

V

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ  
И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ имени А. Н. СЕВЕРЦОВА

---

A-23639

*На правах рукописи*

Б. В. КОШЕЛЕВ

**ГАМЕТОГЕНЕЗ, ПОЛОВЫЕ ЦИКЛЫ  
И БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ РЫБ**

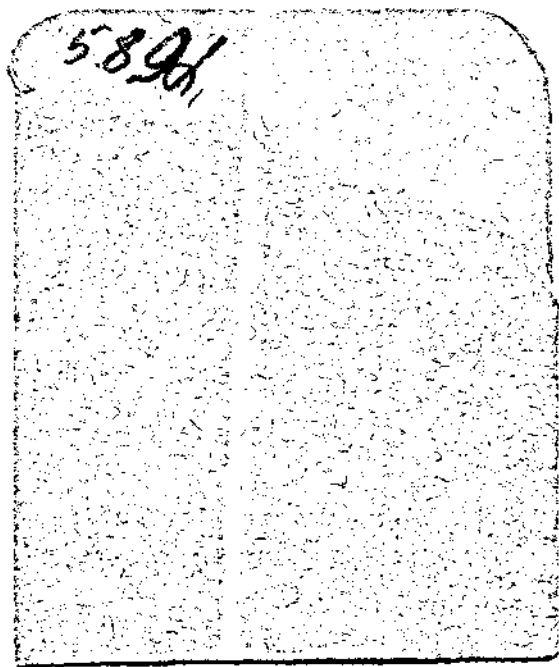
**(морфо-экологическое исследование)**

(03.097 — зоология)

Автореферат диссертации  
на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Москва — 1971

Рыбы - Размножение



АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ  
И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ им. А. Н. СЕВЕРЦОВА

---

На правах рукописи

**Б. В. КОШЕЛЕВ**

**ГАМЕТОГЕНЕЗ, ПОЛОВЫЕ ЦИКЛЫ  
И БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ РЫБ**

(морфо-экологическое исследование)

(03.087 - Зоология)

Автореферат диссертации  
на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Москва - 1971

Центральная Научная Библиотека  
Моск. ун-та им. М. В. Ломоносова  
Акад. наук СССР

А-23639

Работа выполнена в лаборатории сравнительной эмбриологии позвоночных (зав. лабораторией доктор биологических наук, профессор С.В.Емельянов) Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н.Северцова АН СССР (директор Института - член-корреспондент Академии наук СССР, доктор биологических наук, профессор В.Е.Соколов).

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Т.С. Расс,  
доктор биологических наук Н.Н. Дислер,  
доктор биологических наук Г.М. Персов.

Ведущее научно-исследовательское учреждение:  
биолого-почвенный факультет Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова.

Автореферат разослан " " \_\_\_\_\_ 1971 г.

Защита диссертации состоится " " \_\_\_\_\_  
1972 г. на заседании Ученого совета Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР (Москва, В-71, Ленинский проспект, 33).

Отзывы об автореферате просим направлять по адресу: Москва, В-71, Ленинский проспект, 33, ИЭМЭЖ АН СССР, Ученому секретарю.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения общей биологии АН СССР.

Ученый секретарь Совета  
канд.биологич. наук

В.М.Горбунов

## ВВЕДЕНИЕ

С момента появления на Земле человека животный мир испытывает все нарастающее влияние его хозяйственной деятельности. Разнообразные антропогенные факторы нарушают исторически сложившийся характер связей между организмами и средой их обитания. Эти изменения оказывают существенное влияние и на многие звенья репродуктивного процесса у рыб, что меняет скорость воспроизводства популяций и отдельных видов и, наряду с другими изменениями в биологии рыб, приводят к изменениям видового состава, ценности и стабильности промысловых уловов (Расс, 1965; Бердичевский и Лебедев, 1968; Гуревич и Лопатин, 1962 и др.). Поэтому исследования различных звеньев репродуктивного процесса у рыб /развитие половых клеток (чкры и молок), скорость полового созревания (скороспелость и генеративная способность особей), прохождение половых циклов у видов с различной биологией, экология нереста, ритм размножения в разных условиях существования, скорость воспроизводства экологических форм и популяций/ диктуется не только теоретическими, но и практическими задачами сегодняшнего дня. Чтобы управлять воспроизводством, необходимо знать закономерности гаметогенеза, полового созревания, прохождения и изменения половых циклов, особенности ритма размножения видов рыб, специфику экологии нереста и структуры (возрастной и половой) популяций у широко распространенных видов рыб в наших внутренних водоемах, представляющих для человека определенный интерес. Исследования гаметогенеза и, в частности, сезонного хода развития половых клеток у ряда пресноводных видов рыб, было начато советскими учеными еще в 20-е годы: В.А.Мейеном, Д.П.Филатовым, С.Н.Дупла-

ковым — исследуется оогенез, С.И.Кулаевым — сперматогенез. В послевоенный период проводятся экологические наблюдения за размножением рыб в естественных и реконструированных водоемах П.А.Дрягиным (1939, 1949, 1952), А.В.Лукиным (1947, 1948, 1949), В.И.Владимировым (1953, 1959, 1963), А.Ф.Коблицкой (1957, 1958, 1959, 1961) и другими. В это же время успешно развивается гисто-физиологическое направление исследований гаметогенеза под руководством Н.Л.Гербильского (исследования Казанского, 1949, 1956, 1962; Персова, 1957, 1958, 1963; Лалицкого, 1949, 1960; Трусова, 1947, 1949, 1950, 1967; Чернышева, 1947, 1958, 1960; Баранниковой, 1962, 1964, 1968; Сакуи, 1957, 1965, 1966; Буцкой, 1955, 1957, 1959; Фалеевой, 1964, 1965, 1968 и других). Отдельным частным моментам развития ооцитов у рыб посвящены работы ряда зарубежных исследователей (Arndt, 1956, 1960; Beach, 1959; Hoar, 1955, 1957; Raven, 1964; Sterba, 1957, 1959; Yamamoto, 1955, 1956, 1959). В настоящее время в нашей стране плодотворно изучается начальный период развития половых желез, начиная от закладки гонад и дифференцировки пола у рыб до наступления времени первого нереста (Персов, 1963, 1966, 1968, 1969; Салехова, 1961, 1963, 1966). Большое внимание уделяется завершающим фазам развития половых клеток, а именно периоду созревания ооцитов и процессу оплодотворения яйцеклеток (Детлаф и Гинзбург, 1954, 1969; Гинзбург, 1968; Казанский, 1956, 1962). Продолжаются исследования по выяснению особенностей развития половых клеток у отдельных, важных в промысловом отношении видов рыб, многими учеными (Вотинов, 1948, 1960, 1963; Трусов, 1949, 1967; Кузьмин, 1957, 1967; Негоновская, 1964, 1966, 1967; Зеленин, 1958, 1960; Овен, 1961, 1962; Чепурнова, 1958, 1964; Шилов, 1962, 1964, 1967). Однако исследования гаметогенеза, половых циклов и экологии нереста во многих случаях были разобщены. Специфика данной работы заключается в сравнительном методе исследования гаметогенеза, по-

ловых циклов и экологии нереста при морфо-экологическом анализе многих звеньев репродуктивного цикла у близкородственных видов, популяций и экологических форм. При этом параллельно изучаются особенности развития половых клеток (клеточный уровень), половых желез (органный уровень), организма в целом (организменный уровень) и отдельные популяции (популяционный уровень). Вскрытие закономерностей развития половых клеток ведется в тесном контакте с выяснением особенностей развития и функционирования половых желез, а выяснение закономерностей гонадогенеза сочетается с анализом развития особей и условиями их существования. Обнаруженные закономерности тесно согласуются с выяснением особенностей структуры (возрастной и половой) и скоростью воспроизводства различных экологических форм и популяций.

Морфо-экологическое направление в эмбриологии рыб, которое сочетает сравнительные морфологические исследования с анализом условий развития в течение эмбрионального и постэмбрионального периодов, возникло и успешно развивается в нашей стране. Большая заслуга в разработке этого направления исследований принадлежит ученикам и последователям академика А.Н.Северцова - С.Г.Крыжановскому, В.В.Васнецову, Б.С.Матвееву, Н.Н.Дислеру, С.В.Емельянову, С.Г.Соину, Т.С.Рассу и другим. Основное внимание в этих исследованиях уделяется эмбриоадаптациям и очень мало приспособительным особенностям предэмбрионального периода (гаметогенез в течение всей жизни особей у видов рыб с различной биологией).

Основная задача данной работы - анализ закономерностей развития половых клеток у видов рыб с различной биологией, вскрытие закономерностей в прохождении половых циклов у видов рыб с различными типами гаметогенеза и икрометания, выяснение видовых особенностей в экологии нереста многих видов рыб внутренних водоемов Европейской части СССР,

в связи с различными условиями существования.

Цель исследования - выяснение и обоснование путей управления многими звеньями репродуктивного процесса у рыб.

Для решения поставленной задачи, которая представляет существенный практический и теоретический интерес необходимо было выяснить следующее:

а) установить видовую специфику гаметогенеза у многих видов рыб с различной биологией во внутренних водоемах Европейской части СССР;

б) выяснить необходимые условия для развития и выметывания половых клеток, а также для прохождения половых циклов у видов рыб с различной экологией, обратив особое внимание на своеобразие реакции отдельных видов, на те или иные экологические факторы и на форму приспособительных изменений некоторых звеньев репродуктивного процесса;

в) проанализировать взаимосвязь между гаметогенезом, развитием и функционированием половых желез, развитием всего организма в целом и скоростью воспроизводства различных экологических форм и популяций;

г) вскрыть диапазон и амплитуду изменчивости в гаметогенезе, половой цикличности, ритме размножения, экологии нереста и скорости воспроизводства популяций у некоторых видов рыб, для понимания адаптивных возможностей отдельных видов в связи с изменением условий существования;

д) выяснить основные формы и способы приспособительных изменений в гаметогенезе, половых циклах, ритме размножения, экологии нереста и скорости воспроизводства популяций в связи с различными условиями существования.

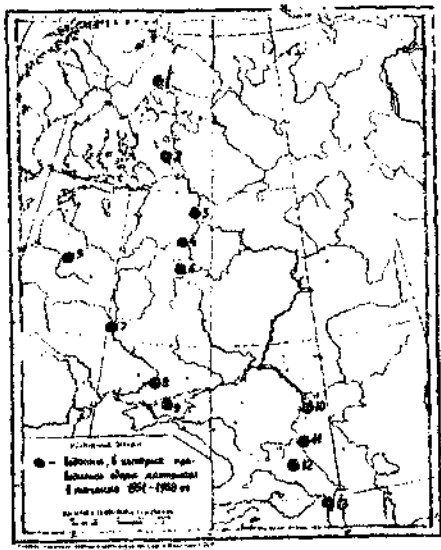


Диссертация состоит из введения, 11 глав, одна из которых посвящена литературному обзору, другая материалу и методам, остальные — анализу собственного материала, заключения и общих выводов. В автореферате материал излагается в той же последовательности, как и в диссертации.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для выяснения закономерностей гаметогенеза и прохождения половых циклов, а также для изучения адаптивных изменений в некоторых звеньях репродуктивного процесса (в характере развития половых клеток, скорости наступления половой зрелости, в сезонном ходе полового цикла, ритме размножения, экологии нереста) были выбраны различные представители фауны рыб внутренних водоемов нашей страны. Выбор был обусловлен тем, что во внутренних водоемах имеются виды с различной экологией и типом размножения (представители разных фаунистических комплексов); виды с обширным ареалом, а также представители северных, средних и южных широт; виды, представленные различными экологическими формами и популяциями и, наконец, возможностью получения массового и разнообразного материала в течение круглого года в естественных и реконструированных водоемах, т.е. в условиях эксперимента в природной обстановке. Экологические наблюдения за размножением рыб, регулярные сборы ихтиологического материала и гистологические исследования половых желез, начатые нами в 1951 году на Рыбинском водохранилище, в дальнейшем были продолжены на многих внутренних водоемах (естественных и реконструированных), расположенных во всех широтах Европейской части СССР (рис. 1). Для сравнительных морфо-экологических исследований закономерностей прохождения и изменения половых циклов, ритма размножения, процессов

Рис. 1. Водоемы разных широт Европейской части СССР, в которых проводились сборы материала по выяснению сезонного хода гаметогенеза и ритма половой цикличности, а также изучалась экология размножения различных видов рыб.



- 1 - Чудозеро, Чингильс-яр, Охтозеро (Лапландский заповедник), 1963, 1964<sup>x</sup>, 1965;  
 2 - Сямозеро (Карелия), 1962, 1963;  
 3 - Рыбинское в-ще, 1951, 1962; 4 - Ивановское в-ще, 1958, 1959, 1961; 5 - в-ще Электрени и оз. Моисс (Литовская ССР), 1968, 1969, 1970; 6 - оз. Глубокое, 1958, 1959, 1966; 7 - Днепр, 1959;  
 8 - Каховское в-ще, 1960; 9 - Азовское море, 1963, 1965, 1966; 10 - Дельта р.Волги, 1954, 1955, 1963, 1964; 11 - Аркумские водоемы (Низовья р.Терека), 1966, 1967; 12 - оз.Эйзенхам, 1966; 13 - Низовья р.Курь, 1958, 1966.

х) Подчеркнуты годы, когда работы велись на водоеме с нашим участием, не подчеркнуты - годы, когда сборы материала и изучение биологии размножения рыб проводились под нашим руководством.

овуляции и спермации с детальным гистологическим анализом развития половых клеток в течение всей жизни особей, были выбраны 27 видов, относящиеся к 21 роду и 10 семействам (см. приложение 1). Основой для исследований послужили представители карповых (*Cyprinidae* - 9 родов, 11 видов), которых было исследовано более 2500 особей; окуневых (*Percidae* - 3 рода, 5 видов) собрано и изучено более 500 экземпляров; лососевых (*Salmonidae* - 2 рода, 2 вида), проанализировано только сигов более 800 самок и самцов; близкородственные виды бычков (*Gobiidae* - 1 род, 4 вида) - изучено около 1500 особей. Остальные 6 семейств, каждое из которых представлено одним видом, были взяты лишь в качестве сравнительного материала и сборы по этим видам рыб ограничены десятками или меньшим количеством производителей. Большое внимание в исследованиях уделялось близкородственным видам разных родов (ерши, бычки, лещи и т.д.), разным экологическим формам (пелагический и прибрежный окунь, мало- и многотычинковый сиг, быстро- и медленно растущая вобла, разные формы золотого карася), а также анализу популяций одного и того же вида, обитающих в водоемах с разным гидрологическим режимом.

Выводы об экологии нереста, гаметогенезе, половых циклах, ритме размножения и скорости воспроизводства популяций делались, как правило, на основании 2-3-летних экспедиционных работ в каждом из выбранных нами водоемов. Исследовались нерестилища рыб, устанавливались сроки нерестовых миграций, определялось время и длительность икрометания, выяснялись особенности поведения производителей в течение всего нерестового периода, устанавливалась связь размножения с экологическими факторами. Регулярно (в течение нереста ежедневно или еженедельно, а в течение года в некоторых водоемах посезонно или ежемесячно в течение всего

полового цикла) проводился полный биологический анализ особей из контрольных уловов (измерялась длина, определялся вес всей рыбы и без внутренностей, вес половых желез, бралась чешуя для определения возраста и расчисления темпа роста, производился макроскопический анализ половых желез, определялся пол и стадия зрелости гонад, в дальнейшем вычислялись коэффициенты зрелости и упитанности у особей в течение всего полового цикла). Для получения материала применялись сети с разной ячеей, невода, вентеря и любительские орудия лова. Сбор и обработка ихтиологического материала осуществлялась по методикам, изложенным в соответствующих работах (Дрягин, 1952; Коблицкая, 1963, 1966; Правдин, 1966; Чугунова, 1959). Для гистологического анализа половые железы фиксировались смесью Буэна, нейтральным формалином, а в некоторых случаях раствором Цейкера и 98% спиртом. Заливка материала осуществлялась через карбол-кислот в парафин, некоторые объекты заключались в желатину. Срезы толщиной 6-7 мк окрашивались по Маллори, железным гематоксилином по Гейденгайну и Эрлиху, Суданом Ш, по Фельгину и Шабадашу (Роскин и Левинсон, 1957; Пирс, 1962; Ромейс, 1953). Микросъемка производилась с применением микроскопов МБИ-1, МБИ-3 и МБИ-6 (Шиллабер, 1951). Для выяснения динамики содержания жира у некоторых видов рыб, наряду с анализом развития половых клеток, брались навески (около 5 г) мышц, кишечника и половых желез; дальнейшая обработка материала осуществлялась по общепринятой методике (Кривобок и Тарковская, 1962).

Сборы материала - большого по объему и разнообразного в видовом отношении - были осуществлены благодаря тому, что наши работы, как правило, проводились в составе комплексных экспедиций в содружестве с исследователями других учреждений. Это облегчало проведение широких и всесторон-

них исследований на целом ряде внутренних водоемов.

Пользуюсь случаем выразить глубокую благодарность всем учреждениям и отдельным лицам, способствовавшим сбору материала для данной работы.

## НАСТУПЛЕНИЕ ПОЛОВОЙ ЗРЕЛОСТИ И НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА РЫБ

Сравнительные морфо-экологические исследования различных популяций (лещ, красноперка, сазан, ёрш, плотва и др.) и разных экологических форм (пелагический и прибрежный окунь, быстро- и медленно растущая вобла, лещ, щука, разные формы золотого карася и форели, мало- и многотычинковый сиг), проведенные нами в водоемах разных широт, говорят о том, что половая зрелость у особей различных популяций и экологических форм одного и того же вида рыб наступает при разном возрасте, длине, весе и экстерьере особей.

Несмотря на большое внимание, которое уделяется в ихтиологических исследованиях закономерностям роста (Васнецов, 1934; 1947; 1950, 1955; Бердичевский, 1963, 1964; Замахаяев, 1959, 1964; Чугунова, 1959 и др.) и времени наступления половой зрелости у рыб (Лукин, 1949; Наумов, 1955; Никольский, 1961, 1965; Монастырский, 1949, 1952; С.Северцов, 1941; Спановская, Григораш, Лягина, 1963), взаимосвязь этих процессов еще недостаточно проанализирована. В работах ихтиологического профиля анализируется в основном прямая корреляция между темпом роста и скоростью наступления половой зрелости, свойственная отдельно взятым популяциям при условиях существования, не выходящих за рамки среднесезонных колебаний (Алш, 1959; Дементьева, 1947, 1952;

Земская, 1958; Лапин и Юровицкий, 1959; Монастырский, 1952; Никольский, 1965; Чугунова, 1951 и другие). К сожалению, разные понятия вкладываются и в термин половая зрелость (Васнецов, 1946, 1953; Дрягин, 1949, 1952; Еремеева и Смирнов, 1965; Никольский, 1965; Чепракова, 1965, 1970).

Рыбы выметывают значительное количество икры, богатой запасными питательными веществами. В среднем самки после нереста теряют 20% веса. Естественно, что на развитие половых клеток, связанного с прохождением периода их трофоплазматического роста, требуются большие энергетические затраты, обеспечить которые должен материнский организм. Наряду с многочисленными фактическими данными по обмену веществ у рыб в этот период (Шульман, 1960, 1966, 1967, 1969; Чепракова, 1962, 1970, 1971; Белянина, 1965; Кривобок, 1965; Кривобок и Тарковская, 1967), мы располагаем многими косвенными данными в пользу этого вывода. При анализе закономерностей роста рыб нами было показано, что у многих видов половая зрелость наступает в период преобладания весового прироста рыбы над линейным. У многих самок после первого икротетания половой цикл является менее устойчивым и у них, в связи с неблагоприятными условиями существования, чаще, чем у старших возрастных групп, наблюдаются пропуски нереста. Все это говорит о том, что организм молодых самок еще не окреп. В некоторых исследованиях, уже высказывалась мысль о несоответствии условий, необходимых для развития организма в целом и воспроизводительной системы (Чернышев, 1947; Кузьмин, 1957, 1967; Строганов, 1962; Еремеева и Смирнов, 1965). Наши исследования показали, что в ряде случаев, благоприятные условия для развития организма, и в частности, для его линейного и весового роста, являются неблагоприятными для развития половых желез и наоборот. Изменение сро-

ков наступления половой зрелости в течение индивидуального развития, начиная от классических примеров неотении у низших позвоночных до позднего развития и функционирования воспроизводительной системы у млекопитающих вслед за А.Н.Северцовым (1949), мы рассматриваем как один из способов адаптации животных к условиям существования. Сравнение полученных нами данных по длительности развития половых клеток и скорости прохождения стадий зрелости половых желез в период достижения сроков первого икротетания у одних и тех же видов рыб (лещ, красноперка, плотва, сазан /карп/, сиг, сибирский осетр и некоторые другие виды), обитающих в водоемах разных широт и в водоемах с различным гидрологическим режимом, показывает, что наряду с экстерьерными различиями особей, достигающими времени первого размножения, наблюдаются существенные изменения в длительности прохождения начальных стадий зрелости гонад (I и II). Это обусловлено различными условиями существования, уровнем метаболизма и связано с сокращением или удлинением фаз развития ооцитов в период превителлогенеза. Различия в длительности прохождения стадий зрелости гонад в период достижения сроков первого икротетания и в характере ежегодно повторяющихся половых циклов, а также изменения формы тела отчетливо видны на примере леща, населяющего водоемы разных широт (рис. 2). Анализ собственных и литературных данных показывает, что половая зрелость у рыб может перемещаться на разные этапы и периоды индивидуального развития. В связи с этим, взаимосвязи между темпом роста (весовым и линейным), развитием всего организма в целом и скоростью развития воспроизводительной системы носят сложный характер.

Взаимосвязь роста рыб со скоростью развития гонад и скоростью развития всего организма в целом,

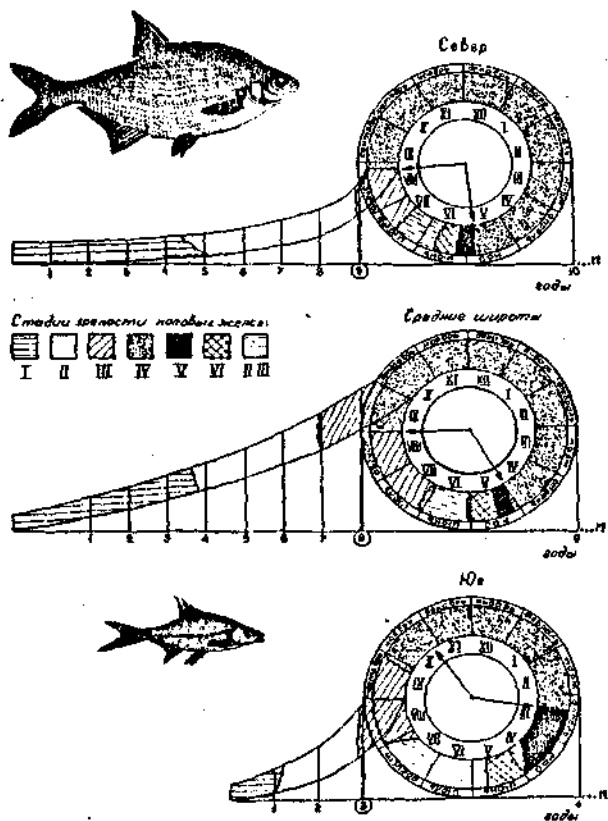


Рис. 2. Длительность прохождения стадий зрелости гонад до наступления времени первого икрометания и в течение каждого последующего полового цикла, а также экстерьер впервые размножающихся особей леща, обитающего в водоемах различных широт

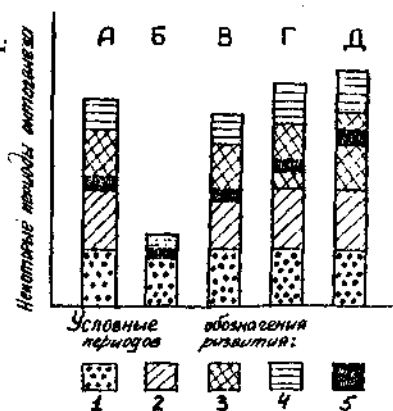


при определенном уровне метаболизма в пределах многих видов рыб, может быть представлена в виде трех основных типов: I тип – скорость роста равна скорости развития воспроизводительной системы (случай параллельной и равномерной скорости роста организма и развития гонад); II тип – скорость роста отстает от темпа развития половых желёз и III тип – скорость роста особей превышает скорость развития воспроизводительной системы. II и III типы – это неравномерное развитие половой системы и организма в целом; второй тип характеризует формы с ускоренным развитием воспроизводительной системы, третий – с замедленным половым созреванием по отношению к темпу – этапам и периодам – индивидуального развития особей. Скорость развития половых клеток и прохождения начальных стадий зрелости гонад определяет наступление половой зрелости, т.е. начало размножения. Как показывают наши наблюдения, начало функционирования воспроизводительной системы у рыб может перемещаться с одного периода на другой, что является одним из способов адаптации популяций и вида в целом к различным условиям существования, связанным, в первую очередь, с условиями и скоростью воспроизводства. Наблюдаемые смещения начала функционирования воспроизводительной системы у рыб на разные периоды развития представлены на рис. 3.

В связи с изменением скорости наступления половой зрелости у рыб, изменяется продолжительность жизни особей, их репродуктивная способность, возрастная и половая структура популяций, а все это влияет на скорость воспроизводства популяций. Показатель скорости воспроизводства у отдельных популяций леща, вычисленный нами по формуле С.А.Северцова (1941), равен для Верхней Волги – 3,3; для Средней Волги – 7,5; для Нижней Волги – 11,0; для дельты Волги – 21,6. Разная скороспелость особей в популяциях, связанная с удлинением или сокращением периода прерителлоге-

Рис. 3. Смещение начала функционирования воспроизводительной системы у рыб на разные периоды индивидуального развития

А - наступление половой зрелости в начале периода взрослого организма; Б и В - смещение сроков первого икрметания на ранние периоды онтогенеза; Г и Д - смещение сроков первого икрметания на более поздние периоды индивидуального развития. 1 - мальковый период, 2 - ювенальный период, 3 - взрослый организм, 4 - период старости, черным выделено начало функционирования половых желез (5).



неза (I и II стадии зрелости половых желез), существенно изменяет размерную, возрастную и половую структуру и скорость воспроизводства популяций, с которыми приходится считаться при интенсификации промысла.

Таким образом, наши данные показывают, что половая зрелость, т.е. начало икрметания, у большинства видов рыб, наступает в период преобладания весового прироста особей над линейным; в период, когда может быть обеспечен со стороны материнского организма дальнейший рост ооцитов - процесс накопления питательных веществ в развивающихся половых клетках и их овуляция. Изменения во времени наступления половой зрелости у рыб тесно

связаны с удлинением или сокращением периода преевителлогенеза (I и II стадии зрелости гонад). Начало функционирования репродуктивной системы, т.е. начало размножения, может смещаться у отдельных видов рыб на разные периоды индивидуального развития. В связи с этим взаимосвязь роста, развития и скорости наступления половой зрелости имеет сложный характер. Различная скорость наступления половой зрелости у различных популяций существенно влияет на возрастную и половую структуру популяций и их скорость воспроизводства.

## ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГАМЕТОГЕНЕЗА У РЫБ С РАЗЛИЧНОЙ ЭКОЛОГИЕЙ

Наши исследования закономерностей развития половых клеток у рыб базировались на анализе разнообразного материала. Мы имели в своем распоряжении виды скороспелые (бычки, ерши и др.) и позднеспелые (сиги, осетровые и др.); виды разных морфо-экологических групп (фитофилы, литофилы, псаммофилы, пелагофилы и индифферентные виды); виды с разными сроками нереста (весной, летом, осенью и зимой) и типом икрметания (единовременный, порционный, непрерывный), а также разным ритмом размножения (ежегодный, двух-, трех- или четырехлетний половой цикл). Все перечисленные особенности в экологии видов рыб тесно связаны с различными закономерностями развития половых клеток. Например, разный тип икрметания определяется различной степенью асинхронности развития ооцитов: синхронный рост — единовременный нерест; прерывистая и непрерывная асинхронность роста ооцитов в период вителлогенеза — порционное икрметание; перманентное развитие половых клеток в течение длительного нерестового периода — непрерывный тип икрметания. Время нереста

также зависит от специфики развития половых клеток — от сезонного характера гаметогенеза и, в частности, от времени и длительности прохождения периода трофоплазматического роста ооцитов, от сроков овуляции и спермации. Как показывают наши наблюдения, и ритм размножения особей, и его возможные изменения тесно связаны с особенностями половых клеток — разной степенью асинхронности и сезонной приуроченности отдельных фаз развития ооцитов и сперматозоидов. В проведенных исследованиях мы вскрыли приспособительные особенности в развитии половых клеток и проанализировали адаптивные изменения в гаметогенезе у многих видов рыб с различной экологией. Выявленные особенности гаметогенеза мы тесно связывали с изучением закономерностей прохождения стадий зрелости гонад в течение полового цикла, с индивидуальным развитием и физиологическим состоянием особей, — и все это сочеталось с анализом условий обитания разных экологических форм и популяций многих видов рыб во внутренних водоемах.

Наблюдения показали, что степень асинхронности развития ооцитов изменчива. Некоторая неравномерность в росте ооцитов обнаружена у видов рыб с синхронным ростом половых клеток (судак, сиг и др. виды), но она не ведет к порционности икрметания. Лишь у некоторых видов рыб (лещ, сырть) наблюдается в разных водоемах и разный характер роста ооцитов (равномерный или неравномерный), и разный тип икрметания (одновременный или порционный). У видов рыб с асинхронным ростом ооцитов (сазан, ерш и многие другие виды) в разных водоемах и в годы с неодинаковым гидрологическим режимом развивается и выметывается различное количество порций икры. Разная степень асинхронности развития ооцитов и тип икрметания обнаружены у близкородственных видов (бычковые, окуневые, карповые), что указывает на связь биологии отдельных видов и, в частности, их

размножения с конкретными экологическими условиями: межсезонный период — свой комплекс экологических факторов, — как правило, наблюдается порционный или непостоянный тип нереста, весеннее или осеннее время размножения — одновременный тип икрометания. Разная степень неравномерности развития ооцитов откладывает отпечаток на характеристику отдельных стадий зрелости половых желез. Многие из них у видов рыб с асинхронным и перманентным ростом ооцитов по набору, комплексу ооцитов в яичнике являются смешанными стадиями, а не однородными, как у видов рыб с синхронным ростом половых клеток. Разная степень асинхронности развития ооцитов сказывается и на изменениях ритма размножения рыб; у видов рыб с синхронным ростом ооцитов они носят более затяжной характер по сравнению с видами с асинхронным развитием половых клеток. У самцов половые клетки выводятся всегда отдельными порциями, но сам нерестовый период может быть кратковременным или продолжительным.

Наши наблюдения показывают, что несмотря на такое четкое разделение гаметогенеза на типы по степени асинхронности развития половых клеток, что стоит в связи с особенностями икрометания, а они в свою очередь с продолжительностью нерестового периода (у видов рыб с одновременным типом икрометания он, как правило, значительно короче, чем у видов рыб с порционным нерестом), имеются у этих видов весьма различные способы для достижения одного и того же приспособления, например, изменения длительности нерестового периода. Возможные способы удлинения нерестового периода на примере самок различных видов рыб с синхронным и асинхронным ростом ооцитов и самцов с продолжительным нерестовым периодом представлены на схеме 1.

## Схема 1

Различные способы удлинения нерестового периода у самок с синхронным (А) и асинхронным (Б) развитием ооцитов и у самцов (В) видов рыб с продолжительным нерестовым периодом

А. Виды рыб с равномерным развитием ооцитов в половой железе

Неоднородное прометание отдельных особей в нерестовом стаде (щука, лещ и многие другие).

Разные сроки размножения отдельных стад, форм и рас (окунь, щука, сиги и др.).

Прерывистая овуляция ооцитов при равномерном их росте в период вителлогенеза (морской налим).

Несколько половых циклов в течение данного вегетационного сезона (голавль).

Б. Виды рыб с неравномерным развитием ооцитов в половой железе

Разная степень асинхронности роста ооцитов (прерывистая или непрерывная) в течение вителлогенеза, в результате чего развивается и выметывается разное количество порций икры (многие виды пресноводных карповых и окуневых рыб).

Перманентный рост ооцитов и выметывание большого количества порций икры за счет неравномерного развития ооцитов не только в период вителлогенеза, но и превителлогенеза (бычок-кругляк, барабуля, амурский чебачок и некоторые другие).

### В. Виды рыб с продолжительным нерестовым периодом

Постепенное (медленное) выведение зрелых половых клеток из семенных канальцев при четком чередовании процессов развития сперматозоидов (ёрш).

Прерывистая спермация без асинхронности процессов сперматогенеза (бычок-кругляк).

Медленное выведение зрелых половых клеток наряду с новой волной сперматогенеза, когда пополнение сперматозоидов в период спермации происходит за счет новой волны сперматогенеза (сазан).

Полная асинхронность сперматогенеза (неравномерное развитие клеток в ампулах и различных цистах) во все периоды развития семенников и, в частности, в период выведения сперматозоидов (красноперка).

Обнаружены также существенные различия в длительности и в календарных сроках развития половых клеток в течение годового полового цикла. Так, например, процесс накопления питательных веществ в ооцитах у многих видов рыб с весенне-летним размножением заканчивается к зиме и самки зимуют с половыми клетками в конечных фазах вителлогенеза (щуковые, окуневые, некоторые карповые и другие). У некоторых видов (красноперка, пескарь, салака) процесс интенсивного вителлогенеза происходит весной незадолго до периода размножения. У видов рыб с осенне-зимним нерестом (сиги и другие виды) процесс интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах кратковременен и наблюдается в осеннее время. Подобные изменения обнаружены и в сезонном ходе сперматогенеза. Основные типы развития половых клеток у видов рыб внутренних водоемов Европейской части СССР представлены на рис. 4.

Изучая закономерности развития половых клеток у рыб, мы с одной стороны, стремились как можно полнее выяснить особенности этого процесса у видов с разной экологией. В связи с этим были выделены у некоторых видов рыб ряд подстадий зрелости гонад и различные фазы зрелости ооцитов. С другой стороны, для понимания закономерностей прохождения половых циклов, необходимо было объединить многие частные и мелкие особенности в развитии половых клеток и некоторые стадии зрелости половых желез в пять основных периодов. Каждый из этих периодов характеризуется специфичными процессами развития половых клеток, состоянием половых желез и организма в целом и требует для своего прохождения определенных условий.

Первый период ( $a_1$ ) ядерно-плазменных преобразований или превителлогенез. Этот период характери-



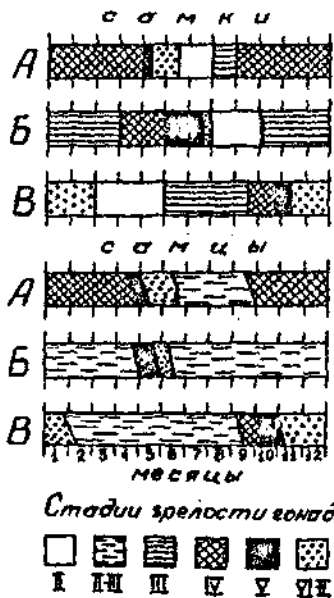


Рис. 4. Основные типы развития половых клеток у рыб в течение ежегодно повторяющегося полового цикла. Оогенез: А — самки зимуют с половыми клетками в конечных фазах вителлогенеза. Характерен для многих пресноводных видов рыб — щуковые, окуневые, некоторые карповые и др.; Б — самки зимуют с незрелыми половыми клетками, процесс интенсивного вителлогенеза наблюдается весной — красноперка, лещ, сазанка и некоторые другие виды; В — самки зимуют с половыми железами в посленерестовой стадии зрелости гонад, процесс интенсивного вителлогенеза кратковременен и про-

исходит в осеннее время — сиги и некоторые другие виды с осенне-зимним нерестом. Сперматогенез: А — самцы зимуют со зрелыми половыми клетками в семенных каплях — большинство окуневых и некоторые карповые виды рыб; Б — самцы зимуют с незрелыми половыми клетками, процесс сперматогенеза завершается весной незадолго до размножения — характерен для многих карповых рыб; В — самцы зимуют с семенниками в посленерестовой стадии зрелости гонад, процесс сперматогенеза завершается осенью — сиги и некоторые другие виды с осенне-зимними сроками размножения.

зуют половые железы самок в период достижения сроков первого нереста, в половой железе наблюдается развитие половых клеток от оогоний до однослойного фолликула. Протекает при разнообразных условиях существования особей, под влиянием которых может сокращаться

или удлиняться, определяя скорость наступления половой зрелости самок. Длится этот период до начала накопления питательных веществ в развивающихся половых клетках, начинающегося, в большинстве случаев, у особей в момент преобладания весового прироста над линейным при достижении определенного уровня метаболизма, способного обеспечить дальнейшее развитие половых клеток, т.е. трофоплазматический рост ооцитов. Включают I и II<sub>1</sub> стадии зрелости яичника.

Второй период (B<sub>1...n</sub>) трофоплазматического роста ооцитов, в течение которого происходит сначала медленное, а затем бурное накопление питательных веществ в развивающихся половых клетках, требует больших энергетических затрат со стороны материнского организма. Для прохождения этого периода необходимы все условия, поддерживающие обмен веществ на соответствующем уровне и интенсивный процесс вителлогенеза (питание, температура воды, поведение производителей и т.д.). Отсутствие необходимых условий для его прохождения приводит к задержке в развитии половых клеток. Объединяет III и IV стадии зрелости половых желез и многие фазы зрелости ооцитов.

Третий период (B<sub>1...n</sub>) связан с овуляцией половых клеток. Для его прохождения необходим комплекс видоспецифичных условий (поведение производителей до нереста и во время размножения, достижение пороговых температур для нереста, наличие соответствующего субстрата для выметывания и приклеивания икры и т.д.). При отсутствии даже одного из необходимых для прохождения этого периода экологических факторов овуляции не происходит, а начинается процесс дегенерации половых клеток, приводящий к изменению ритма размножения рыб. Этот период включает V стадию зрелости половых желез и фазы завершеного трофоплазматического роста и начала периода созревания ооцитов.

Четвертый период ( $\Gamma_{1...n}$ ) посленерестовых резорбиционных процессов, протекающих в половой железе отнерестившихся самок. Длительность этого периода зависит от характера посленерестового нагула и многих условий, которые обеспечивают интенсивный обмен веществ у производителей. Включает посленерестовые стадии зрелости гонад:  $У1_1 - П_2$  - для видов рыб с синхронным ростом ооцитов и единовременным нерестом,  $У1_{1...n} - Ш_{1...n}$  и  $У1_n - П_{2...n}$  - для видов рыб с асинхронным ростом ооцитов и порционным икрометанием,  $У1_{1...n} - Ю_{1...n}$  и  $У1_n - П_{2...n}$  - для видов рыб с перманентным развитием ооцитов и непрерывным икрометанием. Весьма неоднороден и комплекс ооцитов после выметывания самкой отдельных генераций икры у видов рыб с различным типом икрометания.

Пятый период ( $A_{2...n}$ ) ядерно-плазменных преобразований или превителлогенез характеризует яичники половозрелых самок в начале каждого последующего полового цикла. Протекает при разнообразных условиях. Замедление ритма размножения связано со значительным удлинением именно этого периода. Этот период несколько похож на период, который наблюдается у неполовозрелых особей, однако, в отличие от последнего, он, как правило, менее продолжителен, а в половой железе всегда присутствуют следы предыдущего икрометания - конечные фазы резорбции опустевших фолликулов и отдельных неовулировавших ооцитов. Включает стадии зрелости половых желез  $П_{2...n}$  или  $П_{2...n} - Ш_{2...n}$ ; а ооциты в фазах зрелости до начала их трофоплазматического роста.

Наши исследования показали, что, во-первых, специфика развития ооцитов тесно связана с усло-

виями существования производителей и особенностями экологии видов; во-вторых, так же как эмбриональное развитие видов рыб с разной экологией размножения и развитием икры вызывает разнообразные эмбриоадаптации, так и гаметогенез тесно связан с различными ооадаптациями; в-третьих, для каждого периода в развитии половых клеток и гонад требуются конкретные условия; в-четвертых, в развитии половых клеток наблюдаются различные изменения, связанные с изменением экологии нереста отдельных видов рыб; в-пятых, одна и та же экологическая адаптация достигается видами рыб с разным характером роста ооцитов различными способами; в-шестых, имеется тесная взаимосвязь между процессами гаметогенеза, характером функционирования половых желез, физиологическим состоянием производителей и скоростью воспроизводства популяций и видов рыб с разной биологией.

### **РАЗВИТИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК У ОКУНЕВЫХ, КАРПОВЫХ, СИГОВЫХ, БЫЧКОВЫХ И НЕКОТОРЫХ ДРУГИХ ВИДОВ РЫБ**

Для вскрытия закономерностей развития половых клеток, прохождения половых циклов и анализа изменений в гамето- и гонадогенезе, была изучена специфика развития половых клеток и гонад у видов рыб с различным ареалом, у представителей ихтиофауны северных, средних и южных широт, а также у видов, населяющих разнообразные реконструированные водоемы. Для этой цели были детально изучены особенности гаметогенеза и половых циклов у ряда видов рыб сем. окуневых, карповых, лососевых, бычковых и некоторых других (Кошелев, 1959, 1960, 1961, 1963, 1965, 1969, 1971).

а) Гаметогенез у широко распространенных окуневых (сем. Percidae) и карповых (сем. Cyprinidae) рыб.

Для характеристики гаметогенеза окуневых рыб остановимся подробнее на особенностях развития половых клеток в течение полового цикла у окуня. У самок окуня после непродолжительного нерестового периода, который длится 3-5 дней, яичники переходят в посленерестовую стадию У1, которая как правило, продолжается в течение месяца. В это время в половой железе протекают интенсивные процессы резорбции, оставшейся на яйценосных пластинках, части опустевшего фолликула. Как показывают наблюдения, у окуня - типичного представителя со строго синхронным ростом ооцитов и единовременным икрометанием, когда из яичника целиком выводится единая кладка икры, новая волна оогенеза начинается только после завершения резорбционного процесса. Посленерестовая стадия П<sub>2...n</sub>, которая характерна для видов рыб с синхронным ростом ооцитов и единовременным икрометанием, наблюдается в начале каждого полового цикла. Она продолжается с середины июня по сентябрь и длится около 75 дней. Стадия П<sub>2...n</sub> включает ряд подстадий: подстадию относительного покоя, бурного оогенеза и начала вакуолизации ооцитов. III стадия зрелости начинается с сентября и заканчивается в конце октября, т.е. длится 45-60 дней. IV стадия зрелости охватывает промежуток времени в 5 1/2 месяцев и наблюдается с ноября по май. По характеру трофоплазматического роста ооцитов она включает две подстадии: IV А - начало отложения желтка и жира, IV Б - конечные фазы отложения питательных веществ в ооцитах. Эта подстадия характеризуется ооцитами, в которых происходит слияние жировых вакуолей в более крупные, располагающиеся в центре ооцита, и завершением процесса

накопления желтка. Только У стадия зрелости личинок окуня несколько отличается от таковой у представителей других видов окуневых, в связи с подготовкой (подстадия У А) и выметыванием (подстадия У Б) единой кладки икры в виде удлиненного цилиндра с ячеистыми стенками. Процесс сперматогенеза у окуня протекает довольно быстро. Зрелые сперматозоиды заполняют семенные каналцы уже к наступлению зимы. Процесс спермации дружный и кратковременный.

Сравнительный анализ сезонного гаметогенеза у разных видов окуневых рыб показал, что скорость и степень асинхронности развития половых клеток у них весьма различны, что тесно связано с морфо-экологической спецификой отдельных видов и особенностями прохождения полового цикла у производителей в водоемах с разными условиями существования особей. У окуня половой цикл в течение года подвержен значительным изменениям, меняются, в основном, сроки размножения — ранний в южных и поздний в северных водоемах. Эти изменения в сроках нереста лишь несколько изменяют продолжительность IV стадии зрелости гонад. У судака в южных водоемах установлено перемещение процесса интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах на весенние месяцы, в результате чего значительно удлиняется III стадия зрелости гонад. В северных водоемах у судака наблюдается некоторая асинхронность в росте ооцитов, что приводит к выпадению из полового цикла типичной для видов рыб с синхронным ростом ооцитов и единовременным типом икрометания II стадии зрелости, а очередной половой цикл начинается со стадии II-III. У самок ерша потенциальная возможность порционного икрометания в водоемах разных широт проявляется в разной степени. В водоемах Севера преимущественно развивается одна генерация ооцитов и наблюдается выметывание одной порции икры. В водоемах средних

широт в течение 1,5–2-месячного нерестового периода основная масса самок ерша выметывает две порции икры, с интервалом между выметыванием отдельных генераций около 30 дней. По комплексу ооцитов, которые характеризуют каждую стадию зрелости яичника, по скорости и ритмичности развития половых клеток, начиная от ежегодного однократного нереста, до ежегодно повторяющегося многократного икротетания представители окуневых располагаются в следующем порядке: окунь–судак–бирючок–ёрш.

Наши исследования гаметогенеза у многих видов карповых рыб (плотва, лещ, красноперка, сазан, линь, карась, чехонь, густера, сопа, синец, пескарь) вскрыли большое разнообразие в сезонной приуроченности и длительности развития половых клеток, а также в степени асинхронности развития ооцитов. Среди карповых имеются виды, которые зимуют со зрелыми половыми клетками (плотва, сазан, линь и др.), с незрелыми половыми клетками, процесс интенсивного вителлогенеза происходит весной (красноперка, пескарь и др.). Обнаружены виды с различной степенью асинхронности развития ооцитов: с равномерным развитием половых клеток (плотва, чехонь и др.), с неравномерным ростом ооцитов (сазан, красноперка, линь, карась и др.), с меняющимся характером роста ооцитов – в одних водоёмах с синхронным ростом ооцитов и одновременным нерестом, в других водоёмах с асинхронным ростом половых клеток и порционным типом икротетания (лещ, рыбец и некоторые др.). Наиболее простой и мало меняющейся в различных водоёмах характер развития ооцитов и половой цикл у карповых рыб обнаружен у плотвы, наиболее сложный у видов с порционным типом икротетания (сазан, линь, красноперка).

б) Особенности гаметогенеза сиговых рыб (*Coregoninae*) как представителей северной ихтиофауны.

Для сига (*Coregonus lavaretus* (L)), как представителя видов рыб с осенне-зимним периодом размножения, является характерным кратковременность интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах, которое протекает в течение 1-1,5 месяцев. Размножение сига начинается при достижении в водоеме пороговых температур для нереста (около 4°C). Нерестовый период продолжителен за счет неодновременного перехода самок из 1У в У стадию зрелости и длится в Сямозере, Чунозере, Чингльс-явре около 1-1,5 месяцев. Изменение сроков размножения сигов в других водоемах происходит за счет значительного удлинения 1У стадии зрелости гонад в течение полового цикла. Завершающие процессы сперматогенеза протекают незадолго до размножения сига. Участие самцов в продолжительном нерестовом периоде обеспечивается постепенным выведением зрелых половых клеток из семенных канальцев. В отличие от большинства других видов рыб с весенне-летними сроками размножения и разными типами сезонного хода гаметогенеза, у самок сига, размножающегося в конце осени-начале зимы, посленерестовая стадия зрелости весьма продолжительна и длится в течение всех зимних месяцев, иногда вплоть до мая, т.е. около 4-6 месяцев.

Сравнение гаметогенеза и половых циклов у двух форм сига: многотычинкового планктофага и малотычинкового - бентофага, показало, что у многотычинковой формы скорость развития ооцитов выше и в период достижения сроков первого икроемтания, и в течение полового цикла. Пропуски нерестового периода нами обнаружены только у малотычинковой формы сига. В результате пониженных



обменных процессов, в основном у самок, после первого или второго нереста в годы с неблагоприятными условиями существования производителей наблюдается замедление резорбционных процессов, интенсивное накопление питательных веществ в ооцитах задерживается и, таким образом, происходит сдвиг всего полового цикла и наблюдается аритмия размножения самок. Наши морфо-экологические исследования развития половых клеток и ритма размножения сига подкреплены многолетними наблюдениями за динамикой, участвующих в нересте самок, из нерестевой части популяции малотычишкового сига в годы с разным весенне-летним периодом и гидрологическим режимом водоема (Решетников, 1967, 1968). В яичниках сига после первого, второго и т.д. нереста всегда присутствуют следы икротетания в виде небольших группок клеток с липоидными включениями, что является результатом резорбционных процессов в яичниках отнерестившихся самок. Резорбция некоторой части ооцитов отмечена также у сига в период достижения сроков первого икротетания и в период старости, который начинается у малотычишкового сига в возрасте 10-11 лет.

в) Некоторые особенности гаметогенеза близкородственных видов бычков (*Gobiidae*) как представителей южной ихтиофауны.

Анализ сезонного развития половых клеток и экологии размножения у близкородственных видов бычков Азовского моря показал, что и у типичных представителей южной фауны имеются виды с различным ростом ооцитов и типом икротетания. Убычка-мартовика очередная генерация половых клеток развивается синхронно. Нерест единовременный, непродолжительный и протекает в начале-середине марта. Убычка-кругляка развивается значительное количество порций икры (6-8 порций за сезон), развитие ооцитов близко к перманентному (за счет неравномерности их развития в период трофо- и протоплазматического роста). Нерест

непрерывный и наблюдается в течение длительного времени (с конца апреля или начала мая до конца июня или июля). Опыты, проведенные в изолированных копаных водоёмах, показали, что очередная порция икры у самок бычка-кругляка созревает в течение 15-20 дней (в среднем около 18 дней), т.е. за срок пока самец занят заботой о потомстве. Участие самцов в продолжительном нерестовом периоде обеспечивается прерывистой спермацией зрелых половых клеток. Самки бычков зимуют с половыми клетками в конечных фазах вителлогенеза (I тип гаметогенеза). Задолго до выметывания икры происходит развитие своеобразного липкого слоя. Во время овуляции ворсинчатый липкий слой перемещается к анимальному полюсу икринки. Из уrogenитальных сосочков икринки выводятся поодиночке с большим количеством липких ворсинок, располагающихся в виде "хвоста" сзади икринки.

По степени сложности развития половых клеток и прохождения полового цикла представителей бычков можно расположить в следующем виде: бычок-мартовик, бычок-песочник, бычок-травяник, бычок-кругляк.

На основании сравнительного морфо-экологического анализа развития половых клеток у многих пресноводных и некоторых морских видов рыб нам удалось показать следующее:

а) даже у близкородственных видов рыб наблюдается различный характер развития ооцитов, тип гаметогенеза и икрометания. Однако в каждом семействе можно обнаружить представителей с наиболее простым и типичным для всего семейства развитием половых клеток и прохождением полового цикла;

б) несмотря на некоторые общие черты строения ооцитов, которые характерны для всего семейства в целом, бросается в глаза большое разнообра-

зие оаадаптаций, связанных с особенностями экологии размножения отдельных видов рыб;

в) способы приспособления гаметогенеза и половых циклов видоспецифичны, а одна и та же экологическая адаптация у видов рыб с различным типом гаметогенеза и размножения может достигаться разными путями.

Таким образом различные типы гаметогенеза, разная степень асинхронности развития половых клеток, особенности овуляции и спермации, разнообразные оаадаптации тесно связаны с экологией размножения отдельных видов рыб. Детальные сведения об особенностях гаметогенеза для каждого вида в отдельности помогают не только шире осветить биологию отдельных видов, но и понять потенциальные возможности приспособления видов рыб, и в том числе их размножения, к изменяемым условиям существования, которые возникают в результате разнообразной деятельности человека.

### **РЕЗОРБЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ, ПРОТЕКАЮЩИЕ В ПОЛОВОЙ ЖЕЛЕЗЕ В РАЗНЫЕ ПЕРИОДЫ ЖИЗНИ САМОК И ВЫЗВАННЫЕ ИЗМЕНЕННЫМИ УСЛОВИЯМИ СУЩЕСТВОВАНИЯ**

В течение последнего времени, в связи с выяснением влияния антропогенных факторов на размножение рыб, анализом изменений видового состава и колебаний численности промысловых видов в водоемах с изменяемым гидрологическим режимом, все большее внимание стало уделяться процессам, связанным с изменениями полового цикла и развития половых клеток у многих видов рыб (Баранникова, 1962; Владимирев, 1959; Иванова, 1953; Кошелев, 1957, 1960 а и б; Сакун, 1957; Фалеева, 1965, 1968; Чернышева, 1960; Шихнабеков, 1968,

1971). В большинстве случаев исследования в этой области носили сравнительный цитологический характер. В наших работах при исследовании этих процессов, наряду с гистологическим изучением гонад в течение всего полового цикла, значительное внимание уделено морфо-экологическим особенностям резорбционных процессов в яичниках самок видов рыб с разной экологией размножения и типами развития половых клеток. Резорбционные процессы нами рассматриваются, с одной стороны, как естественный физиологический процесс, наблюдаемый в половой железе самок в различные периоды онтогенеза и, с другой стороны, как процесс вызванный неблагоприятными условиями существования, что приводит к различного рода нарушениям в развитии икры, в прохождении половых циклов и ритме размножения. Как естественный процесс, резорбция наблюдается: в период достижения особями сроков первого икрометания (резорбция части ооцитов протоплазматического периода); в яичниках отнерестившихся самок (посленерестовые резорбционные процессы, связанные с рассасыванием опустевших фолликулов и отдельных невыметанных икринок); в яичниках самок в период старости (дегенерация ооцитов, и в частности, протоплазматического роста). Выясняя закономерности гаметогенеза и сезонных овариальных циклов у рыб, мы обратили особое внимание на резорбционные процессы, протекающие в яичниках отнерестившихся самок, так как они, по нашим данным, влияют и на количество выметанных половых клеток, и на темп развития последующих генераций, и на скорость прохождения половых циклов, изменяя тем самым ритм и скорость воспроизводства видов рыб в реконструированных водоемах. По нашим наблюдениям, резорбционные процессы в меньшей степени оказывают влияние на скорость развития половых клеток у видов рыб с асинхронным ростом ооцитов и порционным типом икрометания (сазан, красноперка, линь, карась, ёрш и др. виды). У видов рыб с синхронным ростом

ооцитов и одновременным икрометанием новая волна оогенеза, т.е. последующий половой цикл, начинается, как правило, после полного завершения резорбционных процессов в яичниках отнерестившихся самок (щука, окунь, плотва, сиг и др. виды). После окончания резорбционных процессов в яичниках отнерестившихся самок всегда остаются посленерестовые следы в виде конечных фаз резорбции опустевших фолликулов и отдельных неовулировавших ооцитов, которые в течение всего последующего полового цикла присутствуют в яичнике, указывая тем самым на прошедший период размножения. Чтобы сделать такой вывод, нам потребовалось шаг за шагом изучить динамику резорбционных процессов в яичниках отнерестившихся самок в течение не только посленерестового периода, но и всего последующего полового цикла. Чтобы провести грань между картинами резорбции опустевшего фолликула и ооцитов, были выбраны такие виды, у которых в половой железе наблюдается один из этих процессов, только резорбция опустевших фолликулов (окунь); виды, у которых можно легко разграничить картины резорбции опустевшего фолликула от рассасывания ооцитов, например, у осетровых все фазы резорбции ооцитов трофоплазматического роста всегда "маркированы" пигментными клетками. На основании проведенных исследований удалось показать, что посленерестовые резорбционные процессы в половой железе могут служить надежным критерием не только для разграничения самок, размножающихся впервые или повторно, т.е. пополнения от остатка, но и для установления времени размножения, количества выметанных порций икры (если это виды с прерывистым асинхронным развитием половых клеток в период вителлогенеза), для определения скорости прохождения полового цикла и, наконец, для обнаружения особей в нерестовом стаде, пропускающих нерестовый период. При нарушении условий воспроизводства, связанных, в частности, с изменением

естественного гидрологического режима водоемов, наблюдается массовое рассасывание развивающихся ооцитов. Массовая резорбция половых клеток, влияющая на интенсивность воспроизводства и ритм размножения рыб, может быть вызвана рядом неблагоприятных условий существования производителей. Во-первых, неблагоприятные условия в преднерестовый и нерестовый период (преграждение путей к нерестилищам, отсутствие необходимого нерестового субстрата, значительные колебания температуры и уровня воды в течение всего нерестового периода) вызывают массовую резорбцию половых клеток близких к дефинитивному состоянию; во-вторых, неблагоприятные условия для развития половых клеток в период трофоплазматического роста ооцитов, связанные со снижением обменных процессов у самок, задерживают развитие последующих генераций или вызывают массовую дегенерацию развивающихся ооцитов. Резорбционные процессы в половой железе, вызванные неблагоприятными и временными изменениями условий существования особей, замедляют, но не нарушают в дальнейшем ритма функционирования половых желез, который восстанавливается при улучшении условий обитания самок. Массовая резорбция близких к созреванию ооцитов вызывает более продолжительные задержки в развитии последующих генераций половых клеток у видов рыб с равномерным ростом ооцитов и одновременным нерестом (вобла, окунь, лещ и т.д.) по сравнению с видами рыб с неравномерным ростом ооцитов и порционным выметыванием икры (сазан, ёрш, красноперка и другие виды).

Таким образом, резорбционные процессы влияют на количество развивающихся и выметываемых половых клеток, на темп развития ооцитов последующих генераций, на длительность прохождения полового цикла и ритм размножения особей, что в свою очередь, оказывает существенное влияние на скорость воспроизводства особей в популяциях и на колебания численности

сорных и ценных видов рыб, если не учитываются требования в создании необходимых условий для прохождения многих звеньев репродуктивного цикла у видов рыб в реконструированных водоемах.

## ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРОХОЖДЕНИЯ И ИЗМЕНЕНИЯ ПОЛОВЫХ ЦИКЛОВ У РЫБ

Выяснив видовые особенности развития половых клеток в течение всей жизни особей и всего полового цикла у многих рыб внутренних водоемов, вскрыв необходимые условия для прохождения отдельных периодов гаметогониадогенеза, мы смогли проанализировать закономерности прохождения половых циклов и их изменения в водоемах с различным гидрологическим режимом.

Половые циклы рыб не оставались без внимания исследователей (Мейен, 1944; Дрягин, 1949, 1952; Казанский, 1956 и др.). Однако редко обращалось внимание на закономерности их прохождения; полностью отсутствуют сведения о их изменении в связи с различными условиями существования производителей. Впервые наши исследования в этом направлении, проведенные в сравнительном морфо-экологическом аспекте сезонного хода развития половых клеток у разных экологических форм окуня, а затем и других видов рыб, показали, что разные экологические формы и, в частности, окуня имеют разный темп размножения. У тугорослого прибрежного окуня половые клетки после первого или второго икротетания развиваются в течение двух лет. Пропуски нерестового периода у быстрорастущей пелагической формы окуня не наблюдались (Кошелев, 1961, 1961а). Различие целого ряда экологических черт (поведение, питание, время нереста, ритм размножения и т.д.) дает возможность данному виду полнее освоить различные биотопы и существовать окуню в качестве монокультуры в ряде водоемов.

После достижения сроков первого икротетания рыбы размножаются в определенном ритме, выметывая одну, несколько или много порций икры в течение данного нерестового периода. В большинстве случаев размножение у рыб ежегодное, однако у некоторых видов половой цикл может длиться в течение двух, а иногда и большего количества лет (лососевые, осетровые). При этом обнаружен установившийся и четкий ритм размножения — однократный или многократный в течение года, один раз в течение двух лет и т.д., а также временные пропуски нерестового периода, вызванные неблагоприятными условиями существования производителей и связанные с изменением продолжительности полового цикла. Изменения в половых циклах незначительные и происходящие в течение данного нерестового периода наблюдаются у видов рыб с порционным и непрерывным икротетанием; более существенные и длительные, протекающие в течение одного или нескольких лет, обнаружены у видов с синхронным ростом ооцитов и одновременным нерестом. Нашими исследованиями показано, что половые циклы могут меняться в известных пределах в связи с изменением условий существования особей, приспосабливаясь к тем или иным условиям среды. Изменения половых циклов, обусловленные различными условиями существования особей, тесно связаны с физиологическим состоянием особей и типом гаметогенеза. У видов рыб с различной степенью асинхронности развития ооцитов и типом сезонного хода гаметогенеза обнаружены разные формы адаптивных преобразований в половых циклах и ритме размножения самок. Изменения в половых циклах могут протекать в двух направлениях. С одной стороны, меняется длительность и календарные сроки прохождения отдельных стадий зрелости гонад в течение полового цикла без нарушения ритма размножения особей. С другой стороны, изменения скорости развития половых клеток и гонад у производителей приводят к нарушению (ускорению, а чаще замедлению) ритма размножения.



Изменения в половых циклах у рыб без нарушения ритма размножения наблюдаются:

а) у многих видов рыб с весенне-летним икрометанием, самки которых зимуют с половыми клетками в конечных фазах вителлогенеза (IV стадия зрелости гонад), в результате сокращения продолжительности IV стадии зрелости гонад, нерест может протекать в более ранние сроки;

б) у видов рыб с осенне-зимним икрометанием происходит удлинение IV стадии зрелости гонад, в результате чего самки нерестятся в разное время — от осени до начала весны (сиги);

в) у видов рыб с единовременным нерестом, но с некоторой неравномерностью развития половых клеток у самок в отдельных водоемах, иногда выпадают отдельные стадии зрелости гонад из сезонного хода развития половых желез, и новый половой цикл может начинаться не с типичной для этих видов стадий II, а со стадии II-III (в некоторых водоемах у судака, леща и др. видов);

г) у видов рыб с асинхронным ростом ооцитов и порционным нерестом, в результате сокращения числа выметываемых порций, новый половой цикл может начинаться со стадии III и даже IV (сазан, карась, линь, ёрш и другие);

д) у видов рыб с разными типами сезонного хода развития половых клеток, в результате перехода одного типа в другой, например, не с осенне-зимним, а с весенним процессом интенсивного трофоплазматического роста ооцитов (судак и др.).

Изменения длительности прохождения отдельных стадий зрелости гонад в течение года без нарушения ритма размножения представлены на рис. 5.

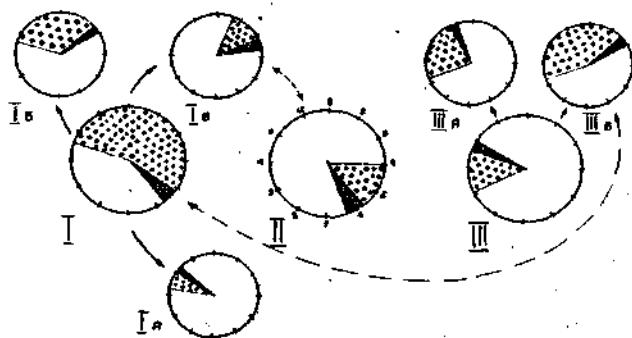


Рис. 5. Изменения длительности прохождения отдельных стадий зрелости гонад в течение года без нарушения ритма размножения у видов рыб с разным типом гаметогенеза (I, II, III), связанные с различной скоростью трофоплазматического роста ооцитов и временем размножения.

Ia - В некоторых случаях в связи с быстрым развитием половых клеток после весенне-летнего икрометания отдельные виды рыб могут уже размножаться в конце осени. Ib - Некоторое сокращение продолжительности IV стадии зрелости гонад, связанное с перемещением времени размножения на более ранние сроки. Iв - Переход периода интенсивного вителлогенеза с осенне-зимних месяцев на конец зимы и начало весны. Подобного рода изменения в сезонном ходе оогенеза сближают его со II типом овариальных циклов. II - Интенсивное накопление питательных веществ в половых клетках наблюдается незадолго до весенне-летнего икрометания. IIIa - Некоторое удлинение IV стадии зрелости гонад в связи с более поздними сроками размножения. IIIб - Значительное удлинение продолжительности IV стадии зрелости гонад в

связи с перемещением сроков размножения на конец зимних месяцев.

#### Условные обозначения:

I, II, III – разные типы развития половых клеток в течение года и возможные их изменения (римские цифры с буквенными индексами), черным – обозначено время размножения; точками – продолжительность IУ стадии зрелости яичников; белый цвет – все остальные стадии зрелости половых желез в течение ежегодно повторяющегося полового цикла; пунктирной линией показано сходство измененного овариального цикла с тем или иным типом сезонного хода гаметогенеза.

Изменения в половых циклах могут происходить также с ускорением или замедлением ритма размножения особей:

а) в результате изменения условий обитания особей разных экологических форм у видов рыб с однократным в течение года нерестом происходят пропуски нерестового периода, связанные с удлинением полового цикла. Эти изменения в большинстве случаев обнаружены у особей после первого-второго нереста (прибрежный окунь, малотычиновый сиг и т.д.);

б) в результате массовой резорбции созревающих половых клеток, у видов рыб с синхронным ростом ооцитов происходят пропуски одного или двух нерестовых периодов (вобла, лещ и др.), а у видов с асинхронным развитием половых клеток выметывается разное количество порций икры в течение данного нерестового периода (сазан, красноперка, ёрш и др. виды);

в) в результате чередования в развитии и выметывании одной или двух генераций половых клеток в течение года, без асинхронности их роста в период вителлогенеза (голавль);

г) в результате наступления периода старости, ритм размножения может снижаться, а затем полностью затухать.

Как показали наши наблюдения, даже у видов рыб с однократным ежегодным половым циклом, но с разным типом сезонного хода развития половых клеток и временем размножения, изменения ритма размножения, а следовательно, и полового цикла, связанные с пропуском очередного нерестового периода, происходят за счет удлинения различных стадий зрелости гонад. Так например, у прибрежной тугорослой формы окуня пропуски нерестового периода связаны со значительным удлинением посленерестовой стадии  $У1_1 - II_2$  (с 1-1,5 мес. до 10-12 мес.),

что нарушает сроки развития очередной генерации половых клеток. Процесс накопления питательных веществ в ооцитах, который при однолетнем развитии половых клеток наступает спустя 3-4 месяца после размножения, при двухлетнем развитии ооцитов наблюдается только через 14-15 месяцев. У малотычинковой формы сига, размножающегося в октябре, посленерестовая стадия зрелости гонад ( $У1$ ) даже у особей с ежегодным икрометанием весьма продолжительна (длится около 3-4 месяцев). У самок сига, которые пропускают нерестовый сезон после первого или второго икрометания, в результате неблагоприятных условий существования отнерестившихся производителей в весенне-летний период пауза, период резорбционных процессов длится около 6 месяцев. Начальный же период трофоплазматического роста ооцитов протекает в 2-3 раза медленнее, чем у особей с ежегодным ритмом размножения. В первом случае III стадия зрелости длится 3-4 месяца, во втором - стадия II-III и III охватывает промежуток в 10-12 месяцев. Изменения в скорости прохождения полового цикла у этих экологических форм обусловлены различными условиями существования особей и носят временный характер. Несмотря на то, что среди представителей разных семейств нами обнаружены виды рыб с разным типом икро-

метания и ритмом размножения особей (бычок-мартовик и бычок-кругляк, окунь и ёрш, плотра и красноперка и т.д.), имеется определенная тенденция к учащению ритма размножения рыб в южных водоемах по сравнению с северными. Основные пути изменения половых циклов у рыб с различным характером роста ооцитов и типом икрометания в водоемах разных широт Европейской части СССР представлены в виде схемы на рис. 6.

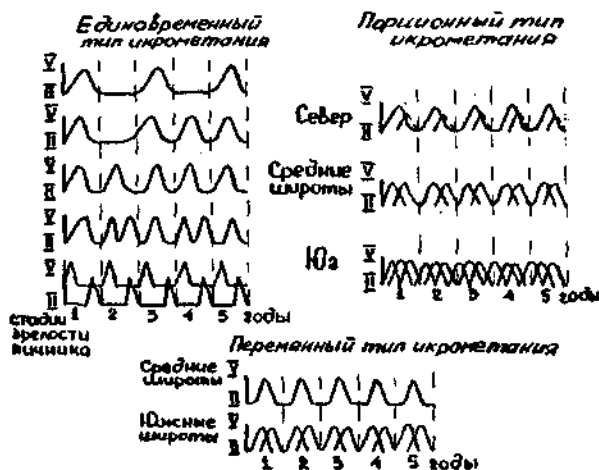


Рис. 6. Основные пути изменения половых циклов у рыб с синхронным (слева), асинхронным (справа) и меняющимся (внизу) ростом ооцитов и различным типом икрометания в водоемах разных широт.

Таким образом, половые циклы у рыб тесно связаны с условиями существования особей, с особенностями развития половых клеток и прохождения стадий зрелости гонад, а также с физиологическим состоя-

нием организма. Половые циклы обеспечивают процесс адаптации репродуктивного цикла видов рыб к различным условиям существования. Нарушение сложившегося характера связей между организмом и средой приводит к существенным изменениям в развитии половых клеток, прохождении половых циклов и ритме размножения особей. Все это оказывает серьезное влияние на количество участвующих в размножении самок из половозрелой части популяции, изменяя тем самым скорость воспроизводства экологических форм и отдельных популяций.

### **МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СПЕЦИФИКА НЕКОТОРЫХ ЗВЕНЬЕВ РЕПРОДУКТИВНОГО ЦИКЛА У РЫБ**

Наши наблюдения, проведенные в естественных водоемах разных широт и реконструированных, — с различным гидрологическим режимом, — показали, что все звенья в репродуктивном цикле рыб тесно взаимосвязаны, видоспецифичны и приспособлены к исторически сложившейся смене экологических условий. Скорость развития половых клеток в ювенальный период, обусловленная условиями существования, определяет скороспелость особей; степень асинхронности развития ооцитов — тип икротетания и длительность нерестового периода; сезонный ход гаметогенеза тесно связан с размножением в разные сезоны года; особенности овуляции и процесса оплодотворения — с экологией нереста (поведение производителей, температура воды, уровень режим, нерестовый субстрат и т.д.); в это время выступают на первый план коадаптации; начиная с развития оплодотворенной икры — разнообразные эмбриоадаптации и т.д. Знание взаимосвязи отдельных звеньев репродуктивного цикла необходимо для понимания закономерностей протекающих процессов и их возможных изменений в связи с различными

условиями существования видов рыб и задачами по управлению воспроизводством рыб в нужном для человека направлении.

Первый круг вопросов, который нами рассматривается, в связи с детальным анализом различных звеньев репродуктивного процесса у многих видов рыб — это необходимые условия для их прохождения и потенциальные возможности их изменения. Второй круг вопросов — причины и формы изменений, взятых для исследования процессов репродуктивного цикла, под влиянием хозяйственной деятельности человека. Так, например, анализ сезонного хода полового цикла у сазана, самки которого зимуют в IV стадии зрелости гонад, уже говорит о возможности получения зрелой икры задолго до естественного нереста этого вида. Поэтому можно сместить процесс овуляции, оплодотворения и развития икры на более ранние сроки, что представляет определенный интерес для разведения сазана в водоемах высоких широт с коротким вегетационным периодом. Нерест сазана начинается при температуре воды 18–19°C, следовательно, где-то в этом диапазоне температур следует проводить инкубацию икры. У сазана отдельные порции икры развиваются в течение приблизительно 20 дней, в связи с чем для получения потомства от 2-й и 3-й порции необходимо в течение конкретного времени поддерживать на нерестилищах определенный комплекс экологических факторов (уровенный режим, температура воды, нерестовый субстрат и т.д.). Наши исследования экологии нереста целого ряда видов рыб во внутренних водоемах (щука, окунь, судак, ёрш, бирючок, плотва, лещ, синец, белоглазка, густера, чехонь, сазан, красноперка, карась, линь, сиг, налим, разные виды бычков Азовского моря и некоторые другие виды) показывают, что для их размножения требуется определенный комплекс экологических факторов. Однако, для разных видов в одном водоеме или для одного и того же вида в разных водоемах могут выступать в качестве решающих и определяющих успех икрометания различные эко-

логические факторы. Например, в дельте Волги, при не- полностью зарегулированном ее стоке, в низовьях Те- река и в других водоемах с зарегулированным стоком, основным из факторов, определяющим успех икромета- ния сазана, является подъем уровня паводковых вод. В водоемах балочного типа, расположенных на терри- тории лесозащитных полос - Камышин - Волгоград, успех размножения сазана определяется в основном на- личием в водоеме нерестового субстрата. Решающее значение для наступления сроков размножения чехони имеют подъем уровня паводковых вод, а для начала размножения судака необходимо достижение определенной пороговой нерестовой температуры. Для большин- ства фитофилов основное, решающее значение для на- чала размножения имеет динамика уровня паводковых вод, так как внешние воды заливают основные площади их нерестилищ, а мелководные участки на них прогре- ваются быстро. Однако следует заметить, что паде- ние температуры на нерестилищах отрицательно оказы- вается на размножении и этих видов рыб: нерест мо- жет или задержаться, или прерваться. Для осущест- вления успешного нереста разных видов рыб как в естественных, так и особенно в реконструированных водоемах необходимо стремиться к созданию условий для размножения близких к природным. Многие из этих проблем хорошо известны биологам по опыту раз- ведения животных в неволе, например, в зоопарках.

Наши наблюдения показывают, что во многих слу- чаях необъяснимое морфо-функциональное значение по- лового диморфизма становится понятным при изучении экологии нереста отдельных видов рыб. Например, осо- бенности строения брюшных плавников у линя тесно связаны с особенностями его размножения, в процессе которого самец как бы "охватывает" своими плавни- ками брюшко самки, и в момент движения особей со- дна к поверхности водоема происходит оплодотворе- ние выметываемой икры. Брюшные плавники самца в данном случае служат своеобразным стабилизатором



положения во время икрометания. Следует отметить, что в связи со своеобразным "парным" нерестом линия и коэффициент зрелости семенников по сравнению с другими рыбами у него невелик. Продолжительность подвижности сперматозоидов также мала. Своеобразное строение уrogenитальных сосочков у самок и самцов многих бычков также связано с особенностями размножения. Из двулопастного яичника самок икра выводится наружу и располагается четкими сферическими рядами в компактную кладку. Во время выведения из яичника ооциты уже ориентированы определенным образом: ворсинчатый клейкий слой располагается сзади. У самок окуняя в связи с выметыванием единой кладки, развивается одна лопасть яичника с характерным радиальным расположением яйценосных пластинок. Все это обеспечивает формирование кладки икры в виде полого и удлинённого цилиндра с ажурными стенками.

В свое время Г.Н.Монастырский (1952) отмечал, что при естественном (бытовом) стоке Волги нарушения нормального развития половых клеток, вызванные неблагоприятными условиями воспроизводства и приводящие к пропуску нерестового периода, были редким явлением. Эти нарушения обнаруживались у единичных особей и поэтому существенно не влияли на соотношение пополнения и остатка и не снижали количества нерестящихся производителей. Поэтому при анализе динамики численности отдельных видов рыб ими можно было пренебречь. Однако в последнее время после создания на Волге и на других реках каскада водохранилищ и существенно изменённом гидрологическом режиме на всех участках реконструированных рек, в нерестовом стаде все чаще стали встречаться особи, не принимающие участия в размножении в связи с отсутствием необходимых условий для воспроизводства (Баранникова, 1964; Владимиров, Сухойван и Бугай, 1963; Поддубный, 1969; Гордеев 1968; Спановская и Григораш, 1963; Зеленин, 1960; Ильина и Гордеев, 1970; Кошелев, 1957, 1965, 1966; Чепурнова, 1964 и дру-

гие). В отдельные годы в реконструированных водоемах процент пропускающих нерестовый период производителей очень высок, а в нерестовом стаде у некоторых видов рыб, зачастую не участвует в икрометании до 40-50% производителей от всей величины остатка. Это значительно снижает интенсивность воспроизводства и отражается на урожайности поколений и видовом составе ихтиофауны.

Таким образом, наши исследования показывают, что у каждого вида рыб имеется своя специфика в экологии нереста. Многие своеобразные черты в строении репродуктивной системы становятся понятными после анализа особенностей размножения отдельных видов рыб. Начало нереста тесно связано с наличием видоспецифичного комплекса экологических факторов, однако, в роли ведущего, определяющего фактора в размножении, как для различных видов в одном водоеме, так и для одного вида в различных водоемах, могут выступать некоторые из них. Все звенья репродуктивного процесса у рыб тесно связаны друг с другом и обусловлены исторически сложившейся приспособленностью видов рыб к определенным экологическим условиям. Реакция отдельных звеньев репродуктивного процесса различных видов рыб на изменения условий существования разнообразна, а одно и то же экологическое приспособление может достигаться разными способами. Изменения в одном звене репродуктивного цикла отражаются на прохождении последующих процессов, а это приводит к изменению исторически сложившегося характера связей между организмом и средой, к изменению возрастной и половой структуры популяций, к изменению скорости воспроизводства, падению или увеличению численности отдельных видов, что влияет на стабильность и ценность промысловых уловов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время проблемы репродукции животных, и в том числе рыб, занимают одно из ведущих мест в зоологических исследованиях. Чтобы управлять воспроизводством рыбных запасов во внутренних водоемах (естественных и реконструированных), мы должны досконально знать особенности прохождения всех звеньев репродуктивного цикла у видов рыб (как промысловых, так и непромысловых), имеющих для человека определенный интерес.

Наши сравнительные морфо-экологические исследования гаметогенеза, половых циклов, ритма размножения, экологии нереста и скорости воспроизводства популяций у многих видов рыб внутренних водоемов Европейской части СССР, которые сочетали анализ развития половых клеток, с развитием отдельных органов (гонад) и всего организма в целом, наряду с выяснением структуры (возрастной и половой) у отдельных популяций, показали, что имеются свои закономерности и в развитии половых клеток, и органов (половые железы), и организма, и в динамике структуры популяций. Исследованиями показано, что все звенья репродуктивного процесса у рыб тесно связаны друг с другом, видоспецифичны, приспособлены к определенным условиям существования и имеют определенный диапазон variability.

В чем же особенности развития половых клеток у видов рыб с различной экологией?

Разная скорость протоплазматического роста ооцитов в ювенальный период определяет ту или иную скороспелость особей. Изменения в длительности периода претителлогенеза связаны с сокращением или удлинением сроков первого икротетания.

Степень асинхронности развития ооцитов тесно связана с разными типами икротетания: синхронный рост в

течение вителлогенеза – одновременный перест; прерывистая или непрерывная асинхронность в период трофоплазматического роста ооцитов – порционный тип икрометания; неравномерное развитие ооцитов в течение прото- и трофоплазматического периодов – непрерывный тип размножения.

В связи с различными условиями существования самок может меняться в известных пределах степень асинхронности развития половых клеток. Однако лишь у небольшого числа видов, мы наблюдаем изменения и в характере роста ооцитов и в типе икрометания.

Половые клетки у самцов всех видов рыб всегда выводятся отдельными порциями. Однако участие самцов в продолжительном нерестовом периоде у отдельных видов может достигаться разными способами: медленным выведением зрелых половых клеток из семенных канальцев, асинхронностью сперматогенеза в течение всего нерестового периода, прерывистым процессом спермации.

У рыб развивается и выметывается большое количество икры (около 20% по отношению к весу самок), богатой запасными питательными веществами. Накопление питательных веществ в ооцитах требует больших энергетических затрат со стороны материнского организма. Поэтому, как правило, период трофоплазматического роста ооцитов наступает при достижении определенного уровня обмена веществ у самок, когда весовой прирост особей становится больше линейного.

Период интенсивного трофоплазматического роста ооцитов наблюдается в разные сезоны года. В большинстве случаев он протекает в осенне-зимнее время, реже весной или осенью – незадолго до размножения видов рыб в водоеме.

В связи с различными условиями существования и перемещением сроков размножения в течение полового цикла, могут происходить некоторые изменения во времени накопления питательных веществ в ооцитах и в продолжительности отдельных стадий зрелости гонад (III и IV).

В результате проведенных исследований обнаружена следующая специфика в развитии половых желез у видов рыб, населяющих водоемы с различным гидрологическим режимом.

Начало функционирования половых желез (первое икрометание) даже в пределах вида может перемещаться на разные этапы и периоды индивидуального развития. Изменения в длительности развития половых желез в период достижения сроков первого икрометания приходятся на начальные стадии зрелости гонад (I и II).

Для прохождения отдельных периодов в развитии половых желез, которые тесно связаны с особенностями развития половых клеток, требуется конкретный комплекс условий.

Стадии зрелости гонад характеризуются простым комплексом ооцитов и четкой последовательностью развития половых клеток очередной генерации икры у видов рыб с единовременным типом икрометания. Они имеют более сложный набор ооцитов у видов с порционным и непрерывным нерестом. В половой железе у таких видов рыб в течение отдельных стадий зрелости гонад протекают одновременно весьма различные процессы гаметогенеза.

Каждый последующий половой цикл начинается, как правило, со стадии  $II_{2...n}$ , которая менее продолжительна по сравнению со стадией  $II_1$ . В некоторых случаях новый половой цикл может начинаться

со стадия  $II_{2...n}$  -  $III_{2...n}$  и  $III_{2...n}$ . Половые железы самок на  $II_{2...n}$  стадии зрелости отличаются от стадии  $II_1$  наличием посленерестовых следов в виде конечных фаз резорбции опустевших фолликулов и отдельных невыметанных икринок. На основании этого можно легко разделить пополнение от остатка, более четко определить сроки нереста, количество выметанных порций икры и выявить самок, пропускающих нерестовый сезон.

После наступления половой зрелости - достижения сроков первого нереста - виды рыб размножаются в определенном ритме. В течение периода взрослого организма ритм функционирования половых желез иногда может меняться, а в период старости полностью затухать. Изменения в ритме размножения, связанные с различными условиями существования особей, кратковременны у видов с равномерным ростом ооцитов и порционным типом икрометания, более длительны у видов рыб с равномерным ростом ооцитов и одновременным нерестом. Пропуски в размножении у этих видов рыб связаны с запаздыванием процессов накопления питательных веществ в очередной генерации половых клеток. Пропуски нерестового периода отмечены у целого ряда видов рыб: у особей, после первого-второго икрометания, с низким обменом веществ (тугорослая, медленно растущая форма окуня, малотычинковая форма сига, некоторые виды рыб, населяющие водоемы северной границы их ареала и т.д.), а также у многих видов рыб, в результате отсутствия необходимых условий для размножения.

Все изменения в длительности развития половых желез, в скорости прохождения стадий зрелости гонад в течение полового цикла тесно связаны с условиями существования особей в популяциях. Изменения темпа развития гонад и половых клеток являются широко распространенным и быстрым способом адап-

талии многих звеньев репродуктивного цикла особей к различным условиям существования, и в том числе воспроизводства.

Нашими исследованиями показано, что продолжительность некоторых периодов онтогенеза (ювенальный, взрослого организма, старости) меняется у особей различных популяций.

Как правило, при раннем достижении половой зрелости (сроков первого икротетания), продолжительность жизни особей сокращается и наоборот.

На основании сравнения развития особей из различных популяций обнаружено, что в течение индивидуального развития наблюдается относительная автономность в скоростях развития как отдельных органов, так и систем органов. Это проявляется, в частности, в различном темпе линейного и весового роста и скорости развития гонад, а также в разном экстерьере особей.

Совершенно ясно, что изменения в скорости наступления половой зрелости, продолжительности периода взрослого организма и жизни особей существенно влияют на скорость воспроизводства популяций. Впервые нашими исследованиями выяснены временные пропуски нерестового периода у многих видов рыб, связанные с замедлением ритма размножения особей из нерестовой части популяции, в связи с различными условиями существования производителей, что значительно снижает скорость воспроизводства популяций. Особенно существенные изменения в развитии половых клеток и ритме размножения у большого количества производителей обнаружены у видов рыб, обитающих в водоемах с реконструированным гидрологическим режимом, что отражается и на скорости их воспроизводства, и на урожайности отдельных поколений.

Помимо решения ряда проблем в плане поставленных задач данного исследования, в работе обсуждаются и конкретизируются некоторые стороны общебиологических проблем (теория этапности развития, теория морфо-экологических групп, проблема изменчивости (разнокачественности), проблема темпов индивидуального развития, проблема биологических ритмов и другие).

Коренная реконструкция природы, все усиливающееся влияние на нее хозяйственной деятельности человека приводит к нарушению исторически сложившегося характера связей между организмами и средой их обитания, настоятельно требует детальных сведений о закономерностях прохождения всех звеньев репродуктивного цикла у ценных для человека животных, и в том числе рыб.

На основании проведенных исследований нами вскрыты особенности развития половых клеток у различных видов рыб внутренних водоемов нашей страны, проанализированы закономерности прохождения половых циклов и специфика ритма размножения у многих видов в водоемах с различным гидрологическим режимом, выяснены способы адаптации различных звеньев репродуктивного процесса у видов рыб с разной экологией к различным условиям существования.

## ВЫВОДЫ

1. Сравнительные морфо-экологические исследования различных звеньев репродуктивного процесса у видов рыб с разной экологией, сочетающие клеточный, органический, организменный и популяционный уровень исследований, показали, что все звенья репродуктивного цикла тесно связаны друг с другом, а их специфика обусловлена исторически сложившимися условиями существования отдельных видов. Изменения в одном звене, вызванные различными условиями существования,



неразрывно связаны с изменениями в смежных звеньях репродуктивного цикла.

2. Несмотря на тесную взаимосвязь всех звеньев в процессе воспроизводства рыб, есть свои закономерности и своя специфика в развитии половых клеток (разная степень асинхронности развития ооцитов, время и продолжительность вителлогенеза, тип овуляции и спермации, ооадаптации и другие); в развитии и функционировании гонад (смещение начала функционирования половых желез на разные этапы и периоды онтогенеза, морфо-функциональные особенности строения репродуктивной системы, особенности сезонного хода развития гонад, ритм функционирования половых желез); в развитии всего организма (темпы линейного и векового роста, экстерьер и скорость развития отдельных органов и систем органов, продолжительность отдельных этапов и периодов в течение индивидуального развития и т.д.); в изменениях структуры и скорости воспроизводства популяций (возрастная и половая структура, соотношение пополнения и остатка, репродуктивная способность особей).

3. Анализ закономерностей развития половых клеток с параллельным исследованием личинок и условий существования особей в течение всего полового цикла дал нам основание выделить пять естественных периодов, каждый из которых характеризуется определенными процессами развития ооцитов и состоянием половых желез и требует для своего прохождения конкретных условий. Отсутствие необходимых условий для прохождения отдельных периодов влечет за собой задержки в наступлении сроков первого икротетания, изменение длительности полового цикла и времени (продолжительности и сезонной приуроченности) прохождения отдельных стадий зрелости гонад, снижение ритма размножения особей; все это тесно сочетается с особенностями индивидуального развития особей и скоростью воспроизводства популяций.

4. Степень асинхронности развития половых клеток, календарное время накопления питательных веществ в ооцитах, специфика овуляции и спермации, ритм размножения особей и экология нереста тесно связаны с условиями существования, видоспецифичны, имеют определенный диапазон и амплитуду variability.

а) Разная степень асинхронности развития ооцитов (синхронный рост, прерывистая или непрерывная асинхронность, перманентный рост ооцитов) определяет тип икрметания (единовременный, порционный, непрерывный). Характер развития половых клеток может несколько меняться, но лишь у некоторых видов рыб наблюдаются изменения и в степени асинхронности развития ооцитов, и в типе икрметания.

б) Интенсивное накопление питательных веществ в ооцитах и завершающие фазы сперматогенеза происходит в пределах трех основных типов сезонного хода гаметогенеза. Процессы интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах и завершающие фазы сперматогенеза заканчиваются перед зимовкой производителей (первый тип). Интенсивный вителлогенез и завершающие фазы сперматогенеза происходят быстро в течение одного-двух весенних или осенних месяцев (второй и третий тип).

в) Разный характер роста ооцитов и время интенсивного вителлогенеза накладывают существенный отпечаток на характер (чистые или смешанные стадии зрелости половых желез), продолжительность и календарные сроки прохождения отдельных стадий зрелости гонад в течение полового цикла, а также на специфику изменения ритма размножения видов рыб в различных условиях существования.

г) Разная степень асинхронности развития половых клеток, тип икрметания, ритм размножения, время и продолжительность нереста тесно связаны с биологией отдельных видов рыб и в меньшей степени

с географической приуроченностью и временем происхождения отдельных семейств.

5. Резорбционные процессы в половой железе протекают в разные периоды индивидуального развития особей. Однако после первого икрометания в яичнике всегда присутствуют "следы", указывающие на прошедший нерест. Сравнительные морфо-экологические исследования резорбционных процессов, протекающих в половой железе, позволили выяснить их значение в репродуктивном цикле многих видов рыб в различных условиях существования. Стали основой разработанного нами метода для разграничения рекрутов от производителей (пополнения от остатка) по гистологическому строению яичников, для определения половозрелых самок, пропускающих нерестовый период, для уточнения сроков икрометания и числа выметываемых порций икры у видов рыб с прерывистой асинхронностью роста ооцитов.

6. Во многих семействах обнаружены виды с различным характером развития ооцитов и типом икрометания. По степени сложности гаметогенеза и прохождения половых циклов, начиная от ежегодно повторяющегося фронтального роста ооцитов и одновременного нереста, до асинхронного развития ооцитов и многократного икрометания, можно расположить виды рыб в семействах в определенной последовательности: окунь-судак-брючок-ёрш; плотва-чехонь-синец-лещ-густера-сазан-красноперка-лινь; бычок-мартовик - бычок-песочник - бычок-травяник - бычок-кругляк.

а) Для сигов в водоемах Кольского полуострова - представителей северной фауны, характерен кратковременный период интенсивного вителлогенеза; размножение (период овуляции и спермации) наблюдается перед наступлением осенней гомотермии; посленерестовые резорбционные процессы протекают медленно и длятся в течение всех зимних месяцев. Изменение времени нереста и ритма размножения (не однолетнее, а двулетнее

развитие половых клеток), в связи с изменением условий существования особей в течение весенне-летнего периода, происходит в результате замедления скорости накопления питательных веществ в ооцитах и смещения процесса интенсивного вителлогенеза на более поздние сроки.

б) Среди близко родственных видов бычков Азовского моря – представителей южной фауны, обнаружены виды с различным характером развития ооцитов, временем и длительностью нерестового периода, типом икрометания и ритмом размножения. У бычков встречаются виды с синхронным ростом ооцитов и одновременным нерестом (бычок-мартовик), а также виды с перманентным развитием половых клеток и непрерывным типом икрометания (бычок-кругляк).

7. Наиболее быстрый и широко распространенный способ эволюционных преобразований в различных звеньях репродуктивного процесса (в гаметогенезе, в сезонном ходе развития половых желез, ритме размножения и интенсивности воспроизводства особей) – это изменение темпа развития половых клеток, отдельных органов (половые железы) и организма в целом, что отражается на возрастной и половой структуре популяций и, тем самым, изменяет скорость воспроизводства популяций в различных водоемах (естественных и реконструированных).

8. В процессе приспособления видов рыб к различным естественным и измененным условиям обитания, которые создаются человеком и отличаются от природных, происходят изменения в развитии половых клеток, в прохождении половых циклов, в ритме размножения, в экологии нереста, в возрастной и половой структуре популяций. Эти изменения оказывают существенное влияние на скорость и эффективность воспроизводства различных видов в реконструированных водоемах, на видовой состав, на величину и ценность промысловых уловов.

9. Изменения во многих звеньях репродуктивного цикла происходят в целом ряде реконструированных во-

доемов, гидрологический режим которых значительно отличается от природного. В связи с изменением условий существования, все чаще наблюдается массовая резорбция созревающих половых клеток, приводящая к изменению количества выметываемой икры, ритма размножения особей и скорости воспроизводства популяций. Если у видов рыб с порционным типом икротетания сокращается число выметываемых порций икры, то у видов рыб с синхронным ростом ооцитов и единовременным нерестом обнаружены пропуски одного или двух нерестовых сезонов. При непрерывных изменениях условий существования, зачастую глубоких и необратимых, интенсивность воспроизводства, в большинстве случаев, оказывается ниже у видов рыб с узкой вариабельностью в характере развития половых клеток, в сезонном ходе гаметогенеза, во времени и в типе икротетания, а также в ритме размножения по сравнению с видами с широким диапазоном изменчивости морфологических признаков и экологических факторов в период прохождения отдельных звеньев репродуктивного цикла. Это влияет на соотношение ценных и малоценных видов рыб в водоеме и в промысловых уловах.

10. Выяснение видовой специфики различных звеньев репродуктивного процесса у рыб (гаметогенез, половые циклы, ритм размножения, экология нереста) в связи со скоростью воспроизводства популяций в различных условиях существования (естественные и реконструированные водоемы), необходимо не только для решения многих вопросов в области морфо-функционального и экологического анализа эволюционного процесса, но и для решения целого ряда практических задач сегодняшнего дня: как для получения полноценной икры и молок для разведения рыб в искусственных условиях, так и для биологически оправданной эксплуатации водоемов, обеспечивающей их высокую продуктивность. Мы не только должны знать реакцию видов рыб, и в частности, всех звеньев их репродуктивного процесса на различные условия существова-

ния, но и умело управлять воспроизводством рыбных запасов в нужном для нас направлении. Все фактические данные и вскрытые нами закономерности в прохождении целого ряда процессов репродуктивного цикла у многих видов с различной экологией уже представляют возможность для управления некоторыми звеньями репродуктивного цикла у рыб.

Материалы диссертации докладывались: на II (Москва, 1957), III (Москва, 1960) и IV (Ленинград, 1963) Всесоюзных совещаниях эмбриологов; на Совещании по теоретическим основам рыбоводства (Москва, 1964); на заседаниях Ученого совета ИМЖ АН СССР, посвященных памяти академика А.Н.Северцова (1961, 1963); на расширенном заседании Ученого совета МГУ, посвященном памяти С.И.Кулаева (1967); на трех сессиях Ученого совета Карельского филиала АН СССР (1963, 1965, 1968); на Объединенном Московском ихтиологическом коллоквиуме при МОИПе (1966); на Ученом совете Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР (1969); на IX Международной эмбриологической конференции (Москва, 1969); на третьем Совещании эмбриологов по проблеме - темп индивидуального развития животных (Москва, 1971).

По материалам диссертации опубликованы следующие работы:

1. Кошелев Б.В., 1957. Некоторые данные по биологии размножения сазана в дельте р.Волги. Зоологический журнал, т. 36, вып. 8, 1217-1227.

2. Кошелев Б.В., 1958. Особенности созревания икры и нерест рыб. Тезисы докладов молодежной конференции, посвященной 40-летию ВЛКСМ, ИМЖ АН СССР, 14-15, М.

3. Кошелев Б.В., 1959. Сравнительное изучение полового цикла самок ерша и окуня. Тезисы докладов

научной молодежной конференции ИМЖ АН СССР, 16-17. М.

4. Кошелев Б.В., 1960. Особенности овогенеза у костистых рыб с двумя типами икрометания. Третье Всесоюзное совещание эмбриологов. (Тезисы докладов), 82-83. Изд. МГУ.

5. Кошелев Б.В., 1960а. Некоторые данные по биологии размножения ливя в Рыбинском водохранилище. Труды Дарвинского государственного заповедника, вып. У1, 423-430. Вологда.

6. Кошелев Б.В., 1960б. Морфологические особенности изменения невыметанных икринок и пустых фолликулов в процессе резорбции. IУ Молодежная научная конференция, ИМЖ АН СССР, 26. М.

7. Кошелев Б.В., 1961. Сезонные особенности созревания икры у рыб с двумя типами икрометания. ДАН СССР. Т. 136, № 1, 214-217.

8. Кошелев Б.В., 1961а. Изменение половых циклов у рыб с одновременным икрометанием в связи с изменением условий существования. Вопросы ихтиологии, т. 1, вып. 4, (21), 716-724.

9. Кошелев Б.В., 1962. Влияние особенностей созревания яичников у рыб на плодовитость и структуру нерестового стада. В сб. "Вопросы экологии", т. У, 105-108, Изд. "Высшая школа", М.

10. Кошелев Б.В., 1963. Морфо-экологические особенности овогенеза у близких видов окуневых рыб. В сб. "Вопросы эволюционной морфологии позвоночных", Труды Института морфологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР, вып. 38, 189-231. Изд. АН СССР, М.

11. Кошелев Б.В., 1963а. Некоторые особенности овогенеза и половых циклов у рыб в северных

водоемах. Тезисы докладов на Сессии Ученого совета Карельского филиала АН СССР, 80-81, Петрозаводск.

12. Кошелев Б.В., 1963б. Сезонные особенности овогенеза и половых циклов у рыб с синхронным и асинхронным ростом ооцитов. 1У Совещание эмбриологов (тезисы докладов), 82-83. Изд. ЛГУ.

13. Кошелев Б.В., 1964. Закономерности изменения половых циклов у рыб. Совещание по теоретическим вопросам рыбоводства. Тезисы докладов, 16-17. М.

14. Кошелев Б.В., 1965. Стадии зрелости и половые циклы у различных видов рыб. Пятая сессия Ученого совета по проблеме "Теоретические основы рационального использования, воспроизводства и повышения рыбных и нерыбных ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии" (Тезисы докладов), 52-54, Петрозаводск.

15. Кошелев Б.В., 1965а. Закономерности изменения половых циклов у рыб. В сб. "Теоретические основы рыбоводства", 33-40. Изд. "Наука", М.

16. Кошелев Б.В., 1966. Некоторые особенности половых циклов у рыб с синхронным и асинхронным ростом ооцитов в водоемах различных широт. В сб.: "Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна", 79-82, Изд. "Наука", М.

17. Кошелев Б.В., 1968. Изменения скорости развития половых желез и ритма созревания ооцитов у рыб, как форма приспособления к различным условиям существования. В сб.: "Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции", 38-66. Изд. "Наука", М.

18. Кошелев Б.В., 1969. Особенности развития половых клеток у пресноводных видов рыб в связи со спецификой биологии размножения. Демонстрация на IX Международной эмбриологической конференции, 45, Изд. "Наука", М.



19. Кошелев Б.В., 1970. Роль темпов гаметогенеза и овариальных циклов в воспроизводстве популяций и видов рыб в различных условиях существования. Тезисы докладов Третьего совещания по проблеме "Темп индивидуального развития животных", 23-24, М.

20. Кошелев Б.В., 1971. Некоторые закономерности роста и времени наступления первого икротетания у рыб. В сб.: "Закономерности роста и созревания рыб", Изд. "Наука", М. 186-218.

21. Кошелев Б.В. Особенности сезонного развития половых клеток и изменения ритма размножения сига (*Coregonus lavaretus* L.). Вопросы ихтиологии. (В печати).

## Приложение 1

### СПИСОК

видов рыб, у которых изучался гаметогенез, особенности сезонного хода оо- и сперматогенеза, выяснялся ритм размножения и экология нереста.

- |                |  |
|----------------|--|
| 1. Окунь       | - <i>Perca fluviatilis</i> L.            |
| 2. Ерш         | - <i>Acerina cernua</i> (L)              |
| 3. Бирючок     | - <i>Acerina acerina</i> (Güldenstädt)   |
| 4. Судак       | - <i>Lucioperca lucioperca</i> (L)       |
| 5. Плотва      | - <i>Rutilus rutilus</i> (L)             |
| 6. Красноперка | - <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L) |
| 7. Линь        | - <i>Tinca tinca</i> (L)                 |

8. Густера - *Blicca bjoerkna* (L)  
 9. Лещ - *Abramis brama* (L)  
 10. Сом - *Abramis sapa* (Pallas)  
 11. Синец - *Abramis ballerus* (L)  
 12. Чехонь - *Pelecus cultratus* (L)  
 13. Пескарь - *Gobio gobio* (L)  
 14. Сазан - *Cyprinus carpio* (L)  
 15. Карась (золотой) - *Carassius carassius* (L)  
 16. Сиг - *Coregonus lavaretus* (L)  
 17. Озерная кумжа и Эйзенамская форель - *Salmo trutta* L.  
 18. Бычок-кругляк - *Gobius melanostomus*  
Pallas  
 19. Бычок-мартовик - *Gobius batrachocephalus* Pallas  
 20. Бычок-песочник - *Gobius fluviatilis*  
Pallas  
 21. Бычок-травяник - *Gobius ophicephalus*  
Pallas  
 22. Щука - *Esox lucius* L.  
 23. Сом - *Silurus glanis* L.  
 24. Налим - *Lota lota* (L)  
 25. Сибирский осетр - *Acipenser baeri*  
Brandt  
 26. Хариус - *Thymallus thymallus*  
(L)  
 27. Корюшка европейская - *Osmerus eperlanus* (L)

Т-17562. Подп.к печ. 1/Х1-71 г. Заказ 1935р.

Тираж 370 экз.

Типография В/О "Знание".