

С. В. КОХНЕНКО, В. А. БЕЗДЕНЕЖНЫХ, С. Л. ГОРОВАЯ

ЭКОЛОГО-
ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ
ПЛАСТИЧНОСТЬ
ЕВРОПЕЙСКОГО
УГРЯ



АКАДЕМИЯ НАУК БССР

Отдел зоологии и паразитологии

С. В. КОХНЕНКО,
В. А. БЕЗДЕНЕЖНЫХ,
С. Л. ГОРОВАЯ

ЭКОЛОГО-
ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ
ПЛАСТИЧНОСТЬ
ЕВРОПЕЙСКОГО УГРЯ
ANGUILLA ANGUILLA L.

*Под редакцией
члена-корреспондента АН БССР
Л. М. СУЩЕНИ*

МИНСК

Издательство «Наука и техника»

1977

596.1

К75

УДК 597.555.2 [591.5+591.1]

Кохненко С. В., Безденежных В. А., Горовая С. Л. **Эколого-физиологическая пластичность европейского угря *Anguilla anguilla* L.** Мн., «Наука и техника», 1977, с. 192.

В книге дается характеристика сложного жизненного цикла европейского угря. Освещаются адаптационные способности его к абиотическим и биотическим факторам: течению, плотности и давлению воды, воздействию растворенных в воде газов. Отмечаются эвригалинность и эвритермность угря, высокая приспособляемость к особенностям грунта; отношение его к свету, чувствительность к звукам и другим колебаниям. Рассматриваются межвидовые отношения, внутривидовые приспособления, а также пищевые взаимоотношения. Освещаются вопросы овогенеза, сперматогенеза пресноводного периода жизни европейского угря, описана специфичность строения всех отделов органа обоняния и цитоархитектоники обонятельных луковиц. Даны рекомендации по эффективному использованию адаптаций угря к абиотическим и биотическим факторам в практике угреводства.

Рассчитана на биологов, преподавателей биологических дисциплин, научных работников и работников рыбного хозяйства.

Таблиц 12. Иллюстраций 32. Библиография: с. 177—191.

Рецензенты

кандидаты биологических наук

Г. В. ГЛАДКИЙ, В. С. ПЕНЯЗЬ, Т. М. ШЕВЦОВА

21009—047
К ————— 72—77
М316—77

© Издательство «Наука и техника», 1977.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Дальнейшее повышение эффективности комплексного использования водохозяйственных ресурсов страны предусматривает резкое увеличение запасов высокоценных видов рыб во внутренних водоемах. Поэтому одна из важнейших задач рыбохозяйственной науки — разработка способов улучшения состава ихтиофауны, что позволяет получать больше рыбных продуктов высокого качества.

В этом отношении перспективен европейский угорь *Anguilla anguilla* (L). Он обладает прекрасными вкусовыми и пищевыми качествами, высокой экологической пластичностью, неприхотлив и вынослив, может обитать в разнотипных озерах, реках, водохранилищах, прудах и морских заливах. Это — один из ценнейших видов рыб, избранных для интродукции в наши водоемы. Как бентофаг и хищник, он хорошо уживается с любым комплексом ихтиофауны. Поедая малоценные виды рыб — ерша, скуня, плотву, уклею и других конкурентов ценных рыб, — он играет роль биологического мелиоратора. Заселение крупных озер и озерных систем молодью угря позволяет концентрировать посадки и наиболее рационально организовать интенсивный отлов его во время нагула, а также более полно отлавливать мигрирующих угрей.

Знание биологических и экологических особенностей угря в период его жизни во внутренних водоемах необходимо для разработки оптимальной биотехники, транспортировки, посадки и выращивания молоди угря.

Посадки молоди угря во внутренние водоемы начали применяться в некоторых странах уже в конце прошлого столетия. В Советском Союзе по предложению С. В. Кохненко к посадкам молоди угря приступили впервые в 1956 г.

Биология угря в период его жизни в пресных водах изучена недостаточно. Имеющиеся данные (Walter, 1910; Schmidt, 1932; Frost, 1945; Bertin, 1956) не раскрывают эколого-физиологической специфики этого вида. Появившиеся до 50-х годов сведения по биологии угря были фрагментарны (Херм, Дементьева, 1949; Лебедев, 1959). Начиная с 1952 г. в Отделе зоологии и паразитологии АН БССР С. В. Кохненко были начаты плановые исследования биологии европейского угря из водоемов Белоруссии и частично Прибалтики. Изучалось распространение угря в водоемах Белоруссии, выращивание его в карповых прудах, развитие угревого хозяйства в БССР. Детальное изучение морфоэкологических особенностей угря, миграция и нерест, эффективность угреводства, зарыбление водоемов, промысловый возврат исследовались и в последующие годы (Кохненко, 1954, 1955, 1956, 1958, 1969).

Проблема акклиматизации и искусственного разведения рыб за пределами их ареала связана с изучением ряда приспособлений, возникающих в результате взаимодействия вида с условиями обитания. Она не может быть успешно решена без знания адаптивных изменений, происходящих в развитии воспроизводительной системы. Для осуществления полового созревания каждому виду требуется комплекс определенных условий среды. Поэтому изучение созревания самцов и самок, обитающих в различных экологических условиях, необходимо для познания закономерностей развития половых желез. Развитие половых продуктов угрей в пресной воде происходит до определенной стадии. Известно, что адаптивные возможности организма зависят, с одной стороны, от наследственной основы, сложившейся в процессе эволюции вида, с другой — от силы воздействия того или иного фактора или комплекса факторов внешней среды.

Формирование пола угря представляет большой интерес. Влияние гонадотропных гормонов для созревания некоторых ценных видов рыб (осетровые, растительноядные и др.) уже нашло широкое применение в рыбоводной практике для получения зрелых половых продуктов этих рыб.

В нашей стране широко развернулись работы по улучшению состава ихтиофауны и повышению рыбопродуктивности внутренних водоемов путем акклиматизации и ис-

кусственного разведения ценных видов рыб за пределами их ареала. Однако, несмотря на широкое использование для этой цели европейского угря, развитие воспроизводительной системы этой рыбы до сих пор остается слабо изученным.

Вопросом определения пола угря занимались еще в XIX в. Однако более детально он освещен позднее (Vertin, 1956; D'Ансона, 1957; Lieder, 1963; Кохненко, Горová, 1965, 1968; Кохненко, Безденежных, 1969).

Начало изучению созревания половых продуктов европейского угря было положено работами Fontaine, Tuzet (1937) во Франции. В Советском Союзе впервые созревание европейского угря в условиях искусственного содержания под влиянием гонадотропных гормонов начато в лаборатории экологии и интродукции рыб Отдела зоологии и паразитологии АН БССР в 1972 г. В течение 1973—1975 гг. проводилась работа, в результате которой были получены половые продукты самцов и самок европейского угря (Кохненко, Безденежных, Горová, 1974) и данные по изменению морфофизиологического состояния и физиолого-биохимических показателей экспериментальных угрей на фоне контроля (Кохненко, Безденежных, Горová, Дашкевич, 1975).

В книге освещаются вопросы овогенеза, сперматогенеза пресноводного периода жизни европейского угря, являющиеся предпосылкой для дальнейшей разработки теоретических основ искусственного воспроизводства (Безденежных, 1971, 1973, 1974, 1975, 1976). В связи с получением впервые в СССР зрелых половых продуктов европейского угря рассматриваются гормональная регуляция и влияние гонадотропных гормонов на развитие воспроизводительной системы и созревания самцов и самок. Описаны специфичность строения всех отделов органа обоняния и цитоархитектоники обонятельных луковиц европейского угря в сравнении с рядом пресноводных рыб. Богатый фактический и иллюстрационный материал подтверждает необычное развитие обонятельного анализатора европейского угря, обладающего в отличие от ряда пресноводных рыб исключительной остротой восприятия запахов (Горová, 1968, 1969, 1971, 1972, 1973, 1976).

Рассматриваются некоторые морфофизиологические особенности и их специфичность, болезни угря, их диаг-

ностика и профилактика. В книге содержатся рекомендации по подбору для выращивания угря в водоемах, организации кратковременной передержки и посадки стекловидных угрей под лед при раннем завозе их (март — апрель); указываются оптимальные нормы посадок и очередность зарыбления водоемов, а также наиболее эффективные способы и орудия лова товарного угря; предлагаются мероприятия охраны и т. д.

Для развития угреводства — перспективной отрасли рыбного хозяйства — необходимо знать биологические особенности угря в период его жизни в пресной воде, его рост и развитие, соотношение полов, экологические параметры, взаимоотношения с другими рыбами, населяющими данный водоем, биотехнику выращивания и другие вопросы.

Работы, проводимые в экспериментальных условиях по искусственному стимулированию созревания половых продуктов самцов и самок европейского угря, могут в дальнейшем послужить базой для выяснения биологических основ искусственного воспроизводства этого ценного вида.

На все эти вопросы читатель найдет ответ в данной книге, ближе познакомившись с отдельными сторонами биологии и вопросов эколого-физиологической пластичности европейского угря.

СВОЕОБРАЗИЕ БИОЛОГИИ И ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ЕВРОПЕЙСКОГО УГРЯ

Систематическое положение, происхождение и распространение угря. Европейский угорь относится к отряду угреобразных (*Anguilliformes*). У ныне живущих угреобразных отсутствуют брюшные плавники, а у некоторых форм, например мурен (*Muraenidae*), утрачены и грудные плавники. На основании этого некоторые авторы называют этот отряд Безногие — *Apodes*.

В современной фауне насчитывают 24 семейства угреобразных, охватывающих около 300 видов, которые состоят почти исключительно из морских тропических форм. В пресные воды для нагула заходят представители только одного семейства *Anguillidae*, которое содержит один род — Пресноводные угри (*Anguilla* Shaw.). Следует отметить, что название «пресноводные» не соответствует биологической специфике рода *Anguilla*, так как все виды угрей этого рода по своему происхождению и размножению связаны с морем. Большинство особей каждого вида нагуливается в море, и только незначительная часть из них заходит на нагул в пресные воды. Более удачно было бы назвать их проходными, но так как название «пресноводные» издавна вошло в литературу, то этим термином мы и будем пользоваться.

В настоящее время единого мнения о количестве видов пресноводных угрей нет. Schmidt (1932), Ege (1939) насчитывают 20 видов. Кроме европейского и американского угрей, к этому роду относятся еще 6 видов, встречающихся в Индийском, и 12 видов — в Тихом океане. Из 12 тихоокеанских видов 7 находится в водах Индо-Малайского архипелага, на северном побережье Новой Гвинеи. Л. С. Берг (1949) считает, что пресноводных угрей всего около 10 видов. Европейского, американского и японского угрей он назвал подвидами одного и того

же вида, учитывая их близкое сходство по морфологическому строению и образу жизни. На наш взгляд, предлагаемая систематика Шмидта, который с 1905 по 1932 г. изучал пресноводных угрей мира, биологически и морфологически более обоснована, поэтому мы придерживаемся ее.

В литературе угря, обитающего в континентальных водах Европы, называют *Anguilla fluviatilis* (Agass.) — речной угорь, *Anguilla vulgaris* (Truton) — обыкновенный угорь, но общепринято видовое название *Anguilla anguilla* (L.) — европейский угорь. Так как видовое название европейский угорь отражает его географическое распространение, мы в дальнейшем будем пользоваться им. В Англии угря называют *eel*, в Германии, Голландии, Дании, Исландии, Норвегии — *aall*, в Испании, Италии — *anguilla*, во Франции — *anguille*, в Финляндии — *ankerias*, *airokas*, в Швеции — *alen*, *al*, в Югославии — *jerula*, в Албании — *balcha* (бальча), в Болгарии — *змееорка*, в Польше — *wegorz*, в Румынии — *anfihila*, *typar*, в Чехословакии — *uhor*, в Белоруссии, на Украине — *зугор*, в Латвии — *суттис*, в Литве — *унгурис*, в Эстонии — *ангеруас*, в РСФСР — *угорь*.

Угри — группа неизвестного происхождения. До сих пор не найдено промежуточных форм, соединяющих их с другими отрядами рыб. О происхождении пресноводных угрей имеется несколько различных суждений.

Шмидт считает, что родина пресноводных угрей — Тихий океан, где в настоящее время сконцентрировано большинство их видов. Атлантические угри, по его мнению, произошли от тихоокеанских. Основанием для такого суждения послужило наличие в настоящее время значительного количества видов угрей в индо-тихоокеанских областях, а также большая их концентрация в отдельных местах. Например, на маленьком острове Таити длиной 33 мили обитают 3 вида пресноводных угрей, в то время как по всей Европе и Северной Африке — только один европейский вид.

Ескман (1932) предполагает, что европейский, американский и индо-тихоокеанский угри произошли в раннетретичное время от угрей моря Тетис. Сходство атлантической и тихоокеанской фауны, по его мнению, указывает на общность их происхождения от однородной фауны моря Тетис. Современная бедность атлантической

фауны объясняется не тем, что она якобы была расположена на периферии тихоокеанского центра, а тем, что претерпела резкие климатические изменения.

Более правдоподобна, на наш взгляд, гипотеза Экмана, которая рассматривает образование фауны Атлантического, Индийского и Тихого океанов в целом, в разрезе исторического развития.

По данным Л. С. Берга (1955), в меловой период появились многие семейства рыб, существующие в настоящее время. Следовательно, можно предположить, что в меловом море Тетис угреобразные были широко распространены. Гигантское море Тетис занимало значительную часть современных материков Европы, Азии, Африки, Центральной и Северной Америки, соединялось широкими проливами с бассейнами современного Атлантического, Индийского и Тихого океанов, в которые угреобразные могли свободно проникать и постепенно расселяться (Страхов, 1948). Хотя угреобразные верхнего мела изучены недостаточно (Лебедев, 1959), однако остатки угрей, найденные в отложениях моря Тетис (Vertin, 1956), и ряд факторов географического распространения других водных животных, указанных Л. С. Бергом (1934, 1947), подтверждают такое предположение.

Европейский угорь широко распространен от Нордкапа до Северного тропика, от Белого моря (даже Печоры) до Черного моря включительно; многочислен он и на побережьях Средиземного, Северного и Балтийского морей; заселено им побережье Марокко, острова Канарские, Азорские, Мадейра, Великобритания и Исландия (Берг, 1949).

Из Средиземного моря угорь проникает в реки Южной Европы, особенно в реки Италии и Балканского полуострова, а также Сирии и Египта (Нил); через Эгейское море, Дарданеллы, Мраморное море и Босфор — в Черное море. Из Северного моря через проливы Скагеррак и Каттегат проходит в Балтийское море, а из последнего — в Финский и Ботнический заливы. Широтное распространение *A. anguilla* от 23 до 72° с. ш.

Из Балтийского моря и его заливов угорь заходит во все реки, впадающие в него. Через Неву он проникает в Ладожское и Онежское озера, р. Волхов, через Нарву — в Чудское и Псковское озера. Встречается на Мурмане, изредка заходит в Белое море, откуда единичными экзем-

плярами поднимается в Северную Двину — Вычегду — Сысолу. Как исключение, попадает в низовьях Печоры.

В Черном море угорь встречается редко, но повсеместно: у Одессы, Севастополя, Керчи, Кутаиси, р. Риони. Из Черного моря проникает в Азовское море и впадающие в него реки — Дон и Кубань, заходит также в Днепр и его притоки до Могилева, Мозыря и Пинска.

У Атлантического побережья Америки обитает американский угорь, который распространен в реках Северной Америки и реже встречается в реках Мексики и Панамского перешейка. 98% угря вылавливают из рек, впадающих в Атлантику, и лишь 2% — из рек, впадающих в Мексиканский залив (Vertin, 1956). По данным Jensen (1937), этот вид встречается и у западного берега Гренландии до 62° с. ш., а также заселяет пресные воды Бермудских островов. Таким образом, *A. rostrata* распространен от 5 до 62° с. ш.

У Тихоокеанского побережья Азии встречается японский угорь. Распространение *A. japonica* от 20 до 44° с. ш.

Вместо комплекса (европейский + американский + японский) угрей, которые живут в умеренных широтах северного полушария, в южном полушарии распространен индо-тихоокеанский комплекс. Угрей, обитающих в южном полушарии, называют тропическими, или индо-тихоокеанскими, и подразделяют на африкано-малайских, индо-малайских, австралийских и полинезийских. Для тропических пресноводных угрей характерно разнообразие видов, живущих в одном и том же ареале. Например, в Новой Каледонии обитает 5 видов, в Австралии — 4, на о. Таити — 3 вида.

Угри тропической зоны сильно отличаются от угрей умеренной зоны. Самцы их достигают 80 см длины и массы 2 кг, а самки (по Шмидту, 1932) — 2 м длины, в то время как самцы европейского угря, по Smolian (1920), соответственно 51 см и 200—250 г. Тропические угри имеют различную окраску, вплоть до пятнистой. У отдельных видов (*A. bicolor*, *A. obscura*, *A. australiis*) укорочен спинной плавник, у некоторых из них он даже короче анального.

Отсутствие сезонных колебаний температуры в тропической зоне делает возможным почти непрерывное размножение тропических угрей в течение всего года в отличие от угрей умеренной зоны. Поэтому на нерести-

лицах встречаются одновременно личинки разного размера. Нерестилища тропических угрей находятся вблизи берегов.

Однако по биологии размножения все пресноводные угри очень близки. Тропические пресноводные угри так же, как и угри умеренной зоны, становятся серебристыми во взрослом состоянии и уходят из пресных вод в море на нерест. Они также размножаются в водах с постоянной температурой. Личиночная стадия очень короткая. По Jespersen (1923), у *A. bicolor* она длится 2—3 месяца. Личинка развивается быстро, хотя она по размерам значительно меньше личинки европейского угря. Личинки тропических угрей так же, как и личинки угрей умеренных зон, разносятся течением и превращаются в стекловидных угрей, которые устремляются в пресные воды.

Подобно тому как Гольфстрим и Куроисио расселяют личинок европейского, американского и японского угрей, течения тропической зоны Индийского и Тихого океанов приносят личинок тропических угрей к берегам Малайского архипелага, Австралии, Новой Зеландии, Новой Каледонии и к другим многочисленным островам Океании.

Все пресноводные угри, будь они из тропической или умеренной зоны, адаптированы к течению. Места их размножения приурочены к определенному физико-химическому режиму поверхностных и противоположных им глубинных течений. Первые разносят пелагических личинок к местам нагула, вторые возвращают производителей к местам нереста.

В местах, где таких течений нет, угри отсутствуют, несмотря на наличие благоприятных условий для нагула. Так, например, ни один вид пресноводных угрей не может проникнуть к Тихоокеанскому побережью Америки, хотя там условия для нагула угря не хуже, чем на восточном побережье Северной Америки, где широко распространены американский угорь. По этой же причине нет пресноводного угря у западного побережья Южно-Китайского моря, у западного побережья Южной Африки от Гвинейского залива до мыса Доброй Надежды.

В 1874—1882 гг. Калифорнийский залив заселили молодью угря с расчетом получить от него потомство. Однако взрослые угри не нашли подходящего нерестового района у Тихоокеанского побережья, в то время как

карп, сардины и лососевые хорошо акклиматизировались там.

Жизненный цикл европейского угря. На основании анализа имевшихся сведений и наших данных (Кохненко, 1958, 1963, 1967, 1969) о биологии европейского угря жизненный цикл его можно разделить на три характерных периода, которые отличаются не только морфологическими изменениями, но и отношением угря к внешней среде. Каждый из этих периодов в свою очередь можно подразделить на отдельные фазы развития, которым также присущи специфические особенности.

Первый период — морфогенез характеризуется значительными изменениями формы и строения органов. В это время различимы три фазы развития у европейского угря: 1) яйца (икринки), или эмбриональная (ovum); 2) личинки, или ларвальная (larva); 3) метаморфоза. При этом каждая фаза протекает в различных географических и экологических условиях.

Эмбриональная фаза включает оплодотворение икринки, развитие эмбриона и заканчивается выклевом личинки. Икра у угря пелагическая и откладывается, как предполагают, на глубинах до 400 м, над глубинами 6000—7000 м, в местах подъема глубинных вод к поверхности.

Ларвальная фаза начинается с момента выклева личинки и продолжается до начала метаморфоза, т. е. длится примерно 1,5—2 года. Такая длительность этой фазы у европейского угря по сравнению с ларвальной фазой американского (9 месяцев) и двухцветного индо-малайского (3 месяца) угрей вызвана значительно большим расстоянием от мест нереста до мест нагула и, следовательно, затратой большего времени на преодоление пути. В связи с этим и средние размеры личинок указанных видов угрей различны: европейского — 75 мм, американского — 65, индо-малайского — 55 мм.

Внешняя форма личинки своеобразна и не напоминает формы взрослого угря. Тело ее прозрачное, сильно сжато с боков, заострено к голове и хвосту и напоминает форму ивового листа. Выклюнувшись в толще воды, личинки поднимаются к поверхности и ведут исключительно пелагический образ жизни. Днем они опускаются на глубину 50—100 м, а ночью поднимаются к поверхности (Schmidt, 1932). Это, по-видимому, связано с вертикаль-

ной миграцией планктона — основной пищи личинок. В потоках Гольфстрима, который веерообразно течет с юго-запада на северо-восток, они дрейфуют к берегам Европы и заходят в Средиземное море. К течению, свету и солености они относятся положительно. Личинки угрей — чисто морские животные, их никогда не бывает в пресных и опресненных водах.

Фаза метаморфоза — как бы переходная ступень от первого периода ко второму. По достижении континентального свала¹, вероятно, под действием опресненных вод, личинки начинают постепенно превращаться в стекловидного угря. При этом уменьшается высота тела, вместо листовидной формы тело приобретает округлую, сжатую только в хвостовой части. Длина тела укорачивается на 10 мм. В прибрежных водах вблизи континентального свала в августе — ноябре на глубине 200—2000 м встречаются особи в различных стадиях метаморфоза (рис. 1): от личинки до стекловидного угря включительно. Характерно, что личинки не заходят на континентальную отмель, в том числе в Ла-Манш, Северное и Балтийское моря. После полного превращения лептоцефалов в стекловидных угрей последние устремляются в прибрежные воды. Чем меньше ширина прибрежной отмели, тем раньше они достигают берегов. Так, например, в октябре стекловидные угри приплывают к берегам Португалии и Северной Испании; в ноябре — декабре они достигают берегов Бискайского залива и о. Валенсия у юго-западных берегов Ирландии. В январе стекловидные угри появляются у берегов Франции — у городов Пойок, Рошфор, Сен-Назер и в других местах. В это же время их можно видеть на всем западном побережье Ирландии. В феврале стекловидные угри проникают в Ирландское море и Ла-Манш. В марте, огибая Северную Шотландию, они через Ла-Манш приплывают в Северное море. В апреле — мае угри уже в Балтике. В Средиземное море личинки европейского угря приплывают из Атлантики через Гибралтарский пролив и идут на восток до о. Кипра. Однако основная масса их доходит только до Мессинского пролива. Характерно, что на всем протяжении

¹ Глубинная 1000-метровая линия, или континентальный свал, проходит вдоль береговой зоны южнее Исландии, Фарерских островов, юго-западнее Великобритании, Франции и Испании. Температура здесь на протяжении всего года не ниже 9°.

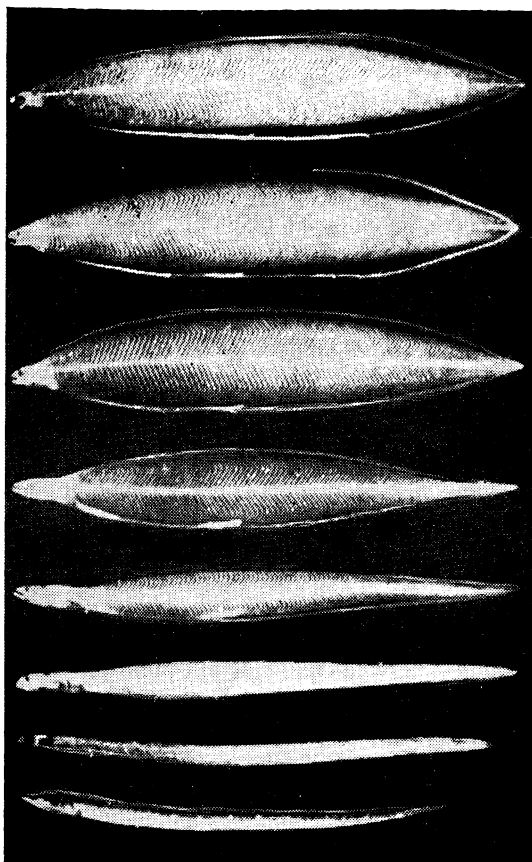


Рис. 1. Превращение личинок в стекловидного угря (по Шмидту, 1932)

миграционного пути от мест нереста до берегов европейского континента личинки не образуют стай, что, вероятно, ослабляет внутривидовую пищевую конкуренцию, повышает обеспеченность питанием личинок и их жизнестойкость. Метаморфоз личинок в Средиземном море происходит так же, как и в Атлантике, над большими глубинами, и в прибрежные воды в ноябре — апреле заходят исключительно стекловидные угри. Подход их к берегам зависит от условий погоды зимы. При затяжной зиме он иногда задерживается даже на месяц.

Количество угрей зависит от уровня воды в Атлантике: чем он выше, тем больше заходит стекловидных угрей в прибрежные воды. Поэтому в одних и тех же местах подход стекловидных угрей в различные годы неодинаков.

Миграция стекловидных угрей в море наблюдается как днем, так и ночью. Ночью они держатся ближе к поверхности. Предполагается, что стекловидные угри при миграциях используют приливы и придерживаются при этом поверхностных слоев воды, а во время отливов опускаются ко дну и даже зарываются в грунт.

Резко выраженной связи между температурой и интенсивностью миграций стекловидных угрей пока не замечено, однако установлено, что нижняя температурная граница лежит в пределах 5—4 °С. Наибольшая интенсивность захода стекловидных угрей во внутренние водоемы при наименьшей разнице температур между морской и пресной водой в марте — апреле.

Отношение стекловидных угрей к свету, вероятно, зависит от его силы. Например, угри, вылавливаемые в реках Луаре и Северн, к дневному и яркому электрическому свету относятся отрицательно. Тем не менее рыбаки при лове стекловидных угрей в этих реках ночью пользуются керосиновыми лампами или фонарем «летучая мышь» как приманкой на свет. Поэтому можно предположить, что существует определенное соотношение между интенсивностью света и активностью угря.

Замечено, что стекловидные угри способны чувствовать пресную воду, приносимую реками в море, на больших расстояниях от устья рек. Даже небольшая концентрация пресной воды вызывает у них повышение активности. Если же ток пресной воды сопровождается турбулентностью, то это усиливает миграционную активность стекловидных угрей и служит для них ориентацией при миграции к берегу.

Наконец, у стекловидных угрей, входящих в реки, вырабатываются реотаксис (отрицательная реакция к течению, т. е. они устремляются против течения) и положительная реакция к твердым подводным предметам (камни, валежник, топляки и т. д.), которые служат убежищем для них.

Молодь угря начинает заходить в европейские реки в теплые зимы уже в феврале, но, как правило, появляется в больших количествах в марте — апреле. Иногда

заход продолжается до конца мая. Обильные заходы стекловидных угрей бывают в реки Луара, Жиронда, Гаронна, Рона (Франция) и Северн (Англия).

Второй период — это жизнь угрей в неполовозрелом возрасте в пресных водах и морях, что соответствует времени роста в жизненном цикле позвоночных животных (Северцов, 1939). Период роста имеет лишь одну фазу — *ювенильную (juvenis)*, которая длится от момента окончания метаморфоза до наступления половой зрелости.

Стекловидные угри, используя приливы, достигают береговой зоны, часть их устремляется в пресные воды (против течения), часть остается в прибрежье морей. На этой стадии они отрицательно относятся к свету. В пресных водоемах, которые заселяются угрем естественным путем, встречаются почти исключительно самки, а в солоноватых преобладают самцы. При искусственном заселении водоемов стекловидным угрем процент встречаемости самцов увеличивается. Нагуливающиеся угри приспосабливаются к различному физическому свойству и химическому составу воды, к разнообразной пище. Они свободно живут в олиготрофных, мезотрофных и эвтрофных водоемах. Даже в Балтийском и Северном морях встречаются угри обоих полов и различных возрастных групп. Мы добывали самок всех возрастов в лагунах Адриатики, где соленость воды доходила до 48‰ (Кохненко, Чесалин, 1961).

В конце второго периода меняется окраска угря: от желтой или зеленой с матовым оттенком к серебристой с металлическим блеском, что свидетельствует о наступлении полового созревания. Половозрелость самцов угрей наступает на 6—7-м году жизни, ранняя — на 4-м году, а у самок — на 9—10-м, ранняя — на 5-м году их жизни после превращения в стекловидных угрей.

Миграция угрей с мест нагула в Атлантику к местам размножения (рис. 2), нерест и гибель производителей составляют третий период жизненного цикла угрей. Это период половой зрелости, или взрослого состояния угрей и других видов рыб (Расс, 1948). Здесь можно выделить фазу зрелости, или *адультную (adultus)*, которая включает нерестовую миграцию и процесс нереста. По предварительным подсчетам (с учетом скорости передвижения угрей во вре-

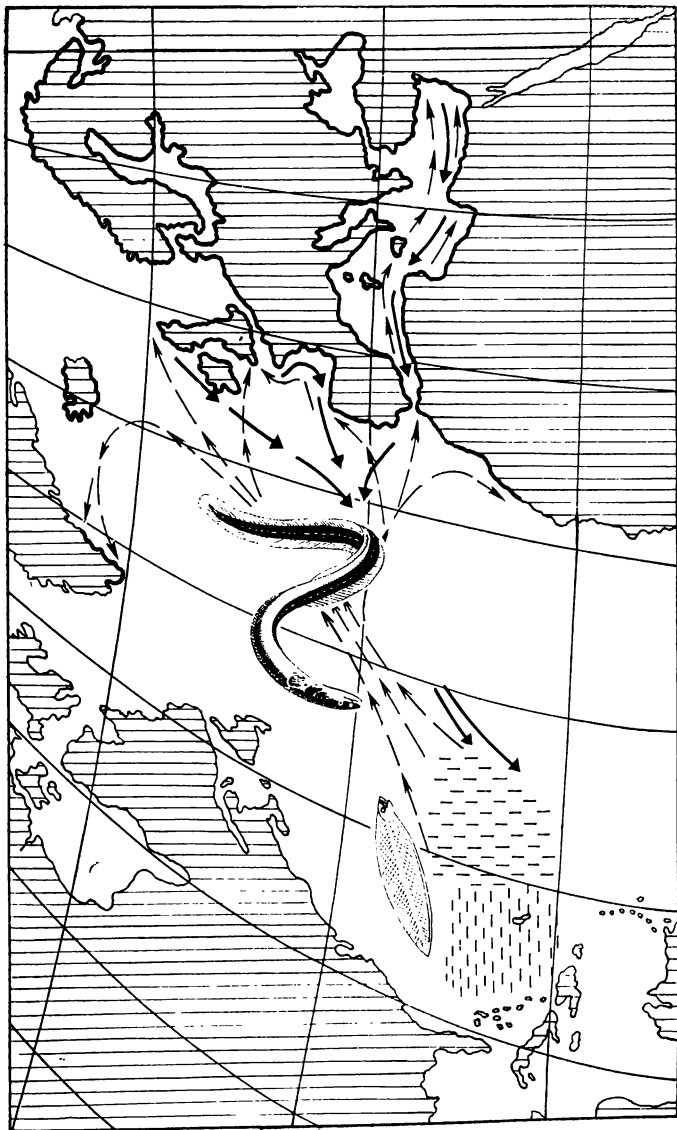


Рис. 2. Схема личиночных и нерестовых миграций европейского угря в Северной Атлантике; вертикальная штриховка мест нереста европейского угря, горизонтальная—американского; малые стрелки указывают направление личиночных миграций по поверхностному течению Гольфстрим, большие—нерестовых по глубинному течению Антигольфстрим; черная полоса по берегам Европы и Африки—области захода стекловидных и пигментированных угрей

мя нерестовой миграции и скорости глубинного течения Антигольфстрима, где происходит миграция), половозрелые угри могут преодолевать расстояние в 4000—5000 км за 150—200 суток. В этот период угри относятся положительно к течению и солености и отрицательно к свету. Окраска их темнеет, глаза увеличиваются как в объеме, так и в диаметре (характерно для глубоководных рыб). За время миграции у угря не только созревают половые продукты, но и происходят глубокие физиологические изменения: деминерализация костной ткани, дегенерация мышечной ткани и пищеварительных органов, которые достигают наивысшего предела после нереста. Предполагают, что после нереста угри, как и морской угорь (*Conger*), погибают, потому что после таких глубоких физиологических изменений восстановить нормальное состояние невозможно. Это подтверждается и нашими опытами по стимуляции созревания самцов и самок европейского угря гонадотропными гормонами в условиях искусственного содержания. В процессе созревания наблюдались большие изменения в органах и тканях. Степень этих изменений находилась в зависимости от продолжительности воздействия гонадотропных гормонов и от физиологической подготовленности угрей к нерестовым миграциям. Все созревшие самки погибли. Созревшие самцы давали сперму порциями (от 2 до 4) в течение нескольких месяцев. Значит, нерест угря в естественных условиях растянут.

АДАПТАЦИЯ УГРЯ К АБИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ

В жизни рыб физические свойства воды играют огромную, даже, можно сказать, решающую роль в существовании вида. Различные виды рыб имеют свою специфику приспособляемости к различным свойствам воды и реагируют на них по-разному. Так, например, многие виды рыб, особенно проходные, приспособились в процессе эволюции к течениям и используют их при личиночных, нерестовых и пищевых миграциях.

Другие физические и химические свойства воды, такие, как температура, прозрачность, плотность, давление, соленость, насыщенность кислородом, рН, окисляемость и т. д., также имеют огромное значение и оказывают определенное влияние на состояние популяции того или иного вида рыб.

Приспособление угря к течению. Европейский угорь почти на протяжении всей своей жизни приспособляется к течению и только в начале второго периода, в стадии стекловидного угря, у него возникает явление *реотаксиса* (стремление двигаться против течения). Однако, когда он достигает мест нагула, это стремление постепенно, примерно в течение месяца, исчезает. Личинка угря имеет форму тела, напоминающую ивовый лист. Сильно сплюснутая форма тела личинки значительно увеличивает поверхность по отношению к ее объему и весу и тем самым создает большое сопротивление при погружении и большую устойчивость в поверхностных слоях воды. Кроме того, такая форма тела личинки способствует ускорению пассивного передвижения ее при помощи течения.

Поверхностное теплое течение Гольфстрим разносит личинок европейского угря далеко за пределы района их выклева, что позволяет угрю как виду осваивать по

другую сторону Атлантического океана обширные просторы европейского континента, т. е. заселять все пригодные для его существования ниши. Поэтому мы вправе считать, что своеобразная форма тела личинки — следствие адаптации угря к течению на ранней стадии развития и что указанное приспособление с эволюционной точки зрения направлено на сохранение вида и расширение его ареала распространения.

В период метаморфоза, продолжительность которого еще точно не определена, постепенно меняется форма тела. Вместо листовидной, уплощенной она становится округлой, с уплощением только хвостовой части. Это дает возможность стекловидному угрю приспособляться к измененным экологическим условиям и в первую очередь к течению, уменьшает его плавучесть, но значительно увеличивает вертикальную маневренность, позволяя преодолевать расстояния прибрежной отмели. Известно, что этот отрезок миграционного пути стекловидный угорь преодолевает посредством приливов. Во время их он держится на поверхности и движется с волной к берегу, а при отливе опускается на дно, зарывается в песчаный грунт или прячется за подводные предметы. По достижении устья рек у стекловидных угрей возникает реотаксис, который продолжается до тех пор, пока они не достигнут конечного пункта мест нагула, после чего явление исчезает. Реотаксис стекловидного угря следует рассматривать так же как приспособление, выработанное в процессе эволюции, которое позволяет угрю использовать богатые кормом пресные внутренние водоемы материка, далеко расположенные от моря, и этим расширить ареал распространения вида.

В период нагула молодь и взрослые угри устремляются к течению. Например, рыбаки хорошо знают, что угорь при отыскивании пищи в ветреную погоду всегда идет с волной, поэтому они ставят мережи и угреловушки горлом против волны.

По достижении половой зрелости (II—III стадии по Мейену) у угрей наступает нерестовый миграционный период (май — июнь, сентябрь — октябрь), в связи с чем у них усиливается стремление к течению, особенно при повышенных уровнях воды, в темные и грозовые ночи. В это время угри покидают места нагула и стараются выйти в море на нерест. Они «штурмуют» преграды и ты-

сячами попадают в угреловушки. Так, в мае 1970 г. на оз. Мястро за одну ночь угреловушками было выловлено около 900 кг угря. Аналогичные случаи наблюдались в Нарочанской и Браславской группах озер. Опыт, проведенный на реках Нарочанка и Свириянка, показал, что сетные угреловушки (вентеря), которыми перегораживается река, не полностью отлавливают мигрирующих угрей. Последних попадаете больше в угреловушки, поставленные ниже по течению. Для полного отлова угрей в оз. Нарочь и Свирь необходимо построить капитальные угреловушки.

На всем миграционном пути от мест нагула до мест нереста угрю сопутствует течение. Схематично это можно представить следующим образом: угри из Нарочанской группы озер по Вилии, Неману, а из Браславской и Витебской групп озер по Западной Двине попадают в Балтийское море. Оттуда по подводным рекам, которые текут на запад, через проливы Каттегат и Скагеррак направляются в Северное море, достигают глубинного течения в Атлантическом океане — Антигольфстрима, которое направлено с северо-востока на юго-запад, и попадают в места нереста — Саргассово море. В районе нерестилищ глубинное течение Антигольфстрим поднимается к поверхности, и скорость его затухает. Здесь и заканчивается продолжительная нерестовая миграция европейского угря.

По поводу того, как взрослые угри достигают мест нереста, высказаны различные гипотезы. Так, Schmidt (1932) считает, что европейский угорь место нереста находит благодаря приобретенному им инстинкту миграции, возникшему в результате продления личиночной стадии. У мальков этот инстинкт не только превосходит инстинкт других пресноводных угрей, но, возможно, и всех других видов. Он заставил данный вид рыб, связанных с тропическим происхождением всего рода, оставить теплые области и завладеть по другую сторону океана целым континентом. Примерно такого же мнения придерживается Д. А. Козловский (1968). Он полагает, что химизм воды Саргассова моря фиксируется в памяти личинки угря и служит ориентиром взрослому угрю при отыскивании им мест нереста.

Можно ли согласиться с тем, что при отыскивании угрем нерестилищ действует инстинкт как главный фак-

тор? Безусловно, нет. Инстинкт включает в себе закономерные сложные врожденные или приобретенные акты поведения животного организма в ответ на изменения внешней и внутренней среды. Условия же миграции личинок и их отношение к этим условиям коренным образом отличаются от таковых у взрослых угрей. Как известно, личинки мигрируют в поверхностных слоях воды. На свет они реагируют положительно, движутся все время в сторону уменьшения солености и температуры. Взрослые же угри к свету относятся отрицательно, мигрируют в глубинных слоях воды, которые по температуре и солености резко отличаются от поверхностных. Следовательно, если личинки и приобретают какие-либо отпечатки в результате воздействия внешней среды при миграции, то они не могут напомнить путь к нерестилищам взрослым угрям, которые находятся при нерестовых миграциях под воздействием совершенно иных внешних и внутренних условий среды.

При решении этого вопроса Ескман (1932) исходит, с одной стороны, из гидрологических и гидрохимических свойств воды Атлантического океана, с другой — из физиологических реакций половозрелого угря. Он рассуждает следующим образом. Саргассово море, где находится область икрометания угря, имеет наивысшую постоянную температуру ($16-17^{\circ}$) на глубине 400 м и соленость 36‰. Эта область расположена над большими глубинами (6000—7000 м) в Атлантическом океане. Изотермы, как и изогалины, веерообразно расходятся в нисходящем порядке от мест нереста к берегам Европы и Северной Америки. Если допустить, что половозрелые угри идут навстречу все возрастающей температуре или солености, или обоим вместе, то из какого бы пункта Западной Европы и Северной Америки они ни вышли, все равно кратчайшим путем попадут в область нерестилищ, т. е. в область максимальных условий для нереста угря.

Но, рассуждая таким образом, нельзя объяснить, как могут приходиться угри из Средиземного в Саргассово море, так как в Средиземном море температура и соленость воды выше, чем в Атлантическом океане. По-видимому, на пути до Атлантического океана средиземноморские угри ориентируются по глубинному течению, идущему из Средиземного моря в Атлантический океан, а в последнем теми же факторами, что и угри северных морей. Та-

кое толкование этого явления не совсем логично и малоубедительно. Тот факт, что идущие на нерест средиземноморские угри ориентируются глубинным течением, не вызывает сомнения, так как их находили на глубинах вблизи Мессинского пролива. Однако не понятно, почему должно исчезнуть для угря воздействие глубинного течения в Атлантическом океане. Далее, трудно себе представить, чтобы у животного на одной и той же стадии развития за короткий промежуток времени (буквально за несколько дней) так резко могли измениться в противоположную сторону отношения к факторам внешней среды.

Кроме того, повышение солености между изогалинами настолько незначительно и температурный градиент между изотермами настолько мал, что вряд ли по ним могут ориентироваться идущие на нерест угри в Атлантическом океане. Тем более, что отдельные изотермы, как и изогалины, настолько вытянуты, что на большом расстоянии (около 1000 км) находятся одинаковые температуры и соленость. Таким образом, получается очень сложная система ориентации с физиологическими перестройками гормональной системы угря на определенных этапах пути.

В 1959 г. Tucker высказал гипотезу, которая коренным образом отличается от предыдущих. Основные положения ее следующие. Европейский угорь не достигает мест нереста, а погибает на путях к нерестилищам в континентальных водах своего материка. Популяция европейского угря, как предполагает Такер, целиком воспроизводится за счет тех личинок американского угря, которые приносятся течением к берегам Европы и после метаморфоза заходят в континентальные воды. Поэтому европейский и американский угри, как утверждает автор, не самостоятельные виды, а экофенотипы одного и того же вида — американского угря. Гипотеза Такера, что европейский угорь воспроизводится за счет личинок угрей американского стада, малоубедительна и не поддерживается ихтиологами.

В 1957 г. мы высказали новую гипотезу (Кохненко, 1958), согласно которой главным фактором, определяющим направление нерестовой миграции европейского угря, является *течение*. На течение положительно реагируют все пресноводные угри мира. Эта особенность по-

ведения угрей проявляется на всем пути их движения от мест нагула до нерестилищ.

Долголетние и многочисленные наблюдения за нерестовыми миграциями угря, проводившиеся в Балтийском, Северном и Средиземном морях, а также на путях подхода к ним, показали, что скатывающиеся угри обладают отрицательным реотаксисом и основная масса их проходит по подводным речным долинам, где фактор течения играет основную роль в направлении их движения. Отмечено, что у угрей, идущих на нерест, значительно увеличиваются глаза и появляется темная окраска тела, т. е. проявляются признаки, характерные для глубоководных рыб. По этим признакам многие авторы еще раньше предполагали, что угри идут на нерест и нерестятся на больших глубинах.

Наконец, согласно последним гидрологическим данным, в Северной Атлантике под поверхностным течением Гольфстрим зафиксировано глубинное юго-западное противотечение Антигольфстрим, которое является единственным направляющим фактором для европейского угря при отыскивании им мест нереста. Кроме ориентации, Антигольфстрим облегчает и ускоряет движение мигрирующих угрей, что позволяет им преодолеть огромное расстояние за более короткий срок при наименьшей затрате энергии. Известно, что скорость передвижения мигрирующих угрей в Балтийском море в среднем равна 15—18 км в сутки, а максимальная скорость сохранялась в течение двух суток 50 км. Если к этому прибавить скорость глубинного течения (т. е. пассивное передвижение угря) Антигольфстрим, которая на глубине 2800 м достигает 17 см/с, около 15 км в сутки, то угорь будет проплывать минимум 30 км, а иногда и больше 50 км в сутки. Значит, европейский угорь может достигнуть мест нереста за 150—200 дней.

Надо полагать, что более низкие температуры на глубине и увеличение хлоридов снижают интенсивность обмена веществ, обеспечивая этим более экономное использование энергетических запасов. Поэтому-то и теряет силу аргументация Такера, что якобы у европейского угря не хватает энергетических запасов на преодоление миграционного пути и созревание половых продуктов, вследствие чего он погибает на путях к нерестилищам. Учитывая жирность угря (до 32%), можно утверждать,

что энергия, затраченная на миграцию, сильно не истощит его жировые запасы, их достаточно будет как для развития половых продуктов, так и для миграции.

По-видимому, это наиболее правдоподобная гипотеза, так как она базируется на единственно постоянно действующем направляющем факторе — течении. К течению положительно относятся как средиземноморские, так и угри из северных морей на всем пути их движения от мест нагула до области нерестилищ и им ориентируются при ходе на нерест. Что же касается солености и температуры, то они неодинаковы для средиземноморских угрей и угрей из северных морей и резко меняются на различных этапах их пути, поэтому как направляющие факторы они могут играть лишь второстепенную роль.

Приспособление, или адаптацию, европейского угря к течениям следует рассматривать не как частный специфический случай для одного вида, а как способность, присущую всем пресноводным угрям, как атлантическим, так и индо-тихоокеанским, использовать поверхностное теплое течение для разноса личинок к местам нагула, а глубинное противотечение — для возврата взрослых угрей к местам нереста. Поэтому для мест нереста всех пресноводных угрей обязательно наличие поверхностного теплого течения, направленного к местам нагула, и глубинного противотечения, направленного к местам нереста. В местах, где отсутствует сочетание указанных течений, несмотря на идентичность физико-химического режима, нет пресноводных угрей. Только этим и можно объяснить отсутствие пресноводных угрей на большом протяжении западного побережья Тихого океана и Африки, восточного побережья Южной Америки и Южно-Китайского моря и в других местах.

Рассматривая миграции европейского угря в эволюционном аспекте, можно отметить две особенности. Первая заключается в том, что угорь посредством миграции личинок осваивает огромные просторы по другую сторону океана. Это подчеркивает широкую пластичность его к различным условиям внешней среды, что в конечном счете направлено на увеличение численности вида. Напротив, вторая выражается в консерватизме половозрелых особей, которые строго придерживаются определенного узкого района нерестилищ, чем ограничивается численность вида. Эти особенности обусловлены течением.

Как видим, течение в жизни угря играет исключительно важную роль, поэтому можно с уверенностью утверждать, что из всех абиотических факторов течение является главным, а адаптация угря к нему достигла наивысшего морфофизиологического совершенства на всех стадиях развития.

Приспособление угря к плотности и давлению воды.

Как известно, плотность воды зависит от содержания в ней солей и от температуры: чем выше концентрация солей, тем больше плотность и, наоборот, с повышением температуры (свыше $+4^{\circ}\text{C}$) плотность воды уменьшается.

Удельный вес всех живых существ, как правило, тяжелее воды — 1,02—1,06. Удельный вес различных видов рыб колеблется от 1,01 до 1,09 (Андрияшев, 1944). Различные виды рыб в процессе эволюции приобрели различные приспособления для того, чтобы свободно держаться в толще воды.

Основным органом, при помощи которого рыбы могут регулировать свой удельный вес, а следовательно, и приуроченность к определенным слоям воды, является плавательный пузырь. Рыбы, у которых нет плавательного пузыря (акулы и некоторые скумбриевые), регулируют свое положение в толще воды при помощи плавников. У рыб, имеющих соединение плавательного пузыря с кишечником (открытопузырные), поступление и выделение газа из плавательного пузыря происходит в значительной степени через ductus pneumaticus. У рыб с замкнутым плавательным пузырем (закрытопузырные) изменения количества и состава газа происходят путем его выделения и поглощения кровью.

Плавательный пузырь угря веретеновидный, длинный (почти на всю полость тела) и расположен под позвоночником. На внутренней стенке сверху располагаются два округлых, слегка приплюснутых красных тела величиной с ягоду черники, которые выполняют функции «газовой железы». С увеличением размера угря размер красных тел увеличивается. Так, например, у угрей весом 3 кг и более красные тела достигают размера зрелой вишни.

В двух красных телах плавательного пузыря средней величины угря около 88 000 венозных и 116 000 артериальных капилляров общей длиной соответственно 352 и

464 м. В то же время объем всех капилляров в красных телах угря всего 64 мм³, т. е. не более капли средней величины (Никольский, 1961).

Плавательный пузырь у угря так же, как и у других рыб, выполняет функцию активного приспособления гидродинамического действия. Он служит не только для изменения удельного веса, но играет и роль органа, определяющего величину наружного давления. Следует отметить, что красные тела у угря очень сильно развиты. Это связано с его образом жизни и спецификой нерестовой миграции, которая проходит на глубине до 1800 м, т. е. мигрирующий нерестовый угорь выдерживает очень большое давление — до 1800 кг/см², или 180 атм. Понятно, что такое давление существует и внутри угря, так как он при помощи газовых желез плавательного пузыря свободно может изменять внутреннее давление в зависимости от глубины. Это одно из замечательных приспособлений у зрелых угрей к абиотическому фактору давления воды.

Если у взрослого угря гидродинамическое балансирование удельного веса происходит за счет плавательного пузыря, то у его икринок и личинок это достигается иным путем. Икра угря, как указывалось выше, пелагическая, выметывается на глубине 300—400 м. Благодаря наличию жировой капли и значительному оводнению или разбуханию (икринка содержит до 90% воды и диаметр ее достигает до 4 мм) она поднимается к поверхности примерно на глубину до 200 м, где происходит выклев.

У личинки угря (лептоцефали) уменьшение удельного веса происходит за счет увеличения поверхности, т. е. достигается путем сильного уплощения тела. Туловище личинки более высокое и плоское по сравнению со взрослыми угрями. Такая форма тела личинки значительно увеличивает поверхность по отношению к ее объему и весу, что способствует большой устойчивости в поверхностных слоях воды и ускорению пассивного передвижения ее при помощи течения.

Как видим, морфофизиологические приспособления угря к плотности и давлению воды достигли исключительного совершенства, что подчеркивает высокую его пластичность.

Эвригалинность угря. Способность рыбы жить в воде различной солености обуславливается различными при-

способлениями ее организма к поддержанию постоянства внутренней среды. Это постоянство достигается развитием различных осморегуляторных приспособлений, позволяющих регулировать осмотическое давление жидкостей тела.

Чем совершеннее осморегуляторные приспособления, тем больше независимость состава и давления внутренних жидкостей организма от внешней среды.

Рыбу, находящуюся в воде, можно примерно сравнить с осмометром, в сосудах которого растворы различной концентрации. В данном случае жидкая среда рыбы (кровь, лимфа, желчь, моча, пищеварительный сок и т. д.) будет соответствовать содержанию внутреннего сосуда осмометра, а морская, опресненная или пресная вода — наружному. У пресноводных рыб внутренняя среда (имеется в виду только сыворотка — кровь) гипертонична в отношении к внешним условиям, которые являются гипотоничными. Другими словами, кровь имеет большую концентрацию солей, чем пресная вода. У морских рыб, наоборот, кровь имеет меньшую концентрацию солей, чем морская вода, т. е. внутренняя среда их гипотонична, а внешняя — гипертонична.

Почему же внутренняя и внешняя среда рыб не находится в осмотическом равновесии, т. е. они не являются изотоничными? Осмотическое равновесие, или изотония, присуща только низшим водным животным и миксинам (круглоротые). У высших животных, в частности рыб, кожные и жаберные мембраны не абсолютно проницаемы, а полупроницаемы, и они оказывают ограниченное и отборочное действие на осмотический обмен между внутренней и внешней средой. Однако следует заметить, что осмотическое давление у рыб менее стабилизировано, чем у млекопитающих животных, и до известной степени изменяется вместе с изменениями солёности воды. Оно неодинаково у различных видов рыб (Привольнев, 1959, 1963; Штерман, 1960, 1961, 1962), даже у одного и того же вида. Так, например, по данным И. А. Ветохина (1931), треска, выловленная на Мурманском побережье, имела дельту (Δ) крови от $-0,839$ до $-0,857$, камбала — от $-0,823$ до $-0,920$.

Наиболее высокое осмотическое давление крови отмечено у селяхий — в среднем $2,256$, которое, однако, достигается за счет избытка мочевины, а не за счет мине-

ральных веществ. У костистых морских рыб дельта крови в среднем равна $-0,761$, а у пресноводных $-0,521$. У осетровых рыб дельта крови в среднем равна $0,640$, а при переходе из моря в пресную воду в период нереста значительно снижается — в среднем до $0,486$.

Реакция на повышение солености у различных рыб различна: одни из них могут жить при узких границах колебания солености воды, такие виды рыб относятся к *стеногалинным*; другие свободно переносят переход из пресной воды в соленую или наоборот и могут жить при широком диапазоне солености, их относят к *эвригалинным*.

В опытах при пересаживании карпа из пресной воды в смесь (1 : 1) морской и пресной воды рыба всегда погибала (Duval, 1925). Но когда концентрация воды увеличивалась постепенно, критическая граница выживания карпа доходила до 15% . Соленость выше 15% карп не мог перенести, в то время как угорь способен переносить резкие переходы из пресной воды в соленую и наоборот. При этом характерно, что точка замерзания плазмы крови карпа понижалась так же, как и точка замерзания внешней среды, т. е. дельта внешней среды изменялась от $-0,02$ до $-1,1$ °C и дельта плазмы крови карпа — от $-0,5$ до $-1,1$ °C. Короче говоря, наблюдалось явление *изотонии*. У угря дельта внешней среды понизилась от $-0,02$ до $-2,1$ °C, а дельта плазмы крови — только от $-0,64$ до $-0,80$ °C, т. е. внутренняя среда угря вначале была гипертоничной, а потом стала гипотоничной в отношении к окружающей среде.

Это дает полное основание отнести угря к *эвригалинным* рыбам. Основным барьером, препятствующим осмотическому обмену, является слизь, которой в избытке покрыт угорь. Угорь, лишенный слизи (хорошо вытертый сукном) так же, как и карп, погибает в морской воде.

Как показали исследования Vaucher-Tirley (1935), эвригалинность угря с возрастом повышается. Например, различие между самой низкой точкой замерзания сыворотки крови угря в конце периода и ее первоначальной точкой замерзания у молодых угрей недифференцированного пола было $-0,3$ °C, у малых самок желтых угрей — до $-0,07$ °C, и у самок серебристых угрей отмечалось всего лишь на $-0,01$ °C уже на 8-й день после пересад-

ки их в морскую воду. Следовательно, угри, идущие из пресных вод в соленые, за несколько дней почти восстанавливают то осмотическое давление, которое у них было в пресной воде.

За счет чего же оно восстанавливается? Как известно, в сыворотке крови имеются в растворенном состоянии как минеральные, так и органические вещества. В состав первых входят хлориды, фосфаты, карбонаты и ряд микроэлементов, в состав вторых входят три группы соединения: карбогидраты (глюкоза), липоиды (жиры) и белки (альбумины, глобулин). При этом, как показали исследования Macheboeuf (1936) и Delage (1949), липоиды находятся не в свободном состоянии, а соединены с белками в комплексы так называемыми липопротейнами.

Что происходит с этими составными частями крови, когда угри переходят из пресной воды в морскую? В этом случае, по данным Vertin (1956), количество хлоридов в крови увеличивается от 6—7 до 9—10% благодаря проникновению хлористого натрия через покровы, количество фосфатов, глюкозы и мочевины незначительно уменьшается, бикарбонатов и липопротейнов заметно уменьшается. Можно было бы ожидать, что при значительном увеличении хлоридов в крови должно увеличиваться и осмотическое давление. Однако у серебристых угрей на 8-й день пребывания их в соленой воде оно почти сравнивается с первоначальным, т. е. восстанавливается. Оказывается, что общее осмотическое давление сыворотки крови состоит из суммы частичных осмотических давлений ее различных частей и увеличение одних уравновешивается уменьшением других. Так, по данным Бертена (1956), у самки серебристого угря при переходе ее из пресной воды в морскую общее и частичное осмотическое давление изменялось следующим образом:

Вода	Общая сыворотка	Хлориды	Бикарбонаты	Липопротейны
Пресная	—0,64	—0,41	—0,08	—0,15
Морская (через 12 дней)	—0,65	—0,57	—0,03	—0,05

Как видно из приведенных данных, в то время как общее осмотическое давление уже почти восстановилось

до первоначального, парциальное давление хлоридов оставалось высоким, а бикарбонатов и липопротеинов — низким. Но поскольку липопротеины являются не минеральными, а коллоидными веществами со слабым осмотическим давлением, то казалось бы, что уменьшение даже вместе с бикарбонатами не уравнивает высокого осмотического давления хлоридов. Однако Nicloux (1939) показал, что липопротеинами «фиксируется» определенное количество воды. При распаде липопротеинов освобождается часть «фиксированной» воды, за счет которой и понижается общее осмотическое давление.

Таким образом, когда угорь переходит из пресной в соленую воду, хлориды из морской воды проникают в кровь, что вызывает повышение осмотического давления; уменьшение бикарбонатов и липопротеинов вызывает понижение осмотического давления. Благодаря тому что эти процессы протекают одновременно и оказывают противоположное влияние на осмотическое давление, общее осмотическое давление сыворотки крови угря находится почти на первоначальном уровне, т. е. уравнивается.

Кроме того, осморегуляция также происходит и при помощи «хлорид-секретирующих» клеток, которые были обнаружены Keys (1931, 1933), Schlipper (1933) в эпителии жабр угря, а затем и у других видов рыб. Установлено, что с помощью этих клеток при попадании рыб в гипертоничную среду происходит активная экскреция избытков соли, попадающих в рыбу осмотическим путем. Дальнейшее исследование (Krogh, 1937; Black, 1951, 1957) показало, что «хлорид-секретирующие» клетки у рыб способны функционировать в противоположных направлениях. В условиях существования в пресной воде рыбы с помощью этих клеток извлекают необходимые им соли даже при очень слабых концентрациях их.

Как видим, саморегуляция у европейского угря по тонкости и разнообразию морфофизиологического приспособления достигла высшего совершенства и может служить показательным примером приспособления организма к внешней среде. Этим еще раз подчеркивается высокая пластичность угря к различным условиям среды.

Эвритермность угря. Рыбы, как и другие *пойкилотермные* (с непостоянной температурой тела) животные, находятся в большей зависимости от температуры окру-

жающей среды, чем животные *гомותרмные* (с постоянной температурой тела). У большинства рыб температура тела отличается от температуры окружающей воды всего на 0,5—1 °С. Рыбы могут жить при самой разнообразной температуре. Так, например, рыбка *Cyprinodon macularus* (сем. Зубатые карпы), которая живет в горячих источниках Калифорнии, выдерживает температуру выше +52 °С, а сайка (сем. Тресковые) ведет активный образ жизни при температуре —2°.

Как приспособления рыб к определенным (высоким, низким) температурам, так и амплитуда колебаний температур, при которых могут жить одни и те же виды рыб, имеют важное значение для возможности их расселения и выращивания в различных экологических условиях. Амплитуда колебаний для разных видов рыб весьма различна. Одни виды выдерживают температуру несколько десятков градусов, т. е. являются эвритермными, другие же приспособлены жить при амплитуде 5—7 °С — *стенотермные*. Обычно рыбы тропической и субтропической зон более стенотермны, чем рыбы умеренных и высоких широт.

Если общая амплитуда температур, при которых может жить вид рыбы, бывает очень велика, то для отдельных этапов развития она может быть значительно меньше. Рассмотрим адаптацию европейского угря к температуре воды в различные периоды его жизни. В начале первого периода (эмбриональная фаза) развитие эмбриона происходит на глубине 300—400 м при постоянной температуре 16—17 °С, т. е. амплитуда колебания равна 1 °С. После выклева личинки (личиночная фаза) с подъемом ее в поверхностные слои (100—50 м) температура воды повышается с 16 до 25 °С, а по мере удаления личинки от мест нереста до береговой отмели европейского континента постепенно снижается и зимой доходит до 9 °С. В конце первого периода (фаза метаморфоза), когда стекловидные угри находятся в зоне прибрежной отмели Северной Атлантики, температура воды в зимний период снижается до 4—5 °С. Таким образом, амплитуда температур середины и конца первого периода жизненного цикла европейского угря имеет большой размах и колеблется от 4 до 25 °С. Кстати, стекловидный угорь способен переносить более низкие температуры: —0,5 —1,0 °С, находясь при этом в полу-

анабиотическом состоянии. Это свойство стекловидного угря позволяет транспортировать его в безводной, но влажной среде.

Во втором периоде (ювенильная фаза) размах амплитуды колебания температур воды, при которых живет угорь, очень большой — от 1 до 36 °С. Следует отметить, что при температурах воды ниже 8 и выше 28 °С жизненная активность угря заметно снижается. Он перестает принимать пищу, становится вялым.

В зоне умеренных широт период с низкими температурами воды (ниже 8 °С) длится примерно около шести месяцев (с ноября до конца апреля). В это время угорь пищи не принимает, зарывается в ил и находится в полуанабиотическом состоянии. Все жизненные процессы у него значительно замедляются. Оптимальными температурами воды для угря являются 18—26 °С. При таких температурах угорь очень активен и прожорлив, что в свою очередь сопровождается быстрым его ростом. Исследования показали, что в одних и тех же водоемах в годы, когда период оптимальных температур длиннее, прирост угря значительно больше, чем в холодные годы. Исходя из этого, следует шире использовать возможности выращивания угря в водоемах южных районов, в которых период оптимальных температур значительно длиннее, чем в водоемах умеренных и северных широт. Можно также выращивать угря в водоемах — охладителях тепловых электростанций, в которых оптимальный температурный период удлинится за счет сброса в них подогретых вод.

В третьем периоде (фаза нерестовой миграции и половой зрелости) угорь приспособился также к широкой амплитуде колебания температуры — от 4 до 17 °С. Нерестовая миграция происходит в глубинных слоях воды при температуре 4—9 °С, и только при подходе к местам нереста она постепенно повышается и достигает 17 °С. В конце третьего периода, т. е. во время нереста, амплитуда колебаний температур очень мала — всего 1,0 °С (16—17 °С).

Таким образом, европейский угорь в процессе эволюции очень тонко с физиологической точки зрения приспособился к широкому диапазону температурных колебаний, что дает полное основание считать его эвритермным видом рыб.

Приспособление угря к растворенным в воде газам. Исключительно важную роль для рыб играет растворенный в воде кислород (O_2), который обеспечивает обмен веществ, а тем самым и жизнь организма. Европейский угорь, как и подавляющее большинство других видов рыб, приспособился дышать растворенным в воде кислородом. Процесс дыхания осуществляется в основном при помощи жаберного аппарата и в значительно меньшей степени в дыхании участвуют кожа, плавательный пузырь, стенки полости рта, плавники.

Жаберный аппарат угря устроен так, что позволяет использовать не только растворенный в воде кислород, но и кислород воздуха. Жаберные дуги, на которых расположены жаберные лепестки, в нерабочем состоянии имеют форму буквы «V». При наполнении водой или воздухом ротовая полость сильно раздувается и жабры принимают дугообразную форму, тем самым увеличивается их поверхность и эффективность работы жаберного аппарата в целом. Жаберные полости заканчиваются небольшими узкими щелями, которые во время всасывания угрем воды или воздуха остаются закрытыми и очень часто еще дополнительно прикрываются грудными плавниками. Это позволяет дольше сохранять влагу в жабрах и поддерживать газообмен за счет кислорода, поступающего из воздуха. Мы видели живых угрей на третьей сутки после вылова. Они были упакованы в корзину с травой, пересыпаны мелким льдом и хранились при температуре около $1^{\circ}C$.

Способность угря сравнительно длительное время находиться вне воды можно объяснить преобладанием кожного дыхания. По данным С. В. Стрельцовой (1953), кожное дыхание у угря (при температуре $8-11^{\circ}C$) доходит до $80-88\%$, а в среднем составляет 32% общего, в то время как у карася — 17% , у двухлетка карпа — $11,2$, у налима — $6,01$, у плотвы — $5,8$, у окуня — $5,7$ и сига-лудогы — $3,2\%$.

Высокое кожное дыхание наблюдается не только у взрослых особей угря, но и у стекловидных угрей.

Благодаря такому способу дыхания стекловидные угри могут находиться без воды во влажной среде (при температуре $2-6^{\circ}C$) до 50 ч. Это позволяет транспортировать их на десятки тысяч километров от мест вылова.

При температуре воды около $20^{\circ}C$ и насыщенности

Количество дыхательных движений в одну минуту у угрей разного возраста при различных температурах

Возраст	Температура, °С				
	10	17	22	24	26
0+	54	70	120	137	137
3+			32	80	97
5+	29	37	55	55	70
7+	20	47	60	60	60

ее кислородом 4—7 см³/л число дыханий у угря обычно около 50 раз в минуту. Как показали наблюдения, при изменении температурных и кислородных условий число дыханий резко изменяется, амплитуда колебания доходит от 12 до 92 раз в минуту. При низкой температуре воды (ниже 10 °С) дыхание редкое, а при постепенном повышении до 32—36 °С оно учащается. При температуре воды выше 36° дыхание резко сокращается и рыба гибнет. Число дыханий у угрей различного размера при одинаковой температуре и содержании кислорода различное (табл. 1).

При повышении температуры воды (в пределах от 10 до 35 °С) наряду с увеличением числа дыханий увеличивается и количество потребляемого кислорода. Однако при температуре ниже 10 °С или выше 35 °С потребление кислорода резко сокращается. Если же содержание растворенного в воде кислорода уменьшается до 2 см³/л, число дыханий увеличивается. Наоборот, при высоком насыщении воды кислородом (выше 8 см³/л O₂) число дыханий сокращается. Европейский угорь малотребователен к кислороду. Оптимальные границы кислородного режима угря находятся в пределах 4—7 см³/л, при снижении кислорода до 2 см³/л он слабеет, а при 0,2 см³/л погибает. Малая требовательность и широкий диапазон угря к кислородному режиму позволяют ему обитать в водоемах с различной степенью эвтрофикации (олиготрофных, мезотрофных, эвтрофных озерах). Правда, в дистрофных озерах, где систематически или периодически наблюдаются зимние заморы, вызываемые дефици-

том кислорода, угорь погибает, как и все другие рыбы. Поэтому производить посадку молоди угря в дистрофные озера нецелесообразно.

Иногда непродуманная хозяйственная деятельность человека может вызвать дефицит кислорода в водоеме, отчего в свою очередь возникает массовая гибель рыбы, т. е. замор. Так, в марте 1968 г. массовая гибель угря наблюдалась в оз. Баторино Нарочанского рыбзавода (Горегляд, Кохненко, Зинкович, 1969), которая была вызвана антропогенным фактором.

Отношение угря к свету. Проникновение света в толщу воды зависит от ее прозрачности. Прозрачность воды в различных водоемах чрезвычайно разнообразна, начиная от мутных вод рек Средней Азии, где предмет, погружаемый в воду, делается невидим, как только покроется водой, и кончая прозрачными водами Саргассова моря (прозрачность 66,5 м). Причем с глубиной интенсивность света падает. Например, в море у берегов Англии 90% света поглощается уже на глубине 8—9 м. Как показал Вееве (1936), человеческий глаз еще может различать следы света под водой на глубине 500 м, а фотопластинка — на глубине 1000 м. На глубине 1700 м фотопластинка не реагирует на свет. Поэтому можно заключить, что все живые организмы, находящиеся на глубине более 1500 м, совершенно не подвержены влиянию дневного света и живут в темноте.

Отношение европейского угря к свету на протяжении жизненного цикла резко меняется. Личинки угря и стекловидные угри на слабый свет (свет фонаря «летучая мышь») реагируют положительно, на сильный дневной и электрический свет — отрицательно. Взрослые угри дневного, электрического и даже лунного света боятся. Световые волны угорь воспринимает только через глаза. Зрение способствует угрю не только отыскивать пищу, но и убежище и обнаруживать в воде предметы. Зрительный анализатор связан с хроматофорами, благодаря чему окраска угря может быстро меняться в зависимости от цвета грунта, где угорь обитает. Светобоязнь угря учитывают рыбаки при отлове во время их миграции из внутренних водоемов в море на перест. Для этой цели на форватере реки или пролива ставят (под углом 37° по течению) световой барьер, который направляет мигрирующих угрей к неосвещенному берегу, т. е. застав-

ляет их проходить там, где установлены угреловушки (Кохненко, 1969).

Чувствительность угря к звукам и другим колебаниям. Европейский угорь, как и другие рыбы, воспринимает как механические, так и инфразвуковые, звуковые и ультразвуковые колебания. Механические и инфразвуковые колебания с частотой от 5 до 25 Гц и токи воды угорь воспринимает органами боковой линии, а колебания от 36 до 650 Гц — слуховым лабиринтом.

Боковая линия начинается от задней части головы, кончается в хвостовой части и имеет 107—114 отверстий. На голове, верхней и нижней челюсти, жаберной крышке расположены ответвления боковой линии. Вертикальное сечение боковой линии овальной формы. Внутренняя сторона ее входит в неровности кожи, в самом низу имеется маленькая упругая пластинка, похожая на чешую. Оба конца этой пластинки закреплены, а середина ее свободна. Внутри пластинки распределены блуждающие нервы. С их помощью угорь воспринимает давление воды и ее движение. При малейших звуковых и механических колебаниях угорь старается не удирать, как делают другие рыбы, а спрятаться в «убежище» или зарыться в грунт.

В природных водах существуют слабые, естественные электрические токи, которые, по-видимому, вызываются солнечной активностью и земным магнетизмом. Эти токи, несомненно, имеют большое значение, хотя роль их в биологических процессах в водоемах еще очень мало изучена (Миронов, 1948). Надо полагать, что многие рыбы, особенно те, которые совершают длительные нерестовые миграции, способны создавать вокруг своего тела электромагнитное поле, которое играет роль сигнализации.

Известно, что миграция самцов угря с мест нагула происходит на несколько месяцев раньше, чем самок. Следовательно, приход их в район нерестилищ также бывает в различное время. Поэтому вполне вероятно, что самцы и самки угря, прибывшие в район нерестилищ в различное время, отыскивают друг друга при помощи электромагнитного поля. Однако этот вопрос требует экспериментальных исследований.

Европейский угорь очень чувствителен к электрическому току, поэтому лов его при помощи электротока

начал применяться немцами еще в 20-х годах (Scheminski, 1927, 1933). Особенно хороший эффект дает электролов в захламленных прудах, где лов рыбы другими орудиями лова исключен.

Электролов базируется на физиологической основе. Электроток возбуждает нервную систему, а последняя передает возбуждение на мышцы. Действие возбуждения, создаваемое током, зависит не только от плотности тока и быстроты его нарастания, но и от продолжительности. Оптимальную продолжительность раздражения рыб током минимальной силы принято называть полезным временем. Замечено, что при возрастании интенсивности тока длительность полезного времени сокращается.

Установлено, что звено рыбаков в два человека за один час лова одним электроагрегатом в среднем вылавливает 7—10 кг рыбы (Rahn, 1955, 1957). Основной улов при электролове составляет угорь, щука, линь, т. е. рыбы с прогонистым телом. При этом наиболее чувствительным к электротоку оказывается угорь.

В настоящее время способ электролова рыб применяется на оз. Лукомльском.

Приспособление угря к грунту. Европейский угорь по образу жизни — донная рыба. Приспособление к грунту у стекловидных угрей уже ясно выражено, когда они преодолевают прибрежную отмель. Как известно, при этом они используют приливы, держатся в поверхностных слоях воды, а во время отливов, чтобы их не сносило обратно в море, опускаются на дно и даже зарываются в грунт.

В период нагула угри все время придерживаются грунта, который служит для них не только пастбищем, но и убежищем. На поверхности грунта и в верхних слоях его обитают бентосные организмы (хирономиды, моллюски, черви, раки и др.), которыми питается угорь. Установлено, что угорь большую часть времени находится в грунте, зарываясь иногда на глубину более 1 м, особенно, когда ему грозит опасность. Поэтому для угря наиболее благоприятными местами обитания являются мягкие, илистые, покрытые растительностью грунты. Места с твердым, каменистым дном угри всех возрастов избегают. Это обстоятельство следует учитывать при посадке молоди угря в водоемы.

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ УГРЯ К БИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ

Основные формы биологической связи, как межвидовые, так и внутривидовые, теснейшим образом связаны с абиотической средой. Они в природе изолированно не существуют, а неразрывно взаимосвязаны. Поэтому при рассмотрении межвидовых и внутривидовых биотических связей угря мы будем иметь в виду его приспособляемость к абиотическим факторам.

Межвидовые отношения. С европейским угрем в той или иной степени вступают в пищевую конкуренцию лещ, язь, густера, линь, ерш, плотва, окунь и др. (Кохненко, 1969). Однако острой борьбы за пищу здесь не наблюдается и быть не может, так как угорь всеядная и при этом неприхотливая к пище рыба. Кроме того, взрослые особи угря питаются крупными моллюсками и, роясь в иле, поедают личинок насекомых и червей, которые для других рыб малодоступны. Следовательно, пищевая конкуренция между указанными рыбами и угрем наблюдается из-за хирономид и червей, однако она не острая и отрицательно не сказывается на численности и темпе роста леща даже при уплотненных (1500 шт/га) посадках угря. Что же касается малоценных рыб с прогонистым телом (ерш, окунь, укляя, щиповка, пескарь и др.), то угорь пожирает их, наращивая более ценное угревое мясо, и очищает водоем от сорных рыб.

Таким образом, угорь — хороший биологический мелиоратор. Так, в Нарочанских, Браславских озерах, куда посажен угорь, количество ерша уменьшилось на 50—90%. Известно, что ерш не только сильный пищевой конкурент леща и других бентосоядных рыб, но он пожирает икру рыб, нанося этим вред рыбному хозяйству.

Европейский угорь как хищник до некоторой степени вступает в пищевую конкуренцию с хищными рыбами ---

судаком, окунем, щукой. Однако благодаря тому, что места обитания указанных хищных рыб не совпадают с местами обитания угря как сугубо донной рыбы, здесь эстрой пищевой конкуренции не наблюдается и быть не может. Это подтверждается тем, что численность и темп роста судака не снижается при совместном выращивании его с угрем при уплотненных посадках. Кстати, заметим, что совместное выращивание судака и угря усиливает пресс хищников на малоценные виды рыб, особенно на окуня. При этом биотические связи угря с аборигенными видами рыб способствуют более рациональному использованию кормовых ресурсов водоема и качественному улучшению ихтиофауны.

Внутривидовые приспособления. Как известно, угорь — проходная рыба, и, следовательно, ему приходится в период онтогенеза обитать в различных зоогеографических и экологических условиях. В результате у угря в процессе эволюции выработались специфические не только межвидовые биотические приспособления, но и внутривидовые. Внутривидовые связи направлены на обеспечение существования вида в тех условиях, в которых он возник и в которых ему приходится жить в различные периоды или фазы жизненного цикла. Формы и приспособительное значение внутривидовых связей весьма разнообразны.

Одним из примечательных внутривидовых приспособлений является скопление стекловидных угрей в период их подъема вверх по течению реки. При этом стайность у стекловидных угрей наблюдается только в период их подъема в реки и в меньшей степени у скатывающихся угрей во время их нерестовой миграции из внутренних водоемов в море. Все остальное время жизни угорь избегает не только больших скоплений — стай, но даже и мелких группировок. По-видимому, это связано с образом добывания пищи.

Стайное сигарообразной формы скопление стекловидных угрей во время подъема в реки, во-первых, обеспечивает более благоприятные гидродинамические условия движения против течения, т. е. такая форма стаи значительно уменьшает сопротивление воды. При этом рыбы не имеют постоянного вожака в стае, как это наблюдается у некоторых птиц и млекопитающих, а следуют за первыми особями, которые периодически меняются местами.

Во-вторых, облегчается ориентация, так как движущаяся рыба образует вокруг своего тела определенное силовое поле (В. В. Шулейкин, 1953), которое заставляет рыб в стае при движении подстраиваться друг к другу определенным образом. В-третьих, скопление стекловидных угорьков имеет защитное значение. Как показал эксперимент (Радаков, 1958), одиночные рыбы поедаются хищником значительно скорее, чем в стае.

Наибольшие концентрации при нерестовых миграциях угря наблюдаются при выходе его из внутренних водоемов в море. Установлено, что наиболее массовый ход нерестовых угрей происходит в мае—июне, августе—сентябре, при повышенном уровне воды, во время ненастной, грозовой погоды. В этот период рыбаки ловушками отлавливают наибольшее количество покатных угрей.

Внутривидовые пищевые взаимоотношения у угря и некоторые физиологические его приспособления. Пища угря разнообразна. В желудках угрей, выловленных в водоемах Белоруссии, обнаружены представители более 30 видов животных из следующих систематических групп: малощетинковые черви, пиявки, моллюски, личинки поденок, веснянок, стрекоз, ручейников, хирономид, низшие ракообразные, высшие ракообразные, рыбы (ерш, окунь, щиповка, укляя, плотва, красноперка и др.). Однако если сравнить данные по составу пищи угря в разных водоемах и даже в одном и том же водоеме (Кохненко, 1969), то часто можно отметить несовпадение как в качественном составе, так и в преобладании отдельных групп животных в пищевом комке угря. Следовательно, установить основную или излюбленную пищу очень трудно. Состав пищи угря и преобладание в ней тех или иных форм животных зависят от возраста угря, от фаунистических особенностей водоема, где он выращивается, от сезона года и, наконец, от индивидуальной способности каждой особи отыскивать пищу.

Благодаря тому, что угорь—всеядная и непритворная к пище рыба, что во время нагула он рассредотачивается по всему водоему, избегая при этом стайности, пищевая конкуренция между особями внутри вида ненапряженная. Замечено, что при увеличении плотности посадки она возрастает, а при значительном увеличении (до 1000 шт. на 1 м³) резко обостряется (Моцуи, 1964). Очень острая пищевая конкуренция наблюдается у угрей при искусст-

венном их выращивании при уплотненных посадках. Так, например, в Японии при выращивании угрей в небольших прудиках (300—900 м²) или в садках, где плотность посадки очень большая (100—1200 шт/м²), через 20—30 дней делают сортировку, так как часть угрей (15—30%) значительно обгоняет в росте своих собратьев и сдерживает их рост. Аналогичная картина наблюдалась в аквариуме, в котором было посажено 6 одновозрастных угрей. Через 2 месяца один угорь по своим размерам уже был почти в 2 раза больше своих собратьев и всегда отгонял их от кормушки, стараясь больше захватить пищи. После пересадки его в другой аквариум оставшиеся угри стали быстрее расти.

Таким образом, пищевые взаимоотношения между особями угря зависят от многих факторов, прежде всего от наличия пищи и ее разнообразия, от плотности посадки и размерного разнообразия состава популяции.

В литературе (Ehrenbaum, 1930; Bertin, 1956) указывается на каннибализм у угря. Основанием к этому служит то, что большой угорь хорошо берется на крючок, когда наживкой служит маленький угорь. Мы просмотрели более 2000 желудков взрослых угрей из озер Нарочь, Мясро, Свирь, Дривяты, Снуды, отловленных после посадок стекловидных угрей. Ни в одном из них молоди угря не найдено. Это можно объяснить или малой плотностью посадки, или недостаточным количеством просмотренных желудков, ибо каннибализм у угря, как показали опыты в аквариумах, имеет место (Кохненко, 1969).

Одно из характерных биотических приспособлений европейского угря — его высокая плодовитость, которая направлена на сохранение вида и поддержание его численности и не только компенсирует большую гибель его потомства за время личиночной миграции и гибель производителей после нереста, но и обеспечивает в больших количествах заход его молоди во внутренние водоемы европейского континента. Следует указать еще на одну морфологическую специфичность европейского угря: размерное различие его производителей. Максимальная длина самки достигает 130 см и масса — до 4 кг, в то время как самцов — соответственно 51 см и 350 г. Некоторые авторы (Никольский, 1961) это явление, а также видовые биологические приспособления считают направленными на сохранение вида.

Очень важным, на наш взгляд, биологическим приспособлением европейского угря, которое, к сожалению, еще мало изучено, является специфичность его крови. В литературе (Пучков, 1941; Суворов, 1948 и др.) указывается, что кровь угря содержит яд, который по своему действию приравнивается к яду змей или даже к яду кураре. Токсичность сыворотки крови угря изучали Ehrenbaum (1930), Delage (1939), Bertin (1956), С. В. Кохненко (1958) и др. Как показали исследования, особенно французских ученых, наблюдается различное токсическое действие крови угря вследствие того, что яд состоит из нескольких частей.

Невротоксическое действие, или отравление нервной системы дыхательных и сердечно-сосудистых центров, вызывается невротоксином. При этом, если яд принимать через рот, он никакого эффекта не дает. Цитологическое действие — сыворотка крови угря разрушает клетки. Возможно, как указывает Bertin (1956), это причина лизиса нейронов.

Антикоагулятивное свойство заключается в том, что при инъекции сыворотки крови угря кролику кровь последнего лишается способности коагулировать. В данном случае сыворотка крови угря влияет не на кровь кролика, а на его печень, стимулируя последнюю вырабатывать антикоагулирующую диастазу, действие которой схоже с действием пептона.

Установлено (Phisalix, 1922), что при нагревании свыше 56 °С в течение 15 мин сыворотка крови угря теряет свою токсичность. После разрушения таким образом токсинов сыворотка проявляет антитоксический эффект, который противоположен токсическим свойствам. При смешивании змеиного яда с антитоксической сывороткой последняя нейтрализует его. Более того, введенная морским свинкам антитоксическая сыворотка обеспечивала им более или менее постоянный иммунитет к укусам змей, т. е. антитоксическая сыворотка ведет себя как противоядная вакцина (Metalnikow, 1939).

Фезаликс (1922) показал, что антитоксичная сыворотка крови угря способна также нейтрализовать вирус бешенства. Автор предполагает, что сыворотка крови угря содержит по крайней мере два антитоксина или антигена — антитоксин против яда и антитоксин против бешенства. Вероятно, эти антитоксины имеют различные био-

химические свойства и выделяются отдельно под действием нагревания.

Изучая распространение саркомы у холоднокровных животных, Реугон (1939) указывает, что эта опухоль встречалась редко или вообще отсутствовала у угрей, жаб, гадюк и других змей, которые имели ядовитую внутреннюю среду.

Учитывая, что сыворотка крови угря нейтрализует змеяный яд, даже заставляет организм животного, которому введен яд, вырабатывать общий и цитологический иммунитет против этих ядов, не исключена возможность, что антисыворотка крови угря сможет оказывать отрицательное действие на развитие раковых опухолей. Известно, что ничтожные дозы яда кобры стабилизируют раковые опухоли и обезболивают их, аналогично тому как сыворотка крови угря нейтрализует развитие вируса бешенства. Однако это предположение требует детальных и всесторонних экспериментальных исследований.

Таким образом, сыворотка крови угря содержит как токсины, так и антитоксины. Первые возбуждают нервную систему и, по-видимому, играют важную роль в общем обмене веществ, т. е. токсическая функция у них исключительно тонизирующая. Вторые имеют защитную функцию против внутренних ядов и вирусов, которые проникают из внешней среды, т. е. играют бактерицидную роль.

Следовательно, специфичность крови угря — важное защитное свойство от различного рода внутренних бактериальных заболеваний, а токсические свойства крови поддерживают необходимый жизненный тонус в организме при различных экологических условиях.

Защитную функцию от воздействия неблагоприятных внешних факторов выполняет кожа угря, сравнительно толстая и крепкая. Она покрывает не только тело, но и плавники вместе с лучами, защищая организм от различного рода вредных механических и токсических влияний, даже от растворенных в воде ядовитых веществ.

Кожа угря покрыта слоем слизи, вырабатываемой специальными колбовидными клетками. Секрет колбовидных клеток угрей имеет нитевидную структуру в отличие от зернистой у других рыб (Пучков, 1941). Попадая в воду, клубочки нитей распадаются, нити набухают, образуя таким образом разбухшую массу слизи. Характерно, что чем сильнее давить на тело угря, тем больше выделяется

слизи. Это можно заметить, когда угорь уходит из невода или сетных ловушек через ячейу сетного полотна, оставляя кольцо слизи. Слизь — защитное приспособление кожи. Она защищает кожу и чешую угря от механических повреждений и от высыхания, а также делает его скользким. Недаром говорят: «скользкий, как угорь». Слизь кожи угря защищает от проникновения токсических веществ в организм и способствует быстрому заживлению механических травм.

Характерной особенностью для угря является и то, что он способен долгое время жить без пищи, за счет внутренних жировых накоплений. В мясе серебристых угрей содержится 22—32% жира, в то время как у лосося — 10,7, леща — 2,5, сига — 1,5, судака — 0,8, окуня — 0,7%. Обычно угорь начинает питаться при температуре воды выше 14 °С. Угри, выращиваемые в водоемах средней зоны, где с ноября по май температура воды держится ниже 10 °С, не питаются. Мигрирующие на нерест угри перестают питаться при любых температурах воды. Нам пришлось наблюдать за мигрирующими на нерест угрями, выловленными в Нарочи угреловушкой, прожившими в бассейне с водопроводной водой без пищи от 150 до 300 дней. Угорь-самец (длиной 49 см, массой 210 г) прожил в бассейне 510 дней без пищи. Потеря в весе составляла 60 г (29%), т. е. на поддержание жизни он каждые сутки расходовал в среднем всего 118 мг энергетических веществ.

Приведенные факты полностью опровергают гипотезу Такера (1959), согласно которой «европейский угорь не достигает мест нереста и погибает в водах своего континента, так как у него не хватает энергетических запасов на преодоление миграционного пути». По сугубо ориентировочным подсчетам (Кохненко, 1965), средняя скорость передвижения европейского угря при нерестовых миграциях с учетом скорости глубинного течения Антигольфстрим составляет около 30 км в сутки. Значит, для покрытия расстояния в 5 000—6 000 км от мест нагула до мест нереста угрю потребуется 150—200 суток. Если даже добавить 100 дней на нивелировку и различного рода задержки в пути, то и тогда у угря будет вполне достаточно энергетических запасов для преодоления указанного расстояния и созревания половых продуктов.

ВЛИЯНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ УГРЯ

В течение ряда лет мы наблюдали за ростом угрей, посаженных в стадии стекловидного угря и выращиваемых в разнотипных водоемах (мезотрофных и эвтрофных озерах и пруду) Белоруссии (Кохненко, Боровик, 1958; Кохненко, 1958, 1967, 1969).

Рост угря в разнотипных водоемах БССР оказался различным с большой амплитудой колебаний. Наилучший рост его наблюдался в карповом пруду «Труйконт» рыбопитомника «Шеметово» и мелкоэвтрофных озерах Баторино, Новято, Свирь и др. Хороший рост был в эвтрофных озерах Мястро, Дривяты, Снуды, Укля и посредственный в мезотрофных — Нарочь, Мядель и др.

Большую амплитуду колебаний роста угря в различного типа водоемах вызывают абиотические факторы, в первую очередь температурный. В мелких водоемах (в прудах и эвтрофных озерах), где хорошо прогревается вся толща воды и в связи с этим создается богатая кормовая база, наблюдается хороший рост угря. В этих водоемах температурный режим соответствует оптимальному (18—26 °С) температурному режиму угря как теплолюбивой рыбы. Учитывая это, можно рекомендовать Центральной акклиматизационной станции Рыбвода СССР расширить границы посадки молоди угря за счет водоемов южных районов страны.

Сравнивая данные по росту угря в водоемах Белоруссии с аналогичными данными западных стран (рис. 3), можно утверждать, что в наших водоемах угорь растет так же хорошо, как в Италии, Чехословакии, Франции, ФРГ, Польше и Англии, где вегетационный период длиннее, чем в Белоруссии.

В каждой возрастной группе угрей, начиная со стекловидного угря, мы наблюдали большие колебания дли-

ны и массы не только при выращивании их в разнотипных водоемах, но и при выращивании в одном и том же водоеме, даже в одном аквариуме: прирост в среднем 9,2 см, значит, за последующие 14 лет они дали общий прирост 14 см, т. е. 1 см в год. Прирост массы начинает значительно увеличиваться в пруду и мелкоэвтрофных водоемах со второго года, в эвтрофных озерах — с третьего и мезотрофных — с четвертого года и продолжается до 13—15 лет, а потом заметно снижается. Таким образом, полученные нами данные по линейному и весовому приросту угря в полной мере подчиняются общей закономерности, установленной Л. С. Бердичевским (1964) для других видов рыб.

Учитывая, что продуктивный рост угря наблюдается примерно до 15 лет, необходимо организовать промысел его так, чтобы отлавливать основную массу промыслового стада угрей до 15-летнего возраста.

На развитие и созревание половых продуктов рыб влияет ряд факторов, которые могут ускорять этот процесс или замедлять его. Температура, свет, соленость, течение оказывают влияние на развитие воспроизводительной системы рыб и в конечном итоге сказываются на воспроизводстве вида.

Для созревания половых желез у рыб большое значение имеет температура. Н. Л. Гербильский (1937), изу-

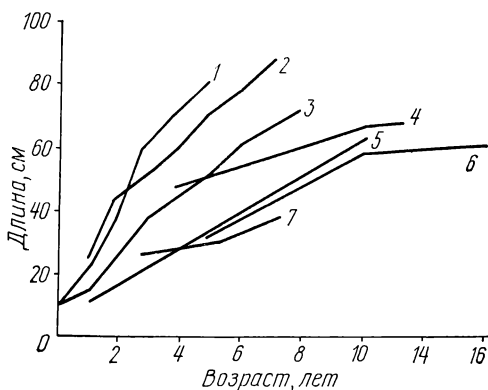


Рис. 3. Линейный рост угрей из различных водоемов: 1 — пруд «Труйконт»; 2 — Комаччио (Bellini); 3 — оз. Дривяты; 4 — оз. Сакровер (Rhan); 5 — нижняя Эльба (Thugow); 6 — Кильская бухта и фиорд (Thugow); 7 — оз. Цуйдер (Tesch)

чая овоциты у карпов, нашел, что они подвержены сезонным изменениям. Зимой в них накапливается желток и появляется характерное жиролипоидное околядерное кольцо. Состояние овоцитов, характерных для летнего или зимнего периодов, связано с повышением или понижением температуры.

Опыты Б. Н. Казанского (1951) на трехиглой колюшке показали, что у самок этого вида рыб зимой можно вызвать рост овоцитов и довести созревание половых желез вплоть до овуляции, если наряду с прочими благоприятными моментами содержать рыбок при температуре 20°. Если же поддерживать более низкую температуру (12—13°), то даже через длительный срок не появляется какого-либо сдвига в росте овоцитов. Воздействие температуры, по-видимому, осуществляется с помощью гонадотропного гормона гипофиза, так как эффект, сходный с действием выдерживания при температуре 20°, может быть достигнут и при более низкой температуре, если инъецировать рыбкам гипофиз.

Литература располагает большим количеством примеров, свидетельствующих об ускорении темпа полового созревания у рыб с продвижением популяции вида с севера на юг (Дрягин, 1949; Кузьмин, 1957, 1967 и др.), что сопровождается иногда коренными изменениями в самом характере полового цикла.

О том, что для рыб эффективным раздражителем является температурный фактор, свидетельствуют факты тесной приуроченности половых продуктов к определенным сезонам года. Для европейского угря в пресноводный период его жизни сезонность не сказывается на развитии половых продуктов: гистологических изменений в структуре овоцитов по сезонам года не обнаружено.

Выдерживание самок серебристых угрей в бассейнах при высоких температурах в течение различного срока не приводит к сдвигу в развитии овоцитов. Для особей, достигших состояния овоцитов периода трофоплазматического роста, недостаточно только одного температурного фактора, чтобы произошло дальнейшее развитие овоцитов. В экспериментальных условиях при наличии прочих факторов и гормонального воздействия сдвиг в развитии овоцитов происходит при температуре 18—26 °С.

У самцов европейского угря в условиях эксперимента сперматогенез нормально протекает в пределах от 16 до

26 °С. Оптимальной является температура около 20 °С (Voetius, 1967). В различных экологических условиях, где хорошая прогреваемость всей толщи воды, наблюдаются более крупные овоциты. Однако развитие их не идет дальше, чем та стадия, на которой начинается скат угрей. Повышенные температуры ускоряют рост угря и развитие овоцитов на ранних стадиях. Вероятно, для созревания половых продуктов температурный фактор играет важную роль.

Одним из факторов, влияющих на развитие и созревание половых желез у рыб, может быть свет. Hoover а. Hubbard (1937) удалось путем изменений продолжительности дня за счет дополнительного освещения вызвать икрометание у ручьевой и радужной форелей, находившихся в аквариуме, на 3—4 месяца раньше естественного срока.

Значение света для половой активности подтверждается также и некоторыми наблюдениями за поведением в естественных условиях. Например, Г. В. Самохвалова (1941) показала, что солнечный свет ускоряет созревание и одновременно увеличивает плодовитость. Часто свет является необходимым условием для нормального течения процесса сперматогенеза и овогенеза в начальные периоды развития, отсутствие его может привести к нарушениям (В. Ф. Натали, А. И. Натали, 1947).

Влияние света на овогенез европейского угря в пресноводный период не оказывает прямого воздействия.

Учитывая, что угорь в естественных условиях предпочитает держаться в затемненных местах, можно предположить, что прямое воздействие света для него нежелательно. Состояние овоцитов молодых угрей, выращенных в открытых аквариумах и в естественных условиях, указывает на то, что свет не влияет на развитие гонад и половых клеток. При этом различия в росте овоцитов нами также не обнаружены.

Самцы и самки реагируют на изменение условий освещения по-разному. Иногда свет является малоэффективным раздражителем для особей одного пола и, наоборот, способствует развитию и созреванию половых продуктов особей другого пола. В опытах по искусственному созреванию самцов европейского угря (J. Voetius, I. Voetius, 1967) отмечается, что свет на развитие семенников и созревание половых продуктов самцов влияет слабо.

Однако на путях миграций, когда угорь идет на нерест на больших глубинах, по-видимому, отсутствие света наряду с другими факторами — одно из условий, при которых протекают дальнейшее развитие и созревание половых клеток. Об этом говорит и тот факт, что угорь мечет икру на больших глубинах, где действие света за счет толщи воды сводится к минимуму.

Ихтиологам и рыбоведам известна реакция рыб на изменение обеспеченности производителей пищей, на плотность посадки и другие условия обитания в природе и при искусственном выращивании. Это, очевидно, во многом зависит от обмена веществ на разных этапах полового цикла. Содержание жира и пластических веществ в организме и в гонадах рыб, в частности и размеры, и рост овоцитов, находятся в тесной связи. Жир, накапливающийся в период нагула, локализуется в жировых депо и расходуется на энергетические и пластические цели в процессе созревания гонад, во время зимовки, миграций и нереста. У большинства рыб ранние стадии гонад проходят в период нагула на фоне повышенной общей жирности. В это время создается необходимый для развития гонад жировой запас, который расходуется по мере созревания. В связи с переходом из одной стадии зрелости в другую может происходить перераспределение жировых запасов в теле, внутренностях и гонадах.

Так, у беломорской корюшки (Белянина, Макарова, 1965) переход яичников из II в III стадию зрелости совершается в августе. С августа по октябрь жирность тела созревающих самок увеличивается несущественно, а содержание жира на внутренностях снижается, несмотря на продолжение откорма. За это же время у несозревающих в данном году самок того же возраста увеличивается жирность как тела, так и внутренностей. Эти данные говорят о том, что у рыб, которые не будут весной участвовать в нересте, в течение осени продолжается накопление жира в теле и внутренностях, тогда как у созревающих особей накапливающийся жир расходуется в процессе созревания гонад. С началом созревания начинается накопление жира в самих гонадах. У самок беломорской корюшки по мере перехода гонад из II в III стадию зрелости их относительная жирность значительно увеличивается, а соотношение абсолютного количества жира, содержащегося в теле, внутренностях и гонадах, изменяет-

ся: увеличивается количество жира в теле и гонадах. Максимальное абсолютное количество жира гонады рыб содержат перед нерестом.

Поддержание необходимого уровня жирности гонад осуществляется в результате мобилизации всех ресурсов организма и является важным приспособительным свойством, направленным на обеспечение нормального воспроизводства вида в изменяющихся условиях жизни.

Сезонная динамика содержания жира в половой железе у разных видов различна. Так, у карповых (Чернышев, 1965) отложения жира в соединительной ткани половых желез в некоторые сезоны года достигают значительной величины и могут по весу в несколько раз (иногда более чем в 20 раз) превосходить герминативную часть железы.

Содержание жира у угрей зависит от их возраста и характера водоема, в котором они нагуливались. У молодых угрей жирность намного меньше, чем у угрей, проживших в пресной воде длительный срок. В более кормных водоемах угорь жирнее, но во всех случаях по содержанию жира он превосходит другие виды рыб. Как показал С. В. Кохненко (1969), процентное соотношение основных компонентов, содержащихся в различных тканях и органах угря, непостоянное, оно изменяется с возрастом. Так, например, процент жира в мускулатуре молодых угрей, включая желтых, находится в пределах 3—11, в то время как у серебристых — 26—30. Следовательно, содержание жира с возрастом увеличивается. Накопление жировых отложений в гонадах также увеличивается.

Если у молодых угрей овоциты в гонаде располагаются вплотную один к одному, то по мере роста наблюдается увеличение отложения жира в соединительной ткани половой железы. Это хорошо видно на примере нагуливаемых и покатных угрей. На гистологических препаратах вследствие проводки их через спирты различной концентрации жир растворяется и просматривается сетка из жировой ткани. Наиболее четко она обозначается у покатных угрей. Запас жира в гонадах этих угрей наибольший. В семенниках количество жира также увеличивается по мере роста угря и перехода в стадию покатного угря.

Опыты, проводимые нами, по длительному выдерживанию серебристых угрей в бассейнах указывают на то,

что расход энергетических запасов угря на поддержание жизненно необходимых функций невелик. Основная масса жировых накоплений, вероятно, расходуется на миграцию и созревание половых продуктов. Наиболее четко это проявилось на семенниках угря, голодавшего в течение 510 дней. Жир семенников серебристых угрей просматривается макроскопически при визуальном наблюдении. После длительного выдерживания самцов угрей в бассейнах семенники находились на II стадии, когда половые продукты представлены у самца сперматоцитами. Об этом свидетельствуют также опыты по изучению процесса сперматогенеза в экспериментальных условиях. По мнению J. Voetius, I. Voetius (1967), процесс сперматогенеза не зависит от условий питания. Самцы европейского угря нормально созревали даже после длительного периода голодания.

Нормальное развитие воспроизводительной системы угря может реагировать на наличие или отсутствие течения (Кузьмин, Чуватова, 1970). Гидрологические условия водоемов могут вызвать нарушение в развитии воспроизводительной системы и хода процессов овогенеза и сперматогенеза. Попытка преодолеть ограничивающее действие этого фактора на процесс полового созревания связана с экологической стимуляцией развития половых желез. На начальной стадии развития воспроизводительной системы угря течение, очевидно, не оказывает существенного влияния. Однако для дальнейшего развития и созревания половых продуктов европейского угря это один из наиболее важных факторов. С. В. Кохненко (1965) считает, что течение — главнейший фактор при миграции европейского угря. Скатывающиеся угри, у которых половые продукты за время жизни в пресной воде достигают определенного развития, обладают отрицательным реотаксисом, и основная масса их проходит по подводным глубинам, где течение играет основную роль в направлении движения. Поскольку дозревание половых продуктов происходит на путях миграции, этот фактор, вероятно, является одним из ведущих для дальнейшего развития и созревания половых продуктов.

Так как на различных этапах годовых циклов и онтогенеза воспроизводительная система и ее связи с эндокринными органами претерпевают существенные изменения, естественно также ожидать определенных изменений

в радиочувствительности половой системы и отдельных ее частей.

Степень воздействия каждого из перечисленных факторов на развитие воспроизводительной системы европейского угря, половых продуктов и их созревание зависит от физиологического состояния особи в момент воздействия, стадии ее развития или этапа гаметогенеза и т. д. Важную роль играет определенное сочетание, комплексное действие многих раздражителей, которые приводят к реализации управления половым циклом.

ФОРМИРОВАНИЕ ПОЛА И ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ У ЕВРОПЕЙСКОГО УГРЯ

Вопрос определения пола у рыб имеет большое значение. Учитывая то, что особи различного пола в стаде имеют неодинаковый темп роста, различную упитанность, различные сроки созревания и т. д., ценность таких особей неодинакова. Знание механизмов, определяющих и регулирующих пол у рыб, дает возможность непосредственного воздействия на процессы их индивидуального развития и на увеличение формирования количества тех особей, которые имеют наибольшее хозяйственное значение. Изучение закономерностей формирования пола, распределения рыб по размерам и возрастным группам, специфики взаимосвязей популяции данного вида со средой представляет значительный интерес в решении динамики их численности. Соотношение полов в стаде промысловой рыбы оказывает определенное влияние на ее воспроизводство. Закономерности, которым подчиняется соотношение полов, и то, как это отражается на воспроизводстве, имеют значение как при регулировании рыболовства, так и при искусственном воспроизводстве рыб. Половая структура популяции вида — такое же его приспособительное свойство, как и все другие признаки и свойства вида (Макеева, Никольский, 1965).

Реализация того или иного пола в ходе онтогенеза осуществляется в результате функционирования генотипа и опосредована так называемыми половыми индукторами, вопрос о природе которых полностью не выяснен. Однако в процессе дифференцировки пола влияние факторов внутренней или внешней среды может быть противоположным действию генетических факторов, и тогда возможно перераспределение детерминированного генотипом пола. В этих случаях возможны функциональные фенотипические инверсии. Одним из факторов инверсии пола может

быть воздействие гетерологическими стероидными гормонами.

Имеется достаточное число примеров изменения половых соотношений у рыб под действием различных факторов внешней среды. Большое влияние на половую систему рыб оказывает ионизирующая радиация (Самохвалова, 1935; Натали, 1942; Строганов и Телитченко, 1958; Ромашов, Головинская, 1960; Черфас, 1962 и др.). Облучение половозрелых рыб приводит к снижению плодовитости, перестройке гонады, появлению особей с гермафродитными железами, а иногда и к стерильности.

На соотношение полов в потомстве может оказывать влияние температура. Воздействие высоких температур при инкубации икры у трех- и девятиглай колюшек приводит к преобладанию самок (Lindsey, 1962), а воздействием высокой температуры на двухмесячных мальков *Xiphophorus helleri* удалось вызвать преобладание самцов среди молодежи (Тэриан, 1942). Автор объясняет этот факт разрушающим действием повышенной температуры на яичник и перестройкой его в семенник.

Обеспеченность популяции пищей и, очевидно, качество этой пищи — главные причины изменения соотношения полов у рыб. В этом случае наблюдается как протогиния, так и протандрия. Протогиния — приспособление, обеспечивающее увеличение численности популяции благодаря использованию кормовых ресурсов водоема особями, функционирующими как самки. Протогиния, очевидно, присуща видам, живущим в таких водоемах, где наблюдаются нестабильные условия и ограничена кормовая база.

Протандрия встречается несколько реже. Она, очевидно, вызывается тем, что кормовая база водоемов бывает недостаточна для созревания самок в молодом возрасте, но ее вполне хватает для созревания самцов. Высокая численность популяции и недостаток пищи в большинстве случаев приводят к увеличению количества самцов, а у некоторых видов рыб — к появлению большого количества мелких самок. На ухудшение обеспеченности пищей популяция рыб реагирует также изменением размерно-половой структуры. Эти изменения происходят в результате трансформации пола, одновременности полового созревания самцов и самок или пропуска ими нерестового сезона (Никольский, 1965).

Соотношение полов в соответствии с обеспеченностью пищей регулируется посредством хода обмена веществ, что в свою очередь ведет к изменению гормональной деятельности и к формированию пола (Макеева, Никольский, 1965).

У многих видов рыб, принадлежащих к разным группам, соотношение полов близко 1 : 1. Вместе с тем у рыб наблюдается и самое разнообразное соотношение полов. Есть виды, у которых постоянно преобладают самцы или самки; у других видов в определенных местах встречаются популяции, представленные только самками; некоторым видам определенных групп рыб свойствен гермафродитизм. Тот или иной способ дифференцировки пола является видовым признаком и имеет приспособительное значение для воспроизводства и сохранения численности популяции данного вида.

Известно много способов дифференцировки пола у рыб, но многие вопросы, связанные с типами определения его у рыб, остаются все еще нерешенными (Юровицкий, 1966).

Вопросом определения пола угря занимались давно, особенно в европейских странах, где угорь обычная и хорошо известная рыба, имеющая хозяйственное значение. Но поскольку у угря не находили зрелой икры и не была известна первоначальная стадия его развития, то долгое время предполагали, что он появляется на свет иным путем, чем все остальные рыбы.

В 1777 г. итальянский ученый Mondini впервые открыл и описал яичники угря, а в 1874 г. австрийский ученый Syrski, исследуя угрей небольших размеров (около 40 см) в районе Триеста, нашел у них рассеченные на много лопастей органы — семенники. С тех пор установлено, что угри имеют самок и самцов и размножаются, следовательно, как все остальные рыбы.

После открытия мужских половых желез начались оживленные поиски самцов угря в различных водоемах европейского континента, включая Балтийское, Северное, Средиземное моря и их заливы. Как показали исследования (Ehrenbaum, 1930; Schiemenz, 1935; Bertin, 1956; D'Ancona, 1957 и др.), внешнего полового диморфизма у угрей нет, если не считать, что все самцы угрей гораздо меньше самок. Максимальный вес самцов составляет 200—260 г, в то время как самки достигают

130 см и веса 4 кг, а иногда и больших размеров. Следовательно, все угри длиной более 51 см являются самками. Наименьшая длина мигрирующих на нерест самцов — 29 см, самок — 42 см (Bertin, 1956). Мигрирующие самки, выловленные угреловушкой на оз. Нарочь в 1961 г., имели длину 41 см и вес 103 г (Кохненко, 1969).

В связи с тем что у угря отсутствуют внешние половые признаки, определить пол у особей менее 51 см можно только при их вскрытии.

Некоторые ученые (Hornoyold, 1931; Rodolico, 1933; D'Ancona, 1924, 1943, 1957; Bertin, 1956 и др.) доказывают, что пол у европейского угря неустойчив. Другие же (Bellini, 1907; Schimenz, 1935 и др.) считают, что пол генотипически определен в стадии эмбрионального развития.

Половые хромосомы известны лишь у некоторых видов рыб (Gordon, 1957; Nogusa, 1960; Lieder, 1963; Цыцугина, 1969). Не установлено и видовых различий между половыми хромосомами и аутосомами (Winge, 1934; Мюнтцинг, 1963, 1967).

О существовании половых хромосом у рыб говорят многочисленные генетические исследования. Для доказательства берут определенные связанные с полом признаки, при наследовании которых и определяется генетическая структура пола. Такими признаками являются окраска, размеры тела, удлинение плавников и некоторые другие.

Winge (1923), а затем и другие исследователи на гуппи показали, что разноцветная окраска самцов передается только по мужской линии. Отсюда был сделан вывод, что самец гуппи обладает хромосомой, несущей ряд факторов окраски, которой лишена самка. Следовательно, самец имеет структуру половых хромосом XY, а самка — XX. Дополнительные сведения о структуре пола получены в скрещиваниях, в которых обнаруживалась перекрестная наследственность.

Lieder (1963) в генерационных митозах у окуня, ерша и европейского угря обнаружил хромосомы, предположительно определяющие мужской пол (Y-хромосомы). Их установление было возможно благодаря наглядности хромосомных деталей. У всех исследованных самцов угрей была обнаружена в хромосомном наборе одна более длинная палочкообразная пара. У одной из этих хромо-

сом имеется булавовидный отросток. Эта хромосома обнаружена исключительно у самцов угрей. У самок угря хромосомные пары полностью идентичны.

Еще Bellini (1907) отметил среди стекловидных и пигментированных угрей разницу и разделил их на три группы согласно длине тела. К первой группе он отнес угрей, имеющих длину 56—61 мм, ко второй — 65—73 и к третьей — 78—84 мм. Первая группа составила 13,3%, вторая — 82,1 и третья — 4,6%. Разделив каждую группу на 5 частей, он выращивал их в 15 прудах. На четвертом году выращивания угри первой группы приобрели серебристый оттенок и на 99% состояли из самцов. Они достигли длины 324—407 мм и веса 71—115 г. Угри второй группы были самками. Они достигли длины 551—663,5 мм и веса 190—340 г. Серебристыми эти угри стали на пятом году жизни в пресной воде. Угри третьей группы также оказались самками. К четвертому году выращивания они имели длину 790—906 мм и вес 740—3115 г. Серебристыми эти угри стали на седьмом году жизни. Разделение угрей на группы и выращивание в прудах при различной плотности посадки и различном кормлении позволили автору определить характер роста и формирование пола у угрей.

Schiemenz (1935) считает, что пол у угря закладывается в эмбриональной стадии развития и устойчив на протяжении всей жизни. Аргументирует это он тем, что в немецких замкнутых озерах, которые были заселены в 1921 и 1924 гг. стекловидным угрем, встречались в значительных количествах (иногда более 50%) угри-самцы. В нижней Эльбе осенью, когда среди молодежи угря преобладают самцы, отловили несколько сотен молодых угрей и посадили в пруды. Через три года угрей вскрыли и установили, что среди них 95% самцов и 5% самок, т. е. такое же соотношение полов, как и в нижней Эльбе. Это дает право, как указывает автор, предполагать, что пол у угря определяется исключительно генотипически.

Rodolico (1933) в результате исследований приходит к выводу, что 10% стекловидных угрей и, вероятно, также лептоцефал, имеющих наибольшие размеры и растущих быстрее других, предопределены к образованию особой женского пола. Хотя автор считает, что часть угрей имеет тенденцию к образованию самок, но не исключает при этом возможность к подавлению этой тенденции при

некоторых условиях внешней среды, в том числе таких, как температура и питание.

D'Ансопа (1950), проводя опыты по выращиванию стекловидного угря в бассейнах с различными плотностями посадок, пришел к выводу, что при высокой плотности посадки преобладают самцы независимо от посадочного материала и наличия корма.

Wundsch (1953) считает, что процент угрей, развивающихся в самок, несколько выше. У 18% стекловидных угрей уже был детерминирован женский пол. Более крупные особи, по мнению автора, дают самок. Развитие самцов и самок непосредственно связано с длиной особи. У 33—34-см особей из 5 экз. оказалось две самки, у 32—33-см из 10 — пять, у 31—32-см из 13 — шесть, у 29—30-см из 22 — одна, у 28—29-см из 12 экз. — одна. Угри меньших размеров имели недифференцированные гонады. При этом, по мнению автора, факторы внешней среды не влияют на определение пола у угря.

Однако в последнее время многие исследователи склонны думать, что в определении пола большую роль играют половые гормоны. Накоплен большой материал по влиянию гетерологических половых стероидов и некоторых других гормонов на ювенильные гонады костистых рыб (Ванякина, 1969).

Большого внимания заслуживают работы японского исследователя Yamamoto (1953, 1958, 1959), выполненные на рисовой рыбке медаке. Автор добавлял в корм малькам различные стероидные гормоны и вызывал превращение самок в самцов и наоборот.

Что касается введения половых гормонов половозрелым рыбам, то имеющиеся по этому вопросу сведения говорят о том, что применение их с пищей влияет на соотношение полов как в сторону увеличения количества самок, так и самцов. Laskowski (1953) отмечает, что введение самкам женского полового гормона, как правило, не влияет на яичник. У самцов женский половой гормон тормозит развитие семенников или удлиняет ювенильную стадию. Мужской половой гормон может ускорить развитие семенников у самцов. У самок он вызывает превращение пола.

В половой дифференцировке гонад у рыб можно выделить 2 процесса: 1) анатомический (или морфологический), 2) цитологический и сексуализацию гониев. Ана-

томическая дифференцировка гонады выражается в изменении внешнего вида железы, характера прикрепления последней к стенке целомической полости, во взаимном расположении гониев, кровеносных сосудов и клеток стромы в зачатке гонады, а также в строении выводных протоков. Цитологические исследования развития гонад легли в основу ряда гипотез, объясняющих физиологический механизм, который приводит к реализации генетически обусловленных процессов становления пола у рыб.

На начальных этапах изучения процесса дифференцировки пола у рыб на них иногда распространяют теорию Витчи (Witschi, 1934, 1965) об определяющем значении кортикомедулярного антагонизма в становлении пола, разработанную им для амфибий. Эта теория основывается на наличии в недифференцированной гонаде кортикального (кортекс) и медулярного (медула) слоев соматических клеток. Кортикальный слой образуется из клеток перитонеального эпителия; располагается на периферии гонады и, как полагают, продуцирует «кортексин», влияющий на развитие гониев в женском направлении. Медулярный слой формируется из клеток интерренальной бластемы, занимает середину зачатка половой железы и продуцирует так называемый «медулярин», стимулирующий развитие гониев в мужском направлении. У будущих самок на определенной стадии развития гонады под влиянием соответствующей генетической информации развивается кортекс и редуцируется медула, что приводит к преобразованию индифферентной железы в яичник.

У будущих самцов, напротив, редуцируется кортекс, а медула получает дальнейшее развитие, стимулируя дифференцировку гониев в мужском направлении.

Иначе происходит развитие соматического субстрата половых желез у костистых рыб. Исследования D'Ансона (1943, 1950, 1956) свидетельствуют о существовании единого источника происхождения соматического субстрата гонад костистых из клеток перитонеального эпителия, а следовательно, об отсутствии у них аналога медулы.

Ряд авторов (В. Ф. Натали и А. И. Натали, 1947; Тэриан, 1947; Де Робертис, Новинский, Саэс, 1962 и др.) считают, что первичная половая дифференцировка гонад на ранних стадиях развития определяется генетическими факторами, а затем развитие гонад контролируется эндо-

кринной системой. В. Ф. Натали и А. Н. Натали (1947) на карповых рыбах показали, что первичные зародышевые клетки бисексуально индифферентны. Сначала развитие половых элементов в мужском или женском направлении отличается, вероятно, темпом деления гоний, что приводит к появлению большого количества сперматогоний по сравнению с гораздо меньшим числом овогоний. В дальнейшем в женской гонаде сильно задерживается процесс собственно созревания и растягивается период роста. В таком случае влияние женского полового гормона или гормоноподобного вещества заключается в торможении гониальных делений и всего процесса мейоза.

Задержка роста овоцитов ведет к дегенерации фолликул с овоцитами, в связи с чем значительно уменьшается продукция женского гормона, и, вероятно, увеличению выделения мужского гормона, а это в свою очередь приводит к усилению деления гоний и образованию цист со сперматогониями и сперматоцитами.

Данные о морфофизиологическом процессе дифференцировки гонад у костистых рыб позволили D'Апсона (1943, 1948, 1950, 1956б) разделить костистых рыб по характеру дифференцировки пола на виды, у которых нейтральная гонада дифференцирована прямо в сторону самца или самки, и на виды, у которых гонады дифференцируются в сторону самца или самки через первичную гермафродитную ювенильную гонаду. Автор разработал схему физиологического механизма определения пола у европейского угря, предполагающую наличие в недифференцированной гонаде двух противоборствующих потенциалов: стремление к развитию в мужском и в женском направлениях. Интерсексуальное состояние зачатка гонады нарушается с момента начала образования ее соматическими клетками полоопределяющих веществ (факторов) — гиногенина или андрогенина, под влиянием которого гонии сексуализируются. Выработка того или иного вещества обусловлена генотипическими факторами, переходящими в процессе эмбриогенеза в соматические элементы гонады. На определенном этапе развития интерстициальные клетки гонад начинают вырабатывать половые гормоны. Секреция гонад знаменует собой переход процесса сексуализации особи из-под исключительно генетического контроля под влиянием гормональной ре-

гуляции. С помощью последней осуществляется морфогенез выводных протоков, а также стимулируется дифференцированная секреция гонадотропинов гипофизом и, следовательно, соответствующее течение гаметогенеза. Поскольку механизм гормональной регуляции дифференцировкой гонад довольно подвижен, то этим, вероятно, объясняются случаи сдвига соотношения полов под влиянием различных факторов внешней среды.

Детальное изучение Г. М. Персовым (1966) раннего периода гаметогенеза у ряда проходных лососей показало, что только у одного вида горбуши наблюдается протогиническая стадия, в то время как у других видов яичники и семенники выявляются уже с началом процесса дифференцировки гонад. Ввиду того что горбуша является наиболее пластичной формой среди всех видов проходных лососей, автор предполагает, что у названных рыб в филогенезе исходным служит такой тип дифференцировки гонад, при котором семенники и яичники выявляются одновременно. Другой тип дифференцировки гонад, связанный с ювенильной протогинией, устанавливается на более позднем этапе эволюции, на основании чего Г. М. Персов выделяет два основных типа дифференцировки гонад у рыб: первый — яичники и семенники выявляются уже в начале процесса дифференцировки гонад, т. е. одновременно; второй — все особи данного вида имеют гонады только одного пола, а гонады второго пола появляются в результате передифференцировки гонад некоторых особей.

По мнению Л. П. Салеховой (1970), следует несколько расширить схему дифференцировки гонад у рыб и иметь в виду третий тип дифференцировки, при котором гонады формируются как двуполый орган с территориальным разделением мужской и женской частей, функционирующих или одновременно, или последовательно.

У отдельных видов рыб с первым типом дифференцировки гонад обнаруживается склонность к гипогенезу. Иногда отмечается случайный гермафродитизм. У ряда видов со вторым типом дифференцировки гонад наблюдается ювенильная протогония, в иных случаях — онтогенетический гермафродитизм (протогиния) с инверсией пола у половозрелых рыб.

Виды рыб, у которых в половозрелом состоянии отмечается синхронный гермафродитизм, также относятся ко

второму типу дифференцировки гонад, ибо первоначально их гонады дифференцируются только как женские.

При третьем типе дифференцировки гонад отмечается или ювенальная бисексуальность и последующий гонохоризм, или последовательный (онтогенический) гермафродитизм, чаще всего протандрия, реже — протогиния.

Некоторые ученые (D'Ancona, 1924; Rodolico, 1933; Bertin, 1956) указывают, что развитие гонад угря проходит 4 фазы: начальную, или нейтральную; скороспелого образования самок; ювенильную; окончательного образования самцов или самок. Как отмечает Бертин (1956), нейтральная, или начальная, фаза наблюдается у стекловидных угрей от 6 до 9 см и у молодых угрей от 9 до 14 см длиной. Фаза скороспелого образования самок присуща далеко не всем индивидуумам, а встречается лишь у определенного количества особей. Она начинается у угрей длиной 10—12 см, а у особей длиной 14—18 см уже начинается дифференцировка пола, т. е. образуется только женский пол. При этом угри скороспелой фазы образования самок могут быть и окончательно самками, и иметь переходящую фазу — образования мужского пола. Фазу ювенильную проходят все угри длиной от 18 до 30 см, а у отдельных особей она сохраняется и во взрослом состоянии. Завершающей фазой становления пола угря является окончательное образование яичников или семенников. Она наблюдается у особей, отличающихся значительной длиной.

Многие авторы указывают на различную длину угрей, у которых явно выражены половые железы, позволяющие установить пол. Например, различие гонад находили у особей 30 см (Rodolico, 1933), 25 см (Кохненко, 1969), 24 см (Bellini, 1907), 23—24 см (Ehgenbaum, 1930) и даже 15,5 см (D'Ancona, 1957).

Для того чтобы доказать влияние среды на генетическую основу полового развития, D'Ancona (1957) приводит данные опытов по выращиванию стекловидных угрей от 64 до 69 мм, взятых из различных мест итальянского побережья. Молодь угря выращивалась в аквариумах объемом 750 л каждый в течение 4 лет при различных температурах, но при прочих равных условиях. Одна партия угорьков была взята из устья реки Арно на Тирренском побережье, где преобладают угри-самцы, другая — из лагуны Венизе на Адриатическом побережье, где пре-

обладают угри-самки. Разница в температурах была выше обыкновенной в одном случае на 3—5°, а в другом — на 10—12°. Благодаря повышению температур, как указывает автор, удалось получить большее количество самцов в обоих случаях из обеих партий по сравнению с контролем. Однако при равных условиях преобладание самцов наблюдалось в партии угрей только с тирренского побережья. На основании проведенных опытов автор делает заключение, что среда, особенно температура, может оказывать влияние на определение пола с тенденцией к развитию мужского пола.

Самцы угрей обитают в большинстве случаев в солоноватых водах: в морях, приморских заливах и в устьях рек, впадающих в них, в то время как самки далеко заходят в пресные водоемы. Но с удалением от Атлантики на восток и в глубь материка встречаемость самцов значительно уменьшается до полного исчезновения, даже в солоноватых водах. Так, например, Ehrenbaum (1930) указывает, что зона распространения самцов угря в Балтике ограничивается между южной Швецией и северо-восточной Германией. В восточной части Балтийского моря, его заливах и в устьях рек Западной Двины и Немана самцы не встречаются (Кохненко, 1958). В европейских реках, в которые заходят самки и самцы угря, процентное соотношение их в различных участках реки резко меняется. Hornuold (1931), проводя исследования соотношения самцов и самок в нижнем течении Луары, пришел к выводу, что процент самцов убывает по мере продвижения от устья Луары. Так, он отмечает, что около Нант встречаемость самцов 71%, а у Ансени — 43, у Анжар — 17%. D'Ансона (1956) считает, что в открытых лагунах, ближе к морю, преобладают самцы, а в опресненных участках вследствие большого притока пресной воды — преимущественно самки. Подобные явления он отмечал и в реках (D'Ансона, 1957). Примерно такая же картина наблюдается в реках Дании (Tesch, 1928), Англии (Frost, 1946), различных биотопах Северного моря и Эльбы (Репаз а. Tesch, 1970).

Ehrenbaum (1930) считает, что дифференциация пола у угря начинается по достижении им длины 23—24 см, а до этого существует возможность к образованию как мужского, так и женского пола. Если же молодь попадет в более кормные пресные водоемы, то будет развиваться

в самок, а в менее кормные солоноватые воды — в самцов. Согласно этим гипотезам, становление пола угря определяет соленая или пресная вода. Однако такие предположения не согласуются с действительностью, так как в литературе приведено много фактов встречаемости самцов угрей в пресных водах. Так, исследуя в 1927 г. угрей, посаженных в стадии стекловидного угря в закрытый водоем в 1921 г., он отметил, что из 32 экз. было 6 самцов. Wundsch (1953) показал, что самцы растут и развиваются в пресных водах, как и самки в солоноватых и соленых водах.

Аналогичные примеры приводят и другие авторы (Schiemenz, 1935; Frost, 1946; D'Ancona, 1957). Tesch (1928) установил, что даже при одинаковой солености воды в смежных водоемах концентрация самцов различна. Так, по его данным, в голландских заливах Вадден-Зе и Зейдер-Зе, соединяющихся между собой широким проливом, встречаемость самцов в первом, который соединяется непосредственно с морем, составляет 70%, во втором — 94%.

Небезынтересен в этом отношении материал, полученный из водоемов Белоруссии, которые искусственно зарыблялись молодью угря начиная с 1956 г. в течение многих лет (Кохненко, 1958, 1969).

Было исследовано около 1200 угрей прежних посадок (1928—1939 гг.), в том числе 5 из них размером меньше 50 см: все были самки с хорошо выраженными половыми органами. Даже в малокормном дистрофном оз. «Тетерки», где, согласно аналогии с лягушками, должны развиваться только самцы, все исследуемые (130 экз.) угри на 14-м году жизни в пресной воде оказались самками. Кроме того, было вскрыто 10 угрей длиной от 23 до 43 см, весом от 14 до 116 г, выловленных в устье Немана, которые оказались также самками. При исследовании угрей из этих же озер в октябре 1960 г., т. е. на 5-м году после посадки, из 12 мигрирующих угрей, выловленных из оз. Нарочь угреловушкой, было 9 самок с хорошо выраженными гонадами, 2 самца и у одного половые органы не были дифференцированы. Длина их была от 45 до 67 см и вес от 108 до 573 г. Примерно в таком соотношении самцы встречались и в последующие годы (1961—1968 гг.). Наименьшими из мигрирующих угрей был самец 39 см и весом 86 г и самка 41 см и весом 103 г (Кохненко, 1958).

Аналогичные данные по этому вопросу приводит А. С. Маченис (1963, 1968). При исследовании им 30 мигрирующих угрей посадки 1956 г., выловленных в реке, вытекающей из оз. Выевич (Литовская ССР), оказалось 9 самок и 21 самец. При этом все самцы были серебристыми, длина тела их 40,1—37,3 см, вес 103—184 г, длина тела самок — 45,7—58,8 см, вес 137—283 г.

Приведенных примеров достаточно, чтобы убедиться в том, что самцы угря в пресных водах живут и развиваются. Следовательно, предположение о том, что якобы для становления мужского пола необходима солоноватая вода, а для женского хорошо кормный пресноводный водоем, не имеет достаточного обоснования. Тот факт, что самцы встречаются в пресных водах, что они могут в них жить и развиваться, не вызывает сомнения. Особенно много самцов попадает во внутренние водоемы при искусственном заселении их стекловидными угрями. Например, Schiemenz (1935) указывает, что в отдельных партиях молоди соотношение самцов доходит до 50%. Но редкая встречаемость самцов в пресных водоемах побудила некоторых исследователей предположить, что якобы благодаря неустойчивости пола угря молодь его, попавшая во внутренние водоемы, дает только самок, что на самом деле не соответствует действительности. Наличие самцов и самок угрей в пресных водоемах послужило предметом выяснения причин, от которых зависит формирование того или иного пола.

Из исследованных нами более 2000 экз. угрей различного возраста из естественных водоемов было 28 самцов; 12 из них были выловлены в оз. Лукомльское, где благодаря сооружению заградительной системы на р. Лукомке, вытекающей из озера, скат угрей стал невозможным; 14 самцов обнаружены в уловах нарочанской угреловушки и 2 самца выловлены из пруда Центрального ботанического сада АН БССР.

Отсутствие самцов в уловах из других озер, вероятно, объясняется не тем, что в них нет самцов, а тем, что в существующих орудиях лова они не задерживаются из-за своих небольших размеров.

Исследования показали, что в водоемах Белоруссии у угрей длиной менее 24 см пол в основном не дифференцирован (Кохненко, Горвая, 1965, 1968; Кохненко, Безденежных, 1969).

Гонады на этой стадии пронизаны густой сетью кровеносных капилляров, что способствует их быстрому росту и развитию. Половые клетки представлены гониями, дающими начало как сперматогониям, так и овогониям. У некоторых особей, выращиваемых в пруду и достигших длины 25 см, уже в первый год после посадки визуально можно было обнаружить дольчатые органы, а при просмотре под микроскопом гистологических препаратов были хорошо видны женские половые клетки, овогонии.

При наблюдении за ростом угря в оз. Лукомльское (Кохненко, 1969) выяснилось, что часть молоди уходит уже в первые годы после посадки. Этот водоем впервые зарыблялся стекловидным угрем в 1962 г., а уже осенью 1963 г. в р. Лукомке вылавливали мелкоючейными (8—10 мм) орудиями лова мигрирующую вниз молодь угря длиной 15—25 см. Уход молоди угря наблюдался и из Нарочанских озер, которые уже неоднократно заселялись стекловидным угрем. Но так как сетная ловушка, поставленная на р. Нарочанке, построена из дели с ячейей 18 мм, то все мелкие мигрирующие угри проходили через нее, оставляя только слизистые кольца. С. В. Кохненко высказал по этому поводу предположение, что большинство самцов и быстрозревающих самок начинают мигрировать из внутренних водоемов уже на 2-м году после зарыбления, а не на 5—7-м году, как это предполагалось раньше. Мигрирующая молодь благодаря своим незначительным размерам не задерживалась промысловыми орудиями лова и поэтому оставалась незамеченной.

Этот факт до некоторой степени объясняет редкую встречаемость взрослых самцов во внутренних водоемах. При гистологическом исследовании молоди угря, выращенной в пруду Центрального ботанического сада АН БССР, нами у двух особей в возрасте трех лет были обнаружены четко выраженные семенники, где половые клетки представлены сперматогониями. Такое состояние семенников мы наблюдали у покатных угрей, выловленных угреловушкой в озерах. Эти угри имели длину 42 и 50 см и вес соответственно 120 и 180 г. Следует отметить, что рост угрей в пруду хотя и имел значительные колебания, но уже на четвертом году после зарыбления попадались особи длиной 70 см и весом 1200 г. Это объясняется

большим количеством в пруду сорной рыбы, хорошим газовым режимом воды.

У большинства рыб до начала цитоморфологической дифференцировки определить пол по внешнему виду половых желез трудно (Сакун и Буцкая, 1963).

Внешне различия гонад самцов и самок угрей обнаруживаются, как правило, у взрослых особей. На ранней стадии развития яичники имеют дольчатую форму, как и семенники, и только позже становятся складчатыми. Поэтому половые органы угрей на ранних стадиях развития, т. е. имеющие дольчатую форму, называют иногда органами Сирского, что в равной степени относится как к семенникам, так и к яичникам. Наличие такого явления следует иметь в виду при визуальном определении пола у молодых особей, так как легко можно ошибиться. Но, как правило, у большинства угрей длиной более 30 см при вскрытии пол определяется легко, так как половые органы у них хорошо выражены и различаются по форме. Если вскрыть брюшко самки, то по обеим сторонам пищеварительного тракта видны прилегающие к нему яичники на всю длину полости тела в виде лент. Яичники вдаются в хвостовую часть тела, причем после анального отверстия каждый из них раздваивается и ширина их значительно уменьшается. Относительная длина яичников (к длине тела) составляет в среднем 35%. По форме яичники напоминают брыжейку. С наружной стороны они гладкие, с внутренней складчатые; при этом свободный край их толще. В немецкой литературе по угрю этот орган называют Krausenorgan благодаря сходству с кружевным жабо. Яичники бывают белого, розового, иногда слегка сероватого цвета. Угрей относят к очень плодовитым рыбам.

Семенники угрей парные и расположены подобно яичникам, но в отличие от них состоят из очень узких светлых полосок. Каждая такая полоска несет около 50 дугообразных долек, или лопастей.

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ У САМОК И САМЦОВ ЕВРОПЕЙСКОГО УГРЯ

Овогенез. Изучению процесса созревания рыб посвящено значительное количество работ (Мейен, 1927, 1939, 1944; Гербильский, 1937, 1939, 1947; Дрягин, 1949, 1952; Лапицкий, 1949; Казанский, 1949, 1951; Кузьмин, 1954, 1957, 1967 и др.). В ряде из них довольно подробно описаны процессы сперматогенеза и овогенеза у рыб. В. А. Мейен (1939), исследуя яичники у ряда видов, разделил рост овоцитов в яичниках на три периода: 1) синаптенного пути; 2) малого роста; 3) большого роста.

П. А. Дрягин (1949) считает, что более целесообразно выделить только двух периодов — малого и большого роста.

Развитие гонад в онтогенезе представляет собой процесс гаметогенеза и процесс гонадогенеза. Процесс гаметогенеза начинается тогда, когда обнаруживаются первичные половые клетки. Многие авторы полагают, что морфологически заметное обособление полового зачатка у ряда видов происходит не ранее, чем на стадии поздней гастрюлы. Признаются даже возможности двойного происхождения половых клеток; с одной стороны, их источником является линия первичных клеток, рано отделившихся от сомы; с другой — соматические клетки целомического эпителия закладки половых желез в процессе органогенеза или позднее могут заменить первичную линию половых клеток и обеспечить дефинитивное заселение гонады. В общем, авторы наиболее полных исследований считают источником возникновения половых клеток первичную энтомерозодерму и допускают, что обособление их от соматических клеток происходит в конце гастрюляции. У рыб закладка гонады, которая состоит из осевого мезенхимного массива, окруженного плоским целомическим эпителием, получает запас пер-

вичных гоноцитов, локализующихся под целомическим эпителием. Клетки целомического эпителия и мезенхимной стромы окружают гоноциты и образуют зачаток, внутри которого вторично возникают полости с выстилкой, имеющей своим источником перитонеальный эпителий. Чаще всего гонады, развивающиеся в направлении женского пола, отличаются от мужских тем, что каждый овогоний окружается фолликулом и лишь затем начинаются его рост и образование желтка (Вивьен, 1968).

Ранний период гаметогенеза у рыб, главным образом на примере осетровых и лососевых, Г. М. Персов (1972) представляет следующей схемой.

I. И н д и ф ф е р е н т н ы й п е р и о д. Прегонадная стадия: 1. Обособление первичных половых клеток (ППК). 2. Миграция ППК. 3. Концентрация ППК в области будущей закладки гонад.

Закладка гонад: 4. Образование половых складок. 5. Миграция половых клеток в половые складки. 6. Формирование герминативного эпителия. 7. Изменение формы ядер ППК. 8. Митотические деления ППК. 9. Митотические деления гоний разных порядков и соматических клеток гонады.

II. Д и ф ф е р е н ц и р о в к а г о н а д. А. Анатомическая: 10. Структурные изменения в строении половой железы, характерные для яичников данного вида рыб. 11. Структурные изменения в строении половой железы, характерные для семенников данного вида рыб. Б. Цитологическая: 12. Развитие женских половых клеток с нарастающим увеличением их размеров (ооциты стадий лентогены, зиготены, пахитены, диплотены). 13. Развитие мужских половых клеток с прогрессирующим уменьшением их размеров (сперматоциты, сперматиды, сперматозоиды).

Закладка гонад наступает, когда первичные половые клетки после миграции концентрируются в области дефинитивного расположения, под первичными почечными протоками. В месте их концентрации целомический эпителий разрастается, образуя выпячивание в сторону целома — происходит формирование половой складки (валика), куда мигрируют первичные половые клетки, на первых порах располагаясь одиночно, на некотором расстоянии друг от друга.

Дальнейшее развитие половых желез определяется

особенностями половых циклов. У моноциклических рыб весь процесс развития половых клеток носит более синхронный характер. У полициклических рыб изучение подобных вопросов значительно труднее. Однако и у тех, и у других период от закладки гонад до начала процесса дифференцировки пола может рассматриваться как индифферентный, когда половые клетки и половые железы по своему состоянию представляются однотипными. Индифферентный период может быть различной длительности. Для определения соотношения полов нами было исследовано большое число рыб различных возрастных и размерных групп. Состояние гонад и половых клеток определялось гистологическим путем.

Для гистологического анализа использованы половые железы с гонадами различных стадий зрелости. Гистологической обработке подвергали кусочки половых желез из передней, средней и задней частей гонады. Рыбы перед вскрытием взвешивались и измерялись.

Гонады от живых рыб фиксировали в жидкости Буэна. Перед обезвоживанием фиксированные гонады в течение 24 ч выдерживались в проточной воде, что в значительной степени способствовало удалению из фиксированного материала пикриновой кислоты и способствовало лучшей окраске тканей. Дальнейшая обработка состояла в обезвоживании их путем помещения в спирты возрастающей концентрации, проведении через ксилол, смесь парафина с ксилолом и заливки в парафин по общепринятой методике. В зависимости от величины проводимых объектов нами подбирался оптимальный вариант выдерживания объектов как при обезвоживании их, так и при дальнейшем проведении через ксилол и парафин-ксилол. Срезы готовились толщиной 5—7 мкм на микротоме для серийных срезов и окрашивались железным гематоксилином Гейденгайна, гематоксилином Гарриса, гематоксилином Эрлиха с докраской эозином (или без эозина).

Наряду с обычными гистологическими методиками были также использованы некоторые методы цитохимического анализа.

Диаметры половых клеток измеряли при помощи объект- и окуляр-микрометра. Для нахождения средних данных измерялось по 100 клеток из различных участков гонады.

Микрофотографии сделаны на микроскопе «Ergaval» (Карл Цейс Йена) при различных увеличениях с помощью микрофотонасадки МФН-12.

При описании развития половых продуктов пользовались терминологией В. А. Мейена (1939) с дополнениями П. А. Дрягина (1949).

Для выяснения влияния экологических условий на рост и развитие половых продуктов угря использовался одновозрастной материал из различных озер. Классификация озер дается по Е. А. Боровик (1970). Для исследования развития гонад угря, выращенного в прудовых условиях, использовался пруд Центрального ботанического сада АН БССР — замкнутый неглубокий водоем.

Угри, выращиваемые в лаборатории со стадии стекловидного угря, содержались в аквариумах различной емкости (от 2 до 20 л) при различных плотностях посадки. Кормом для этих угрей служили олигохеты и дождевые черви. Часть угрей получала обильное питание. Другая часть выращивалась на голодной диете с целью выяснения влияния питания на формирование пола.

Для длительного выдерживания угрей использовались 2 бетонных аквариума, установленных в подвальном отапливаемом помещении Отдела зоологии и паразитологии АН БССР, объемом 6 м³. Каждый аквариум разделен на три отсека перегородкой из органического стекла. На дне аквариумов находились асбестовые трубы, в которых преимущественно держались угри в светлое время дня. Вода в аквариумах периодически менялась. Чтобы вода в аквариумах не имела резких температурных колебаний, в зимнее время в аквариумы подавалась подогретая вода, а в летнее время — из водопровода. Температура воды измерялась ежедневно. Один раз в неделю проводили химический анализ воды.

Пресноводный период жизни угрей начинается со стекловидного угря. У стекловидных угрей гонады имеют вид парного образования, каждое из которых представляет собой небольшое утолщение на спинной стенке целома. У пигментированных угрей от 10 до 14 см эти утолщения увеличиваются по высоте, становясь более тонкими. Позже их свободные края становятся волнистыми и дольчатыми. Половые клетки представлены гониями.

У молодых угрей, имеющих длину 14—23 см, половая

железа представляет собой тонкую беловатую почти прозрачную нить, однородную по всей длине. На гистологических препаратах половых желез таких угрей основную часть занимает соединительная ткань, окруженная со всех сторон герминативным эпителием.

В соединительной ткани группами располагаются половые клетки — гонии, имеющие на срезах округлую



Рис. 4. Срез гонады пигментированного угря. Длина рыбы 15 см, вес — 3,4 г. Объектив 100X, окуляр 7X

или эллипсоидную форму. Размер клеток 0,0126—0,0168 мм в диаметре. Ядро гоний занимает значительную часть клетки и имеет размер 0,0084—0,0126 мм в диаметре (рис. 4). Этот период можно рассматривать как индифферентный, когда половые клетки и половые железы по своему состоянию, по морфологическим показателям представляются однотипными. В гонаде происходит накопление половых клеток (Безденежных, 1975 а).

Предполагают, что у некоторых видов рыб накопление половых клеток в гонаде в период, предшествующий дифференцировке пола, идет за счет двух источников: первичных половых клеток и преобразующихся клеток герминативного эпителия. Так, Г. М. Персов (1969) указывает на наличие обоих путей возникновения зачатковых клеток у осетровых, полагая, однако, что включение второго источника, видимо, не обязательно и может вызываться исключительными обстоятельствами. Об

этом свидетельствуют, в частности, неудачные попытки обнаружить признаки трансформации клеток герминативного эпителия в половые клетки недифференцированной в сексуальном отношении гонады у некоторых изученных им видов проходных лососей. Г. М. Персов расценивает второй путь накопления фонда половых клеток как эволюционное приобретение, расширяющее лабильность процесса развития воспроизводительной системы. Процесс анатомических преобразований половых желез и сексуализация гониев знаменует собой переход гонад в начальную фазу созревания и дифференцировки пола.

Анатомическая дифференцировка гонады у рыб часто наступает раньше и выражается в изменении структуры органа. Эти изменения, по мнению Г. М. Персова (1972), специфичны для видов. Так, у самок карповых и вьюновых формируется паровариальная полость между стенками гонады и туловища; у самок лососей рода *Salmo* половые клетки располагаются латерально, а сосуды — медиально; у самок осетровых вдоль гонады образуется щель — борозда. Анатомическим признаком дифференцировки половой железы в мужском или женском направлении могут служить ее длина и форма (Широкова, 1971). Гонады у европейского угря в начальный период как у самок, так и у самцов имеют равную длину и дольчатое строение.

В связи с тем что угорь обладает большими индивидуальными различиями в размерах среди одновозрастных групп и особенно в начальный период жизни в пресной воде, наступление дифференцировки пола по времени имеет большие колебания. У быстрорастущих особей индифферентный период занимает значительно меньше времени по сравнению с медленнорастущими. У этих угрей уже в первый год жизни в пресной воде происходят дифференцировка пола и дальнейшее развитие половых клеток. У угрей, которые отличаются медленным ростом, индифферентный период затягивается и дифференцировка пола наступает значительно позднее. В сформированном яйчнике в результате деления образуются овогонии.

По достижении угрем 25—30 см гонада становится складчатой. При вскрытии особи уже можно визуально определить сформированный яйчник. При гистологиче-

ском исследовании наблюдается заполнение овоцитами складок гонады. Овоциты располагаются плотно один к одному (рис. 5). Размеры овоцитов колеблются от 0,0260 до 0,0950 мм (средний размер 0,0512 мм), диаметр ядра 0,0126—0,0462 мм (средний 0,0340 мм). Овоциты имеют округлую или овальную форму. Хроматин концентрируется равномерно по всей цитоплазме небольшими глыб-

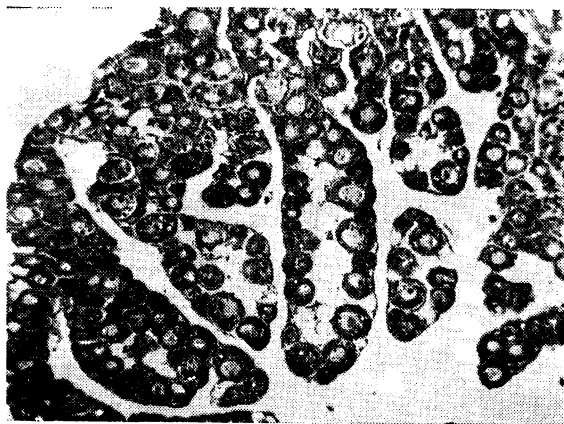


Рис. 5. Расположение овоцитов в складках гонады молодого угря. Длина рыбы 30 см, вес. 65 г. Объектив 40X, окуляр 7X

ками. Оболочка овоцита представлена слоем эктоплазмы, окруженной фолликулярным эпителием. Каждой овогонии соответствует несколько фолликулярных клеток. Почти в каждом овоците по 1—2 довольно крупных включения полисахаридного характера. Ядро овоцита более светлое и имеет заметную очерченность. Хроматин в ядре расположен глыбками. В наиболее крупных овоцитах в ядре просматривается ядрышко округлой формы. Более характерные изменения в гонадах угря происходят, когда угри становятся желтыми. Овоциты желтых угрей сильно различаются по форме и величине и находятся на разных стадиях зрелости (рис. 6). Размеры овоцитов желтых угрей 0,0300—0,1250 мм (в среднем 0,0680 мм). Диаметр ядра колеблется от 0,0160 до 0,0420 мм (в среднем 0,0382 мм). На срезах в ядре, имеющем округлую форму, наблюдается одно круглое ядрышко. У более зрелых овоцитов наряду с крупным ядрышком имеется

несколько ядрышек помельче. Хроматин в овоцитах концентрируется вокруг ядрышек и вдоль ядерной мембраны в виде мелких гранул, отчего ядро хорошо контурировано.

Остальное пространство ядра светлое. В цитоплазме хроматин располагается в виде небольших скоплений. На общем фоне клетки просматриваются крупные включения. Намечается вакуолизация цитоплазмы. Мелкие

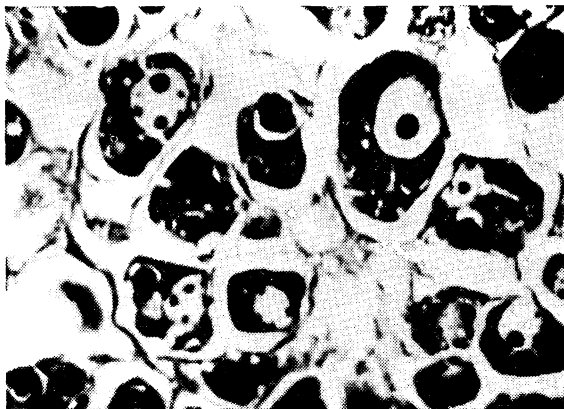


Рис. 6. Срез через яичник желтого угря. Длина рыбы 45 см, вес 102 г. Объектив 40X, окуляр 7X

вакуоли расположены по всей плазме. Как правило, это единичные вакуоли, в клетках меньших размеров их нет. Такое состояние овоцитов соответствует периоду протоплазматического роста, характерному для рыб. В гонаде начинается отложение жира. Размеры и вес гонады на этой стадии у угря невелики (0,4—2,0 г). Гонада пронизана сетью кровеносных сосудов и имеет беловато-розоватый или розовый цвет. Заметных изменений в овоцитах по всей длине гонады не наблюдается. Желтая или зеленая окраска угрей имеет матовый оттенок и указывает на то, что эти особи неполовозрелые (Безденежных, 1975 б).

При дальнейшем росте угри приобретают серебристую окраску с металлическим блеском, что свидетельствует о наступлении периода полового созревания. Окраска угрей обусловлена наличием различных пигментов.

Fontaine a. Tuzet (1937) отмечают, что при введении угрям гормонов интенсивность окраски увеличивается. Это согласуется с ранее высказанным предположением Rodolico (1933) о том, что появление серебристой окраски по времени совпадает с началом наступления полового созревания. Автор вырастил несколько угрей до стадии серебристого угря, беря от них кусочки гонад через определенные промежутки времени, и установил, что серебристая окраска по времени совпадает с началом полового созревания, когда гонады увеличиваются в объеме и питающие их сосуды расширяются, что является результатом гормонального действия, а также служит отражением изменений, происходящих в организме угря.

С появлением серебристой окраски происходит ряд изменений в коже угря: она становится толстой и крепкой, чешуйки плотно удерживаются на ней, увеличиваются количество слизи и ее концентрация.

В литературе есть сведения о том, что в миграционный период у угрей сильно увеличиваются глаза. Однако это не распространяется на всех покатных угрей. Как видно из табл. 2, больших изменений в диаметре глаз с возрастом у угрей из различных водоемов не установлено, так как их средние не выходят за пределы колебаний диаметра глаза у стекловидных угрей. Но это еще не говорит о том, что при наступлении половозрелости глаза у угрей не увеличиваются. У угрей старших возрастов из Браславских водоемов встречаются особи с увеличенными глазами. Правда, это единичные экземпляры.

Таблица 2

■ Диаметр глаза у угрей, % к длине головы (по Кохненко, 1958)

Водоем	Возраст	Диаметр глаза			n
		мин.	макс.	средний	
Браславские озера	5—14	6,05	17,05	9,47	251
Р. Друйка (угреловушка)	9—14	7,05	13,05	9,45	34
Оз. Тетерки	5—8	5,05	11,05	7,95	34
Оз. Плюссы	4—8	7,05	14,05	8,75	29
Куршский залив	2—3	6,05	14,05	9,96	11
Оз. Мястро	3—5	5,70	13,50	8,93	46
Р. Лаура (стекловидные угри)	0	5,20	12,40	8,98	97

Например, мы видели только несколько угрей с увеличенными глазами — диаметром 15—17% от длины головы. У основной же массы серебристых угрей из водоемов Белоруссии диаметр глаз был в пределах 6—14% от длины головы.

Таким образом, во внутренних водоемах, которые представляют собой первоначальную ступень миграционного пути, встречаемость угрей с увеличенными глазами очень редкая. В западной части Балтики и в Северном море, т. е. ближе к Атлантике, особи с увеличенными глазами среди мигрирующих угрей встречаются чаще. Как указывает D'Ансопа (1924), диаметр глаза таких угрей может увеличиваться вдвое, поверхность сетчатки — в четыре раза, а общий объем глаза — в восемь раз по сравнению с глазом желтого угря. Число же зрительных клеток остается прежним; они расходятся друг от друга по мере увеличения поверхности сетчатки глаза. Следовательно, увеличение глаз не связано с улучшением зрения угря.

По-видимому, проявление полового диморфизма у мигрирующих угрей, выражающееся в увеличении глаз, тесно связано с половой зрелостью и обуславливается степенью созревания половых продуктов у особи. Только этим и можно объяснить наличие среди мигрирующих угрей как особей с нормальными, так и особей с увеличенными глазами.

Овоциты серебристых угрей отличаются от овоцитов желтых угрей прежде всего размерами (рис. 7). Диаметр овоцитов серебристых угрей в наших материалах колебался от 0,0210 до 0,3100 мм. Диаметр ядра 0,0168—0,0630 мм. Размеры овоцитов зависят от условий, в которых выращивался угорь. Границы ядра четко контурованы. В отличие от овоцитов желтых угрей в ядре наблюдается большое количество мелких ядрышек. В отдельных клетках число их в срезе достигает 50. Ядрышки располагаются по всему ядру или по краю ядра (Бездежных, 1976). В цитоплазме по периферии овоцитов расположен ровный ряд вакуолей. У наиболее развитых клеток вакуоли заполняют почти всю цитоплазму. Процесс вакуолизации идет постепенно. После появления ровного слоя вакуолей по периферии при дальнейшем развитии овоцитов число и размер вакуолей возрастают. Новые ряды вакуолей присоединяются к возникшим

ранее в направлении от периферии овоцита к ядру, и этот процесс обычно идет до тех пор, пока вакуоли не заполнят большую часть цитоплазмы. В это время начинается формирование желточных гранул. Оболочка не изменяется по сравнению с наиболее крупными овоцитами желтых угрей. Такое состояние половых клеток соответствует периоду трофоплазматического роста. Гонады серебристых угрей к этому времени достигают наибольших раз-

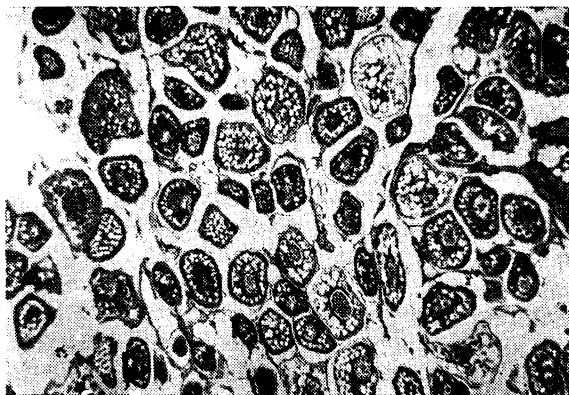


Рис. 7. Срез через яичник серебристого угря. Длина рыбы 70 см, вес 590 г. Объектив 10X, окуляр 7X

меров. Их вес увеличивается, складчатость становится хорошо выраженной (Безденежных, 1974).

Б. В. Кошелев (1965) выяснял некоторые закономерности прохождения половых циклов, в частности способов и форм изменения созревания половых продуктов в течение года у ряда видов рыб с различным типом икрометания, населяющих пресноводные водоемы различных широт, и установил, что каждому виду рыб присуща специфическая особенность в созревании половых продуктов в течение года в связи с изменением условий существования. Наряду с видовыми особенностями в созревании половых продуктов наблюдается специфика овогенеза в течение года. По мнению автора, пути и формы приспособления половых циклов к меняющимся условиям среды у видов рыб с различным характером роста овоцитов неодинаковы. Основные отличия в прохождении и изменении половых циклов у рыб связаны со спецификой

стадии зрелости половых желез в период трофоплазматического роста овоцитов. Для прохождения отдельных периодов созревания половых продуктов у рыб в период накопления в овоцитах питательных веществ требуются специфические для каждого периода условия. Биология размножения тесно связана с характером овогенеза, а овогенез обуславливается определенными условиями существования данных форм.

Подготовка и прохождение отдельных стадий созревания половых продуктов у европейского угря, связанные с пресноводным периодом, служат началом для дальнейшего развития трофоплазматического роста овоцитов и последующих стадий развития (Безденежных, 1971 б).

Развитие воспроизводительной системы рыб тесно связано с ростом. Установлено, что угорь может жить в различного типа водоемах (Кохненко, 1957, 1958, 1969): в эвтрофных, мезотрофных озерах, реках и водохранилищах. Угорь проявляет изменчивость темпа роста с возрастом, обладает индивидуальными различиями в размерах среди одновозрастных групп, имеет тесную зависимость темпа роста от экологических условий его обитания.

Посадка стекловидного угря в водоемы Белоруссии и наблюдения за его ростом в различные периоды жизни в пресной воде показали, что угорь не везде растет одинаково. В каждой возрастной группе даже при одинаковых условиях содержания отмечаются большие колебания как веса, так и длины тела. Амплитуда колебания внутри одновозрастных групп, наблюдаемая во всех водоемах, говорит о том, что угри одной генерации растут различно (табл. 3).

Таблица 3

Размеры угрей из различных водоемов Белоруссии (возраст 7+)

Озеро	Пол	Вес, г			Длина, см			n
		мин.	макс.	средн.	мин.	макс.	средн.	
Мядель Лукомльское	♀	380	520	430	57	68	62	24
	♂	300	1000	472	48	85	66	63
Свирь	♀	130	170	138	42	48	45	12
	♂	400	1000	648	62	83	71	34

Количество и качество кормов в совокупности с термическими условиями определяют и темп роста угря. Поскольку условия эти в разных водоемах различны, неодинаков и темп роста угря. Однако в белорусских прудах и озерах угри растут так же хорошо, как в соответствующих водоемах некоторых европейских стран.

Характерной особенностью угря является необычайная широта в спектре питания. Данные по составу пищи угря из разных водоемов указывают на отличие как в качественном составе, так и в наличии отдельных видов групп животных в пищевом спектре. В питании угрей уже в младшем возрасте заметную роль играет сорная рыба, а питание рыбой в свою очередь вызывает более быстрый рост. Состав пищи угря и преобладание в ней тех или иных компонентов зависят от возраста угря, от фаунистических особенностей водоема, где он выращивается, и, наконец, от сезона года. Период интенсивного питания угря начинается с мая и продолжается до сентября. При наступлении заморозков угри перестают питаться. Так как стекловидные угри, посаженные в озера, в первые два года питаются в основном низшими ракообразными и мелкими личинками различных насекомых, то рост их в это время будет полностью зависеть от наличия в водоеме данных беспозвоночных групп. На втором году жизни в спектре питания молоди угря особых изменений не наблюдается. Отдельные быстрорастущие особи уже на втором году жизни могут поедать молодь других рыб, если она окажется доступной по своим размерам. Резких изменений в пище угря по сезонам не наблюдается, но все же заметна тенденция к увеличению количества насекомых и ракообразных весной и летом, а рыб к концу лета и осенью (Кохненко, 1969).

Специфика кормовой базы озера, наличие сорной рыбы в нем непосредственно влияют на рост угря. Большая амплитуда колебаний роста угря в различного типа водоемах связана также с температурным фактором. В мелких водоемах (прудах и эвтрофных озерах), где хорошо прогревается вся толща воды и в связи с этим создается богатая кормовая база, наблюдается хороший рост угря. В этих водоемах температурный режим соответствует наиболее оптимальному температурному режиму угря.

Размеры овоцитов угрей (мм), выращенных в различных экологических условиях (возраст 7+)

Озеро	Диаметр						n
	овоцитов			ядра			
	мин.	макс.	средн.	мин.	макс.	средн.	
Мядель	0,1050	0,2432	0,1560	0,0168	0,0630	0,0522	18
Лукомльское	0,1176	0,2540	0,1680	0,0168	0,0672	0,0660	12
Свирь	0,1260	0,3100	0,1980	0,0280	0,0714	0,0688	16

В течение ряда лет мы исследовали угрей из озер Нарочь, Мядель, Мястро, Лукомльское, Свирь, Баторино. Эти озера относятся к различным лимнологическим группам, имеющим различные глубины, разную прогреваемость и кормность. Рост угря в этих водоемах различен. Для сравнения мы взяли данные по росту одновозрастных угрей из озер Мядель, Лукомльское и Свирь, которые отличаются различным режимом и кормностью.

Озеро Мядель относится к мезотрофному типу озер. Оно имеет кормность: 1,51 г/м³ планктона (Петрович, 1954) и 141,7 кг бентоса (Драко, 1954). Бентос относится к хирономидному типу. В это озеро в 1962 г. было посажено 333 тыс. штук стекловидных угрей. Плотность посадки около 200 шт/га. Угорь в этом озере рос хуже, чем в других озерах (табл. 3).

За 7 лет жизни в пресной воде средний вес угря составил 430 г, средняя длина 62 см. Минимальный вес угрей 380 г, а максимальный не превышал 520 г. Такой рост угря объясняется большими глубинами озера, слабой прогреваемостью толщи воды. Мелководная прибрежная зона с хорошей прогреваемостью составляет в этом озере только 15% (Боровик, 1970), что, вероятно, сказывается на росте угря, который в летние кормовые месяцы держится преимущественно на небольших глубинах.

Оз. Лукомльское относится к эвтрофному типу. Оно имеет небольшие глубины. По данным Е. А. Боровик (1970), глубины более 10 м составляют в этом озере лишь 0,2% площади озера. Озеро характеризуется хоро-

шим насыщением воды кислородом и равномерным распределением его по всей толще. По данным сотрудников Белорусского отделения ВНИОРХ К. А. Черемисовой и В. В. Гуревич (цит. по Штейнфельд, 1958), кормность озера по зоопланктону считается высокой (1—2 г/м³), а по бентосу — средней. В это озеро было запущено в 1962 г. 950 тыс. штук стекловидных угрей. Плотность посадки около 230 шт/га. В связи с сооружением заградительной системы на р. Лукомке скат угрей стал невозможным, поэтому в уловах наряду с самками встречаются самцы. В наших материалах из 75 угрей 12 самцов и 63 самки. Вес самцов колебался от 130 до 170 г (средний 138 г). Длина самцов не превышала 48 см (средняя 45 см). Половые железы самцов представлены сперматогониями. Минимальный вес самок 300 г, максимальный 1000 г, средний 472 г. Длина самок колеблется от 48 до 85 см (средняя 66 см). По сравнению с оз. Мядель рост угрей в этом озере несколько лучше. Это, вероятно, объясняется экологическими показателями озера. Хорошая кормность озера, наличие небольших глубин, хорошая прогреваемость, хороший кислородный режим создали более благоприятные условия для роста угрей.

Оз. Свирь относится к мелким продуктивным озерам. Оно проточное. Глубина его медленно возрастает. По данным Е. А. Боровик (1970), глубины до 6 м занимают довольно высокий процент площади озера (58,5%). Температурный режим озера характеризуется равномерным распределением тепла летом по всей толще воды. Придонный слой летом имеет повсюду довольно высокое насыщение кислородом, ибо вытянутая форма озера и отсутствие глубоких заливов способствуют хорошему водообмену. Озеро имеет кормность: 4,39 г/м³ планктона (Петрович, 1954), 94,2 кг/га бентоса (Драко, 1954). Бентос относится к хирономидному типу. В это озеро было вселено 622 тыс. штук стекловидных угрей. Плотность посадки около 280 шт/га. Рост угрей здесь лучше по сравнению с озерами Мядель и Лукомльское. Минимальный вес угрей 400 г, максимальный 1000 г, средний 648 г. Минимальная длина угрей 62 см, максимальная — 83 см (средняя длина 71 см). Если учесть, что кормность этого озера по бентосу несколько ниже, а плотность посадки несколько больше по сравнению с предыдущими озерами, то хороший рост угря в нем, по-видимому, объясня-

ется тем, что оно неглубокое. Хорошая прогреваемость озера, равномерное распределение тепла по всей толще, высокое насыщение кислородом создали наиболее благоприятные условия для развития кормовой базы угря и роста молоди. Быстрый рост молоди способствовал переходу ее на питание сорной рыбой, которой здесь много. В свою очередь переход на питание сорной рыбой способствовал быстрому росту взрослых особей. Различия в росте угрей мы наблюдали и по другим водоемам (Безденежных, 1971а, 1972). Таким образом, полученные данные по весовому и линейному росту угря в разнотипных водоемах указывают на хороший рост угрей в мелких, хорошо прогреваемых водоемах (см. табл. 3).

Изменения в росте угрей, выращенных в различных экологических условиях, непосредственно сказываются на росте овоцитов. Подобные различия наблюдаются также и у угрей из Куршского залива (Кохненко, Безденежных, 1974 б). Овоциты этих угрей относятся к периоду трофоплазматического роста.

Как видно из табл. 4, размеры овоцитов угрей из всех исследованных озер незначительно колеблются. Это объясняется тем, что овоциты ранних стадий, составляющие определенную часть среди общего количества овоцитов в гонаде, примерно одинаковы. Наиболее крупные из них встречаются у угрей из оз. Свирь (0,3100 мм). Отмечены значительные колебания по размерам овоцитов у угрей из различных озер. Так, в оз. Мядель средний размер овоцитов угрей 0,1560 мм (колебания 0,1050—0,2432 мм), в оз. Лукомльское — 0,1680 мм (колебания 0,1176—0,2540 мм) и в оз. Свирь — 0,1980 мм (колебания 0,1260—0,3100 мм). Это свидетельствует о том, что наиболее крупные овоциты на этой стадии у угрей в хорошо кормном водоеме, каким является оз. Свирь (Безденежных, 1972). Это согласуется с данными С. В. Кохненко (1958) по другим водоемам. Так, средняя величина овоцитов одновозрастных угрей из дистрофных озер Тетерки (0,1240 мм) и Плюссы (0,1060 мм) значительно меньше, чем угрей из эвтрофных Браславских озер (0,2120 мм) и р. Друйки (0,2240 мм). По-видимому, при задержке роста угрей половые продукты развиваются медленно. Развитие гонад у молоди угря также зависит от размеров его, а не от возраста. Однако дальнейшее увеличение веса и длины особи не сопровождается

Размеры овоцитов разновозрастных угрей (мм)

Возраст	Диаметр овоцитов			Диаметр ядра	n
	мин.	макс.	средн.		
1+	0,0260	0,0840	0,0462	0,0300	6
2+	0,0280	0,0950	0,0548	0,0346	8
3+	0,0300	0,1050	0,0680	0,0346	22
4+	0,0370	0,1250	0,0690	0,0380	11
5+	0,0420	0,2432	0,1420	0,0522	6
6+	0,0590	0,2432	0,1560	0,0528	25
7+	0,1050	0,3100	0,1700	0,0660	46
8+	0,1260	0,3100	0,1980	0,0680	28

пропорциональным увеличением размеров половых клеток, хотя размер гонад увеличивается значительно. Так, размер овоцитов, взятых от угря длиной 46,2 см и весом 193 г, выращиваемого в пруду 2 года, 0,0300—0,0900 мм (средний 0,0630 мм) и от угря длиной 82 см и весом 930 г, выращиваемого в пруду пять лет, 0,0450—0,0900 мм (средний 0,0650 мм).

Следует отметить, что размер овоцитов неодинаков как у угрей одного возраста, так и угрей одинаковой величины, но различного возраста (табл. 5). Причем колебания в размерах овоцитов значительны как внутри, так и между возрастными группами. Судя по средним размерам, у угря с возрастом наблюдается тенденция к увеличению диаметра овоцитов. У угрей 7—8 лет овоциты достигают максимальных размеров, дальнейший рост их прекращается. Однако у отдельных особей размер овоцитов становится максимальным уже на 5—6-м году жизни в пресной воде (Безденежных, 1976 б). Следует учесть, что большие колебания в росте угрей непосредственно сказываются на размерах овоцитов.

Изменений диаметра овоцитов угря по сезонам нами не обнаружено. Самки, у которых диаметр овоцитов превышает 0,2 мм, попадают в разные сезоны года. Это можно объяснить тем, что по достижении размера овоцитов 0,2—0,3 мм угри либо скатываются, либо при задержке ската дальнейшее увеличение овоцитов прекращается.

В естественных условиях зрелых икринок у европейского угря никто не наблюдал.

У многих видов рыб отмечаются явления резорбции и атрезии овоцитов. Как известно, развитие половых продуктов зависит от многих внешних и внутренних факторов. Отсутствие некоторых из них может вызвать у рыб серьезные нарушения в развитии половых клеток. Особенности этого процесса зависят от вида рыбы и фазы развития овоцитов. Резорбция половых клеток в гонадах рыб происходит не только при нарушении условий размножения (Казанский, 1949; Иванова, 1953; Сакун, 1957; Фалеева, 1965 и др.), но и при нормальных условиях после завершения нереста (Трусов, 1947; Дрягин, 1949; Кошелев, 1961 и др.). В этом случае процесс резорбции половых продуктов считается нормальным физиологическим явлением. У рыб с единовременным икрометанием резорбцируются, как правило, овоциты старшей генерации, у рыб с порционным икрометанием процесс резорбции обычно постепенно захватывает овоциты разных фаз вителлогенеза.

Массовая резорбция половых продуктов отмечена у многих пресноводных и проходных рыб (Фалеева, 1965; Чепурнова, 1964; Кошелев, 1965; Козловский, 1968 и др.). Косвенные причины этого могут быть самыми различными. Это происходит, как правило, в тех случаях, когда более или менее нарушается равновесие между организмом и средой (Петропавловская, 1952; Иванова, 1953; Сакун, 1957; Шихшабеков, 1971).

Европейский угорь, как и некоторые другие рыбы, обладает инстинктом возврата к месту своего рождения для выведения потомства. Это биологическое свойство объясняется сохранением наследственной обстановки для размножения на родине в продолжение многих веков. Вселенные в стадии стекловидного угря, взрослые особи могут длительно задерживаться в водоемах.

Миграция европейского угря происходит на II—III стадии зрелости овоцитов (Кохненко, 1969). Поскольку на этой стадии зрелости не все угри могут попасть на миграционные пути, происходит задержка в развитии овоцитов, что в свою очередь приводит к частичной резорбции последних.

Н. Л. Гербильский (1956) показал, что комплекс внешних факторов через посредство экстерорецепторов

нервной и эндокринной систем обеспечивает переход организма в нерестовое состояние. Сопоставление начальных изменений в овоцитах в условиях, провоцирующих массовую резорбцию, позволяет предположить, что существует некоторое сходство между изменением организма как целого при переходе в нерестовое состояние и при переходе к массовой резорбции овоцитов. Этот процесс протекает под контролем нервной системы, что обеспечивает его осуществление в неразрывном единстве со средой.

Задержка угрей в пресноводных замкнутых водоемах может длиться годами. Создавшаяся обстановка приостанавливает созревание половых продуктов и вызывает процесс резорбции отдельных групп овоцитов.

Наблюдая за состоянием овоцитов размерных и разновозрастных угрей, выращенных в озерах Белоруссии, мы не обнаружили резорбированных овоцитов у молодых угрей. Овоциты этих угрей находятся в стадии протоплазматического роста. Мы почти не наблюдали резорбции овоцитов у нагуливающих угрей. Овоциты этих угрей занимают промежуточное положение между желтыми и серебристыми угрями. По мере роста угрей, когда они приобретают серебристую окраску и становятся покатыми, сильно проявляется инстинкт миграции. Овоциты таких угрей находятся в стадии трофоплазматического роста. Если на пути миграций таких угрей обнаруживается препятствие, возникает обстановка, не отвечающая рефлексам миграции. Угри вынуждены оставаться в пресных водоемах. Развитие овоцитов приостанавливается, и затем происходит обратный процесс.

Процесс резорбции овоцитов угря, вероятно, наступает не сразу. Массовая встречаемость резорбирующихся овоцитов наблюдалась у угрей в возрасте 10 и более лет жизни в пресной воде. Гонады таких угрей имеют розовый цвет, сильно развитую сеть кровеносных сосудов, которые просматриваются как с наружной стороны гонады, так и внутри гонады на срезах.

Наши исследования показали, что не все овоциты в яичнике угря подвергаются одновременной резорбции и менее всего овоциты начальных фаз развития.

Продолжительность процесса резорбции овоцитов угря продолжается, вероятно, долго. В естественных условиях точно установить длительность резорбции ово-

цитов трудно, так как у различных самок она начинается неодновременно и продолжается, надо полагать, в течение всей жизни в пресной воде с момента наступления периода трофоплазматического роста, когда начинается скат. Длительное пребывание в пресной воде с овоцитами периода трофоплазматического роста, вероятно, основная причина их резорбции (Безденежных, 1973).

Исследования овоцитов нагуливающих и покатных угрей, выдерживаемых в бассейнах в течение длительного срока без подкормки (от 40 до 220 дней), свидетельствуют о том, что у нагуливающих угрей резорбции овоцитов не бывает, а у покатных угрей встречаются отдельные единичные резорбированные овоциты. Способность угря к длительному голоданию во время миграций, вероятно, не служит причиной резорбции овоцитов.

Резорбция имеет фагоцитарный характер (Сакун, 1957; Фалеева, 1965, 1967). Клетки фолликулярного эпителия разрушают и поглощают овоциты, которые при реакции торможения становятся как бы чужеродными телами.

Различная степень резорбции овоцитов европейского угря прослеживается на группе наиболее развитых овоцитов с хорошо заметными начальными этапами резорбции.

Строение ядра и состояние плазмы в начальный период разрушения овоцита не отличаются от нормальных. Размеры овоцитов 0,1700—0,3100 мм. Ядро крупное. Ядрышки в ядре расположены по краю близко к ядерной мембране. Однако уже в начальный период резорбции наблюдаются изменения в ядре овоцитов. Многочисленные ядрышки, которые располагались по краю ядра, постепенно укрупняются, образуя одно-два крупных ядрышка и несколько мелких. Изменяется форма ядра. Оно образует выросты, иногда сжимается и вытягивается. Ядерная мембрана становится неразличимой, границы ядра теряют отчетливость и содержимое его сливается с плазмой. Овоциты при этом приобретают неправильную форму. Они начинают уменьшаться и приобретают еще более неправильную форму с многими выростами. После разрушения оболочки и исчезновения ядра начинается фагоцитоз содержимого клетки.

В связи с тем что у европейского угря, вселенного в

замкнутые водоемы, могут возникать нарушения, связанные с отсутствием возможности миграций в течение нескольких лет, явление резорбции овоцитов происходит многократно. Если при этом основная масса овоцитов не затрагивается дегенеративными изменениями, то, оказавшись в благоприятных условиях, угорь, очевидно, достигнув Саргассова моря, отнерестится.

Анализ резорбции половых продуктов у европейского угря показал, что для нормального развития половых клеток требуется определенный комплекс условий. Одним из них является своевременный проход на миграционные пути. Длительная задержка в замкнутых пресноводных водоемах приводит к резорбции овоцитов.

У большинства рыб, как и у других животных, половая деятельность совершается периодически. У видов, размножающихся в течение жизни многократно, онтогенез включает несколько циклов развития гонад. Моноциклические рыбы, к каким относится европейский угорь, имеют один цикл развития гонад и после нереста погибают. До сего времени не решен окончательно вопрос, какие именно клетки в семенниках и яичниках продуцируют половой гормон.

Количество половых гормонов зависит от степени зрелости половых желез: в зрелых половых продуктах самок рыб содержится большое количество полового гормона.

Гормоны одного и того же пола, вводимые рыбам, стимулируют развитие половых индукторов. Одним из них является гормон гипофиза. Как известно, часть гормонов гипофиза поступает непосредственно в кровь, часть изливается в полость мозгового желудочка. Гипофиз рыб влияет своими гормонами на окраску тела, на рост, контролирует развитие половых желез и обладает некоторыми другими функциями.

У высших позвоночных животных выделение гормонов гипофиза находится под контролем нервной системы. Очевидно, так же регулируется внутренняя секреция гипофиза и у рыб. В частности, различные воздействия факторов внешней среды на половые железы осуществляются в основном рефлекторно, через нервную систему, которая вызывает выделение гормона гипофиза, переносимого затем кровью к половым железам (Пучков, 1954).

Особенно тщательно у рыб изучено действие гормона

гипофиза на гонады. Применению инъекций гипофиза для стимулирования созревания половых продуктов у промысловых рыб посвящено много работ (Гербильский 1937, 1939, 1947, 1956, 1964 и др.). Так, находившиеся в садках судаки и лещи, обычно не дозревавшие в них, после инъекции гипофиза выметывали икру. Для этого достаточно было ввести по 2 гипофиза от рыб того же вида, растертых в физиологическом растворе. Н. Л. Гербильский (1947) установил, что содержание гонадотропного гормона в гипофизе у весенненерестующих рыб наиболее низким бывает сразу после нереста. К осени количество гормона в гипофизе значительно увеличивается и держится на высоком уровне вплоть до следующего нереста весной. В отличие от других позвоночных у большинства костистых рыб гонадотропный гормон выделяется клетками промежуточной доли гипофиза. Вначале Н. Л. Гербильский (1938) рекомендовал внутрочерепные инъекции гормона, так как, по его наблюдениям, наибольшая часть секрета гипофиза у рыб поступает непосредственно в полость мозгового желудочка. Однако впоследствии оказалось, что с одинаковым успехом могут применяться и внутримышечные инъекции. Установлено, что у отдельных семейств рыб гормон гипофиза различен (Казанский, 1940). Так, например, опыты по введению лещам гипофизов судака оказались безуспешными. В то же время в пределах одного семейства гормон гипофиза, по-видимому, не специфичен, так как стимуляцию созревания половых желез у сазана можно получить при инъекции гипофиза густеры, у леща — гипофиза воблы и т. д. В более поздней работе Б. Н. Казанский (1951) отмечает, что гонадотропный гормон гипофиза сазана универсален и его введение вызывает овуляцию у рыб — представителей самых отдаленных таксономических групп. Так как гонадотропные гормоны гипофиза выделяются в огромном количестве в моче беременных женщин, то в начале изучения в первую очередь было исследовано действие на половые железы рыб мочи беременных женщин или полученных из нее препаратов (гравидана, пролана).

Инъекции пролана и мочи беременных женщин производили самкам и самцам окуней (Морозова, 1936). В этом случае удалось вызвать созревание половых продуктов и вымет икры и спермы после инъекции больших доз пролана (10—14 инъекцируемых единиц).

Отчетливую положительную реакцию на инъекцию гонадотропного гормона млекопитающих дает вьюн. По Я. Д. Киршенблату (1949), овуляцию у вьюнов легко можно вызвать как путем введения передней доли гипофиза человека, так и посредством инъекции мочи и сыворотки от беременных женщин.

Плацента млекопитающих продуцирует гормоны во время поздних стадий беременности и, хотя гормоны плаценты не идентичны гипофизарным гонадотропным гормонам, они дают сходный эффект. Длительное время ацетонированные гипофизы рыб были единственным средством воздействия на процесс перехода гонад рыб из IV в V стадию зрелости и получения зрелых половых продуктов. Однако получить гипофизы нелегко и, кроме того, они могут воздействовать в основном на рыб родственных видов. В связи с этим в последнее время все более широко применяются для ускорения созревания половых продуктов гормональные препараты — гормоны млекопитающих, которые, как оказалось, не так специфичны и могут применяться для разных групп рыб.

Использованию гормонов млекопитающих для получения зрелых половых продуктов посвящена обширная литература. Ramaswami, Lakshman (1959) изучали действие 20 различных гормонов на созревание икры и нерест сомов. Созревание икры у рыб наблюдалось после инъекции проланов (фолликулостимулирующего и лютеинизирующего гормонов), а также хорионического гонадотропина, дезоксикортикостерон-ацетата, 17-гидрокортикостерона и тиреотропного гормонов. Инъекции давали разные результаты. В некоторых случаях было вызвано созревание икры действием только одного гормона, в другом — только в комбинации с введением подпороговой дозы вещества гипофизов тех же рыб. В некоторых случаях введение гормона млекопитающих не вызывало созревания даже при введении вместе с веществом гипофиза или созревало только небольшое количество икринок.

Ahsan, Hoar (1963), изучая влияние гипофизов на гонады у трехиглой колюшки, отловленной осенью, пришли к выводу, что гипофиз рыб при этом не функционировал и гонады оставались в состоянии, наблюдаемом у рыб поздним летом и осенью, т. е. на первой стадии развития. Исключив влияние гипофиза, авторы проверили

действие гипофизарных гонадотропинов (фолликулостимулирующего и лютеинизирующего гормонов) хорионических гонадотропинов, а также стимулирующего гормона. Применение фолликулостимулирующего гормона не вызывало стимуляции развития гонад до той степени, которая наблюдается в природе у рыб поздней зимой и весной (IV стадия), у 80% рыб, обработанных этим гормоном. Хорионический гормон оказал стимулирующее действие, однако его эффект был слабее, чем лютеинизирующего гормона. Сыворотка жеребой кобылы оказалась более эффективной, чем хорионический гонадотропин. Тиронидный стимулирующий гормон дал такой же эффект, как и хорионический гонадотропин. Свежий экстракт гипофиза лососевых, сохранявшийся в спирту, был слабо активен. Применение этого гипофизарного экстракта не вызвало заметного изменения у рыб: гонады у опытных рыб были развиты немного более, чем гонады у рыб, наблюдаемых в естественных условиях поздним летом и осенью. Гормоны вводились интраперитонеально, обычно три раза в неделю. Общее число инъекций составляло 12—14. Индивидуальная доза использования гипофизарных гонадотропинов на рыбу 0,25 мг, сыворотки жеребой кобылы — 10 и. е. и хорионического гонадотропина — 12,5 и. е. на рыбу. Экстракты гипофизов лососей вводились три раза в неделю в течение 30—40 дней в дозе 13—14 мг ткани гипофиза, что стимулировало развитие гонад у 40% обработанных экземпляров колюшки, однако эти экстракты были значительно менее эффективны, чем препараты, содержащие лютеинизирующий гормон млекопитающих. Опыты Л. Н. Гербильского (1964) также показали, что наряду с ацетонированными гипофизами рыб хориогонин — человеческий гонадотропный гормон хориального происхождения, содержащийся в моче беременных женщин, пригоден для перевода самок вьюна и ерша из IV в V стадию зрелости и получения от них зрелой икры.

Обширный опыт использования гормонов млекопитающих для стимулирования развития гонад и получения зрелых половых продуктов уже применяют при разведении ценных промысловых рыб. Гормоны млекопитающих используют как вместе с гипофизом, так и в чистом виде.

Зрелые половые продукты самок угрей были получены в лабораторных условиях (Fontaine, 1964). Опыты

проводились в бассейнах с замкнутым током морской воды в течение трех месяцев. Подопытным угрям внутрибрюшинно делались гипофизарные инъекции. В результате была получена икра. Действие пролана на самок угрей не вызывает сдвига в созревании половых продуктов. Характер созревания мигрирующих угрей связывается с нейроэндокринной активностью (Fontaine, 1965а, 1965б, 1967, 1968а, 1968б, 1968в).

Lerogé (1946) изучал действие на самок европейского угря фолликулина и тестостерона. Используя однократные инъекции этих гормонов, автор эффекта по стимуляции не получил. Не были получены также и положительные результаты по ускорению развития гонад у стекловидных угрей (6—7 см) при действии гормона.

D'Ancona (1948) проводил опыты по ускорению созревания половых продуктов самцов и самок европейского угря действием различных гормонов. Используя двукратные инъекции в кунжутном масле эстрадиолпропионата, тестеронпрогестерона ДОКА в течение 4,5 месяцев угрям, автор вызвал стимуляцию овогенеза эстрадиолом. Остальные гормоны не дали эффекта.

Инъекция гонадотропного гормона в комбинации с эстрогенным синтетическим гормоном (дипараоксифенилгексаном) либо эстрадиолпропионатом вызывают рост своцитов (Voetius et al., 1962).

Инъецирование самок европейского угря в условиях искусственного содержания с применением гипофиза карпа в сочетании с хорионическим гонадотропным уже при недлительных воздействиях стимуляторов приводит к сдвигу в развитии овоцитов при наличии комплекса факторов внешней среды. Результаты первых опытов, начатых нами в 1972 г., подтверждают возможность сдвига в развитии половых продуктов искусственной стимуляцией.

С целью изучения развития гонад и получения зрелых половых продуктов нами в течение ряда лет проводились эксперименты по искусственному созреванию самцов и самок европейского угря, выращенного со стадии стекловидного угря в водоемах Белоруссии с применением различных гонадотропных препаратов, для чего были разработаны методика и дозировка этих препаратов, частота инъекций и т. д. Все эти вопросы решались с учетом того, что состояние гонад европейского угря к моменту

ската его из пресноводных водоемов соответствует лишь начальным стадиям развития. Поскольку для получения зрелых половых продуктов европейского угря использовались многократные инъекции, то возникала вероятность проявления нежелательных побочных явлений, ведущих к нарушению некоторых физиологических процессов. В связи с физиолого-биохимической перестройкой организма подопытных угрей исследовались такие показатели, как содержание влаги, сухого вещества и жира в процессе созревания в зависимости от инъекции, продолжительности участия в опыте, состояния и зрелости гонад. Данные этих исследований сравнивались с результатами контрольных угрей.

В процессе экспериментов выявлялись наиболее подготовленные к миграции угри, внешние признаки, связанные с созреванием, характер поведения угрей и т. д. Опыты проводились в специально изготовленной установке, предусматривающей длительное нахождение угрей в процессе эксперимента.

Установка представляет собой два круглых бассейна высотой 60 см и диаметром 80 см. Бассейны плотно закрываются крышкой с резиновой прокладкой, что в случае надобности позволяет создать герметичность. Вода в круглые бассейны подается из резервуара (165×120×105 см) по трубам насосом (тип Х-Л-3-51). Таких насосов в установке два: один рабочий, второй аварийный, который включается автоматически в случае прекращения работы первого насоса. Труба у входа в круглый бассейн имеет расширение с узкой щелью. Благодаря расположению такого устройства трубы по касательной к бассейну вода под давлением, ударяясь о стенки круглых бассейнов, образует круговое вращение. Сток воды из круглых бассейнов осуществляется посредством труб. По трубам часть воды непосредственно попадает в резервуар, а часть воды проходит через фильтр, имеющий размеры 105×37×80 см. Фильтр установки служит для очистки воды. Внутри фильтра находятся съемные перегородки с отверстиями, на которые слоями загружается галька и активированный уголь. Проходя через фильтр, вода очищается и через диффузор поступает в резервуар. Благодаря наличию диффузора вода обогащается кислородом воздуха. Объем воды, циркулирующий в установке, составляет примерно 2 м³. Вода в установке имела

соленость 35‰, что достигалось растворением морской соли в водопроводной воде. Учитывая, что в установке многократно циркулирует морская вода, обладающая коррозионными свойствами, все элементы установки выполнены из антикоррозионного материала — нержавеющей стали Х18Н10Т.

Установка снабжена автоматическим устройством, позволяющим поддерживать скорость воды в бассейне, давление и температуру воды. Наряду с автоматическим устройством, регулирующим работу установки, предусмотрены ручное регулирование и настройка.

Инъецирование угрей проводилось интраперитонеально с применением гипофизов карпа, хорионического гонадотропина и смешанной инъекции гипофиза и хорионического гонадотропина. Для контроля в бассейны помещались неинъецированные угри.

Созревание самок европейского угря связано с длительным выдерживанием их в эксперименте. Первые созревшие самки находились в эксперименте около шести месяцев. Использование в качестве инъецируемых веществ гипофиза сазана и хорионического гонадотропина привело в конечном итоге к созреванию отдельных самок. При этом изучались как структурные изменения, так и биохимические процессы, происходящие в гонадах. Так, при микроскопическом изучении гонад, получивших несколько инъекций, происходили сдвиги в развитии. Наблюдались отдельные овоциты, окруженные со всех сторон жировыми каплями, заполняющими гонаду.

В овоцитах просматриваются желточные гранулы, расположенные равномерно по всему овоциту. Овоциты этих угрей имели размер 0,35—0,20 мм, в то время как у контрольных угрей и угрей в природных условиях, выращенных в пресной воде, овоциты 0,25—0,30 мм. Увеличение овоцитов вызвано за счет накопления желтка.

При длительном содержании угрей в эксперименте (3—3,5 мес.) и многократных инъекциях (два раза в неделю) гонады достигают IV стадии зрелости, а овоциты — размеров 0,40—0,50 мм. Еще заметнее увеличилось в них накопление желтка. Увеличение размеров овоцитов и изменения в их структуре, вызванные инъекцией наряду с внешними факторами, свидетельствуют о том, что гормоны являются стимулом к дальнейшему развитию гонад и половых клеток. Однако процесс такого раз-

вития протекает сравнительно медленно. Наряду с изменением в гонадах происходят изменения и в других органах: изменение цвета печени, увеличение сети кровеносных сосудов по всей гонаде, уменьшение кишечника, декальцинирование позвоночника и т. д.

Изменения характеризуются и некоторыми внешними показателями: четче проявляется серебристость в окраске кожи, увеличиваются и становятся выпуклыми глаза, темнеют плавники, припухает анальное отверстие. Степень этих изменений зависит от продолжительности воздействия тропных гормонов, от количества инъекций, получаемых особями. Однако увеличение дозы инъецируемого гормона не всегда ведет к увеличению гонад и ускорению развития овоцитов. Определенную роль при этом, вероятно, играет степень физиологической подготовленности угрей к нерестовым миграциям.

Наконец, при длительном содержании самок в условиях искусственного стимулирования в установке в течение шести месяцев путем инъецирования суспензией гипофиза были получены зрелые половые продукты — икра угря.

Икра угря, как и многих других морских рыб, пелагическая, характеризуется небольшими размерами — 1,2—1,6 мм, с крупной жировой каплей. Оболочка очень тонкая, прозрачная. Из-за слабой окрашенности желтка вся икринка кажется почти прозрачной. Общее количество икринок у созревших самок составляет, по нашим подсчетам, 3 млн. на килограмм веса угря. Характерной особенностью созревших самок является увеличение веса гонад до 90—120 г (в контроле 3—16 г) и размеров по высоте до 5—6,5 см (в контроле 2—3 см). Гонады созревших угрей имеют розовый цвет благодаря большому количеству мелких и крупных кровеносных сосудов по сравнению с контролем. Изменения касались и других органов и тканей.

В связи с физиолого-биохимической перестройкой организма подопытных угрей в процессе созревания половых продуктов под воздействием гонадотропных гормонов нами исследовались морфофизиологические и биохимические показатели органов и тканей экспериментальных и контрольных угрей (Кохненко, Безденежных, Горвая, Дашкевич, 1975). Проводился визуальный анализ состояния органов и тканей, исследована динамика

содержания влаги, сухого вещества и жира у подопытных и контрольных особей в зависимости от характера инъекций, продолжительности участия в опыте, состояния половых продуктов, половой принадлежности особей.

В количественном отношении вода занимает первое место в составе веществ. В жизни рыб, как и всего живого, вода имеет огромное значение, так как является средой, в которой протекают разнообразные физико-химические и физиологические процессы, а также как вещество, участвующее во многих химических и физико-химических реакциях.

В различных тканях количество воды разное. Жировая ткань содержит мало воды, костная несколько больше, еще больше — мышечная ткань.

Вода — наиболее подвижное вещество. Большие изменения в количестве воды связаны с глубокими физиологическими перестройками в организме рыбы в периоды изменения условий обитания, полового созревания, нереста, голодания и т. д. (Строганов, 1962).

В основе физиологической и морфологической дифференциации лежит химическая дифференциация. Разные органы рыб имеют разный химический состав, что обеспечивается разнообразием как количественного, так и качественного состава белков, жиров и минеральных веществ.

Жир в теле рыб является очень лабильным веществом как в количественном, так и в качественном отношении. Имеются рыбы, у которых на протяжении всего года очень мало жира в мышцах (акулы, скаты, треска, пикша, мерланг и др.), и рыбы, большую часть года имеющие высокую жирность (угорь, некоторые сельди и т. д.). Угорь относится к группе рыб, у которых сезонные изменения содержания жира выражены слабо (Шульман, 1972; Thugow, 1957). Жир угрей служит им для созревания гонад, а также источником энергии во время нерестовых миграций (Wiehr, 1932), отложение его начинается рано: по достижении угрем определенного возраста и при весе тела не менее 280 г (Thugow, 1957). По данным автора, к этому времени в скелете содержится 30% жира, в мускулатуре — 28, во внутренних органах — 12 и в коже — до 11%.

По литературным данным, жир у угря накапливается в первую очередь в подкожной соединительной ткани

и в миосептах туловищной мускулатуры до области брюшной полости (Wiehr, 1932; Meyer-Waaden, 1943). В хвостовой части угря жира содержится больше, чем в туловищной (Meyer-Waaden, 1943; Morawa, 1956). Seligo (1911) считает, что с увеличением длины тела угрей возрастает содержание жира. Исследования Thugow (1957) подтверждают сведения Meyer-Waaden (1934) о региональном распределении жира. По Турову, наименьшее количество жира в отрезке сразу за головой. Затем содержание жира вдруг удваивается, но в области туловища количество его остается постоянным; позади ануса оно снова возрастает и в хвостовом отделе достигает максимума. Однако в кончике хвоста количество жира снова понижается.

Наиболее высокое содержание жира Туровым отмечено в позвоночнике угря. При весе тела 300 г оно составляет 28—31%. Несмотря на заведомо малый вес тела, самцы имели лишь незначительно более низкое содержание жира в позвоночнике. За позвоночником по количеству жира следуют мускулатура и соединительные ткани.

Как показывают средние значения содержания жира по самкам, между спинной и брюшной частями нет существенных различий. Содержание жира с брюшной стороны в грудной части немного выше и в анальной — несколько ниже, чем со спинной стороны. Так как при отделении спинной части от брюшной латеральные миосепты, являющиеся, по Wiehr (1932), основным местом концентрации жира, отсекаются тоже, то и возникают незначительные различия.

У самцов дифференцировка выражена заметнее.

На третьем месте по содержанию жира стоят внутренности (без печени). В зависимости от веса тела и корреляции с общим содержанием жира возрастает содержание жира во внутренностях.

По наблюдениям Турова (1957), при весе тела 200 г интенсивность накопления жира постепенно снижается. При достижении массы 300 г вес гонад резко возрастает. Увеличению гонад наряду с прочими факторами способствует отложение жира.

Содержание жира во внутренностях самцов относительно выше, чем у самок с соответствующим весом тела.

Половые различия содержания жира в голове более

значительны, чем в других частях тела: у самцов почти вдвое выше.

Отмечается незначительное содержание жира в печени. Авторам не удалось установить зависимость накопления жира в печени от веса тела, общего содержания жира или от времени года. Seligo (1911) указывал, что в печени содержится 6,7% жира, Могawa (1956) — 6,4%.

По данным Н. Д. Зайцевой (1968), жирность мышц мигрирующих угрей колеблется в пределах 24,7—35,3%.

В работе Jedryczkowski, Fischer (1973) приводятся сведения по изучению метаболизма серебристого угря с точки зрения адаптаций его исходя из факта экономного расходования энергетических ресурсов. По сравнению с другими рыбами у серебристых угрей наблюдается более низкое потребление кислорода, выделение двуокси углерода и азота. У исследованных автором угрей содержание сухого вещества в туловище 45,5—47,1, во внутренностях — 25,0—37,4%. Содержание липидов (процент на сухое вещество) в туловище 44,2—55,1, во внутренностях — 12,7—28,4%.

По нашим данным (Горовая, 1968), у молодых угрей при длине тела 13,2—19,8 см содержание воды составляло в мышцах 70, в печени 80%; жира — в мышцах 9—12, в печени до 6%; общего азота — в мышцах 8—12%. У крупных (желтых) угрей длиной 61—70 см в мышцах до 55% воды, в печени — 70—74%; жира в мышцах 27,5—29,0, в печени — 5,4—5,7%; содержание общего азота в мышцах 12,4—15,2, в печени — 10—13%.

Во время экспериментов по искусственной стимуляции созревания угрей гонадотропными гормонами (1973—1975 гг.) также определялся биохимический состав органов и тканей подопытных животных. Для биохимического анализа пробы брались после измерения, взвешивания угрей, визуального определения стадии зрелости и детального описания морфологического состояния органов зрения, кожи, органов брюшной полости. От каждого угря материал брали индивидуально в связи с тем, что каждый из них получал инъекции по определенной схеме, сроки участия в эксперименте разные, развитие гонад шло специфично. Пробы брали усредненные из мышц, кожи, скелета и отдельных органов: печени, кишечника, половых желез, плавательного пузыря (две-три параллельные навески). Навески дово-

дились до постоянного веса в сушильном шкафу при температуре 85 °С в целях определения содержания в тканях воды и сухого вещества. Общее содержание жира определяли в аппарате Сокслета путем экстрагирования его серным эфиром способом Рушковского по стандартной методике (Лазаревский, 1955; Кривобок и Тарковская, 1962). Содержание жира рассчитывали в процентах на сухое вещество. Цифровые данные обработаны методами вариационной статистики (Рокицкий, 1973).

Различия средних показателей относительного веса органов и тканей экспериментальных и контрольных угрей, содержание воды, сухого вещества и общих липидов статистически достоверны (табл. 6).

Относительный вес скелета, печени и плавательного пузыря самок изменяется в процессе созревания половых продуктов незначительно. Отмечено уменьшение относительного веса мышц на 7,3%, кожи на 2%, кишечника вдвое. У экспериментальных самок абсолютный и относительный вес гонад возрастает в среднем в 7 раз. Значительно отличаются от самок по морфофизиологическим и физиолого-биохимическим показателям созревающие в эксперименте самцы. Относительный вес всех органов самцов в среднем выше; исключение составляют лишь половые железы, вес которых в 5 раз ниже веса гонад самок.

Содержание сухого вещества и общих липидов в мышцах, скелете, коже, печени и кишечнике самцов на 5—10% выше, а в гонадах на 8—14% ниже.

Обращают на себя внимание различия содержания общих липидов самок и самцов: в среднем на 18%. В печени рыб лабильность жиров высокая, что говорит о наибольшей метаболической активности жира именно в этом органе. Затем следует мезентериальный жир, жир соединительной ткани и мышц (Шульман, 1972). Эта разница между самками и самцами у ряда видов рыб объясняется тем, что для обеспечения овогенеза требуется больше энергии, чем для сперматогенеза. У экспериментальных созревающих самок в сравнении с контролем возрастает количество воды в мышцах, скелете, печени и гонадах в среднем на 1—6%. Соответственно в этих органах понижается содержание общих липидов на 2—8%. Содержание сухого вещества в них уменьшается

Биохимический состав органов и тканей европейского угря

Ткани	Угри	Пол	Абсолютный вес, г	Относительный вес, %	Влага, %	Сухое веще- ство, %	Общие липи- ды, % сухого вещества	п
Мышцы	Эксперимент	♀ ♂ ♀ ♀ ♀	206,9 ± 24,80	41,3 ± 2,64	63,9 ± 2,05	35,4 ± 2,05	56,3 ± 2,20	20
	Контроль	♂ ♀ ♀ ♀ ♀	40,7 ± 7,40	49,7 ± 3,90	57,0 ± 1,70	42,9 ± 1,70	65,1 ± 4,40	9
Скелет	Эксперимент	♀ ♀ ♀ ♀ ♀	205,3 ± 16,70	48,6 ± 2,96	60,3 ± 2,71	40,2 ± 2,58	58,8 ± 1,33	9
	Контроль	♂ ♀ ♀ ♀ ♀	34,7 ± 2,26	7,7 ± 0,71	51,8 ± 1,80	48,3 ± 2,10	51,2 ± 3,30	20
Кожа	Эксперимент	♂ ♀ ♀ ♀ ♀	8,6 ± 0,70	11,2 ± 1,60	49,8 ± 2,90	54,4 ± 2,80	58,2 ± 2,80	9
	Контроль	♂ ♀ ♀ ♀ ♀	29,8 ± 1,72	7,2 ± 0,63	45,6 ± 1,28	54,9 ± 1,28	59,3 ± 1,33	9
Печень	Эксперимент	♂ ♀ ♀ ♀ ♀	37,3 ± 3,30	7,1 ± 0,70	59,6 ± 1,60	40,4 ± 4,70	20,2 ± 1,40	20
	Контроль	♂ ♀ ♀ ♀ ♀	9,3 ± 1,50	12,3 ± 1,90	54,0 ± 3,40	45,9 ± 3,40	28,1 ± 3,50	9
Гонады	Эксперимент	♂ ♀ ♀ ♀ ♀	37,7 ± 1,54	9,0 ± 0,93	61,3 ± 1,48	38,8 ± 1,49	19,9 ± 2,36	9
	Контроль	♂ ♀ ♀ ♀ ♀	5,1 ± 0,40	1,1 ± 0,10	74,8 ± 0,90	25,2 ± 1,10	33,3 ± 1,80	21
Кишечник	Эксперимент	♂ ♀ ♀ ♀ ♀	1,0 ± 0,20	1,3 ± 0,20	72,0 ± 2,00	27,9 ± 2,00	51,5 ± 5,60	9
	Контроль	♂ ♀ ♀ ♀ ♀	3,9 ± 0,31	0,9 ± 0,23	73,1 ± 1,40	26,9 ± 1,04	38,2 ± 1,37	9
Плавательный пузырь	Эксперимент	♂ ♀ ♀ ♀ ♀	29,1 ± 8,50	7,5 ± 3,90	67,5 ± 1,60	32,5 ± 1,70	58,8 ± 1,90	21
	Контроль	♂ ♀ ♀ ♀ ♀	0,8 ± 0,20	1,5 ± 0,30	75,8 ± 2,80	24,2 ± 2,80	44,4 ± 5,10	9
Кишечник	Эксперимент	♂ ♀ ♀ ♀ ♀	4,2 ± 0,75	1,0 ± 0,16	61,5 ± 1,37	38,5 ± 1,39	63,3 ± 2,16	9
	Контроль	♂ ♀ ♀ ♀ ♀	2,9 ± 0,50	0,6 ± 0,08	72,0 ± 2,00	27,9 ± 2,80	41,9 ± 4,90	21
Плавательный пузырь	Эксперимент	♂ ♀ ♀ ♀ ♀	0,8 ± 0,20	1,1 ± 0,20	62,6 ± 3,40	37,4 ± 3,40	55,7 ± 1,40	9
	Контроль	♂ ♀ ♀ ♀ ♀	5,4 ± 0,55	1,3 ± 0,12	73,1 ± 2,84	26,8 ± 2,84	36,6 ± 1,41	9
Плавательный пузырь	Эксперимент	♂ ♀ ♀ ♀ ♀	1,4 ± 0,20	0,3 ± 0,03	82,4 ± 1,00	17,0 ± 1,00	22,1 ± 1,70	20
	Контроль	♂ ♀ ♀ ♀ ♀	0,4 ± 0,06	0,5 ± 0,07	84,7 ± 1,29	15,4 ± 1,34	21,4 ± 2,18	9
Контроль	Контроль	♂ ♀ ♀	1,3 ± 0,16	0,3 ± 0,09	80,7 ± 0,48	19,3 ± 0,50	22,9 ± 2,84	9

в среднем на 1—6%. В коже экспериментальных самок воды становится меньше, сухого вещества — больше, количество общих липидов остается практически неизменным. У самок подопытных угрей в процессе созревания половых продуктов происходит использование жира печени, скелета и мышц, чем объясняется наиболее интенсивное жиронакопление в этих органах при подготовке к нерестовым миграциям. Это положение подтверждается также в ряде работ (Чеченкин, 1951; Зайцева, 1968; Jedruczkowski, Fischer, 1973 и др.).

Данные исследований, позволивших установить изменение относительного веса печени, гонад, кишечника, скелета и кожи, а также некоторые физиолого-биохимические закономерности подтверждают предположение о повышенной физиологической активности серебристых угрей перед подготовкой к нерестовым миграциям и в процессе созревания половых продуктов.

Экспериментальные данные по созреванию европейского угря указывают на сложность этого процесса. Существенное действие гипофиза и других гонадотропных гормонов осуществляется при наличии комплекса биотических и абиотических факторов (Кохненко, Безденежных, 1974, 1975а, 1975б, 1976; Кохненко, Безденежных, Горовая, Дашкевич, 1975).

Изменения, возникающие при развитии воспроизводительной системы в результате приспособления к условиям среды, имеют большое значение. Литературные данные указывают на то, что воспроизводительная система рыб пластична, но у некоторых из них она проявляет признаки консерватизма (Гербильский, 1947; Кузьмин, 1957). Знание таких показателей поможет правильному воздействию гормонов, или комплекса гормонов, ускоряющих процесс созревания. Для европейского угря в процессе созревания такие данные отсутствуют. Проведенные нами многократные эксперименты позволили в деталях проследить процесс созревания у угрей с различной степенью подготовленности к нерестовым миграциям. Исследования Г. В. Самохваловой (1941), В. Ф. Натали и А. И. Натали (1947), Б. Н. Казанского (1951, 1962 и др.) указывают на зависимость темпа полового созревания от факторов внешней среды. Отмечается большая важность правильного понимания закономерностей развития половых продуктов рыб, поскольку

гаметогенез у разных рыб имеет свою существенную специфику, которую необходимо учитывать наряду с теми условиями, которые необходимы для прохождения каждой фазы овогенеза и сперматогенеза (Исаев, Карзинкин, Никольский, Черфас, 1965).

При развитии воспроизводительной системы отдельные периоды и фазы могут задерживаться в связи с условиями существования. Так, резкие изменения в продолжительности фазы малого роста овоцитов и возможности задержания развития ее на ряд лет под влиянием внешних условий отмечали В. А. Мейен (1944), В. З. Трусов (1949), П. А. Дрягин (1952) и др. Может измениться тип икрометания, например единовременное икрометание может превратиться в порционное и обратно, длительность отдельных стадий зрелости яичников, вследствие чего меняются как сроки достижения половой зрелости, так и время икрометания.

Одним из факторов, влияющих на развитие половых продуктов, является питание. Отмечено, что у некоторых видов рыб в зависимости от вида питания может наступить полное торможение созревания половых желез или, по крайней мере, задержка в их развитии. Так, например, у карпов, выращенных на естественных кормах, созревание половых желез, несмотря на одинаковый возраст, наступало быстрее, чем у рыб, выращенных на искусственном корме (Пучков, 1954).

Многие рыбы во время размножения прекращают питаться, что приводит не только к изменению тканей кишечника, но и других органов и тканей. Накопленные угрем в период нагула вещества расходуются на формирование половых продуктов.

Мы исследовали гонады как покатных угрей, выловленных из оз. Нарочь угреловушкой, так и гонады угрей, выловленных неводами. Угри содержались без подкормки в двух бассейнах, имеющих объем воды 6 м³, в аквариальной комнате при комнатной температуре с начала весны до поздней осени. На дне аквариумов находились асбестовые трубы, в которых угри укрывались от дневного света. Температура воды колебалась в весенне-летние месяцы от 17 до 19°, а осенью и зимой — от 14 до 16°. Содержание кислорода 5,5—6,7 мг/л.

Угри из неводов прожили в аквариуме 40—100 дней и не достигли той степени зрелости, которая соответст-

вует покатым угрям, хотя по внешним признакам, в том числе и наличию серебристой окраски, они не отличались от покатных угрей. Угри, выловленные угреловушкой, прожили 150—220 дней (самки) при незначительной потере в весе.

Ооциты угрей, выловленных неводами, различаются как по величине, так и по степени развития (рис. 8). Форма ооцитов округлая или угловатая. Диаметр

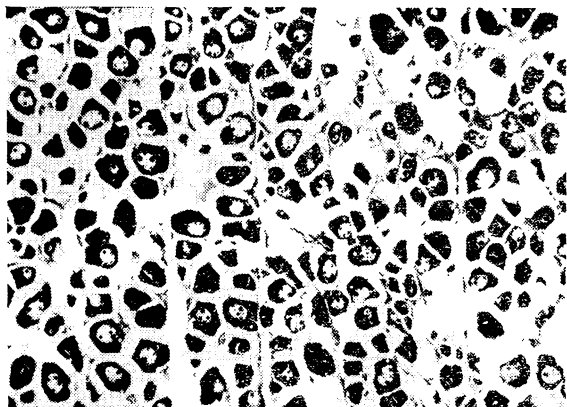


Рис. 8. Срез через яичник нагуливающегося угря. Длина рыбы 68 см, вес 585 г. Объектив 10X, окуляр 7X

0,0420—0,1050 мм. Среди ооцитов есть ядра как с крупными ядрышками, так и с мелкими. Хроматин в ядре располагается равномерно в виде мелких гранул. Границы ядра четко очерчены. Ядра имеют округлую форму и расположены, как правило, в центре ооцита. Оболочка ооцитов тонкая, без видимой структуры. Единичные вакуоли или группы вакуолей расположены по всей плазме. Клетки, имеющие значительную вакуолизацию, встречаются редко. У наиболее крупных ооцитов вакуоли располагаются по краю цитоплазмы возле оболочки. В вакуолях отсутствуют включения, характерные для ооцитов желтых угрей.

У угрей, выловленных угреловушками, яичники имеют ярко выраженную складчатость, они бледно-розовые или розовые. На некоторых яичниках хорошо просматривается сеть кровеносных сосудов. Ооциты этих угрей

можно отнести к периоду трофоплазматического роста, на что указывает как размер их (0,0840—0,1890 мм), так и характер расположения ядрышек в ядре и вакуолей в цитоплазме. Ооциты имеют округлую или овальную форму. Ядро ооцита округлое, четко очерченное. По периферии ядра расположены округлые ядрышки различной величины. Они тесно примыкают к оболочке ядра или расположены по всему ядру. Оболочка ооцита без видимой структуры. Причем степень вакуолизации очень велика. В отдельных ооцитах вакуоли занимают почти всю цитоплазму.

В гонадах таких угрей мы не наблюдали массовой резорбции ооцитов, несмотря на длительность голодания. Отдельные единичные резорбированные ооциты, относящиеся к периоду трофоплазматического роста, в какой-то степени имеют некоторые отклонения от нормы, но общая картина состояния ооцитов в гонаде указывает на то, что длительное голодание не основная причина резорбции ооцитов у угря.

Различия в состоянии половых клеток угрей, выловленных неводами и угреловушками, объясняются, вероятно, степенью готовности угрей к миграции, так как в невода попадают нагуливающиеся и покатные угри, а в угреловушки — покатные. Сравнивая состояние ооцитов угрей из неводных уловов с желтыми угрями, можно отметить, что ооциты этих угрей занимают промежуточное положение между желтыми и серебристыми покатыми угрями. На это указывают размер ооцитов, структура ядра и вакуолизация цитоплазмы. Гонады нагуливающихся угрей имеют, как правило, небольшой вес (0,4—4,8 г), слабую складчатость, довольно тонкие. Цвет их беловато-розоватый или розовый.

Половые железы нагуливающихся и покатных угрей самцов заполнены сперматогониями. Сперматогонии располагаются группами, которые полностью обрамляются соединительнотканными тяжами. В результате этого образуются семенные каналцы. С завершением формирования семенных каналцев семенники переходят во II стадию зрелости. Такое состояние семенников наблюдается у серебристых самцов угрей, попадающих как в невода, так и в угреловушки. Половые железы самцов на этой стадии зрелости имеют розоватый цвет. Заметных увеличений семенников не наблюдается.

Половые клетки самца, голодавшего 510 дней, представлены сперматоцитами (рис. 9). Наличие сперматоцитов в половых железах указывает на период волны сперматогенеза, которому предшествовали массовое деление сперматогоний и формирование сперматоцитов. Семенники имеют заметное покраснение, вызванное гиперемией.

Способность мигрирующих на нерест европейских угрей к длительному голоданию — физиологическое при-

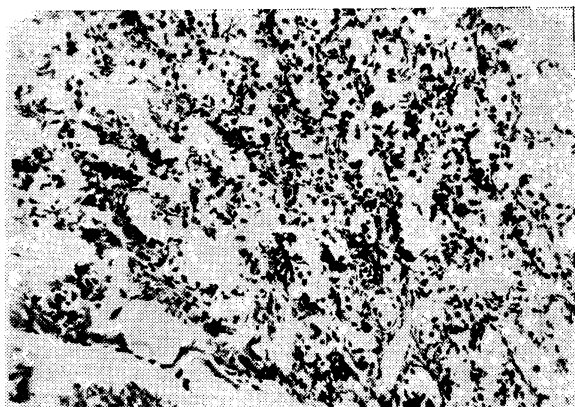


Рис. 9. Семенник угря периода волны сперматогенеза. Длина рыбы 48 см, вес 170 г. Объектив 40X, окуляр 7X

способие. Мигрирующие угри в аквариумах могут выживать более 500 дней при голодании, т. е. почти в 2,5 раза больше, чем требуется им времени для преодоления миграционного пути. При этом расход энергетических запасов на поддержание жизни в сутки составил всего около 120 мг (Кохненко, Безденежных, 1972).

Влияние биотических и абиотических факторов на развитие воспроизводительной системы и половых продуктов европейского угря в пресноводный период жизни сказываются на готовности его к нерестовым миграциям и определяют скат из пресноводных водоемов. Процессы роста, развития, созревания направлены на завершение данного периода и, вероятно, определяются узкоспециализированной биологией размножения этого вида (Безденежных, 1973а).

Сперматогенез. Изучение сперматогенеза у рыб позволяет судить о степени развития половых желез и характеризовать зависимость между возрастом, ростом и развитием воспроизводительной системы на протяжении процесса полового созревания. У европейского угря в отличие от большинства рыб половой цикл связан с нерестовыми миграциями. В пресноводный период жизни самцов угрей осуществляются лишь некоторые этапы созревания половых желез. В последующем созревание зависит не только от условий внешней среды, но и от адаптивных возможностей организма.

Для характеристики развития мужских половых желез, как и развития женских половых желез, у различных видов рыб выделяют периоды развития и стадии зрелости семенников.

В литературе довольно подробно описаны процессы сперматогенеза у рыб (Кулаев, 1927, 1939, 1944; Дрягин, 1952; Конрадт, 1956; Кузьмин, 1954, 1957, 1967; Трусов, 1971 и др.). В результате тщательного изучения макро- и микроскопических изменений годового цикла С. И. Кулаев (1939) составил шкалу зрелости для определения степени зрелости семенников плотвы. Для большинства рыб в настоящее время в развитии мужских половых желез на протяжении процесса полового созревания с морфологической точки зрения выделяют сперматогониальный период и период волны сперматогенеза. В сперматогониальный период половые клетки представлены сперматогониями. В это время отмечается сходство морфологических признаков овогоний и сперматогоний. Источником пополнения запаса половых клеток является митотическое размножение сперматогоний у рыб. Для периода волны сперматогенеза характерны последовательное деление и уменьшение размеров половых клеток.

Развитие мужских половых клеток проходит через несколько стадий, которые охватывают период от начала размножения первичных половых клеток до формирования зрелых спермиев.

На первой стадии (размножение) происходит интенсивное митотическое деление крупных первичных сперматогониев, расположенных в стенках семенных канальцев или разбросанных среди фолликулярных клеток и клеток стромы семенника. Этот процесс приводит к об-

разованию большого числа более мелких сперматогониев. На определенном этапе развития сперматогонии вступают в стадию роста и с этого момента называются сперматоцитами I порядка. В это время в ядре сперматоцита происходят сложные преобразования, связанные с подготовкой к делениям созревания и придающие сперматоцитам I порядка черты, позволяющие легко отличить их от половых клеток других стадий.

С наступлением стадии созревания каждый сперматоцит делится на два сперматоцита II порядка, которые в свою очередь производят по два сперматиды. Сперматиды вступают в стадию формирования и преобразуются в зрелые спермии.

Для семенников, так же как и для яичников, различают несколько стадий зрелости, соответствующих различным периодам развития мужских половых клеток: I стадия соответствует сперматогониальному периоду, II стадия соответствует периоду волны сперматогенеза, III стадия — нерест; волна сперматогенеза завершена, семенные ампулы заполнены сперматозоидами. IV стадия — посленерестовое состояние.

В случаях, когда отдельные фазы сперматогенеза у рыб четко разграничены и не происходит взаимного наложения фаз, весь цикл подразделяют обычно на шесть стадий (Сакун и Буцкая, 1963).

Встречаемость самцов угрей в уловах из естественных водоемов незначительна. Так, из Нарочанских озер нами было проанализировано в различные годы более 1000 экз. взрослых угрей, из них самцов 14. В уловах из оз. Лукомльское встречаемость самцов гораздо больше вследствие преграждения р. Лукомки, вытекающей из озера, в момент зарыбления этого водоема стекловидным угрем. Самцы на ранних стадиях развития наблюдаются при исследовании молоди угрей, выращенных в пруду и аквариумах (Кохненко, Безденежных, 1973).

После дифференциации в женской железе гонии дают начало образованию овогониям, а в мужской — сперматогониям. Сперматогониальный период у угря начинается при достижении особями размера 24 см. При этом некоторые клетки хотя и не отличаются от гоний, но их формирование и развитие идут в сторону сперматогоний, поскольку чаще всего гонады, развивающиеся в направлении женского пола, отличаются от мужских тем, что

каждый овогоний окружается фолликулом и лишь затем начинается его рост; сперматогонии же располагаются массами в гнездах.

Половые железы угря в этот период представлены очень тонкими прозрачными тяжами, которые с трудом просматриваются невооруженным глазом. Цвет их слегка розоватый. Оболочка семенника, стенки семенных канальцев и межканальцевая ткань состоят из герминативных элементов, образующих строуму гонады. Как и половые клетки, большинство из этих элементов претерпевают изменения на протяжении полового цикла. Состояние половых элементов на всем протяжении железы одинаковое. Максимальные размеры сперматогоний невелики (0,0126—0,0168 мм). Диаметр ядра сперматогоний 0,0084—0,0126 мм.

Продолжительность сперматогониального периода в естественных условиях точно установить невозможно, так как процесс сперматогенеза у различных особей начинается в разное время и зависит от роста особей. Кроме того, на этой стадии угри, вероятно, уже начинают скатываться. Как считает С. В. Кохненко (1969), особи, имеющие тенденцию развиваться в самцов, в основной массе уходят из пресных вод до окончательного становления пола. Появление семенника со сперматогониями у угрей, выращенных в пруду, наблюдалось в возрасте 3 лет.

На протяжении сперматогониального периода, одновременно с увеличением массы железы, количество сперматогоний постепенно увеличивается. Сперматогонии отделены друг от друга многочисленными соединительно-тканными клетками, которые принимают участие в формировании ампул. Вплотную к сперматогониям примыкают фолликулярные клетки с типичными вытянутой формы ядрами. Стенки ампул у угря толстые (рис. 10), вероятно, потому, что на этой стадии уже идет накопление питательных веществ в семеннике угря, которому предстоит длительная миграция.

По мере роста семенники становятся дольчатыми, содержащими до 50 долек с многочисленными канальцами. Цвет семенников розовый. В семенниках развита сеть кровеносных сосудов и наблюдается отложение жировых накоплений.

С переходом самцов в стадию серебристого угря ко-

личество сперматогоний увеличивается. Ампулы семенных канальцев заполняются сперматогониями. В сперматогониях различимо ядро, в середине которого имеется ядрышко. К этому времени самцы угрей достигают длины 42—50 см и массы 125—200 г. Вероятно, в таком состоянии семенники остаются в течение всего пресноводного периода жизни угря.

Половые клетки периода волны сперматогенеза нами были обнаружены при длительном выдерживании угрей

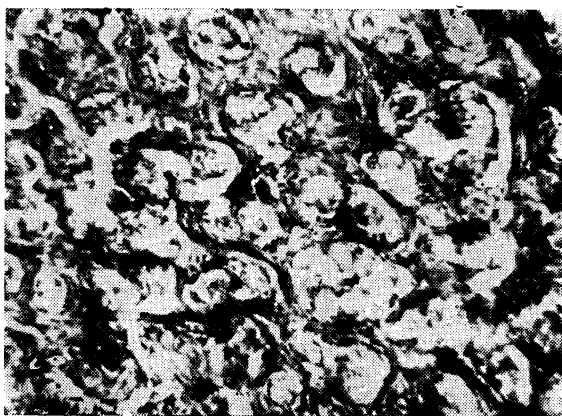


Рис. 10. Семенник угря. Длина рыбы 43 см, вес. 125 г. Объектив 40 \times , окуляр 7 \times

без подкормки в бассейнах в течение 150—510 дней. Гонады этих угрей заполнены сперматоцитами, которые имеют меньший размер по сравнению со сперматогониями. В отличие от овогенеза при сперматогенезе угря самыми крупными половыми клетками являются первичные сперматогонии. В дальнейшем для сперматогенеза характерны последовательное деление и уменьшение размеров половой клетки. Первичные сперматогонии делятся, в результате чего образуются сперматогонии последующих генераций. Семенные канальцы угря на этой стадии развития в большей степени заполняются сперматоцитами (рис. 11). У угрей из пресных водоемов нам удалось наблюдать лишь сперматоциты первого порядка. Дальнейшее развитие половых клеток угря в естест-

венных условиях, вероятно, происходит на путях миграций или по достижении угрями мест нереста.

Детальное изучение ультраструктур половых клеток европейского угря периода волны сперматогенеза (Billard, Ginsburg, 1974) дает картину развития половых клеток и их структуру. Так, сперматиды имеют сферическое ядро с равномерно расположенным хроматином, которые в процессе сперматогенеза уплощаются, удлиняются, в них происходит конденсация хроматина. Спер-

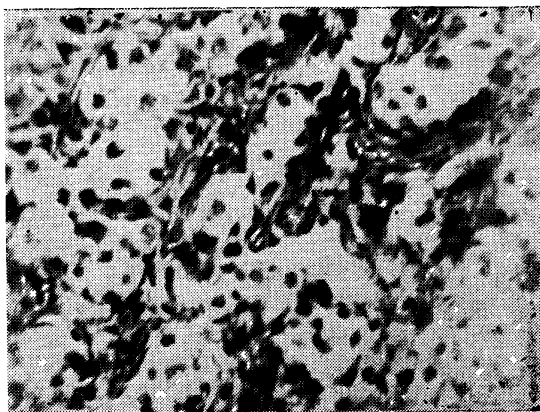


Рис. 11. Семенник угря. Длина рыбы 48 см, вес 170 г. Объектив 100X, окуляр 7X

матиды соединены друг с другом цитоплазматическими мостиками. В их цитоплазме много митохондрий. У сперматоцитов второго порядка количество митохондрий резко снижается, у сперматозоидов остается по одной митохондрии, которая в момент удлинения сперматозоида локализуется в дистальной части головки. Центриоли располагаются под углом 70° друг к другу, размер дистальной центриоли 0,35 мкм, проксимального триплета 0,7—0,8 мкм. При удлинении ядра сперматозоида триплет образует 2 сетчатки, присоединенные к ядерной мембране. В процессе сперматогенеза развиваются и исчезают цитоплазматические образования с регулярно чередующимися светлыми и темными полосами и фиброзные цилиндрические образования, связанные с митохондриями и с перицентриолярными сателлитами.

Для определения степени зрелости половых желез важнейшим критерием является степень развития половых клеток. До начала волны сперматогенеза в семенниках угря имеются только сперматогонии. Длительность пребывания семенников в таком состоянии зависит от времени пребывания угря в пресной воде. С наступлением благоприятных условий, которые у угря связаны с миграцией, в семенниках начинается волна сперматогенеза. Как происходит этот процесс в природных условиях и насколько долго он затягивается у угря, пока неизвестно. Достаточно четко можно определить только I стадию и начало II стадии. Последующие стадии проходят при определенных условиях, не связанных с жизнью угрей в пресной воде.

Таким образом, у европейского угря в пресноводный период отмечаются лишь начальные стадии созревания семенников. Заметный сдвиг в сперматогенезе, связанный с действием гормонов, происходит под влиянием течения, солености и других факторов и завершается, вероятно, в Саргассовом море.

С целью получения зрелых половых продуктов самцов угрей нами проведены опыты по специально разработанной методике с использованием инъекций гипофиза, витамина Е и хорионического гонадотропина.

Подопытные угри-самцы имели длину от 42 до 51 см (средняя 48 см), вес от 110 до 255 г (средний 163 г) и были разделены на две группы. Первая группа содержалась в пресной воде, а вторая была помещена в специально изготовленную установку с замкнутым течением и искусственной морской водой (соленость от 10 до 35‰, течение 0,5 м/с, температура 26—28 °С, содержание O₂ 10—12 мг/л). Контрольные угри как в пресной, так и в искусственной морской воде инъекций не получали.

Через 30 дней от самца (длиной 45 см, весом 120 г), содержащегося в установке, впервые были получены зрелые половые продукты (рис. 12). Перед появлением зрелой спермы у угря отмечены некоторые внешние признаки: окраска с четко выраженной серебристостью, брюшко белое с ярко очерченными границами, бока темного цвета с металлическим блеском. Глаза значительно увеличены и выпуклые. Челюсти приплюснуты, причем нижняя несколько выдается вперед.

Первая порция спермы около 1 мл была средней гу-

стоты молочно-белого цвета. Вторая, полученная после следующей инъекции, увеличилась до 4—5 мл. Однако сперма этой порции была жидкой и имела вид разбавленного молока голубоватого оттенка. Концентрация сперматозоидов европейского угря составляет около 50 млн. в 1 мм³ спермы. Головка спермиев имеет овальный, округлый, а у отдельных экземпляров несколько удлинённый вид диаметром 2—4 мкм. Большую часть

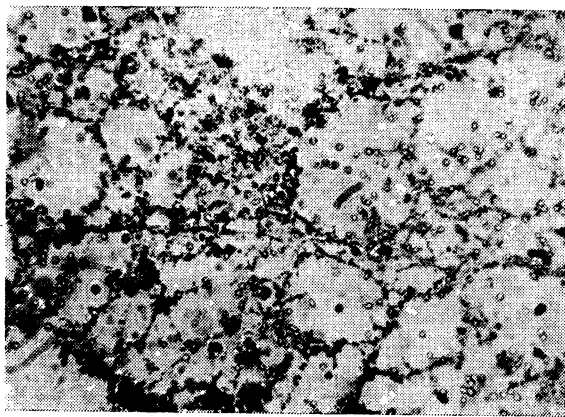


Рис. 12. Сперма угря. Длина рыбы 45 см, вес 120 г. Объектив 40X, окуляр 7X

головки спермия занимает ядро, вокруг которого узким слоем располагается цитоплазма.

Ультраструктурные исследования сперматозоидов европейского угря (Billard, Ginsburg, 1974) показали, что они характеризуются банановидной формой, отсутствием акросомы и промежуточного участка. Строение подвижного жгутика типа 9+0. При этом выявляются такие прогрессивные черты организации, как удлинение ядра головки и конденсация хроматина. Данные изучения сперматозоидов японского угря (Colak, Yamamoto, 1974) указывают на то, что они состоят из серповидной головки, небольшой средней части и жгутикообразного хвоста длиной около 30 мкм также типа 9+0. Головка сперматозоида длиной 6,3 мкм и диаметром 1,1 мкм не содержит акросомы; на срезах в ней выявляются по 1—3 вакуоли с неотчетливо выраженными ограничивающи-

ми мембранами. В периферической зоне средней части сперматозоида имеется значительное скопление митохондрий. У изученного вида, по мнению авторов, сперматозоиды существенно не отличаются от описанного у других костистых рыб.

Сперматозоиды угря приходят в активное движение при контакте с водой, особенно в воде с концентрацией солей 35‰. Основная масса сперматозоидов совершает криволинейные движения. Часть половых клеток движется по прямой либо совершает движения из стороны в сторону. Некоторые сперматозоиды незначительно колеблются на месте. Характер движения их изменяется в зависимости от времени и определяется, вероятно, наличием половых клеток различной степени зрелости.

Поведение сперматозоидов в различных разбавителях, разработанных для теплокровных животных, различное: они остаются неподвижными в искусственном растворе и не активируются при перенесении их в водную среду (Кохненко, Безденежных, Горовая, 1974; Кохненко, Безденежных, 1975).

При последующих экспериментах (опыты 1974 и 1975 гг.) в условиях искусственного содержания под действием гонадотропных гормонов наличие созревших самцов составляло 100%.

С целью созревания гонад угрей из водоемов Белоруссии мы использовали в экспериментальных условиях наряду с гипофизами сазана и карпа хорионический гонадотропин Минского завода эндокринных препаратов в различных дозировках и различной частотой инъекции. Изучение эффективности хорионического гонадотропина проводилось на одновозрастных особях из одного и того же водоема в одинаковых условиях эксперимента. Поскольку степень состояния гонад — основной показатель зрелости, частота инъекций, количество вводимого гормона определяются этими показателями. Для рыб, не совершающих длительных нерестовых миграций, как количество инъекций, так и дозировки невелики. Так, для созревания самцов кефали наиболее эффективной оказалась дозировка хорионического гонадотропина 20 м. е. на 100 г веса рыбы (Shehaden, Madden, Dohl, 1973). При этом отмечалось не только созревание самцов, но и указывалось на хорошее качество спермы и отсутствие резорбции.

Начало исследования действия гонадотропных гормонов на самцах европейских угрей было положено Fontaine, Tuzet (1937). Используя для инъекции мочу беременных женщин первых месяцев беременности, содержащую хорионический гонадотропин, авторы добились созревания самцов угрей. Внутримышечное введение по 2 см³ в течение длительного эксперимента вызвало у отдельных особей полное созревание и появление зрелых сперматозоидов. Опыты проводились с угрями, содержащимися в морской воде, концентрация солей которой 35‰.

Опыты датских исследователей (J. Voetius, I. Voetius, 1967) показали, что при внутримышечном инъектировании самцов угрей чистым хорионическим гонадотропином из расчета 250 и. е. на штуку при частоте инъекций один раз в неделю через 65—80 дней были получены зрелые половые продукты европейского угря. Концентрация солей в воде, в которой содержались угри, составляла 27‰.

Опыты по созреванию угрей проводились также и в пресной воде. Nilge (1976), подводя результаты ранее выполненных опытов по искусственному созреванию угрей, считает, что свет и содержание солей оказывают значительно меньшее влияние на половое созревание самцов. По мнению автора, на продолжительность полового созревания самцов влияет температура воды.

Исследование гонадотропинов на самцах европейских угрей дало положительный результат при дозировке 100 и. е. на штуку при весе рыб 88—101 г (Bieniarz, Epler, 1975). При этом авторами испытывались два гонадотропина различных фирм. Оба препарата дали положительный эффект.

Созревание самцов угрей под действием гонадотропина при различных дозировках, в чистых и смешанных инъекциях, при различных условиях содержания отмечено и для японского угря (Ochiai, Umeda, Ota, 1972; Colak, Yamamoto, 1974; Yamamoto, Kasuga, Omori, 1974).

В связи с тем что авторы пользуются различными единицами при оценке количества гонадотропного гормона как на единицу веса рыбы, так и без учета веса (на штуку), сравнить эффективность тех или иных дозровок не представляется возможным.

Результаты действия хорионического гонадотропина на созревание самцов угрей в условиях нашего эксперимента показали, что хорионический гонадотропин, вводимый интраперитонеально из расчета 250—300 м. е. на 100 г веса рыбы, дает положительный результат. При этом самцы созревают в течение месяца при 9—10 инъекциях. При последующей проверке экспериментальных исследований было выяснено, что частота инъекций при таких дозировках и увеличение дозы вдвое мало влияет на процесс созревания. Различные абиотические факторы (течение, температура, соленость и т. д.), вероятно, оказывают влияние лишь в какой-то степени. Как и при созревании самок, видимо, большую роль играет физиологическая подготовленность особей к нерестовым миграциям.

В литературе отсутствуют данные о качестве спермы угрей, полученной искусственным путем, в связи с тем, что одновременное получение зрелых половых продуктов самцов и самок затруднительно. Нет также данных о длительном хранении спермы угря. Однако, учитывая опыт получения оплодотворенной икры и личинок японского угря (Yamamoto, Yamauchi, 1974), можно предположить, что качество спермы, полученной в результате действия хорионического гонадотропина, удовлетворительное.

СТРОЕНИЕ ОРГАНА ОБОНЯНИЯ

Орган обоняния наряду с другими органами чувств играет в жизни животных важную роль.

Говоря о зрительных, слуховых, кожных, обонятельных, вкусовых и других анализаторах, И. П. Павлов (1926) отмечал, что они «есть то, что до сих пор носило название органов чувств». Анализатор, по определению И. П. Павлова,— единая функциональная система, состоящая из трех отделов: периферического, проводникового и центрального, представленного в коре больших полушарий мозга.

Способность обонятельных рецепторов реагировать на удивительно малые концентрации пахучих веществ вызывает интерес к механизму обонятельной функции. Запросы развивающейся бионической науки, стремящейся создать совершенные детектирующие и различающие запаховые датчиковые устройства, приковывают к проблеме обоняния пристальное внимание многих отечественных и зарубежных ученых. Обонятельный анализатор — весьма многообещающий объект бионических исследований. Возможности обонятельных органов животных — чувствительность, избирательность, ширина диапазона воспринимаемых запахов — превосходят аналогичные показатели современных аналитических методов и приборов (Гайнулина, 1970). В ближайшее десятилетие предполагается подробно изучить «субстрат» обоняния, т. е. будут выделены и описаны макромолекулы, непосредственно входящие в состав рецептивных участков, и подробно исследовано их взаимодействие с одорантами. Возможно, за это время будут разработаны подходы к установлению общих закономерностей кодирования информации в периферической обонятельной системе позвоночных (Королев, 1973).

В конце XIX ст. существование у рыб обоняния независимо от вкуса считалось спорным. Многие исследователи, исходя из представления, что характерным признаком обоняния является восприятие газообразных веществ, отрицали наличие обоняния у водных животных.

По данным ряда исследователей (Винников и Титова, 1957; Hasler, 1957; Винников, 1971; Бронштейн, 1974), процесс восприятия запахов осуществляется благодаря контакту пахучих частичек с влажной поверхностью обонятельного эпителия. Раздражитель может воздействовать на нервные окончания лишь после того, как растворится на поверхности клеток слизистой оболочки носовой полости. Следовательно, восприятие запаха — химически-водный процесс. Экспериментально доказано (Strieck, 1924), что обонятельные и вкусовые рецепторы стимулируются качественно различными веществами. Выработывая у слепых гольянов условные рефлексy на запах и на вкусовые вещества, автор показал, что после удаления у подопытных рыб переднего мозга, где локализованы обонятельные центры, реакция на пахучие вещества полностью исчезала, а рефлексy на вкусовые вещества сохранялись.

М. П. Аронов (1962) приходит к заключению, что все рецепторы в соответствии с особенностями их функционирования в процессе добывания пищи можно разделить на рецепторы специфической и неспецифической сигнализации. С помощью рецепторов, относящихся к I группе, рыба способна определить пищевое значение объекта, рецепторы II группы не дают этой возможности. Обоняние и вкус относятся к рецепторам специфической сигнализации.

Вопросам морфологии органа обоняния рыб посвящено значительное количество работ. Во многих из них основное внимание уделялось изучению строения рецепторной части анализатора (Догель, 1886; Retzius, 1892; Jagodowski, 1901; Liermann, 1933; Laibach, 1937; Шмальгаузен, 1962; Pfeiffer, 1963, 1964, 1965, 1971; Бронштейн, 1969, 1974; Бахтин, Филюшина, 1969; Попова, 1971; Каррог, 1972; Девицына, 1972; Бахтин, 1976 и др.). Аfferентный путь, средние и центральные части анализатора описали Holmgren (1920), Allison (1953), Я. А. Винников и Л. К. Титова (1957), Н. В. Бодрова (1960, 1962, 1965), Г. В. Девицына (1972, 1972а, 1973 и др.). Выяв-

лению связи между строением головного мозга, степенью развития органов чувств и соответствующих центров, с одной стороны, и экологией вида — с другой, посвящены исследования Р. Я. Брагинской (1948, 1948а), Е. Н. Павловского и М. М. Курепиной (1953), А. П. Андрияшева (1955), А. Н. Световидова (1953, 1955), М. Ф. Никитенко (1960, 1963, 1964, 1969), Г. В. Девицкой (1972а) и др. Сводные работы Hasler (1957), Б. А. Флерова (1962), Teichmann (1962), Г. А. Малюкиной, Н. Г. Дмитриева, Е. А. Марусова, Г. В. Юркевич (1969), Г. А. Малюкиной, Г. В. Девицкой, Е. А. Марусова (1974) содержат обширную информацию о проблеме исследования обоняния рыб и роли его в ряде поведенческих реакций. В них дана структурно-функциональная характеристика органа обоняния, его чувствительности и роли в жизнедеятельности рыб.

Сравнительная морфология органа обоняния некоторых пресноводных рыб. Чувство обоняния играет существенную роль в пищедобывательных, оборонительных реакциях, в передвижении рыб. Вследствие многообразия условий обитания рыб их ольфакторные органы очень различны. В качестве примера разнообразия морфологии органа обоняния можно привести акул и скатов, у которых парные обонятельные ямки расположены на вентральной стороне рыла. Единственное отверстие каждой ольфакторной ямки разделено складкой кожи на переднее входное и заднее выходное; последнее иногда соединено с полостью рта. У двоякодышащих рыб переднее отверстие является внешним, заднее расположено в ротовой полости и соответствует хоанам высших позвоночных.

Для костистых рыб характерно наличие парных обонятельных ямок, расположенных в передней части дорсальной поверхности головы. Обонятельные ямки не соединены с полостью рта. Каждая ямка имеет два вполне отдельных отверстия: переднее, через которое входит ток воды, и выводное, заднее. У форели, леща и щуки ограничиваемые ими обонятельные полости (ямки) находятся в первой трети дорсальной поверхности рыла.

От указанных видов по расположению носовых отверстий резко отличается европейский угорь. Передние носовые отверстия угря находятся на концах загнутых вниз над верхней челюстью на конце рыла трубок. Кза-

ди от передних, на значительном расстоянии от них, у нижнего края глаз располагаются задние носовые отверстия. Носовые отверстия ведут в носовую полость, простирающуюся в виде расширенного канала от переднего к заднему носовому отверстию. Обонятельные полости, а следовательно, и выстилающие их дно обонятельные розетки угря во много раз превосходят по размерам таковые форели, леща и щуки. Обонятельные розетки представляют собой утолщения соединительной ткани, расположенные в виде складок или пластинок, отходящих от общего центра (Горовая, 1972а, 1976, 1976а).

Вигне (1909) различал три типа розеток. Большинство рыб обладает нормально развитым обонянием и имеет розетки овальной формы. К этому типу он относит гольяна, линя, лосося, пескаря, окуня и др. Длинные розетки у угря и налима, в то время как щука относится к типу рыб с круглыми розетками. Наблюдения показали, что длинной розеткой обладают животные с хорошо развитым обонянием, а у животных с пониженным обонянием розетки круглые. У видов с удлинёнными розетками наблюдается тенденция к увеличению количества складок. У взрослых угрей складок в 2 раза больше, чем у взрослых лещей, и в 7 раз больше, чем у взрослой форели. Складки угря расположены так плотно друг к другу, что между ними нет почти промежутков; напротив, у щуки складки представляют собой низкие утолщения, которые едва ли заслуживают названия складок (Горовая, 1968, 1969, 1974).

Рецепторный аппарат обонятельного анализатора рыб расположен в основном на пластинках обонятельных розеток, однако локализация обонятельного эпителия весьма различна. Так, у угря обонятельный эпителий покрывает полностью все пластинки, в то время как у щуки он локализован на дне обонятельной ямки между валиками — пластинками в виде полей, разделённых необонятельным эпителием. Нарастание количества пластинок по мере роста угря и увеличение их размеров приводят к значительному увеличению площади обонятельного эпителия, увеличению количества воспринимающих обонятельные раздражения клеток, что обеспечивает столь повышенную обонятельную рецепцию угря.

У леща рецепторный слой покрывает лишь верхнюю

треть складок в розетках. С ростом происходит увеличение количества складок и их размеров. У форели количество складок весьма невелико, обычно максимум (9) у годовиков форели и 14 — у взрослых. Увеличение площади обонятельного эпителия форели происходит, как указывает Teichmann (1954), благодаря образованию маленьких складочек самого эпителия на пластинках розеток.

От обонятельных клеток идут отростки, переходящие в волокна, которые, выходя из эпителиального слоя, образуют обонятельный нерв (nervus olfactorius). Обонятельный нерв соединен с обонятельной луковицей (bulbus olfactorius), которая у леща находится на периферии — около обонятельной розетки, у угря, форели и щуки — центрально и примыкает к переднему мозгу. От луковиц до переднего мозга простирается обонятельный тракт.

Исходя из того что угорь ведет ночной образ жизни и в основном питается бентосом, можно сказать, что глаза не играют особой роли в процессе добывания пищи. Более значительна здесь функция органа обоняния, способствующего угрю в разыскивании пищи (Wunder, 1927; Hartmann, 1935; Frisch, 1941; Teichmann, 1957, 1959 и др.).

Вундер сделал вывод, что глаза угря при отыскивании пищи не играют особой роли, так как в период опыта различий в поведении видящих и ослепленных угрей не наблюдалось.

Teichmann (1957, 1959) изучал способность европейских угрей различать синтетические запахи β -фенилэтилового спирта (запах розы) и α -ионона (запах фиалки). Пороговая концентрация, воспринимаемая угрем, для β -фенилэтилового спирта оказалась равной $(1 : 2,857) \cdot 10^{-18}$, а для α -ионона — $(1 : 5) \cdot 10^{-15}$. На основании этих результатов был сделан вывод, что по чувствительности обонятельного анализатора угорь не уступает собаке. Порог обоняния у европейского угря в 1000 раз ниже, чем у гольяна, и в 100 раз ниже, чем у форели.

Высокая обонятельная чувствительность угря определяет особенности поиска пищи. Teichmann (1957) установил, что при поиске пищи угорь движется и в нормальных условиях, и после энуклеации не прямолинейно, а по извилистой линии в направлении к источнику запаха.

Следовательно, его ориентация основана не на тропотаксисе, как предполагалось ранее (Ескмапп, 1932), а на принципе «обонятельной пеленгации», на анализе в высших центрах поведения «проб и ошибок» на запахи, идущие через обонятельный анализатор.

Транспортировка личинок угря (лептоцефалов), по крайней мере, в начале их миграции через Атлантику, осуществляется пассивно Гольфстримом, и активная ориентация им необходима лишь при входе в реки.

Стекловидные угри положительно реотаксичны. Реотаксис способствует тому, что они могут находить дорогу в реки. При этом, вероятно, им помогает в ориентации также обычное, но направленное и стимулирующее раздражение типичным запахом пресной воды.

Миграция серебристых угрей к морю обеспечивается ориентацией с помощью течения, при одновременной усиленной подвижности и стремлении к миграции (Кохненко, 1965). Учитывая остроту ольфакторорецепции угря, высокий уровень организации его обонятельного анализатора, можно думать, что в ориентации при нерестовых миграциях принимает участие и орган обоняния.

Исключительная острота восприятия запахов угрем обусловлена значительным развитием рецепторного поля в обонятельной полости, а также строением всех вышележащих звеньев обонятельного анализатора (Горвая, 1969а, 1971, 1972, 1972а).

Сравнительная морфология органа обоняния европейского угря и некоторых пресноводных рыб изучалась на представителях 4 отрядов рыб, обладающих в силу экологии некоторыми особенностями строения и функционирования органа обоняния. Исследование проводилось в двух аспектах: сравнительно-анатомическом и гистологическом. Сравнительно-анатомический аспект предусматривал изучение особенностей анатомического строения основных отделов обонятельного анализатора: периферического (рецепторного) отдела, представленного пластинками обонятельных розеток, покрытых обонятельным эпителием — *Regia olfactoria*, проводникового отдела — *Nervi olfactorii* и среднего звена — обонятельных луковиц — *Bulbi olfactorii*. Определялись и сопоставлялись абсолютные и относительные величины основных составных частей указанных отделов.

Гистологический аспект включал изучение цитоархи-

тектоники и нейронных элементов, входящих в состав обонятельных луковиц, а также установление цитометрических показателей нейронных элементов у всех изученных нами видов.

Объектами исследования, кроме европейского угря (отряд Угреобразные — *Anguilliformes*, сем. Угревые — *Anguillidae*), явились три вида: радужная форель (*Salmo irideus* Gibb.) из подотряда Лососевидные — *Salmo-noidei*, сем. Лососевые — *Salmonidae*; лещ (*Abramis brama* L.) — отряд Карпообразные (*Cypriniformes*), сем. Карповые (*Cyprinidae*); щука (*Esox lucius* L.) — подотряд Щукообразные (*Esocoidae*), сем. Щуковые (*Esocidae*).

Сбор материала проводился одним из авторов (Горювая, 1973) в течение 1967—1969 гг. на водоемах Белоруссии. Материал по угрю, щуке и лещу собран на Браславских озерах, оз. Нарочь и Лукомльском; по радужной форели — в Минском форелевом хозяйстве. Личинки европейского угря получены из уловов в Бискайском заливе.

Взятые от живых рыб мозг и обонятельные розетки фиксировались для анатомических исследований в 10%, а для гистологических — в 5% нейтральном формалине в течение 30 дней. Материал, предназначенный для изготовления гистологических препаратов, не подвергался исследованиям посредством других методов.

Линейные параметры частей мозга и органа обоняния получены путем измерений на фиксированном материале. Измерялись длина всего мозга, переднего мозга и обонятельных луковиц. Весовые величины названных частей получены посредством взвешивания на торзионных весах фиксированных объектов.

Цитоархитектонические исследования обонятельных нервов и луковиц проводились на фронтальных и сагиттальных парафиновых срезах, полученных путем гистологической обработки материалов (Ромейс, 1953; Роскин и Левинсон, 1957). Окрашивание препаратов производилось по методу Ниссля крезил-фиолетом для выявления цитоархитектоники обонятельных луковиц; по методу Бильшовского—Буке азотнокислым серебром для выявления дендритного аппарата нервных клеток.

Материал, подготавливаемый для заливки парафином, промывался после фиксатора в проточной воде в течение

12 ч, затем в дистиллированной воде — 12 ч. В 3% растворе азотнокислого серебра в термостате при температуре 35° материал выдерживался в течение 2—3 суток. Импрегнированные 3% раствором азотнокислого серебра объекты промывались дистиллированной водой в течение 30 мин и восстанавливались 20% нейтральным формалином в течение 24 ч. Затем следовала промывка дистиллированной водой и проводка через систему спиртов повышающейся концентрации. Время пребывания объектов в спиртах модифицировалось в зависимости от их размеров. Обезвоженные объекты выдерживались в смеси 1:1 парафин—ксилол в термостате при температуре 36° в течение 12 ч, а затем после проводки через систему парафинов заливались в блоки.

Изготовление срезов толщиной 5—7 мкм производилось на микротоме типа «Minot-63». Депарафинированные и доведенные до дистиллированной воды срезы помещались в раствор хлорного золота, где выдерживались в течение 1—3 ч при комнатной температуре до перехода коричневого тона срезов в серый или серо-фиолетовый. Затем следовали фиксация в 5% растворе гипосульфита в течение 1—2 мин и промывка в проточной воде в течение 1—2 ч. Заключительным этапом приготовления препаратов было обезвоживание срезов посредством системы спиртов повышающейся концентрации (по 2—4 мин в каждом), проведение через карбоксилол, дважды через ксилол и заключение в канадский бальзам. Очень важно золочение срезов, так как лишь после него становятся видимыми тончайшие нервные элементы. Кроме того, золочение делает препараты более контрастными и устойчивыми.

При окраске крезил-виолетом фиксированный материал промывался последовательно в проточной воде в течение 12 ч, затем в дистиллированной. Обезвоживался системой спиртов, проводился через ксилол и парафины и заливался парафином в блоки. Заключенный в парафин материал использовался для изготовления серий гистологических срезов. Подсушенные в термостате при 36° срезы депарафинировались системой ксилолов, доводились до воды и красились крезил-виолетом в течение 3—5 мин. После окраски срезы промывались в проточной воде в течение 12 ч, затем проводились через дистиллированную воду и обезвоживались в спиртах возрастаю-

шей концентрации, просветлялись ксилолом и заключались в канадский бальзам.

Проанализированный материал позволил дать характеристику качественных особенностей анатомической структуры отделов обонятельного анализатора, цитоархитектоники обонятельных луковиц у вышеназванных видов рыб, а также вычисленных размерных соотношений описываемых структур. Размеры клеток (продольный и поперечный диаметры) измерялись с помощью отсчетного окуляр-микрометра. Все морфо- и цитометрические данные обработаны методами вариационной статистики (Рокицкий, 1973).

Фотографии тотальных препаратов мозга изготовлены при помощи фотонасадки МФН-2 на фотопластинках или 36 мм пленке МЗ-2, микрофотографии — при помощи микрофотонасадки МФН-3 на 36 мм пленке «Микрат-200».

Морфология органа обоняния европейского угря изучалась нами на всех стадиях его онтогенеза (Горовая, 1969а, 1972 а, 1976, 1976а). Прослежены развитие, дифференцировка и рост основных отделов обонятельного анализатора, являющегося у угря одним из ведущих органов чувств в ряде поведенческих реакций.

Строение периферического отдела органа обоняния личинки европейского угря характеризуется рядом морфологических особенностей, связанных со своеобразной формой ее тела и головы и отличающих ее от стекловидного и взрослого угрей.

Исследованные нами личинки угря (*Leptocephalus brevirostris* L.) имели длину тела 67—70 мм и вес 660—680 мг. Личинка с длиной тела 67 мм и весом 660 мг отличалась несколько закругленным рылом, латерально уплощенным телом. Толщина тела составляла 2 мм, высота головы — 2 мм, высота туловища — 8 мм. Передний срез головы до глаз — 2 мм.

У личинки с длиной тела 70 мм и весом 680 мг тело было уплощено несколько дорсовентрально, высота туловища — 7,2, толщина — 2,5, передний срез головы — 1,6 мм.

Основные меристические показатели установлены с помощью бинокулярного микроскопа МБС-1 (увел. 6 ок. × 7 об.), циркуля и миллиметровой ленты.

Для выявления изменений в строении органа обоня-

ния, происходящих в онтогенезе европейского угря, нами были изготовлены и изучены гистологические препараты поперечных срезов головы всех стадий угря. Изготовление гистологических препаратов производилось по общепринятой методике (Ромейс, 1954) путем получения срезов толщиной 5—7 мкм из парафиновых блоков. Окрашивание препаратов — крезил-виолетом по методу Ниссля.

У личинки угря две пары носовых отверстий. Передние из них расположены в виде вытянутых в трубки образований на расстоянии 1,2—1 мм от конца рыла на верхней челюсти ближе к ее середине. Короткий канал трубки переднего носового отверстия скошен наружу по отношению к оси туловища. Носовая камера простирается почти до глаз. У нижнего края глаз, несколько ближе к средней оси головы, находятся задние носовые отверстия в виде треугольной формы образований, окруженных небольшим выпуклым кольцом.

Вскрытая носовая камера личинки имеет вид грушевидной полости, расположенной расширенной частью к глазам. На вершине расширенной части находится заднее носовое отверстие, а суживающаяся часть камеры постепенно переходит в переднее носовое отверстие. Дно расширенной части носовой камеры устлано маленькими толстыми закругленными 9 пластинками (рис. 13).

Пластинки прикреплены к эпителиальному плотному стержню, являющемуся как бы продолжением эпителиальной выстилки передней носовой трубки, и повернуты своими более узкими концами к переднему носовому отверстию. Они расположены ребром по отношению к



Рис. 13. Вскрытая носовая (обонятельная) полость личинки европейского угря. Масштаб 1:60: 1 — переднее носовое отверстие; 2 — пластинки обонятельной розетки; 3 — заднее носовое отверстие

дорсальной поверхности головы, т. е. повернуты по осевой линии на 90° . Каждая пластинка — это вытянутый, несколько уплощенный, у верхнего края закругленный эпителиальный вырост.

Изучение последовательных серийных фронтальных срезов через голову личинки угря позволило получить представление о форме обонятельных полостей и расположении пластинок в них.



Рис. 14. Фронтальный разрез через носовые полости (обонятельные) личинки европейского угря. Окраска крезил-виолетом. Микрофото: ок. $10\times$; об. $10\times$: 1 — обонятельная полость; 2 — обонятельный эпителий

Носовые полости личинки угря расположены напротив друг друга таким образом, что одна является зеркальным отражением другой. Границу между ними образует в дорсальной части септальная перегородка, а в вентральной — этмоидальная пластинка.

Обонятельные пластинки неплотно прилегают друг к другу и представляют собой невысокие выросты эпителия, имеющие широкое основание (рис. 14). Эти пластиноподобные образования являются носителями слоя рецепторных нейронов, воспринимающих раздражения и передающих информацию в вышележащие отделы обонятельного анализатора.

Следовательно, дифференциация органа обоняния европейского угря начинается уже у личинки, а некоторые

морфологические особенности обонятельных полостей обусловлены латеральным уплощением головы.

Поскольку личинки европейского угря по мере приближения к западному побережью Европы претерпевают метаморфоз, постепенно превращаясь в стекловидных угрей, процесс превращения сопровождается значительным изменением формы туловища и головы, что приводит



Рис. 15. Поперечный срез через носовые полости европейского угря (стекловидный угорь), ок. 10X; об. 10X: 1 — обонятельный эпителий; 2 — обонятельная полость; 3 — костная перегородка между обонятельными полостями; 4 — этmoid; 5 — супраорбитальный канал; 6 — инфраорбитальный канал

к существенным изменениям в строении периферического отдела органа обоняния.

Исследованные нами стекловидные угри имели длину тела $68,1 \pm 1,02$ мм. Они характеризуются значительным дорсовентральным уплощением тела и головы. Это изменение формы головы становится особенно заметно при сравнении поперечных срезов головы в области обонятельных полостей личинки и стекловидного угря (рис. 14, 15).

У стекловидного угря увеличивается латеральный отдел верхней челюсти по сравнению с расстоянием между дорсальной и вентральной плоскостями, тогда как у личинки наблюдается обратное соотношение. В связи с изменением формы головы происходит изменение формы и размеров носовых полостей, а также расположения но-

совых отверстий. Передние носовые отверстия находятся на конце трубковидных выростов на верхней челюсти. По отношению к оси тела они расположены под углом 45° и наклонены несколько вперед. Недалеко от глаз и непосредственно под ними находятся задние носовые отверстия почти круглой формы.

Наряду с этим у стекловидного угря происходят изменения внутри носовых полостей. Носовая полость стекло-

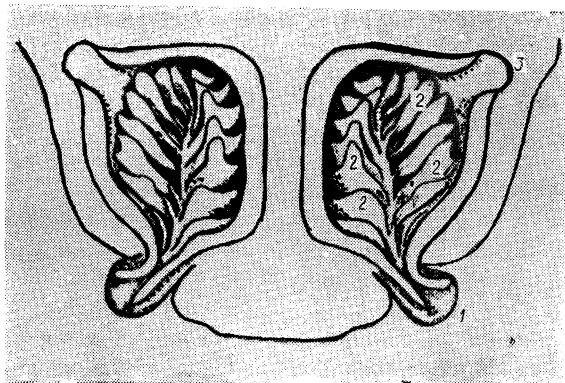


Рис. 16. Вскрытые носовые полости европейского угря. Схема (стекловидный угорь). Масштаб 1 : 24. Обозначения те же, что на рис. 13

видного угря имеет почти четырехугольную форму: от внутренней части передней носовой трубки она расширяется и сохраняет эту ширину до конца, где один из ее выступов переходит в заднее носовое отверстие. На дне носовой полости отчетливо видны плотные пластинки обонятельной розетки в количестве 4—5, а иногда 6 пар. Причем всегда имеется отдельная непарная пластинка в конце полости (рис. 16).

Вентральная граница передней носовой трубки переходит в стволообразное эпителиальное образование, представляющее собой стержень. Последний расположен посередине дна носовой полости до задней ее части, где переходит в непарную пластинку. Остальные пластинки расположены парами, как у личинки, но по форме и размерам пластинки сильно изменяются. Уменьшается толщина пластинки. Начиная со второй — третьей пары, пластинки приобретают хорошо выраженную, характер-

ную для них треугольную форму. Каждая пластинка располагается своим расширенным выступом к внутренней части носовой камеры. Верхний край пластинки, направленный к боковым стенкам камеры, изогнут, в то время как участок, ведущий к стержню, выпуклый. Выступы треугольника закруглены, особенно свободный угол, а нижняя часть треугольника в месте прикрепления к стержню уплощена и расширена. Концевые пластинки на стержне благодаря выпуклости образуют изгиб.

У стекловидного угря прослеживается процесс развития пластинок, сопровождающийся изменением их формы. Средние размеры обонятельной полости и количество пластинок в обонятельной розетке следующие:

п	Длина тела, мм	Число обонятельных пластинок в розетке, шт	Размер обонятельной розетки, мм	
			длина	ширина

Стекловидный угорь

30 | $68,4 \pm 1,02$ | $11 \pm 0,22$ | $1,65 \pm 0,04$ | $0,75 \pm 0,02$

Пигментированный угорь

24 | $185,0 \pm 4,30$ | $21 \pm 0,90$ | $3,20 \pm 0,12$ | $1,60 \pm 0,05$

По мере пигментации стекловидных угрей форма головы изменяется мало, с ростом молодых особей изменяются только размеры туловища и головы. Передние и задние носовые отверстия сохраняют свое расположение. Увеличиваются количество и размеры обонятельных пластинок, обонятельные полости в сравнении со стадией стекловидного угря увеличиваются в 2 раза.

Перистое расположение обонятельных пластинок у пигментированного угря выражено более отчетливо, чем у стекловидного. Треугольная форма пластинок сохраняется, но они становятся тоньше. Количество пластинок возрастает до 10—14 пар.

На вскрытой носовой полости у пигментированного угря особенно четко видна непарная пластинка на конце стержня в задней части камеры. Она напоминает трехгранную пирамиду. В связи с изогнутостью ее верхнего края создается впечатление, что она состоит из двух отдельных пластинок.

У пигментированного угря, как и у стекловидного, в том месте носовой полости, где вдается передняя носовая трубка, можно увидеть эпителиальные возвышения, напоминающие складки личинки угря и представляющие собой вновь образующиеся обонятельные пластинки. Следовательно, по мере роста угря можно проследить образование пластинок в передней части носовой полости



Рис. 17. Поперечный срез через носовые полости европейского угря (пигментированный угорь). Обозначения те же, что на рис. 15

от эпителиального утолщения до тонких треугольных обонятельных пластинок.

Процесс совершенствования структуры периферической части обонятельного анализатора происходит в течение всех стадий онтогенеза европейского угря. Начиная со стадии стекловидного угря, формируется definitiva структура органа обоняния, а в дальнейшем происходят увеличение размеров носовых полостей, рост стержня обонятельных розеток, появляются новые обонятельные пластинки. Форма последних изменяется в дальнейшем незначительно, но они становятся тоньше, длиннее, плотнее прилегают друг к другу.

Для выявления изменений в строении органа обоняния, происходящих в онтогенезе европейского угря, нами были изготовлены гистологические препараты поперечных срезов головы на всех стадиях развития (рис. 14, 15, 17).

На поперечном срезе головы стекловидного угря обращает на себя внимание значительное изменение формы головы. Из высокого, уплощенного с боков черепа личинки возникает уплощенный дорсовентрально череп стекловидного угря. Этмоидальная пластинка изменяется, костная перегородка увеличивается. Эти перестройки влекут за собой перемещение и изменение формы носовых полостей. Основания полостей, связанные между собой у личинки, здесь располагаются по отношению друг к другу под определенным углом, достигающим 70° . Дорсовентральное уплощение черепа вызывает переход дна камер носа в область этмоидальной плоскости. Очень заметно увеличение размеров камер и пластинок. Обонятельные пластинки увеличиваются в высоту и вдаются далеко в обонятельную полость. Самым заметным новообразованием у стекловидного угря являются головные каналы: супраорбитальный и инфраорбитальный, которые, по данным Bartels (1922), видны лишь на более поздних фазах развития, в то время как на 1-й и 2-й фазах развития личинки угря этих образований не обнаружено. По отношению к органу обоняния супраорбитальный канал расположен дорсально, инфраорбитальный — вентрально.

С переходом стекловидного угря в пигментированного дорсовентральное уплощение головы еще более увеличивается. Происходит дальнейшее формирование обонятельных полостей. Угол между дном полостей, появившийся у стекловидного угря, у пигментированного угря становится еще более тупым. Костная перегородка между полостями увеличивается и на поперечном срезе имеет круглую форму. Также хорошо видна этмоидальная пластинка. С ростом угря наряду с увеличением размеров полостей и количества в них обонятельных пластинок изменяются форма полостей, характер расположения пластинок. Обонятельные полости приобретают эллипсоподобную форму, пластинки становятся более тонкими, нежными и плотнее прилегают друг к другу (см. рис. 17).

Следовательно, при сопоставлении стадий развития угря видно, что орган обоняния в основном формируется у личинки. У пигментированного угря возникает типичная форма полости. Стержень и пластинки с их перистым расположением становятся более контрастными и приобретают характерную для угря форму.

В отношении наружных частей органа обоняния следует отметить, что передние носовые отверстия на всех стадиях расположены на конце коротких трубок, находящихся на верхней челюсти. Заднее носовое отверстие находится под нижней границей глаз. У личинки угря оно почти треугольной формы, на всех более поздних стадиях оно имеет либо полукруглую, либо круглую форму.

В носовых полостях личинки угря имеется слабо развитая эпителиальная выстилка в виде полоски, направленной наиболее узкой частью к переднему носовому отверстию. У стекловидного угря происходит углубление носовой полости. Посередине полости проходит удлинненное стержневидное эпителиальное возвышение. На этом стержне располагаются парами обонятельные пластинки, которые в переднем отделе носовой полости сходны с такими личинки угря. Расположенные далее по стержню пластинки выглядят более тонкими, и по мере приближения к заднему носовому отверстию их форма становится треугольной. На конце стержня находится очень характерная крайняя пластинка. У пигментированных угрей эти различия между пластинками выражены резче. Эти тоненькие, треугольные, с загнутыми концами пластинки составляют основу обонятельных пластинок всех более поздних возрастных групп угря. Сходство стержня с пластинками на нем с опахалом пера становится особенно ясным у пигментированных и взрослых угрей.

Таким образом, у европейского угря все отделы органа обоняния дифференцированы на личиночной стадии. При превращении личинки в стекловидного угря, сопровождающемся существенными изменениями формы головы, происходит изменение формы носовых полостей. По мере дальнейшего роста угря общая структура периферического отдела органа обоняния не изменяется.

Начиная со стадии стекловидного угря, сохраняется общий принцип строения в морфологическом отношении. Детализация заключается в увеличении размеров головы, следовательно, увеличиваются размеры носовой камеры, происходит рост стержня обонятельной розетки, нарастают новые дополнительные обонятельные пластинки, форма которых в основном не изменяется, но они становятся тоньше, длиннее и плотнее прилегают друг к другу. Тонких, треугольных, заостренных обонятельных пластинок у личинки 9, стекловидного угря — 11—13, пигменти-

рованного — 17—27, у взрослых угрей — 75—99. Обонятельные пластинки у взрослых угрей тонкие, четко видны места их прикрепления к стержню (табл. 7).

Самые крупные пластинки занимают примерно $\frac{2}{3}$ длины обонятельной камеры. В конце стержня находится несколько более мелких пластин, в их числе конечная. Размеры их, возможно, обусловлены формой полости. Наличие 7—8 пар мелких пластин в начале стержня выглядит закономерно, так как установлено, что именно здесь происходит образование новых, дополнительных пластин (рис. 18, 19).

Длина обонятельной полости 10 мм и ширина до 4,5 мм. Она имеет эллипсоидообразную форму (см. рис. 19).

Постоянное увеличение количества и размеров пластин в полости приводит к значительному увеличению площади обонятельного эпителия, который покрывает пластинки на всем их протяжении. Установлено, что у угря во всех точках складок есть чувствующие обонятельные клетки. На дорсальной части складок можно видеть бокаловидные клетки. Средняя пластинка розетки, или так называемый стержень, не покрыта обонятельным эпителием.

Так как ток воды, вгоняемый постоянно движущимися ресничками, регулярно промывает носовые полости спереди назад (к выводному отверстию) и проходит через все складки обонятельного эпителия, то понятно, что размер площади последнего обуславливает наличие определенного количества обонятельных клеток, которое будет

Изменение числа пластинок в обонятельных розетках евро

Группа	Длина тела, мм	К-во обонятельных пластинок в розетке, шт	Длина розетки, мм	Ширина розетки, мм
Личинки	68,5	9,0	0,6	—
Стекловидные угри	$68,4 \pm 1,0$	$11,0 \pm 0,22$	$1,6 \pm 0,04$	$0,8 \pm 0,02$
Молодь (146—232 мм)	$185,0 \pm 4,3$	$21,5 \pm 0,90$	$3,2 \pm 0,12$	$1,6 \pm 0,06$
Желтые (390—530 мм)	$470 \pm 11,5$	$61,0 \pm 1,30$	$6,4 \pm 0,23$	$3,6 \pm 0,13$
Серебристые	$710 \pm 9,0$	$88,0 \pm 1,6$	$10,0 \pm 0,15$	$4,5 \pm 0,07$

возрастать с увеличением площади обонятельного эпителия. Размеры площади обонятельного эпителия у угрей разной длины варьируют в значительной степени. Если у угрей с длиной тела 6,7—9,5 см площадь обонятельного эпителия составляет 2,4—14,3 мм², то с увеличением длины тела до 13,1 см она будет 19 мм², а у взрослых угрей с длиной тела 47,7—57,7 см — 448,5—674,7 мм² (Teichmann, 1959). Среднее количество обонятельных клеток на 1 мм² слизистого эпителия у 7—13-см угрей составляет 42000—45000, а у угрей свыше 40 см — 75 000.

В связи с тем что обонятельный эпителий очень плохо поддается обработке, объем носовой полости устанавливается с помощью серии последовательных гистологических срезов. Мультипликация суммы этих поверхностей с толщиной срезов дает представление об объеме исследованной носовой полости. Так, у угрей длиной 7,45 см она составляла 0,06127 мм³, у 10,45-см — 0,0802 мм³, у 12,4-см — 0,14983 мм³. Значит, объем носовых полостей невелик и одновременно там содержится небольшое количество воды. У последнего угря в обеих полостях одновременно было 0,2997 мм³ воды. Во время установления пороговых восприятий угрей β-фенилэтилалкоголя Teichmann подсчитал, что в 1 мм³ раствора 1767 молекул. Пересчитав на измеренное количество воды в обеих ноздрях (включая 20% показатель сморщивания), он получил, что в данный момент восприятия в одной камере носа было 0,635 молекул. Но поскольку молекула в качестве пахучего тела рассматривается неделимой, то носовая полость содержит одну молекулу. Эти

теоретические расчеты соответствуют лишь очень малому отрезку времени, какому-то «моменту восприятия». Фактически же нос угря постоянно промывается исследуемой на запах водой. В нос регулярно поступает много пахучих молекул, которые способны раздражать обонятельные клетки.

Устройство нервных центров обонятельного анализатора угря также указывает на его высокую специализацию. Обонятельная луковица (*Bulbus olfactorius*) является местом контакта I и II нейронов обонятельного пути. Поэтому

Таблица 7
пейского угря

Длина обонятельного нерва, мм	n
—	2
—	30
2,4 ± 0,08	24
8,4 ± 0,36	15
14,0 ± 0,25	33

совершенно очевидно, что повышение обонятельной функции и экологического значения обонятельного анализатора в жизни вида влечет за собой не только увеличение размеров воспринимающего (рецепторного) аппарата, но и всех звеньев обонятельного пути. Особенно это выражено в размерах и дифференцировке обонятельных луковиц (Горовая, 1971, 1973, 1974).

Расположение и размеры *Bulbus olfactorius* у угря указывают на высокую специализацию его обонятельного

анализатора. Луковицы угря относятся к типу сидячих, прилегают своими основаниями к оральной поверхности переднего мозга. С рецепторным полем (обонятельными розетками) они соединены длинными (до 14 мм), плотными нервными стволами, имеющими кабельное строение и достигающими 1,5—2 мм в диаметре (см. рис. 18).

Обонятельные луковицы угря представляют собой выпук-

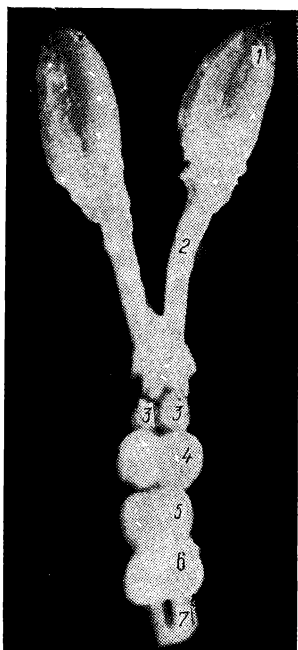


Рис. 18. Головной мозг и обонятельные розетки европейского угря. Масштаб 1:3: 1 — обонятельная розетка; 2 — обонятельный нерв; 3 — обонятельные луковицы; 4 — передний мозг; 5 — средний мозг; 6 — мозжечок; 7 — продолговатый мозг

лые образования, отличающиеся значительными размерами. Абсолютные величины их у молодых угрей с длиной тела 14,6—23 см (в среднем 18,5 см) в среднем составляют: длина 1,2 мм, вес 1,6 мг. У серебристых самцов, достигших не более 50 см длины, и у желтых самок этих же размеров (45—53 см) обонятельные луковицы длиной 2,03 мм и весом 11,2 мг. У взрослых угрей бывают луковицы со средней длиной 2,65 мм и средним весом 16,5 мг. Отношение длины обонятельных луковиц к длине переднего мозга у молодых угрей 85%, к длине всего

мозга—19,8%; у серебристых соответственно 88 и 26,5%. Относительные величины веса луковиц у названных угрей следующие: к весу переднего мозга — 37 и 70, к весу всего мозга — 8 и 14,8%.

Анализ показывает, что обонятельные луковицы взрослого угря составляют примерно четвертую часть всего мозга по длине и почти седьмую часть по весу. Следовательно, они представляют собой один из крупных отделов головного мозга. Высокий уровень их морфофункциональной организации и крупные размеры свидетельствуют о том, что они выполняют важную роль в жизни угря, участвуя в осуществлении одной из основных функций — па-

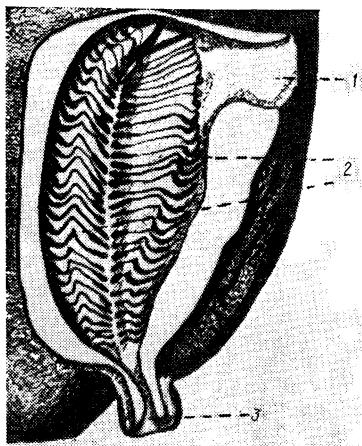


Рис. 19. Вскрытая носовая камера взрослого угря. Масштаб 1:9: 1—заднее носовое отверстие; 2—пластинки обонятельной розетки; 3—переднее носовое отверстие

хождении пищи. У угря выявлена определенная роль обоняния при распознавании и нахождении пищи (Teichmann, 1954, 1959), но какие запахи, кроме запахов корма, важны в жизни угря, пока еще не установлено. По-видимому, кроме выполнения эколого-функциональной роли, обонятельный анализатор участвует в осуществлении биологических функций, как, например, при ориентации во время миграций, при нахождении особей другого пола в период нереста (Кривич, 1973).

Возникновение ощущения запаха — результат деятельности всего анализатора в целом. Периферические обонятельные клетки, тела которых расположены в эпителии носовой полости, посылают по обонятельным нервам в обонятельные луковицы элементарные импульсы, поступающие затем в преобразованном виде в обонятельные центры переднего мозга.

Наличие в рецепторном слое органа обоняния у ганглидных и костистых рыб опорных (эпителиальных) и

чувствительных (обонятельных) клеток установлено О. Гриммом (1873). Между опорными располагаются обонятельные клетки, которые распадаются, как это впервые установлено А. С. Догелем (1886), на три типа: нитеобразные, палочкообразные и реже колбочкообразные.

От основания обонятельных клеток отходят центральные отростки, которые, переходя из рецепторного слоя в подлежащую соединительную ткань, на пути к обонятельным луковицам головного мозга объединяются в



Рис. 20. Поперечный срез обонятельного нерва европейского угря (личинка). Микрофото. Об. 40X; ок. 10X

многочисленные пучки. В пределах обонятельной выстилки в соединительной ткани разрозненные, незначительные обонятельные пучки, сливаясь друг с другом посредством соединительнотканых перегородок эндоневрия, постепенно образуют более мощные стволы, приобретающие кабельное строение (рис. 20).

На поперечных срезах через обонятельный нерв нервные волокна представлены точечными образованиями, которые соответствуют их поперечным сечениям. Отдельные кабельные системы образуются группой волокон, заключенных в общий шванновский синцитий. Каждая кабельная система отделяется от соседних соединительнотканым эндоневрием, где располагаются кровеносные сосуды. Более крупные подразделения нерва связываются при помощи соединительной ткани периневрия. Поверхность обонятельного нерва покрыта слоем эпиневрия.

На продольных срезах, обработанных по методу Бильшовского—Буке серебром с последующим золочением, видны тонкие, извивающиеся обонятельные волокна.

Обонятельные нервы проникают в черепную коробку, вступают в достаточно хорошо развитые у рыб обонятельные луковицы переднего мозга. У исследованных нами видов рыб мы наблюдали луковицы, относящиеся к обоим типам луковиц, описанных для рыб. Сидячие обонятельные луковицы, которые непосредственно переходят в передний мозг, хорошо дифференцированы у европейского угря, радужной форели и несколько слабее у щуки.

Стебельчатые обонятельные луковицы обычно вынесены значительно оральной переднего мозга к обонятельным розеткам, в носовые полости, где очень короткие п. п. *olfactorii* присоединяют их к розеткам. Зато *tracti olfactorii* в таких случаях достигают значительной длины.

Отростки рецепторных клеток образуют волокна обонятельного нерва. Как и у остальных позвоночных животных, обонятельный нерв рыб разделяется на большое количество пучков, которые при вступлении в луковицу распределяются по ее поверхности, обволакивают ее, образуя слой волокон. При этом образуются пересечения пучков, благодаря чему место проникновения нерва в луковицу на гистологических препаратах выглядит очень сложно. Каждый пучок соответствует, как правило, единственному клубочку или небольшой группе расположенных рядом клубочков, где отдельные волокна переходят в конечные разветвления. Так как пучки обонятельного нерва берут начало преимущественно в определенной области обонятельного эпителия и заканчиваются в основном в одном или нескольких рядом лежащих клубочках, то запаховые раздражения соответствующим образом распространяются по поверхности луковицы.

Самые концевые ответвления обонятельных волокон расположены у изученных нами видов рыб в обонятельных клубочках. Они имеют форму коротких, несколько разветвленных пучков, каждая ветвь которых заканчивается утолщением. Изучение гистологических препаратов показало, что нет обонятельных волокон, которые пронизывали бы луковицу и направлялись к вышележащим центрам. Однако возможно, что часть обонятельных волокон объединяется с волокнами терминального нерва и они проходят к своим центрам.

Характерным в строении обонятельной луковицы всех описываемых нами видов рыб является то, что за слоем волокон обонятельного нерва следует слой диффузно расположенных клубочков. Клубочки представляют собой округлое, иногда продолговатое образование, состоящее из скопления нервных нитей. В клубочки вступают дендритные окончания митральных клеток. Именно здесь осуществляется контакт между обонятельными клетками и нейронами луковиц, т. е. митральными клетками. Следовательно, клубочки возникают на месте контакта разветвлений обонятельного нерва, с одной стороны, и дендритов митральных нейронов — с другой. В клубочках совершается передача возбуждения с волокон обонятельного нерва на дендриты второго нейрона — центральной части обонятельного анализатора. Обонятельные клубочки филогенетически — одна из наиболее древних, морфологически организованных в виде специального образования синапсальных систем.

Форма и размеры последних постоянны для каждого данного вида рыбы. В передней части луковицы клубочки покрывают или весь поперечный срез (угорь, рис. 21), или значительную часть его (лещ, форель, рис. 22, 23). У щуки они располагаются в виде мелких образований у самой дорсальной поверхности луковицы (рис. 24).

Обонятельные пучки вступают в клубочки (рис. 25). Конечные разветвления пучков заполняют клубочки неплотным волокнистым остовом, куда проникают дендриты больших митральных клеток. Непосредственно внутри слоя клубочков, или вплотную прилегая к нему, располагается основная масса наиболее крупных митральных клеток. Митральные клетки рыб в любом отношении, как указывает Allison (1953), сравнимы с таковыми земноводных, пресмыкающихся и млекопитающих.

У изученных видов рыб митральные клетки характеризуются разнообразием размеров, формы и расположения. Каждая митральная клетка имеет главный дендрит, проникающий в клубочек, и добавочные дендриты, которые заканчиваются в слое, граничащем с клубочками. Аксон митральной клетки, отходящий от ее вершины, направленной внутрь луковицы, образует, соединяясь с другими аксонами, проводящие пути обонятельного тракта. В слое крупнейших митральных клеток встречаются веретенообразные или звездчатые элементы, которые соот-

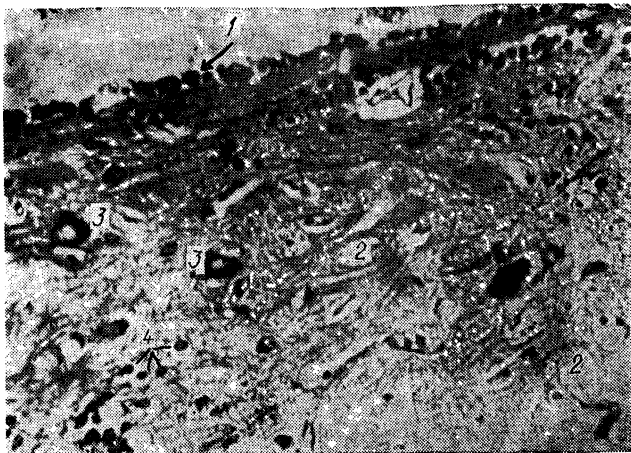


Рис. 21. Фронтальный разрез обонятельной луковицы европейского угря. Микрофото. Объектив 40X, окуляр 10X: 1 — перибульбарный слой клеток; 2 — обонятельные клубочки; 3 — митральные клетки; 4 — зернистые клетки

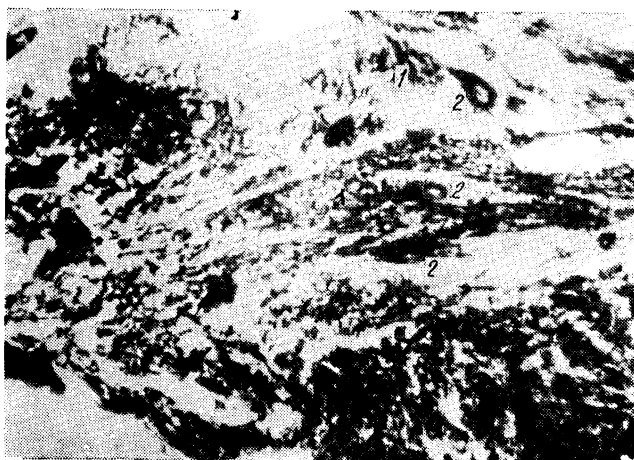


Рис. 22. Сагиттальный разрез обонятельной луковицы леща. Микрофото. Объектив 40X, окуляр 10X: 1 — клубочек; 2 — митральные клетки

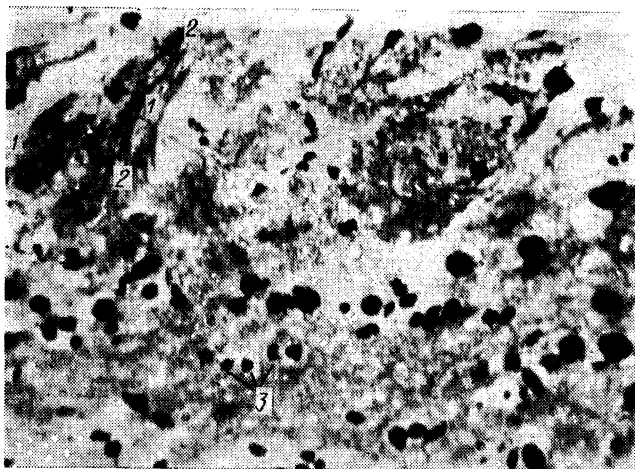


Рис. 23. Сагиттальный разрез луковницы радужной форели. Микрофото. Объектив 40X, окуляр 10X: 1 — клубочки; 2 — митральные клетки; 3 — зернистые клетки

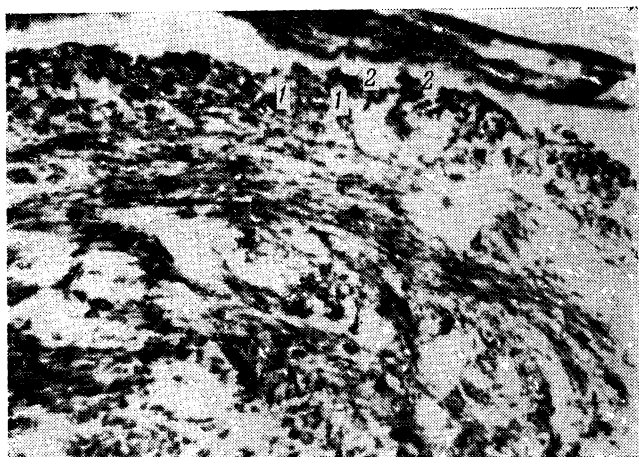


Рис. 24. Фронтальный разрез обонятельной луковницы щуки. Микрофото. Объектив 40X, окуляр 10X: 1 — клубочки; 2 — митральные клетки

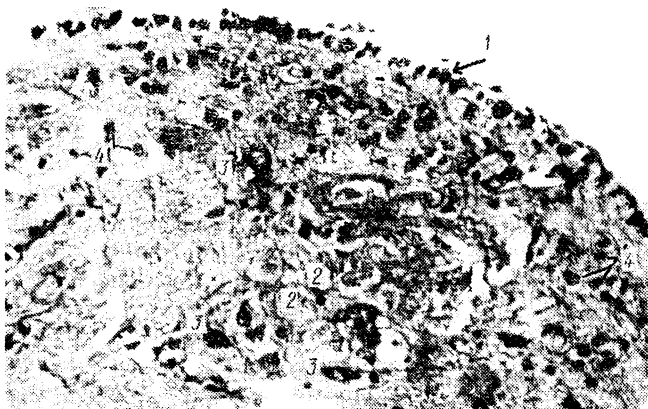
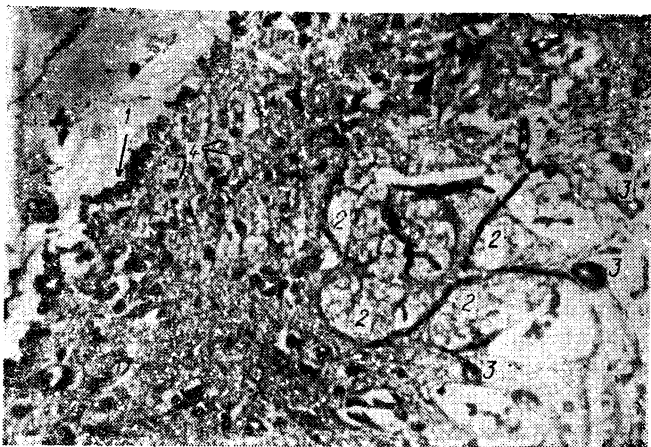


Рис. 25. Фронтальный срез обонятельной луковицы европейского угря: 1 — перибульбарный слой; 2 — клубочки; 3 — митральные клетки; 4 — зернистые клетки

ветствуют таковым *Nucleus olfactorius anterior*. Некоторые митральные клетки в свою очередь встречаются в нем. В глубине луковицы, внутри от слоя митральных клеток, есть пространство, где клеточных структур почти нет. Этот слой состоит исключительно из переплетающихся дендритов и аксонов различных нервных элементов луковицы. Из этого слоя выходит часть центростремитель-

ных волокон обонятельного пути (*N. olfactorius lateralis* и *medialis*). Этот слой может быть назван волокнистым.

Центральную часть луковиц занимают звездчатые, гранулярные мелкие клетки, которые, по мнению Allison (1953), имеют все еще связи с клубочками и вторичными обонятельными путями. Из этой группы сравнительно небольших ганглиозных клеток образовано хорошо дифференцированное переднее обонятельное ядро — *Nucleus olfactorius anterior*. Отростки клеток, образующих это ядро, идут в заднюю часть луковицы и в то же время к ним подходят волокна из переднего мозга. Клетки переднего обонятельного ядра посылают свои дендриты частично в обонятельные клубочки, а частично к конечным отросткам волокон терминального нерва и дорсолатеральным областям переднего мозга. Обонятельный тракт образуется аксонами митральных клеток, а также отростками клеток переднего обонятельного ядра.

У всех изученных видов рыб в обонятельных луковицах нами обнаружены основные цитоархитектонические слои, выраженные с разной степенью отчетливости и с несколько различной насыщенностью нейронными структурами.

У европейского угря цитоархитектоническая дифференцировка обонятельной луковицы была изучена на фронтальных и сагиттальных срезах, окрашенных кризил-виолетом и импрегнированных серебром. На оральном конце луковицы и на дорсальной поверхности ее отростки рецепторных клеток, переплетаясь, образуют рыхлый слой волокон обонятельного нерва. На месте контакта разветвленных волокон обонятельного нерва с окончанием дендритов митральных клеток образуются клубочки. Диаметры их колеблются у личинки угря от 13,6 до 20,8 мкм, у взрослого угря — от 18,7 до 59,5 мкм. Форма мелких клубочков чаще всего шаровидная, а у более крупных бывает яйцевидной. Малые диаметры яйцевидных клубочков равны: у личинки угря — 17,0—37,4, у взрослого угря — 17,0—57,0 мкм.

В обонятельных луковицах личинки угря по медиальной, вентральной, дорсальной и латеральной поверхностям у самой стенки расположен плотный ряд эпендимных клеток, напоминающих подчас митральные клетки. Тела этих клеток грушевидно вытянуты. Зауженной частью эти клетки располагаются к наружи у самой поверх-

ности луковицы. От апикального полюса клеток отходят один или несколько отростков. Базальная часть этих клеток имеет округлую форму. Здесь же и дальше в глубь луковицы располагаются диффузно в значительном количестве клетки-зерна диаметром 3,4—5,1 мкм. На фронтальных срезах через луковицу клубочки имеют круглую или яйцевидную форму. Просматриваются они по всему объему луковицы по всем направлениям в виде точечных образований, ограниченных нитевидными отростками. Клубочки отсутствуют лишь в самых крайних частях луковицы, у дорсальной и частично вентральной ее поверхности. От средней части митральной поверхности луковицы в глубь ее до латеральной поверхности направляется пучок, вдоль которого особенно плотное скопление митральных клеток и клеток зерен. В центральной части луковицы митральные клетки располагаются группами или короткими рядами по 6—10 штук между клубочками. Митральные клетки имеют в основном каплеобразную форму, встречаются эллипсоидные и почти треугольные с несколько вытянутой вершиной с отходящим от нее отростком. Ядро митральной клетки крупное, располагается посередине клетки ближе к расширенному полюсу ее. В центре ядра хорошо видны ядрышки. Размеры митральных клеток колеблются от 8,5 до 18,7 мкм по большому диаметру и от 5,1 до 8,5 мкм по малому диаметру. Расположение и количество митральных клеток изменяются по мере приближения к каудальному отделу луковицы. В этой части луковицы митральные клетки и сопровождающие их клетки-зерна имеются лишь в центре луковицы, вдоль извилистого пучка волокон.

У взрослых форм европейского угря полностью сохраняется схема цитоархитектоники луковиц, свойственная личиночной и стекловидной формам. Под слоем волокон обонятельного нерва край луковиц также покрыт по всей поверхности слоем несколько вытянутых клеток, по форме напоминающих митральные. Эти клетки хорошо прокрашиваются крезил-виолетом по Нисслию. Апикальный полюс клетки несет 1—2 небольших отростка, базальный снабжен более длинным отростком, иногда извитым. Сохраняя форму, размеры и принцип расположения, клетки покрывают всю луковицу, включая наружные края перемычки, соединяющей центральные участки обеих луковиц. Здесь же, за рядом вытянутых клеток перибульбар-

ного слоя, иногда очень широким и плотным слоем следуют зернистые клетки (см. рис. 25). Они диффузно распространяются на всю толщу луковицы. В глубине луковицы находятся гнезда клеток-зерен, не образующих определенного слоя. За внутренним плексиформным слоем лежит центральная часть луковицы. По количеству и плотности залегания в этом отделе преобладают зернистые клетки. Они расположены по периферии центральной части луковицы довольно широким и плотным слоем. Толщина этого слоя наибольшая также в дорсальной и латеральной частях луковицы. Зернистые клетки обладают относительно крупным ядром, заполняющим почти все тело клетки. Окрашиваются зернистые клетки очень интенсивно. Для них характерно постоянство формы. Основная масса клеток-зерен имеет диаметр 5,1—6,8 мкм. Более мелкие расположены в центральной и базальной частях луковицы. Плотность залегания зернистых клеток возрастает по мере удаления от орального конца луковицы. Функциональную основу луковицы составляют клубочки и прилегающие к ним митральные клетки. Клубочки располагаются по всей внутренней толще луковицы. Они различной формы и размеров. Более мелкие клубочки шаровидны, диаметр их 20—28 мкм. Крупные клубочки чаще всего яйцевидны. Большой диаметр их 20,4—59,5 мкм, пределы колебаний малого диаметра от 17,0 до 42,0 мкм. Граница клубочков обозначена переплетениями окончаний нервных клеток, составляющих как бы оболочку клубочка. К клубочкам примыкают митральные клетки, располагаясь группами и в одиночку в самых разнообразных положениях по отношению к клубочкам. Митральные клетки имеют в основном грушевидную, каплевидную и веретеновидную форму и снабжены длинным отростком, отходящим от зауженного конца клетки в глубь луковицы. Ядро митральных клеток большое, расположено в расширенной части клетки. Окрашивается оно слабее протоплазмы, в нем хорошо видны ядрышки.

Размеры и частота встречаемости митральных клеток изменяются по мере углубления в луковицу от орального конца. В оральном отделе луковицы количество митральных клеток очень велико и они значительно больших размеров: диаметром 18,7—25,5 и 8,5—11,9 мкм. В каудальном отделе луковицы эти клетки встречаются все реже и значительно меньших размеров: 5,1—6,8 мкм.

Внутренний плексиформный слой у угря дифференцирован отчетливо. В нем хорошо видно значительное количество извивающихся аксонов, в сущности образующих этот слой. Ширина этого слоя в разных участках луковичи различна и колеблется в пределах 36,5—83,0 мкм.

Основные слои в обонятельной луковиче угря достигают наибольшей ширины в дорсальной части и постепенно суживаются в ее латеральных отделах. В каудальной части луковичи, в области выхода аксонов в передний мозг, клеточные элементы в основных слоях расположены более рыхло.

На продольных срезах луковичи, импрегнированных серебром, отчетливо видны пучки волокон, направляющихся в обонятельный тракт. У выхода их из луковичи, между пучками волокон, наблюдаются крупные клетки грушевидной формы с большим темноокрашенным ядром. По форме эти клетки напоминают митральные и соответствуют, вероятно, эпендимным митралеподобным клеткам, описанным у рыб (Karperg, 1921).

Угорь относится к группе всеядных рыб, активно разыскивающих добычу в придонной зоне водоемов. Поскольку он питается ночью, ведущим анализатором при разыскивании пищи у него является обонятельный, а зрительный относится к второстепенным. Высокое развитие ольфакторорецепции у европейского угря достаточно убедительно обосновано разносторонними физиологическими опытами Teichmann (1954, 1959). Автором установлена способность восприятия угрем весьма незначительных концентраций пахучих веществ. Высокий уровень обонятельной функции угря подтверждается особенностями морфологии его обонятельного анализатора. Расстояние между передними и задними носовыми отверстиями, являясь показателем размера обонятельных полостей, выгодно выделяет его среди изученных нами видов рыб.

Анализ данных показывает, что обонятельные луковичи угря, соответственно их роли в осуществлении жизненно важных функций, представляют собой значительный отдел головного мозга.

В отличие от угря у *леща* обонятельные полости невелики; входное и выводное носовые отверстия расположены рядом и разделены только небольшим эпидермальным выростом, опускающимся дистальным концом внутрь обонятельной камеры.

Непосредственно к носовым отверстиям в полости носа примыкают небольшие, округлые обонятельные розетки. У 14—18-см лещей в среднем 19 пластинок, а у 36—42-см — 31. Рецепторные клетки у леща расположены в верхней трети пластинки среди опорных элементов.

Обонятельные луковицы леща относятся к типу стебельчатых и вынесены на сравнительно длинных обонятельных трактах к самым розеткам, соединяясь с ними посредством очень коротких обонятельных нервов (рис. 26). Соответственно выполняемой функции луковицы леща имеют средние размеры. Длина их колеблется от 2,2 до 2,9 мм, а вес — от 4,5 до 17 мг в зависимости от размера рыбы. Относительная длина луковиц у леща по отношению к длине переднего мозга несколько меньше, чем у угря, а по отношению к длине всего мозга она меньше в 2 раза. Что

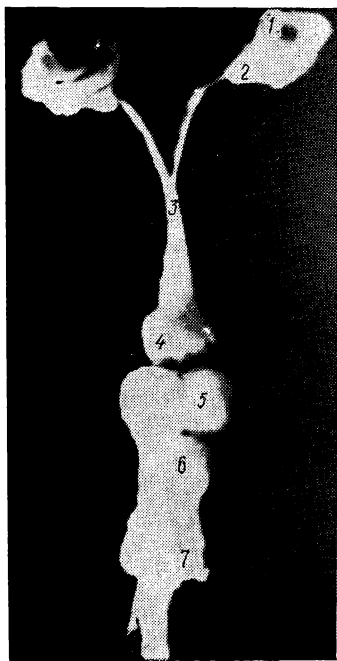


Рис. 26. Головной мозг и обонятельные розетки леща. Масштаб 1:3: 1 — обонятельная розетка; 2 — обонятельная луковица; 3 — обонятельный тракт; 4 — передний мозг; 5 — средний мозг; 6 — мозжечок; 7 — продолговатый мозг

касается относительного веса обонятельных луковиц леща, то они меньше таковых у угря: по отношению к весу переднего мозга в 2,5 раза и всего мозга — в 5 раз (табл. 8).

Обонятельные луковицы леща шаровидной формы и отличаются сравнительно слабо развитым поверхностным слоем волокон обонятельного нерва. Этот слой располагается преимущественно на оральном участке луковицы. Отростки волокон этого слоя проникают в луковицу в виде довольно мощных пучков, вдоль которых, по их ходу, располагаются обонятельные клубочки и примыкаю-

Относительные показатели размеров и веса обонятельных луковиц различных видов пресноводных рыб

Вид	Длина тела, мм	n	Относительные длина и вес обонятельных луковиц, %			
			к длине		к весу	
			всего мозга	переднего мозга	всего мозга	переднего мозга
Европейский угорь	712 ± 8,6	30	26,5	88,0	14,8	70,5
Лещ	370 ± 14,0	10	13,5	68,0	2,9	29,1
Радужная форель	281 ± 4,0	5	14,0	57,5	2,6	30,3
Щука	355 ± 7,7	20	10,9	50,0	2,5	29,7

щие вплотную к клубочкам крупные грушевидные митральные клетки. Клубочков и митральных клеток в луковице сравнительно немного (рис. 27). Клубочки имеют шаровидную форму или форму эллипса. Диаметры клубочков равны: от 13,6 до 28,9 и от 10,2 до 25,5 мкм. Митральные клетки, расположенные вокруг клубочка по 2—3, имеют также достаточно крупные размеры: от 10,2 до 22,1 и от 6,8 до 13,69. Митральные клетки, обладающие наименьшими из указанных диаметров, выглядят немногим больше крупных клеток-зерен. Ядро митральных клеток, как правило, большое, выпуклое, светящееся, особенно на препаратах, импрегнированных серебром. Форма митральных клеток и их размеры сильно варьируют. Кроме грушевидных, встречаются митральные клетки округлой, яйцевидной и веретенной форм.

Внутренний плексиформный слой (волоконный) дифференцирован достаточно отчетливо, толщина его неравномерна. Наибольшая толщина в оральном отделе луковицы составляет 58,1, в латеральных участках снижается до 24,7 мкм. Из клеточных элементов в нем имеются лишь клетки-зерна. В каудальном отделе луковицы, у места выхода волокон обонятельного тракта, слои отсутствуют.

Клеток-зерен в луковице много. Разбросаны они по всей площади луковицы отдельными группами. Во внутреннем плексиформном слое зернистые клетки рассеяны диффузно. Они имеют шаровидную форму и диаметр в пределах 2,6—5,1 мкм. Центральная часть луковицы за-

нята большим передним обонятельным ядром с хорошо выраженными гранулярными клетками. Ядро овальное, расширяется кзади. Зернистые клетки на территории переднего обонятельного ядра больших размеров — до 5,1 мкм. В слое клубочков и митральных клеток, а также во внутреннем плексиформном слое встречаются также клетки-зерна диаметром до 2,6 мкм (табл. 9).



Рис. 27. Сагиттальный разрез обонятельной луковицы леща. Микрофото. Объектив 40X, окуляр 10X: 1 — крупные грушевидные митральные клетки; 2 — обонятельные клубочки

Форель — типичный обитатель чистоводных водоемов. Высокая степень развития зрения у этой рыбы известна, и это качество используется при ловле ее на искусственные приманки. Однако способность ослепленных форелей находить добычу на значительном расстоянии, как это показал Wunder (1927), свидетельствует о хорошо развитом чувстве обоняния у этого вида рыб.

Форель ведет активный образ жизни, питаясь преимущественно днем и ориентируясь в поисках пищи органами зрения и обоняния. Ноздри форели расположены близко друг от друга, обонятельные полости округлые и заполнены округлыми розетками, состоящими у годовиков форели из 6—9 пластинок, у форелей в возрасте 2 лет с длиной тела 27,2—29,4 см из 11—14 пластинок. Парный обо-

нительный нерв передает возбуждение с рецепторного поля сидячим обонятельным луковицам, плотно прилегающим к оральной части переднего мозга (рис. 28). Абсолютная длина их у форелей 28 см равна 4,5 мм и вес 10 мг. Относительная длина обонятельных луковиц форели более чем в 1,5 раза меньше, чем у угря (см. табл. 8).

Относительный вес их (к весу переднего мозга и к весу всего мозга) меньше аналогичных показателей у угря соответственно в 2 и 5 раз, но приближается к таковым леща. Лещ и форель, обладая в общем средними размерами всех отделов обонятельного анализатора, относятся к рыбам медиосматического типа.

Цитоархитектоника обонятельных луковиц форели соответствует основной схеме. Клубочки имеют круглую или эллипсоидную форму. Диаметры их колеблются от 10,2 до 18,7 и от 8,5 до 13,6 мкм. Размеры митральных клеток варьируют от 8,5 до 17,0 мкм. Волокнистый слой занимает 1/3 объема луковицы в виде подковы, сужаясь в ее латеральной части. Он почти лишен нейронных элементов, за исключением незначительного количества диффузно разбросанных зернистых клеток. Строго ограниченного слоя зернистых клеток нет, особенно плотное их расположение в центральной части луковицы. Диаметр клеток-зерен 5,1—3,4 мкм. Зернистые клетки встречаются и в периферических слоях луковицы. По мере удаления фронтальных срезов через луковицу от орального конца ее клеток-зерен становится все меньше, а у

Таблица 9

Абсолютные размеры клубочков и основных нейронных элементов в обонятельных луковицах европейского угря и некоторых пресноводных рыб (n=100)

Вид	Клубочки, мкм		Митральные клетки, мкм		Клетки-зерна, мкм
	D	d	D	d	
Личинки европейского угря	25,5 ± 0,68	21,2 ± 0,53	12,3 ± 0,28	6,8 ± 0,12	4,6 ± 0,10
Взрослый угорь	35,0 ± 1,23	26,2 ± 0,97	16,5 ± 0,39	7,5 ± 0,14	6,2 ± 0,10
Лещ	21,0 ± 0,48	15,5 ± 0,35	16,5 ± 0,34	9,9 ± 0,20	3,7 ± 0,03
Радужная форель	15,4 ± 0,23	11,0 ± 0,26	12,6 ± 0,24	6,3 ± 0,11	3,9 ± 0,08
Щука	9,7 ± 0,01	6,3 ± 0,12	7,9 ± 0,13	4,0 ± 0,08	2,4 ± 0,07

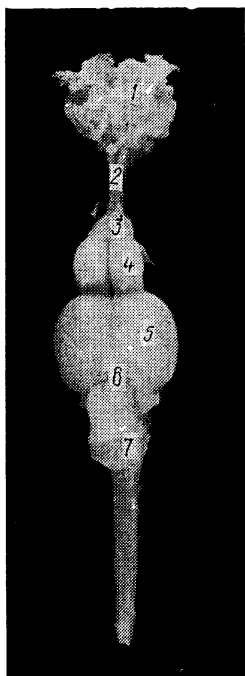


Рис. 28. Головной мозг и обонятельные розетки радужной форели. Масштаб 1 : 3: 1 — обонятельная розетка; 2 — обонятельный нерв; 3 — обонятельные луковицы; 4 — передний мозг; 5 — средний мозг; 6 — мозжечок; 7 — продолговатый мозг

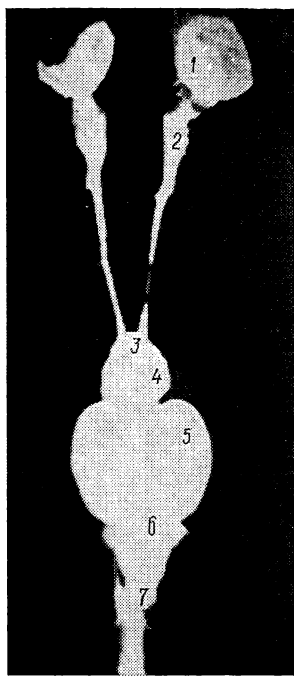


Рис. 29. Головной мозг и обонятельные розетки щуки. Масштаб 1 : 3: 1 — обонятельная розетка; 2 — обонятельный нерв; 3 — обонятельные луковицы; 4 — передний мозг; 5 — средний мозг; 6 — мозжечок; 7 — продолговатый мозг

ножки луковицы они единичны. Клубочки и митральные клетки имеются лишь в передней трети луковицы, а дальше в глубине луковицы отсутствуют. К передней трети луковицы с ее основными цитоархитектоническими слоями примыкает довольно крупное переднее обонятельное ядро с мелкими гранулярными клетками, разбросанными диффузно, и незначительным количеством тоже мелких клеток-зерен диаметром не более 3,4 мкм.

Клубочки радужной форели ($D=15,4$ и $d=11$ мкм)¹

¹ D и d — большой и малый диаметры.

и ее митральные клетки ($D=12,6$ и $d=6,3$ мкм) значительно меньше даже, чем у леща (см. табл. 9). У радужной форели они находятся в основном в оральной части луковицы у дорсальной поверхности, заканчиваясь примерно у середины латеральной плоскости луковицы.

В качестве представителя группы рыб с заведомо плохо развитой обонятельной рецепцией нами исследовалась щука. Щука относится к группе активных дневных хищников, преследующих и подстерегающих свою добычу. При быстром передвижении основным дистантным анализатором у нее служит зрительный. В связи с этим у щуки мощно развиты *lobi optici* и мозжечок, а центры обоняния мелкие (рис. 29). По данным Wunder (1927), глаза щуки при поиске пищи могут функционировать в качестве сигнального и руководящего органа, в этих реакциях принимают участие органы боковой линии. Обоняние у щуки играет незначительную роль. Ослепленные щуки погибают от голода, но не способны найти неподвижно лежащий в аквариуме корм. У щуки обоняние не связано с пищевыми реакциями, а вкусовые рецепторы имеются в полости рта и несут функцию только контроля при проглатывании пищи (Wunder, 1927; Жуков, 1965; Пенязь, Шевцова, Нехаева, 1973).

Обонятельные полости у щуки невелики, находятся между расположенными у самых глаз носовыми отверстиями, к которым примыкают небольшие круглые розетки, образующиеся эксцентрично расходящимися на круглой пластинке, слабовыраженными выростами в виде валиков. Обонятельный эпителий у щуки локализован на дне обонятельной ямки между валиками-пластинками в виде полей, разделенных необонятельным эпителием. Такое расположение рецепторных клеток лишает исследователей возможности установить действительные размеры площади обонятельного эпителия. Обонятельные пластинки редуцированы.

Обонятельные луковицы у щуки сидячего типа и имеют относительно мелкие размеры: их относительная длина к длине всего мозга в 2,5 раза, а относительный вес к весу всего мозга в 6,5 раза меньше, чем у угря (см. табл. 8). Следовательно, судя по относительным величинам обонятельных луковиц, щуку можно отнести к группе рыб с минимально развитой обонятельной функцией.

Клубочки в обонятельных луковицах щуки выраже-

ны слабо, отличаются незначительными размерами и прерывистым расположением в виде небольших гнезд. Размеры клубочков варьируют от 8,5 до 11,9 и 5,1—8,5 мкм. Митральные клетки малы и единичны (см. табл. 9).

Внутренний волокнистый, или плексиформный, слой имеется у всех четырех исследованных нами видов. В луковице угря ему отведено незначительное место, так как наибольшую часть луковицы занимает слой, образованный клубочками и нейронными элементами. Более широк волокнистый слой у леща, форели, щуки. Зернистые клетки располагаются в луковицах диффузно, с разной плотностью залегания в различных ее слоях. Наиболее крупные клетки-зерна обнаружены у угря: у личинки их диаметр в среднем 4,6, а у взрослого — 6,2 мкм. Клетки-зерна у леща (3,7 мкм) и форели (3,9 мкм) имеют примерно одинаковые размеры. Для двух последних видов рыб характерно весьма плотное залегание клеток-зерен по всей луковице, о чем позволяют судить как фронтальные, так и сагиттальные срезы. Совсем незначителен диаметр названных клеток у щуки — в среднем 2,4 мкм, а также весьма невелика плотность их залегания, чаще всего они единичны по всем слоям или залегают в ряд по одной клетке.

Наши исследования показывают, что у рыб с величинной луковиц коррелируют их цитоархитектоническая дифференциация, размер и количественные соотношения нейронных элементов. Для цитоархитектоники луковиц рыб характерно наличие определенных слоев, образуемых соответствующими нейронными элементами: I — периферический слой луковицы, образованный волокнами обонятельного нерва; II — рыхлый слой клубочков, или гломерул, вместе со связанными с ними митральными клетками; III — внутренний плексиформный (или волокнистый) слой; IV — слой зернистых клеток, который, как и остальные слои, не обладает четко выраженными границами.

Среди исследованных видов рыб европейский угорь выделяется как по анатомическим особенностям строения обонятельного анализатора, так и цитоархитектоникой обонятельных луковиц. Установленное нами у угря столь мощное развитие слоя клубочков и митральных клеток, залегающих по всей высоте луковицы в 2/3 ее

длины, свидетельствует, несомненно, в пользу значительных ольфакторных возможностей этой рыбы. Об этом же говорят размеры клубочков и митральных клеток, а также плотность их залегания в указанных участках луковицы. За угрем следует лещ, у которого все названные структуры имеют средние размеры; у форели они несколько мельче, чем у леща. Наиболее мелкие клубочки, митральные клетки и клетки-зерна у щуки.

Изучение макро- и микроморфологии обонятельного анализатора европейского угря, являющегося неретической рыбой, близко стоящей к бентоническим формам; леща, относящегося к типичным бентософагам; форели, представляющей собой всеядную реофильную форму, и щуки, являющейся типичной хищной рыбой, позволило выявить разнообразие в уровне развития морфологических структур органа обоняния у представителей различных эколого-систематических групп. Значительная часть этих отличий обусловлена экологической спецификой исследованных видов рыб.

В процессе эволюции у рыб вырабатывались приспособления к экологическим особенностям зон водного бассейна. Характер и интенсивность моторики отдельных видов рыб, связанные со способами добывания пищи, привели к неодинаковому уровню функциональных нагрузок некоторых органов чувств, что в свою очередь вызвало появление различий в степени развития соответствующих разделов мозга. Так как интенсификация или ослабление функций органов чувств у разных видов рыб связаны с пищевой специализацией, они влияют на развитие основного дистантного анализатора. У угря преимущественное развитие получил обонятельный анализатор, а у щуки — зрительный и орган боковой линии.

Основное направление прогрессивного развития обонятельного анализатора у рыб, насколько можно судить на основании сравнительного изучения его у экологически различающихся между собой видов, заключается в увеличении размеров поверхности обонятельного эпителия и дифференцировки воспринимающих элементов, а также в увеличении размеров обонятельных луковиц и повышении их внутренней морфофункциональной организации главным образом за счет усложнения интрабульбарных связей (Горова, 1973).

БОЛЕЗНИ УГРЯ

Хотя мы не ставили перед собой задачу исследовать болезни угря, так как это область ихтиопатологов, но, изучая его биологию в естественных водоемах, а также в аквариумах, невольно сталкивались с ними. Например, при исследовании содержимого пищеварительного тракта наряду с объектами питания извлекали и определяли паразитов. Проводились наблюдения за течением болезни, поведением рыб, патологическими изменениями внешних покровов и внутренних органов при заболевании угря в аквариумах ихтиофтириазисом и краснухой. Принимая во внимание, что масштабы по заселению угрем водоемов Советского Союза с каждым годом расширяются, мы считаем, что краткое описание в данной книге болезней угря вполне уместно.

У угрей бывают незаразные заболевания: простуда, раны, полученные от хищников и крючков, механические и химические повреждения жабр, воспаление и перерождение печени, искривление позвоночника и др.

К незаразным относят болезнь «цветной капусты» и водянку. При болезни «цветной капусты» на голове угря появляется своеобразная опухоль, иногда превышающая размер головы, по форме напоминающая цветную капусту. Обычно опухоль имеет вид коричнево-красной массы, покрытой красными пятнами и черточками. Чаще всего опухоль находится на верхней и нижней челюстях. Она настолько сильно разрастается, что угорь не в состоянии принимать пищу и погибает.

По сообщению польских, шведских, датских и немецких исследователей, болезнь «цветной капусты» иногда вспыхивает с большой силой. Следовательно, здесь может иметь место и заразное начало. Она встречается у угрей, обитающих в солоноватых водах. Мы наблюдали

угрей с подобными опухолями в 1953 г. в Курском заливе.

Из бактериальных заболеваний угря, которые могут вспыхнуть во внутренних пресноводных водоемах, большую опасность представляет пресноводная форма краснухи — острое инфекционное заболевание, которое приводит к массовой гибели рыб. В пресноводных водоемах Западной Европы краснуха угрей отмечалась много раз. В Советском Союзе имеется лишь одно упоминание Х. С. Горегляда (1955), обнаружившего в уловах рыб из оз. Нарочи угря с признаками краснухи.

В настоящее время о возбудителях краснухи два противоположных мнения. Schäperclaus (1953) и другие считают, что возбудителем краснухи карпов является бактерия *Pseudomonas punctata* f. *sacrovienensis*, так как при этом заболевании она всегда обнаруживается. Напротив, Г. Д. Гончаров (1949) и другие доказывают, что возбудителем краснухи карпов и других рыб служит фильтрующийся вирус, хотя свойства его еще недостаточно изучены.

Учитывая изменчивость микробов, можно допустить, что и возбудитель краснухи карпов (*Pseudomonas punctata*) способен переходить в фильтрующуюся форму.

По Schäperclaus (1954), внешние признаки краснухи следующие: 1) более или менее пятнистое или красное тело, плавники и анальное отверстие; 2) беловатые или голубоватые поблескивающие пятна, появляющиеся в результате потери верхнего слизистого слоя кожи; 3) открытые округлые беловатые язвы, при которых обнажается мускулатура; 4) шишки (бугры) величиной от горошины до грецкого ореха; нарывы, особенно на голове в весенний период; 5) слепота.

Однако могут встречаться больные угри без каких-либо внешних признаков заболевания. Такие рыбы очень вялые и сравнительно быстро погибают. Это происходит при большей вирулентности возбудителя и, следовательно, быстром течении болезни.

При наблюдении за больными угрями в аквариумах выяснялось, что отмеченные Шеперклаусом признаки развиваются при слабой вирулентности бактерий постепенно. В литературе указывается, что заболеванию краснухой подвержены только взрослые угри, но нам пришлось наблюдать за болезнью 2—3-летков.

Угри старшего возраста были привезены в лабораторию из карпового рыбопитомника «Шеметово», где они прожили год и 5 месяцев. Внешне угри были совершенно здоровы, хорошо упитаны. Их длина колебалась от 36 до 43 см, а масса — от 76 до 104 г. Все угри были посажены в обыкновенную ванну, где они благополучно перезимовали. Весной, т. е. в мае 1958 г., к этим двухгодовалым угрям были подсажены стекловидные угри. Через год, т. е. в октябре 1958 г., все угри были взвешены и измерены. Оказалось, что стекловидные угри почти не выросли, а старшие угри все похудели: их вес снизился на 10—20 г. Прошла еще одна зима, в конце которой в ванне вспыхнула краснуха. К этому времени в ванне имелось 5 угрей в возрасте 2 года 9 месяцев и 3 десятимесячных угря. Первые признаки заболевания старших угрей были отмечены нами 2 марта 1959 г. До этого поведение угрей было обычное. С первого дня заболевания вплоть до гибели больных угрей (33 дня) велись наблюдения. Микробиологический анализ был сделан в лаборатории академика АН БССР Х. С. Горегляда, который установил в крови больного угря возбудителя краснухи *Pseudomonas punctata* f. *sacroviensis*.

Как показали 33-дневные наблюдения за больными угрями, болезнь протекала следующим образом. Вначале угри перестали зарываться в грунт, движения их стали вялыми, тело потеряло упругость, на коже стало значительно меньше слизи. Бока и спина покрылись беловатыми или голубоватыми пятнами, имеющими металлический блеск и неправильную форму. У основания плавников образовалось заметное покраснение, причем у анального плавника оно было выражено резче. Позже на брюшке угрей и около анального отверстия появились красные пятна различной формы. Через несколько дней эпидермис на голубых и белых пятнах лопнул и стал шелушиться. Началось отмирание верхнего слоя кожи, и пятна приняли белый цвет. Иногда они были окружены красными разводами точечной структуры. Затем начались разрушение кориума и образование язв (рис. 30). У одного из угрей появились белые язвочки на концах верхней и нижней челюстей. Со временем язвы становились глубже, обнажалась мускулатура. У 2 угрей в хвостовой части большие участки тела совсем лишились кожного покрова.

В начале заболевания угри поедали корм, затем аппетит ухудшился, и, наконец, они совсем перестали принимать пищу. Дыхание замедлилось, но ритм его оставался правильным. Затем ритм дыхания нарушился, появились судороги, и через 1—2 дня угри погибли.

У 2 вскрытых угрей, погибших от краснухи, сильных патологических изменений внутренних органов не наблюдалось. Отмечено лишь интенсивное покраснение заднего отдела кишечника. У младших угрей болезнь

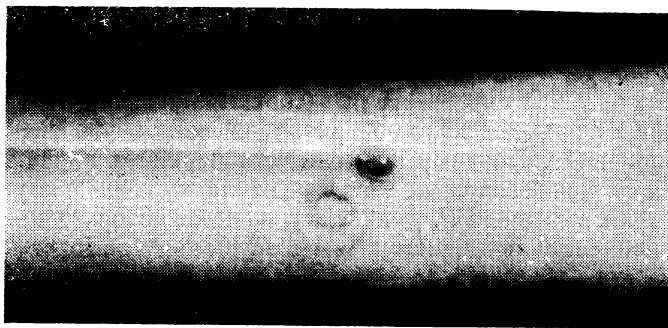


Рис. 30. Образование язв на брюшке угрей около анального отверстия

протекала иначе. Они, находясь в ванне с больными трехгодовиками, не проявляли никаких признаков заболевания и были отсажены в другой аквариум. Заболели они почти 10 месяцев спустя в возрасте 1 года и 7 месяцев. Сначала угри также перестали зарываться в грунт, но в отличие от первых вели себя беспокойно: движения их были порывисты, жаберные мешки сильно раздувались, по телу периодически пробегали судороги. Потом угри стали терять координацию движений. Через 15 дней появились конвульсии, и движения их стали вялыми. У одного из них в результате разрыва желчного пузыря появилась под кожей в области расположения печени большая опухоль зеленоватого цвета. При вскрытии у него обнаружены дегенеративные изменения печени, желчного пузыря и кишечника. Через день погибли и остальные угри. Язв и пятен на теле не было. Лишь у одного из них имелись на голове бугорки (шишки) темно-красного цвета.

Случай вспышки краснухи в наших аквариумах ставит под сомнение вопрос о специфичности заразного начала *Pseudomonas punctata* f. *sacroviensis*. Трудно предположить, чтобы указанная бактерия находилась во внешней среде наших аквариумов, так как грунт (гравий) перед засыпкой его в аквариум был промыт и пропарен, а питались аквариумы водопроводной (артезианской) водой. Вероятнее всего, что заразное начало содержалось в самих угрях до посадки их в аквариумы. Так как и в лабораторию, и в рыбопитомник «Шеметово» угри завозились впервые, то заразиться они могли либо в море, будучи стекловидными угрями, либо в карповых прудах рыбопитомника. Но, как известно, в море краснуха угрей вызывается бактерией *Vibrio anguillarum*, которая не может хорошо развиваться и долго жить в пресной воде. Поэтому возможность переноса заразного начала стекловидными угрями исключается. У карпов краснухи вызывает *P. punctata* f. *ascitea*, которую считают специфичной для карпа. Но поскольку заболевание произошло только в том аквариуме, где находились угри, привезенные из карповых прудов, то можно предположить, что исходной формой явилась *P. punctata* f. *ascitea*. Приспособившись к новому виду — угрю, она изменила свое отношение к некоторым средам, что и дало повод некоторым исследователям выделить ее в особую форму — *Pseudomonas punctata* f. *sacroviensis*. Высказанные предположения нуждаются в дальнейшей проверке и уточнении. Следует отметить, что в 1962 г. при просмотре 37 угрей-семилетков, выловленных в оз. Мястро, у двух особей были замечены возле анального отверстия краснушные пятна, хотя массовой гибели угрей не наблюдалось.

Из простейших, паразитирующих на угрях, наиболее опасна инфузория *Ichthyophirius multifilllis*. Так, например, Volf (1958) указывает, что в некоторых водоемах Чехословакии за 20 лет от ихтиофтириазиса погибло много угрей. Мы наблюдали ихтиофтириазис в лабораторных условиях весной 1956, 1958 и 1962 гг., причем в 1958 г. этой болезнью, которая продолжалась и летом, было поражено большинство обитателей аквариумов (Кохненко, Боровик, Горовая, 1959). 10 мая 1958 г. в лабораторию было завезено 200 стекловидных угрей с тем, чтобы в дальнейшем посадить их в подопытные

пруды. В лаборатории угорьки были временно помещены в большую фарфоровую чашу емкостью около 50 л, вода в которой почти ежедневно менялась (полностью или частично). Подкармливали угрей дафниями, выращенными специально в отдельных аквариумах.

17 мая начался ихтиофтириазис. К этому времени в лаборатории находилось 200 стекловидных угрей, 11 двухгодовиков, карп и линь. Впервые ихтиофтириус был замечен на 9 угрях в фарфоровой чаше. С каждым днем число зараженных рыбок увеличивалось и степень поражения возрастала. Некоторые угри со временем почти сплошь покрылись инфузориями. Они перестали принимать пищу и реагировать на внешние раздражения, движения их стали вялыми. В результате этого заболевания началась массовая гибель рыб. С 1 по 4 июня погибло более 100 стекловидных угрей.

19 мая 1962 г. в лабораторию было завезено 62 стекловидных угря, которые временно были размещены в двух аквариумах, по 25 л каждый. 9 июня, т. е. через 20 дней, в обоих аквариумах на некоторых угрях был замечен ихтиофтириус. Больных угрей сразу же отсадили в отдельный аквариум, но, несмотря на эту профилактику, на другой день число особей, зараженных ихтиофтириусом, значительно увеличилось. Зная течение болезни ихтиофтириаза у стекловидных угрей и результаты лечения из опыта прошлых лет, мы отказались от лечения больных угрей в слабом растворе марганцевокислого калия или выдерживания их на протоке, так как такая профилактика оказалась малоэффективной. Было решено испытать действие раствора малахитовой зелени на ихтиофтириуса. Оставшихся в живых 45 угрей рассадили в три стеклянных аквариума, по 15 штук в каждый. Два аквариума были опытными и один контрольный. В двух кристаллизаторах был приготовлен раствор малахитовой зелени: в первом концентрация 1 : 10000, во втором 1 : 20000. Для раствора 1 : 10000 экспозиция была 15 с, а для раствора 1 : 20000 — 20 мин. Купание проводили 13 и 14 июня. Угрей из опытных аквариумов в марлевых сачках погружали в раствор, в котором выдерживали нужное время. После купания угрей промывали струей водопроводной воды в течение нескольких секунд и помещали в аквариум, наполненный свежей водой. Все угри, прошедшие купание, на

пятый день были свободны от ихтиофтириуса, начали пожирать корм и поведение их было нормальным. В контроле все угри погибли в течение 15 дней. 50 стекловидных угрей, содержащихся в соседней лаборатории, также погибли от ихтиофтириуса.

Таким образом, купание больных ихтиофтириозисом угрей в растворе малахитовой зелени дает хороший эффект. Правда, этот метод нельзя рекомендовать для борьбы с ихтиофтириазисом в естественных водоемах, так как его невозможно применить там, но для освобождения от ихтиофтириуса угрей, содержащихся в аквариумах или даже в небольших прудиках, он вполне пригоден. Методы лечения предложены в работе Л. В. Волковой и др. (1971).

В естественных водоемах Белоруссии мы только один раз выловили из оз. Мястро угря, довольно сильно пораженного ихтиофтириусом. Угорь имел возраст 3 года и 2 месяца (считая жизнь в пресной воде).

Заражение угрей ихтиофтириусом в естественных водоемах понятно, так как он встречается и на других рыбах в наших водоемах. Но каким путем заражаются стекловидные угри в аквариумах, ответить затруднительно. Мы просматривали большое количество стекловидных угрей, привозимых из Франции и Англии, но они не были заражены ихтиофтириусом. Однако в отдельных ящиках среди стекловидных угрей единично встречались и пигментированные угри длиной 12—16 см, и на двух из них был обнаружен ихтиофтириус. По-видимому, они и явились заразным началом для стекловидных угрей, поступающих в аквариумы.

По имеющимся в нашем распоряжении источникам, у угря выявлен 31 вид паразитов-гельминтов.

Из 10 видов дигенетических сосальщиков (*Trematodae*) 9 обнаружены в кишечнике угря и личинки одного вида — в хрусталике глаза. Наиболее часто встречающимся видом, по Ehgenbaum (1930), является *Hemiurus appendiculatus*. Советскими исследователями этот паразит для угря не отмечен. Мы обнаружили 1 экз. *Hemiurus sp.* в кишечнике угря, выловленного из оз. Ельни. К сожалению, паразит был немного поврежден, и поэтому установить его видовую принадлежность не удалось.

Опасны для угрей личинки сосальщиков *Strigeidea*, известные под названием *Diplostomulum spathaceum*.

Поселяясь в хрусталике глаза рыб, они вызывают слепоту. В Белоруссии этот вид был найден у одного угря (определен Г. К. Петрушевским).

На угрях, выловленных из водоемов Советского Союза, моногенетические сосальщики не найдены. В. А. Догель пишет, что им было обнаружено 3 экз. *Cyrodactylus sp.* у 2 маленьких (длиной 61—71 мм) угрей, присланных ему из Неаполя. Угри были выловлены в канале Regi Lagni, приблизительно в 20 км от моря.

Ленточные черви локализуются в кишечнике угря. Такие виды, как *Bothriocephalus claviceps* и *Proteocephalus macrocephalus*, специфичны и обычны для угря (Догель, 1936). Особенно сильно подвергаются угри заражению особями первого вида. В. А. Догель указывает, что из 15 обследованных им угрей из Невской губы у 11 обнаружены *Bothriocephalus claviceps* (до 20 экз. у каждого).

В 1953 и 1954 гг. мы просмотрели около 2000 пищеварительных трактов угрей. У 10% угрей были солитеры. У некоторых из них встречалось до 5 паразитов. Максимальная длина паразита до 70 см.

При исследовании содержимого пищеварительных трактов 87 молодых угрей (возраст 3+ и 4+), выловленных из озер Дривяты, Новято, Ельня, Мястро, отмечена высокая степень заражения *Bothriocephalus claviceps* и *Proteocephalus macrocephalus*: 11 особей были заражены представителями этих видов (Борових, Кохненко, 1961).

Фауна нематод представлена у угря 9 видами, из которых 4 вида аскарид и 5 видов спирурид. В Белоруссии пока встречено только 2 вида: *Camallanus lacustris* и *Rhaphidascaris acus*. Особи первого вида встречаются часто в желудках молодых угрей, причем количество паразитов достигает 20. *Rhaphidascaris acus* обнаружен только у 2 угрей.

Кроме указанных выше видов, в кишечнике угря мы часто находили волосатиков *Gordius sp.* Роль их в организме рыб пока не совсем ясна. Некоторые исследователи считают их паразитами, другие оспаривают это на том основании, что волосатики свободно могут жить в водоемах.

Особенно часто встречаются у угря скребни. В Нижней Эльбе, по сообщению Эренбаума (1930), угри на

89—90% заражены *Acanthocephalus anguillae*. У угрей из наших водоемов этот паразит был также обнаружен в системе Браславских озер (Боровик, Кохненко, 1961), но в меньших количествах.

В кишечнике угря из Невской губы В. А. Догель (1936) выделил другой вид скребня — *Acanthocephalus lucii*.

На жабрах угря паразитируют личинки беззубки (*Anadonta*) и перловицы (*Unio*), личиночные стадии которых называются глехидиями. В водах СССР случай встречи глехидий на жабрах угря отмечает В. А. Догель (1936).

Из паразитических ракообразных на жабрах угря встречаются *Ergasilus siboldi* и *Ergasilus gibbus*. В. А. Догель сообщает, что 40% обследованных им угрей Невской губы имели на жабрах *Ergasilus gibbus*.

Кроме инфекционных и паразитарных, у стекловидного угря бывает пузырьковое заболевание. Угри, достигшие длины свыше 7 см, болеют им редко. На коже угря, особенно у его головной части, образуются многочисленные воздушные пузырьки за счет накопления газа в тканях под кожей. В результате больные угри плавают в поверхностном слое воды. Угри, заболевшие пузырьковой болезнью, ослабевают, часть из них погибает, все зависит от степени поражения. К сожалению, в настоящее время эта болезнь недостаточно изучена и не выяснены причины, вызывающие ее.

Пузырьковое заболевание появляется в основном тогда, когда в воде содержится излишнее количество кислорода (свыше 10—12 мг/л), что вызывается в прудах при сильном развитии сине-зеленых водорослей, при высокой аэрации в бассейнах и аквариумах, или чрезмерно большое количество газообразного азота, что наблюдается при использовании грунтовых вод с высоким содержанием газообразного азота. В таких случаях рекомендуется грунтовые воды некоторое время отстаивать в открытых прудах или емкостях. При 150%-ной насыщенности воды газообразным азотом весь угорь погибает.

Угрей с пузырьковым заболеванием следует помещать в чистую воду с низкой температурой (6—10°) и с низким содержанием кислорода (4—6 мг/л). При таких условиях болезнь проходит быстрее. Желательно метод

лечения проверить в аквариумах при различной температуре и различном насыщении кислорода, определить время.

Паразитофауна угрей, обитающих в водоемах Советского Союза, изучена слабо. Имеющиеся в отечественной литературе сведения малочисленны и фрагментарны. Угорь же как ценная рыба заслуживает внимания ихтиопатологов, тем более, что масштабы заселения водоемов с каждым годом расширяются. Кроме того, выяснение фауны паразитов представляет большой интерес с зоогеографической точки зрения.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АДАПТАЦИИ УГРЯ К АБИОТИЧЕСКИМ И БИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ В ПРАКТИКЕ

Ознакомившись с адаптацией угря к абиотическим факторам среды, остановимся на тех его свойствах, которые человек может использовать в практических целях. В первую очередь имеется в виду приспособление угря к течению, температурным условиям и газовому режиму.

Как известно, взрослые угри при наступлении определенной стадии (II—III по Мейену) половой зрелости оставляют места нагула (озера, реки, заливы, море) и идут по течению в океан на нерест. На всем пути нерестовой миграции угрю сопутствует подводное течение, которое ориентирует его в отыскании района нерестилищ (Саргассова моря) и помогает преодолеть огромное (5000—7000 км) расстояние (Кохненко, 1958, 1969; Волкова, Жуков, 1973).

Установлено, что количество мигрирующих угрей находится в прямой зависимости от уровня воды. Чем выше уровень воды, тем больше угрей скатывается в море на нерест (рис. 31). Это объясняется тем, что при высоких уровнях воды усиливается скорость течения, которое в большей мере возбуждает миграционный инстинкт.

Нерестовые миграции угря происходят в различные сроки года в зависимости от удаления мест нагула от моря. Например, пик нерестовой миграции угря из водоемов Белоруссии наблюдается в мае—июне, а из Курского залива — в августе—сентябре. Рыбаки, зная повадку угря идти по течению, перегораживают в это время миграционные пути угреловушками и отлавливают его (Кохненко, 1958; Волкова, 1973а).

Если угреловушка полностью блокирует проход для мигрирующих угрей, как это имеет место на Скеме, то улов ее за несколько дней может значительно превысить

улов нагуливающихся угрей в водоеме всеми остальными орудиями лова на протяжении всего летнего сезона (табл. 10).

Установлено, что угорь свободно может жить в различного типа водоемах (Кохненко, 1958, 1969; Волкова, 1973 б). Хороший рост его наблюдается в эвтрофных, мезотрофных озерах, реках и водохранилищах. Площадь водоемов, пригодных для выращивания угря в Совет-

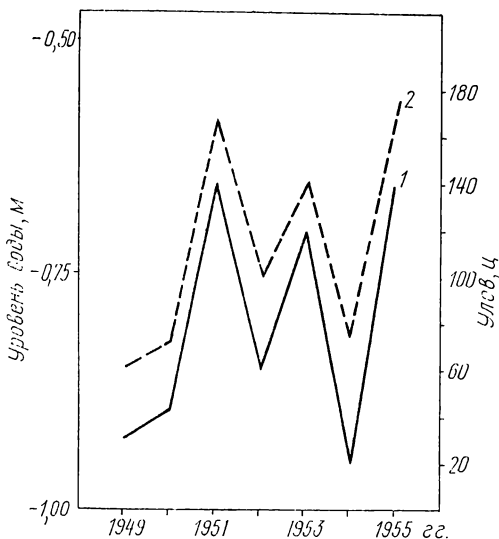


Рис. 31. Зависимость между средними годовыми уровнями воды и уловами угря на Браславских озерах: 1 — уровень воды; 2 — уловы

ском Союзе, исчисляется миллионами гектаров, а кормовая база для угря в этих водоемах неисчерпаема. Но из-за ограничения посадочного материала имеющиеся возможности выращивания угря у нас реализуются неполностью.

Источником получения посадочного материала для западных районов СССР являются Франция и Англия. Для южных районов, по-видимому, можно было бы получать на таких же основаниях стекловидных угрей из Италии и Югославии, а для Сибири и Дальнего Востока — из Японии. Однако эти источники непостоянны, и количество посадочного материала зависит от различ-

Эффективность лова угря угреловушками по сравнению с другими орудиями лова на Нарочанском рыбзаводе

Водоем	Площадь, га	Вылов, кг			
		1967 г.	1968 г.	1969 г.	1970 г.
Оз. Нарочь	7960	2330	2719	677	2216
Р. Нарочанка (угреловушка)	—	1562	2142	1040	1625
Итого		3892	4861	1717	3841
Оз. Мястро	1311	45	170	1027	1334
Оз. Баторино	629	147	35	485	294
Схема (угреловушка)		763	2359	665	2062
Итого	1940	955	2565	2177	3691

ных причин, которые иногда приводят к срыву завоза молоди угря вообще. Одна из таких причин — несовпадение сроков массового отлова стекловидных угрей во Франции со сроками вскрытия водоемов Белоруссии.

Как известно, массовый отлов стекловидных угрей во Франции и Англии наблюдается в марте и первой половине апреля. В это время здесь можно приобретать посадочный материал угря для Советского Союза в нужном количестве. Но, к сожалению, в это время на территории СССР еще зима. Озера покрыты льдом, а ночью бывают заморозки и температура воздуха ниже 0 °С. Вследствие того что не было разработано методики транспортировки и посадки молоди угря в озера при таких условиях, наши рыбохозяйственники отказывались закупать угря в период массового его отлова. Закупка же производилась в последних числах апреля и в мае, когда отлов стекловидных угрей значительно сокращался, что часто приводило к срыву мероприятий по завозу молоди угря в СССР.

Учитывая важность заселения наших водоемов молодь угря, пришлось разыскивать пути решения этого вопроса. На основании изучения приспособляемости угря к абиотическим факторам среды (температуре, газовому режиму и др.) и опыта посадки молоди угря в апреле 1956 г. мы предложили Центральной акклиматиза-

ционной станции Рыбвода СССР и Управлениям рыбного хозяйства союзных республик закупать молодь угря на месяц раньше, чем это делалось обычно, т. е. в период его массового отлова во Франции — в марте и апреле. Данное предложение было биологически обосновано. Указаны температурные условия при транспортировке стекловидных угрей воздушным и автомобильным транспортом и разработана подробная методика содержания угря на «станции» кратковременной передержки в пункте назначения.

Предложение было принято, и уже в конце марта и в апреле 1970 г. молодь угря партиями поступала в Советский Союз. В Белоруссию в этом году завезено 3,0 млн. стекловидных угрей, которых выпустили в Нарочанские и Браславские озера.

Молодь угря из Парижа доставлялась на самолетах в Ригу, откуда представители Центральной акклиматизационной станции направляли ее в союзные республики (БССР, УССР, РСФСР, Латвийскую ССР, Литовскую ССР, Эстонскую ССР). На аэродроме в Риге ящики с молодью угря просматривали и при необходимости на верхние рамки добавляли лед. Следует отметить, что за время транспортировки из Парижа в Ригу отходы угря были незначительны — 1—2%.

Из Рижского аэропорта в Браслав и Нарочь (расстояние 300—400 км) молодь угря перевозилась авторефрижераторами типа «Колхида», в которых поддерживалась температура воздуха 4—7 °С. В пути рефрижераторы находились 8—10 ч. По прибытии на рыбзавод ящики с молодью угря вносились в помещение (копильный цех), где были установлены за день до прибытия угря емкости (брезентовые и деревянные чаны, ванны, бочки) с водой. Температура воды была 4—7 °С. Обычно на 1 м³ воды садили около 100 тыс. стекловидных угрей. Выпущенные в емкость угри некоторое время активно, но при этом хаотично, двигались во всей толще воды, а через 20—40 мин постепенно стали опускаться на дно и их активность значительно уменьшалась. Это свидетельствовало о том, что молодь угря находится в хорошем состоянии. Отходы угря определялись путем трехкратного просчета навесок по 500 г, взятых из различных ящиков. Результаты просчетов проб переводились на общее количество привезенного угря.

После временного выдерживания (1—3 ч) молодь угря из емкостей отлавливали специально изготовленными из крупного газа или марли сачками и пересаживали в 25—40-литровые бидоны, которые предварительно заливали на 1/2 водой температурой 6—8 °С. В один бидон помещали, в зависимости от объема бидона и расстояния до места выпуска, от 10 до 20 тыс. угрей. Заполненные молодь угря бидоны ставили на машины или подводы и в течение 15—30 мин доставляли к намеченному пункту посадки. Если на транспортировку уходит более 30 мин, то в бидоны следует в 2 раза меньше садить угрей, т. е. от 5 до 10 тыс. штук. Из бидонов молодь угря выпускали в заранее приготовленные проруби.

Однако такой способ посадки молоди угря под лед имеет существенный недостаток: стекловидные угри из бидона (где температура воды 6—8 °С) сразу попадают в поверхностный слой с низкой температурой (0,1—0,2 °С) и вторично впадают в полуанабиотическое состояние. Активность их резко снижается, и значительная часть из них становится добычей обитающих в озере рыб.

Во избежание этого мы рекомендуем молодь угря в бидонах опускать непосредственно на дно водоема, минуя холодный слой воды. Процедура эта производится следующим образом. К ручкам бидона посредством карабинов прикрепляют лить, на котором бидон с угрем опускают на дно водоема, при этом крышку его не закрывают на замок. Ко дну бидона таким же способом прикрепляют другой лить, с помощью которого бидон опрокидывают и поднимают на поверхность водоема (рис. 32). Таким образом, стекловидные угри, минуя слой холодной воды, попадают в родную стихию — ил, где температура держится примерно 3—4 °С, т. е. выше нижней пороговой температурной границы (1—1,5 °С) для угря. Они сохраняют активность и быстро зарываются в ил, который служит не только убежищем для угрей, но и поддерживает допустимую температуру в зимний период.

Иногда приходится проводить посадку молоди угря в то время, когда береговая зона озера уже на 200—300 м от уреза воды свободна ото льда, как это было в оз. Нарочь 26 апреля 1970 г. В таких случаях также необходимо пользоваться вышеописанным способом, т. е.

молодь угря пропускать через «станцию» временной передержки и выпускать ее на дно озера, минуя холодный слой воды. Это связано с тем, что при наличии льда на середине озера поверхностный слой воды во всех местах его будет иметь низкую ($0,2-0,5^{\circ}\text{C}$) температуру.

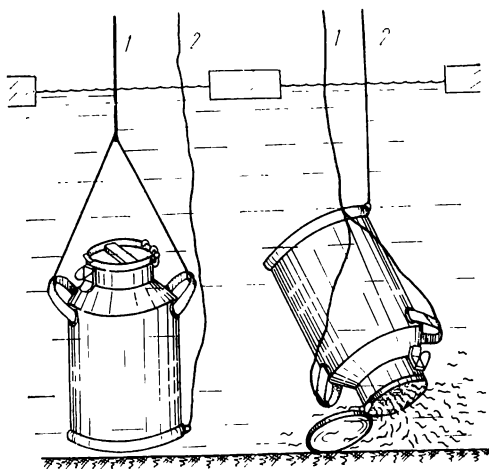


Рис. 32. Посадка стекловидных угрей после временной передержки в водоем зимой под лед: 1 — лить для опускания бидона с угрями на дно водоема; 2 — лить для опрокидывания и поднятия бидона на поверхность

Учитывая положительные результаты посадки молоди угря в оз. Дривяты под лед и при отрицательных температурах (-7°C) воздуха в 1956 г. и посадок при таких же условиях в озера Белоруссии, Украины, Латвии, Литвы, Эстонии в 1970 г., а также последнее усовершенствование метода посадки, считаем вполне возможным для Прибалтийских республик, БССР и УССР давать заявки на получение стекловидных угрей начиная со второй половины февраля.

Заселение молодью угря озер в марте—апреле дало положительный результат. Отходы при транспортировке, передержке и посадке находятся в пределах допустимых норм, т. е. составляют 5—10%. При соблюдении всех рекомендованных правил, особенно при автотранспортировке и передержке, отходы можно понизить.

Во избежание больших отходов стекловидных угрей во время транспортировки, передержки и посадки их в озера, покрытые льдом, при отрицательных температурах воздуха необходимо соблюдать следующие условия:

а) при транспортировке на самолетах и автомашинах должна поддерживаться температура 3—8 °С, предпочтение следует отдавать воздушному транспорту;

б) перевозку посадочного материала из конечного аэродрома к месту назначения желательно осуществлять на закрытых автомашинах типа рефрижератора, автобусах или вертолетах. Во время оттепели, при отсутствии заморозков ночью для этой цели можно использовать и бортовые автомашины, при этом ящики с молодь угря следует хорошо укрывать брезентом, который предохраняет их от продувания во время движения;

в) если ко времени прибытия посадочного материала озера, предназначенные для зарыбления, будут покрыты льдом, необходимо организовать кратковременную передержку (1—6 ч) стекловидных угрей в заранее подготовленных емкостях с водой. Со «станции» передержки молодь угря перевозить в бидонах и выпускать ее из них непосредственно на дно водоема.

Исходя из вышесказанного, считаем, что ранняя (март—апрель) посадка молоди угря в водоемы западных районов страны вполне реальна. Это позволит рыбохозяйственникам ежегодно закупать во Франции и Англии в нужном количестве стекловидных угрей и систематически заселять ими водоемы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Широкая эколого-физиологическая пластичность европейского угря к абиотическим и биотическим факторам среды позволяет ему за 5—7 тыс. км от мест рождения осваивать водоемы европейского континента. Этому способствует теплое течение Гольфстрим, которое подхватывает личинок угря (лептоцефалов) в районе Саргассова моря и приносит их к берегам Европы. Характерно, что личинки — чисто морские животные, живут при сравнительно высокой солености воды. Они даже не заходят в пролив Ла-Манш, Северное и Балтийское моря. По достижении зоны европейского свала личинки превращаются в стекловидных угрей, которые покидают Атлантику и устремляются против течения по рекам во внутренние водоемы континента. Наиболее массовым заходом стекловидных угрей славятся реки Луара (Франция) и Северн (Англия). Установлено, что чем дальше находятся водоемы от Атлантики, тем меньше угрей заходит в них.

В связи с тем что европейская часть Советского Союза является крайней границей распространения угря, естественный заход его в водоемы Белоруссии был незначителен, а со строительством ГЭС на реках Западной Двине и Немане совсем прекратился. С 1956 г. по нашему предложению начали заселять водоемы СССР стекловидным угрем, завозимым из Франции и Англии. С 1956 по 1976 г. импортировано около 180 млн. стекловидных угрей, которыми заселяли водоемы союзных республик. За этот период в водоемы Белоруссии посажено более 35 млн. стекловидных угрей. Всего в БССР заселено угрем 35 озер общей площадью около 45 тыс. га.

Посадки производились в заранее подобранные системы озер — Нарочанскую, общей площадью 9860 га,

Свирскую — 3200 га, Браславскую — 10500 га, Уклянскую — 2200 га, Ушачскую — 4100 га, и в отдельные крупные озера — Лукомльское — 3600 га, Нещердо — 2857 га, Мядель — 1714 га, Езерище — 1687 га, Богинское — 1403 га, Лосвидо — 1160 га и др. (Кохненко, 1976). В Литовской ССР заселено 20 озерных групп, которые состоят из 131 озера общей площадью 37427 га, Латвийской ССР — 10 озер общей площадью 13763 га (Волкова, Таркач, 1968), Эстонской ССР — 14 озер общей площадью 25600 га.

В РСФСР заселялись молодью угря крупные водоемы в Ленинградской, Псковской, Новгородской, Калининской и Оренбургской областях. На Украине использовались две системы озер: Шацкая, около 6000 га, и Ровенская, около 400 га; 85 тыс. угрей выпущено в Колеман-Быкское водохранилище.

Угорь обладает высокой экологической пластичностью к абиотическим и биотическим факторам среды, что позволяет ему жить в водоемах различного типа. Для выращивания угря площадь и глубина водоема не лимитируются.

Во всех водоемах угорь хорошо растет и достигает промыслового размера (60 см, 400—500 г) на 7—8-м году жизни после посадки. Максимальные размеры угрей в озерах Белоруссии 116—130 см, масса 3—4 кг, средняя 1,5 кг.

Угорь первых посадок вступил в промысел уже в 1960 г., вылов его стал значительно увеличиваться. Так, например, в 1960 г. было выловлено всего 33 ц, в 1965 — 107, в 1970 — 394, 1975 г. — 597 ц. Всего от послевоенных посадок рыбзаводами выловлено 3231 ц угря. Один центнер товарного угря начиная с 1975 г. дает в среднем 110 руб. чистой прибыли, что характеризует высокую рентабельность угреводства. Более того, угорь, будучи бентофагом и хищником, поедая малоценные виды рыб (ерша, окуня, уклейку, плотву и др.), которыми изобилуют наши водоемы, играет роль хорошего биологического мелиоратора, что очень важно при организации товарных рыбных хозяйств на озерах.

Угорь свободно может жить в реках, различного типа озерах, водохранилищах, прудах и заливах с различным видовым составом ихтиофауны и различной кормовой базой, это ценное качество его как объекта интро-

дукции в наши водоемы. При выращивании угря во внутренних водоемах наблюдается специфичная особенность его развития, которая характеризует угря как сугубо проходную рыбу: развитие половых продуктов достигает только II—III стадии зрелости независимо от длительности обитания в этих водоемах, размеров и возраста особи. Дальнейшее развитие и созревание половых продуктов происходит на путях нерестовых миграций и заканчивается на местах нереста. К сожалению, в естественных условиях этот процесс пока никто не наблюдал.

На этой стадии развития угорь стремится уйти из водоемов нагула в Атлантику на нерест. Многолетними наблюдениями установлено, что самцы угря начинают скатываться в море на нерест в возрасте 5—7 лет, самки — в 7—9 лет. При этом характерно, что скат одной и той же генерации угрей происходит не одновременно, а растянут на 10—15 лет после его начала. Таким образом, в нерестовых миграциях, а следовательно, и в размножении участвует несколько возрастных групп угря, что согласуется с общей биологической закономерностью не только для рыб, но и для всех животных.

Нерестовые миграции европейского угря по своей беспрецедентности все время привлекали внимание ихтиологов мира. Особенно интересовали вопросы, как взрослые угри попадают в Саргассово море, чем они руководствуются при отыскании мест нереста и достаточно ли у них энергетических запасов для преодоления расстояния в 5—7 тыс. км. Было высказано много разноречивых предположений и гипотез (Кохненко, 1969). Здесь мы только укажем на то обстоятельство, что угрям, идущим на нерест, сопутствует на протяжении всего миграционного пути глубинное течение, которое не только ориентирует их, но и помогает им преодолеть такое большое расстояние. По сугубо ориентировочным подсчетам с учетом средней скорости передвижения мигрирующих угрей в Балтике и средней скорости глубинного течения Антигольфстрим (на глубине 1500—1800 м), угри достигают мест нереста за 150—200 дней. Что же касается энергетических запасов, то их вполне достаточно у угря на преодоление пути и созревание половых продуктов. Это мнение подтверждают экспериментальные исследования.

В последние годы уделяется большое внимание вопросу стимуляции созревания половых продуктов угря в искусственных условиях при помощи гормональных препаратов. Такие исследования проводятся во Франции, СССР, Дании, ФРГ, Польше с европейским, а в Японии — с японским угрем. Следует особо отметить, что угри, выращенные в водоемах Белоруссии, скатываются со слабо развитыми яичниками и семенниками, которые находятся соответственно на II—III и I—II стадиях зрелости. Ооциты достигают максимальных размеров — 0,25—0,31 мм (Кохненко, 1958) и относятся к периоду трофоплазматического роста. Половые клетки самцов достигают лишь начальных стадий развития — сперматогонального периода (Кохненко, Безденежных, 1973). Японский угорь скатывается с более развитыми гонадами, которые находятся на IV—V стадии зрелости. Ооциты его достигают 0,30—0,50, иногда 0,59 мм. Для того чтобы вызвать сдвиг дальнейшего роста и развития гонад в искусственных условиях, необходимо применять инъекции гонадотропных препаратов.

Экспериментальные данные наших исследований (Кохненко, Безденежных, 1974, 1975а, 1975б) показали, что действие гипофиза сазана и других гонадотропных препаратов проявляется лучше при наличии комплекса факторов (течение, температура, соленость), имитирующих условия нереста. Однако ведущую роль в стимуляции созревания половых продуктов играют гормональные препараты, а течение, температура, соленость — вспомогательную.

Как известно, воспроизводительная система у рыб пластична, но у некоторых из них, в том числе и у угря, она проявляет признаки консерватизма. Поэтому для полного созревания половых продуктов у угря требуются многократные инъекции в течение длительного времени. Так, например, в наших опытах самцы угря дали молоки после 10—15 инъекций хорионического гонадотропина через 1—2,5 месяца (Кохненко, Безденежных, Горовая, 1974), а самки дали зрелую икру после 45—70 инъекций гипофиза сазана через 5—6 месяцев.

ЛИТЕРАТУРА

Андрияшев А. П. Способы добывания пищи у морского ерша. Журнал общей биологии, т. V, № 1, 1944.

Андрияшев А. П. Рыбы северных морей СССР. М.—Л., 1954.

Андрияшев А. П. Роль органов чувств в отыскании пищи у рыб. Труды совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб. М., 1955.

Аронов М. П. Роль органов чувств в добывании пищи у рыб. Успехи современной биологии, т. 54, в. 1/4, 1962.

Бахтин Е. К., Филюшина Е. Е. Электронномикроскопическое исследование тонкой структуры обонятельной выстилки судака. Известия Сиб. отд. АН СССР, № 5, серия биол. наук, в. 1, 1969.

Бахтин Е. К. Морфология органа обоняния некоторых видов рыб и возможная ее функциональная интерпретация. Вопросы ихтиологии, т. 16, в. 5 (100), 1976.

Безднежных В. А. Рост угря в разнотипных водоемах Белоруссии. Материалы семинара по обмену опытом ведения товарного угреводства. М., 1972.

Безднежных В. А. Развитие воспроизводительной системы европейского угря *Anguilla anguilla* L. Автореф. канд. дис. Минск, 1973.

Белянина Т. Н. и Макарова Н. П. Некоторые закономерности распределения жира в организме рыб в связи с созреванием гонад. В сб. «Теоретические основы рыбоводства». М., 1965.

Берг Л. С. Рыбы пресных вод и сопредельных стран, т. 3. М.—Л., 1947.

Бердичевский Л. С. Биологические основы рационального использования рыбных запасов. М., 1964.

Бодрова Н. В. Строение органа обоняния у некоторых пресноводных рыб. Бюлл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 6, 1960.

Бодрова Н. В. Рецепты химического чувства леща. Вопросы ихтиологии, т. 2, в. 4 (25), 1962.

Бодрова Н. В. Структурная организация обонятельного рецептора рыб. Бионика. М., 1965.

Боровик Е. А. Рыбохозяйственная характеристика Браславских озер и пути улучшения в них ихтиофауны. Уч. зап. Белгос-университета, в. 17, сер. биол. Минск, 1954.

Боровик Е. А. Рыбопромысловые озера Белоруссии. Минск, 1970.

Боровик Е. А., Кохненко С. В. К вопросу о краснухе угрей в пресных водах. ДАН БССР, т. 5, № 10, 1961.

Брагинская Р. Я. Этапы развития мозга у сазана. ДАН АН СССР, IX, 3, 1948.

Брагинская Р. Я. Строение мозга различных рыб в связи с их способом питания. ДАН СССР, т. 59, № 6, 1948а.

Бронштейн А. А. Ультраструктурная и цитохимическая характеристика обонятельных рецепторов позвоночных. В сб. «Первая Всесоюзн. конф. по структуре и функции обонятельного анализатора животных и человека и их моделированию. Тезисы и рефераты докладов и сообщений». М., 1969.

Бронштейн А. А. Обонятельные рецепторы позвоночных. Ультраструктура, цитофизиология и эволюция. Автореф. докт. дис. Л., 1974.

Бяздзенежных В. А. Рост вугра ў некаторых вадаёмах Беларусі. Весці АН БССР, сер. біял. навук, № 5, 1971а.

Бяздзенежных В. А. Аб развіцці ганад еўрапейскага вугра з возера Нарач. Весці АН БССР, сер. біял. навук, № 6, 1971б.

Бяздзенежных В. А. Рэзорбцыя авацытаў у еўрапейскага вугра. Весці АН БССР, сер. біял. навук, № 3, 1973.

Бяздзенежных В. А. Аб стане авацытаў серабрыстых вугроў. Весці АН БССР, сер. біял. навук, № 3, 1974.

Бяздзенежных В. А. Развіццё і дыферэнцыроўка ганад у маладых еўрапейскіх вугроў. Весці АН БССР, сер. біял. навук, № 1, 1975а.

Бяздзенежных В. А. Аб стане ганад жоўтых вугроў. Весці АН БССР, сер. біял. навук, № 6, 1975б.

Бяздзенежных В. А. Морфасталагічны аналіз ядраў авацытаў еўрапейскага вугра. Весці АН БССР, сер. біял. навук, № 1, 1976а.

Бяздзенежных В. А. Асаблівасці развіцця палавых прадуктаў еўрапейскага вугра. Весці АН БССР, сер. біял. навук, № 4, 1976б.

Ванякина Е. Д. Генетика определения пола и некоторые вопросы гормональной регуляции пола у костистых рыб. В сб. «Генетика, селекция и гибридизация рыб». М., 1969.

Ветохин И. А. Осмотическое давление внешней и внутренней среды животных организмов по криоскопическим определениям на Мурмане. Изд. Биол. ин-та и биостанции при Пермском госуниверситете, т. VII, в. 6. Пермь, 1931.

Вивьен Ж. Происхождение половых клеток у рыб. В сб. «Происхождение и развитие половых клеток в онтогенезе позвоночных и некоторых групп беспозвоночных». Л., 1968.

Винников Я. А. Цитологические и молекулярные основы рецепции (эволюция органов чувств). Л., 1971.

Винников Я. А., Титова Л. К. Морфология органа обоняния. М., 1957.

Волкова Л. В., Таркач Г. М. Угорь в водоемах Латвийской ССР. Матер. XIV конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики, т. 1, ч. II, 1968.

Волкова Л. В., Висманис К. О., Таркач Г. М. Заболевание угря ихтиофтириозисом и методы его лечения. Труды БалтНИИРХ, т. 4, 1971.

Волкова Л. В., Жуков П. И. К вопросу о скате угря из

пагульных озер. Матер. XVII научной конф. по изучен. внутр. водоем. Прибалтики. Таллин, 1973.

Волкова Л. В. Вылов угря разными орудиями лова в водоемах Белоруссии. Труды БелНИИРХ, т. 9, 1973а.

Волкова Л. В. К вопросу о выращивании угря в искусственных условиях. Труды XV научной конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. Минск, 1973 б.

Гайнулина Е. Г. Бионика применяется к аналитическим исследованиям. Журн. Всес. хим. об-ва им. Д. И. Менделеева, 15. № 5, 1970.

Гаравая С. Л. Матэрыялы да марфалогіі нюхальнага аналізатара еўрапейскага вугра (*Anguilla anguilla* L.). Весці АН БССР, сер. біял. навук, № 5, 1972а.

Гаравая С. Л. Марфалагічная характарыстыка органа нюху личынкi еўрапейскага вугра. Весці АН БССР, сер. біял. навук, № 1, 1976.

Гаравая С. Л. Марфалагічная характарыстыка органа нюху шклопадобнага і пігментаванага вугроў. Весці АН БССР, № 5, 1976.

Гарагляд Х. С., Кахненка С. В., Зіньковіч Я. М. Аб прычынах гібелі вугроў у возеры Баторын. Весці АН БССР, сер. с.-г. навук, № 4, 1969.

Гербильский Н. Л. Развитие овоцитов зеркального карпа и его зависимость от температуры. Бюлл. эксп. биологии и медицины, т. 3, в. 2, 1937.

Гербильский Н. Л. Метод черепных инъекций и его применение в рыбоводстве. Рыбное хозяйство, № 4—5, 1937.

Гербильский Н. Л. Возрастные и сезонные изменения в овощах зеркального карпа. Архив. анат., гистологии и эмбриологии, т. XXI, в. 2, 1939.

Гербильский Н. Л. Гонадотропная функция гипофиза у костистых и осетровых. Тр. лабор. основ рыбоводства, т. 1, 1947.

Гербильский Н. Л. Роль нервной системы в осуществлении процесса перехода организма в нерестовое состояние. Тр. Карельского ФАН СССР, в. V, 1956.

Гербильский Н. Л. Возможна ли в рыбоводстве замена ацетонированных гипофизов другим препаратом? Вестник ЛГУ, № 15, 1964.

Гончаров Г. Д. Серологическая диагностика как новое доказательство вирусной природы «краснухи» карповых. Рыбное хозяйство, 4, 1949.

Горегляд Х. С. Болезни и вредители рыб. Минск, 1955.

Горовая С. Л. К вопросу о биохимическом составе тела европейского угря и радужной форели. Тезисы докладов. Третья зоологическая конференция Белорусской ССР. Минск, 1968.

Горовая С. Л. Морфометрия органа обоняния европейского угря. Сб. «Прудовое рыбное хоз-во и разведение угря». Рига. Материалы XIV конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики, т. 1, ч. II, 1968а.

Горовая С. Л. К строению органа обоняния некоторых рыб. Весці АН БССР. сер. біял. навук, № 5, 1969.

Горовая С. Л. Рост и дифференцировка органа обоняния европейского угря. Первая Всесоюзная конференция по структуре и функции обонятельного анализатора животных и человека и их моделированию. Тезисы и рефераты докладов и сообщений. М., 1969а.

Горова я С. Л. Цитоархитектоника и пейронные структуры обонятельных луковиц европейского угря. Весці АН БССР, сер. біял. навуц, № 4, 1971.

Горова я С. Л. Морфологические основы обонятельной функции европейского угря. В сб. «Материалы II Белорусской конференции анатомов, гистологов и эмбриологов». Минск, 1972.

Горова я С. Л. Сравнительная морфология органа обоняния европейского угря и некоторых пресноводных рыб. Автореф. канд. дис. Минск, 1973.

Горова я С. Л. К сравнительной морфологии органа обоняния некоторых рыб. Весці АН БССР, сер. біял. навуц, № 4, 1974.

Горова я С. Л. Особенности строения обонятельных луковиц европейского угря. Весці АН БССР, сер. біял. навуц, № 2, 1974 а.

Девицына Г. В. Морфология органов обоняния тресковых рыб. Вопросы ихтиологии, № 12, 6 (77), 1972.

Девицына Г. В. Сравнительное исследование морфофункциональных особенностей обонятельной системы рыб в связи с их экологией. Автореф. канд. дис. М., 1972а.

Девицына Г. В. О морфофункциональных особенностях обонятельных луковиц налима и щуки. Вестник Московского университета, 1, 1973.

Де Робертис Е., Новинский Ф., Саэс Ф. Общая цитология. М., 1962.

Догель В. А. Возрастные изменения паразитофауны угря в связи с вопросами его миграции. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 7. 1936.

Догель В. А. Über die Drüsen der Regio olfactoria. Arch. 1 micr. Anat., 26, 1886.

Драко М. М. Бентос озер Нарочанской группы и его кормовое значение. Уч. зап. БГУ, сер. биол., в. 17, 1954.

Дрягин П. А. Половые циклы и нерест рыб. Изв. ВНИОРХ, т. 28, 1949.

Дрягин П. А. О полевых исследованиях размножения рыб. Изв. ВНИОРХ, т. 30, 1952.

Жуков П. И. Рыбы Белоруссии. Минск, 1965.

Зайцева Н. Д. О желтых и серебристых угрях (*Anguilla anguilla* L.). В сб. «Ихтиология и рыбное хозяйство». Материалы XIV конференции по изучению внутренних водоемов Прибалтики. т. 1, ч. II. Рига, 1968.

Иванова С. И. Резорбция гонад у карпа в водоемах полезитной полосы в связи с отсутствием в этих водоемах нерестового субстрата. В сб. «Водоемы гос. лесной полезитной полосы Камышин—Сталинград и вопросы их рыбохозяйственного освоения». М., 1953.

Исаев А. И., Карзинкин Г. С., Кожин Н. И., Никольский Г. В., Черфас Б. И. О теоретических основах рыбоводства. В сб. «Теоретические основы рыбоводства». М., 1965.

Казанский Б. Н. К вопросу о таксономической специфичности гонадотропного гормона гипофиза у рыб. ДАН СССР, нов. сер., т. XXVII, в. 2, 1940.

Казанский Б. Н. Особенности функций яичника и гипофиза у рыб с порционным икрометанием. Тр. лабор. основ рыбоводства, т. II, 1949.

Казанский Б. Н. Экспериментальный анализ роста овоцитов у рыб. ДАН СССР, т. 80, № 2, 1951.

Казанский Б. Н. Экспериментальный и гистофизиологический анализ изменения половых циклов рыб под воздействием экологических факторов. Вопросы экологии, № 5, 1962.

Кахненка С. В., Баравік Е. А., Гаравая С. Л. Да пытання аб іхтыяфарыязісе вугроў. Весці АН БССР, № 2, сер. біял. навук, 1959.

Кахненка С. В., Бяздзенежных В. А. Развіццё семянікоў у еўрапейскага вугра ў прэснаводны перыяд. Весці АН БССР, сер. біял. навук, № 1, 1973 а.

Кахненка С. В., Бяздзенежных В. А. Развіццё авацытаў вугра ў сувязі з яго ростам. Весці АН БССР, сер. біял. навук, № 2, 1973 б.

Кахненка С. В., Бяздзенежных В. А. Эфектыўнасць уздзеяння гіпафізарных ін'екцый на развіццё авацытаў еўрапейскага вугра. Весці АН БССР, сер. біял. навук, № 4, 1975.

Кахненка С. В., Часалін В. А. Аб заходзе моладзі еўрапейскага вугра ў вадаёмы Албаніі. Весці АН БССР, сер. біял. навук, № 4, 1960.

Киршенблат Я. Д. Действие гонадотропных гормонов человека на самок рыб. Природа, № 9, 1949.

Козловский Д. А. Резорбция половых продуктов у рыб. Вопросы ихтиологии, т. 8, в. 6 (53), 1968.

Королев А. М. Взаимодействие обонятельных клеток и одорантов. Моделирование первичных процессов обоняния. Итоги науки и техники. Бионика ВИНТИ АН СССР, т. 1. М., 1973.

Кохненко С. В. Угорь в водоемах Белорусской ССР. Изв. АН БССР, сер. біол., № 6, 1954.

Кохненко С. В. О развитии и размерах овоцитов у европейского угря. Сб. реф. Ин-та биол. АН БССР, № 1, 1956.

Кохненко С. В. О развитии угревого хозяйства в водоемах Белорусской ССР. Тр. Бел. отд. ВНИОРХ, т. 1. Минск, 1957.

Кохненко С. В. Биология и распространение угря. Минск, 1958.

Кохненко С. В., Боровик Е. А. Результаты двухлетних наблюдений за ростом молоди угря. Бюлл. ин-та биол. АН БССР, в. 3, 1958.

Кохненко С. В. К вопросу о нерестовых миграциях угря. Биология внутренних водоемов Прибалтики. М.—Л., 1962.

Кохненко С. В. Факторы, обуславливающие миграцию угря. Физиологические основы сложных форм поведения. Л., 1963.

Кохненко С. В. Уловы угря в отдельных европейских странах и в СССР. Зоологический сборник. Минск, 1965.

Кохненко С. В. Биологические особенности европейского угря *Anguilla anguilla* (L.) и перспективы его рыбохозяйственного использования. Автореф. докт. дис. Минск, 1967.

Кохненко С. В. Течение — главнейший фактор при миграциях европейского угря. В сб. «Экология позвоночных животных Белоруссии». Минск, 1965.

Кохненко С. В. Европейский угорь. М., 1969.

Кохненко С. В. Результаты интродукции и выращивания угря в водоемах Белоруссии. В сб. «Биологические основы освоения,

реконструкции и охраны животного мира Белоруссии». Тез. IV зоологической конференции Белорусской ССР, 1976.

Кохненко С. В., Горовая С. Л. Особенности образования пола у европейского угря в онтогенезе. XII научная конференция по изучению водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1965.

Кохненко С. В., Горовая С. Л. Некоторые особенности формирования пола у европейского угря. В сб. «Гидробиологические и ихтиологические исследования внутренних водоемов Прибалтики». Вильнюс, 1968.

Кохненко С. В., Безденежных В. А. Особенности образования пола у европейского угря. В сб. «Фауна и экология животных Белоруссии». Минск, 1969.

Кохненко С. В., Безденежных В. А. Адаптация европейского угря к абиотическим и биотическим факторам. Материалы XIV конференции по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Петрозаводск, 1971.

Кохненко С. В., Безденежных В. А. О состоянии гонад нагуливающих и покатных угрей при выдерживании их в бассейнах. Материалы семинара по обмену опытом ведения товарного угреводства. М., 1972.

Кохненко С. В., Безденежных В. А. Влияние гонадотропных гормонов на развитие половых продуктов угря. ДАН БССР, т. XVIII, № 6, 1974 а.

Кохненко С. В., Безденежных В. А. Анализ гонад угря Куршского залива. Весці АН БССР, сер. біял. навук, № 6, 1974 б.

Кохненко С. В., Безденежных В. А. Стимуляция созревания самцов европейского угря гонадотропными гормонами. Рыбное хозяйство, № 2, 1975 а.

Кохненко С. В., Безденежных В. А. Развитие половых продуктов европейского угря под влиянием гонадотропных гормонов. Рыбное хозяйство, № 2, 1976.

Кохненко С. В., Безденежных В. А., Горовая С. Л. Созревание самцов европейского угря в условиях искусственного содержания. ДАН БССР, т. XVIII, № 10, 1974.

Кохненко С. В., Безденежных В. А., Горовая С. Л., Дашкевич П. Ф. Ускорение развития половых продуктов и изменение морфофизиологических показателей органов европейского угря под влиянием гонадотропных гормонов. В сб. «Основы биопродуктивности внутренних водоемов Прибалтики». Вильнюс, 1975.

Кошелев Б. В. Сезонные особенности созревания икры у рыб с двумя типами икротетания. ДАН СССР, т. 136, № 1, 1961.

Кошелев Б. В. Закономерности изменения половых циклов у рыб. В сб. «Теоретические основы рыбоводства». М., 1965.

Кривич М. Зачем тебе, угорь, такие большие глаза? Химия и жизнь, 12, 1973.

Кривок М. Н., Тарковская О. И. Определение жира в теле рыб. Руководство по методике исследований физиологии рыб. М., 1962.

Кузьмин А. Н. Строение и возрастные изменения семенников и яичников ювенильных особей осетра. ДАН СССР, т. 99, № 4, 1954.

Кузьмин А. Н. Развитие воспроизводительной системы у карпов, обитающих в разных широтах. Изв. ВНИОРХ, т. 43, в. 1, 1957.

Кузьмин А. Н. Гаметогенез и сравнительный анализ развития

воспроизводительной системы у пеляди, выращиваемой в различных климатических зонах. Изв. Гос. НИОРХ, т. 63, 1967.

Кузьмин А. Н., Чуватова А. М. Половое созревание и анализ нарушений гаметогенеза у самцов чира *Coregonus nasus* (Pallas) при выращивании их в прудах и озерах Северо-Запада СССР. Вопросы ихтиологии, т. 10, в. 1 (60), 1970.

Кулаев С. И. Наблюдения над изменением семенников речного окуня в течение годового цикла. Русский зоологический журн., т. VII, в. 3, 1927.

Кулаев С. И. Годовой цикл и шкала зрелости семенников половозрелой плотвы. Зап. Большевской биол. станции, в. 2, 1939.

Кулаев С. И. Строение и цикл развития семенников половозрелого сома. Зоологический журн., т. XXIII, в. 6, 1944.

Конрадт А. Г. Развитие воспроизводительной системы чудского сига в прудах Молдавии. Изв. Молд. фил. АН СССР, № 2/29, 1956.

Лазаревский А. А. Техно-химический контроль в рыбообрабатывающей промышленности. М., 1955.

Лапицкий И. И. Овогенез и годичный цикл яичников у сига-лудог. Тр. Лабор. основ рыбоводства, т. II, 1949.

Лебедев В. Д. О миграциях европейского речного угря в водах Атлантики. Научные доклады высшей школы. Биологические науки, № 3, 1959.

Макеева А. П., Никольский Г. В. Половая структура нерестовой популяции рыб. Ее приспособительное значение и способы регуляции. В сб. «Теоретические основы рыбоводства». М., 1965.

Малюкина Г. А., Дмитриева Н. Г., Марусов Е. А., Юркевич Г. В. Обоняние и его роль в поведении рыб. ВИНИТИ, «Итоги науки», Зоология, 1968. М., 1969.

Малюкина Г. А., Девицына Г. В., Марусов Е. А. Обоняние рыб. В сб. «Основные особенности поведения и ориентации рыб». М., 1974.

Маченис А. С. Данные по изучению интродуцированных угрей в водоемах Литовской ССР. Тезисы X научной конференции по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Минск, 1963.

Маченис А. С. О половой дифференциации угрей в водоемах Литовской ССР. Тр. XII научной конференции по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1968.

Мейен В. А. Наблюдения над годичным изменением яичников у окуня. Русский биологический журн., т. VII, в. 4, 1927.

Мейен В. А. К вопросу о годовом цикле изменений яичников костистых рыб. Изв. АН СССР, в. 3, 1939.

Мейен В. А. Изменение полового цикла самок костистых рыб под влиянием экологических условий. Изв. АН СССР, № 2, 1944.

Мионов А. Т. Электрические токи в море и действие тока на рыбу. Труды Московского гидрофизического ин-та АН СССР, т. I, 1948.

Морозова Т. Е. Действие пролана и нестерилизованной мочи беременной женщины на созревание половых продуктов окуня. Зоологический журн., т. 66, 1936.

Моцуи И. Руководство по прудовому разведению угря. Токио, 1964.

Мюнтцинг А. Генетические исследования. ИЛ, 1963.

Мюнтцинг А. Генетика. Общая и прикладная. М., 1967.

Натали В. Ф. Изменения в яичниках рыб (сем. *Poeciliidae*) под влиянием лучей Рентгена в связи с проблемой превращения пола. Бюлл. эксперим. биол. и мед., т. 13, в. 3, 1942.

Натали В. Ф., Натали А. И. Развитие и дифференцировка гонад у карповых рыб в связи с проблемой превращения полов. Уч. зап. Московского гос. пед. ин-та им. Ленина, 40, 1947.

Никитенко М. Ф. Сравнительно-морфологическая характеристика головного мозга некоторых видов рыб горных водоемов Советской Буковины. Научный ежегодник Черновицкого ун-та за 1958 г., 1960.

Никитенко М. Ф. Основные черты строения головного мозга круглоротых и рыб в связи с систематическим положением и образом жизни. Тезисы докладов X конференции по внутренним водоемам Прибалтики. М., 1963.

Никитенко М. Ф. О размерах строения головного мозга некоторых рыб в связи с образом их жизни. Вопросы ихтиологии, т. 4, в. 1 (30), 1964.

Никитенко М. Ф. Эволюция и мозг. Минск, 1969.

Никольский Г. В. Экология рыб. М., 1965.

Павлов И. П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга (1926). Полн. собр. тр., т. IV, 1947.

Павловский Е. Н., Курепина Н. М. Строение мозга рыб в связи с условиями их обитания. Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., 1953.

Персов Г. М. Ранний период гаметогенеза у проходных лососей. Тр. Мурманского биологического ин-та, 12 (16), 1966.

Пенязь В. С., Шевцова Т. М., Нехаева Т. И. Биология рыб водоемов Белорусского Полесья. Минск, 1973.

Персов Г. М. Надежность функционирования воспроизводительной системы рыб. Вопросы ихтиологии, т. 12, в. 2 (73), 1972.

Петрович П. Г. Количественное развитие и распределение зоопланктона в озерах Западных областей БССР. Уч. зап. БГУ, сер. биол., в. 17, 1954.

Петропавловская В. Н. Результаты анализа половых желез самцов и самок белуги, задержанных Кочетовским шлюзом. Рыбное хозяйство, № 10, 1952.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. Л., 1939; М., 1966.

Попова Н. И. Сравнительная морфология обонятельного эпителия некоторых пресноводных рыб. Изв. СО АН СССР, № 10, сер. биол. наук, в. 2, 1971.

Привольнев Т. И. Определение устойчивости рыб к солёности среды по температуре замерзания крови. Научно-технич. бюлл. Гос. НИОРХ, № 9, 1959.

Привольнев Т. И. Выживаемость рыб в воде различной солёности. Рыбоводство и рыболовство, № 5, 1963.

Пучков Н. В. Физиология рыб. М., 1954.

Радаков Д. В. О приспособительном значении стайного поведения молоди сайды. Вопросы ихтиологии, в. 11, 1958.

Расс Т. С. О периодах жизни и закономерностях развития роста у рыб. Изв. АН СССР, сер. биол., № 3, 1948.

Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск, 1973.

Ромашов Д. Д., Головинская В. А. Радиационная биология и генетика рыб. В сб. «Итоги науки», биол. науки, № 3, 1960.

- Ромейс Б. Микроскопическая техника. М., 1954.
- Роскин Г. И., Левинсон Л. Б. Микроскопическая техника. М., 1957.
- Сакун О. Ф. Анализ состояния половых желез у сырты, проходящей через Кегумский рыбоход. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., № 228, в. 44, 1957.
- Сакун О. Ф., Буцкая Н. А. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. М., 1963.
- Салехова Л. П. Размерно-половые соотношения, дифференцировка пола и гермафродитизм рыб. В сб. «Размножение и экология массовых рыб Черного моря на ранних стадиях онтогенеза». Киев, 1970.
- Самохвалова Г. В. Влияние рентгеновских лучей на половую железу и вторичные половые признаки *Lebistes reticklatus*. Тр. по динамике развития, т. 10, 1935.
- Самохвалова Г. В. Влияние солнечного света на рост и размножаемость гамбузии (*Gambusia affinis holbrookii*). Изв. АН СССР, сер. биол., т. I, 1941.
- Световидов А. Н. Материалы по строению мозга рыб. 1. Строение мозга тресковых. Труды зоол. ин-та АН СССР, т. XIII, 1953.
- Световидов А. Н. Материалы по строению мозга рыб. 2. Строение мозга сельдевых. Труды зоол. ин-та, т. XXI, 1955.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М., 1939.
- Страхов Н. М. Основы исторической геологии, ч. II. М.—Л., 1948.
- Стрельцова С. В. Кожное дыхание рыб. Изв. ВНИОРХ, т. XXXIII, 1953.
- Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. М., 1962.
- Строганов Н. С., Телитченко М. М. Хроническое влияние малых доз урана-228 на гонады уклеек. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., т. 63, № 4, 1958.
- Суворов Е. К. Промысловые водоемы СССР. Л., 1948.
- Трусов В. З. Гистологический анализ так называемой IV стадии зрелости яичников судака. Тр. Лабор. основ рыбоводства, т. 1, 1947.
- Трусов В. З. Годичный цикл яичников донского судака. Тр. Лабор. основ рыбоводства, т. 2, 1949.
- Трусов В. З. Созревание половых желез самцов севрюги *Acipenser stellatus* Pallas в морской период жизни. Вопросы ихтиологии, т. 11, в. 2 (67), 1971.
- Тэриан Т. Г. Влияние высоких температур на определение пола у рыб. Бюлл. эксп. биол. и мед., № 9, 1942.
- Тэриан Т. Г. Об определении и превращении пола у *Xiphorhorus helleri*. Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. Ленина, 40, 1947.
- Фалеева Т. И. Анализ атрезии овоцитов у рыб в связи с адаптивным значением этого явления. Вопросы ихтиологии, т. 5, в. 3 (36), 1965.
- Фалеева Т. И. Биологическое значение и функциональный механизм атрезии у рыб. В сб. «Обмен веществ и биохимия рыб». М., 1967.
- Фильюшина Е. Е., Бахтин Е. К. Два типа обонятельных клеток рыб. В сб. «Первая Всесоюзная конференция по структуре и

функции обонятельного анализатора животных и человека и их моделированию». Тезисы и рефераты докладов и сообщений. М., 1969.

Флеров Б. А. Обоняние рыб. Вопросы ихтиологии, т. 2, в. 3 (24), 1962.

Херм А. Ю., Дементьева Т. Ф. Биология и промысел угря в водах Советской Прибалтики. Рыбное хозяйство, № 12, 1949.

Цыцугина В. Г. О кариотипе морского ерша. Цитология, т. XI, № 5, 1969.

Чепурнова Л. В. Функциональные изменения гаметогенеза и полового цикла у полупроходных рыб Днестра при нарушении условий миграции нереста. Автореф. дис. Л., 1964.

Чернышев О. Б. Сезонная динамика содержания жира в половой железе и ее связь с половым циклом у карповых рыб. В сб. «Теоретические основы рыбоводства». М., 1965.

Черфас Н. Б. Радиационное поражение гонад карпа. Вопросы ихтиологии, т. 2, в. 1 (22), 1962.

Чеченкин М. Н. Состав жиров пресноводных рыб разных семейств. Биохимия, т. 16, в. 3, 1951.

Широкова М. Я. Гаметогенез и структура нерестовой популяции балтийской трески. Автореф. канд. дис. Калининград, 1971.

Шихшабеков М. М. Резорбция гонад у некоторых рыб Аракумских водоемов (Дагестанская АССР) в результате зарегулирования стока. Вопросы ихтиологии, т. 11, в. 3 (68), 1971.

Шмальгаузен О. И. Морфологическое исследование обонятельных органов рыб. Труды ин-та морфологии животных, в. 40, 1962.

Штейнфельд А. Л. Акклиматизация сиговых рыб в озере Лукомльском. Труды БелНИИРХ, т. II. Минск, 1958.

Штерман Л. Я. Осмотическое давление крови в онтогенезе некоторых рыб в связи с соленостью среды. Тез. докл. на III Всес. совещании эмбриологов, 1960.

Штерман Л. Я. Зависимость между размером одновозрастных рыб и степенью развития их осморегуляции. Научн. докл. высшей школы, биол. науки, № 2, 1961.

Штерман Л. Я. Осмотическое давление крови в онтогенезе пресноводных рыб. Автореф. канд. дис. Ин-т физиол. АН СССР, 1962.

Шулейкин В. В. Физика моря. М., 1958.

Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М., 1972.

Юровицкий Ю. Г. Об определении пола у рыб. Усп. совр. биологии, т. 62, в. 1 (4), 1966.

Ahsan S. N., Hoar W. S. Some effects of gonadotropic hormones on the threespine stickback. *Canad. J. Zool.*, 41 (6), 1963.

Allison A. S. The morphology of the olfactory system in the vertebrates. *Biol. Rev.*, 28, 2, 1953.

Bartels W. Zur Kenntnis der mikroskopische Anatomie von *Lep- tocephalus brevis* im Vergleich zum jungen Flusssaal, in: *Jena, Ztschr. Naturw.*, 58, 1922.

Baucher-Tirley. Recherches biochimiques sur les Teleosteens Apodes. *Ann. Ins. Ocean.* V XV. Paris, 1935.

Beede. On the world's greatest fishing ground. *Bull. New York Zool. Soc.*, V 39, 1936.

Bellini A. Experiences sur l'élevage de l'anguille en stanulation a Comacchio. Bull. Soc. Centr. Aquic. Peche, 19, 1907.

Black V. Osmotic regulation in Teleost fishes. Some aspects of the physiology of fish. University of Toronto, Biological series, 59, 1951.

Black V. Excretion and osmoregulation. The Physiology of Fishes (by ed Brown). New York, 1957.

Bertin L. Eel. A biological study. London, 1956.

Bieniarz K., Epler P. Badania nad przyspieszaniem dojarzalościplciowej samców wogorzy. Gospodarka rybna, N 6, 1975.

Billard R., Ginsburg A. S. La spermiogenese et le spermatozoide d'Anguilla anguilla L. etude ultrastructurale. Ann. biol. anim. biochim., biophys., 13, N 4, 1974.

Boetius J., Boetius I., Hemmingsen A., Bruum A. Studies of overial growth induced by hormone injections in the European and American eel (Ang. ang. L. a. Ang. rostr.). Medd. Danmarks Fisk. Havundersag., Bd. 3, 7, 1962.

Boetius J., Boetius I. Studies in the European Eel Anguilla anguilla (L.). Experimental induction of the male sexual cycle, its relation to temperature and other factors. Medd. Danmarks Fisk. Havundersag, Bd. 4, 1967.

Burne R. The anatomy of olfactory organ of teleostean fishes. Proc. Zool. Soc. London, 2, 1909.

Cajal R a m o n S. Histologie du systeme nerveux de l'homme et des vertebres. Paris, 1911.

Colak A., Yamamoto K. Ultrastructure of the japanese eel spermatozoon. Annat. zool. Jap., 47, N 1, 1974.

D'Ancona U. Sulla determinazione del sesso nell'anguilla. Mem. Comit. Talassorg. Ital. 111, 1924.

D'Ancona U. Nuove ricerche sulla determinazione sessuale dell'anguilla. Arch. H. Oceanogr. Limnol., 3, 1943.

D'Ancona U. Prime osservazione sull'azione degei sessuali sulla gonade dell'anguilla. Rend. Accad. Nazion. Lincei. Sci. Mat. Fis. Nat., S. VIII, V. 5, 1948.

D'Ancona U. Determination et differentiation du sexe shez les poissons. Arch. anat. mikroskop. et morphol. exp., V. 39, 3, 1950.

D'Ancona U. Apodes in Fauna e Flora del Colfo di Napoli. Monogr. XXXVIII, p. 94, 1956.

D'Ancona U. Inversions spontanees et experimentales dans les gonades des Teleosteens. Anne Biol., V. XXXII, 1956b.

D'Ancona U. Nuove recherche sperimentale sul azione d'ormone steroidi sul la gonade dell'anguilla. Publ. Staz. Nap., 29, 1957.

De la g e B. Le systeme lipoproteidique du serum sangnin, Thesis. Paris, 1939.

Duval M. Recherches physico chimiques et physiologiques sur le nulteu interieur des animaux aquatiques. Ann. Inst. Ocean. V.II Paris, 1925.

Eckman S. Prinzipielles uber die Wanderungen und die tiergeografische Stellung des europeischen Aales, Anguilla anguilla (L.). Zoo-geografica, 1, H. 2, 1932.

Ege V. A rewision of the genus Anguilla Shaw. A systematic, phylogenetic and geografical Study. Dana-Report, 16, Copenhagen, 1939.

Ehrenbaum E. Flussaal, Anguilla vulgaris Turf. Im Binnenfi-

scherei Mitteleuropas. 3. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 1930.

Fontaine M. and Tuzet O. Sur la spermatogenese de l'anguille argentee. Arch. Zool. Exp. Gen., V. LXXVIII, 1937.

Fontaine M. Sur la naturation des organes genitaux de l'anguille femelle (*Anguilla anguilla* L.) et l'emission spontanee des oeufs en aquarium. Comptes Rendus. Acad. Sc. Paris, t. 259, 1964.

Fontaine M. Les oeufs de l'anguille europeene sont depuis. H. p. «Nature», Sci. prog. 336, 1965.

Fontaine M. Quelques aspects des mecanismes physiologiques des phenomenes migratoires. Quatrieme Session d'Etudes, Marseille, 1965a.

Fontaine M. Les mecanismes physiologiques du comportement migratoires amphiniotique catadrome des Poissons Teleosteens. Verh. Internat. Vetein. Limnol., 15, 1965b.

Fontaine M. De quelques problemes poses par la maturation experimentale des poissons Teleosteens. Journal de Physiologie, t. 59, 1967.

Fontaine M. Reponse des gonades de l'anguille d'Europe (*Anguilla anguilla* L.) a certains facteurs gormonaux glycoproteiques. Revue Roumaine de Biologie. Tome 13, 6, 1968a.

Fontaine M. Etude histophysiologique du corps ultimobranchial d'un Teleosteen (*Anguilla anguilla* L.) an cours d'hypercalcemies experimentales. Comptes Rendus. Acad. Sc. Paris, t. 267, 1968b.

Fontaine M. Le cortisol dans le plasma de l'anguille, dose par fluorimetrie et par inhibition competitive de la lisison specifique cortisoltranscortine. Comptes Rendus. Acad. Sc. Paris, t. 267, 1968b.

Frisch K. V. Über einen Schreckstoff der Fischhaut und seine biologische Bedeutung. Z. vergl. Physiol., 29, 1941.

Frisch K. V. Duffe als Lock- und Schreckmittel bei Tieren. «Universitas», 24, 6, 1969.

Frost W. Observation on the food of eels (*Anguilla anguilla*) from the Windermere Catchement area. J. Animal. Ecol., 15, 1946.

Gordon M. In book «Physiology of Fishes», ch. X, V, II, Academic Press. New York, 1957.

Göz H. Über den Art- und Individualgeruch bei Fischen. Z. vergl. Physiol., 29, 1941.

Hasler A. The sense organs: olfactory and gustatory senses of fishes. The physiol. of fishes. The physiol. of fishes, 2, 1957.

Hartmann D. Untersuchungen über die Wirkung von Geruchs- und Geschmackstoffen Verschiedener niederer Wassertiere auf Barsche, Kaulbarsche, Goldkarauschen und Aale. Phil. Fak. Univ. Berlin, 87, 1935.

Hilge V. Ergebnisse zur künstlich singeleiten Geschlechtsreifung bei Aalen. Inform. Fischwirt., 23, N 1, 1976.

Hoover E. E. and Hubbard H. E. Modification of the sexual cycle in trout by control of light. Copeia, 4, 1937.

Hornioald A. Le sexe, la croissance et la formation des zones des ecailles de la petite anguille jaune des etangs de Thau, d'Ingril devie et de Vaccares, Bull. Soc. Cent. Aquic. Pech., 38, 1931.

Jagodowski K. Zur Frage nach der Endigung der Geruchsnerven bei den Knochenfischen. Anat. Auz. 19, 1901.

Jedryczkowski W., Fischer Z. Preliminary report on the

metabolism of the silver eel (*Anguilla anguilla* L.). *Polskie Arch. Hydrobiologii*, b. 20, N 3, 1973.

Jensen A. Meddet om Gronland. V. 118, N 9, 1937.

Jespersen B. On the quantity of microplankton in the Atlantic. Rep. on the Dan. oceanogr. 1908—1910. V. 111, Copenhagen, 1923.

Kapoor A., Ojha P. Studies on ventilation of the olfactory chambers of fishes With a critical reevaluation of the role of accessory nasal sacs. «Arch. biol.» (Berg.), 83, 2, 1972.

Kappers A. Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen. Haarlem, 1921.

Keys A. Chloride and water secretion and absorption by the gills of the eel. *Z. vergl. Physiol.*, 15, 1931.

Keys A. The mechanism of adaptation to varying salinity in the general problem of osmotic regulation in fishes. *Proc. Roy. Soc. B.* 112. London, 1933.

Krogh A. Osmotic regulation in Teleost fishes. Some aspects of the physiology of fish. University of Toronto, Biological series, 59, 1951.

Laibach E. Das Geruchsorgan des Aals (*Anguilla vulgaris*) in seinen verschiedenen entwicklungsstadien. *Zool. Jb. Abt. Anat. u. Ontog.*, 63, 1937.

Lepori N. G. Effetti nulli degli ormoni sessuali sulle creste genitali delle ceche. *Atti. Soc. Toscana Sci. Nat. Mem.*, V. 53, 56, 1946.

Lieder U. Über vermutliche Genosomen bei Perca, Acerina und Anguilla. *Biol. Zol.*, Bd. 82, 1963.

Liermann K. Über den Bau des Geruchsorgans der Teleostier. *Z. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte*, 100, 1, 1933.

Lindsey C. C. Experimental study of meristic variation in a population of threespine sticklebacks. *Gasterosteus aculeatus*. *Canad. J. Zool.*, V. 40, 2, 1962a.

Lindsey C. C. Observations on meristic variation in ninespine sticklebacks, *Pungitus pungitus*, reared at different temperatures. *Canad. V. Zool.*, V. 40, 7, 1962b.

Macheboeuf M. *Etat des lepidés dans la merie*. Paris, 1936.

Meyer-Waaden P. F. Qualitätsuntersuchungen an Nutzfischen des Ostsee. *Zeitschr. f. Fisch.* Bd. XLI, 1943.

Metalnikov S. L'immunité d'apatrion et l'immunité de défense. *Rev. Sci.*, V. 1, Paris, 1939.

Mondini C. De anguillae ovariis. *Mem. Ac. Sc.*, V. VI, 1777.

Morawa F. Die regionale Verteilung des Fettes bei verschiedenen Süpwasserfischarten. *Zeitschr. f. Fisch.*, 1956.

Neuhaus W. Über die Riechschärfe des Hundes für Fettsäuren. *Z. vergl. Physiol.*, 35, 1953.

Nicloux M. L'eau des tissus. Nouvelle contribution à l'étude d'un nouveau liquide aux protéides. *Bull. Soc. Chim. Biol.* V. XX. Paris, 1939.

Nogusa S. A comparative study of the chromosomes in fishes with particular considerations on taxonomy and evolution. *Mem. Hyogo Univ. Agric.*, V. 3, 1, 1960.

Ochiai A., Umeda S., Ota H. On the Eggs of Japanese Eel and Induction of Naturation by Hormone Injection. *Jap. Journal of Ichthyology*. V. 19, N 4, 1972.

Peyron A. Sur la fréquence des tumeurs dans les divers ordres des vertébrés à sang froid et leur rareté dans ces espèces venimeuses. *C. R. ASàSci.*, V. CCIX. Paris, 1939.

Penas M., Tesch F. W. Geschlechtsverhältnis und Wachstum bei Aal (*Anguilla anguilla*) in verschiedenen Lokalitäten von Nordsee und Elbe. Ber. Dtsch. Wiss. Meeresforsch., 21, 1—4, 1970.

Pfeiffer W. The morphology of the olfactory organ of the Pacific salmon (*Oncorhynchus*). Can. J. Zool., 41, 1963.

Pfeiffer W. The morphology of the olfactory organ of *Hoplosternum littorale* Gill. 1862. Can. J. Zool., 42, 2, 1964.

Pfeiffer W. The size of the olfactory organ in the burbot *Lota lota*. Can. J. Zool., 43, 1, 1965.

Phisalix M. Animaux venimeux et venins. V. 1, Masson (Paris), 1922.

Pfeiffer W. Bau, Leistung und biologische Bedeutung des Geruchsorgans der Knochenfische. «Naturwiss. Rdsch.», 24, 10, 1971.

Rahn J. Untersuchungen über Alter und Wachstum des Aalbestandes in Sacrower See. Zeitschr. f. Fischerei, Bd. IV, 1955.

Rahn J. Die Fischerei auf dem Sacrower See in den Jahren 1949 bis 1955. Zeitschr. f. Fischerei und deren Hilfswissenschaften Bd. VI, N. E. Heft, S. 1957.

Ramaswami L., Lakshman A. Action of mammalian hormones on the spawning of catfish. J. Sci. Industr. Res., 18, 10, 1959.

Retzius G. Die Endigungsweise der Riechnerven. Biol. Untersuchungen, 3, 1892.

Rodolico A. Differenziamenti dei sessi ed ovospermatogenesi nell'anguilla. Pubbl. Staz. Zool. 13, 180, 1933.

Schäperclaus W. Die Blütenkohlkrankheit der Aale und anderer Fische der Ostsee. Zeitschrift f. Fischerei und deren Hilfswissenschaften, 2, N. F. 1—2, 1953.

Scheminsky F. Versuche über Elektrotaxis und Elektronarkose. Pflügers Arch. f. d. Physiol. Berlin, 1924.

Scheminsky F. Über die Nature der Wechselstromnarkose bei Fischen. Pflügers Arch. f. d. Physiol. Bd. 233, Hert 3, 1933.

Schiemenz P. Untersuchungen und Betrachtungen über den Aal. Zeitschr. f. Fischerei. Bd. XXXIII, Heft 4, 1935.

Schlipper C. Über die osmoregulatorische Funktion der Aalkiemmen. Zeitschrift vergl. Physiol., 18, 1933.

Schmidt J. 25 Jahre danische Aaluntersuchungen (1905—1930) Natur und Museum, 62, 7. Frankfurt a. Main, 1932.

Schreiber B. Ulteriori osservazioni sull'azione dei ormoni preipofisari sull maschio di anguilla. Boll. Soc. Ital. Biol. Sperim., V. X, 1935.

Seligo A. Untersuchungen über den Aal. Mitt. d. Westpr. Fisch-Ver. XXVI, 1911.

Shehadeh Z. H., Madden W. D., Dohl T. P. The effect of exogenous hormone treatment on spermiation and vitellogenesis in the grey mullet, *Mugilcephalus*. J. Fis. Biol., 5, N. 4, 1973.

Smolian K. Merkbuch der Binnenfischerei. Berlin, 1920.

Syrski S. Über die Reproductionsorgane der Aale. Sitzb. K. Akad. Wiss., V. LXIX, 1874.

Strieck R. Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssin der Elritze. Z. vergl. Physiol., 2, 1924.

Teichmann H. Vergleichende Untersuchungen an der Nase der Fische. Z. Morph. Okol. d. Tiere, 43, 1954.

Teichmann H. Das Riechvermögen des Aales (*Anguilla anguilla*). Naturwissenschaften, 44, 7, 1957.

Teichmann H. Über die Leistung des Geruchssinnes beim Aal (*Anguilla anguilla*). Zeitschr. vergl. Physiol., 42, 3, 1959.

Teichmann H. Die Chemorezeption der Fische. «Ergebn. Biol.», 25, 1962.

Thunberg B. Olfaction in parent stream selecti on the alewje (*Alosa pseudoharengus*). «Amin. Behav.», 19, 2, 1971.

Thuro w F. Über den Trockensubstanz- und Fettgehalt von Aalen aus der Kieler Bucht und der Kieler Förde. Archiv. f. Fischereiwissenschaft, V. 8, 1—3, 1957.

Tucker D. W. A new solution to the Atlantic eel problem. Nature, V. CLXXXIII, 1959.

Vladykov V. Homing of the American eel, *Anguilla rostrata*, as evidenced by returns of trasplanted tagged eels in New Brunswick. «Can. Fild-Natur», 85, 3, 1971.

Volf F. Ochrana pred kozoveem b chovu ryb. Ceskoslovenske rybactvi, 5, 1958.

Wiehr E. Über die Chemie und Biologie der Fettsubstanzen vom Aal. Zeitschr. f. Fisch. Bd. XXX, 1932.

Winge O. A percular mode of inheritance and its cytological explanation. Genetics, V. 12, 102, 1923.

Winge O. The experimental alteration of sex chromosomes into autosomes and vice versa in *Lebistes*. C. R. trav. lab. Carlsberg, ser. phys., V. 21, 1, 1934.

Witschi E. Genes and inductors of sex differentiation in vertebrates (amfibias). Biol. Rev., V. 9, N 5, 1934.

Witschi E. Biochemistry of sex differentiation in the vertebrates embryos. In book «The biochemistry of animal development». Acad. press. New York, 1965.

Wunder W. Sinnesphysiologische Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme bei verschiedenen Knochenfischarten. Z. vergl. Physiol., 6, 1927.

Wundsch H. H. Das Vorkommen von Aalen in «vorgeschrittenem Reifezustand» in einem markischen Binnengewasser. Zeitschrift f. Fischerei, 2 N. F., 1953.

Yamamoto T. Artifitial induction of functional sex reversal in denotypyc females of the medaka. J. Exper. Zool., V. 123, N 3, 1953.

Yamamoto T. Artifitial inductionsex reversal in henotypic females of the medaka. J. Exper. Zool., V. 137, N 2, 1958.

Yamamoto T. The effects of estronedosage level upon the percentage of sex-reversals in genetics males on the medaka. J. Exper. Zool., V. 141, N 1, 1959a.

Yamamoto T. A further study on induction of functionale sex-reversal in genotypic males of the medaka and progenies of sex reversal. Genetics, V. 44, 1959b.

Yamamoto T. Permanency of hormone-induced reversal of sex-differentiation in the medaka. *Oryzias latipes*. Annot. Zool. Japan, 41, N 4, 1968.

Yamamoto T., Kasuga S., Omari M. Histological change of the hypothalmo-hypophysale system of the Japanese eel durion maturation induced by Synachorin injection. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 40, N 2, 1974.

Yamamoto K., Yamauchi K. Sexual maturation of Japanese eel production of eel larve in the aquarium. Nature, 251, 1974.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Глава I. Своеобразие биологии и жизненного цикла европейского угря	7
Глава II. Адаптация угря к абиотическим факторам среды	19
Глава III. Приспособления угря к биотическим факторам .	39
Глава IV. Влияние абиотических и биотических факторов на рост и развитие угря	46
Глава V. Формирование пола и половые различия у европейского угря	54
Глава VI. Особенности развития воспроизводительной системы у самок и самцов европейского угря	69
Глава VII. Строение органа обоняния	117
Глава VIII. Болезни угря	156
Глава IX. Использование адаптации угря к абиотическим и биотическим факторам в практике	166
Заключение	173
Литература	177

СЕРАФИМ ВАСИЛЬЕВИЧ КОХНЕНКО, ВИТАЛИЙ АБРАМОВИЧ БЕЗДЕ-
НЕЖНЫХ, САРА ЛЬВОВНА ГОРОВАЯ. **ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ**
ПЛАСТИЧНОСТЬ ЕВРОПЕЙСКОГО УГРЯ *Anguilla Anguilla L.*

Редактор Т. А. З а й ц е в а. Обложка Н. И. М ы с л и в ч и к. Художественный редактор Л. И. У с а ч е в. Технический редактор И. В. В о л о х а н о в и ч. Корректор Н. Г. Б а р а н о в а.

ИБ № 256

Печатается по постановлению РИСО АН БССР. АТ13055. Сдано в набор 27.12 1976 г. Подписано в печать 9.3 1977 г. Формат 84×108¹/₃₂. Бум. тип. № 1. Печ. л. 6,0. Усл. печ. л. 10,08. Уч.-изд. л. 10,0. Тираж 1000 экз. Изд. № 97. Зак. № 1552. Цена 1 руб. Издательство «Наука и техника». Минск, Ленинский проспект, 68. Типография им. Франциска (Георгия) Скорины издательства «Наука и техника» АН БССР и Госкомитета СМ БССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. Минск, Ленинский проспект, 68.