

ОПРЕДЕЛЕНИЕ СТЕПЕНИ ЗРЕЛОСТИ ГОНАД
И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ВОЗРАСТА
ДОСТИЖЕНИЯ ПОЛОВОЙ ЗРЕЛОСТИ
У АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ И ІЧУНКА



Ленинград
1991

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
ОЗЕРНОГО И РЕЧНОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА (ГОСНИОРХ)

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
ИМЕНИ А. А. УХОМСКОГО
ЛЕНИНГРАДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

И. Г. МУРЗА, О. Л. ХРИСТОФОРОВ

**ОПРЕДЕЛЕНИЕ
СТЕПЕНИ ЗРЕЛОСТИ ГОНАД
И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ВОЗРАСТА
ДОСТИЖЕНИЯ ПОЛОВОЙ ЗРЕЛОСТИ
У АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ
И КУМЖИ**

(Методические указания)

Ленинград
1991

**ESTIMATION OF THE GONADS MATURITY STAGES AND
PREDICTION OF THE AGE AT SEXUAL MATURITY IN THE
ATLANTIC SALMON (*SALMO SALAR L.*)
AND TROUT (*SALMO TRUTTA L.*):
METHODICS INSTRUCTION**

I. G. Murza, O. L. Christoforov

Detailed data on the gonads morphology, the periods of oo-and spermatogenesis are presented. Upper and lower size limits for the sexual cells of each period of development are determined. The species specific 6-degree scales for the determination of the gonads condition are also described. The testis maturity stages I, III, VI as well as the ovaries maturity stages III, VI are divided additionally into substages. The express-method for quantitative estimation of the ovaries development is elaborated. The generalized schemes for the prediction of the age composition of the first time spawning salmon and trout females from various regions are also constructed. A practical realization of such prediction is possible if we know the actual measured size of the largest oocytes, the fish age and the season when the sample is taken.

52 fig., 7 tab. 1991.

Составители: к. б. н. И. Г. М у р з а, к. б. н. О. Л. Христофоров

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
ВВЕДЕНИЕ	4
Развитие и анатомическое строение гонад	5
Периодизация оогенеза	9
I. Период размножения оогоний	9
II. Период начальных мейотических преобразований	10
III. Период превителлогенеза	10
IV. Период вителлогенеза	13
V. Период завершения созревания	14
Периодизация сперматогенеза	15
I. Период размножения сперматогоний	16
II. Период мейотических преобразований	17
III. Период спермиогенеза	17
Шкалы зрелости яичников и семенников	19
Практическая оценка степени зрелости гонад и прогнозирование структуры нерестовой части популяций	34
Заключение	45
ПРИЛОЖЕНИЕ	47

В В Е Д Е Н И Е

Атлантическому лососю (*Salmo salar L.*) и кумже (*Salmo trutta L.*) свойственны специфичные для каждого вида в значительной мере генетически детерминированные индивидуальные, связанные с полом, а также внутри — и межпопуляционные различия в темпе развития гонад, приводящие к достижению рыбами половой зрелости в неодинаковом возрасте. Кроме того, существуют региональные, обусловленные экологическими условиями, различия в сезонной динамике репродуктивных циклов.

Уровень развития гонад у смолтов этих видов в период миграции из рек также может различаться, что в значительной мере предопределяет неодинаковую потенциальную продолжительность морского или озерного нагула проходных особей до завершения созревания. В связи с этим при решении обширного круга научных и прикладных, рыбохозяйственных вопросов, касающихся контроля за состоянием популяций лосося и кумжи в природных водоемах, определения качественного состава промысловых уловов, установления промысловой меры, внедрения новой интенсивной биотехнологии при воспроизводстве этих видов на рыбоводных заводах, оценки физиологической полноценности выращиваемой молоди и прогнозирования возможных изменений возрастной структуры нерестовой части популяций под влиянием антропогенных факторов необходимо бывает быстро и точно определить степень зрелости половых желез у большого числа особей на различных этапах жизненного цикла.

Совершенно очевидно, что только точное определение состояния гонад представляет диагностическую ценность. Приблизительная же оценка, как подчеркивал профессор Н. Л. Гербильский*, «лишает диагноз необходимой объективности и ведет к частым и весьма вредным ошибкам». Для получения сопоставимых данных об уровне развития гонад, по его мнению, «исследователи должны одинаково понимать стадии зрелости, одинаково их определять и одинаково называть». Фактически же для оценки состояния гонад лосося и кумжи в СССР и других странах применяются как универсальные, порой разработанные для видов рыб с совершенно иными особенностями репродуктивной биологии, так и специализированные шкалы зрелости. Какую шкалу предпочтительнее использовать? Применение универсальных шкал не всегда допустимо, так как они не отражают в полной мере специфичные для изучаемых видов особенности развития половых клеток и гонад. Что же касается существующих нескольких десятков специализированных шкал зрелости яичников и семенников лосося, кумжи и других видов лососевых рыб (Eichelbaum, 1916; Dahl, 1917; Берг, 1935; Jones, 1940; Jones, Orton, 1940; Henderson, 1962; Oota et al., 1965; Негоновская, 1966; Hiroi, Yamamoto, 1970; Billard, Es-

* Гербильский Н.Л. Предисловие к руководству О.Ф. Сакун и Н.А. Буцкой/Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. — Мурманск. 1963. — 46с.

caffre, 1975; Utoh, 1977; Georgiev, 1978; Borchard, 1978; Shulz et al., 1981; Stuart-Kregor et al., 1981)*, то все они в значительной мере несовершенны, не содержат достаточно четкого сопоставления между внешними макроскопическими и цитологическими признаками гонад. Кроме того, подавляющее большинство шкал разработаны давно, и лежащие в их основе представления о структурной организации половых клеток, гонад, о процессах оо-, сперматогенеза, к настоящему времени устарели или претерпели существенные изменения. С учетом сказанного нами разработаны и предлагаются для практического использования новые специализированные шкалы зрелости гонад лосося и кумжи, в основу которых легли прогрессивные элементы всех ранее известных шкал, а также новые качественные, количественные критерии оценки, новая периодизация оо- и сперматогенеза, соответствующие современным представлениям о структурной организации половых клеток и гонад. Существенно, что данные, полученные с применением методов световой и электронной микроскопии, гистохимии и авторадиографии, сопоставлены с макроскопическими признаками и размерами целых половых клеток. В результате этого стало возможным точно оценивать состояние половых желез не только в лабораторных, но также в производственных и полевых условиях. Поскольку при такой оценке учитываются и морфологические признаки гонад, то описание шкал зрелости предшествуют специальные разделы, в которых рассматриваются анатомическое строение яичников, семенников и структура развивающихся половых клеток. Предлагается также новый метод прогнозирования возраста наступления половой зрелости у лосося и кумжи.

РАЗВИТИЕ И АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ГОНД

Гонады или половые железы — основные эффекторные органы репродуктивной (-воспроизводительной) системы рыб. В состав этой чрезвычайно сложно организованной системы входят также рецепторы, высшие отделы центральной нервной системы, ядра гипоталамуса, гипофиз, большое число других эндокринных желез, органов- и тканей-мишеней, функционально объединенных системой прямых и обратных нейрогуморальных связей.

Формирование гонад в онтогенезе включает два основных процесса: формирование соматических тканей желез (-стромы) и формирование половых клеток. Соматические ткани гонад имеют мезодермальное происхождение. У эмбрионов лосося к 60—85 дню после оплодотворения яйца перитонеальный эпителий (-мезотелий), выстилающий брюшную полость (-целом, перитонеум), и расположенная под ним, отделенная базальной мембраной мезенхима начинают локально разрастаться. В результате этого вдоль дорсальной стенки целома формируются половые валики (рис. 1). Первичные половые клетки (ППК) имеют экстрагонадное происхождение. Они образуются из полового зачатка — гонобласта. Гонобласт обособляется в конце гаструляции из энтодермы еще до дифференцировки ее на мезо- и энтодермальный зародышевые листки. ППК обнаруживаются, в зависимости от температуры воды, при которой

* Более подробные сведения об этих шкалах зрелости можно найти в публикациях: Мурза И.Г., Христофоров О.Л. Сперматогенез и половой цикл самцов атлантического лосося *Salmo salar* L. I. Становление репродуктивной функции и периодизация цикла развития семенников // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ.—1983.—Вып.200.—С.50—77. Мурза И.Г., Христофоров О.Л. Периодизация гаметогенеза и шкалы зрелости половых желез самок и самцов кумжи // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ.—1984б.—Вып.220.—С.19—41. Христофоров О.Л., Мурза И.Г. Некоторые аспекты изучения развития и функции гонад у атлантического лосося // Сб. науч.тр.ГосНИОРХ.—1985.—Вып.238.—С.82—123.

осуществляется эмбриональное развитие, у лосося на 26—61-й, а у кумжи, иногда уже на 25-й день после оплодотворения яйца. По современным представлениям ППК — единственный источник всего фонда половых клеток, так как точка зрения о происхождении этих клеток из перитонеального эпителия (раньше его называли герминативным) не получила достаточного подтверждения. Миграция ППК и концентрация их в области закладки половых желез продолжительны: у лосося и кумжи они начинаются в период образования хвостового отдела зародыша и продолжаются почти до вылупления. ППК, оседающие в зачатках иных органов, чем гонады, обычно погибают. Митотические деления ППК в гонадах начинаются после обрастаия их клетками мезенхимы и фолликулярного эпителия. По вопросу происхождения клеток фолликулярного эпителия доминирует точка зрения о возникновении их из мезенхимы мезонефроса; в то же время не отвергнуто окончательно и предположение об образовании их из целомического эпителия. У лосося митозы ППК обнаруживаются через 30—40 дней после вылупления личинок.

Позднее осуществляется анатомическая и цитологическая дифференцировка пола. Анатомическая дифференцировка состоит в том, что соматические элементы гонад приобретают строение, характерное для того или иного пола, а цитологическая — в том, что половые клетки (первоначально бипотенциальные в отношении пола) достигают уровня развития, начиная с которого структура их у самок и самцов различается. Сроки анатомической и цитологической дифференцировки пола у самок лосося и кумжи близки, а у самцов обоих видов цитологическая дифференцировка пола может запаздывать по сравнению с анатомической.

Анатомически сформированные яичники (*ovarium*) и семенники (*testis*) лосося и кумжи представляют собой парные железы, билатерально расположенные в краиальном отделе брюшной полости вдоль дорсальной ее стенки. Часто левая и правая гонады различаются по размерам (левая обычно длиннее). Предполагается, что появление различий обусловлено изгибом тела или неодинаковым снабжением кровью левой и правой сторон раз развивающегося в яйце зародыша. Иногда из-за неравномерного распределения ППК в половых валиках гонады в дальнейшем могут иметь перетяжки, т.е. дольчатое строение. Фактически половые железы находятся вне целомической полости, а лишь свисают, впячиваются в нее, будучи подвешенными на складках перitoneума — мезоварии (*mesovaria*) у самок и мезорхии (*mesorchia*) у самцов. Под перitoneальным эпителием, покрывающим гонады, находится собственная оболочка половых желез (*-tunica albuginea, tunica propria*). Она является производной мезенхимы и построена из плотной фиброзной соединительной ткани, представленной фиброластами и пучками коллагеновых волокон, (рис. 2, 2A), а также содержит небольшое количество продольных и кольцевых гладких мышечных волокон. Кроме того, обычны пигментные клетки — меланоциты (рис. 2,Б). Соединительная ткань собственной оболочки гонад непосредственно переходит в соединительную ткань яйцесосных пластинок, теки фолликулов яичников и межампульных перегородок семенников. Больше соединительной ткани с медиодорсальной стороны гонад. В этой области, носящей название «хиллюс» (*hilus*), в каждой гонаде проходят крупные кровеносные сосуды: «главный кровеносный сосуд гонад» — половая артерия (*a. genitalis*), являющаяся ответвлением спинной аорты, и половая вена (*v. genitalis*), несущая кровь к задним кардинальным венам. В состав артериальной, венозной систем гонад входят и более мелкие кровеносные сосуды, капилляры (рис. 3), пронизывающие теки фолликулов яичников и межампульные перегородки семенников. В области *hilus* проходят также пучки нервных волокон (рис.4). Иннервация гладких мышц и кровеносных сосудов половых желез рыб, по имеющимся в литературе данным, осуществляется элементами туло-

вищного отдела симпатической нервной системы и, по-видимому, также ветвями блуждающего нерва (п. vagus). Важную роль в обеспечении регуляции тонуса мышечных волокон половых желез играют, очевидно, наряду с нервной системой, и гуморальные факторы. Известно, например, что простагландины, а также нейрогормоны КНС (уротензин II) *in vitro* способны вызывать сокращение гладкой мускулатуры гонад рыб.

Яичники лосося, кумжи, как и других видов лососевых рыб, — открыто-го типа (рис. 5,А). На сторонах, обращенных к дорсолатеральным стенкам целома, они не имеют собственной оболочки, и яйценосные пластинки, покрытые только однослойным эпителием, открываются в целомическую полость. Количество яйценосных пластинок у лосося в более длинном яичнике составляет 41—59, а в коротком — 31—52 шт. У кумжи их количество в длинном и коротком яичниках составляет 23—49 и 17—36 шт соответственно. Краинальный край яичников расширенный, закругленный, а каудальный — заостренный. Отношение длины яичников к их ширине обычно больше у кумжи. Мезоварии, поддерживающие яичники, продолжаются назад от них до каудальной стенки целома в виде складок. Необходимо отметить, что эти складки, вопреки распространенному мнению, не выполняют функции яйцеводов, отсутствующих у лососевых. В каудовентральной стенке целома находится половая пора (*genital pore*), окруженная небольшим валиком. Это образование называют воронкой. Половая пора переходит в половое отверстие, открывающееся наружу сзади от анального и спереди от мочевого отверстий (см. рис. 5,А,Б). Отверстия расположены последовательно, причем половое и мочевое — в углублении на мочеполовом сосочке (-urogenital papilla). Половой проток и мочеточник окружены соединительной тканью, а снаружи от нее — поперечнополосатой кольцевой мускулатурой, формирующей сфинктер. Иннервируется он ответвлениями спинномозговых нервов. Расслабление и сокращение мускулатуры сфинктера обеспечивает регуляцию выведения овулировавших яиц через половое отверстие. Рыбоводы-практики хорошо знакомы с явлением, когда самка «зажимается» и «не дает икру». Добиться свободного вытекания икры вместе с овуляторной жидкостью часто удается только после снятия напряжения путем легкого похлопывания рыбы рукой, оглушения ее или применения анестетиков. Что касается овуляторной жидкости, накапливающейся в полости тела при овуляции и способствующей свободному, легкому выведению яиц, то она, судя по составу белков, макро- и микроэлементов, а также гормонов, представляет собой диализат крови. Ооциты развиваются в яйценосных пластинках в составе яйцевых фолликулов. Каждый фолликул образован ооцитом, а также окружающими его фолликулярным эпителием, базальной мембранный и текой (рис. 6). В состав теки фолликула, являющейся продолжением соединительной ткани яйценосных пластинок, входят клетки типа фибробластов, пучки коллагеновых волокон и так называемые «специальные клетки теки». Специальные клетки обнаруживают ультраструктурные и гистохимические признаки, типичные для стероид-продуцирующих клеток, и являются главными источниками половых стероидов в яичниках. Тека обильно пронизана сетью кровеносных сосудов и капилляров, что обеспечивает проведение трофических веществ, необходимых для развития половых клеток, стероидных гормонов, продуцируемых клетками фолликула и гонадотропинов, регулирующих функциональную активность стероидпродуцирующих клеток. Однослойный фолликулярный эпителий, называемый иногда гранулезой, принимает участие в транспортировке трофических веществ и стероидных гормонов к ооциту, в трансформации стероидов, а также, в случае атрезии яйцевого фолликула, в разрушении и уничтожении погибающего ооцита путем фагоцитоза. Касаясь стероидогенеза в яйцевых фолликулах отметим, что ключевым промежуточным соединением в этом процессе по современным представлениям является прогестерон. Он трансформируется в специаль-

ных клетках теки в тестостерон. Последний, поступая в клетки гранулезы, подвергается там ароматизации и превращается в эстрогены (главным образом 17 β -эстрадиол), стимулирующие вителлогенную активность печени. Кроме того, специальными клетками теки секretируется 17 β -гидроксипрогестерон, который затем трансформируется в клетках гранулезы в 17 α , 20 β -дигидроксипрогестерон. Этот гормон играет важную роль в контроле овуляции.

Семенники лосося, кумжи, как и других видов лососевых рыб, по взаимному расположению выводных протоков (efferent ductus) и системы семявыносящих канальцев или ампул (tubulus seminiferous) относятся к ацинозному типу (см. рис. 5,В). Выводные протоки начинаются около переднего края семенников и проходят в каудальном направлении в области hilus рядом с половой артерией с медиодорсальной стороны каждой железы. Далее они продолжаются назад от семенников в виде семяпроводов (vas deferens) и соединяются в общий семенной проток (sinus), открывающийся наружу половым отверстием на мочеполовом сосочке сзади от анального и спереди от мочевого отверстия (см. рис. 5,В—Д). Семяпроводы формируются у молоди из продольных утолщений медиальных стенок половых валиков; у половозрелых самцов они служат не только для выведения, но и для депонирования спермы. От выводного протока по всей длине семенника отходят извитые, слепо заканчивающиеся семенные канальцы (-ампулы), разграниченные межампульными соединительноткаными перегородками. В межампульных перегородках, как и в собственной оболочке семенников, проходит сеть кровеносных сосудов и капилляров артериальной и венозной систем (рис. 7). В соединительной ткани межампульных перегородок (-интерстициуме) семенников, а также в соединительной ткани выводных протоков и семяпроводов, преимущественно вблизи кровеносных сосудов и капилляров, среди клеток типа фибробластов и пучков коллагеновых волокон располагаются так называемые «интерстициальные клетки» (рис.8). Эти клетки обнаруживают ультраструктурные и гистохимические признаки, характерные для стероидпродуцирующих клеток, и являются главными источниками половых стероидов в семенниках. Они гомологичны специальным клеткам теки фолликулов в яичниках рыб и клеткам Лейдига в гонадах самцов высших позвоночных. Стенки ампул выстланы однослойным фолликулярным эпителием (-пограничными клетками ампул, клетками цист). В окружении фолликулярных клеток развиваются половые клетки. Фолликулярный эпителий участвует в транспорте трофических веществ к развивающимся половым клеткам, а после завершения сезона нереста — в осуществлении фагоцитоза спермиев и остаточных телец (рис.9). Формирующие его клетки гомологичны клеткам фолликулярного эпителия в яичниках рыб и клеткам Сертоли в гонадах самцов высших позвоночных. Стенки выводных протоков и семяпроводов изнутри также выстланы эпителием. Формирующие его клетки проявляют небольшую активность ферментов, связанных со стероидогенезом, и принимают участие в трансформации стероидов, в секреции и регуляции состава семенной жидкости, в осуществлении фагоцитоза спермиев и остаточных телец. Как в ампулах, так и в выводных протоках, семяпроводах эпителиальные клетки отделены от нижележащей соединительной ткани базальной мембраной. Касаясь особенностей стероидогенеза в семенниках отметим, что основными андрогенами у лососевых рыб являются тестостерон и 11-кетотестостерон. Тестостерон продуцируется интерстициальными клетками при стимулирующем влиянии на них гонадотропного гормона гипофиза. Способность фолликулярных клеток семенников к ароматизации тестостерона в эстрогены незначительна, но эти клетки, по-видимому, вырабатывают ингибин-подобные факторы, способные изменять продукцию гонадотропного гормона клетками гипофиза и чувствительность

к нему интерстициальных клеток. Места продукции и метаболические пути биосинтеза 11-кетотестостерона изучены недостаточно, но предполагается, что предшественниками его могут служить прогестерон, тестостерон, 11 β -гидрокситестостерон, 11-деоксикортикостерон, 11-деоксикортизол, адреностерон, андростенедион, дегидроэпиандростерон, 5-андростендиол, 5-андростентриол. Предполагается также, что проявление некоторых биологических действий этого гормона сопряжено с предварительной конверсией его в другие стероиды.

ПЕРИОДИЗАЦИЯ ООГЕНЕЗА

Процесс оогенеза, начинающийся с появления оогоний и завершающийся после проникновения в яйцо спермия уже вне организма самки, на основании морфофункциональных признаков развивающихся половых клеток разделен на 5 периодов. Некоторые периоды, в свою очередь, подразделены на фазы и ступени (табл. 1). Ниже приводится их характеристика.

Таблица 1

Период	Фаза	Ступень
I. Размножения оогоний	—	—
II. Начальных мейотических преобразований	—	—
III. Превителлогенеза	Цитоплазматического роста	1-ая 2-ая 3-я 4-ая
	Формирования кортикальных вакуолей	—
	Формирования жировых вакуолей	—
IV. Вителлогенеза	—	—
V. Завершения созревания	A Б В Г	—

I. Период размножения оогоний.

Характеризуется тем, что ППК переходят к митотическим делениям и превращаются в гонии (оогонии). Оогонии лежат поодиночке или группами среди фолликулярных клеток. Они имеют небольшое количество цитоплазмы и цитоплазматических органелл (рис. 10). Ядро содержит одно или несколько ядрышек. В отношении пола оогонии бипотенциальны или слабо дифференцированы, и принципиальная схема их делений до перехода в предмейотическую интерфазу одинакова для оо- и сперматогенеза. По современным представлениям,ексуализация половых клеток

реализуется в дальнейшем за счет особенностей функции гипоталамо-гипофизарного комплекса, соматических тканей гонад и опосредована действием половых стероидов. Импринтинг клетками органов- и тканей-мишеней формирующейся репродуктивной системы естественного, либо вызванного экспериментально, повышения содержания половых стероидов в крови рыб в критический период раннего развития детерминирует в дальнейшем эффективность рецепции этими клетками стероидных гормонов, связанные с полом различия в способности ароматизировать андрогены в эстрогены и т. д. В результате этого реализуется половой диморфизм в строении и функции головного мозга, половых желез, развитии половых клеток, проявлении вторичных половых признаков и репродуктивного поведения.

II. Период начальных мейотических преобразований

Начинается, когда оогонии прекращают делиться митотическим путем и после репликации ДНК (в предмейотической интерфазе) вступают в мейоз, а точнее в профазу 1-го деления созревания, превращаясь в тетраплоидные по содержанию ДНК при диплоидном наборе хромосом ооциты*. В ядре их осуществляются преобразования, характерные для ранней профазы мейоза, подразделяемой на лептотену, зиготену, пахитену и диплотену: конъюгация хромосом, образование синаптонемального комплекса, кроссинговер. В ооцитах зиготенной и пахитенной стадий профазы происходит вспышка синтеза не только хромосомной, но и экстрахромосомной ДНК, о чем свидетельствует их способность включать ^{3}H -тимидин как в хромосомы, так и в гетерохроматическое тельце. Экстрахромосомная ДНК входит в дальнейшем в состав многочисленных ядрышек, формирующихся на диплотенной стадии. Ооциты располагаются небольшими группами, в пределах которых непосредственно контактируют друг с другом (рис. 11). Фолликулярные клетки хотя и прилегают к ооцитам, но не окружают каждый из них по всей поверхности (рис. 12). Таким образом, фолликулы еще не сформированы. Период завершается с переходом ядра ооцита в диплотенную стадию профазы, характерную и для последующих периодов развития, вплоть до начала периода завершения созревания. Диаметр ооцитов периода начальных мейотических преобразований у лосося менее 25, у кумжи — 23 мкм**.

III. Период превителлогенеза

Подразделен на три фазы: цитоплазматического роста, формирования кортикальных вакуолей и формирования жировых вакуолей.

1. Фаза цитоплазматического роста. Фолликулярный эпителий и тека, разделенные базальной мембраной, уже окружают ооцит со всех сторон, т. е. формируется фолликул. Клетки фолликулярного эпителия и теки уплощенные (рис. 13, А). Поверхность цитоплазматической мембранны ооцита первоначально гладкая, но затем приобретает складчатость (см. рис. 13, А, Б; рис. 14, А), а к концу фазы начинает формировать многочисленные выросты — микроворсинки, направленные к мемbrane клеток фолликулярного эпителия. В ядре обнаруживаются значительно деспирализованные активные хромосомы типа

*По современным представлениям, вступление половых клеток в мейоз на ранних этапах онтогенеза самок возможно до окружения каждой из этих клеток фолликулярными клетками. В формирующихся гонадах самцов быстрое тесное окружение половых клеток фолликулярными может быть одним из факторов, препятствующих раннему началу мейоза.

**Здесь и далее приводятся значения диаметра целых ооцитов, фиксированных в жидкости Буэна.

«кламповых щеток»; на основе амплифицированной ДНК формируются многочисленные ядрышки, занимающие пристенное положение (см. рис. 14, Б, В). Эти структуры обеспечивают интенсивный синтез нескольких типов РНК (информационных, рибосомных и транспортных). Значительное количество рибонуклеопротеидов, синтезируемых в ядре, поступает через поровый комплекс ядерной мембранны в цитоплазму. В ранних ооцитах этого периода немногочисленные цистерны преимущественно гладкого эндоплазматического ретикулума везикулярного типа, элементы комплекса Гольджи и митохондрии овальной формы сосредоточены в основном в перинуклеарной зоне цитоплазмы (см. рис. 14, Г). Рибосомы встречаются по всему ее объему (рис. 15). По мере роста ооцита объем цитоплазмы и количество органелл значительно увеличиваются. Митохондрии из овальных становятся очень вытянутыми, что связано с интенсификацией процессов окислительного фосфорилирования, и так же, как цистерны ретикулума, обнаруживаются не только в перинуклеарной, но и в периферической зонах цитоплазмы (рис. 13, В; 14, А). Количество этих органелл увеличивается за счет деления. Встречаются отдельные многопластинчатые (миелоподобные) тельца (см. рис. 13, В), являющиеся, по современным представлениям, резервом мембранных структур, необходимым для быстрого увеличения поверхности плазматической мембранны, формирования новых цистерн эндоплазматического ретикулума и элементов комплекса Гольджи. При светооптических наблюдениях обнаруживается образование, известное как «желтое ядро» или «тельце Бальбиани»; оно не имеет прямого отношения к формированию желтка, а соответствует, согласно одной из точек зрения, центрам размножения органелл, прежде всего митохондрий. По другим представлениям, оно соответствует преимущественно скоплению в цитоплазме рибонуклеопротеидов ядерного происхождения. В световой микроскоп на некоторых этапах этой фазы можно видеть также «циркумнуклеарную зону» — интенсивно воспринимающие красители участки цитоплазмы с высокой концентрацией содержащих РНК органелл, преимущественно митохондрий и рибосом. Распределение «циркумнуклеарной зоны» в ооцитах лосося и кумжи хотя и проявляет некоторые индивидуальные вариации, но не является сезонным и обнаруживает тесную зависимость от размеров и уровня развития половых клеток. С учетом этого и других признаков фаза подразделяется на 4 ступени:

1-ая ступень. Диаметр ооцитов у лосося — 25—50 мкм, у кумжи, как правило*, 23—40, иногда до 60 мкм. Циркумнуклеарная зона еще не обнаруживается. Ядрышки малочисленны (от 1 до 5—6; рис. 16, А).

2-ая ступень. Диаметр ооцитов у лосося 52—190, иногда до 276 мкм, у кумжи, как правило, 50—170, иногда до 270 мкм. Характерно появление циркумнуклеарной зоны. На срезах она имеет вид вначале отдельных сегментов, «полумесяца», а позднее — незамкнутого кольца. На этой и последующих ступенях количество ядрышек и объем цитоплазмы продолжают увеличиваться (см. рис. 16, А, Б; 17, А; 18, А, Б).

3-я ступень. Диаметр ооцитов у лосося, как правило, 200—350, иногда от 173 до 311 мкм; у кумжи, как правило, 180—330, иногда от 160 до 280—350 мкм. Циркумнуклеарная зона на срезах имеет вид замкнутого кольца. Вначале она занимает околоядерную область, компактна, а позднее становится изрезанной, перемещается в периферическую область цитоплазмы и становится менее заметной (см. рис. 17, А, Б; 18, В, Г). В ооцитах кумжи эта зона более сетчатая и менее хромофильная, чем у лосося. Появляется желтое ядро; постепенно оно перемещается из околоядерной в периферическую область цитоплазмы.

*Здесь и далее под выражением «как правило» подразумеваются значения свойственные более 90 % особей.

мы. К завершению ступени обнаруживается диффузно распределенный по периферии цитоплазмы мелкозернистый ШИК-положительный материал.

4-ая ступень. Диаметр ооцитов у лосося, как правило, 360—430, иногда 335—580 $\mu\text{м}$; у кумжи, как правило, 340—430, иногда 300—490 $\mu\text{м}$. Циркумнуклеарная зона уже не наблюдается (см. рис. 17, В; 18, Г), а желточное ядро обнаруживается в периферической зоне цитоплазмы. ШИК-положительный мелкозернистый материал формирует в периферической зоне цитоплазмы более плотные скопления, чем на предыдущей ступени (рис. 19, А).

2. Фаза формирования кортикальных вакуолей (ФКВ). Диаметр ооцитов у лосося, как правило, 440—590, иногда от 383 до 648 $\mu\text{м}$, у кумжи, как правило, 440—760, иногда 400—950 $\mu\text{м}$. Происходит трансформация, видимого в световой микроскоп с конца предыдущей фазы, ШИК-положительного материала (см. рис. 19, Б — Г), имеющего вид мультивезикулярных телец на ультраструктурном уровне (рис. 20, Б), в кортикальные вакуоли — специализированные лизосомоподобные структуры. Они являются предшественниками кортикальных альвеол, обеспечивающих позднее, при оплодотворении яйца, осуществление кортикальной реакции, направленной на предотвращение полиспермии и обеспечение подвижности яйца, а затем и развивающегося эмбриона внутри оболочки. Кортикальные вакуоли окружены мембраной и содержат гидролитические ферменты, гликопротеидные по химической природе. Для образования кортикальных вакуолей используются белки, синтезируемые на полирибосомах шерховатого эндоплазматического ретикулума, и глюкоза, содержащаяся в цитоплазме. Формирование же гликопротеидов и мембранные вакуоли происходит в аппарате Гольджи. Первоначально немногочисленные мелкие кортикальные вакуоли лежат только вблизи наружной мембранны ооцита (рис. 17, Г; 18, Д, Е), но затем на протяжении этой и следующей фаз количество и размеры их увеличиваются (см. рис. 18, Ж; 20, В, Г). К концу фазы ширина зоны, занимаемой вакуолями, составляет около половины ширины слоя цитоплазмы, а диаметр наиболее крупных достигает 50 $\mu\text{м}$. В ядре ооцита хромосомы типа «ламповых щеток» постепенно утрачивают боковые петли, укорачиваются. Контуры ядра становятся извилистыми; наблюдается тенденция к концентрации хромосом и некоторых ядрышек в его центральной области, тогда как другие ядрышки по-прежнему занимают пристенное положение. Эти процессы отражают начало формирования кариосфера. Ядро сохраняет описанные морфологические особенности и на следующей фазе периода превителлогенеза, а также на значительном протяжении периода вителлогенеза. Постепенно увеличиваются размеры микроворсинок мембранны ооцита. В основании их появляется радиально-исчерченная оболочка (*zona radiata*) — первичная по происхождению. Материал для ее формирования синтезируется, по-видимому, при участии комплексов Гольджи в цитоплазме ооцита. Микроворсинки проходят сквозь каналцы этой оболочки (см. рис. 20, Г). Толщина ее сначала не превышает 0,15 $\mu\text{м}$, но затем увеличивается, достигая к началу периода вителлогенеза 5,0—7,5 $\mu\text{м}$. Исчерченность оболочки при исследовании на светооптическом уровне начинает обнаруживаться лишь в период вителлогенеза, что обусловлено расширением пронизывающих ее каналцев. Незадолго до овуляции наружные отверстия пор этой оболочки закрываются «пробками», формирующими из материала микроворсинок. После оплодотворения яйца радиально-исчерченная оболочка претерпевает процесс «затвердения» и надежно защищает яйцо от механических повреждений и воздействия микроорганизмов. Фолликулярный эпителий с переходом ооцита в фазу формирования кортикальных

вакуолей из уплощенного становится почти кубическим; высота его в начале фазы — 2,0—2,5, а в конце — до 5—6 мкм.

3. Фаза формирования жировых вакуолей (ФЖВ). Диаметр ооцитов у лосося, как правило, 600—1200, иногда 518—1330 мкм; у кумжи, как правило, 770—1040, иногда 600—1200 мкм. Размеры ооцитов при появлении в их цитоплазме жировых (осмифильных и судан-положительных) вакуолей лабильнее, чем при появлении кортикальных вакуолей. Отдельные жировые вакуоли могут обнаруживаться даже раньше, чем кортикальные*, но в массовом количестве — позднее. По химической природе содержимое этих вакуолей, окруженных однослойной липидной мембраной, — фосфолипиды и триглицериды. Одна из важнейших функций жировых вакуолей или капель — гидростатическая — проявляется в обеспечении ориентации яйца, а затем и зиготы animalным полюсом вверх; благодаря этому улучшаются условия для дыхания развивающегося зародыша. Жировые вакуоли, как и кортикальные, не являются трофическими включениями. Если содержимое жировых вакуолей используется в качестве энергетического резерва, то уже после вылупления личинки, когда завершено выполнение гидростатической функции**. В начале рассматриваемой фазы эти вакуоли располагаются узким слоем центральнее зоны кортикальных вакуолей, а к концу фазы — заполняют околоядерную область (см. рис. 17, Д; 18, З). Диаметр некоторых из них достигает 50 мкм.

IV. Период вителлогенеза

Характерно наиболее значительное увеличение размера ооцита в результате накопления трофического включения — желтка. Желток представляет собой сложный комплекс макромолекул. В его состав входят белки, углеводно-белковые комплексы и липопротеиды. Снаружи желточные гранулы окружены мембраной. Лишь незначительное количество желтка синтезируется внутри ооцита в эндоплазматическом ретикулуме и комплексах Гольджи. Большая же часть молекул предшественника желточных белков — вителлогенина — синтезируется клетками печени, транспортируется в фолликул с током крови, поступает внутрь его по межклеточным пространствам фолликулярного эпителия, канальцам радиально-исчерченной оболочки и включается в ооцит путем микропиноцитоза. При этом расход плазматической мембранны ооцита, связанный с осуществлением микропиноцитоза, компенсируется за счет постоянно го встраивания в нее мембранны пузырьков, формирующихся в комплексах Гольджи. Внутри ооцита происходит расщепление молекул вителлогенина, фосфорилирование и обогащение их липидами. В результате этих преобразований появляются фосфо- и липопротеиды (фосфитин и липовителлин), формирующие затем кристаллический желток — вителлин. В состав желточных гранул входят также формирующиеся в комплексах Гольджи полисахариды и гидролитические ферменты, которые находятся в неактивном состоянии. Эти ферменты активизируются только после оплодотворения яйца и способствуют использованию желтка развивающимся зародышем.

* В некоторых случаях вакуолизация цитоплазмы наблюдается и в ооцитах, достигших в развитии лишь 3-ей ступени фазы цитоплазматического роста, но при этом появляются не кортикальные вакуоли, а капли жира.

** Основными источниками энергии для биосинтетических процессов при осуществлении раннего эмбриогенеза в яйце рыб являются гликоген и цикл лимонной кислоты (H. Boulekbache. Energy metabolism in fish development//Amer. Zool. — 1981. — V. 21. — P. 377—389).

Размеры ооцитов, переходящих к вителлогенезу, изменимы. В ооцитах старшей группы при светооптических наблюдениях первые мелкие гранулы желтка обнаруживаются только по достижении ими определенного минимального диаметра: у лосося — в большинстве случаев около 1210 мкм, но у отдельных самок — от 950 до 1387 мкм; у кумжи — как правило, около 1050, но иногда от 700 до 1125 мкм. Однако если желток появляется в крупных ооцитах старшей группы, то он может обнаруживаться в небольших количествах и в младших, размеры которых ниже типичных для этого периода. Сначала мелкие гранулы желтка обнаруживаются в цитоплазме между зонами кортикальных и жировых вакуолей. Постепенно количество и размеры гранул увеличиваются. В ооцитах лосося диаметром от 1400—1500 мкм и кумжи — от 1250—1300 мкм эта область заполнена гранулами и крупными (диаметром до 100 мкм и более) глобулами желтка (см. рис. 17, Е; 18, И). В дальнейшем распределение желтка обнаруживает индивидуальные различия: иногда он в виде мелких гранул появляется первоначально в периферической области между кортикальными вакуолями, а в других случаях — между жировыми вакуолями в околоядерной области. Ооциты, достигшие 2500—3000 мкм, при визуальном рассмотрении начинают выглядеть более прозрачными, чем имеющие меньшие размеры, именно вследствие укрупнения многочисленных глыбок желтка. К завершению периода значения диаметра ооцитов близки к конечным и варьируют в широких пределах: у лосося — 4000—7230, иногда даже до 7700, у кумжи — 3050—5810 мкм.

Преимущественно в течение периода вителлогенеза в ооцитах накапливаются также каротиноиды (из группы хантаноидов)*, необходимые в качестве антиокислителей и для обеспечения дыхательной функции в эмбриональный период развития. При участии наиболее крупной специализированной («замыкающей») клетки фолликулярного эпителия формируется микропиле. Оно представляет собой воронкообразное углубление в поверхности радиально-исчерченной оболочки, переходящее в короткий концевой каналец, который открывается в цитоплазму. Характерной чертой оогенеза лососевых рыб является ранняя поляризация ооцита, начинающаяся иногда еще до завершения накопления жира и желтка. В связи с этим трудно бывает только на основании размеров ооцитов четко разграничить период вителлогенеза и последующий — завершения созревания. Степень поляризации ооцита можно уточнить при анализе гистологических препаратов, либо экспресс-методом (см. раздел «Практическое определение степени зрелости гонад и прогнозирование структуры нерестовой части популяции» пункт 4.).

V. Период завершения созревания

Ооциты достигают конечных размеров, зависящих от количества желтка. Желточные глобулы продолжают укрупняться, а затем сливаются в гомогенную массу. Завершается поляризация ооцитов. Содержимое жировых вакуолей перемещается в область минимального полюса, образуя жировые капли. Возобновляются и завершаются мейотические деления (деления созревания), приостановившиеся в период начальных мейотических преобразований на диплотене профазы 1-го деления. Завершается формирование кариосферы, наступает диакинез. При переходе от профазы к прометафазе I происходит разрушение ядерной мембранны и ядро превращается в зародышевый пузырек. Затем осущес-

*Астаксантин — основной каротиноидный пигмент лососевых рыб, который не синтезируется в организме, а поступает с пищей. Недостаток каротиноидов может быть одной из причин снижения оплодотворяемости икры и гибели ее в период инкубации.

ствляются метафаза I, анафаза I, телофаза I, прометафаза II и метафаза II. На метафазе II мейоз блокируется, происходит овуляция, и половую клетку, готовую к восприятию спермия, называют яйцом (икринкой). Диаметр неоплодотворенных и ненабухших яиц лосося может варьировать в пределах 4000—7230 (иногда до 7700), кумжи — 3050—5810 мкм. Яйца лососевых рыб содержат мало плавмы по отношению к объему желтка (1,1—2 %) и, в связи с этим, относятся к олигоплазматическому типу. Они прозрачные, желто-оранжевого или оранжевого цвета. Толщина радиально-исчерченной оболочки яиц лосося — 40—50, а кумжи — 20—37 мкм. Блокирование мейоза снимается в результате активации яйца*. Только после этого осуществляются поздние фазы 2-го деления созревания (анафаза II, телофаза II). Процесс созревания (мейоз) заканчивается формированием гаплоидного интерфазного ядра — женского пронуклеуса, готового к сближению, а затем слиянию с мужским пронуклеусом (преобразованным ядром спермия). На телофазе I и телофазе II формируются и отделяются с небольшим количеством цитоплазмы в пространство между цитоплазматической мембраной и радиально-исчерченной оболочкой 1-е и 2-е полярные тельца.** 1-е тельце на телофазе II, в свою очередь, может делиться на два дочерних тельца. Полярные тельца не трансформируются в полноценные гаметы и быстро погибают.

В соответствии с происходящими в половой клетке преобразованиями период завершения созревания условно подразделен на 4 фазы.

1. *Фаза А* — ооцит в составе фолликула; происходит поляризация, но мейотические преобразования в ядре не выходят за пределы профазы I (завершение формирования кариосферы, диакинез).

2. *Фаза Б* — ооцит в составе фолликула; ядро в результате разрушения мембранны превращается в зародышевый пузырек, и в нем осуществляются мейотические преобразования от прометафазы I до метафазы II.

3. *Фаза В* — овулировавшее, но еще не активированное яйцо; мейоз блокирован на метафазе II.

4. *Фаза Г* — яйцо от момента активации до завершения мейоза; формирование женского пронуклеуса.

Диапазоны значений диаметра ооцитов лосося и кумжи различных ступеней, фаз и периодов развития представлены на рис. 21.

ПЕРИОДИЗАЦИЯ СПЕРМАТОГЕНЕЗА

ППК претерпевают митотические деления и преобразуются в сперматогонии типа А (спГА). Собственно сперматогенез начинается с размножения спГА, а завершается поступлением спермии в выводные протоки семенников и семяпроводы. Этот процесс подразделен на три пе-

*Под процессом активации подразумеваются сложные биохимические и биофизические преобразования, в результате которых возобновляется развитие яйца. Роль «мессенджера» в этом процессе отводится изменению концентрации свободного кальция в цитоплазме яйца. Собственно контакт проникшего по микропилярному каналу спермия с поверхностью ооплазмы еще не вызывает активации. Для того чтобы яйцо активировалось, необходимо и воздействие воды. После активации яйцо способно к оплодотворению лишь в течение короткого периода времени, не превышающего двух минут. В то же время неактивированные яйца, резервируемые вне тела самки в овариальной жидкости при температуре, близкой к 0° С, остаются потенциально способными к оплодотворению несколько (до 10) суток.

** Диплоидные ооциты на протяжении периодов начальных мейотических преобразований, превителлогенеза, вителлогенеза, а также в период завершения созревания, вплоть до отделения 1-го полярного тельца в процессе редукционного деления, называются ооцитами первого порядка. Гаплоидные ооциты, образовавшиеся после отделения 1-го полярного тельца, называются ооцитами второго порядка.

риода: размножения сперматогоний, мейотических преобразований и спермиогенеза.

I. Период размножения сперматогоний

Некоторые из числа покоящихся (резервных, стволовых) спгА, индивидуально окруженных фолликулярными клетками, после завершения продолжительной фазы G_1 вступают в цикл развития. Первоначально они переходят к митотическим делениям с полным расхождением клеток, формируя несколько генераций дочерних спгА. Клетки не только делятся, но и претерпевают каждый раз прогрессивную дифференциацию и специализацию. Они постепенно уменьшаются в размерах, а хроматин в интерфазных ядрах из диспергированного становится более конденсированным. Перед вступлением клеток в профазу каждого митоза, в S-период интерфазы, осуществляются редупликация ДНК и синтез материала митотического аппарата, причем интенсификация метаболических процессов морфологически выражается в увеличении объема клетки, ее ядра, количества или размеров клеточных структур, связанных с процессами синтеза нуклеиновых кислот, белков, изменении величины ядерно-цитоплазматического отношения. Изменяется также сродство цитоплазмы к красителям. На основании перечисленных критерииов удается четко различать неактивные (покоящиеся) и активные (переходящие к митотическим делениям) спгА. Неактивные спгА встречаются в семенниках ювенильных и созревающих самцов лосося и кумжи круглогодично. На гистологических препаратах они имеют темноокрашенную цитоплазму и поэтому называются «темными» (спг А_т). Ядро этих клеток не обладает способностью включать ^3H -тимидин (рис. 22, А); хроматин тонкодисперсный, ядрышко обычно одно, и в нем хорошо выражен только фибрillлярный компонент. Цитоплазмы немного, Эндоплазматический ретикулум развит слабо, митохондрии немногочисленны, имеют овальную форму, свободные рибосомы равномерно распределены в цитоплазме (рис. 23, А).

Активные спгА появляются в массовом количестве в семенниках созревающих самцов лосося и кумжи только перед началом волн активного сперматогенеза и вскоре исчезают, давая начало как половым клеткам следующих этапов развития, так и новым резервным спгА_т. На гистологических препаратах они имеют светлоокрашенную цитоплазму и поэтому называются «светлыми» (спг А_с). Ядро многих из этих клеток (находящееся в S-периоде интерфазы) обладает способностью интенсивно включать ^3H -тимидин (см. рис. 22, Б); хроматин более компактный, ядрышек одно или несколько, и в них хорошо выражены как фибрillлярный, так и гранулярный компоненты. Цитоплазмы больше, чем в «темных» клетках, цистерны эндоплазматического ретикулума расширены, митохондрии более многочисленны, имеют вытянутую форму; встречаются липидные капли (см. рис. 23, Б). СпгА_с являются наиболее крупными половыми клетками в семенниках; средние значения объема этих клеток, их ядра, ядрышка достоверно больше, чем у спгА_т; ядерно-цитоплазматическое отношение меньше, чем у «темных» клеток (табл. 2). Появление спгА_с сопровождается увеличением размеров клеток фолликулярного эпителия, выраженной их гиперплазией, появлением в цитоплазме липидных капель. Безусловно, есть клетки с признаками, промежуточными между характерными для спгА_т и спгА_с.

После завершения митозов с полным расхождением спгА_с следует серия митотических делений с неполным расхождением дочерних клеток; в результате этого формируются клоны сперматогоний типа Б (спгБ), соединенных между собой цитоплазматическими мостиками (рис. 23, В). За счет межклеточных мостиков на этом и последующих этапах сперматогенеза обеспечивается синхронность делений (см. рис. 23, Г) и развития половых клеток каждого клона внутри цисты,

формируемой фолликулярными клетками. СпГБ, как и спГА_C, способны включать ³Н-тимидин (см. рис. 22, В, Г), характеризуются небольшими размерами клетки и ядра (табл. 3). Хроматин становится еще более компактным. В цитоплазме митохондрии вытянутой формы группируются на одном из полюсов клетки; представлены полирибосомы, а также немногочисленные элементы эндоплазматического ретикулума и комплекса Гольджи. Период размножения сперматогоний завершается с переходом спГБ в предмейотическую интерфазу. Ядро спГБ в этом состоянии характеризуется наиболее плотным для сперматогоний хроматином.

II. Период мейотических преобразований

Характеризуется тем, что в ядре половых клеток осуществляется мейоз. В S-период предмейотической интерфазы происходит редупликация ДНК, поэтому половые клетки при вступлении в мейоз имеют диплоидный набор хромосом, но тетраплоидное количество ДНК. Морфологически с начале этого процесса при исследовании на светооптическом уровне с уверенностью можно говорить, когда в начале профазы мейоза появляются тонкие ленточные хромосомы, а при исследовании на ультраструктурном уровне — с появлением синаптонемальных комплексов. С начала профазы 1-го деления созревания половые клетки называют сперматоцитами первого порядка (спЦI). В ходе этого деления — редукционного — редупликация ДНК не осуществляется, и формирующиеся в результате его сперматоциты второго порядка (спЦII) имеют меньшие размеры (см. табл. 3) и гаплоидный набор хромосом при диплоидном количестве ДНК. В ходе 2-го деления созревания — эквационного — формируются сперматиды (спД), обладающие не только гаплоидным набором хромосом, но и гаплоидным количеством ДНК. Не останавливаясь подробно на хромосомных преобразованиях, характерных для профазы, метафазы, анафазы и телофазы 1-го и 2-го делений, отметим, что ядрышко исчезает в конце профазы на стадии диакинеза. В цитоплазме обнаруживаются митохондрии, сгруппированные на одном из полюсов клетки (рис. 23, Д, Е), полирибосомы, немногочисленные элементы комплекса Гольджи и эндоплазматического ретикулума, а также центриоли.

III. Период спермиогенеза

Половые клетки больше не претерпевают делений, но происходят сложные структурные их изменения, приводящие к преобразованию спД в высокоспециализированные, обладающие способностью к поступательному движению зрелые половые клетки — сперматозоиды (спермии, спз). В начале периода структурная организация ранних спД аналогична таковой спЦII и характеризуется относительно плотным хроматином ядра и наличием в цитоплазме небольшого количества полярно расположенных митохондрий, цистерн эндоплазматического ретикулума (рис. 24, А). В ходе преобразования спД осуществляется (см. рис. 24, Б—Г) дальнейшая конденсация хроматина ядра; гистоны, представляющие собой ядерные белки соматического типа, замещаются в нуклеогистонах протаминами — ядерными белками, специфическими для спермии, образуя компактный и метаболически инертный хроматин — нуклеопротамин. Синтез протаминов происходит на рибосомах в цитоплазме, а затем они мигрируют в ядро спД. Формируется двигательный аппарат клетки. Сбрасывается часть цитоплазмы с цитоплазматическими органеллами (остаточные тельца), и, наконец, половые клетки освобождаются от синцитиальных связей. Зрелые спз (рис. 25) к концу периода состоят из трех отделов: головки, средней части и хвоста, окруженных общей цитоплазматической мемброй. Головка овальной

формы, несколько сплющенная с боков и с небольшим втячиванием в каудальной части. Акросома отсутствует. Ядерная часть головки состоит из плотно упакованной хроматиновой субстанции, окруженной ядерной мембраной. Средняя часть, тесно примыкающая к головке, содержит одиночную митохондрию, а также проксимальную и дистальную центриоли, расположенные под прямым углом друг к другу. Дистальная центриоль продолжается в осевой комплекс хвоста (аксонему), состоящий из двух центральных одиночных и девяти периферических спаренных микротрубочек. При разрыве стенок цист спиз поступают в просветы ампул, а затем выводного протока и семяпроводы. Клетками эпителия, выстилающего изнутри выводные протоки и семяпроводы, секретируется семенная жидкость. В составе спермы (спиз + семенная жидкость) зрелые половые клетки выводятся во внешнюю среду через половое отверстие. Неподвижность и длительное сохранение жизнеспособности спермиев в семенной жидкости обеспечиваются ее специфичным ионным составом, слабощелочной pH , определенной осмолярностью. Очень важную роль в поддержании неактивного состояния спермиев играют ионы K^+ . В то же время Na^+ и особенно двухвалентные ионы Ca^{++} и Mg^{++} способны ингибировать этот эффект K^+ , а лимонная кислота, также входящая в состав семенной жидкости, в свою очередь может связывать Ca^{++} и Mg^{++} . Изменение баланса компонентов семенной жидкости к концу репродуктивного сезона сопровождается ухудшением качества спермы. При попадании жизнеспособных спермиев в воду или при контакте их с овариальной жидкостью происходит деполяризация клеточной мембранны и стимуляция активности. Продолжительность подвижного состояния спермиев, в течение которого активно расходуется энергия, поставляемая АТФ, синтезируемой в митохондриях в результате аэробного разрушения внутриклеточных гликогена и гликолипидов, зависит от температуры воды и составляет от 15 до 80 секунд. Размеры спермиев лосося и кумжи сходны (см. табл. 3).

Таблица 2
Средние значения объема спгА_T, спгА_C, их ядра, ядрышка ($\mu\text{м}^3$)
и отношения диаметра ядра и клетки

Оцениваемый показатель	Лосось		Кумжа	
	СпгА _T	СпгА _C	СпгА _T	СпгА _C
Клетка	1035,1 ± 19,17	2533,2 ± 7,78	457,9 ± 8,81	1635,7 ± 35,16
Ядро	293,1 ± 5,97	568,4 ± 10,12	130,3 ± 2,54	389,0 ± 7,89
Ядрышко	3,9 ± 0,12	5,3 ± 0,25	1,2 ± 0,08	4,9 ± 0,16
Диаметр ядра				
Диаметр клетки	0,66 ± 0,014	0,60 ± 0,004	0,66 ± 0,003	0,62 ± 0,004

Таблица 3
Размеры половых клеток и их ядер ($\mu\text{м}$) на разных этапах сперматогенеза

Тип клеток	Лосось		Кумжа	
	клетка	ядро	клетка	ядро
СпгА	27,0—7,5	13,5—5,0	22,5—6,3	12,5—5,0
СпгБ	13,7—6,3	8,7—5,0	12,5—6,3	8,7—5,0
СпгI	6,9—6,3	6,0—5,0	6,9—6,3	5,3—5,0
СпгII	4,4—3,5	3,7—3,1	4,4—3,7	3,1—2,8

Продолжение табл. 3

Тип клеток	Лосось		Кумжа	
	клетка	ядро	клетка	ядро
Сид	3,7—2,5	3,1—2,4	3,8—2,5	2,5—2,2
Спз	длина головки	2,5—2,4		2,4—2,2
	ширина головки	1,7—1,6		1,9—1,7
	длина хвоста	Около 30		Около 30

ШКАЛЫ ЗРЕЛОСТИ ЯИЧНИКОВ И СЕМЕННИКОВ

Периодизация оо- и сперматогенеза классифицирует последовательное развитие отдельных половых клеток. Шкалы же зрелости, разработанные на основе периодизации, классифицируют развитие половых желез в целом, как в жизненном, так и в половом циклах самок и самцов. При выделении различных состояний яичников и семенников основным критерием являются период, фаза или ступень, на которых находятся наиболее сформированные половые клетки. Принимается во внимание состояние и остальных клеток, а при исследовании гонад половозрелых рыб также наличие или отсутствие, гамет, оставшихся после прошедшего полового цикла, их жизнеспособность. Учитывается состояние соматических элементов гонад. Развитие половых клеток заметно отражается на внешнем виде половых желез: изменяются их цвет, форма, абсолютные и относительные размеры, вес. В связи с этим при классификации функциональных состояний половых желез сопоставляются цитологические, макроскопические и размерные признаки, характерные для гонад на каждой из выделяемой стадий зрелости. Шкалы зрелости, приведенные в табл. 4-7, специализированные, так как учитывают видовые особенности развития половых клеток и гонад у лосося и кумжи. Они шестигранные, но с дополнительным подразделением III и VI стадий зрелости яичников, I, III и VI стадий зрелости семенников для повышения точности оценки состояния. Кроме того, в связи с резко выраженной асинхронностью роста ооцитов периода превителлогенеза, у кумжи дополнительно выделена в качестве самостоятельной II—III стадия зрелости яичников. При классификации развития семенников у обоих видов рыб в качестве отдельного состояния выделена также «попытка сперматогенеза». Внешний вид яичников лосося и кумжи на различных стадиях зрелости представлен на рис. 26, 27, а семенников — на рис. 28—30. Цитологические картины участков семенников лосося и кумжи на каждой стадии зрелости приведены на рис. 31, 32. Цитологические картины участков яичников лосося и кумжи некоторых стадий зрелости приведены при описании периодизации оогенеза. Так, на рис. 17, А-В и 18, А-Г состояния яичников соответствуют II, на рис. 18, Д-Е — II—III, на рис. 17, Г-Д и 18, Ж-З — III ранней, на рис. 17, Е и 18, И — III поздней стадиям зрелости. В практической работе для удобства обозначения стадий зрелости гонад у большого числа рыб рекомендуем использовать сокращения. Например: I неактивная и I активная стадии зрелости = I_н и I_а; III ранняя и III поздняя стадии зрелости = III_р и III_п; «попытка сперматогенеза» = поп.

Таблица 4

ШКАЛА ЗРЕЛОСТИ ЯИЧНИКОВ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ

Стадия зрелости	Диаметр (мм) и состояние наиболее крупных ооцитов	Вес яичников	Коэффициент зрелости, %	Внешний вид яичников
I	Менее 25 Период начальных мейотических преобразований.	Не более $1 \div 1,5 \text{ мг}$	—	Прозрачные тельца, лежащие билатерально у дорсальных стенок в краинальном отделе брюшной полости. Из-за очень малых размеров (длина 1,5—3 мм, ширина не менее 0,5 мм) слабо различаются небооруженным глазом
II	$25 \div 430$ 1—4-я ступени фазы цитоплазматического роста периода превителлогенеза.	В начале $2 \div 3 \text{ мг};$ в конце $0,6 \div 0,8 \text{ г}$	$0,10 \div 0,90$ (до 1,09)	В начале почти прозрачные, длиной 4—4,5 мм, шириной 0,4—0,5 мм, серово-розового цвета; в конце — ланцетовидные, непрозрачные, длиной до 30—35 мм, шириной до 8—9 мм, бледно-розового, желтоватого или желто-оранжевого цвета. Занимают 15—25 (до 30—57) % длины брюшной полости. Ооциты 1—3-й ступеней небооруженным глазом не видны, 4-й ступени — различаются
III позднее	$440 \div 1200$ Фазы формирования кортикальных или жировых вакуолей периода превителлогенеза.	В начале $1 \div 1,2 \text{ г};$ $3,5 \div 8,5 \text{ (до 17) г}$	$0,02 \div 0,27$, в конце $0,37 \div 0,70$ (реже $0,17 \div 0,30$)	В начале длина 30—60 мм; ширина 7—12 мм; в конце длина 60—135 мм, ширина 10—22 мм. Ланцетовидной формы, бледно-розового, розовато-желтоголового или оранжевого цвета. Занимают обычно не более 15—30 % длины брюшной полости. Ооциты видны невооруженным глазом как мелкие непрозрачные белесоватые точки, напоминающие манную крупу

III	1210 ÷ 4000 — 7230 Период вителлогенеза	В начале $3,8 \div 24,0$ (обычно более 10) г; в конце $200 \div 3000$ г	0,37 ÷ 0,80 (реже от 0,10); в конце $9,0 \div 31,0$	Становятся крупнее и более вальковатыми. В начале розового-оранжевого или ярко-оранжевого цвета, занимают 20—44 % длины брюшной полости; в конце темного оранжево-красного или оранжево-бордового цвета, занимают до 80—100 % длины полости. Невооруженным глазом видны ооциты двух генераций: крупные, полупрозрачные, ярко-желтого или оранжевого цвета и мелкие, непрозрачные, беловатые. Размеры гонад и старших ооцитов в конце стадии близки к конечным.
IV	4000 ÷ 7230 А и Б фазы периода завершения созревания	200 ÷ 3000 г	$9,0 \div 31,0$ (обычно более 20,0)	Занимают всю длину брюшной полости, старшие ооциты дефинитивных размеров, желтого, жестко-оранжевого или оранжевого цвета, первоначально полуопрощенные с белесоватым пятном (зародышевым пузырьком) у анимального полюса, позднее — прозрачные без пятна, с отчетливо заметными жировыми каплями
V	4000 ÷ 7230 Овуляция. Яйца в брюшной полости. Способы к оплодотворению.	$43 \div 424$ г	$0,9 \div 3,6$	Спавшиеся, дряблые, бордово-фиолетового цвета, занимают около 50 % длины брюшной полости. Невооруженным глазом видны запустевшие фолликулярные мешки и непрозрачные белесоватые ооциты очередной генерации
	500 ÷ 1200 Если остаются яйца, то более 50 % уже не способны к оплодотворению.	В начале $4,3 \div 424$ г; после зимовки $7 \div 100$ г	В начале $0,9 \div 3,6$; после зимовки $0,18 \div 1,13$ (обычно не ниже 0,38)	Вскоре после нереста выглядят так же, как на V стадии, позднее становятся компактнее, но отличаются от яичников впервые созревающих самок более темной оранжево-красноватой окраской, легче

Продолжение табл. 4

Стадия зрелости	Диаметр (мм) и состояние наилучших солитов	Вес яичников	Коэффициент зрелости, %	Внешний вид яичников
IV	Ооциты очередной генерации достигают в развитии фаз формирования кортикальных или жировых вакуолей периода превителлогенеза.			растягиваются в длину. Собственная оболочка более рыхлая, утолщенная, сизовато-белесоватая. Кровеносные сосуды очень расширенные. Длительное время остаются замкнутыми запустившие фолликулярные мешки. Обычны мелкие беловатые или светло-желтоватые агрегатические фолликулы. Продольная «щель» яичников широко раскрыта. Если изогнуть железу дугой, то яйцесосные пластинки значительно отходят друг от друга. Между яйцесосными пластинками даже через год после нереста часто обнаруживаются единичные бесцветные со слившейся жировой каплей остаточные яйца. Ооциты очередной генерации непрозрачные мелкие беловатого или светло-желтово-оранжевого цвета. Гонады занимают 25—50 % длины брюшной полости
V—III	1210 и более То же, но есть ооциты периода вителлогенеза.	В начале 21 ÷ 115 г	У пропускающих препродуктивный цикл летом и осенью 0,40 ÷ 1,50	Отличаются от предыдущего состояния тем, что ооциты очередной генерации крупнее и из непрозрачных беловатых или розовато-желтоватых становятся чуть более прозрачными, имеют более яркий желтоватый или оранжевый цвет

Таблица 5

ШКАЛА ЗРЕЛОСТИ ЯИЧНИКОВ КУМЖИ

Стадия зрелости	Диаметр (мм) и состояние яичников	Вес яичников	Коэффициент зрелости, %	Внешний вид яичников
I	Менее 23 Период начальных менструальных преобразований.	Не более 1÷1,5 мг	—	Прозрачные тельца, лежащие билатерально у дорсальных стенок в краниальном отделе брюшной полости. Из-за очень малых размеров (длина 1,5—3 мм, ширина до 0,3—0,5 мм) слабо различаются невооруженным глазом.
II	23 ÷ 430 1—4-ая ступени фазы цитоплазматического роста периода превителлогенеза.	1,5 ÷ 550 мг	0,05 ÷ 0,59	В начале почти прозрачные, длиной 4—4,5 мм, шириной 0,5—0,6 мм, бесцветные или бледно-желтого цвета; в конце — ланцетовидные, непрозрачные, длиной до 30—56 мм, шириной до 3—8 мм, розового, бледно-желтого или светло-оранжеватого цвета. Занимают 17—38 % длины брюшной полости. Оцнты 1—3-й ступени невооруженным глазом не видны, 4-й ступени различаются.
II—III	Единично 440 ÷ 800 Фазы формирования кортикальных или жировых вакуолей периода превителлогенеза.	54 мг ÷ 1,6 г	0,07 ÷ 0,68	Длина 16—68 мм, ширина 2—9 мм. Цвет — от бледно-желтоватого до оранжевого. Характерно наличие отдельных беловатых или бледно-желтоватых непрозрачных ооцитов, вкрапленных среди многочисленных мелких полупрозрачных, слабо различных невооруженным глазом.

Продолжение табл. 5

Стадия зрелости	Диаметр (мм) и состояние наиболее крупных ооцитов	Вес яичников	Коэффициент зрелости, %	Внешний вид яичников
III. париетальная фаза формирования кортикальных или жировых вакуолей периода превителогенеза.	440 \div 1040 Фазы формирования кортикальных или жировых вакуолей периода превителогенеза.	У жилых 0,1 \div 1,2 г; у проходных 0,7 \div 11,6 г	0,05 \div 1,16 (обычно ниже 0,40)	Длина 25—75, реже до 112 мм, ширина 4—13, реже до 20 мм. Ланцетовидной формы, желто-оранжевого или оранжево-цвета. Занимают 17—53 % длины брюшной полости. Невооруженным глазом хорошо различаются многочисленные беловатые или светло-желтоватые непрозрачные ооциты
	1050 \div 3050 — 5810 Период вителлогенеза.	У жилых в начале 0,2 \div 1,9 г, в конце 5,2 \div 40 г; у проходных в начале 3,7 \div 12 г, в конце 96 \div 1000 г и более	0,23 \div 1,15 (обычно выше 0,40), в конце 7 \div 25	Становятся крупнее и более вальковатыми. В начале занимают 20—55 % длины брюшной полости, длина их 20—130 мм, ширина 5,5—22 мм; в конце занимают всю длину полости, у мелких жильых особей длина их 80—130 мм, ширина 8—22 мм, а у крупных проходных длина до 310—380 мм, ширина до 58—85 мм. Яркого желтовато-оранжевого или оранжево-красноватого цвета. Невооруженным глазом видны очаги двух генераций: крупные, полупрозрачные, желтовато-оранжевого цвета и мелкие, непрозрачные, беловатые.
IV	3050 \div 5810 А и Б фазы периода завершения созревания	У жилых 5,2 \div 40 г; у проходных 96 \div 1000 г и более	12 \div 28 (реже 7 \div 34)	Занимают всю длину брюшной полости. Старшие ооциты дефинитивных размеров, желто-оранжевого или оранжевого цвета, первоначально полупрозрачные с белесоватым пятном (зародышевым пузьрьком) у анимального полюса, позднее — прозрачные без пятна, с отчетливо заметными жировыми каплями.

V	3050 ÷ 5810 Овуляция. Яйца в брюшной полости. Способны к оплодотворению.	От 1 г и более	Обычно не выше 2,0 ÷ 2,5	Славшиеся, дряблые, розовато-красноватого цвета, занимают около 50% длины брюшной полости. Невооруженным глазом видны запустевшие фолликулярные мешки и непрозрачные беловатые или бледно-желтоватые оочиты очередной генерации
		770 ÷ 1040	То же	От 0,30 до 2,0 Если остаются яйца, то более 50% уже не способны к оплодотворению. Оочиты в яичниках дестроекают в развитии фаз формирования кортикальных или жировых вакуолей
VI—III	1050 и более То же, но появляются оочиты периода вителлогенеза	В начале у жи-лых 0,7 ÷ 4 г, у проходных 3 ÷ 70 г	У пропускающих репродуктивный цикл летом и осенью 0,34 ÷ 1,54 (обычно выше 0,40)	Отличаются от предыдущего состояния тем, что оочиты очередной генерации крупнее и из непрозрачных беловатых или бледно-желтоватых становятся чуть более прозрачными, имеют более яркий желтоватый или желто-оранжевый цвет

Таблица 6

ШКАЛА ЗРЕЛОСТИ СЕМЕНИКОВ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ

Стадия зрелости	Краткая цитологическая характеристика	Вес семеников	Коэффициент зрелости, %	Внешний вид семеников
I HEARTBEAT	Комплекс половых клеток представлен только спгА _r , преобладают спгA _r . Митозы редки. Вакууризация стромы слабая. Наружная оболочка железы и межампульные перегородки тонкие.	В речной период жизни от менее 1 до 10 ÷ 16, у крупных до 20 ÷ 70 жг; у проходных особей в период нагула и при возвращении в реку за год до нереста 0,7 ÷ 7,5 г, у наиболее крупных до 14 ÷ 29 г	Обычно 0,01 ÷ 0,05, реже до 0,07; иногда еще с осени за год до достижения половой зрелости может возрастиć до 0,08 ÷ 0,18	Тяжи без заметного расширения или незначительно расширенные в краинальной части. Часто трехгранные в поперечном сечении, уплощенные по латеральному краю. У пестряток и смолтov — полупрозрачные, серовато-розового цвета, шириной от менее 0,1 до 0,6—1,2 мм, семипроводы прозрачные волосовидные. У проходных особей в период нагула и при возвращении в реку за год до нереста — непрозрачные, светло-розового, розовато-бордового или темно-бордового цвета, шириной обычно не более 3 ÷ 8, но иногда до 11 мм, семипроводы уточчаются к каудальному концу до 0,5—1,8 мм. Семеники занимают 20—30 (до 50) % длины брюшной полости. Граница между их генеративной частью и семяпроводом визуально не всегда четко различается. Сеть кровеносных сосудов почти не видна
II SKINBREAK	В отличие от предыдущего состояния преобладают спгA _c			Тяжи шире, чем на предыдущей стадии, занимают 30—60 % длины брюшной полости. Краинальный конец железы — закругленный. Граница между генеративной частью железы и семяпроводом становится чёткой и сеть кровеносных сосудов — отчетливее различимой. У карликов утолщены спгБ. Продолжается размножение спгA _c
		У карликовых от 14—70 до 110—350 жг; у проходных в начале 2,5 ÷ 30 г	От 0,09 ÷ 0,2 до 0,4 ÷ 1,0	

		ковых самцов — полупрозрачные, розового цвета, шириной 1,2—4,0 м.м.; у проходных — непрозрачные, серовато-розового или красноватого цвета, шириной 7,0—14,0 м.м. Семяпроводы не расширены.	
		У карликовых от 28÷200 м.м до 2,32; у проходных от 10÷12 до 130÷170 г	От 0,4 ÷ 1,0 до 1,3 ÷ 2,3
III	В отличие от предыдущего состояния формируются цисты с спц I и II	У карликовых от 0,4 до 11 г; у проходных от 20 до 800 г	От 1,3 ÷ 2,3 до 3,0 ÷ 9,0; реже у карликовых до 21,0 и у проходных до 14,0
IV	Формируются цисты с спц и спз. Спз появляются в просветах ампул. Есть спгА _р , цисты с спц и II. СпгА _с и цисты с спгБ становятся малоочисленными или не обнаруживаются	У карликовых от 0,4 до 1,2 г; у проходных от 30 до 800 г	У карликовых от 0,4 до 18,1 г; у проходных от 30 до 800 г

Продолжение табл. 6

Стадия зрелости	Краткая цитологическая характеристика	Вес семенников	Коэффициент зрелости, %	Внешний вид семенников
	СПГА _т . Могут сохраняться единичные цисты с СПД и СГЭ.			оттенком из-за интенсивно развитой сети кровеносных сосудов. Спермы в семяпроводах мало, и при массировании брюшка рыб она выделяется из полового отверстия в виде густой капли.
V	Состояние функциональной зрелости. Цитологическая картина такая же, как на IV ст. зр., но интенсивно секретируется семенная жидкость, и сперма в большом количестве свободно поступает в выводные протоки. Спермии в подавляющем большинстве способны активироваться водой	Такой же, как на IV ст. зр., или менее	У карликовых от 1,7 до 8,0, редко до 16,0; у проходных от 1,4 до 4,9	Теряют упругость, начинают спадаться. Цвет — как на предыдущей стадии. Семяпроводы заполнены большим количеством спермы, свободно вытекающей при массировании брюшка рыб
VI—I	Спермии, если есть, то более 50% не активируются водой. Стенки ампул проходных от 1,3 до 20 г и более спадаются. Есть СПГА _т . Фолликулярные клетки становятся столбчатыми, фагоцитируют спермию, а затем слущиваются. Наружная оболочка железы и межампульные перегородки утолщенные. Строма сильно васкуляризована	У карликовых от 27 мг до 2,6 г; у проходных от 1,3 до 20 г и более	У карликовых вскоре после нереста от 6,1 до 1,3 и весной от 2,6 до 0,1; у проходных весной от 1,2 до 0,3 и ниже; у пропустивших цикл — 0,04 ÷ 0,19	Выглядят первоначально, как на предыдущей стадии, позднее постепенно спадаются, становятся лентовидно-уплощенными и, наконец, приобретают вид тяжей. Занимают 30—60% длины брюшной полости. Цвет из молочно-белого становится беловато-кремоватым, кремовым с белыми пятнами, а затем розовато-желтоватым (персиковым) у карликовых и красноватым с фиолетовым оттенком у крупных проходных самцов. Краинальные концы гонад — заостренные, семя-

			Выводные протоки и семяпроводы — расширенные и уплощенные, иногда содержат сперму. Сеть кровеносных сосудов хорошо выражена. У карликовых самцов ширина гонад от 10—16 до 1,5—2,5 мм, семяпроводов в каудальной части — 1,0—2,0 мм; у крупных проходных самцов ширина гонад от 25—60 до 10—21 мм, семяпроводов — 3,0—7,0 мм или более
VI—II активная	В отличие от предыдущего состояния формируются цисты с спгБ, и уже не выражена фагоцитарная активность фолликулярного эпителия	У карликовых от 64 до 660 мг	Такой же, как на II ст. зр.
VI—III вялая	В отличие от предыдущего состояния формируются цисты с спц I и II	Такой же, как на III ранней ст. зр.	Такой же, как на III ранней ст. зр.
	Сперматогенез осуществляется локально в отдельных цистах ампул, расположенных вблизи половой артерии. В других зонах есть только спгА. Слизь после завершения репродуктивного сезона не подвергается фагоцитозу и долго сохраняется	В реке от 10 до 298 мг; в море от 2 до 8 г и более	От 0,08 до 0,30, реже от 0,05 до 0,53

Tlonthtra chempatorereesa

Таблица 7

ШКАЛА ЗРЕЛОСТИ СЕМЕНИКОВ КУМЖИ

Стадия зрелости	Краткая цитологическая характеристика	Вес семеников	Коэффициент зрелости, %	Внешний вид семеников
I	Комплекс половых клеток представлен только спГА; преобладают спГА _т . Митозы редки. Вакуолизация стromы слабая. Собственная оболочка железы и межампульные перегородки тонкие.	В речной период жизни от менее 1 до 500 мг; у проходных особей в период нагула от 0,2 до 5,5, реже до 8,5 г	Обычно 0,02 ± 0,07, реже до 0,09; иногда еще с осени за год до достижения половой зрелости может возрастать до 0,19	Тяжи без заметного расширения или незначительно расширенные в краинальной части. У сеголеток почти прозрачные, шириной менее 0,1 мм; у пестряток старшего возраста и смолтов непрозрачные, светло-розового цвета, шириной 0,1—2,0 мм, семяпроводы прозрачные нитевидные. У проходных особей в период нагула непрозрачные, розовато-кремового цвета, уплощенные или вальковатые, шириной 2—14 мм, семяпроводы 0,2—1,5 мм. Семениники занимают 30—60 % длины брюшной полости. Граница между их генеративной частью и семяпроводом визуально не всегда четко различается. Сеть кровеносных сосудов почти не видна
II	Формируются цисты с спГБ. Продолжается размножение спГА _т .	У жилых 40 ± 430 мг; у проходных в начале 2 ± 5 г и более	0,13 ± 0,53	Тяжи первонациально лентовидно-уплощенные, позднее более вальковатые, непрозрачные, розового или розовато-кремового цвета. Занимают 30—70 % длины брюшной полости. Краинальный край закругленный. Граница между генеративной частью железы и семяпроводом становится четче. Сеть кровеносных сосудов заметнее. Ширина гонад у жилых особей 2—5 мм, а у крупных проходных часто более 10 мм. Семяпроводы тонкие, шириной

на них в каудальной части не превышает
1—2 мм

			на них в каудальной части не превышает 1—2 мм
III	В отличие от предыдущего состояния формируются цисты с спД и спЗ. Спз появляются и в просветах ампул. Есть спГА _т , цисты с спЦ I и II. СпГА _с и цисты с спГБ становятся малочисленными или не обнаруживаются	У жилых от 100 мг до 3 г 0,3 ÷ 2,5; реже до 5,4	Уже не выглядят как тяжи, а становятся более широкими, вальковатыми. Занимают около 60—70 % длины брюшной полости. Бледно-розовые, по цвету напоминают полостной жир. У жилых самцов ширина гонад 2—9 мм. Семяпроводы начинают расширяться.
IV	Завершается сперматогенез. Просветы ампул заполнены спз. В стенках ампул есть отдельные спГА _т . Могут сохраняться единичные цисты с спД и спЗ	У жилых от 45 мг до 13,6 г; у проходных — до 66 ÷ 200 г 0,6 ÷ 7,6; реже у жилых до 12,1	Вальковатые, упругие. Занимают 60—100 % длины брюшной полости (в последнем случае семяпроводы подворачиваются под дорсальные стеники гонад). В начале розовато-беловатого с мелкой беловатой мраморной крапчатостью, в конце кремовато-белого или молочно-белого цвета. У жилых самцов ширина головы 2,5—19 мм, семяпроводов в каудальной части — 0,5—4 мм; у проходных ширина гонад 20—60 мм, семяпроводов — 3—6 мм. К концу стадии в семяпроводах в незначительном количестве появляется сперма.

Продолжение табл. 7.

Продолжение табл. 7.					
Стадия зрелости	Краткая цитологическая характеристика	Вес семенников	Коэффициент зрелости, %	Внешний вид семенников	
V	Состояние функциональной зрелости. Цитологическая картина такая же, как на IV ст. зр., но интенсивно секретируется семенная жидкость, и сперма в большом количестве свободно поступает в выводные протоки. Спермии в подавляющем большинстве способны активироваться водой	Такой же, как на IV ст. зр. или менее	2,0 \div 3,9; реже от 0,65	Теряют упругость, начинают спадаться. Цвет — как на предыдущей стадии. Семяпроводы заполнены большим количеством спермы, свободно вытекающей из полового отверстия при массировании брюшка рыб	
VI—I активная	Спермии, если есть, то более 50 % не активируются водой. Стеники ампул спадаются. Есть спгА _c . Фолликулярные клетки становятся пузыревидными, фагоцитируют спермии, а затем слущиваются. Наружная оболочка железы и межампульные перегородки утолщенные. Строма сильно васкуляризована. Выводные протоки и семяпроводы расширены	У жилых от 50 мг до 2 г и более	После зимовки 0,15 \div 0,57; реже от 0,10; у пропустивших цикл — от 0,08	Выглядят первоначально, как на предыдущей стадии, позднее постепенно сла-даются, становятся лентовидно-уплощенными и, наконец, приобретают вид тяжей. Занимают 40—60 % длины брюшной полости. Краинальные концы нередко заострены, а на каудальных в разной степени могут быть выражены мешковидные выросты. Цвет постепенно изменяется от белого с кремовым оттенком до розового-кремового, иногда с белыми пятнами. Семяпроводы расширенные и уплощенные, иногда содержат сперму. Сеть кровеносных сосудов хорошо выражена. У жилых самцов ширина гонад 2—9 мм, семяпроводов 1—3 мм	

VI-II	В отличие от предыдущего состояния формируются цисты с спгБ, и уже не выражена фагоцитарная активность фолликулярного эпителия.	У жилых от 192 мг до 2 г и более	0,17 ± 0,67	По форме, цвету и размерам похожи на гонады II ст. зр., но отличаются от них расширенными, уплощенными семяпроводами.
VI-III	<i>Panhera</i>	Такой же, как на III ранней ст. зр.	Такой же как на III ранней ст. зр.	По форме, цвету и размерам похожи на гонады III ранней ст. зр., но отличаются от них расширенными, уплощенными семяпроводами.

Lophotrichia chermatophorensis

Сперматогенез осуществляется локально в отдельных цистах ампул, расположенных вблизи половой артерии.
В других зонах есть только спгА. Спз после завершения репродуктивного сезона не подвергаются фагоцитозу и долго сохраняются.

Непрозрачные, вальковатые или слегка уплощенные по латеральному краю. Занимают 30—70 % длины брюшной полости. Розовато-кремового или бледно-розового цвета, иногда с беловатыми семяпроводами. Сеть кровеносных сосудов различается слабо. У жилых самцов ширина гонад 0,3—3, реже до 5 мм, семяпроводов — 0,1—1 мм; у проходных широких гонад 3—8 мм, семяпроводов — до 1,5 мм.

ПРАКТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА СТЕПЕНИ ЗРЕЛОСТИ ГОНАД И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ СТРУКТУРЫ НЕРЕСТОВОЙ ЧАСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Определение стадий зрелости яичников и семенников лосося и кумжи осуществляется практически следующим образом.

1. У рыб, отобранных для исследования, извлекают половые железы. В тех случаях, когда имеют дело с крупными, представляющими товарную ценность особями, вскрывать которых нельзя, гонады достают через небольшой надрез под жаберной крышкой с внутренней стороны от клейтрума указательным пальцем или специальным крючком. Этот процесс облегчается массированием брюшка рыбы по направлению от хвоста к голове большим и указательным пальцами другой руки.

2. Определяют цвет, размеры гонад (длину и ширину большей из них), а также длину брюшной полости рыб. У самцов, кроме того, измеряют ширину каудального участка семяпроводов. Вычисляют коэффициент зрелости (отношение веса гонад к весу тела рыбы) и отношение длины большей гонады к длине брюшной полости (в %). Учитываются также плотность желез, цвет и прозрачность их оболочки, степень расширенности кровеносных сосудов и их наполнение кровью. Оценивают весь комплекс половых клеток в гонадах и, в первую очередь, степень сформированности наиболее развитых из них. В стационарных лабораторных условиях уровень развития половых клеток, в соответствии с приведенной в предыдущих разделах периодизацией оо- и сперматогенеза, наиболее точно определяется на основании цитоморфологических критериев. При этом допустимо использование как стандартных, так и ускоренных методов гистологической обработки материала*. В полевых же и производственных условиях оценить состояние ооцитов и, соответственно, яичников можно очень быстро и с достаточно высокой точностью с помощью методом, созданным на основании сопоставления значений диаметра целых фиксированных в жидкости Буэна или живых нефиксированных ооцитов со степенью их развития, идентифицированной в результате анализа гистологических и электронномикроскопических препаратов (см. рис. 21). Для такой быстрой оценки готовят временный препарат, поместив кусочек из центральной части большего по размеру (обычно левого) яичника на предметное стекло с каплей воды или 0,9% раствора $NaCl$, а затем, придерживая этот кусочек браншами пинцета, отделяют ооциты от эпителия и теки фолликулов с помощью препаровальной иглы. Из яичников, содержащих лишь единичные визуально различимые ооциты (II—III стадия зрелости), для исследования берется участок, содержащий эти вкрапленные ооциты. Можно отделять ооциты помещая кусочек яичника в специальные растворы, содержащие ферменты**, или измерять их непосредственно в яичнике, используя отраженный свет. Под микроскопом или бинокулярной лупой, снаженнымми окуляром-микрометром, ооциты измеряют и определяют диаметр наиболее крупных из них. Дело в том, что старшая генерация ооцитов, по которой обычно оценивают состояние яичников у самок, близких к достижению половой зрелости, у молоди еще не обособлена четко от последующих. Имеется непрерывный ряд значений диаметра от минимальных до максимальных. Распределение их по частоте встречаемости нередко отличается от нормального. По мере развития яичников изменения затрагивают преимущественно правую часть размерного ряда, т. е. наибольшие значения.

* Ромейс Б. Микроскопическая техника//М.: Иностранная литература. — 1954. — 718 с.

** Озернюк Н. Д. Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб//М.: Наука. — 1985. — С. 37—38.

Если оценивать среднее для всего ряда значение диаметра ооцитов, то фактически степень развития яичников окажется заниженной. Между тем наличие даже единичных ооцитов последующих ступеней, фаз, периодов может означать переход гонад и репродуктивной системы в целом в качественно новое состояние. В связи с этим наиболее объективным, чувствительным и применимым на всех этапах созревания половых желез критерием является именно наибольшее в исследуемом яичнике значение диаметра ооцитов. Опытным путем установлено, что для выявления этого значения необходимо просмотреть не менее 200 ооцитов без выбора; у сеголеток, в яичниках которых ооцитов мало, просматривают все, попадающие в поле зрения. Измеряют с помощью окуляр-микрометра 25 наиболее крупных из числа просмотренных ооцитов (рис. 33, А, Б). Ооциты диаметром до 500 мкм целесообразно измерять при увеличении, обеспечивающем цену одного деления окуляр-микрометра 10—14, а более крупные — 50 мкм. В качестве основного показателя используют самое большое из отмеченных значений диаметра. Степень развития такого ооцита определяют затем, сопоставляя полученное значение диаметра с диапазонами значений, приведенными в разделе «Периодизация оогенеза» и на рис. 21, а стадию зрелости яичников — по шкалам (см. табл. 4, 5). В качестве дополнительных показателей могут быть использованы: средние из 25 измеренных значений диаметра, а также относительное количество ооцитов (из числа тех же 25), относящихся к различным ступеням и фазам. При сопоставлении яичников со сходными по степени развития наиболее крупными ооцитами нижнюю границу значений диаметра измеряемых ооцитов можно стабилизировать, приняв за нее условно нижнюю границу диапазона значений диаметра ооцитов, относящихся к ступени или фазе, на порядок ниже, чем старшая. Как наибольшие значения диаметра ооцитов, так и другие предлагаемые количественные показатели при необходимости подвергаются статистической обработке, корреляционному, регрессионному, дисперсионному или другим видам математического анализа.

3. Если сопоставляются значения диаметра нефиксированных и фиксированных целых ооцитов, то вводится поправка на сжатие. Среднее эмпирически полученное значение коэффициента сжатия при фиксации в жидкости Буэна ооцитов периода превителлогенеза и овулировавших яиц — 0,84, а ооцитов периода вителлогенеза — 0,93.

4. Степень смещения ядра к анимальному полюсу и слияния гранул желтка в ооцитах периодов вителлогенеза и завершения созревания можно быстро уточнить, просматривая под бинокуляром фиксированные ооциты, разрезанные пополам лезвием бритвы.

5. Спермии в выводных протоках, семяпроводах гонад самцов, а также икринки в полости тела и между яйценосными пластинками гонад самок лосося и кумжи теряют качества, присущие полноценным половым клеткам, к завершению сезона нереста, но обнаруживаются в значительных количествах могут и позднее: спермии — до весны или начала лета, икринки — до следующей осени. Визуально в этих случаях не всегда удается четко разграничить V стадию зрелости гонад от следующей, и необходимо бывает оценить жизнеспособность (фертильность) гамет.

Для того, чтобы оценить жизнеспособность спермииев, кончиком препаровальной иглы вносят небольшое количество спермы в каплю воды на предметном стекле, помещенном на столик микроскопа. Затем определяют долю подвижных спермииев и время их активного состояния по стандартной методике*.

Для того, чтобы оценить жизнеспособность икринок, их оплодотворяют заведомо качественной спермой, а затем инкубируют в течение такого

* Казаков Р. В. Определение качества половых продуктов самцов рыб // Л., 1978. — 16 с.

времени, когда, по расчетам* (в зависимости от температуры воды), должна начаться гаструлляция. Процент нормально развивающихся зародышей определяют после просветления икринок в жидкости Карнua, содержащей 3 части этилового спирта и 1 часть ледяной уксусной кислоты. В перезревших, и потому неоплодотворенных, икринках дробление бластодиска если и начинается, то обычно не идет далее формирования 4—8 бластомеров.

6. При определении стадий зрелости яичников по шкалам (см. табл. 4, 5) необходимо учитывать, что у молоди ранние этапы развития гонад последовательно сменяют друг друга, но никогда уже не повторяются в дальнейшем, а у созревающих особей циклические изменения состояния половых желез носят сезонный характер. Яичники I стадии зрелости у самок лосося и кумжи можно встретить только у сеголеток в весенне-летний период; II стадии зрелости — в речной и ранний морской периоды жизни молоди круглогодично; III ранней — у лосося только в морской, у проходной кумжи — как в речной, так и в морской периоды жизни, а также у возвращающихся в реки проходных особей обоих видов круглогодично; III поздней — у обоих видов только в морской период жизни и у возвращающихся в реки проходных производителей круглогодично; IV и V — только осенью в год нереста в реках вблизи нерестилищ; VI-III ранней и VI-III поздней стадий зрелости — во все сезоны года в реках и на местах морского нагула.

Начиная с первого года жизни у самок обнаруживаются индивидуальные различия в уровне развития наиболее крупных ооцитов и, соответственно, яичников. С возрастом эти различия постепенно увеличиваются, что и приводит в конечном счете к достижению рыбами половой зрелости в разном возрасте. Степень изменчивости длительности отдельных фаз развития ооцитов, обусловленная генетическими и экологическими факторами, неодинакова. Продолжительность раннего превителлогенеза — фазы цитоплазматического роста — может варьировать от нескольких месяцев до 6—8 лет. Суммарная же продолжительность следующих фаз периода превителлогенеза — формирования кортикальных и жировых вакуолей, а также периода вителлогенеза, хотя и обнаруживает изменчивость, но уже в меньших пределах — от 1—1,5 до 3,5 лет. Таким образом, различия в возрасте, при котором наступает половая зрелость самок, обусловлены неодинаковой длительностью прежде всего фазы цитоплазматического роста периода превителлогенеза.

Наиболее интенсивно оогенез, как и соматический рост молоди, осуществляется в теплое время года. Оба эти процессы у молоди лосося приостанавливаются, когда температура воды опускается ниже 5—6 °C. То же характерно и для кумжи, но температурный минимум у нее ниже. Поскольку в течение года сезон с благоприятными температурами воды в южной части ареала продолжительнее, то и молодь там крупнее, имеет более развитые ооциты, чем в том же календарном возрасте на севере. Речной период жизни молоди проходных лососей ограничен достижением видоспецифичных критических размеров и степени физиологической сформированности, необходимых для осуществления смолтификации. В то же время процесс смолтификации и миграция на нагул осуществляются не тотчас, когда молодь достигла минимальных критических размеров и уровня сформированности, а лишь в определенные сезоны под влиянием сигнальных факторов внешней среды. В ожидании этих стимулов рыбы продолжают расти и развиваться, поэтому к моменту смолтификации размеры их и степень сформированности могут обнаруживать существенные индивидуальные различия. В водоемах разных

* Городилов Ю. Н. Стадии эмбрионального развития атлантического лосося *Salmo salar* L. II. Описание и хронология // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ — 1983. — Вып. 200. — С. 107—126.

широк диапазоны значений длины тела смолтов у каждого из видов, как правило, сходны. Размеры смолтов лосося составляют обычно 12—15, но иногда от 9—10 до 20 и более сантиметров*. Смолты кумжи крупнее: размеры их составляют обычно 17—22, реже от 14 до 26 сантиметров*. Существенно, что на наиболее лабильный по продолжительности (от 1—2 до 6—9 лет в пределах ареала) речной период жизни молоди проходных лососей приходятся и самые лабильные по продолжительности этапы оогенеза. Прежде всего это относится к фазе цитоплазматического роста. Между размерами ооцитов этой фазы и линейными размерами самок существует положительная зависимость. У атлантического лосося величина корреляционного отношения между значениями рассматриваемых признаков очень высока (0,80—0,95), у кумжи же она ниже. При этом, как показывает регрессионный анализ, видоспецифичный характер зависимости между диаметром наиболее крупных ооцитов фазы цитоплазматического роста и линейными размерами самок не обнаруживает достоверных региональных различий. Поскольку диапазон размеров смолтов и характер зависимости от него размеров ооцитов у каждого из рассматриваемых видов сходны, то становится понятным и сходство диапазонов уровней развития яичников у смолтов из различных частей ареала. И в самых северных, и в южнее расположенных реках для самок-смолтов лосося типичны яичники II стадии зрелости со значениями диаметра наиболее крупных ооцитов 225—350, реже от 196 до 375 мкм. Уровень развития таких ооцитов не превышает 3-ей ступени фазы цитоплазматического роста. Лишь в некоторых популяциях у отдельных смолтов лосося могут встречаться более развитые яичники, в которых ооциты достигают 4-ой ступени фазы цитоплазматического роста или даже начала фазы формирования кортикальных вакуолей.

Для смолтов же кумжи типичны все перечисленные выше состояния старших ооцитов и, кроме того, в гонадах отдельных особей ооциты могут достигать в развитии начала фазы формирования жировых вакуолей.

Ооциты, достигшие периода вителлогенеза, у смолтов никогда не встречаются и это закономерно, так как их появление сопряжено с существенным повышением уровня половых стероидов в крови, препятствующим осуществлению смолтификации. Соотношение процессов созревания и соматического роста, при котором репродуктивная система достигает критического уровня развития раньше, чем будут достигнуты минимальные, необходимые для осуществления смолтификации, размеры тела рыб, очевидно является одним из важных элементов в механизме формирования жилых форм у лососевых.

У смолтов лосося и кумжи, мигрирующих из рек на места нагула, как и у жилых особей, ооциты продолжают расти и развиваться без какой-либо задержки, за исключением сезонной (замедление процесса в холодное время года). Дело в том, что оогенез в речной и морской (или озерный) периоды жизни проходных лососей представляет собой единый процесс. Естественно, чем выше «стартовый» уровень развития ооцитов у смолтов, тем короче оставшийся «путь» их развития и тем меньше время, необходимое для завершения оогенеза. При этом различия в уровне развития ооцитов у смолтов имеют значение для детерминации неодинаковой продолжительности периода от смолтификации до завершения созревания лишь в тех случаях, когда они соответствуют «шагу» в развитии ооцитов в течение года или превышают его.

Наибольшая потенциально возможная продолжительность нагула проходных лососей до возвращения в реки ограничена сроками наступления половой зрелости, но время созревания не зависит от того, когда

* Длина тела по Смитту.

самки покидают места нагула. Отсутствуют принципиальные различия в динамике оогенеза между жилями и диадромными самками, входящими в реки в год нереста, а также за один или два года до него. Продолжительность нагула и связанные с ней размеры производителей могут скаваться лишь на диаметре зрелых икринок, а также плодовитости. Функциональная пластичность систем взаимосвязанных органов, регулирующих половое созревание, соматический рост и реализацию миграционного поведения лежит в основе внутривидовой и внутрипопуляционной дифференциации у лососевых. Наличие нескольких экологических форм, биологических групп у этих рыб носит адаптивных характер и, по-видимому, отражает также становление водных систем, эволюцию экологических условий, в которых те или иные популяции обитали в прошлом. Например, ареал, в пределах которого в популяциях лосося обычна осенняя биологическая группа, фактически совпадает с расположением верхних притоков исполнинской древней речной системы, существовавшей по данным Ф. Нансена (Nansen, 1920) на месте современных Печорского, Белого, Баренцева и Северного морей. Миграция с мест морского нагула к нерестилищам в этих притоках требовала много времени. Иными причинами могло быть обусловлено развитие в эволюции миграций в реки особей далеких от достижения половой зрелости у кумжи. Дело в том, что кумжа многих популяций, как и арктический голец, в отличие от лосося, не мигрирует далеко от рек в зоны действия теплых морских течений. Солоноватая вода эстуариев рек в зимний период подвергается (либо подвергалась в прошлом) переохлаждению до отрицательных температур, представляющих опасность для жизни лососевых рыб. Миграции кумжи и гольцов из солоноватоводных эстуариев в пресную воду на зимовку могли сложиться, вероятно, как адаптация, позволяющая избежать гибели от такого переохлаждения.

На основании анализа большого объема эмпирически полученных данных удалось дифференцированно проследить динамику роста и развития ооцитов у разновременно созревающих самок лосося и кумжи из конкретных регионов. В качестве примера на рис.34 приводятся половые циклы самок атлантического лосося, достигающих половой зрелости через 2+, 3+ и 4+ года после смолтификации.

Обобщенные схемы, отражающие дифференциацию самок лосося из популяций рек бассейнов Норвежского, Баренцева, Белого, Балтийского морей (рис.35) и самок кумжи из популяций рек бассейнов Белого (рис.36), Балтийского (рис.37), Каспийского и Черного морей (рис.38) с неодинаковым темпом оогенеза на созревающих в различном возрасте, через разное число лет после смолтификации, позволяют оценивать качественный состав уловов и даже прогнозировать на несколько лет вперед возрастной состав самок в нерестовой части популяций этих видов рыб. Практически оценка и прогнозирование осуществляется следующим образом. Берется схема, характеризующая динамику оогенеза у самок исследуемого вида в интересующем нас регионе. По оси абсцисс откладываются значения возраста рыб и сезоны взятия выборок, а по оси ординат — соответствующие им значения диаметра наиболее крупных ооцитов у каждой из исследуемых рыб. Наносим на схему точки, соответствующие пересечениям перпендикуляров, проведенных к осям через отложенные значения. Далее смотрим, на какое из ответвлений «вилки» попадает каждая из нанесенных точек. Следуя по этому ответвлению направо и вверх, определяем, в каком возрасте и через сколько лет после смолтификации, либо после поимки, должна была стать половозрелой та или иная самка. Результаты оценки биологической выборки экстраполируются затем на исследуемые генерации, нагульное стадо или популяцию в целом. Рассмотрим несколько примеров.

При мер 1. При выпуске двухгодовалых смолтов кумжи с Салацкого рыбоводного завода (бассейн Балтийского моря) в мае в биологической

пробе, включающей 50 самок, у 15 особей диаметр наиболее крупных ооцитов составляет $300 \div 350 \text{ мкм}$, у 30 — $450 \div 600 \text{ мкм}$ и у 5 — $750 \div 850 \text{ мкм}$. Проанализировав полученные данные путем нанесения их на схему, приведенную на рис. 37, определяем, что после выпуска рыб данной генерации следует ожидать созревания около 60 % самок в возрасте 2.2+, около 30 % — в возрасте 2.3+ и около 10 % — в возрасте 2.1+.

Приимер 2. В Норвежском море в декабре пойманы 100 самок лосося в возрасте A.1+. У 71 из них диаметр наиболее крупных ооцитов составляет 1200 мкм, а у 29 — 770 мкм. По схеме (см. рис. 35) определяем: особи первой группы должны стать половозрелыми через 10—11 месяцев в возрасте A.2+, тогда как особи второй группы — через 22—23 месяца в возрасте A.3+. Таким образом, можно сделать заключение, что в данном районе нагула среди самок в возрасте A.1+ преобладают (71 %) особи, которые меньше, чем через год, завершат нагул, вернутся в реки и примут участие в нересте, достигнув характерных для производителей этой возрастной группы размеров.

Надежность прогноза существенно повышается с момента, когда уровень развития наиболее крупных ооцитов в яичниках исследуемых самок не ниже 4-ой ступени фазы цитоплазматического роста. Необходимо в то же время учитывать, что на точность его влияют и экологические факторы. Если следующие годы оказываются аномальными по экологическим, прежде всего температурным, условиям, то половая зрелость некоторых самок может наступить раньше или позднее на год, чем это следует из прогноза для типичных по климатическим условиям лет.

7. При определении стадий зрелости семенников по шкалам (см. табл. 6, 7) необходимо учитывать, что семенники I неактивной стадии зрелости у самцов лосося и кумжи можно встретить круглогодично в речной период жизни молоди, у нагуливающихся в море и у возвращающихся в реки особей. Семенники I активной стадии у карликовых самцов обнаруживаются обычно рано весной в год созревания, но у проходных особей, как продолжающих нагул, так и возвращающихся в реки в составе осеннего хода, это состояние встречается еще в сентябре — ноябре. Соответственно, можно осенью за год до наступления половой зрелости определить по состоянию гонад долю проходных самцов, созревающих в следующем году. Семенники II, III, IV и V стадий наблюдаются только в определенные сезоны в год завершения созревания и нереста. IV—I неактивная стадия отмечается обычно в зимне — весенний сезон, но у особей, пропускающих следующий репродуктивный цикл, — круглогодично. Сезонная динамика половых циклов у самцов обоих видов специфична для отдельных регионов: в северной части ареала общая продолжительность волны сперматогенеза и, соответственно, отдельных стадий зрелости короче, чем в южной (рис. 39, 40). При содержании рыб в условиях с измененными, по сравнению с естественными, световым и температурным режимами время прохождения стадий цикла может смещаться. В каждом регионе половые циклы карликовых самцов лосося и жилых самцов кумжи практически совпадают с таковыми проходных особей своего вида по времени прохождения большинства, за исключением, может быть, I активной и начала II-й стадий. В ряде случаев у самцов лосося и кумжи как в пресноводный, так и в морской периоды жизни за год до полного созревания семенников наблюдается локальное созревание в форме «попытки сперматогенеза» (см. раздел «Шкалы зрелости яичников и семенников»). При этом развитие клеток в единичных цистах ампул, расположенных преимущественно вблизи половой артерии, характеризуется такой же динамикой, как при полном созревании, либо осуществляется с отставанием в сезонном отношении, а после завершения нерестового сезона половые клетки поздних этапов развития не подвергаются фагоцитозу и сохраняются в семенниках до начала типичной волны сперматогенеза весной следующего года.

В качестве наиболее раннего показателя активного состояния семенников у переходящих к созреванию особей лосося и кумжи предлагается использовать такой критерий, как появление многочисленных «светлых» сперматогоний типа А, характерное для I активной стадии зрелости (см. раздел «Периодизация сперматогенеза»). Дело в том, что весной в период выпуска рыбоводной продукции с лососевых заводов (на Севере — в июне, на Северо-Западе и в Прибалтике — в апреле-мае; в Кабардино-Балкарии, Азербайджане и на Черноморском побережье Кавказа — в апреле) другие показатели не информативны: размеры семенников и значения коэффициента зрелости часто еще не увеличены, многочисленные митозы сперматогоний на препаратах половых желёз не наблюдаются.

Практически прогноз осуществляется следующим образом. Краинальные отделы гонад самцов, исследуемых в объеме биологической выборки, фиксируют в жидкости Буэна, а затем заливают в один парафиновый блок, уложив параллельно — пучком. На срезе, приготовленном и окрашенном по обычной гистологической методике, оценивают относительное количество семенников, содержащих многочисленные спГА_с. Это количество соответствует доле скороспелых самцов, которые должны были созреть в год выпуска. Результаты оценки выборки интерполируются на всю выпускаемую генерацию. Сроки перехода семенников лосося и кумжи в I активную стадию зрелости в различных регионах представлены на рис.39 и 40.

Типичными для самцов-смолтов атлантического лосося являются семенники I неактивной стадии зрелости с коэффициентом зрелости до 0,06, а также VI—I неактивной стадии зрелости с коэффициентом зрелости от 0,08 % и выше. Типичными для самцов-смолтов кумжи являются семенники I неактивной стадии зрелости с коэффициентом зрелости до 0,09 %. Семенники I активной стадии зрелости, свойственные самцам, достигающим половой зрелости в год миграции на нагул, у смолтов этого вида встречаются чаще, чем у смолтов лосося. Семенники VI—I стадии зрелости у смолтов кумжи, напротив, встречаются значительно реже, чем у смолтов лосося, так как кумжа после созревания на стадии пестрятки в дальнейшем, как правило, уже не претерпевает смолтификацию.

8. При оценке состояния гонад у лосося и кумжи необходимо обращать внимание на внешние признаки рыб, так как реализация различных этапов жизненного цикла и половое созревание сопряжены с закономерными изменениями окраски, формы тела. Молодь этих видов в речной период жизни называют пестряткой. Для пестряток лосося (рис. 41, А) характерны: спина — зеленовато-коричневатого или сероватого цвета с черными точками, брюшко и горло — зеленоватого или сероватого цвета, бока — зеленовато-желтоватые с хорошо заметными черными поперечными полосами, а также черными и красными точками. Красные точки на боках расположены преимущественно вдоль боковой линии. Что касается окраски плавников этих рыб, то спинной плавник — зеленоватый с черными пятнами, жировой — зеленоватый или коричневато-сероватый, грудные — черновато-зеленоватые, брюшные и анальный — желтоватые, хвостовой — зеленовато-сероватый.

В процессе смолтификации незадолго до миграции из реки лосось становится более прогонистым (см. рис.41,Б). Хвостовой стебель у него удлиняется, рот из полунижнего становится конечным. Спина темнеет. Бока приобретают серебристую окраску, поперечные полосы и пятна на них перестают различаться. Брюшко и горло — ярко-белые. Грудные, спинной и хвостовой плавники — темно-серые с зеленоватым оттенком, а брюшные и анальный — полупрозрачные, светло-сероватые. Чешуя держится слабо и легко отпадает при поимке рыб. Эти признаки (иногда, за исключением последнего) характерны не только для ювенильных смолтов, но и для тех, которые ранее созревали как карликовые самцы на стадии пестрятки. Особи с длиной тела, типичной для смолтов (см.пункт 6) или

превышающей таковую, сохраняющие в весенне-летний период окраску пестряток, почти всегда оказываются созревающими карликовыми самцами (см.рис.41, В). В отличие от неполовозрелых пестряток, относительная длина головы у карликовых самцов больше, хвостовой стебель выше и короче, окраска тела ярче, чешуя углублена, кожные покровы выделяют большие слизи. Осенью, ко времени завершения созревания, бока и брюшко карликов темнеют, причем значительнонее у диких рыб, чем у содержащихся на рыбоводных заводах.

В ранний период нагула в море окраска тела лосося сходна с таковой смолта; половой диморфизм, проявляющийся, например, в неодинаковой форме тела, головы, окраске особей, относительно большей длине верхней челюсти, жирового и анального плавников у самцов, по сравнению с самками, выражен слабо. По этим внешним признакам подразделить впервые созревающих рыб на самок и самцов удается обычно не раньше, чем за год до достижения половой зрелости. В период летнего и осеннего хода лосося в реки Европейского Севера пол крупных рыб, проживших в море не менее двух зим, определить нетрудно, (рис.42), но это не всегда безошибочно удается сделать, если имеем дело с так называемой «листо-падкой» (см.рис.42), среди которой есть особи достигающие половой зрелости, судя по состоянию гонад (яичники начала III ранней стадии зрелости, диаметр ооцитов около 400—500 мкм), лишь два года спустя.

По мере полового созревания проходные производители теряют серебристую окраску и приобретают брачный наряд. В сравнимый сезон «лошание» обычно значительно выражено у крупных особей, чем у мелких. Оно зависит не только от состояния гонад у самок и самцов, но и от продолжительности пребывания рыб в реке после возвращения из моря. Например, в реках Европейского Севера у лососей летнего хода, заходящих из моря в год завершения созревания и нереста, в июне—июле окраска боков еще ярко-серебристая, форма тела вальковатая (рис.43). В те же месяцы самки и самцы, зашедшие из моря предыдущей осенью и перезимовавшие в реке, отличаются от рыб летнего хода с аналогичным состоянием гонад более выраженным признаком лошания: тело у них прогонистее, окраска боков и жаберных крышечек свинцово-серая с тусклым блеском, крюк на челюсти самцов уже хорошо выражен (рис.44).

Незадолго до завершения созревания и осуществления нереста у самцов лосося тело уплощается с боков. У крупных особей оно становится высоким (рис.45). Спина оливкового цвета с мелкими красноватыми пятнышками. Бока серовато-оливкового или зеленовато-коричневого цвета с черными и оранжево-красными пятнами. Черные пятна неправильной формы расположены преимущественно выше боковой линии, а ниже ее встречаются только в передней половине тела (от середины спинного плавника). Количество их индивидуально варьирует от нескольких штук до многих десятков. Группы оранжево-красных пятнышек с серовато-беловатой окантовкой, формирующие более крупные пятна, располагаются вдоль боковой линии и ниже ее. Брюшко и горло могут быть серовато-желтоватого, темно-свинцового или черного цвета. Жаберные крышки оливкового цвета; в верхней части их находятся черные пятна со светло-сероватыми и оранжево-красными окантовками. Рыло значительно удлиняется и, иногда, изгибается вниз. На верхней челюсти образуется ямка, в которую входит крюк, развивающийся на нижней челюсти. Плавники темно-серые с черноватыми лучами. У самок тело вальковатое (см.рис.45). Бока, брюшко и жаберные крышки обычно темно-серого с сиреневатым отливом цвета. Светлые обводки вокруг черных пятен на боках выражены слабо. В верхней части жаберных крышек также представлены черные пятна с бледными серовато-беловатыми обводками. Рыло короче, более закругленное. Крюк на нижней челюсти отсутствует или выражен чрезвычайно слабо. Жировой плавник значительно меньше, чем у самцов. Изменение формы головы, исчезновение серебристой окраски и увеличение

количества пятен в процессе полового созревания самцов и самок лосося показаны на рис.46. Мочеполовой сосочек у особей обоего пола припухает. Когда происходит овуляция, брюшко у самок становится мягким на ощупь и западает, если рыб приподнимают за хвостовой стебель. Кожные покровы у производителей, особенно самцов, в преднерестовый сезон утолщаются и чешуя погружается в них. В это время взять пробы чешуи для определения возраста, применяя обычно рекомендуемые «скребущие движения» ножа или скальпеля, удается не всегда. Мы предлагаем свой способ. Острие скальпеля легким движением, направленным наклонно вперед, вводится в чешуйный кармашек. Затем чешую прижимают и движением скальпеля, направленным назад, извлекают из кармашка.

Лососи, выжившие после нереста, повторно мигрируют на нагул. Их называют «вальчаками». Некоторые вальчаки, преимущественно самцы, покидают реки еще осенью. Они имеют хорошо выраженный брачный наряд. Плавники могут быть повреждены, на теле встречаются раны и очаги поражения сапролегнией. Подавляющее же большинство вальчаков, преимущественно самки, зимуют в реке, а мигрирует на нагул в следующий весенне-летний сезон. К этому времени рыбы уже приобретают серебристую окраску, но их легко можно распознать по характерной очень прогонистой форме тела (рис.47). Осенью созревавшие ранее, но пропускающие очередной репродуктивный цикл, особи внешне отличаются от неполовозрелых по ряду признаков: окраска тела у них немного темнее, количество пятен на голове и жаберных крышках иногда увеличено, хвостовой стебель тоньше, поэтому круче угол наклона основания анального плавника по отношению к поверхности брюшка, крюк на челюстях самцов выражен значительнее, чешуя держится прочнее и извлекается с усилием.

В течение жизненного цикла к уму и происходят изменения внешнего вида рыб, аналогичные таковым у лосося. У пестрятков кумжи хвостовой стебель толще, а выемка на хвостовом плавнике меньше, чем у пестрятков лосося (рис.48, А). Окраска тела существенно зависит от экологических условий. Обычно голова и спина оливково-бурого цвета. Бока и жаберные крышки — зеленоватые с бронзовым отливом. На боках заметны темные поперечные полосы. Черные пятнышки имеются выше и ниже боковой линии, а также на голове, жаберных крышках, спине и спинном плавнике. Красные пятнышки расположены вдоль боковой линии и иногда также ниже ее. Светлая окантовка вокруг пятнышек может быть выражена в различной степени. Брюшко серовато-желтоватое или серовато-зеленоватое. Грудные плавники серовато-черноватые, серые или оранжевые, брюшные — желтоватые или зеленоватые, анальный плавник — желтовато-серый с беловатой и темной каймой, жировой — оранжевый или красноватый. Передний край спинного плавника также имеет беловатую и черную кайму.

В озерах с темной торфянной водой и илистым дном пестрятки кумжи могут быть почти черными. В водоемах же со светлой водой и светлым сероватым грунтом (например, в некоторых реках Кавказа) общий тон боков и спины у них светло-сероватый с голубовато-свинцовым отливом. Поперечные полосы также серые. Брюшко и горло — беловатые. На боках и спинном плавнике многочисленны черные, а также красные или малинового цвета пятна. Грудные плавники — серовато-коричневые, брюшные и анальный — полупрозрачные, сероватые с беловатой и оранжевой окантовкой по переднему краю. Хвостовой плавник серый.

В процессе смолтификации тело кумжи становится более прогонистым и уплощенным с боков (см.рис.48, Б, В). Спина у смолтов темная, с зеленоватым оттенком, бока и жаберные крышки серебристые, брюшко и горло ярко-белые. На боках, жаберных крышках и спине имеется различное количество черных пятнышек без светлой окантовки. Могут сохраняться отдельные красные пятнышки вдоль боковой линии. Поперечные полосы,

характерные для пестряток, не видны. Грудные плавники — желтовато-коричневатые или желтовато-черные, брюшные и анальный — полу-прозрачные, сероватые с бледной светлой окантовкой, жировой — коричневато-сероватый или серовато-желтоватый с красноватой каймой. Чешуя при взятии смолтов в руки легко отпадает.

В период морского, эстuarного или озерного нагула, а также при возвращении в реки на зимовку неполовозрелым особям кумжи свойственна серебристая, иногда с чуть желтоватым оттенком, окраска.

По мере полового созревания проходные производители постепенно приобретают брачный наряд. При заходе в реки в начале осени созревающие в текущем году самцы и самки характеризуются тусклым серебристо-сероватым (свинцовым) цветом боков. Вокруг черных пятнышек на боках вновь становится заметной светлая окантовка. Жаберные крышки иногда желтоватые. Брюшко и горло — сероватые, реже — белые (рис.49, А, Б). Незадолго до нереста бока самцов приобретают желтоватый и коричневатый, а затем бордовый или пурпурный оттенки, брюшко темнеет. В окраске самок могут преобладать темные, грязно-серые или зеленоватые тона. Голова у самок более короткая, а у самцов — удлиненная. Чешуя углублена, в особенности у самцов. У крупных проходных самцов кумжи, как и у самцов лосося, челюсти удлиняются и на нижней появляется крюк.

У созревающих жилых особей кумжи окраска боков и брюшка первоначально похожа на таковую ювенильных пестряток, но затем становится более темной (рис.49, В), грязно-серой, бордовой или бронзовой; попечевые полосы и красные пятна бледнеют. Иногда на жаберных крышках самцов появляется крупное черное пятно. Заметного удлинения челюстей и развития крюка обычно не наблюдается. Следует иметь в виду, что у наиболее мелких жилых производителей различия в форме и размерах головы между самцами и самками почти не выражены, и часто рекомендуемый для разделения рыб по полу тест: заходит или не заходит верхняя челюсть за задний край глаза, не может применяться.

Вальчики проходной формы кумжи, мигрирующие из рек в весенне-летний сезон, зачастую еще сохраняют хорошо выраженный брачный наряд (рис.50). Осенью созревавших ранее, но пропускающих очередной репродуктивный цикл особей кумжи удается отличить от неполовозрелых по тем же внешним признакам, которые приводились выше в отношении лосося.

9. При изучении структуры нерестовой части популяций лосося и кумжи необходимо знать время возвращения проходных производителей в реки и продолжительность пребывания там исследуемых рыб до поимки или до достижения половой зрелости. Определенную информацию при решении этой задачи позволяет получить анализ содержимого желудочно-кишечного тракта, цвета желчного пузыря и печени, количества жира на внутренних органах, цвета и консистенции мышечной ткани. Следует обращать внимание также на видовой состав паразитофауны. Особей, лишь недавно зашедших в реки из морей Европейского Севера, часто удается идентифицировать по наличию на их теле так называемого «морского клопа» (*Lepeophtheirus salmonis* Kröyer) (рис.51, А, Б). После захода в реку рыбы быстро освобождаются от этого морского эктопаразита; у перезимовавших в пресной воде особей он отсутствует. В то же время копепода *Salmincola salmonea* (Gissler), поселяющаяся на жабрах рыб в пресноводный период жизни, является эвригалинным видом. Она сохраняется у лосося из европейских и североамериканских рек и в морской период жизни; обнаружение этого паразита у недавно вернувшихся из моря рыб может, в ряде случаев, косвенно указывать на то, что ранее они уже возвращались в пресную воду для зимовки или нереста.

Наиболее полную информацию дает изучение «паспорта» рыбы — чешуи. Просмотр структуры чешуи не должен быть формальным. Дело в том, что по окончании нагула не только соматический рост рыб, но и форми-

рование новых склеритов на их чешуе прекращаются и возможно ошибочное занижение возраста полового созревания особей, вернувшихся в реку за год или более до нереста. Наибольшие приrostы за последний сезон нагула отмечаются на чешуе лососей, проживших в море один год, и значительно меньшие — у проживших два года. «Закрытый», т. е. содержащий зону сближенных склеритов, край чешуи характерен для многих самок в начале летнего хода и для самцов в конце этого хода; а «открытый» — для самцов в начале летнего хода и для особей обоего пола, относящихся к осеннему ходу. На чешуе некоторых самок летнего хода имеется незначительный прирост (рис. 52, А, Б). У рыб, проживших в море три и четыре года, в особенности самок, приросты на чешуе минимальные и могут быть плохо заметны. В преднерестовый период у таких крупных рыб края чешуи подвергаются значительному разрушению, поэтому при исследовании возможно ошибочное занижение продолжительности их жизни в море. У созревавших ранее проходных особей лосося на чешуе обычно хорошо выражены нерестовые марки (рис. 52, В, Г). Формирование нерестовой марки («sprawling mark» — SM), как правило, обусловлено разрушением края чешуи в период завершения полового созревания производителей, а затем образованием новых неповрежденных склеритов после миграции вальчаков на места нагула. Следует однако учитывать, что края чешуи могут подвергаться разрушению и у далеких от достижения половой зрелости особей лосося после продолжительного пребывания в реке, сопряженного с голоданием. На чешуе карликовых самцов лосося, а также жилых производителей кумжи нерестовые марки в большинстве случаев не формируются, однако о прошедшем созревании зачастую удается судить по сокращенным приростам.

В связи с тем, что для ряда популяций кумжи и лосося характерны не только нерестовые миграции производителей, но и зимовальные миграции в реку особей, далеких от половой зрелости, а затем возвращение таких рыб в море для продолжения нагула, считаем необходимым отражать эти особенности при составлении формулы чешуи. Так, предлагается в дополнение к принятой в ICES номенклатуре для обозначения длительности речного и морского периодов жизни лососевых рыб, каждую зимовку вернувшихся в пресную воду не достигших половой зрелости проходных особей обозначать символом «F» («fresh» — пресный), пресноводную зимовку, сопряженную с завершением созревания и нерестом — символом «FSM», летний сезон нагула — символом «+», а задержку в реке на летнее время, сопровождающуюся прекращением роста — символом «—». Например, формула чешуи вальчака лосося, ранее ставшего смолтом в 3-годовалом возрасте, вошедшего в реку как «листопадка», а затем дважды зимовавшего в пресной воде (до и после созревания) может быть записана следующим образом: 3.1+F-FSM. Общий возраст этой рыбы при достижении половой зрелости составлял 5+, а к моменту повторной миграции на нагул и поимки равен 6. Формулу чешуи, проходной кумжи, пойманной осенью, претерпевшей смолтификацию в 5-годовалом возрасте, а затем четырежды выходившей в море для летнего нагула и трижды возвращавшейся в реку на зимовку предлагаем записывать так: 5.+F+F+F+, либо 5.+3F+.

10. Объем репрезентативных биологических выборок при проведении исследований, предусмотренных пунктами 1—9, определяется на основании общих биологических принципов*.

*Мина М.В. Возможные подходы к определению численности выборок при проведении комплексных исследований популяций (В кн.: Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов). Ред. Р.С.Вольскиса. ч.II.—Вильнюс., «Минтис», 1976.—С.25—30.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные принципы периодизации гаметогенеза, построения шкал зрелости гонад и схем для прогнозирования возрастного состава производителей, представленные в данных методических указаниях применительно к атлантическому лососю и кумже, в дальнейшем могут быть использованы при выполнении аналогичных исследований на других видах рыб, прежде всего лососевых. При этом, безусловно, необходимо будет учитывать видовую специфику гаметогенеза, проявляющуюся, например, в неодинаковых размерах половых клеток на сопоставимых этапах развития, в различной последовательности накопления цитоплазматических включений в ооцитах, степени асинхронности роста этих клеток, неодинаковом состоянии клеток резервного фонда. Например, при подразделении развития яичников гольцов с очень асинхронным развитием ооцитов фазы формирования кортикальных вакуолей целесообразно, как и в случае яичников кумжи, выделение II—III стадии зрелости. В то же время у кижуча с еще более синхронным, чем у атлантического лосося, ростом ооцитов этой же фазы выделение такой стадии нецелесообразно. В посленерестовых яичниках и семенниках ряда моноциклических видов (кижуча, кеты, горбуши) резервные половые клетки отсутствуют, поэтому гонады их следует, вероятно, отнести к VI или VI—0 стадии зрелости.

Совершенствование критериев оценки состояния гонад, несомненно, будет способствовать дальнейшему развитию представлений об особенностях репродуктивных циклов и формировании структуры популяций у различных видов.

ПРИЛОЖЕНИЕ

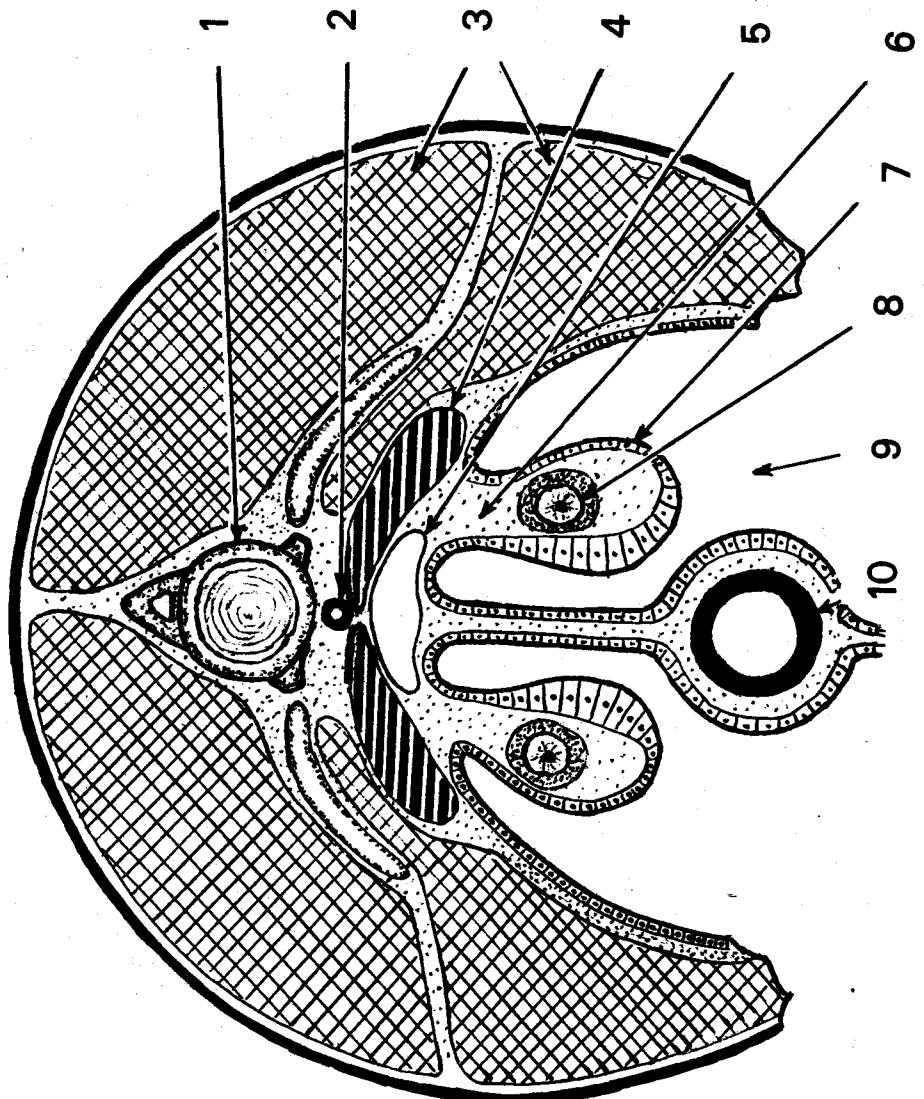


Рис. 1. Схема поперечного разреза через тело зародыша атлантического лосося в поздний эмбриональный период. Формирование половых желез (пропорции изменены):
 1 — позвоночник; 2 — спинная аорта; 3 — почка; 4 — мезотелий; 5 — элементы зародыша гонад;
 6 — перitoneальная полость; 7 — первичный эпителий; 8 — первичная половая клетка (ППК); 9 — брюшная полость; 10 — эндодерма кишечника.

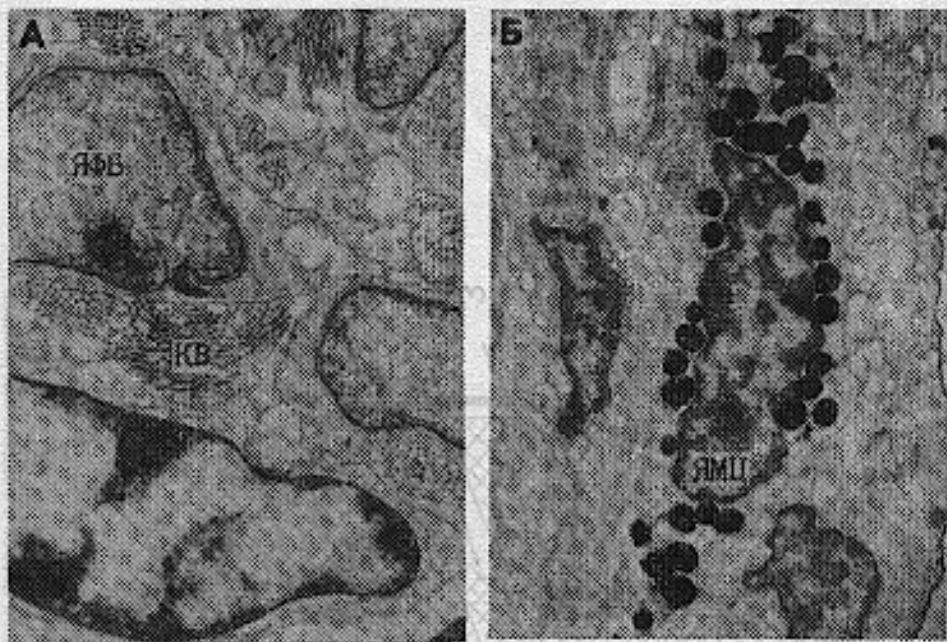


Рис. 2, А, Б. Участки соединительной ткани семенника атлантического лосося.
ЯМЦ — ядро меланоцита; ЯФБ — ядро фиброблста; КВ — коллагеновые волокна.

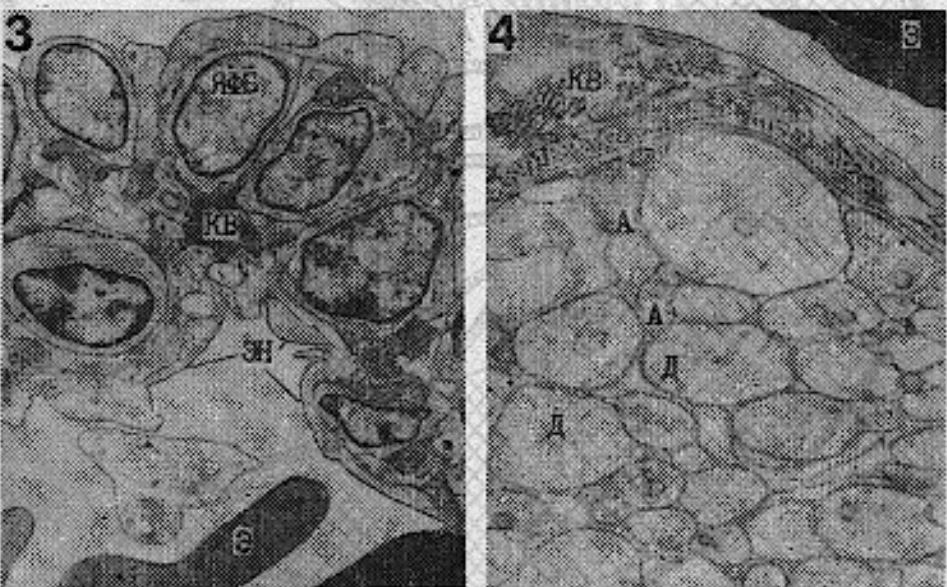


Рис. 3. Участок поперечного среза через кровеносный сосуд семенника атлантического лосося:

ЯФБ — ядро фиброблста; КВ — коллагеновые волокна;
Э — эритроцит; ЭН — фрагменты ядерок эндотелия (характерно наличие в цитоплазме мелких микроракоцитозных ямокулем).

Рис. 4. Пучок нервных волокон (аксонов и дендритов), проходящий рядом с половой артерией в семеннике атлантического лосося:

А — аксон; Д — дендрит. В дендритах многочисленны рибосомы; микротрубочки лежат реже, чем в аксонах. КВ — коллагеновые волокна. Э — эритроцит.

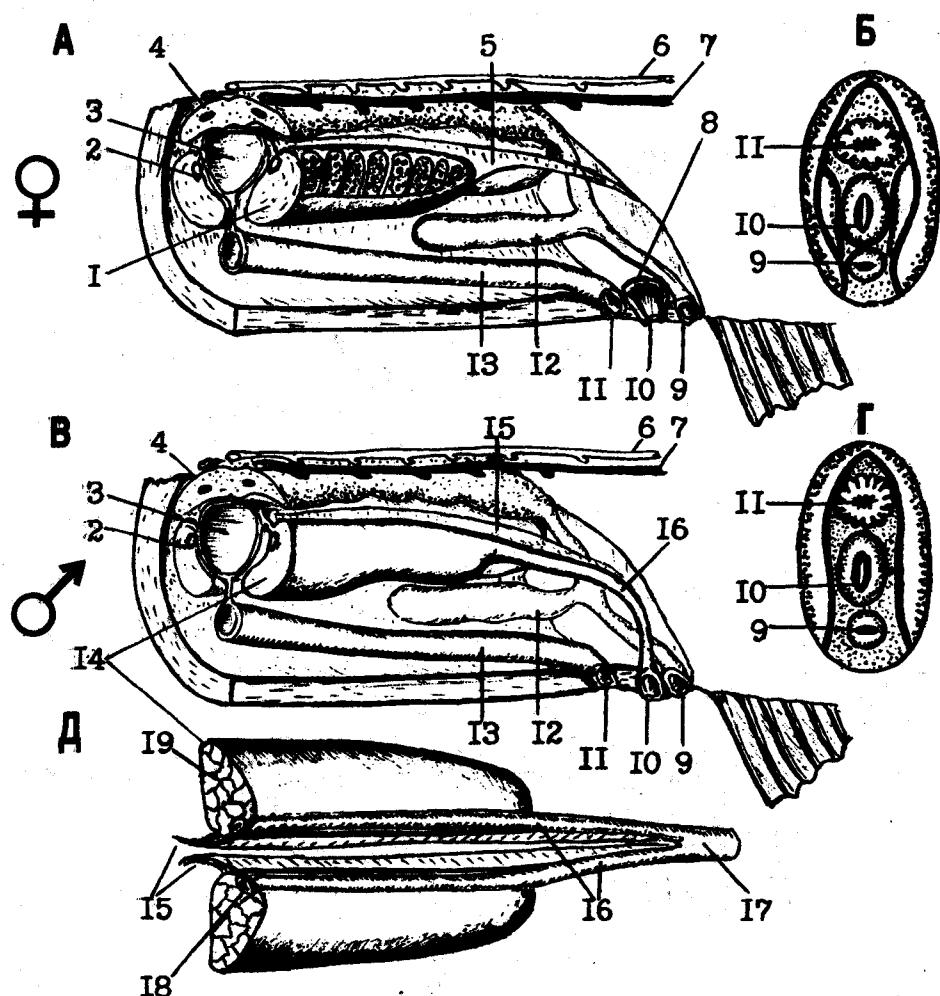


Рис. 5. Схема взаимного расположения гонад, других внутренних органов, а также анального, полового и мочевого отверстий у лососевых рыб: А — Б — самка, В — Д — самец;

1 — яичник, 2 — половая артерия, 3 — плавательный пузырь, 4 — почка, 5 — мезоварий, 6 — спинная аорта, 7 — хвостовая лягва, 8 — воронка, 9 — мочевое отверстие, 10 — половое отверстие, 11 — анальное отверстие, 12 — мочевой пузырь, 13 — кишечник, 14 — семенник, 15 — мезорхий, 16 — семяпровод, 17 — синус, 18 — водной проток, 19 — ампулы.

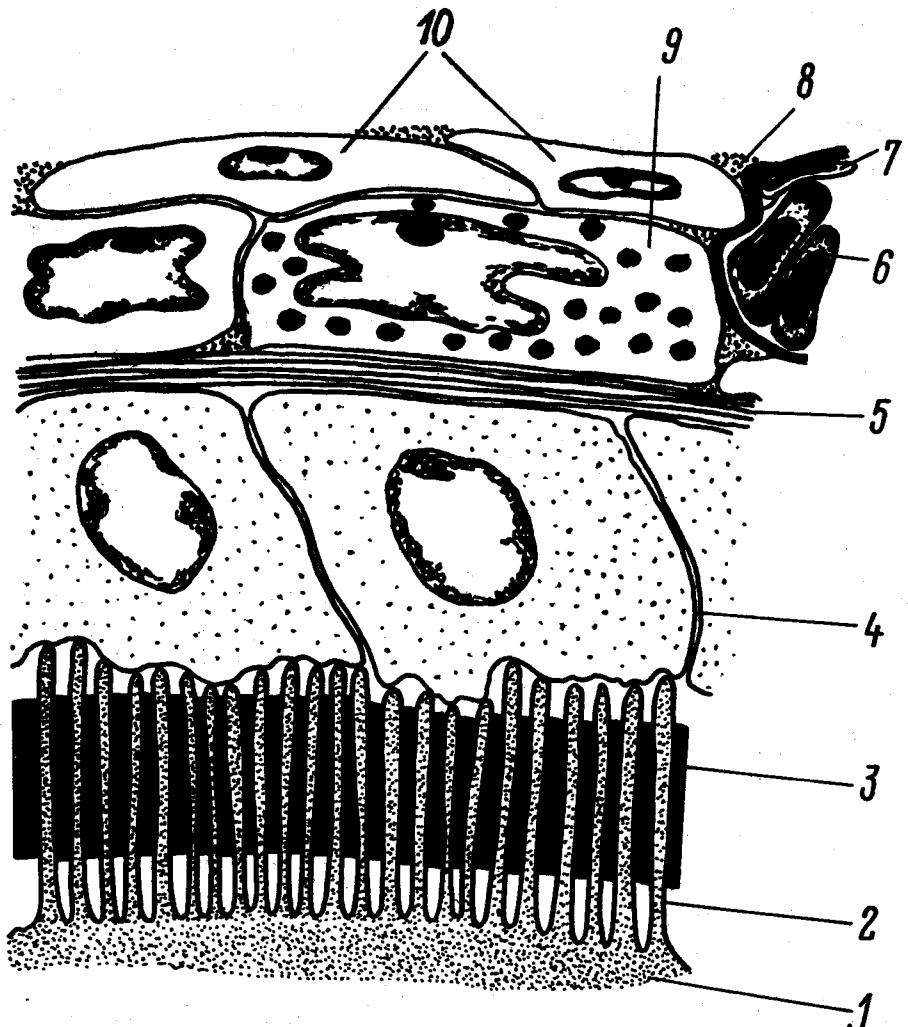


Рис. 6. Схема строения участка фолликула в конце периода превителлогенеза:
1 — ооплазма, 2 — микроворсинки, 3 — радиально-исчерченная оболочка, 4 — фолликулярная клетка, 5 — сосуда, 6 — эритроциты, 7 — базальная мембрана и эндотелий кровеносного сосуда, 8 — пучки коллагеновых волокон, 9 — специальная клетка ткани, 10 — фибробlastы.

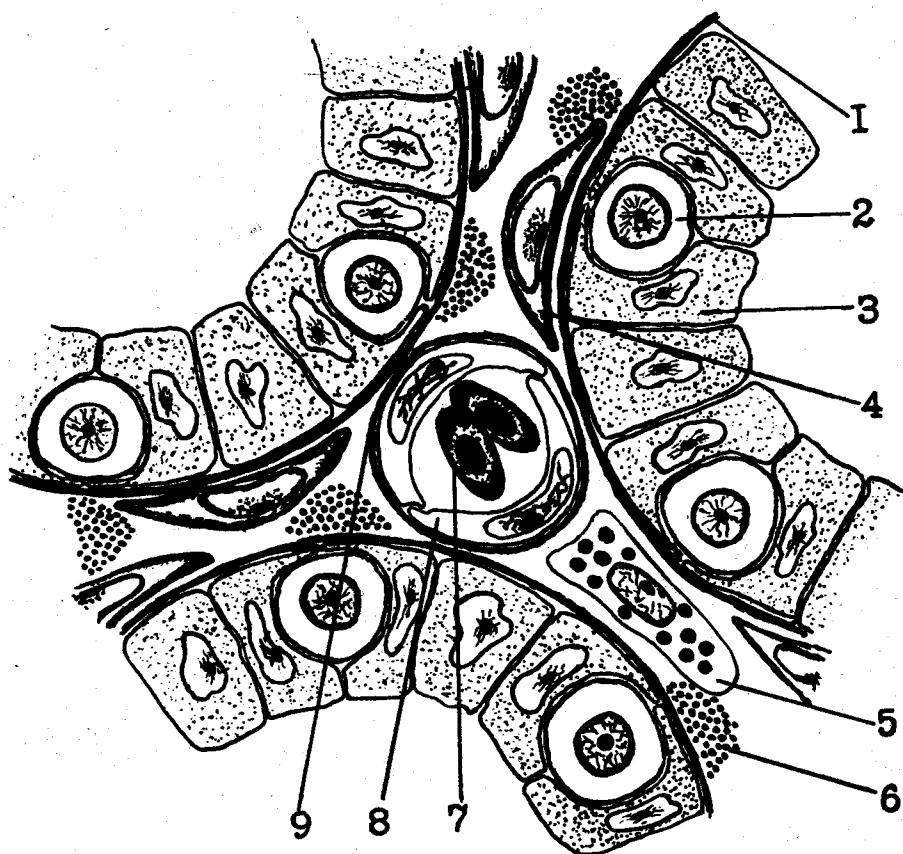


Рис. 7. Схема строения участка семенника ювенильного самца:
 1 — базальная мембрана ампулы, 2 — сперматогония, 3 — фолликулярная клетка, 4 — фибробласт, 5 — интерстициальная клетка, 6 — пучок коллагеновых волокон, 7 — эритроцит, 8 — клетка эндотелия, 9 — базальная мембрана капилляра.

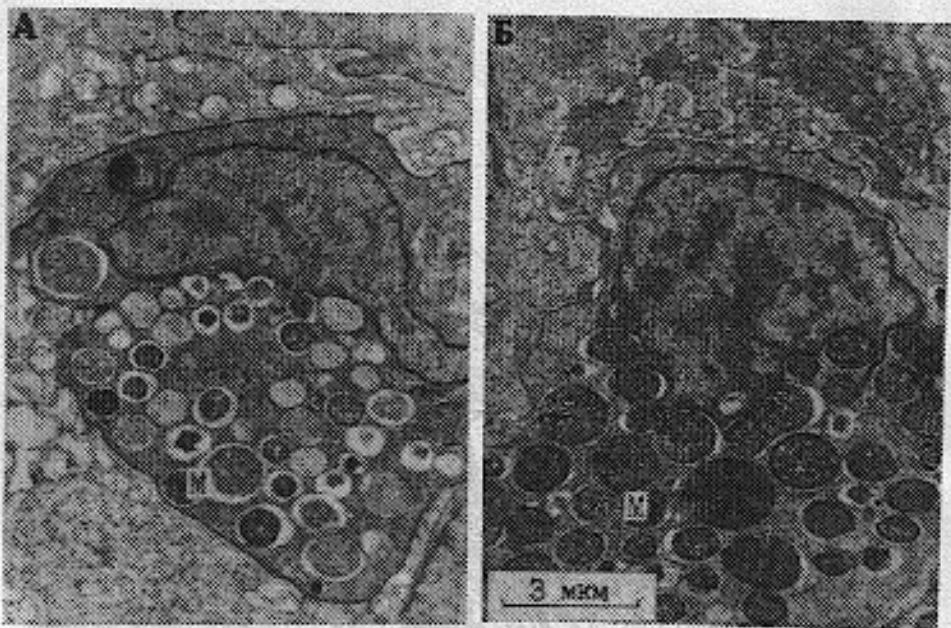


Рис. 8. Интерстициальные клетки семенника атлантического лосося в различных функциональных состояниях. Характерны миоочаековые митохондрии с трубчатыми кристаллами (М).

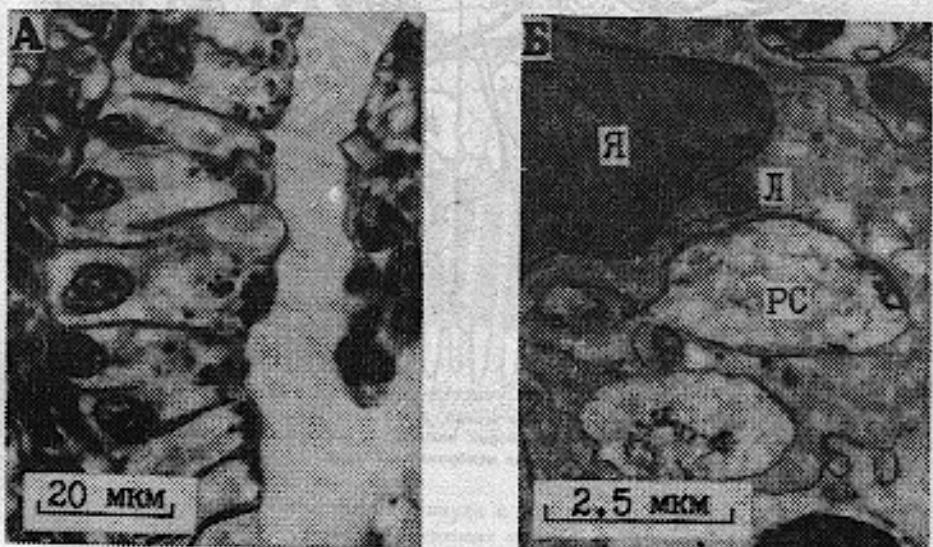


Рис. 9. Клетки фолликулярного эпителия, выстилающего ампулы семенника атлантического лосося, фагоцитируют сперми и остаточные тельца в послепрестовый сезон:

А — группа клеток, Б — участок одной клетки. Я — ядро, Л — лизосома, РС — разрушающиеся спермат.

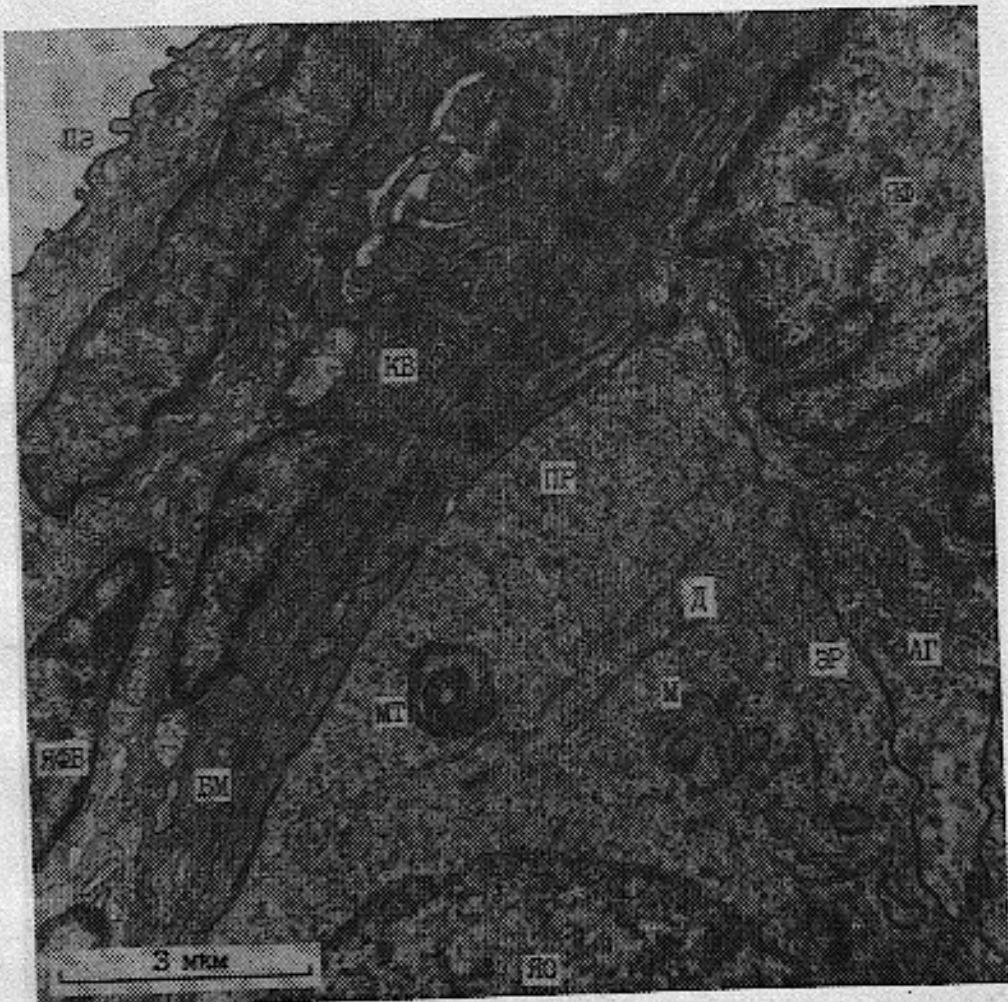


Рис. 10. Участок пичника сеголетка атлантического лосося:
ЯО — ядро оогонки, ЯФ — ядро фолликулярной клетки, М — митохондрии, МТ — миотипиалентицеток тельце, ЗР —
эпиплазматический ретикузум, ПР — полирофосомы, АГ — аннерат Гольджи, Д — отдельные диктириозы, БМ —
базальная мембрана, КВ — коллагеновые волокна, ЯФБ — ядро фибробласта, ПЭ — перитонеальный жицеплий
с микроворсинками на свободной поверхности.

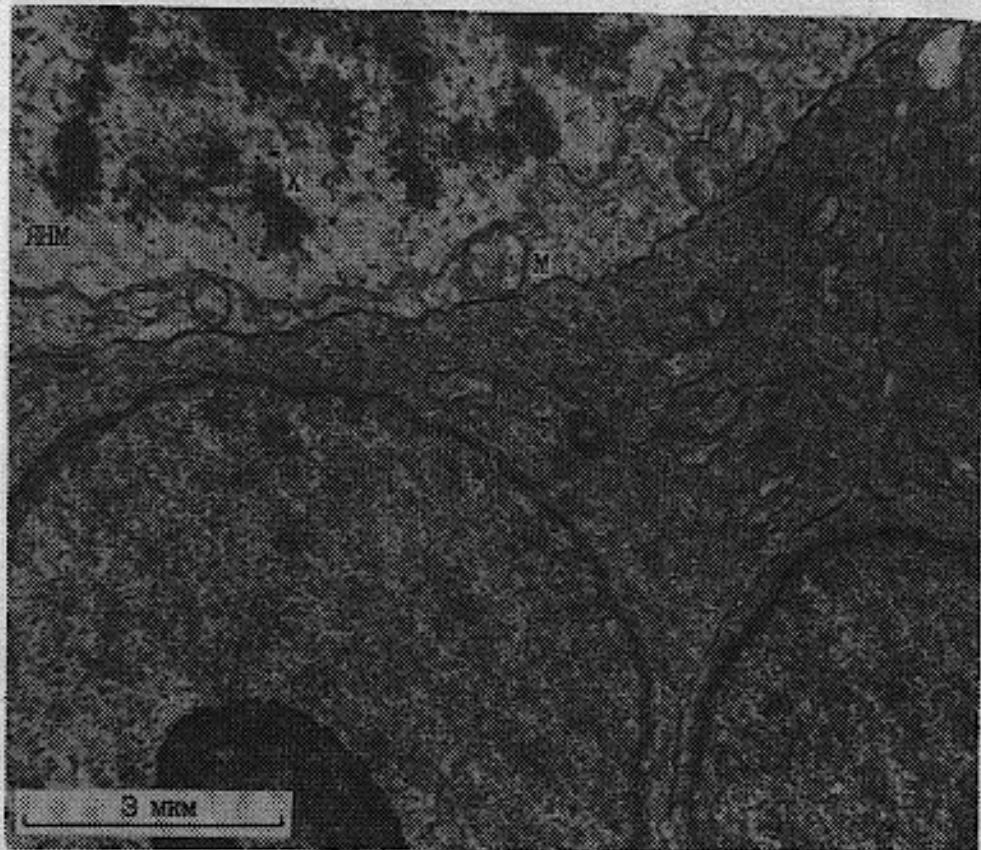


Рис. 11. Участок яичника щеголетка атлантического лосося.
ЯНМ — ядро оката периода начальных яйцотехнических преобразований, Х — хромосомы; М — митохондрии.

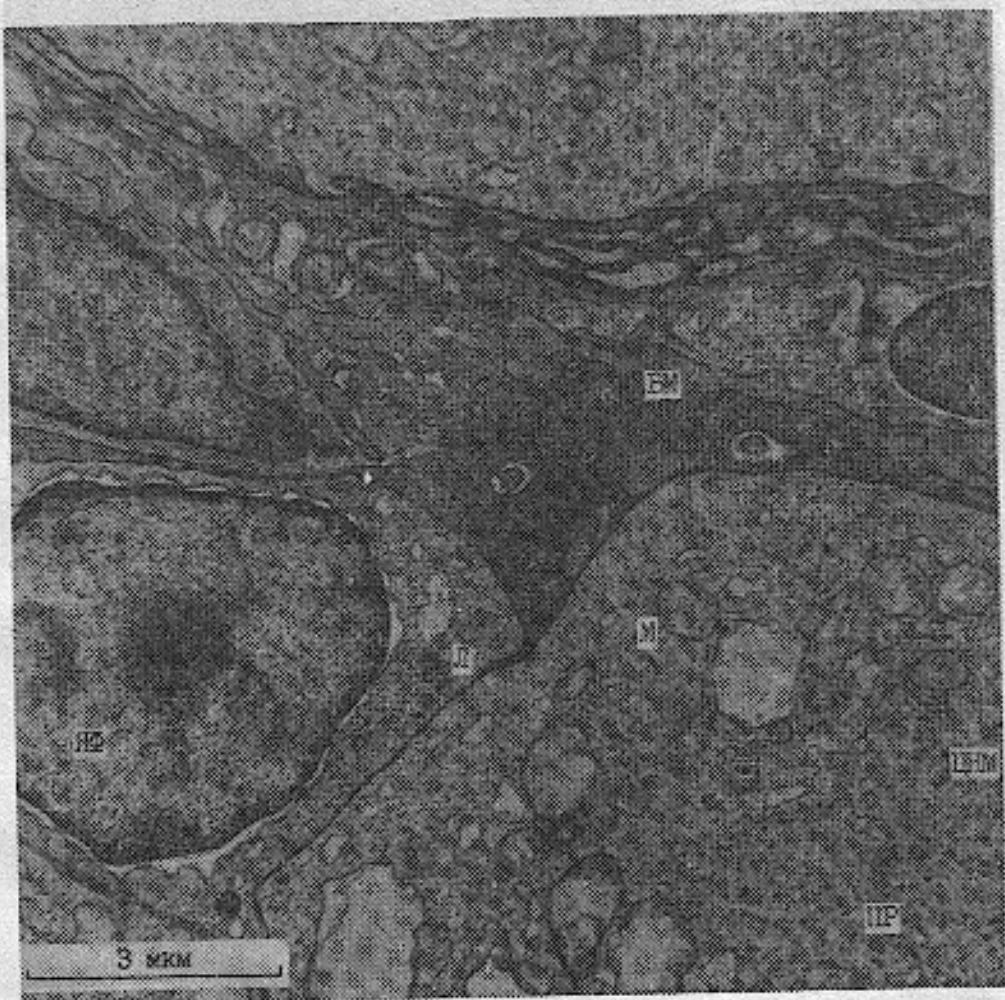


Рис. 12. Участок яичника юголетка атлантического лосося:
ЦПМ — цитоплазма ооцита переда начальных морбических прозробразований, М — митохондрии, ЯФ — ядро фоль-
ликулярной клетки, ПР — полирейбосомы, Л — лизосома, БМ — базальная мембрана.

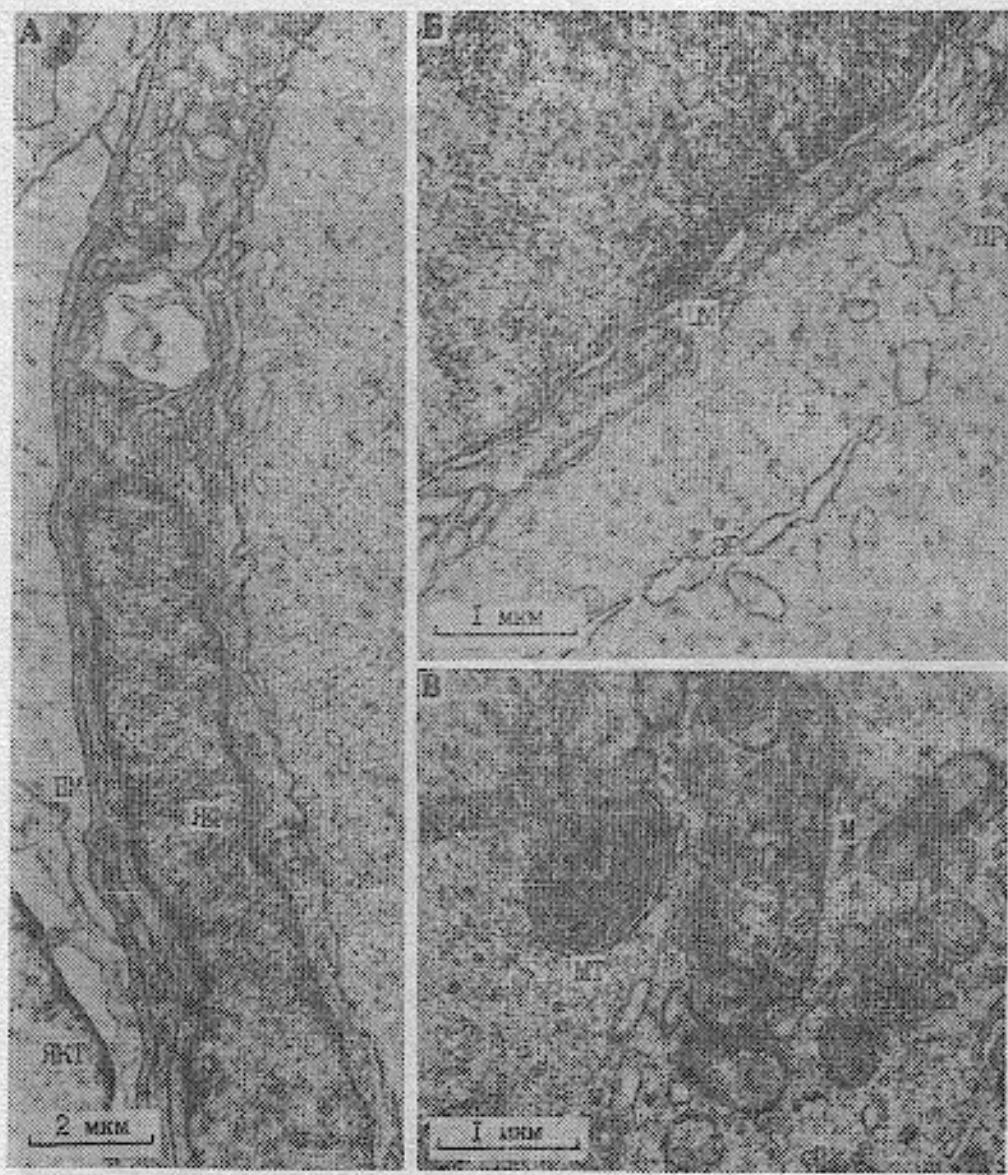


Рис. 13. Участки фолликула из яичника двухгодовалого атлантического лосося:
А — краевые зоны оцитов и зона проницаематического роста с прилегающей к ней утолщенной фолликулярной клеткой; Б — фрагмент той же зоны; в центре изображены мистерии эквивалентом ретикулума кемпакулярного тела в полирбосомах, выражено складчатость цитоплазматической мембранны оцитов; В — участок аксимальной зоны проницаемости того же спирта с кислотой концентрической организацией. ЦР — ядро фолликулярной клетки, НКТ — ядро клетки теке, БМ — базальная мембрана, ЦМ — цитоплазматическая мембрана оцитов, ЭР — эндоплазматический ретикулум, ПР — полирбосомы, М — митохондрии, МТ — микросомальное тельце.

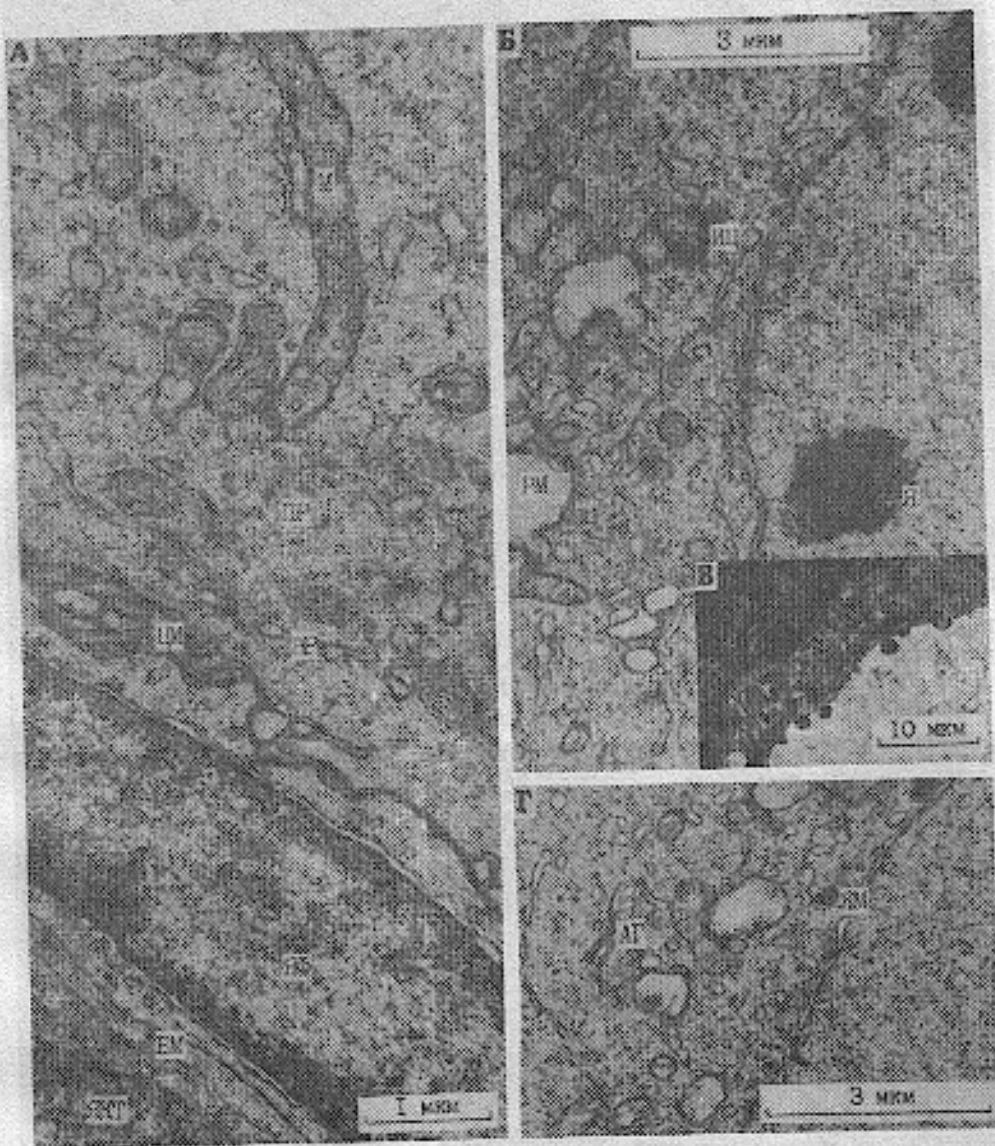


Рис. 14. Участки фолликула из яичника двухголовика атлантического лосося:
А — крестовик яичника фазы цитоплазматического роста с приставкой к ней уплощенной фолликулярной капсулой; Б, В, Г — участки ядра и верхнекапсилярной зоны цитоплазмы того же овария. ЦМ — цитоплазматическая мембрана овария, ЯФ — ядро фолликулярной капсулы, ЯКТ — ядро клетки тела, БМ — базальная мембрана, ЗР — задоплазматический ретикулум, ПР — поликрибосомы, М — митохондрия, РМ — разрушаемая мембрана, ИЦ — катериногликановый цемент, ЯМ — ядерная мембрана, Я — ядритко, АГ — аппарат Гольджи

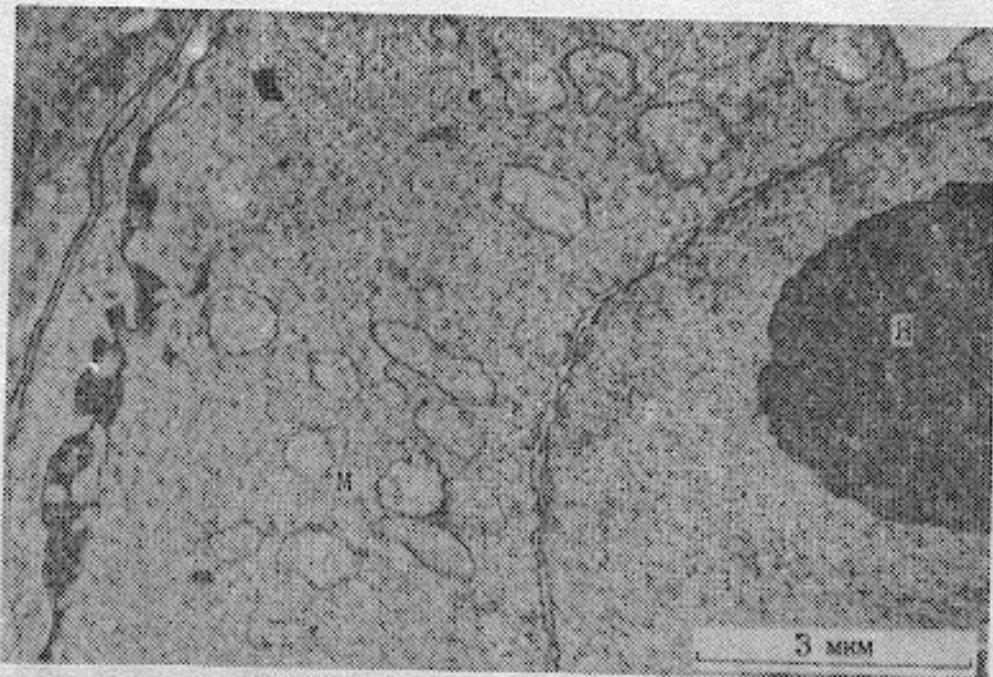


Рис. 15. Участок ооптита начала фазы цитоплазматического роста. Одно крупное ядрышко в ядре, группы митохондрий овальной формы сосредоточены главным образом в перинуклеарной зоне цитоплазмы:
Я — ядро, М — митохондрии.

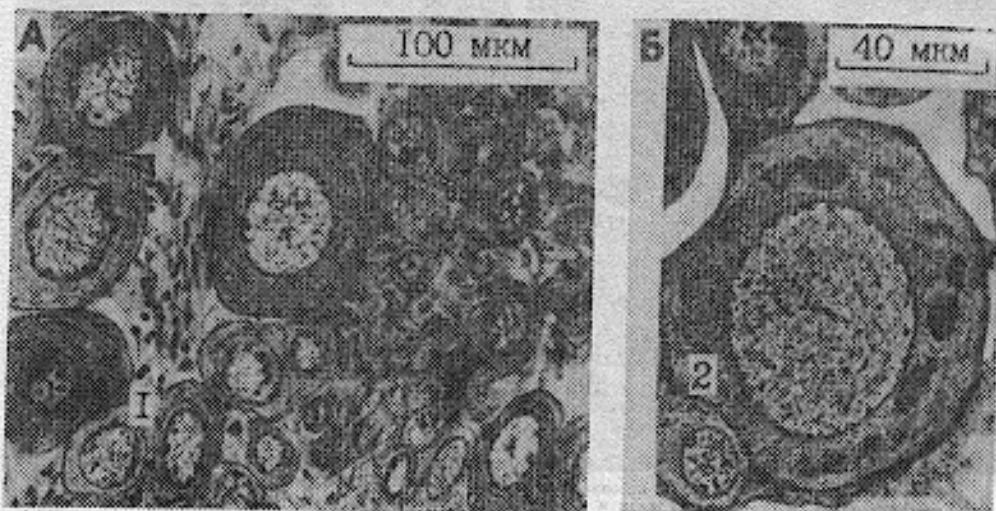


Рис. 16. А, Б. Участки яичников сероголеток атлантического лосося. Ооптиты начала фазы цитоплазматического роста:
1—1-4 ступень, 2—2-8 ступень.

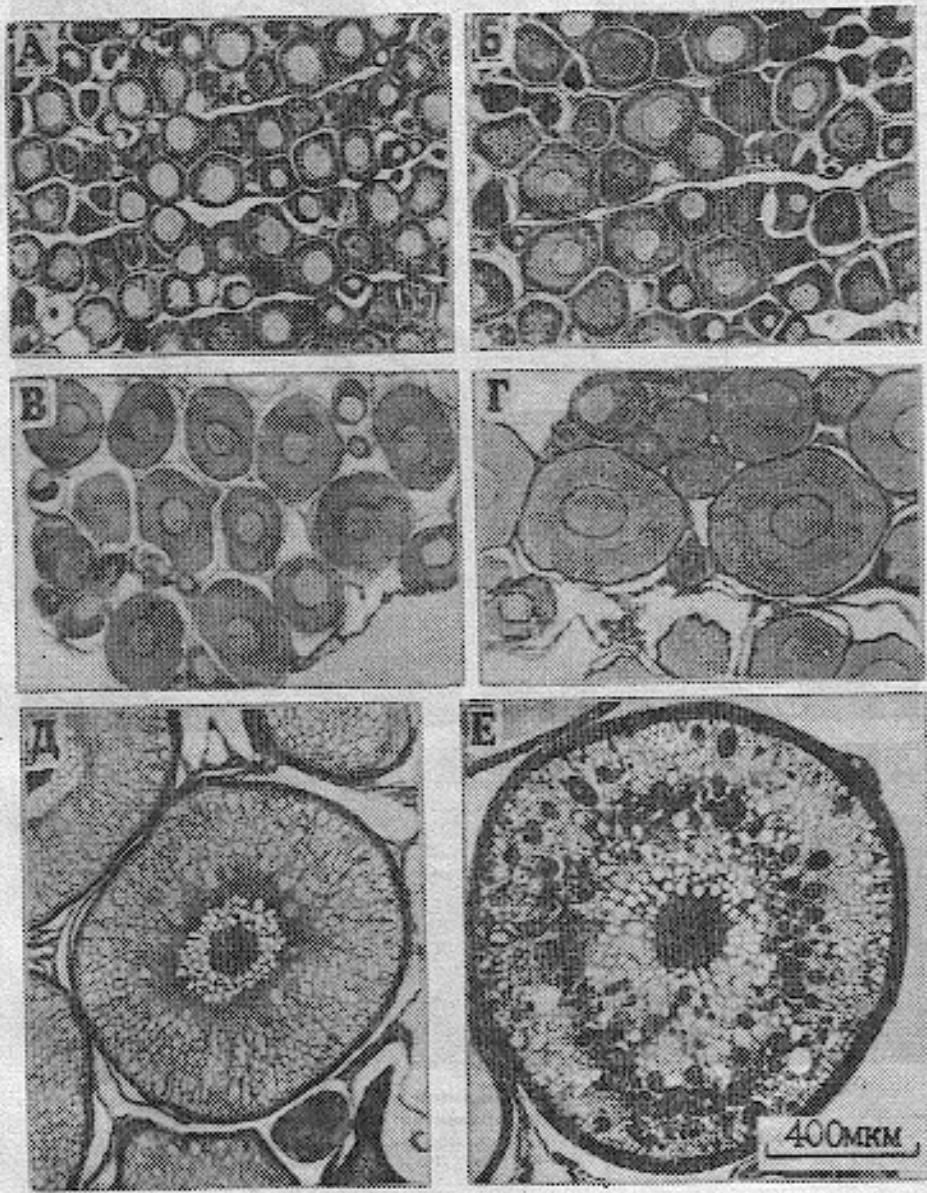


Рис. 17. Участки яичников атлантического лосося, в которых наиболее крупные ооциты достигли и развитии:

А — начало 3-й ступени фазы цитоплазматического роста; Б — конец той же ступени; В — 4-й стадии; Г — начало фазы формирования кортикальных вакуолей; Д — фаза формирования жировых вакуолей; Е — начало периода андрогенеза; 2, 3, 4 — ооциты 3-4, 3-2, 1-й стадий фазы цитоплазматического роста; Ж — делепинус яйцо. КИ — кортикальные вакуоли; ЖВ — жировые вакуоли; Ж — жалток.

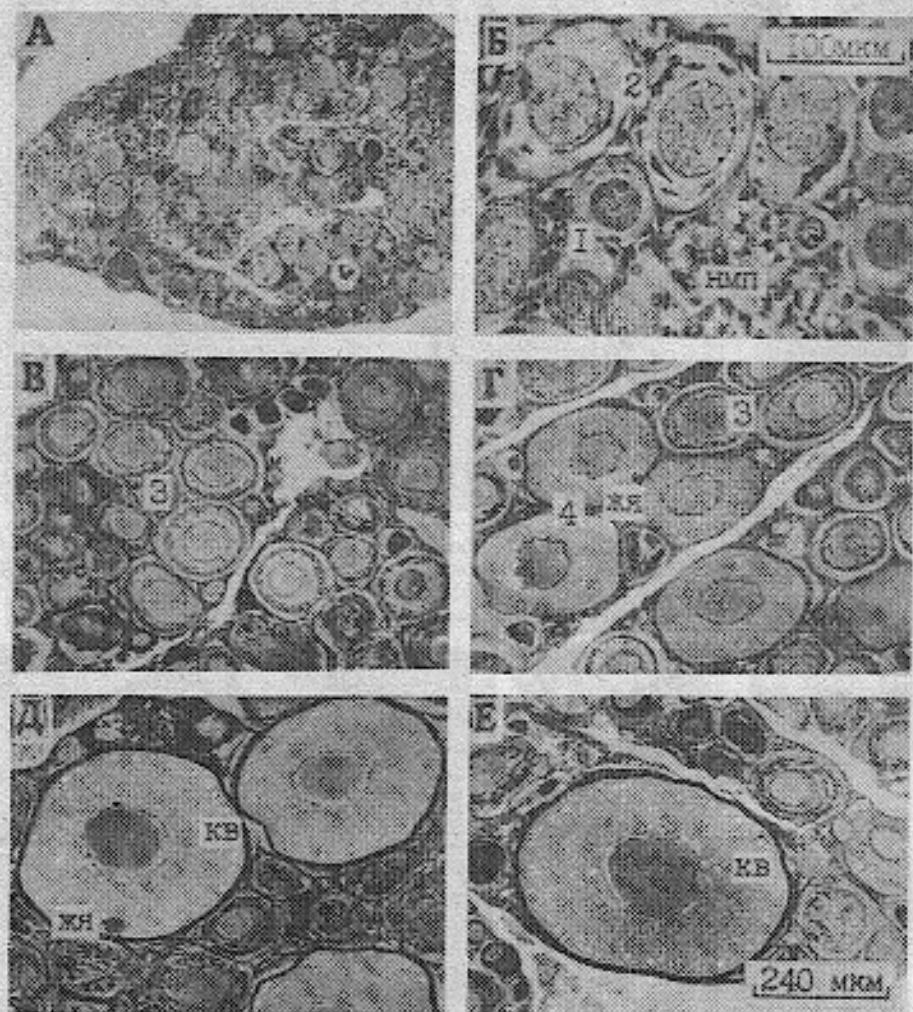


Рис. 18. Участки яичников кумжи, в которых наиболее крупные ооциты достигли в развитии:

А — 2-8 стадии фазы цитоплазматического роста; Б — 2-5 стадии (фрагмент того же яичника при большем увеличении); В — 3-й стадии; Г — 4-й стадии; Д, Е — фазы формирования кортикальных нарук.

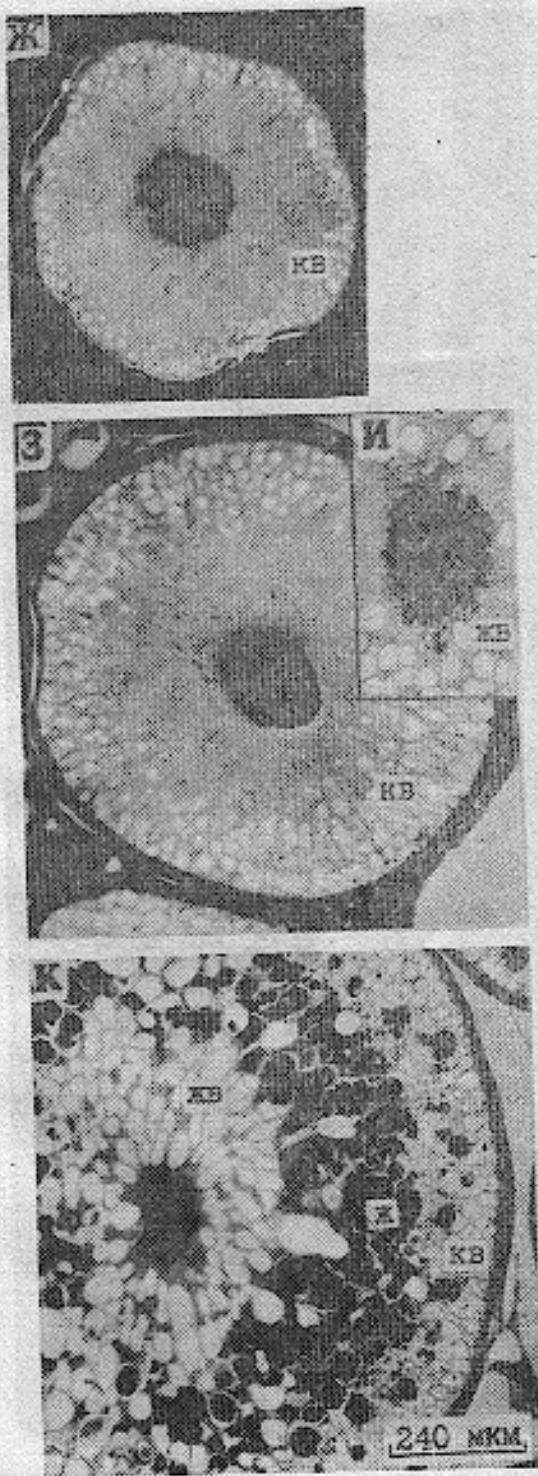
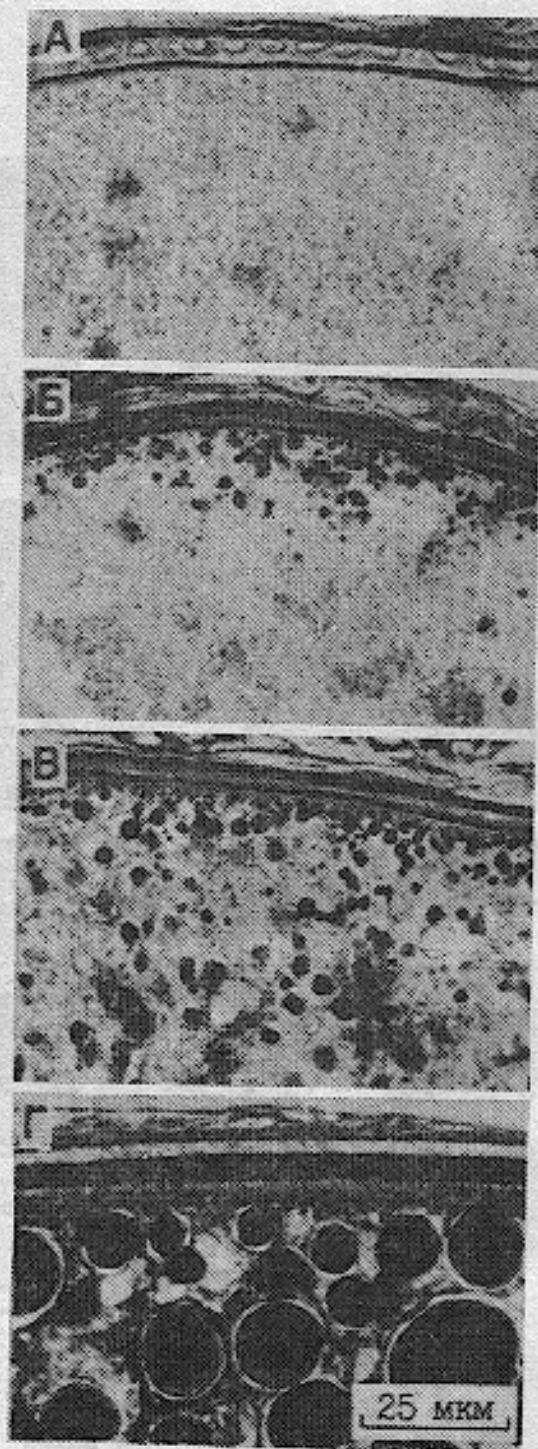


Рис. 18 (продолжение). Участки яичников курицы, в которых наиболее крупные ооциты достигли в развитии: Ж-3 — фаза формирования кортикальных вакуолей; И — фаза формирования ядерных вакуолей; К — начало периода интенсивного; ПМЛ — ооциты периода птических изогнатических пребородений; 1, 2, 3, 4 — ооциты 1-й, 2-й, 3-й и 4-й ступеней фазы цитоаддоминического роста; ЖЛ — яйцогенные ядра; КН — кортикальные вакуоли; ЖВ — ядерные вакуоли; Ж — жгутик.

Рис. 19. Последовательные этапы формирования кортикальных вакуолей в юнгах кумжи периода превителлогенеза: А — диффузный ШИК положительный материал; Б — появление исчезновение кортикальных вакуолей по периферии яйцеклетки с сопровождением диффузного ШИК положительного материала в более центральной зоне цитоплазмы; В, Г — последовательное увеличение количества и размеров кортикальных вакуолей



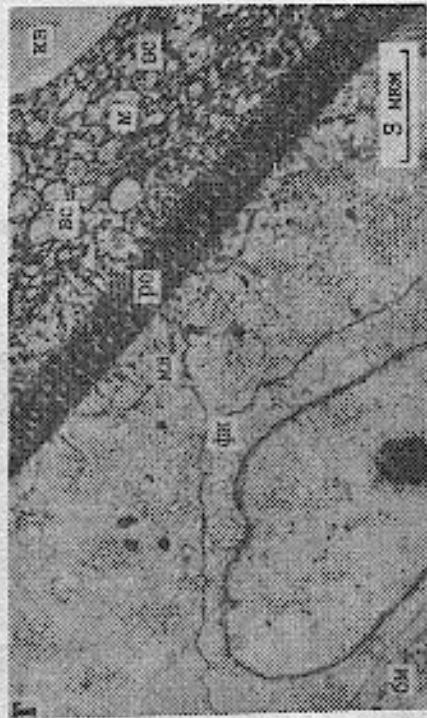
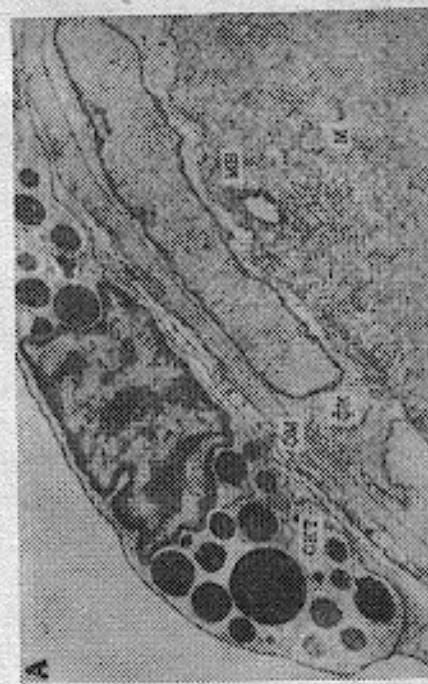
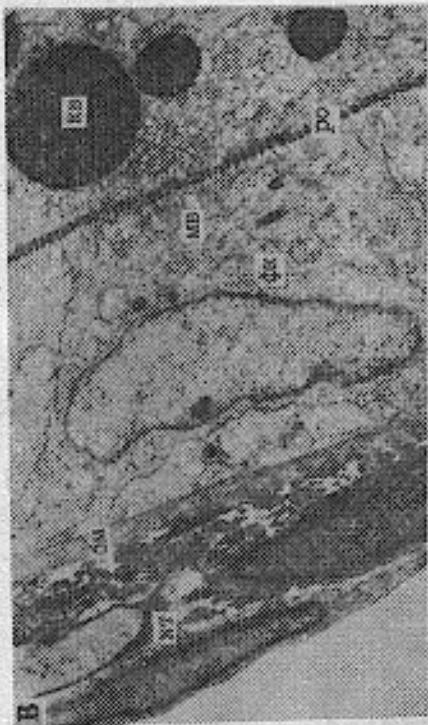


Рис. 30. Краевые участки фолликулов из яицницы хужки. Осьтия достоверны:
А — конец фрагма гипотезматического рога, Б-Г — гипофизная стена фолликулов маток (показаны яйцеводные каналы). СКТ — специальный ксантоцит, БК — базальная клетка, ФК — фолликулярная клетка, КБ — микроворсинчатый мембранный монолит, МВТ — мукопептический зернояд, АБР — альбумин-белковые зерна, ГЛ — гигантские липидные вакуоли, ВС — катохромы, СИ — эпинуклеарные структуры

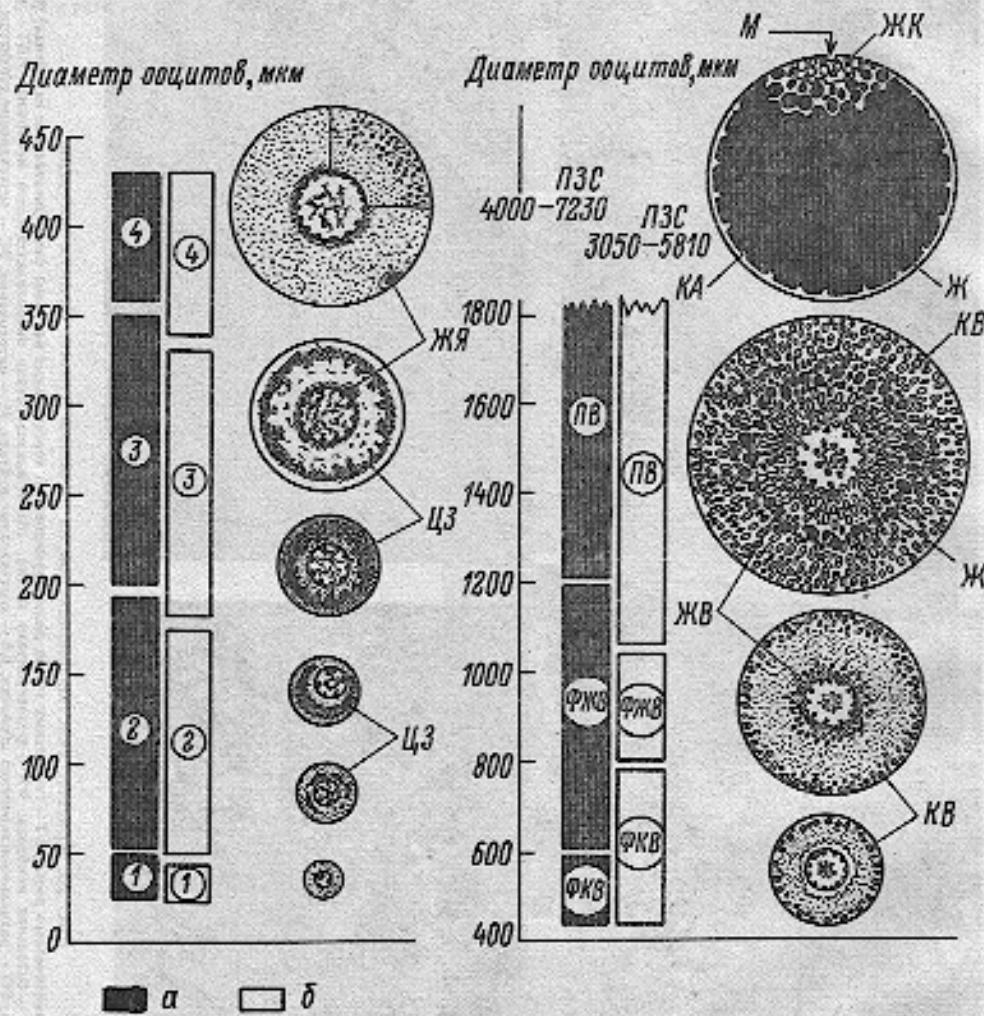
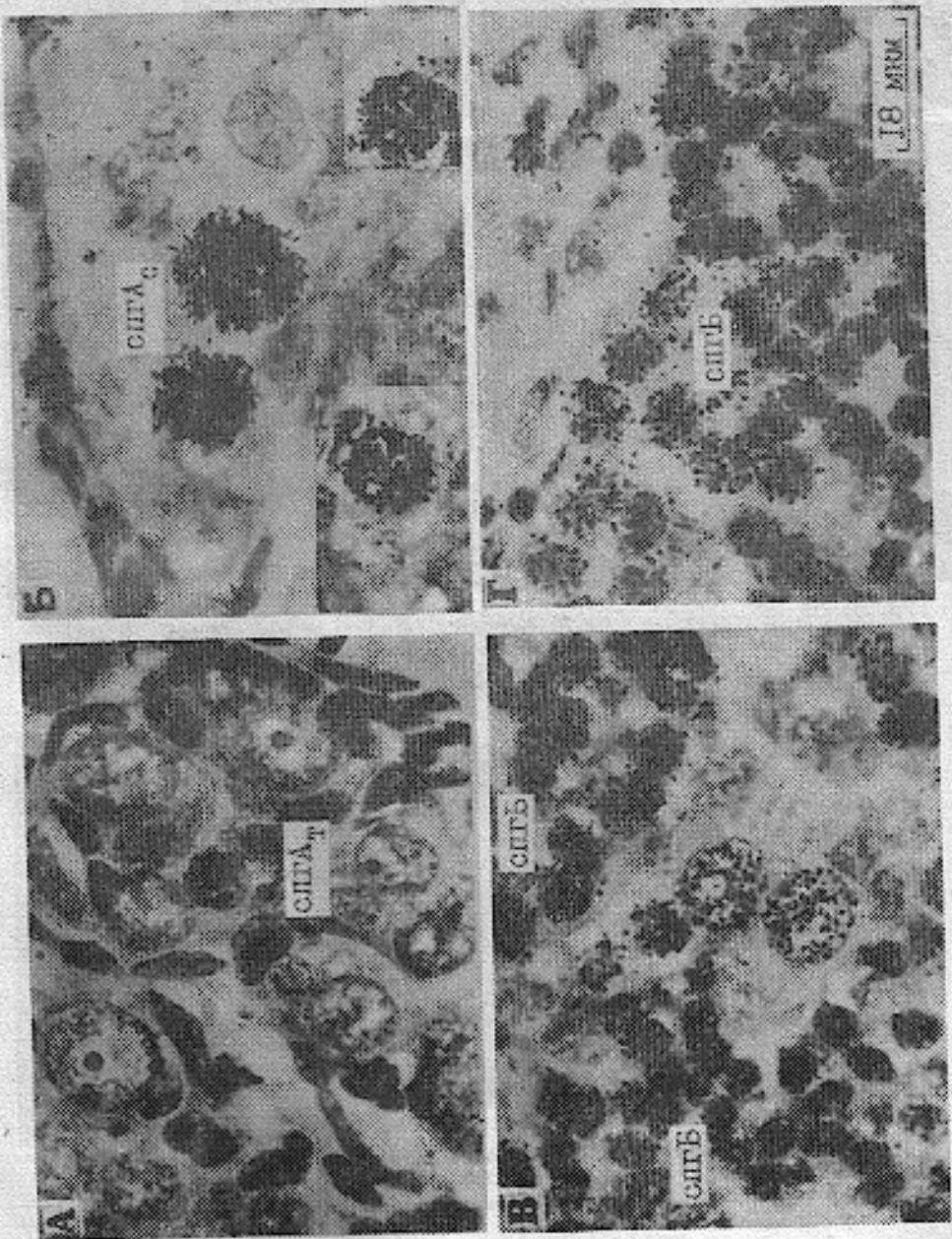


Рис. 21. Диапазоны значений диаметра яиц, соответствующие различным ступеням, фазам и периодам оогенеза:

— стадийский логотип. 1—4 — стадии фазы притокомитического роста, ФЖВ — фаза формирования жировых вакуолей, ЛЖВ — фаза формирования желточного ядра, ЖК — жировые капли, ЖВ — жировые вакуоли, Ж — желток, КА — картинальные вакуоли, ЖК — жировые капли, М — микропла.

Рис. 22. Вкладение Ч-типа
кинана в ядра половых клеток
в семениках атлантического
моссия:

— ядра отсутствуют в ядрах яиц;
— отсутствует на яйце неко. Г-типа;
— при осмотре субл. Ч-типа
изолирована залечившаяся язва
бледных яиц.



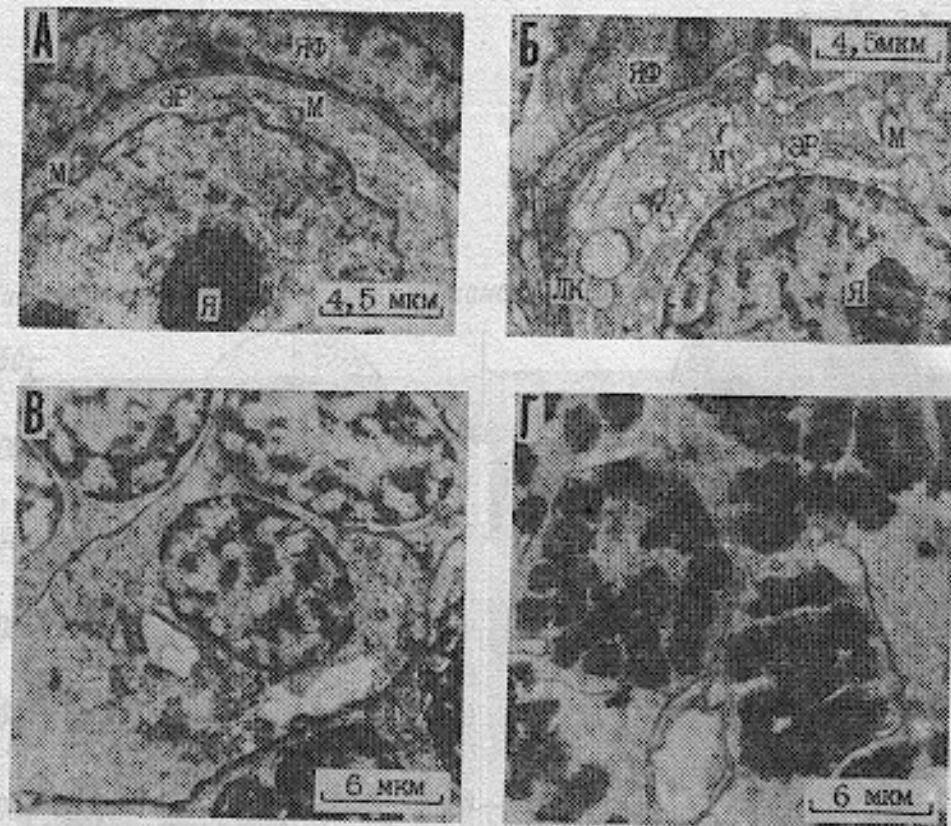


Рис. 23. А — Г — половые клетки самца атлантического лосося в период размножения сперматогенез:

А — участок стемки сперматогенеза типа А, Б — участок «светлой» сперматогенеза типа А; В — участок шести со сперматогенезом типа Б, Г — синтетическое ядро сперматогенеза типа В. ЯФ — ядро фолликула яичной кисты, ЭР — эндоплазматический ретикулум, М — митохондрии, НК — диплоксики яйцеклетки, Я — ядрышко сперматогенеза.

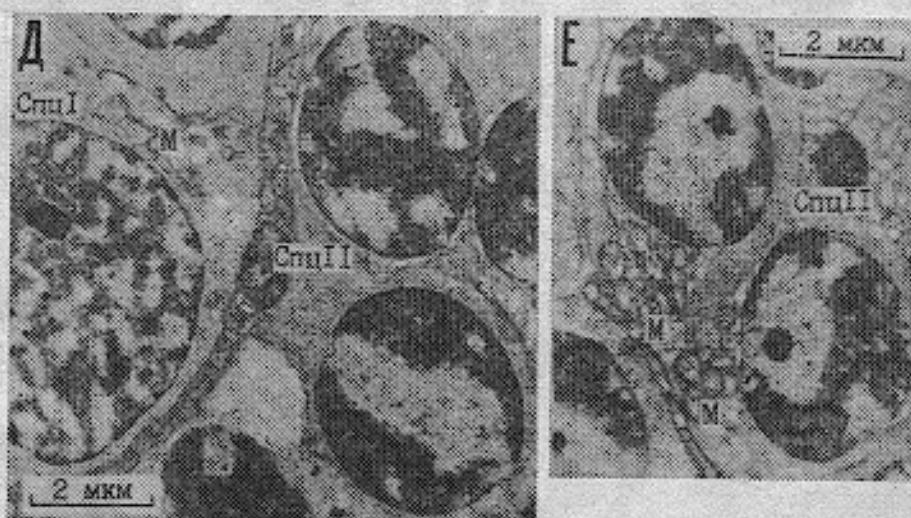


Рис. 23 (продолжение) Д, Е — половые клетки самца атлантического лосося в период мейотических преобразований:

СпI, СпII — сперматозоиды первого и второго порядка, М — митохондрии.

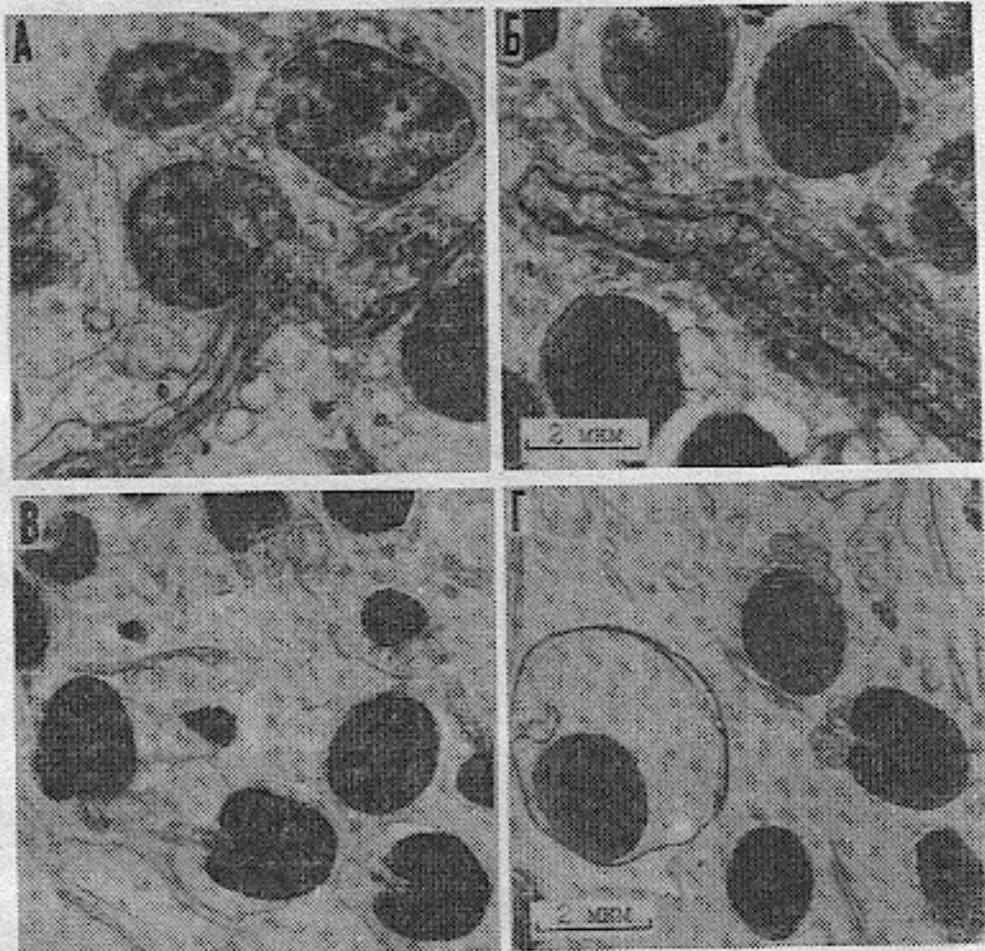


Рис. 24. Половые клетки самца атлантического лосося в период сперматогенеза:
А – Г – последовательные стадии превращения сперматид в сперматозоиды.

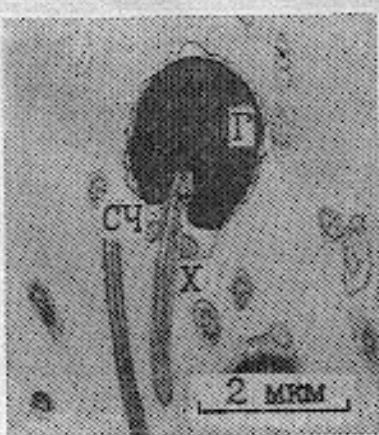


Рис. 25. Сперматозоид атлантического лосося:
Г – головка, СЧ – средняя часть, Х – хвост.

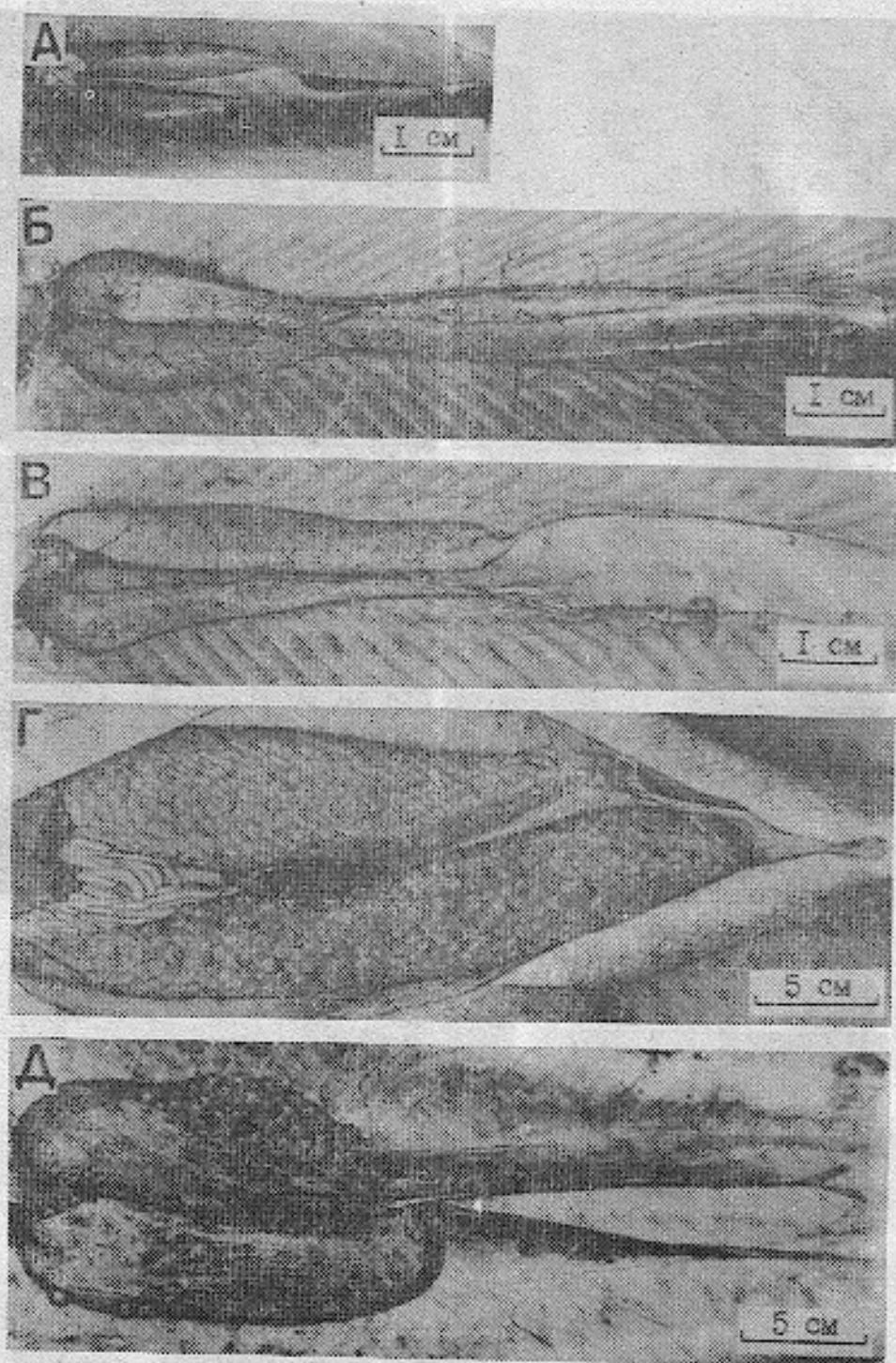


Рис. 26. Внешний вид яичников атлантического лосося на различных стадиях зрелости:

А — II (яичники изнутри не различаются); Б, В — началь & конец III рабин (яичники искажены, непрорачные); Г — IV (яичники полупрозрачные, контракт размечены); Д — VI—III рабин (составление яичник после извлечения персти: яичники различные, с краевым отрывом, сокращаются остаточные яичники).

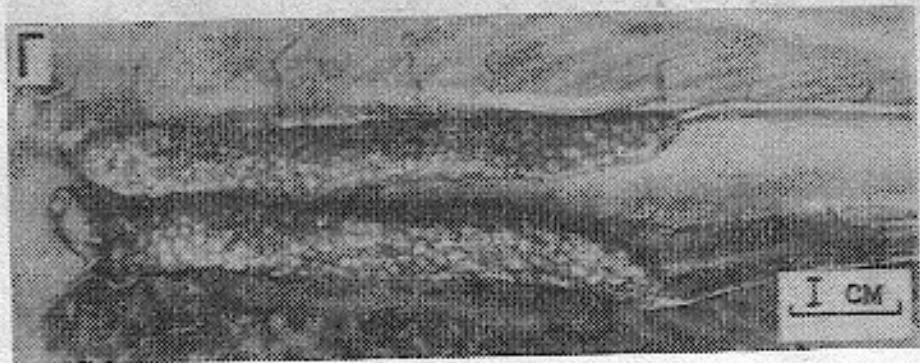
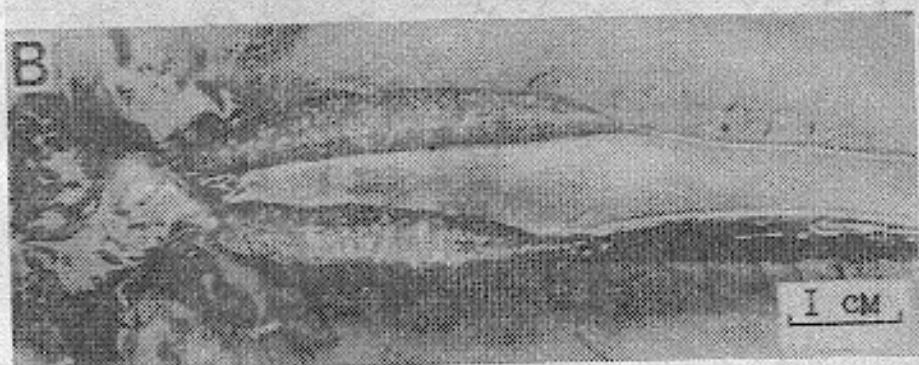
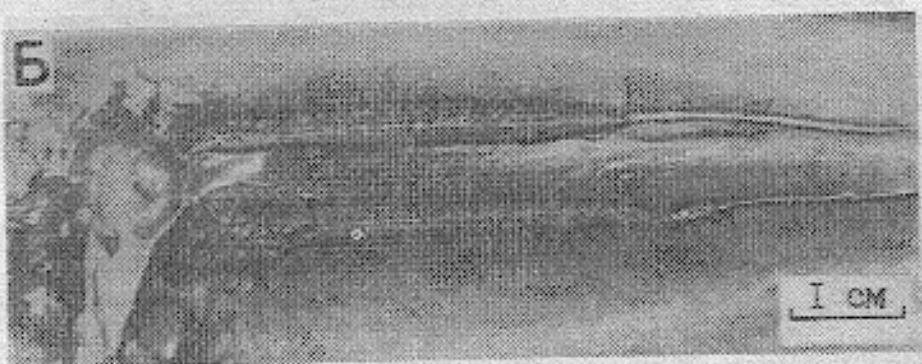
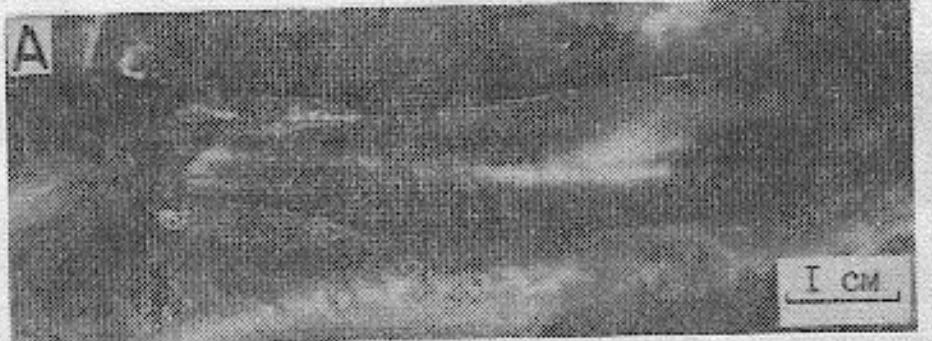


Рис. 27. Внешний вид нитников кумжи на различных стадиях зрелости:
А - II (смкты видаются же различаются); Б - II-III (видны симметрические параллельные блокиевые оболочки).
В, Г - в начале и в конце III стадии.

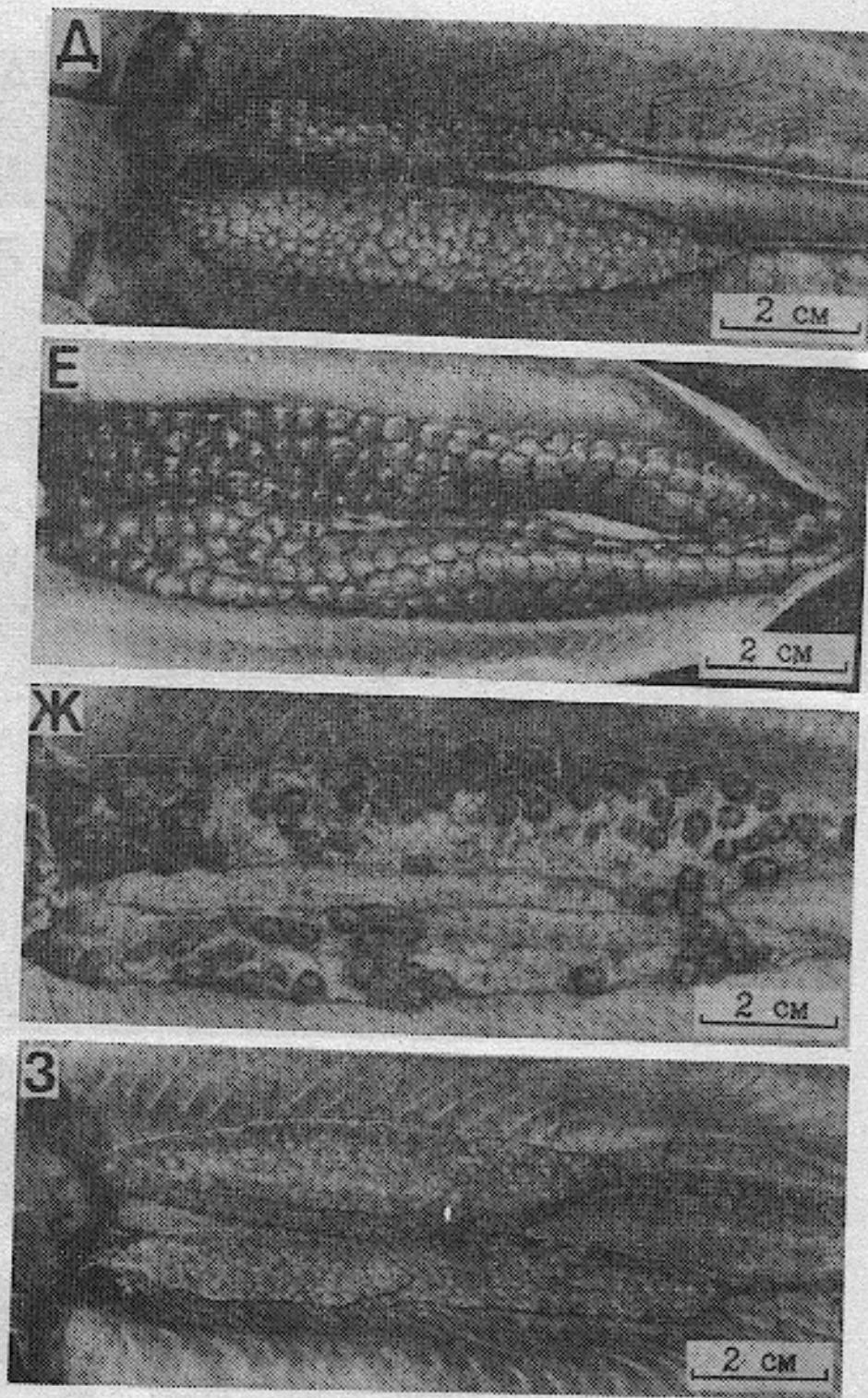


Рис. 27. (продолжение). Внешний вид личинков кумжи на различных стадиях зрелости:

Д — III возраст; Е — IV (обиты полупрозрачные, конечных размеров); Ж — VI-III возраст (состоитие вскоре после завершения куколки; пачкая рыхлые, сократился остаточные яичника, хорошо различаются запустевшие оболочки фолликулов); 3 — VI-III возраст (состоитие через полгода после куколки; оболочка личинков более прозрачная, чем у взрослых созревающих самок).

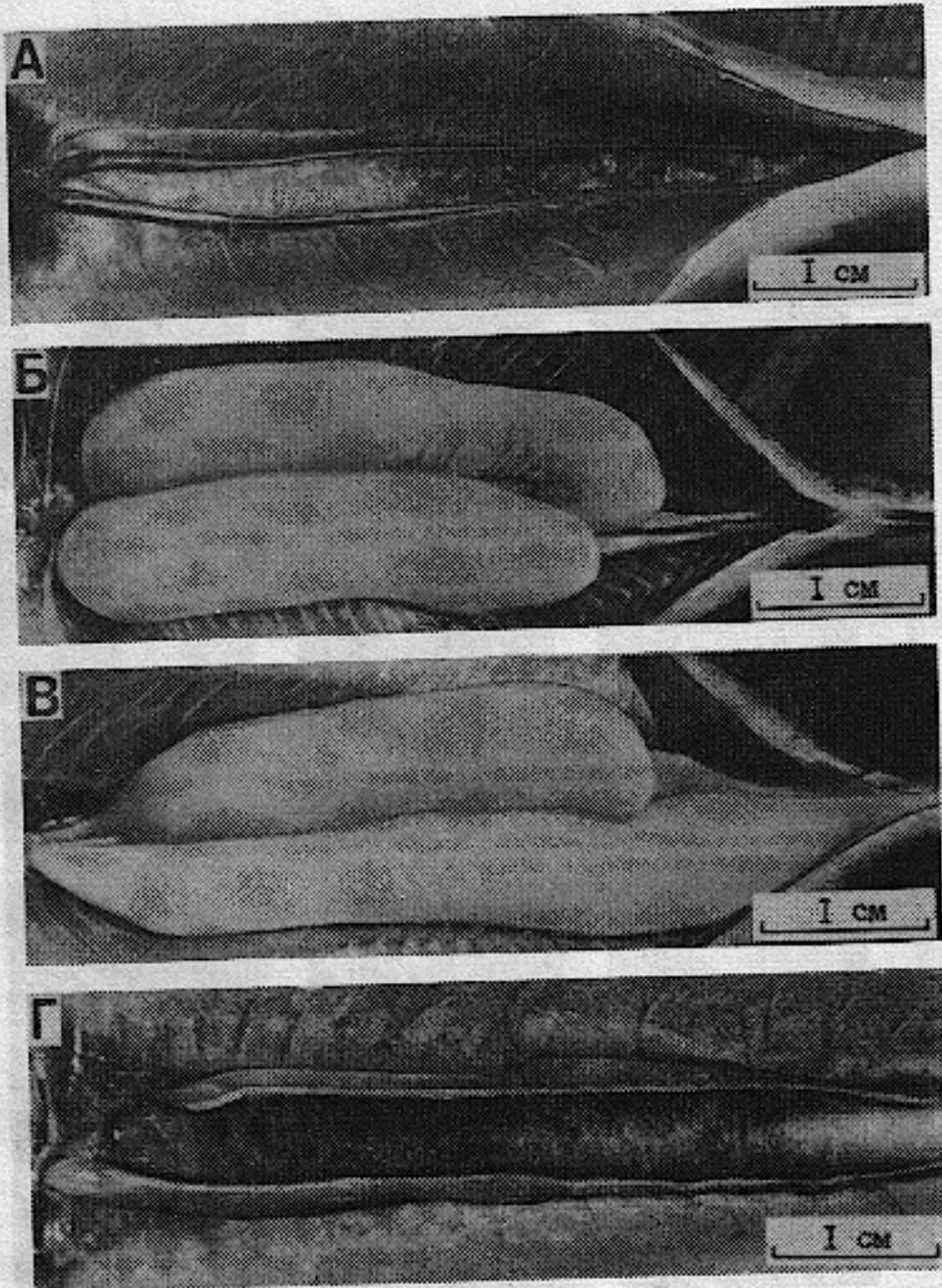


Рис. 28. Внешний вид семенников карликовых самцов атлантического лосося на различных стадиях зрелости:

А — I стадии (выдающееся утолщение в краевом конусе); Б — IV (сперма и семидроводы имеются в очень малом количестве); В — V (семидроводы расширяются, содержат большое количество спермы); Г — при сокращении в форме «концепции спиралестезии» (семенники исключительно утолщены, бледные из-за изъядающего протока).

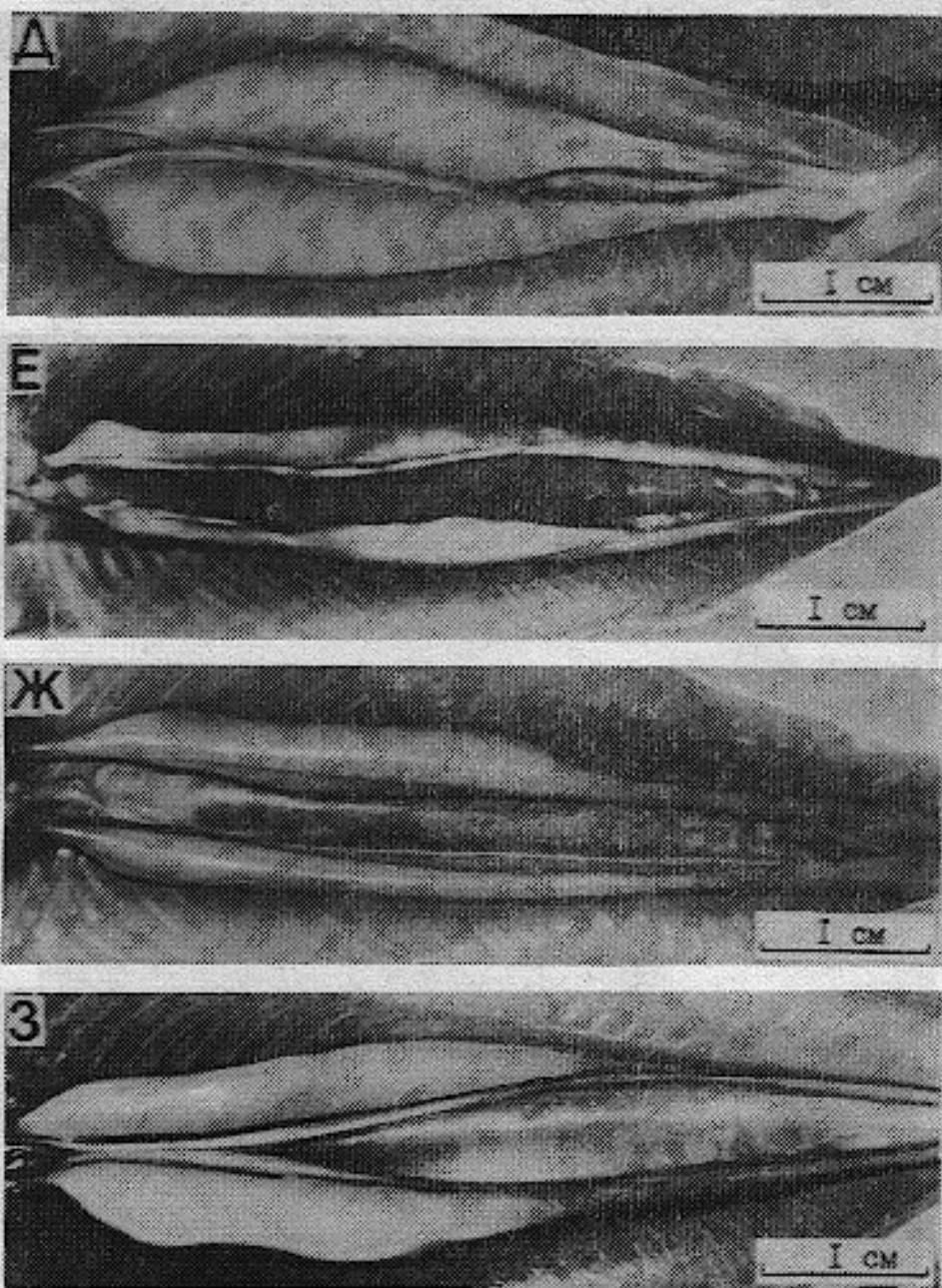


Рис. 28. (продолжение). Внешний вид семенников карликовых самцов ятлантического лосося на различных стадиях зрелости:

Д — Е — VI—I (степени семенников постепенно сгущаются; отмечается различное количество остаточной жидкости; киовидные протоки и семипроводы расширены); Ж — VI-II (семенники немногим утолщены, передний край их заострен, киовидные протоки расширены); 3 — VI-III рошай (семенники продолжают увеличиваться в размерах, семипроводы остаются расширеными).

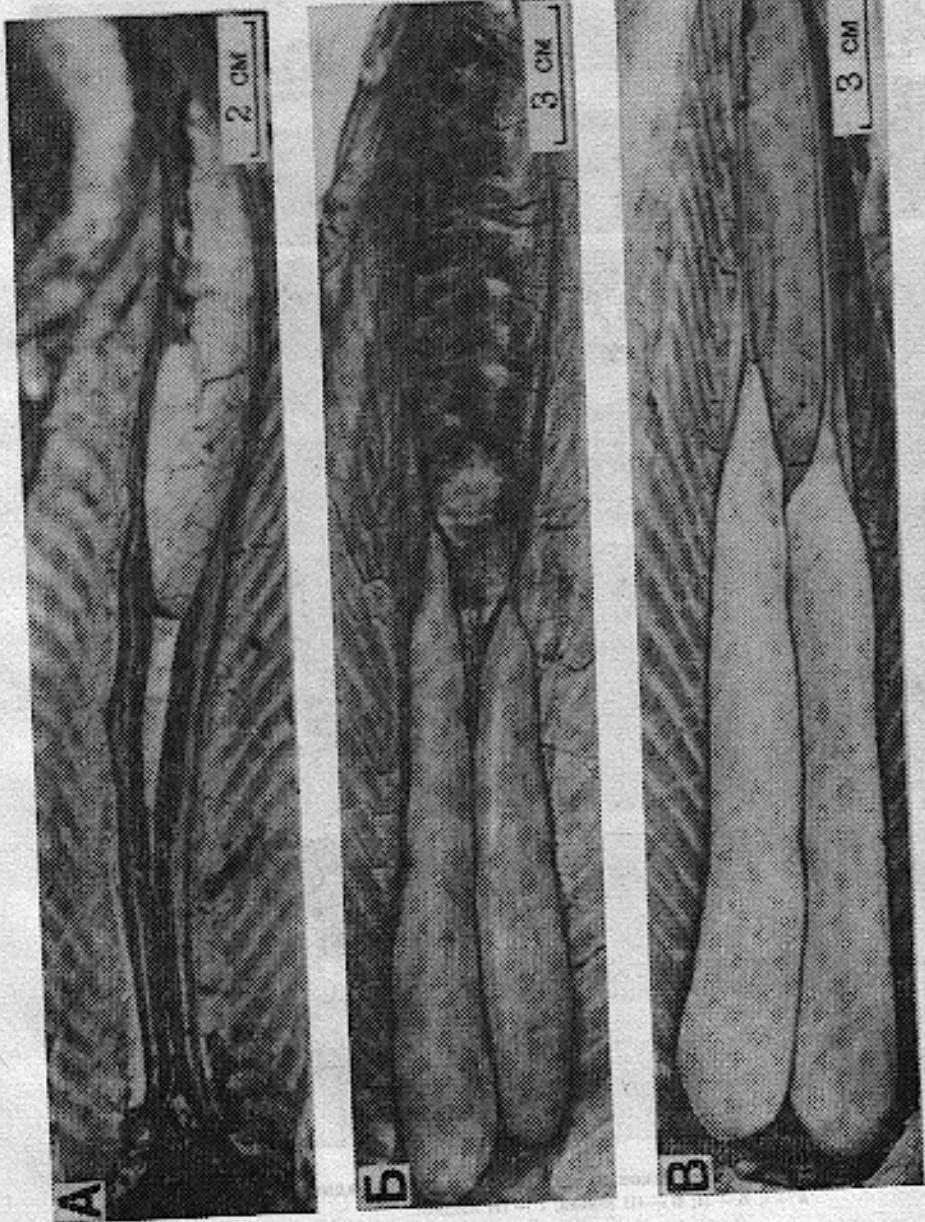


Рис. 28. Внешний вид семенников крьтых прокладок атлантического лосся на различных стадиях зрелости:
A — молодой; B — III раны; В — III поздней.

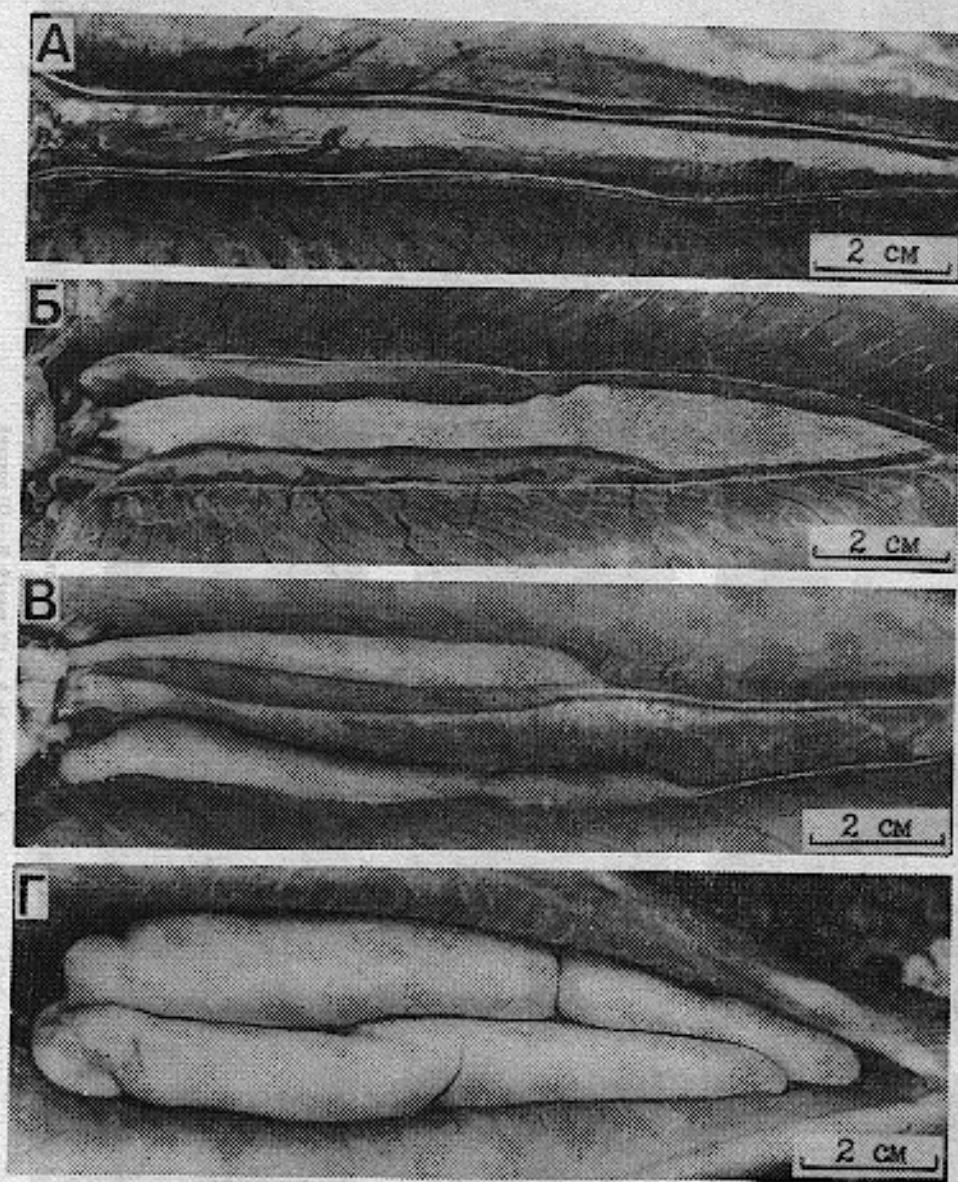


Рис. 30. Внешний вид семенников кумжи на различных стадиях зрелости:
А — I; Б — II; В — III ранней; Г — III поздней.

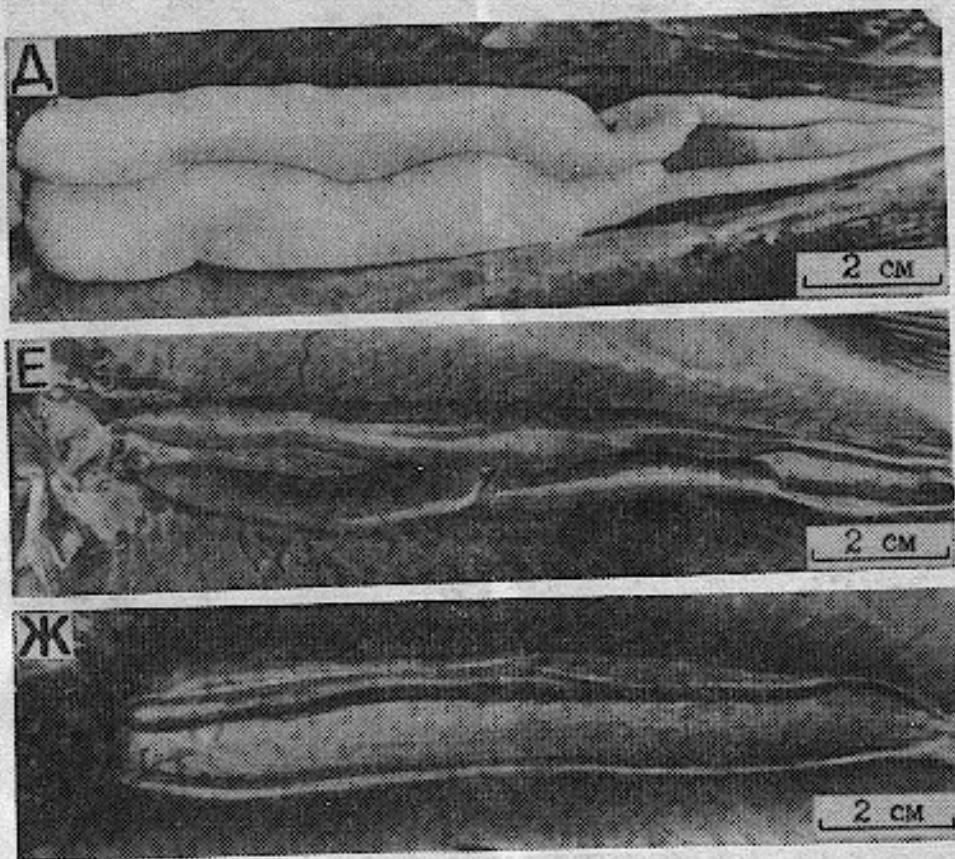


Рис. 30. (продолжение). Внешний вид семенников кумия на различных стадиях зрелости:

Д — V (видимо картинообразные кисты в нижней части семенников и расширенные семизводы, эякуляционные спираль); Е — VI-I кастрият (семизводы остаются расширенными); Ж — при созревании и форме «копыта стернотоцеза».

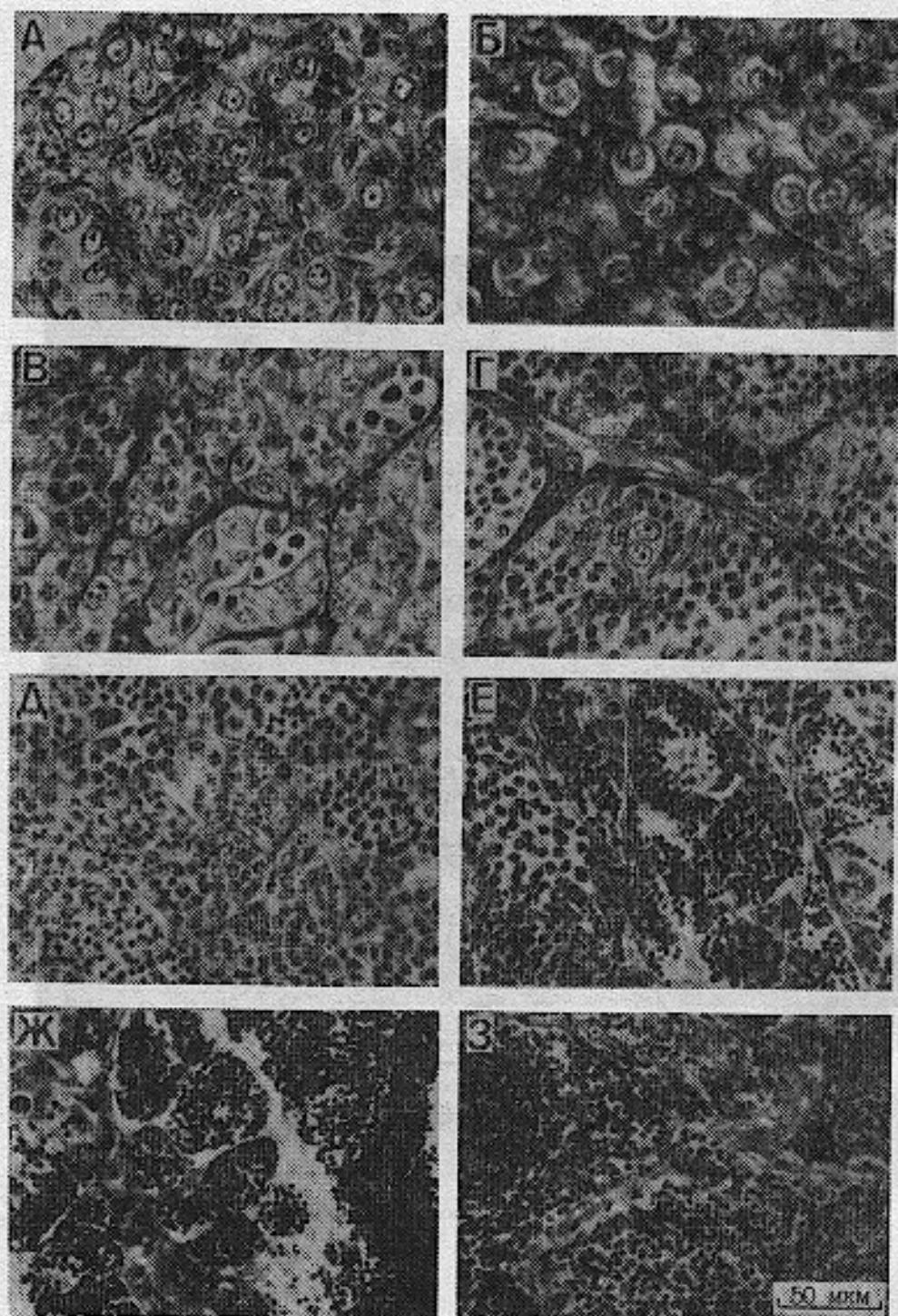


Рис. 31. Участки семенников атлантического лосося на различных стадиях зрелости:
А — I икотиной; Б — II; Г — III ранней; Д, Е — III поздней; Ж — IV; З — V.

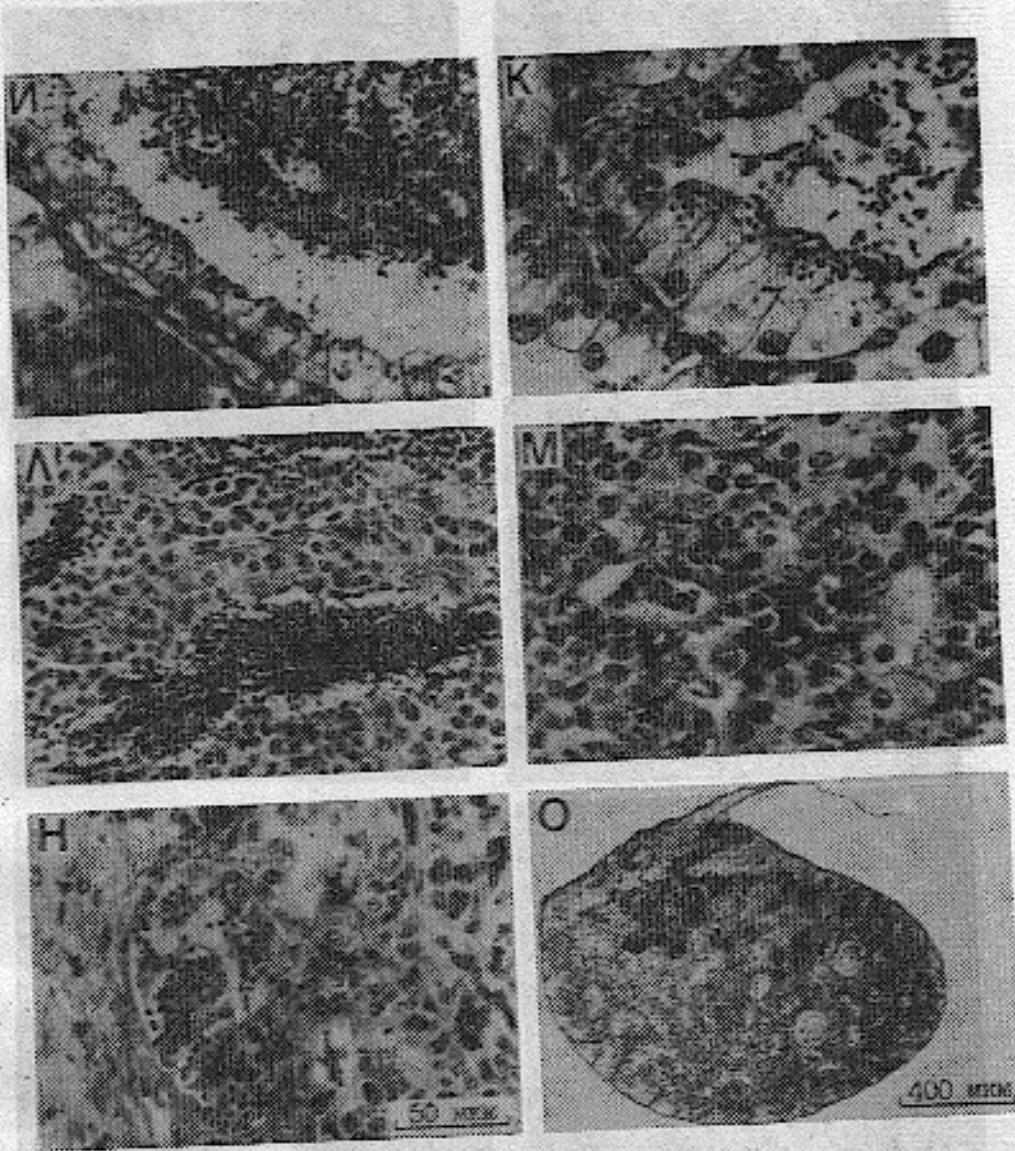


Рис. 31. (продолжение). Участки семенников атлантического лосося на различных стадиях зрелости:

И, К — VI—I неоктиной (остаточки спермиев достоверно фагоцитируются фолликулярными клетками; фолликулярный эпителий, выстилающий канулы, из уплотненного становится столбчатым); Ж — VI—II (по первому краю канала представлены шары с яйцами, в том числе митотически делящимися; в просветах соприкасаются остаточные спермиин); М — VI—I неоктиной (пропуск ретриовулканического канала; представлена спираль; в просветах спиральной канала еще сохраняется яйцеклетка); Н — единичные шары со сперматогониями и ткань семенника, сперматогенеза и формы «кониций сперматогенеза»; О — поперечный срез семенника, сохраняющего в форме «кониций спермиев» (единические шары со сперматогониями и яйцеклетками, сохраняющие в форме цитодиализмического роста).

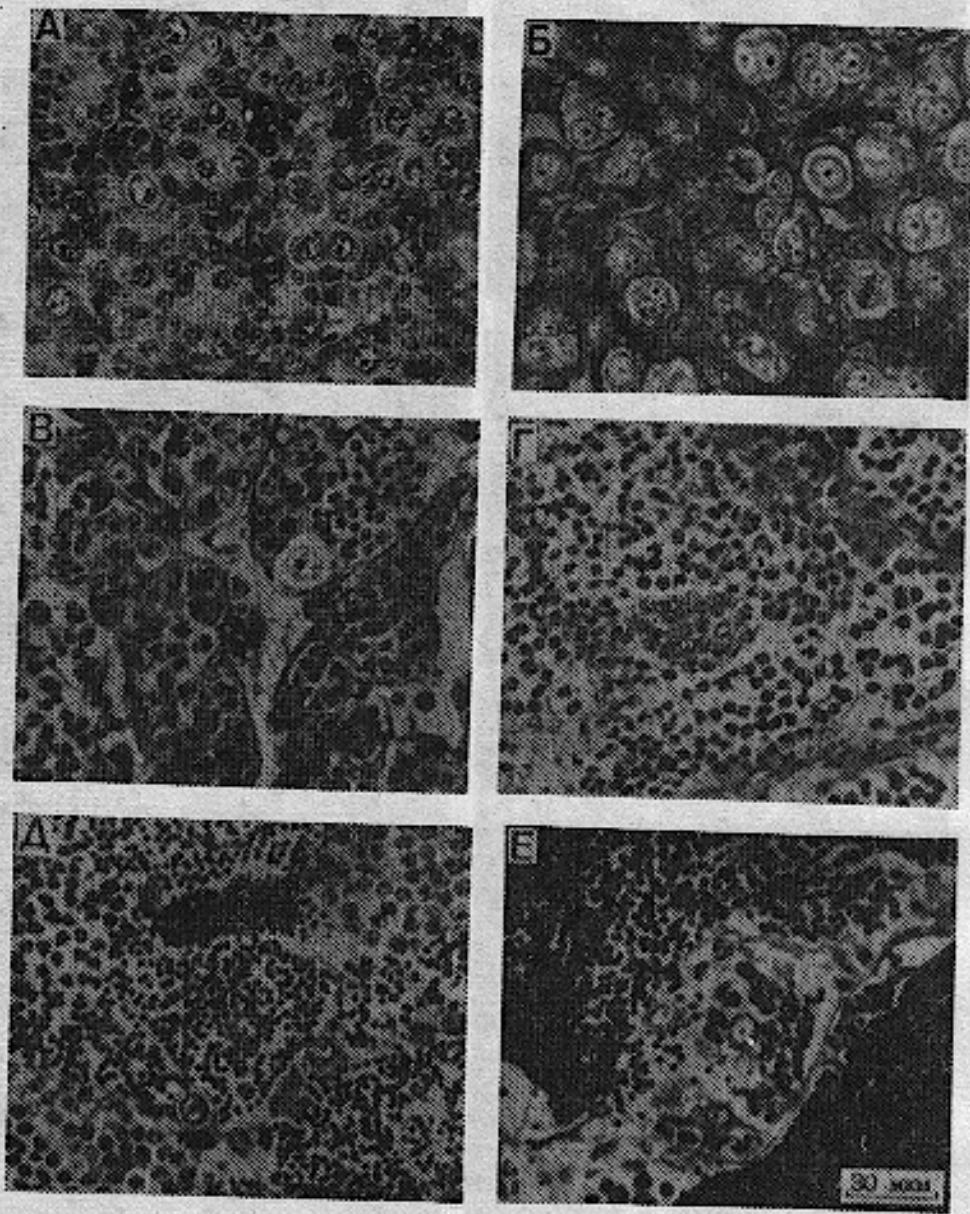


Рис. 32. Участки семенников кумжи на различных стадиях зрелости:
А — I неактивный (представители сигA_1); Б — I активный (пребывают сигA_1); В — II (формируются яйцы с сигB , встречаются еще сигA_1); Г — III ранний (представители яйцы с сигB); Д — III поздний (представители яйцы с спи , сигA_1 и отдельные сигA_2); Е — IV (представители спи , митозное деление в просветах акнуд, * отдельные сигA_2)

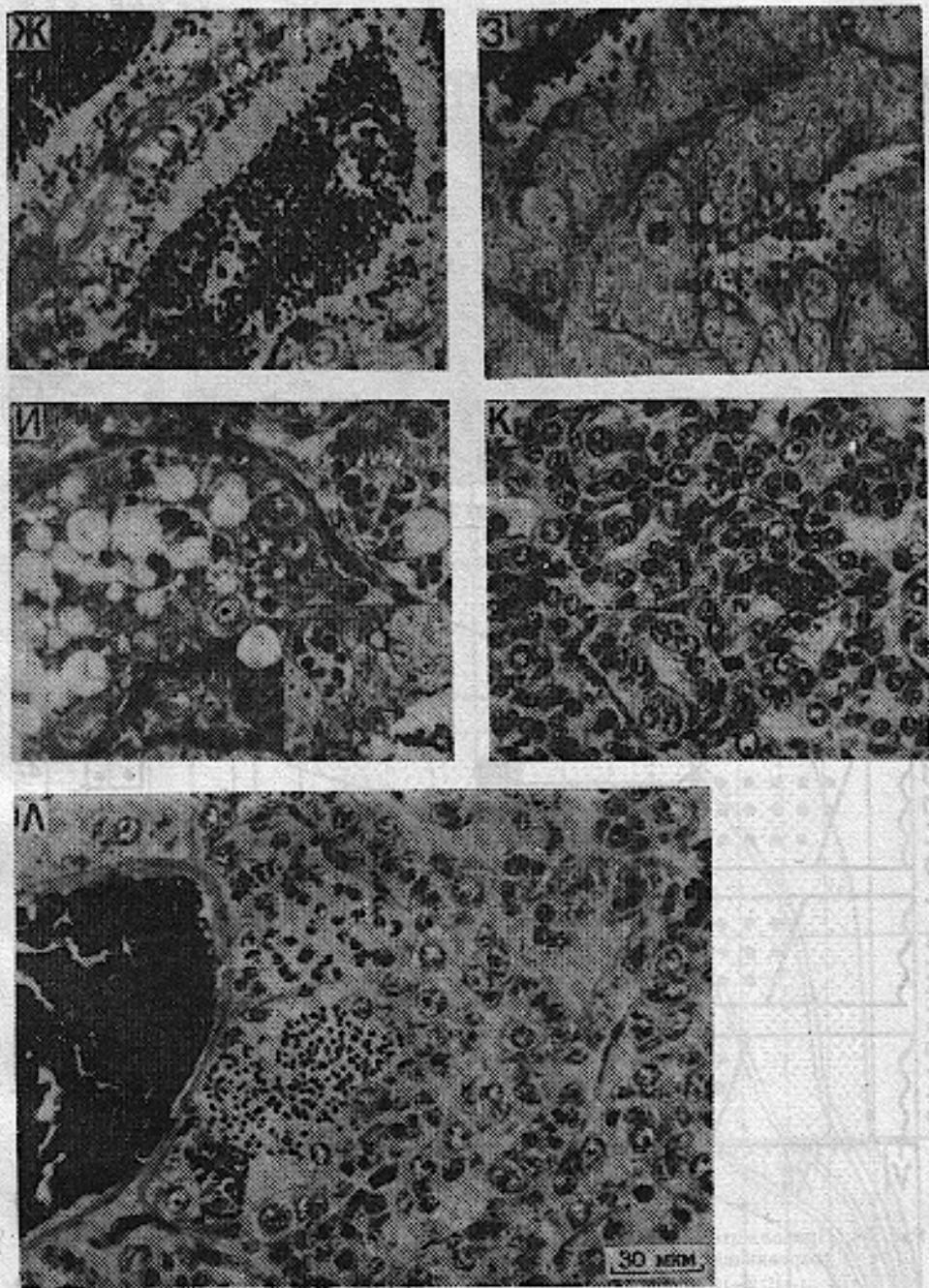


Рис. 32. (продолжение). Участки семенников курицы на различных стадиях зрелости: Ж, З — VI—I волны (фагоцитоз остаточных сперматических клетками фолликулярного эпителия, трофисты замещаются, количество сиГЛ_с увеличивается за счет иногенитальных делений); И — VI—II (появляются цисты с сиГБ, представлены пузыреподобные клетки фолликулярного эпителия с иногенитальными ядрами); К — VI—I неактивной (продолж репродуктивного цикла, предсозадает только сиГЛ_с); Л — «спонтика сперматогенез» (малочисленные писты с сиГ и сиГЛ вблизи головной артерии, основную массу генеративной ткани составляют сиГЛ_с).

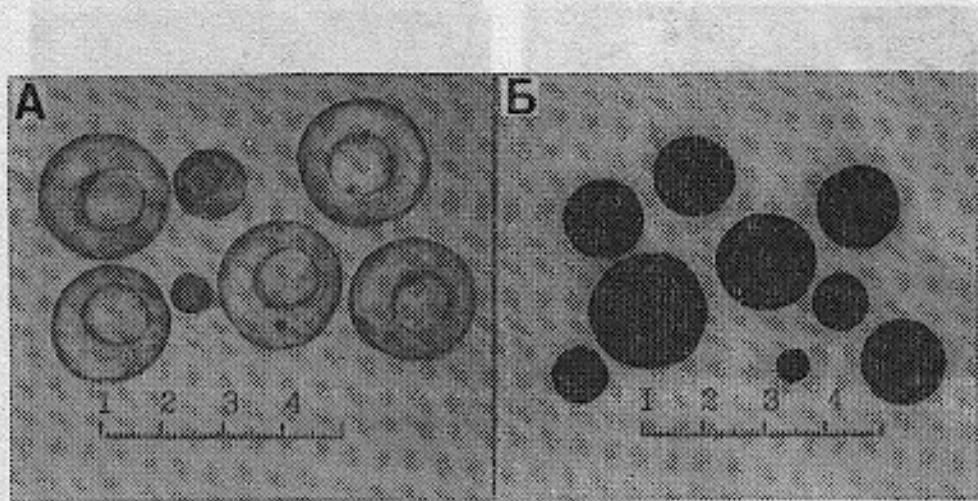


Рис. 33. Измерение ооцитов на временных препаратах с помощью окуляр-микрометра:
А — нефиксированные, Б — фиксированные в жидкости Буина.

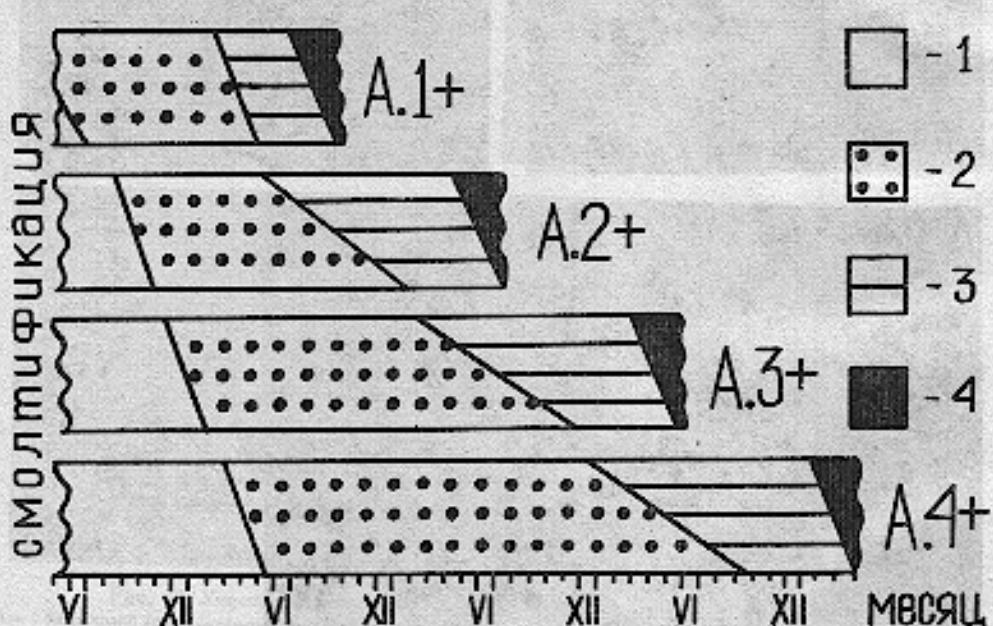
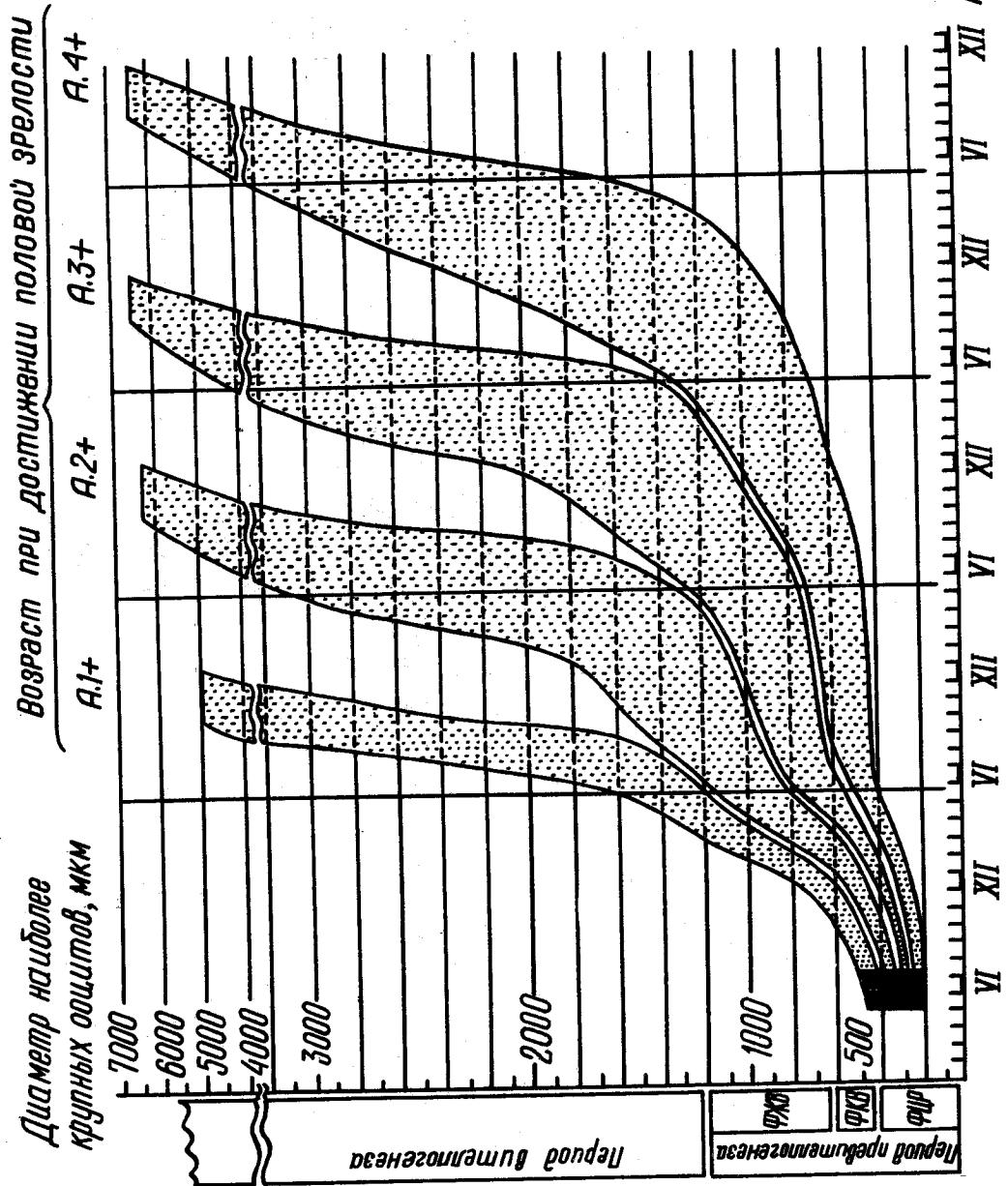


Рис. 34. Продолжительность стадий зрелости гонад в половом цикле самок лосося, созревающих через различное число лет после смолтификации:
1—II, 2—III, 3—III, 4—IV и V стадии зрелости яичников.

Продолжительность каждого зреющего яйца в половом цикле самки лосося, созревающей через различное число лет после смолтификации, выражена в виде горизонтальной линии, длина которой соответствует числу лет, прошедшим с момента смолтификации до полного созревания яиц. Каждый годовой зреющий яйцо имеет определенное количество яиц, соответствующее определенному зреющему яйцу. Время созревания яиц в зависимости от количества лет, прошедших с момента смолтификации, выражено в виде горизонтальной линии, длина которой соответствует числу лет, прошедшим с момента смолтификации.

Рис. 35. Схема дифференциации самок лосося с неодинаковым темпом развития ооцитов на созревающих через различное число лет после смытой фиксации. Здесь и на рис. 36—38 сплошной черной штриховкой обозначены диапазоны для ооцитов, характерные для смол- тов.



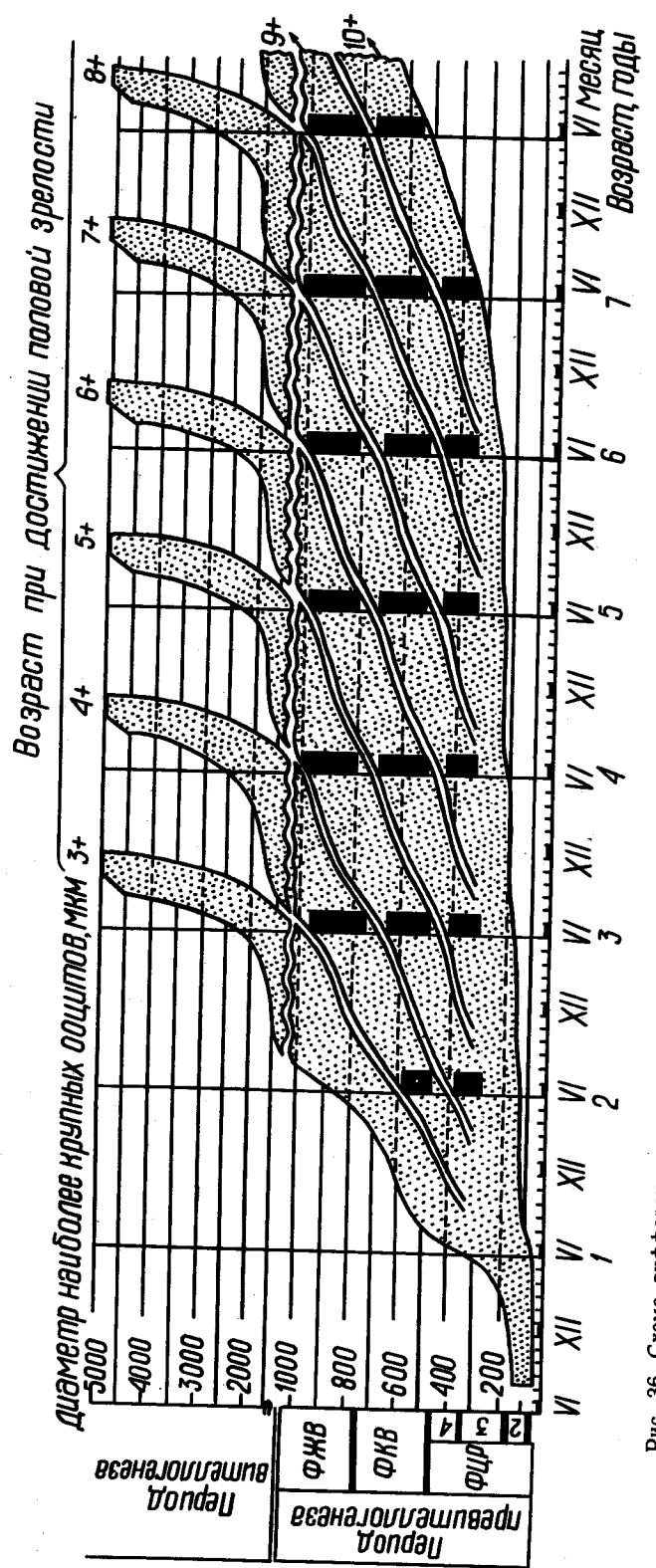
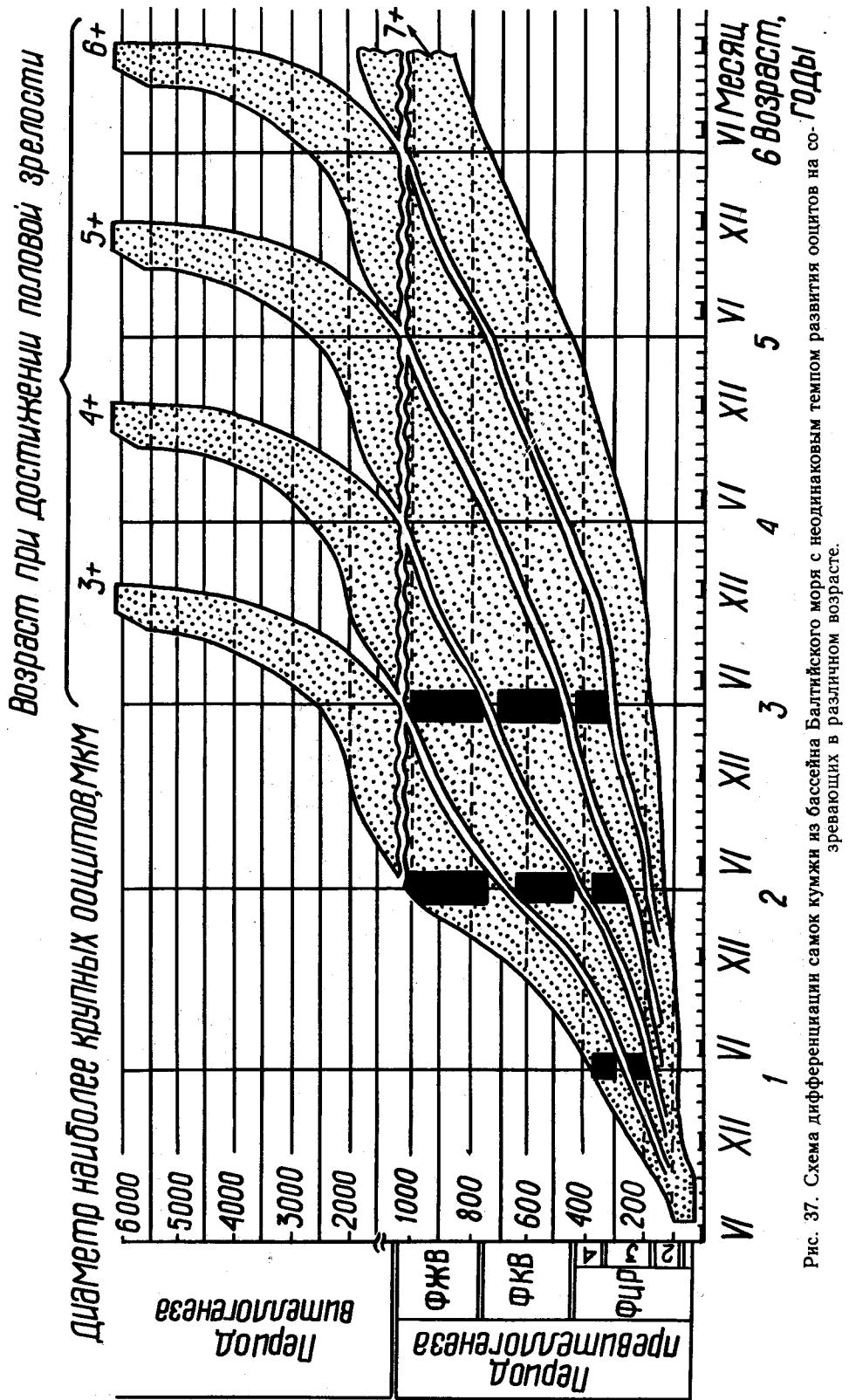


Рис. 36. Схема дифференциации самок кумки из бассейна Белого моря с неодинаковым темпом развития ооцитов на созревающих в различном возрасте.



85

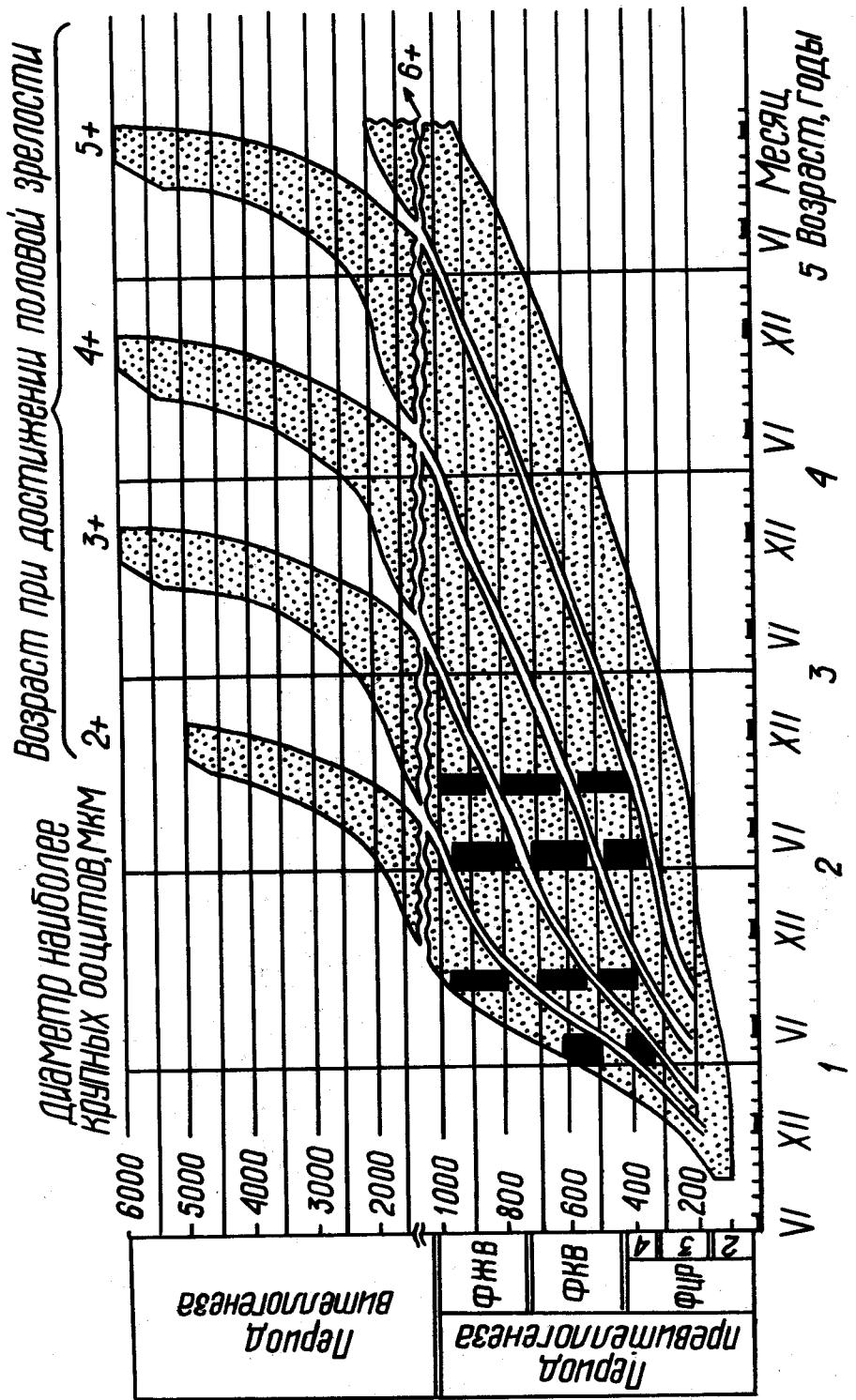


Рис. 38. Схема дифференциации самок кумжи из бассейнов Каспийского и Черного морей с неодинаковым темпом развития ооцитов на созревающих в различном возрасте.

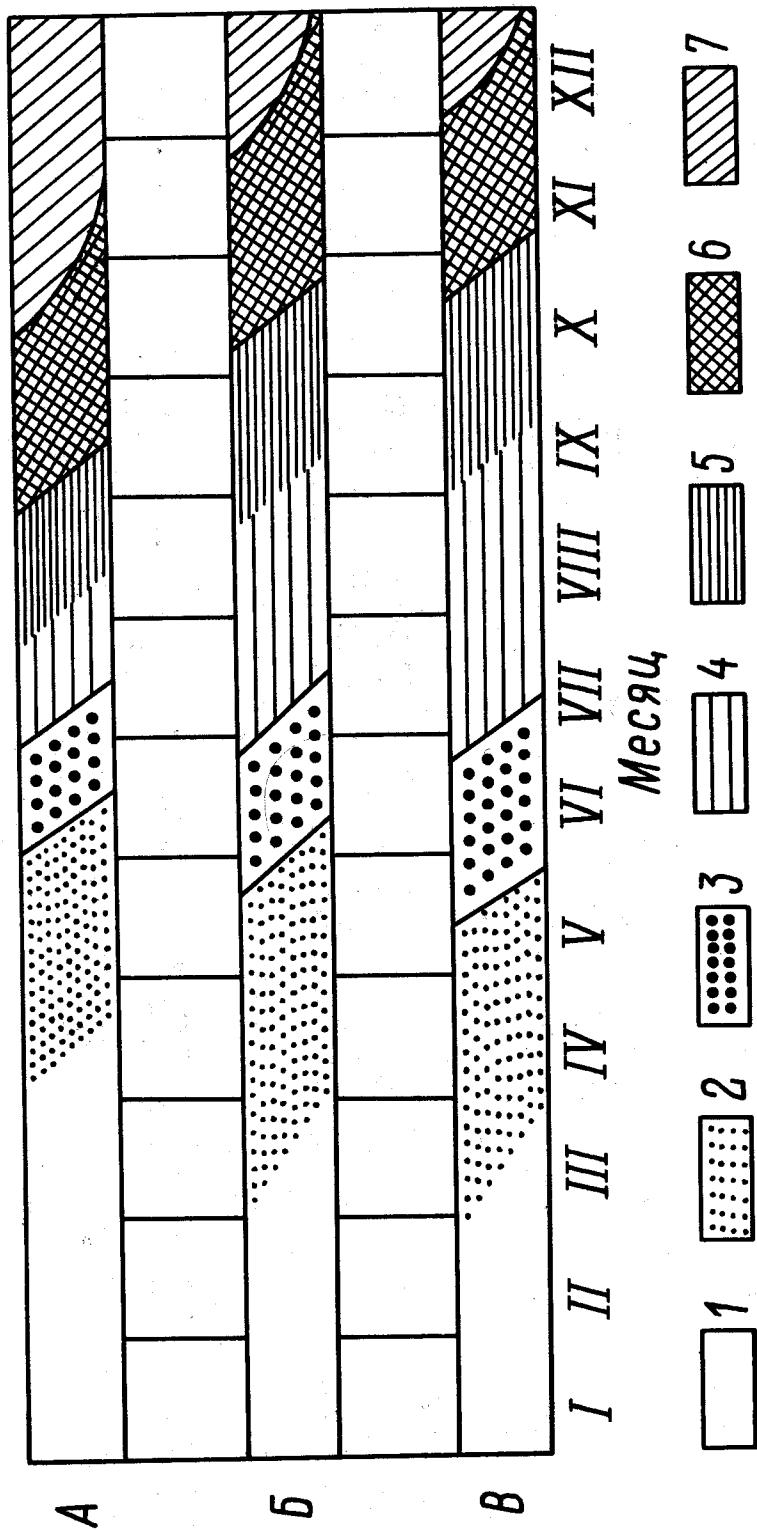


Рис. 39. Продолжительность стадий зрелости гонад в половых циклах карликовых самцов лосося из различных частей ареала:
 А — бассейн Белого моря, Б — бассейн Балтийского моря (Северо-Запад); В — то же (Прибалтика); 1—6 — стадии зрелости: I — неактивная, 2—I активная,

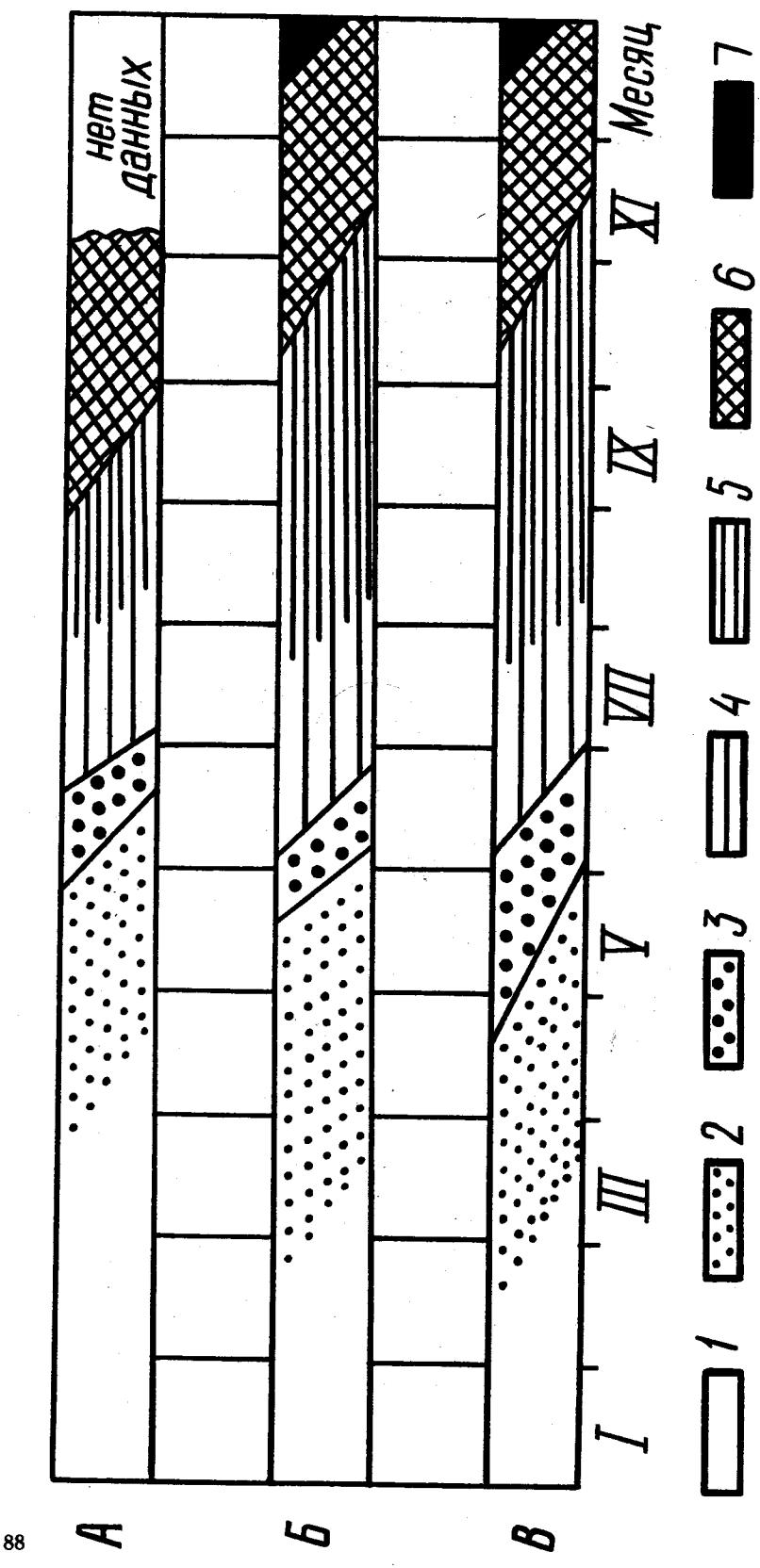


Рис. 40. Продолжительность стадий зрелости гонад в половых циклах самцов кумжа из различных частей ареала:
A — бассейн Белого моря; B — бассейн Балтийского моря; В — бассейн Каспийского и Черного морей; 1—6 — стадии зрелости: 1 — I неактивная, 2 — II активная,
3—II, 4 — III ранняя, 5 — III поздняя, 6 — IV и V, 7 — VI—I.

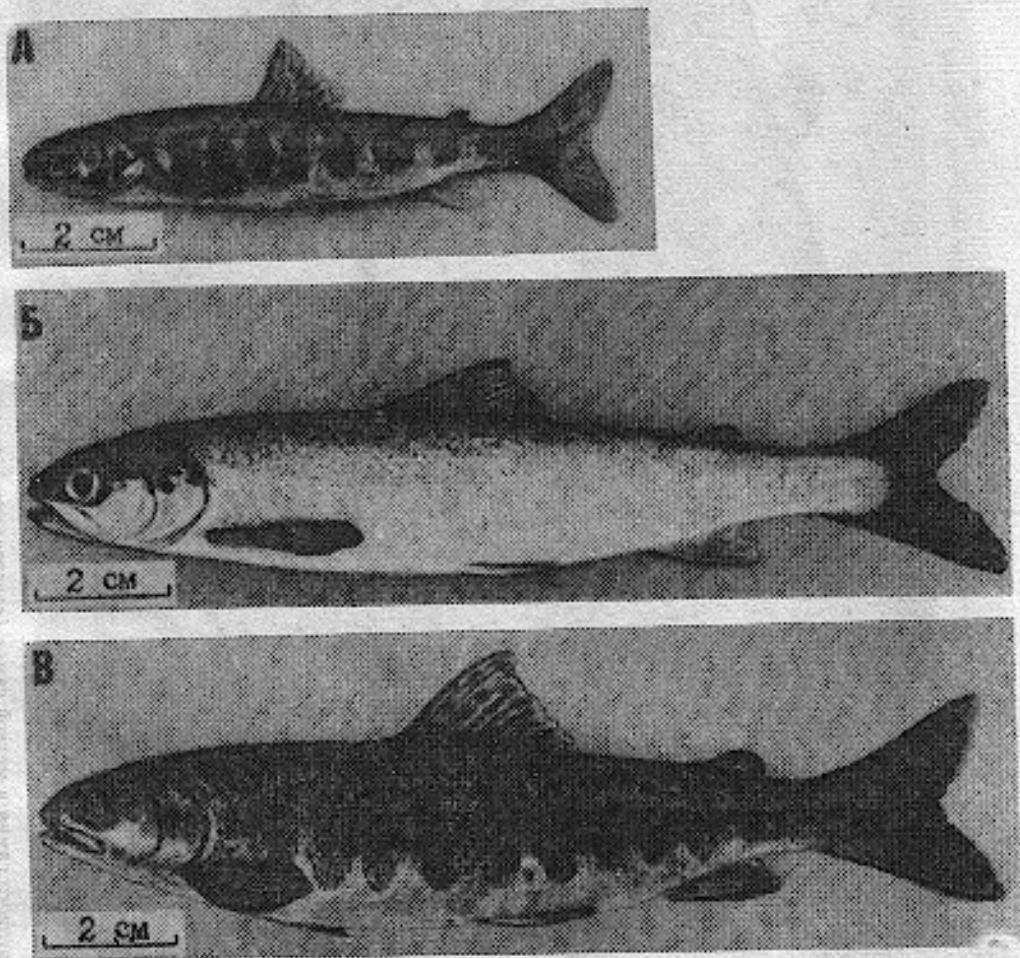


Рис. 41. Внешний вид атлантического лосося в речной период жизни:
А — пестрятка; Б — смоат, В — карлуковый самец.

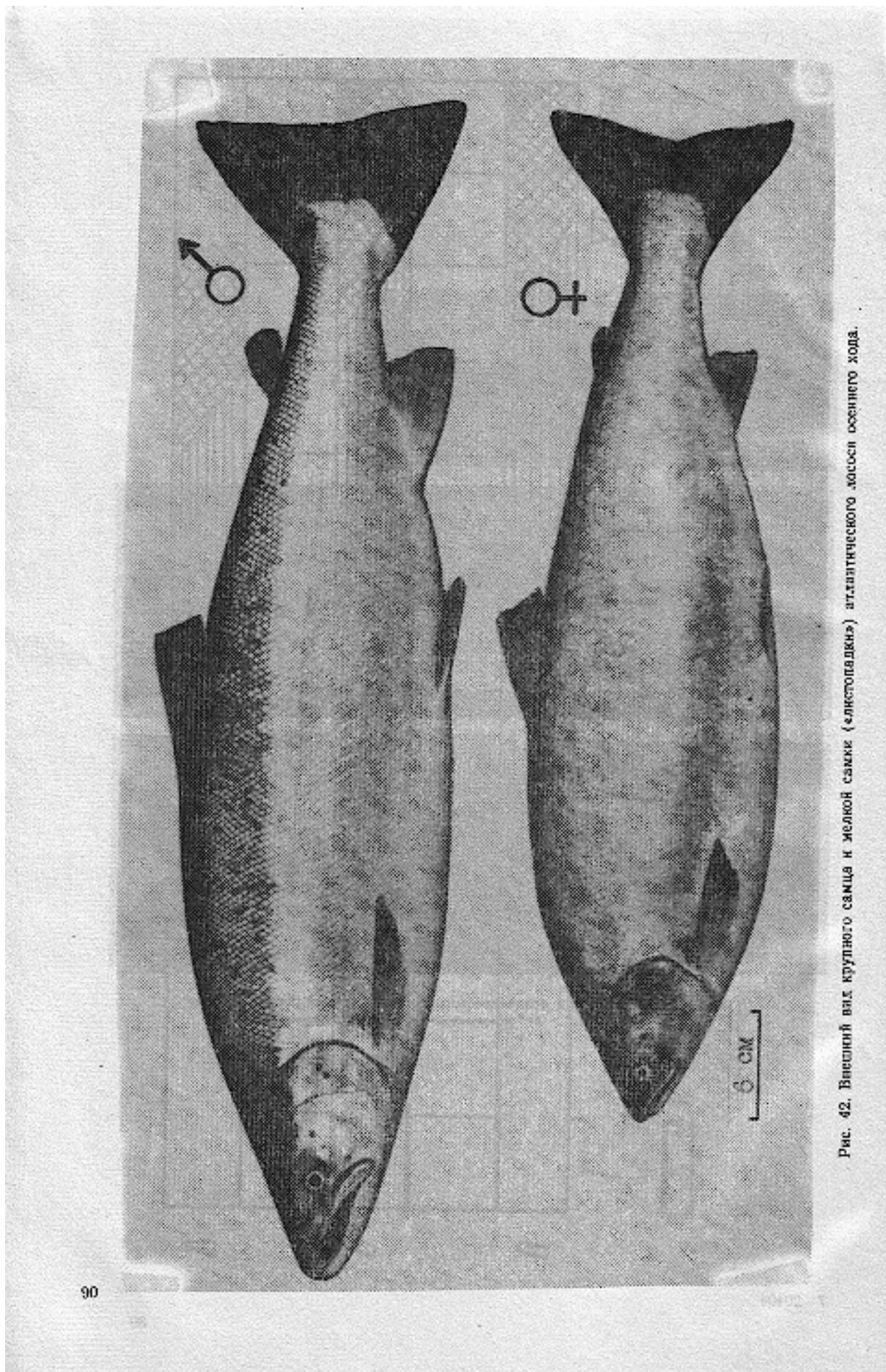


Рис. 42. Внешний вид крупного самца и юной самки («листопадки») атлантического лосося осенне-зима.

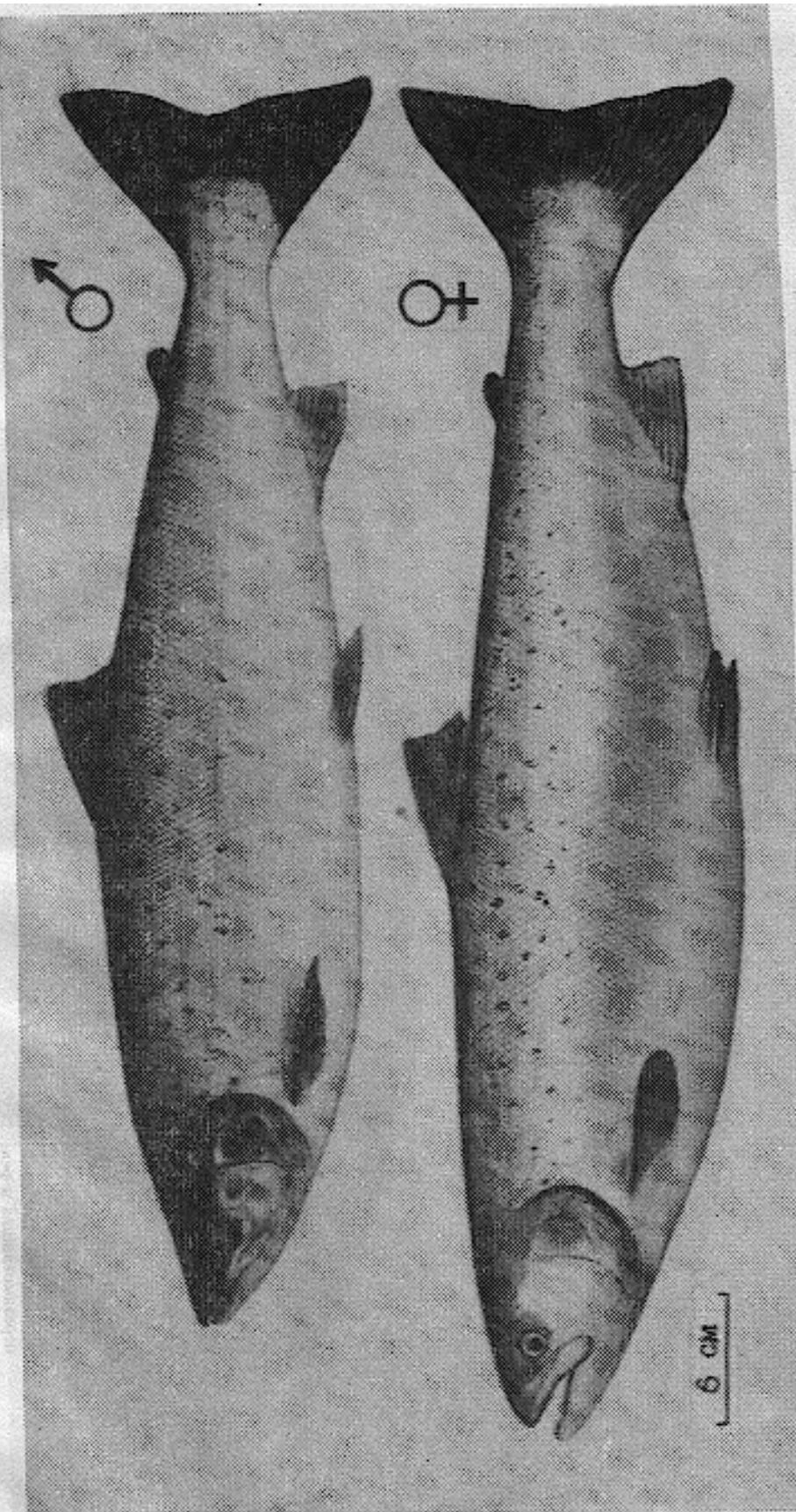


Рис. 43. Внешний вид иеллоу солда (стинда) и самки («закройки») атлантического лосося летнего хода.

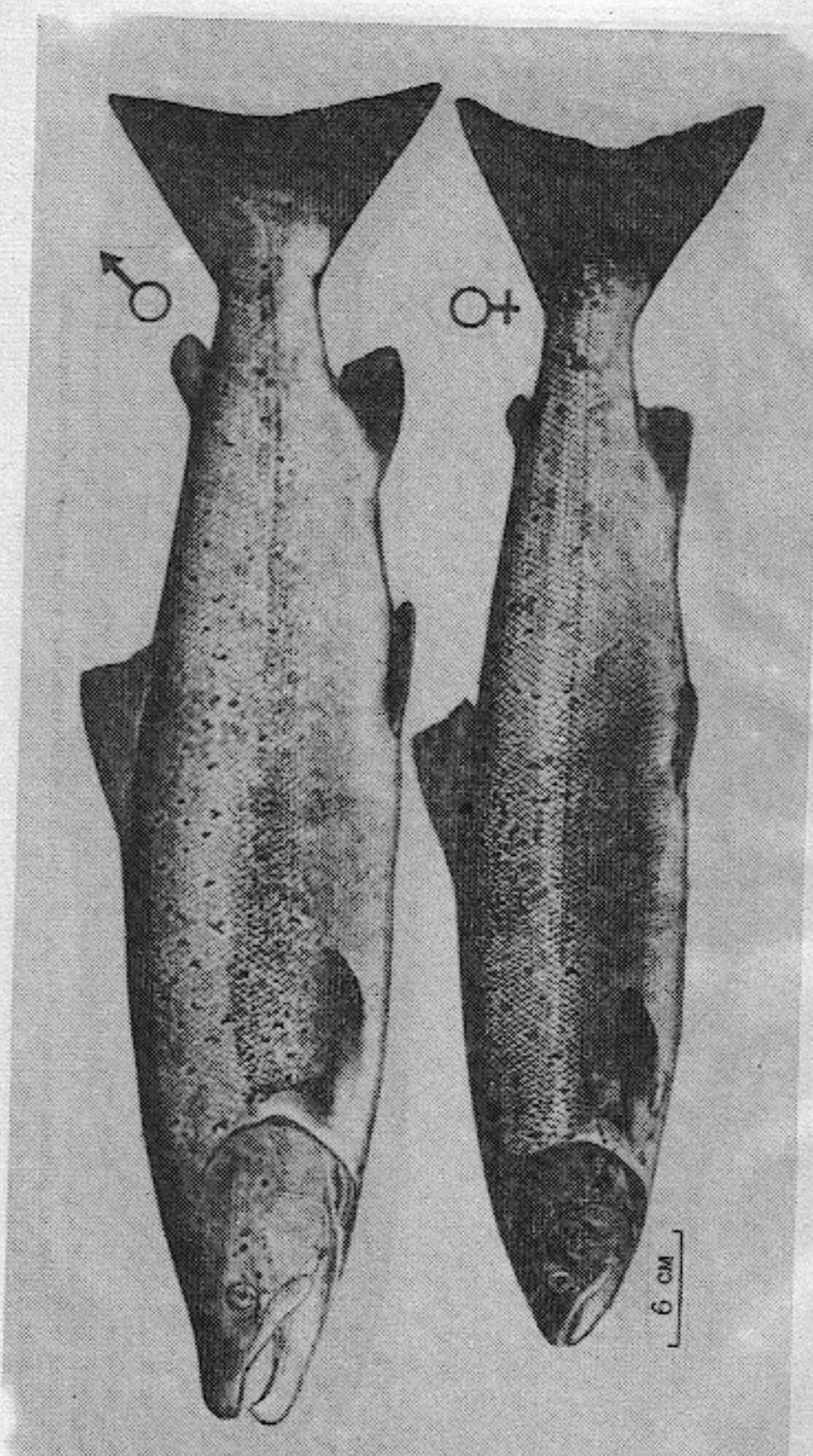


Рис. 44. Внешний вид самца и самки (сальки) атлантического лосося, вернувшихся из моря осенью, а зимой перезимовавших в реке.

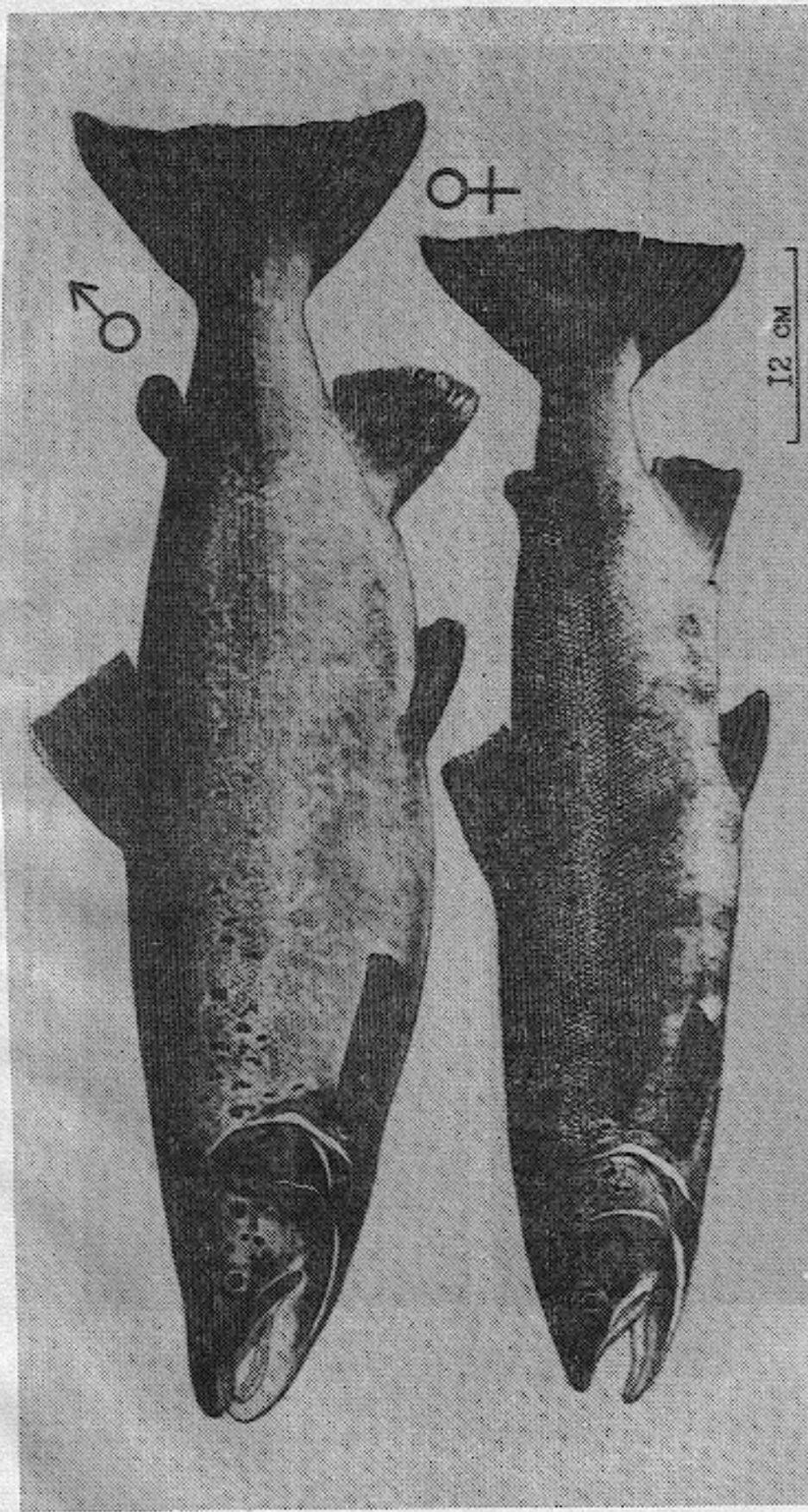


Рис. 45. Внешний вид самца и самки курильского хвостатого ската (хвосты выражены выпуклее).

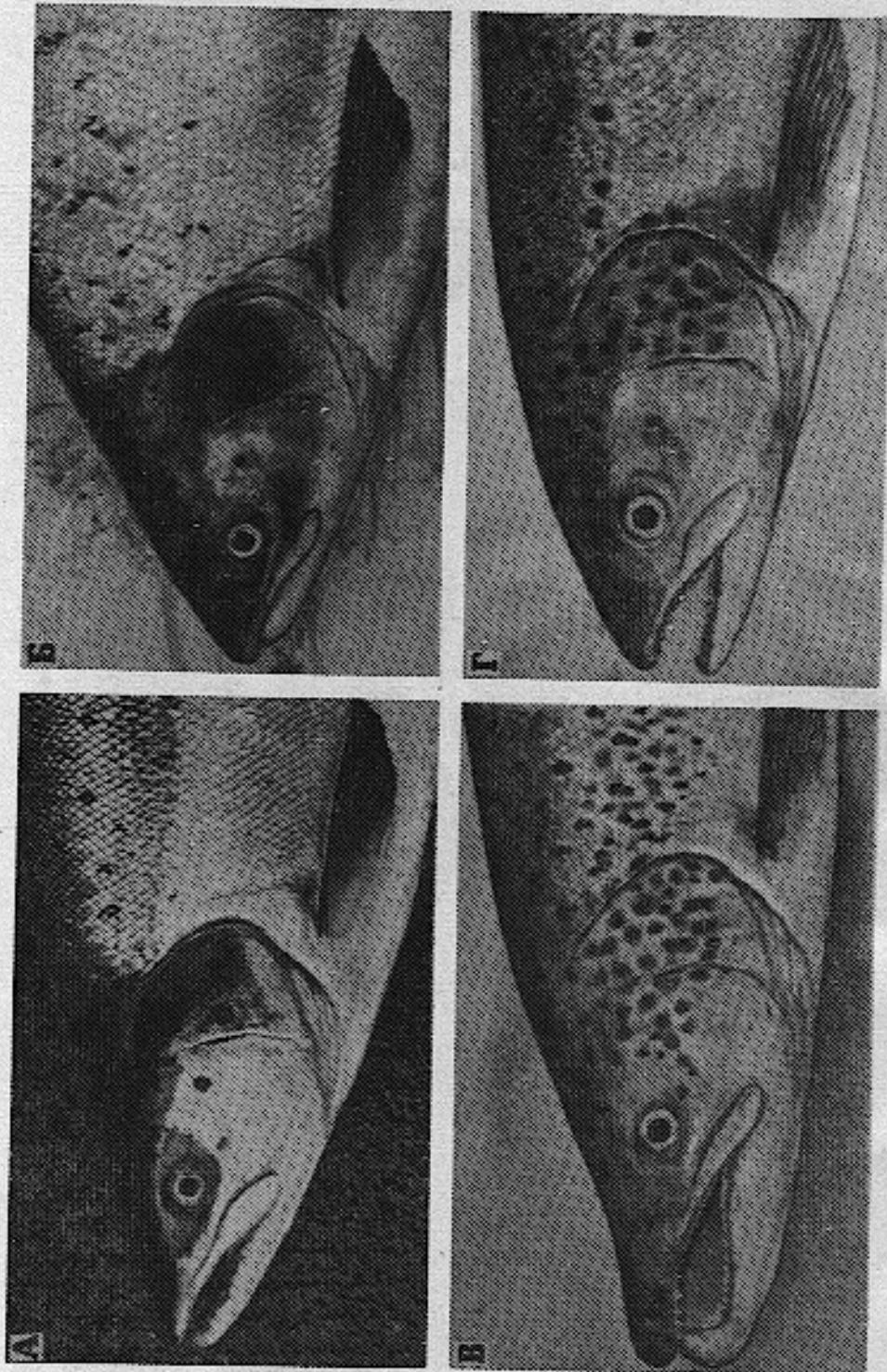


Рис. 46. Головы атлантического лосося:
А — самка синицы, Б — самец чумоплака, В — самка в фронтальном направлении, Г — самка в фронтальном направлении.

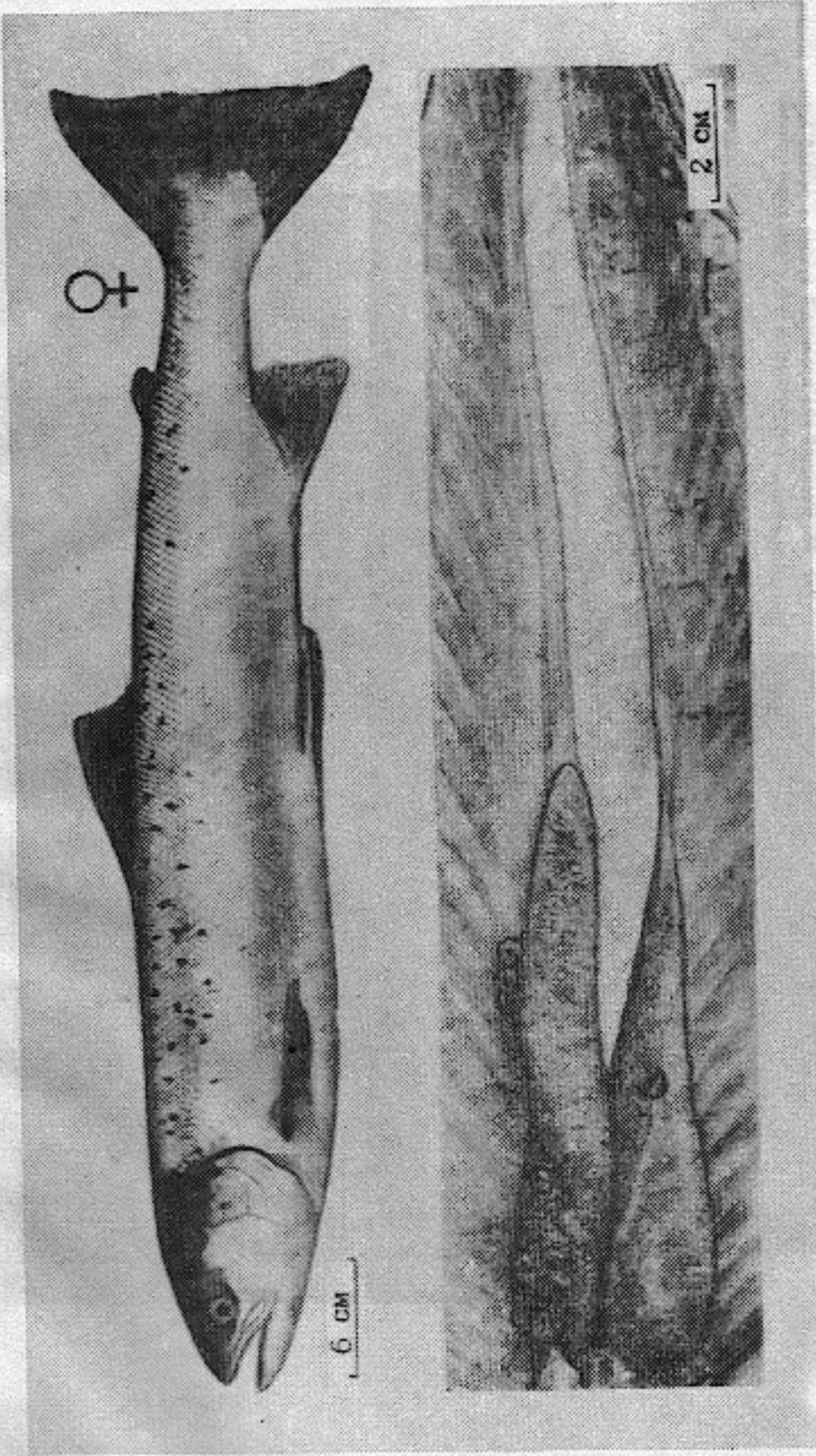
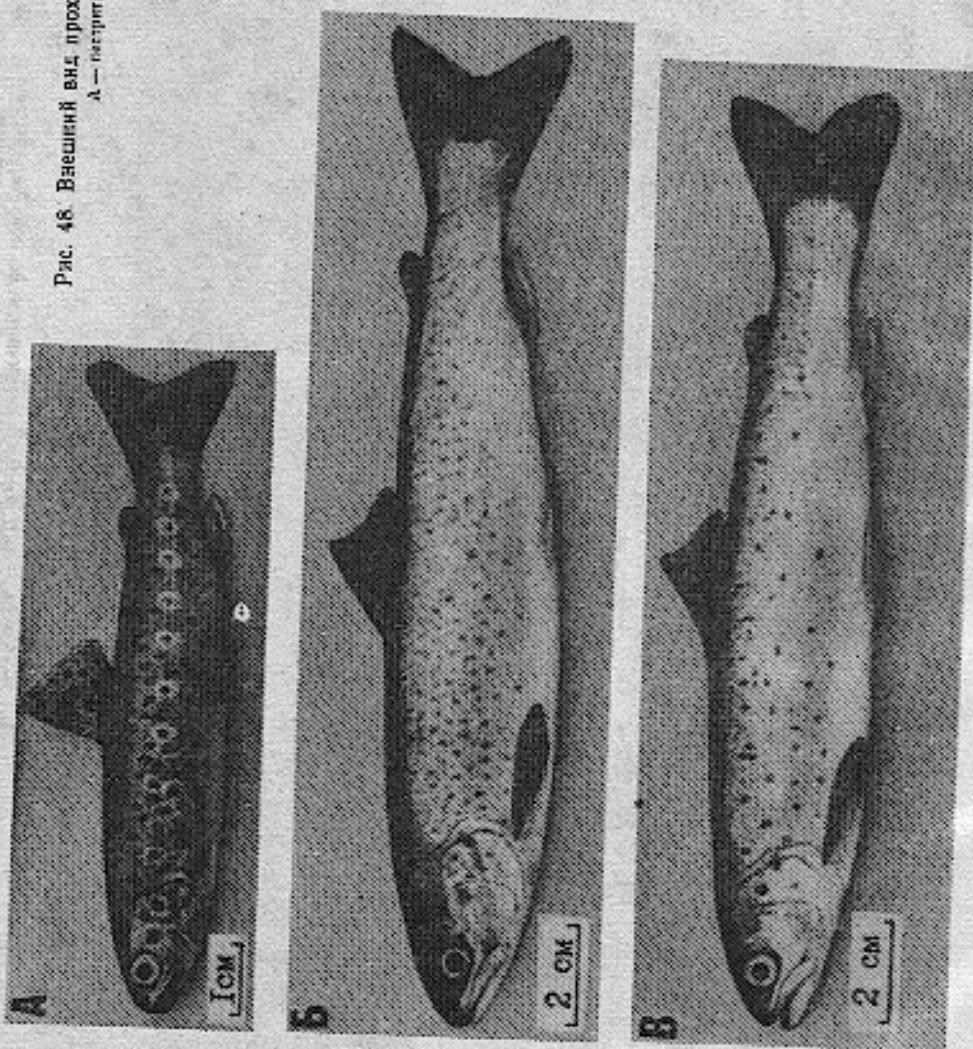


Рис. 47. Внешний вид самки-зимальязи птичниковского хосса и ее яичников весной. Характеры протонистое тело и воссертровщенное серебристое окраска. В полости тела остаточные икринки.

Рис. 48. Внешний вид промысловой кумжи в речной первок житни.
А — погротка; Б — генчек к срыва сильты.



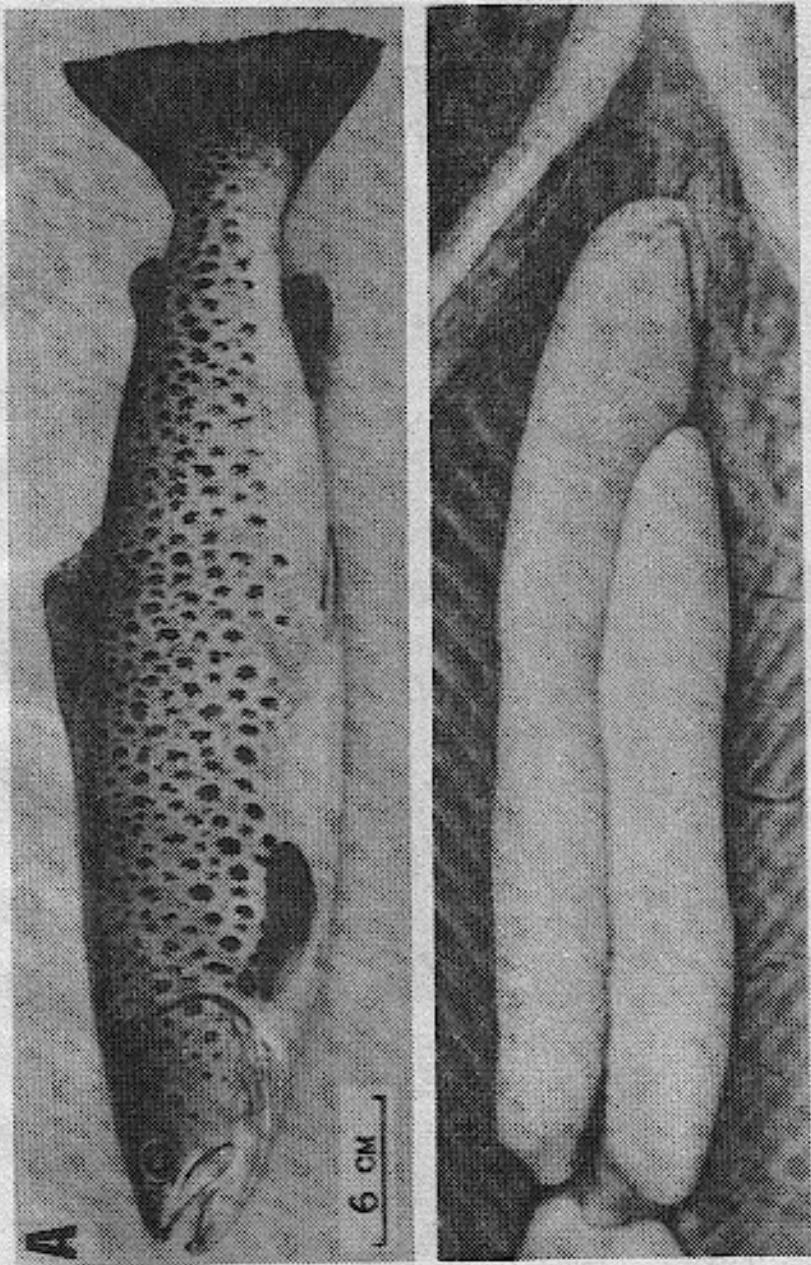


Рис. 49. А. Внешний вид и половые жабры самца прозрачной южки при поспелении в реку осенью в год нереста.

Б. Вид на половые жабры изнутри в момент открытия их в результате вскрытия брюшной полости. Красиво выражены яичники, содержащие яйца в стадии морул, и яичники, содержащие яйца в стадии морул.

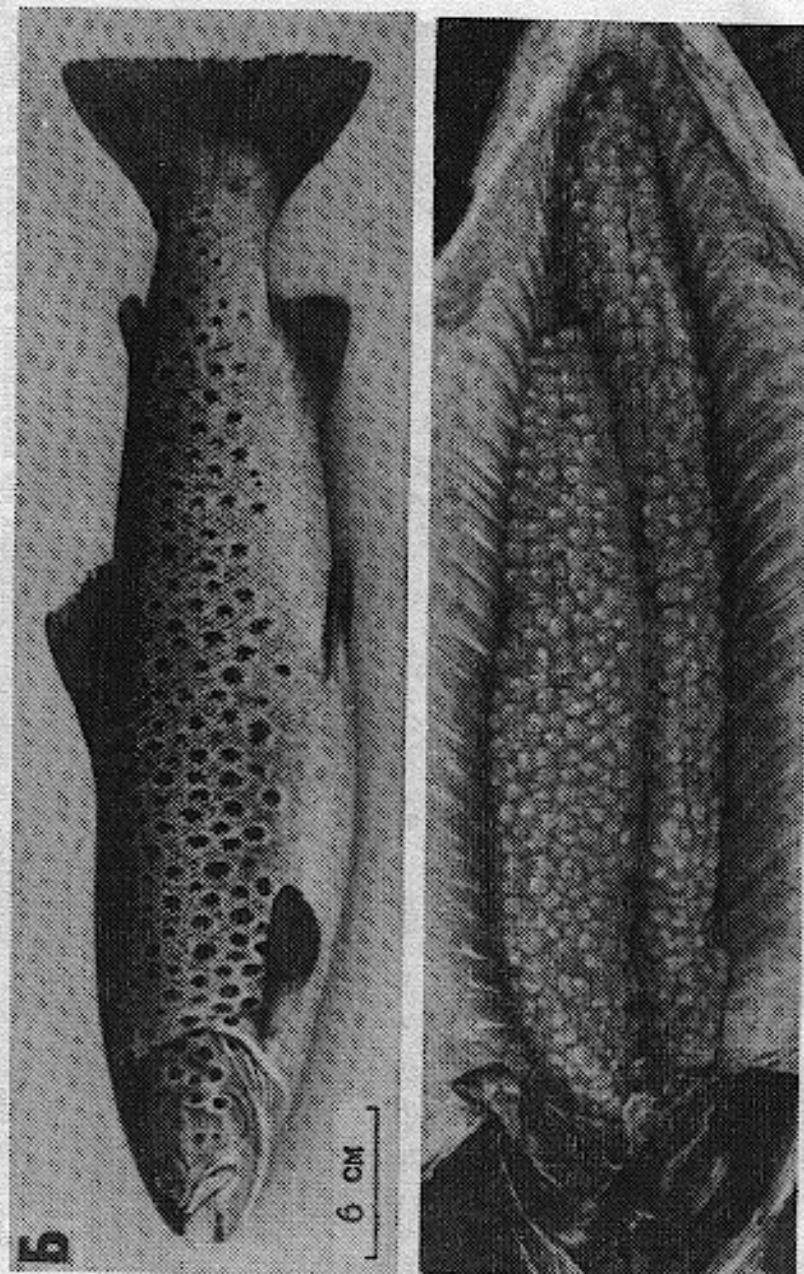


Рис. 49. Б. Внешний вид и полное желтое сияние проходной курицы при позвращении в реку осенью в год нереста.

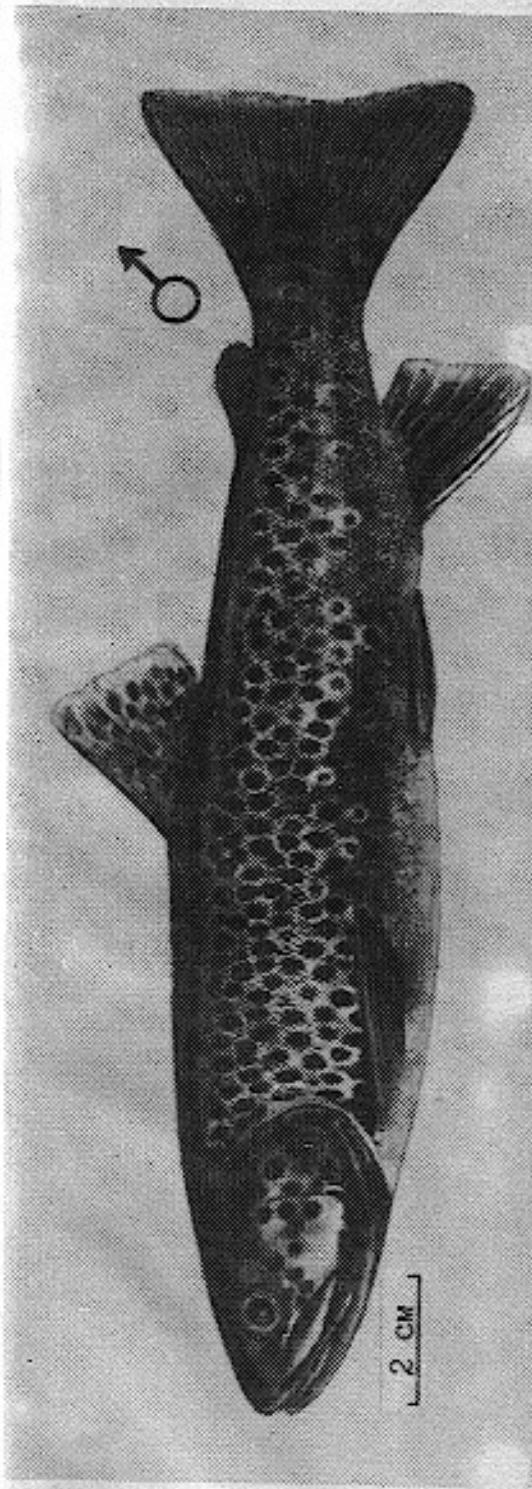


Рис. 49. Внешний вид поливозрелого юнца курицы (форелей) в брачном наряде.

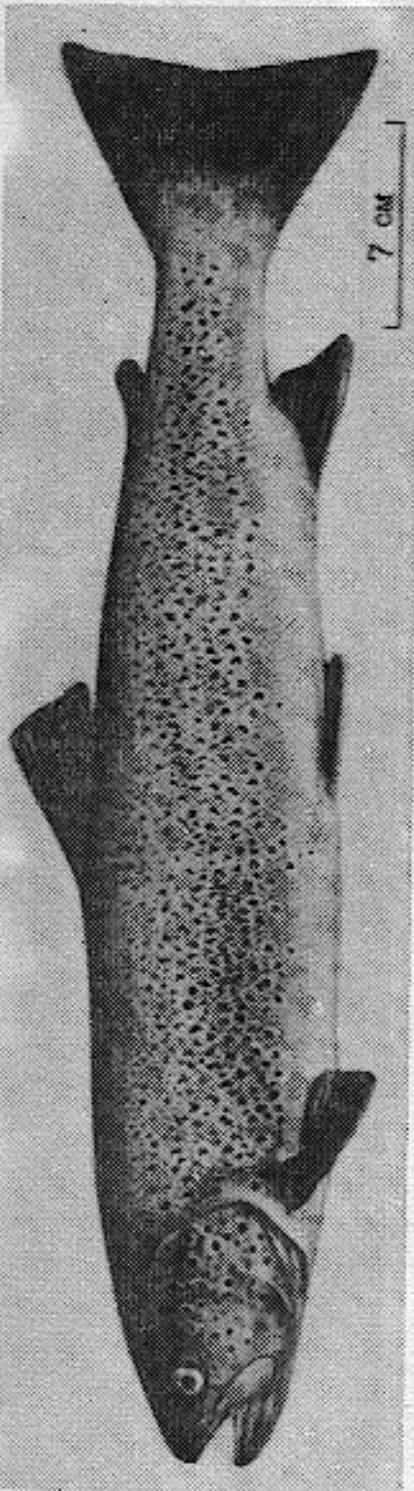


Рис. 50. Внешний вид самки-нальчака проходной юнжи весной. Характерны пропорциональное тело и большое количество ярких пятен; серебристая окраска не покляется.

Причины и механизмы возникновения и распространения эпизоотий в рыбоводстве. Часть II. Биологические аспекты. Ученые записки Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и промышленности. Вып. 1. Камчатка, 1997.

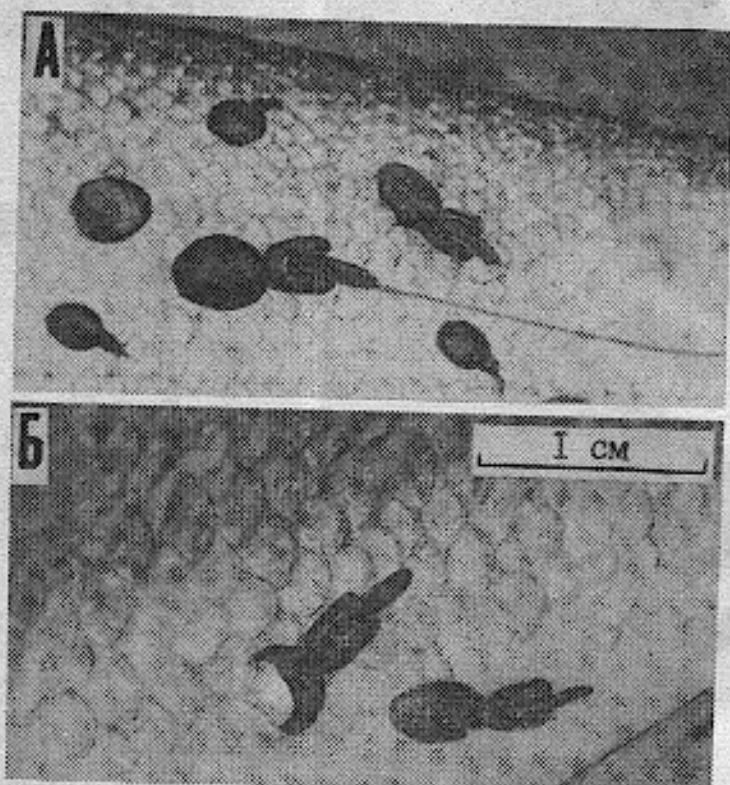


Рис. 61. Морской эктопаразит *Lepeophtheirus salmonis* Krüger на теле:
А — куриль; Б — лосось.

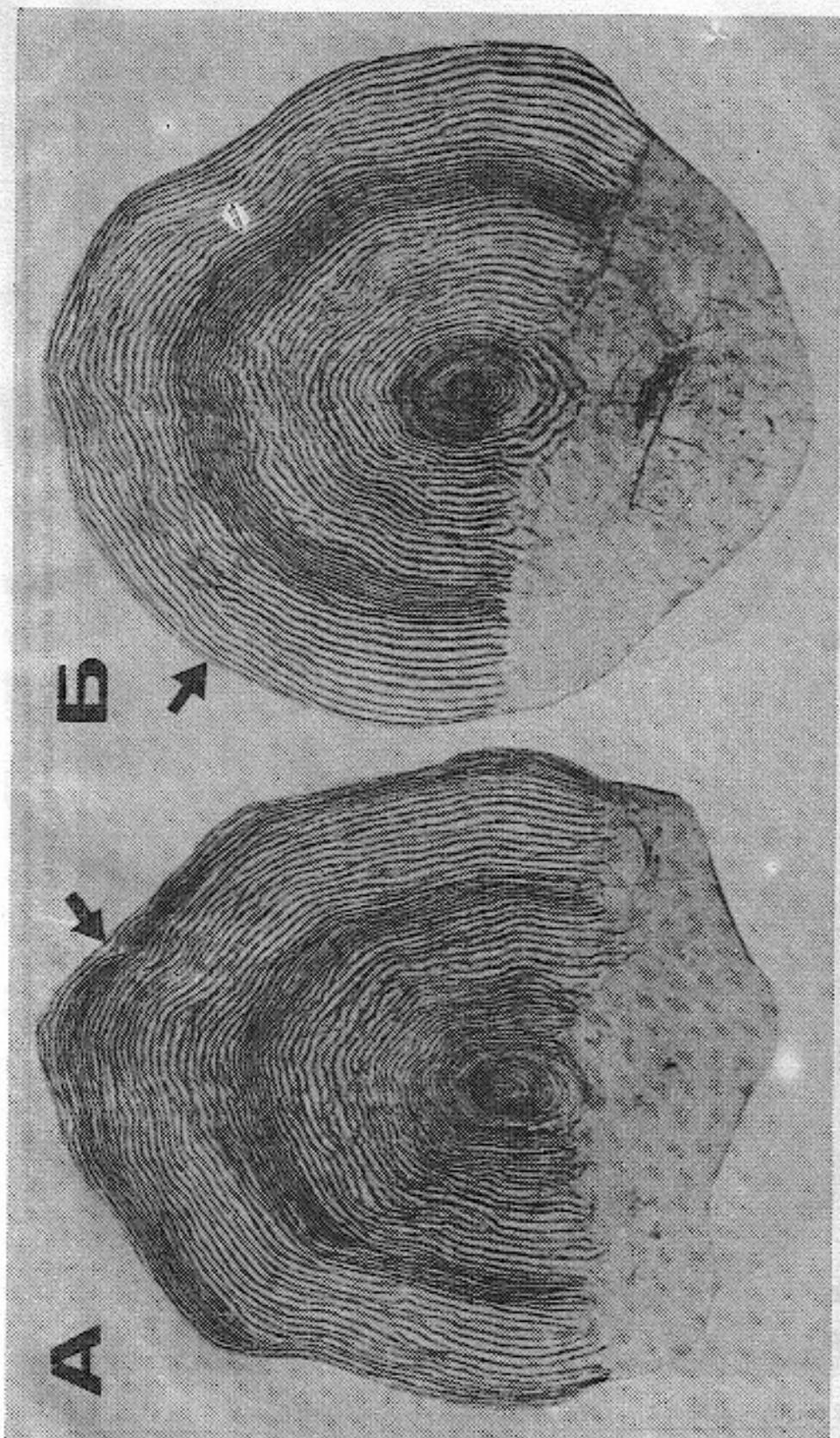


Рис. 52. Чешуя плавнического лосося:
А — сакки зеркального лосося; Б — сакки омуля (стремян «внутренне прорытое за последние годы изгнания»).

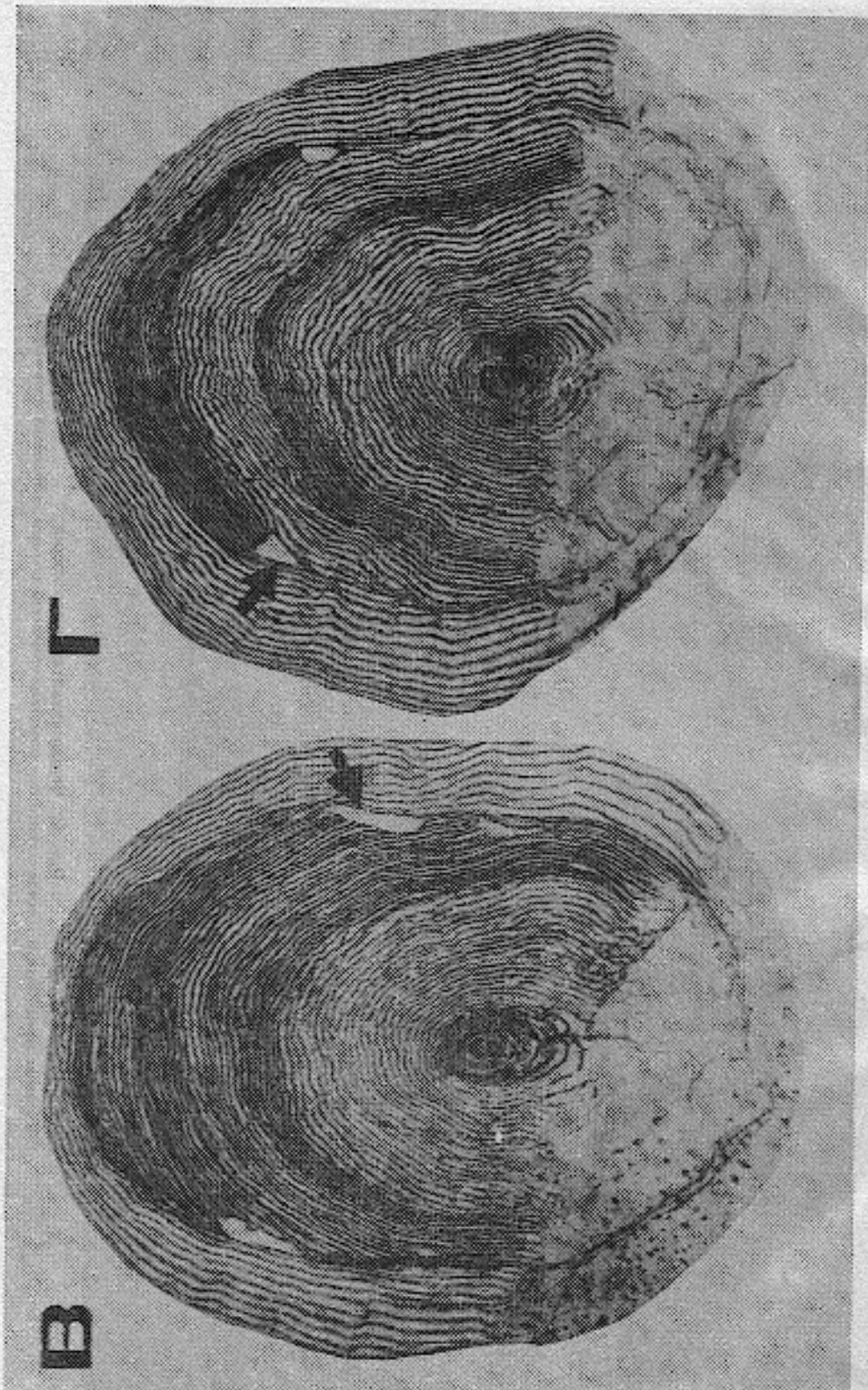


Рис. 52 (продолжение). Чешуя атлантического лобоса:
Б, Г — съемки в самом южном юретогене рясе, не пропущены осадки гидроулитийской (стремка обильными неровными чешуйками).