Морфологическим критерием служит появление борозды-щели в срединной части гонады или гонада, подвешенная на двух мазовариях. Появление борозды-щели отмечено у канального сома в возрасте 1 мес., веслоноса - 5 мес., гонада, подвешенная на двух мезовариях у большеротого буффало - в возрасте 2 мес., черного амура - в возрасте 2 лет. Анатомическая дифференцировка предшествует цитологической. Цитологическая дифференцировка гонад проходит у самок канального сома в возрасте 2 мес., у веслоноса и черного амура на 2 году жизни, разрыв во времени между анатомической и цитологической дифференцировками невелик.

3. Процесс анатомической дифференцировки у самцов намного продолжительнее, чем у самок. Разрыв во времени может составлять от нескольких дней до нескольких лет и обнаруживается у канального сома в возрасте 1,5 мес., веслоноса - 2 лет, черного амура - 4 лет. Это время характеризует I стадию зрелости семенников.

4. Цитологическая дифференцировка у самцов происходит в железе полностью сформированной. Критерием начала цитологической дифференцировки служат волны сперматогенеза. Волны сперматогенеза характеризуют момент наступления половой зрелости самцов, во времени они отмечены для самцов большеротого буффало и канального сома в возрасте 1,5 года, веслоноса - 3-4 года, черного амура -

4,5 года. Только для заводского способа воспроизводства таких самцов использовать нельзя. Самцы в этом возрасте продуцируют небольшое количество зрелой спермы, которая осенью подвергается активной резорбции. Функциональной зрелости самцы изученных видов достигают у канального сома и большеротого буффало в возрасте двухгодовиков, веслоноса и черного амура - шестигодовиков.

5. Половой цикл у самцов всех изученных видов составляет 1 год, семенники по своей структуре ацинозного типа, характер развития половых клеток асинхронный, что позволяет использовать самцов практически всех видов в нерестовом сезоне неоднократно. Самцы черного амура продуцируют небольшое количество спермы, что связано с видовыми особенностями строения семенников.

6. Срок достижения половой зрелости у самок в первую очередь зависит от продолжительности фазы протоплазматического роста (II стадия зрелости), которая длится у канального сома 1 год, у большеротого буффало - 2 года, черного амура - 4 года, веслоноса - 7 лет. Функциональной зрелости самки канального сома и большеротого буффало достигают в возрасте трехгодовиков, черного буффало - четырехгодовиков, малоротого буффало - пятигодовиков, черного амура - семигодовиков, веслоноса - десятигодовиков.

7. Самки весенненерестующих видов рыб (веслонос, буффало) зимуют с половыми клетками в конечных фазах вителлогенеза (IV стадия зрелости), самки весенне-летненерестующих (канальный сом, черный амур) видов зимуют с незрелыми половыми клетками (III стадия зрелости). Процесс интенсивного вителлогенеза у последних происходит в весеннее время.

8. Самки изученных видов рыб относятся к рыбам с единовременным типом икрометания, что обусловлено активной резорбцией наиболее продвинутых или отстающих в своем развитии половых клеток. Половой цикл у самок канального сома, черного амура, трех видов буффало длится 1 год, у самок веслоноса - 2 года. Для самок с ежегодным половым циклом характерно состояние яичников после нереста как VI-III стадии зрелости, с неежегодным - как VI-II стадия зрелости.

9. До определенного момента развития яичников можно использовать унифицированный подход к характеристике фаз развития ооцитов. Размеры ооцитов периода превителлогенеза практически одинаковы у изученных видов рыб и соответствуют данным для других видов рыб. В ходе дальнейшего развития при вступлении

в период вителлогенеза изученные виды разделяют по размерным характеристикам ооцитов, с одной стороны, веслонос и канальный сом, с другой стороны, черный амур и три вида буффало.

10. Установлено, что процессы резорбции играют важную роль при формировании половых клеток в развитии яичников и семенников, активной резорбции подвергаются наиболее продвинутые в своем развитии половые клетки, что обеспечивает синхронность роста ооцитов. Во время посленерестового состояния резорбционные процессы влияют на количество развивающихся и выметаемых половых клеток, на темп развития ооцитов последующих генераций, на длительность прохождения полового цикла и ритм размножения особей.

### ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Перевод в группу старшего ремонта и производителей следует проводить в соответствии с установленными сроками достижения половой зрелости.

2. Самок и самцов, уходящих в зимовку со зрелыми половыми продуктами, необходимо содержать в зимовальных прудах и в преднерестовый период разделять по полу.

3. В маточных стадах черного амура необходимо иметь страховой запас самцов.

4. Самок канального сома, трех видов буффало, черного амура можно использовать для искусственного воспроизводства ежегодно, самцов – многократно в сезоне.

5. Самок веслоноса для искусственного воспроизводства можно использовать через 1 нерестовый сезон. Критерием готовности самок к нересту может служить показатель поляризации ооцитов IV завершенной стадии зрелости яичников, оптимальное значение которого лежит в пределах 0,05–0,07.

6. Для формирования оптимального с точки зрения рыбоводного процесса соотношения самок и самцов в стаде можно использовать гистологические методы ранней диагностики пола. Эти методы могут найти применение в семейной селекции.

7. При формировании пользовательных маточных стад новых объектов разведения в других регионах России необходимо учитывать, что при перемещении их в более северные районы закономерно будут удлиняться сроки достижения половой зрелости, в основном, за счет продолжительности II стадии зрелости, на юг – наоборот.

8. Уникальный генофонд китайского и северо-американского комплексов видов рыб, созданный на базе рыбопроизводного завода "Горячий Ключ" нуждается в охране и регулярном генетическом мониторинге. Рыбзаводу "Горячий Ключ" необходимо придать статус государственного племенного завода.

9. Установленные закономерности можно использовать для прогнозов роста и развития гонад, сроков достижения половой зрелости и половых циклов у изученных видов рыб при пастбищном нагуле производителей в водоемах комплексного назначения (водоемах-заказниках).

#### СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Черфас Н.Б., Илясова В.А. Результаты исследования диплоидных гиногенетических потомств у карпа// 3 съезд Всесоюз. об-ва генетиков и селекционеров им. Н.И.Вавилова (тезисы докл.). - Л., 1977. - С. 505.

2. Черфас Н.Б., Илясова В.А. Итоги исследований по диплоидному радиационному гиногенезу у карпа//Тезисы докл. II Всесоюз. совещ. по биохимической генетике, кариологическому полиморфизму и мутагенезу у рыб (14-17 марта 1978 г., г. Ленинград). - Л., 1978. - С. 15-16.

3. Черфас Н.Б., Илясова В.А. Индуцированный диплоидный гиногенез у карпа//Тезисы, XIV Международный генетический Конгресс. - М., 1978. - С. 544.

4. Илясова В.А., Черфас Н.Б. Использование ультрафиолетового облучения при индуцированном гиногенезе у карпа// Сб. науч. тр./генетика и селекция прудовых рыб. - М.: ВНИИПРХ, 1978. - Вып. 20. - С. 174-187.

5. Черфас Н.Б., Илясова В.А. Рекомендации по получению диплоидного гиногенетического потомства у карпа. - М.: ВНИИПРХ, 1979. - 32 с.

6. Гомельский Б.И., Черфас Н.Б., Илясова В.А. Рыбоводно-биологическая характеристика гиногенетических потомств карпа// ДЭП рук. Отчет по теме 4.14.5.1. Раздел 4.14.5.1.1. - М.: ВНИИПРХ, 1978. - 15 с.

7. Черфас Н.Б., Илясова В.А., Гомельский Б.И. Исследования по диплоидному радиационному гиногенезу у карпа. Сообщение IV. Состояние гонад и оценка воспроизводительной способности карпов гиногенетического происхождения// Генетика, 1979. - Т. 15. - № 9. - С. 1643-1650.



8. Черфас Н.Б., Илясова В.А. Индуцированный гиногенез у гибридов серебряного карася и карпа// Генетика, 1980. - Т. 16. - N 7. - С. 1260-1269.

9. Черфас Н.Б., Илясова В.А. Некоторые итоги исследований по диплоидному радиационному гиногенезу у карпа (*Cyprinus carpio*)// В кн. "Кариологическая изменчивость, мутагенез и гиногенез рыб". - Л., 1980. - С. 74-81.

10. Черфас Н.Б., Катасонов В.Я., Илясова В.А. Способ выведения гибридных форм рыб при однополо-мужской стерильности гибридов// А.с. N 01 К 61/00 БИ N 24, 1982.

11. Комахидзе А.М., Илясова В.А. Особенности созревания канального сома в прудах субтропической зоны Грузии// Сб. науч. тр./ Растительноядные рыбы и новые объекты рыбоводства и акклиматизации. - М.: ВНИИПРХ, 1983. - Вып. 38. - С. 90-98.

12. Багров А.М., Илясова В.А. Особенности сперматогенеза у белого амура в тропических условиях//Сб. науч. тр./ Растительноядные рыбы и новые объекты рыбоводства и акклиматизации. - М.: ВНИИПРХ, 1983. - Вып. 38. - С. 162-171.

13. Костылев В.А., Илясова В.А. О развитии гонад растительноядных рыб при выращивании в прудах в управляемом температурном режимом//Сб. науч. тр./ Растительноядные рыбы и новые объекты рыбоводства и акклиматизации. - М.: ВНИИПРХ, 1985. - Вып. 44. - С. 22-29.

14. Илясова В.А., Ерохина Л.В., Мельченков Е.А., Виноградов В.К. Гаметогенез и половые циклы веслоноса//Экспресс-информация. Рыбное хозяйство. Отечественный производственный опыт. Сер. Аквакультура - М.: ЦНИИТЭИРХ, 1988. - Вып. 4. - 18 с.

15. Илясова В.А., Мельченков Е.А. Гаметогенез и половые циклы веслоноса. Сообщение 1. Оогенез//Сб. науч. тр./ Растительноядные рыбы и новые объекты рыбоводства и акклиматизации. - М.: ВНИИПРХ, 1988. - Вып. 54. - С. 30-35.

16. Илясова В.А. Гаметогенез и половые циклы веслоноса. Сообщение 2. Сперматогенез//Сб. науч. тр./ Растительноядные рыбы и новые объекты рыбоводства и акклиматизации. - М.: ВНИИПРХ, 1988. - Вып. 54. - С. 35-39.

17. Илясова В.А. Гаметогенез и половые циклы веслоноса (*Polyodon spathula* (Walbaum)): Автореф. дисс... канд.биол.наук: 03.00.10 - М., 1989. - 24 с.

18. Калмыков Л.В., Илясова В.А., Багров А.М., Калмыкова В.В. Созревание канального сома в условиях хозяйств индустриального типа//Сб. науч. тр. - М.: ВНИИПРХ, 1989. - Вып. 58. - С. 60-65.

19. Волчков Ю.А., Решетников С.И., Илясова В.А., Радецкий В.П., Илясов Ю.И. Методические указания по оценке темпа полового созревания растительноядных рыб. - М.: ВНИИПРХ, 1990. - 33 с.
20. Волчков Ю.А., Решетников С.И., Илясова В.А., Радецкий В.П., Илясов Ю.И. Методические указания по оценке темпа полового созревания растительноядных рыб. (Приложение) ЭВМ-программа дискриминантного анализа (Фортран). - М.: ВНИИПРХ, 1990. - с.
21. Мельченков Е.А., Виноградов В.К., Воропаев Н.В., Ерохина Л.В., Илясова В.А., Чертихин В.Г. Технология разведения веслоноса. - М.: ВНИИПРХ, 1991. - 69 с.
22. Илясова В.А., Канидьева Т.А. Гистологический анализ некоторых элементов пищеварительной системы ранней молоди веслоноса в связи с оценкой комбикормов//Сб. науч. тр./ Корма и кормление ценных объектов аквакультуры. - М.: ВНИИПРХ, 1992. - Вып. 7. - С. 11-21.
23. Виноградов В.К., Ерохина Л.В., Илясова В.А., Гадаева М.М. Гаметогенез и половые циклы канального сома при выращивании в прудах // ИП Рыбное хозяйство. Сер. Аквакультура. Прудовое и озерное рыбоводство. - М.: ВНИЭРХ, 1992. - Вып. 3. - С. 2-14.
24. Илясова В.А., Воропаев С.Н., Мельченков Е.А., Виноградов В.К. Гаметогенез и половые циклы черного амура// ИП Рыбное хозяйство. Сер. Аквакультура. Прудовое и озерное рыбоводство. - М.: ВНИЭРХ, 1992. - Вып. 3. - С. 14-24.
25. Гадаева М.М., Илясова В.А., Гепецкий Н.Е., Бреденко М.В. Особенности развития воспроизводительной системы канального сома в раннем онтогенезе//Сб. науч. тр./ Корма и кормление ценных объектов аквакультуры. - М.: ВНИИПРХ, 1992. - Вып. 67. - С. 37-42.
26. Воропаев С.Н., Илясова В.А., Мельченков Е.А. Особенности оогенеза черного амура//Сб. науч. тр./Водные биоресурсы, воспроизводство и экология гидробионтов. - М.: ВНИИПРХ, 1992. - Вып. 66. - С. 155-159.
27. Воропаев С.Н., Илясова В.А., Мельченков Е.А. Особенности сперматогенеза черного амура//Сб. науч. тр./Корма и кормление ценных объектов аквакультуры. - М.: ВНИИПРХ, 1992. - Вып. 67. - С. 56-59.
28. Илясова В.А. Значение исследований репродуктивной функции рыб для повышения эффективности искусственного воспроизводства// Тезисы докл. Всесоюз. науч. пр. совещания по проблемам развития пресноводной аквакультуры 15-19 ноября 1993. - М.: ВНИИПРХ, 1993, С. 115-116.