

597.442—146.53(47 : 282.4B)

ИССЛЕДОВАНИЕ ГОНД ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ОСЕТРА ВОЛГОГРАДСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Е. В. Серебрякова (*Саратовское отд. ГосНИОРХ*)

Исследование процесса созревания половых желез представляет большой практический и научный интерес. Это особенно необходимо при постановке задачи сохранения и пополнения запасов осетровых рыб в условиях гидростроительства, для решения которой надо определить возможности естественного воспроизводства осетровых в водохранилищных условиях.

Гистологическому строению гонад и половым циклам костистых рыб посвящены многие исследования советских и зарубежных ученых. Что же касается проходных осетровых, то были изучены половые железы севрюги в период нерестовой миграции и поката (Вотинов, 1947; Персов, 1947) и в последнее время вышла работа Н. П. Вотинова (1963) по сибирскому осетру.

Целью нашего исследования было путем изучения анатомического и гистологического строения половых желез волжского осетра определить возможность его повторного созревания в условиях водохранилища. В настоящей работе приведены результаты изучения гонад осетра, собранных в 1961—1963 гг. преимущественно в верхней части Волгоградского водохранилища. Общему биологическому анализу было подвергнуто 252 самки и 665 самцов, из них гистологическим методом обработано 130 самок и 250 самцов. Фиксаторами гонад служили жидкости Буэна и Карнуда и 4- и 10-процентный формалин. Заливка в парафин проводилась по ускоренной методике в течение суток. Окрашивались препараты главным образом гематоксилином Бемера и по Гейденгайну с докраской эозином. Фотографии сделаны фотокамерой микроскопа МБИ-6.

ИЗМЕНЕНИЕ ЯИЧНИКОВ ПРИ ПОВТОРНОМ СОЗРЕВАНИИ САМОК

Фазы развития овоцитов

В течение посленерестового восстановления зрелости яичников происходит последовательное развитие половых клеток, включающее по Мейену (1939) три периода: синаптенного пути, протоплазматического и затем трофоплазматического роста.

Для краткости мы не будем останавливаться на описании двух первых периодов, поскольку исследованные нами ранние фазы развития овоцитов почти не отличаются от соответствующих фаз овоцитов молоди сибирского осетра, описанных Н. П. Вотиновым (1963).

Используя классификацию В. А. Мейена (1939) для костистых рыб, Н. П. Вотинов (1963) несколько видоизменил ее в соответствии с особенностями накопления трофических элементов у осетровых. Период трофоплазматического роста он подразделяет на следующие фазы: D_1 — начальный период вителлогенеза; D_2 — интенсивное наполнение мелкозернистого желтка; D_3 — окончание накопления мелкозернистого желтка; E_1 — формирование крупнозернистого желтка; E_2 — овоциты, близкие к зрелости.

Наше исследование этого периода у волжского осетра дало несколько отличную картину накопления желтка в овоцитах. Первичные

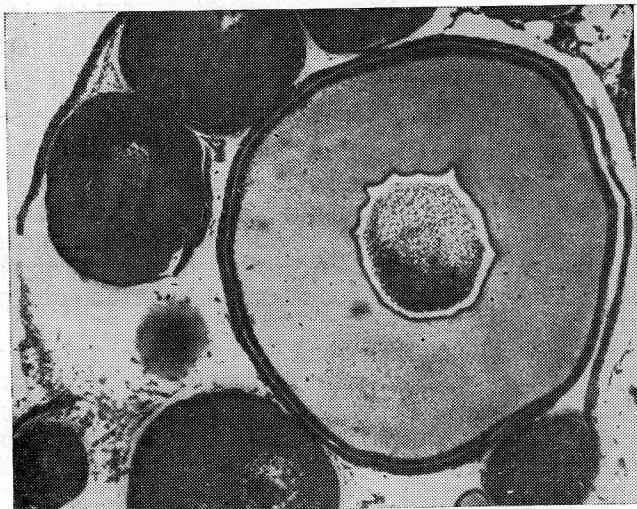


Рис. 1. Яичник меченой самки, отнерестившейся в 1959 г., выловленной в августе 1962 г. Крупный овоцит в начале образования периферического желтка (фаза D). Ув. 9×10.

глыбки желтка возникают в цитоплазме овоцитов диаметром около 0,5 мм (рис. 1) на небольшом расстоянии от оболочки в узкой поверхностной зоне, отличающейся от центральных слоев цитоплазмы более интенсивной окрашиваемостью гематоксилином и иногда заметным скоплением митохондрий. От периферии желточные гранулы как бы тонкими струйками проникают в центр цитоплазмы, еще сохраняющей мелкозернистое гомогенное состояние (рис. 2). Рост овоцитов в это время заметно замедляется, так как, вероятно, большая часть энергетического материала расходуется только на образование первых желточных включений.

В овоцитах диаметром около 0,6 мм возникает второй центр образования желточных гранул — околоядерное пространство. Желток там появляется примерно в тот момент, когда периферийные гранулы желтка заполняют около $1/4$ радиуса овоцита. Величина желточных зерен в обеих зонах одинакова, но в околоядерном желтке наблюдается их большая разреженность, по-видимому, вследствие скопления жира вокруг ядра.* Центральные слои цитоплазмы и узкое кольцо, окру-

* Исследованию вопроса накопления жира в овоцитах мы предполагаем посвятить отдельную работу.

жающее ядро овоцита, остаются свободными от желтка (рис. 3). И только в овоцитах диаметром 0,8 мм наблюдается сближение околоядерного и периферического слоев желтка. В цитоплазме четко различимы три зоны по размерам желточных гранул: периферическая, средняя и

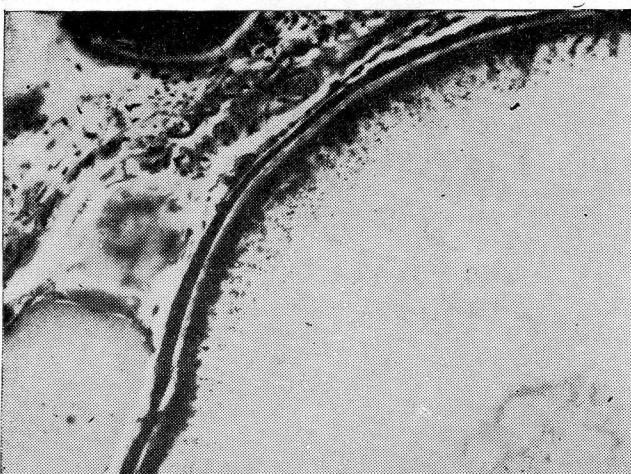


Рис. 2. Образование периферического желтка в овоците той же самки. Ув. 20×10.



Рис. 3. Овоцит фазы D_2 . Образование околоядерного желтка. Ув. 20×9×10.

околоядерная. В средней зоне лежат более разреженно сравнительно крупные желточные зерна (рис. 4). Узкая полоска у оболочки и более широкая у ядра желтком не заполняются.

Ядра овоцитов во время накопления в цитоплазме желтка по структуре сходны с ядрами овоцитов фазы однослойного фолликула. Оболочка четырехслойная, внутренний слой — собственно оболочка с четко выраженной радиальной исчерченностью.

Дальнейший рост овоцитов идет за счет ускоренного синтеза желтка, выражавшегося в образовании новых и увеличении размеров уже возникших желточных зерен. По всей вероятности, новообразование мелких зерен происходит постоянно в периферическом и около-

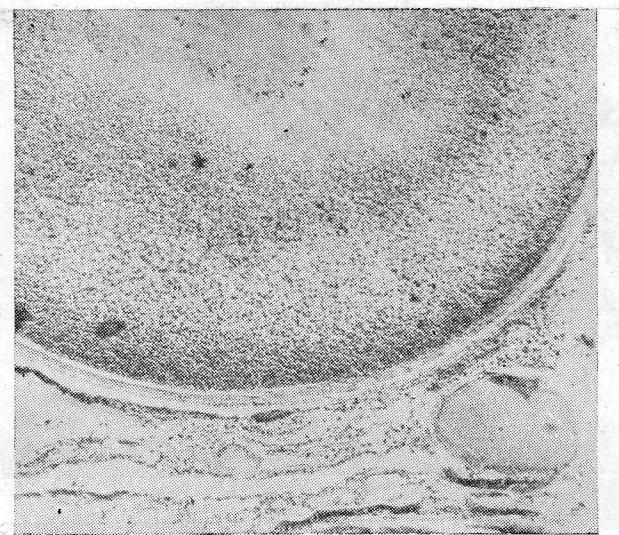


Рис. 4. Овоцит фазы D_3 . В цитоплазме различимы три зоны желточных зерен, средняя с более разреженными крупными зернами. Ув. 9×10 .



Рис. 5. Яичник самки III стадии. Выловлена 19/IV 1961. Пигментированные овоциты фазы D_4 . Ув. $3,5 \times 7$.

ядерном слоях цитоплазмы, в средних же слоях происходит только укрупнение гранул желтка.

Начальная пигментация наблюдается у овоцитов диаметром 1,3—1,6 мм. Яйцеклетки при этом принимают несколько угловатую форму (рис. 5). Структура цитоплазмы и ядра остается без изменения. При достижении размеров 2—2,3 мм происходит поляризация овоци-

та. Овоцит приобретает овальную форму. Периферический слой мелкозернистой цитоплазмы становится очень тонким, утолщаясь лишь у будущего амнимального полюса. Ядро вместе с окружающим его мелкозернистым желтком отходит в сторону амнимального полюса, где происходит смыкание периферического и околоядерного желтка (рис. 6). В этот период происходит еще большее укрупнение желточных гранул и образование жировых вакуолей в центре и у вегетативного полюса овоцита. Размеры его увеличиваются до 2,5—3 мм.

Ядро, окруженное узким кольцом свободной от желтка цитоплазмы, долгое время остается как бы на границе мелкого и крупнозернистого желтка. Затем оно перемещается в мелкозернистую зону к амнимальному полюсу, где и происходят последовательные ядерные преобразования, как-то: концентрация ядрышек в центре ядра, растворение ядрышек и, наконец, при полном созревании овоцита — растворение ядерной оболочки и кариоплазмы в амнимальной области овоцита (рис. 7).

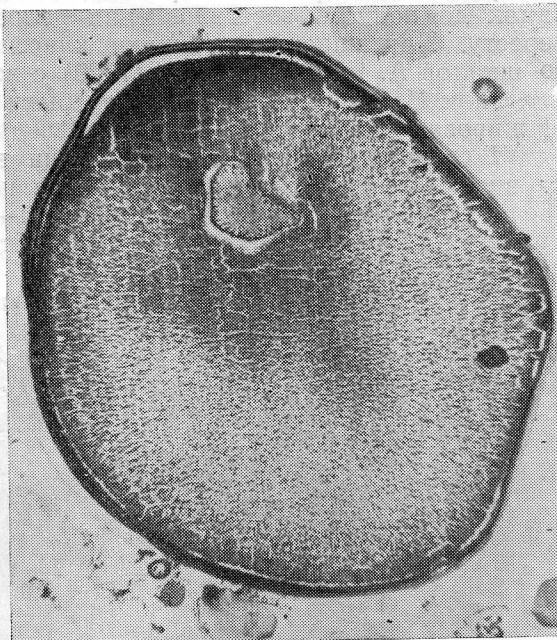


Рис. 6. Овоцит самки IV незавершенной стадии зрелости. Выловлена 2/VIII 1963. Фаза поляризации овоцита (E_1). Ув. 3,5×7.

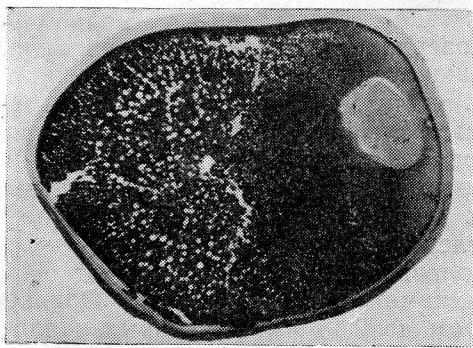


Рис. 7. Овоцит самки IV завершенной стадии зрелости. Выловлена 20/V 1961. Ядрышки концентрируются в центре ядра. Ув. 3,5×10.

Завершение ядерной оболочки и растворение кариоплазмы в амнимальной области овоцита (рис. 7). Подробные описания завершения трофоплазматического роста и изменения оболочек овоцитов у осетровых рыб были даны многими авторами (Детлаф и Гинзбург, 1954; Садов, 1958; Вотинов, 1947 и др.) и нами не приводятся.

На основании изложенной выше последовательности в развитии овоцитов мы предлагаем следующую классификацию периода трофоплазматического роста. D_1 — фаза начала желтконакопления (образование периферического желтка, см. рис. 1 и 2); D_2 — образование околоядерного желтка (см. рис. 3); D_3 — фаза заполнения желтком цитоплазмы (см. рис. 4); D_4 — фаза пигментации овоцита (см. рис. 4); E_1 — фаза поляризации овоцита (см. рис. 5); E_2 — фаза сместившегося ядра к амнимальному полюсу (см. рис. 6); E_3 — фаза растворения ядрышек (см. рис. 7); F — фаза растворения ядра.

Макроскопическое и гистологическое описание яичников

Процесс повторного созревания исследовался у отнерестившихся самок до полного восстановления половых продуктов к следующему нересту. При описании яичники классифицировались в соответствии со шкалой А. Я. Недошивина (7929) с некоторыми изменениями в обозначении II стадии зрелости. Так были выделены в отдельные стадии II жировая и стадия II—III.

VI стадия. Отнерестившиеся самки вплоть до августа имеют еще не вполне пришедшие в норму после нереста яичники. Коэффициент зрелости их колеблется в пределах 1—2,6%. Железы воспаленные, дряблые, с тонкими яйценосными пластинками, в которых едва раз-

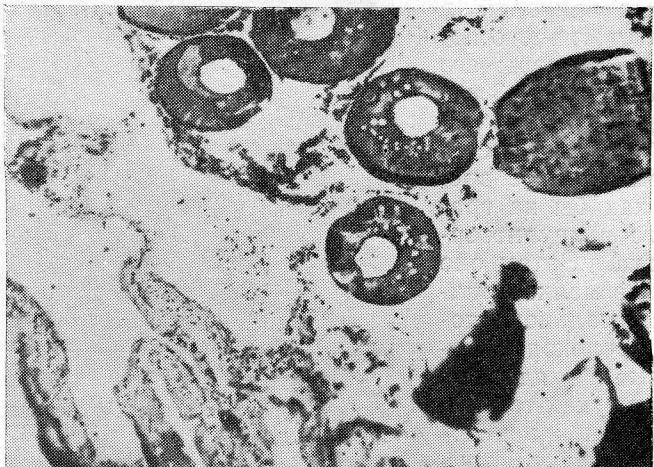


Рис. 8. Яичник самки VI стадии зрелости. Выловлена 2/VI 1962. Слева — резорбция спавшихся фолликулов, в центре — дегенерирующие овоциты.

личимы мелкие белые овоциты. На поверхности железы, как правило, имеются единичные остаточные икринки, реже встречались яичники, в каудальной части которых оставалось значительное количество невыметанной икры. У самок в разные сроки после икрометания можно было наблюдать различные моменты резорбции спавшихся фолликулов и остаточной икры. У единичных отнерестившихся весной самок следы прошедшего нереста уничтожаются к июню, но резорбция остаточной икры может продолжаться до осени следующего года.

Гистологически основную массу половых клеток представляют овоциты фазы однослойного фолликула диаметром 0,2—0,3 мм. Однако иногда встречаются овоциты диаметром до 0,45 мм, у которых полностью завершен период малого роста. Наблюдается также интенсивное размножение первичных половых клеток. Гнезда овогоний округляются и увеличиваются в размерах. В период резорбции остаточных элементов в некоторых овоцитах диаметром 0,1—0,2 мм отмечаются дегенеративные изменения: вакуолизация плазмы, сгущение эндоплазматической сети (рис. 8).

Стадии VI—II. К концу лета нерестового года яичники уплотняются, уменьшаются в размерах. Коэффициент зрелости имеет минимальную величину (1,4%). Цвет яичников варьирует от светло-коричневого

до желтого. На поверхности некоторых желез и на разрезе наблюдается много пигментных точек.

Гистологически половые клетки расположены в яйценосных пластинках очень плотно и представлены овогониями на стадиях митотического размножения и овоцитами синаптенного пути и протоплазматического роста.

II жировая стадия. Примерно на третье лето после нереста в яичниках начинается отложение запаса жировых веществ. При этом коэффициент зрелости может возрастать до 4%. Во все сезоны года вылавливались самки в различной степени жиронакопления в яичниках: в начальной стадии — образование жира в кайме; с жиром, частично накопившимся в яйценосных пластинках; с максимальным количеством жира, заполняющего железу так, что генеративные клетки становятся почти незаметными. В большом количестве жир накапливается в паренхимных клетках внутренней стромы яичника, поэтому на гистологических срезах яйценосных пластинок отмечается более рыхлое расположение крупных овоцитов.

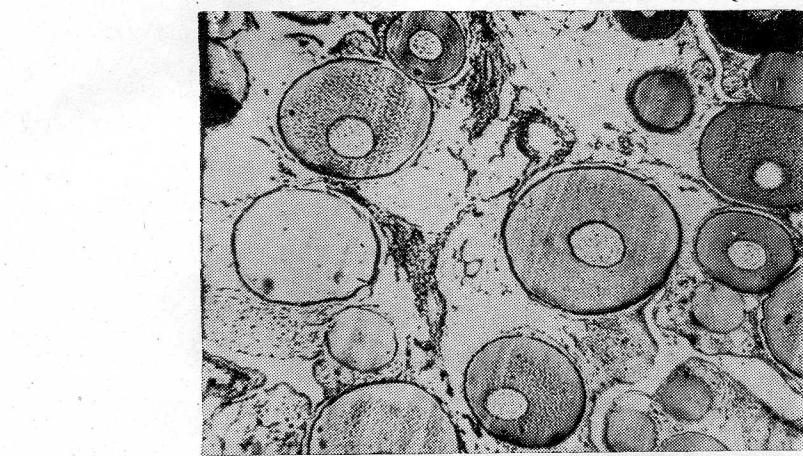


Рис. 9. Яичник самки II жировой стадии зрелости
Выловлена 19/VI 1962. Овоциты разных размеров
периода протоплазматического роста. Ув. 3,5×7.

По комплексу половых клеток жировая стадия не отличается от стадии VI—II, только увеличивается количество овоцитов диаметром 0,4—0,5 м.и, закончивших период протоплазматического роста (рис. 9). Заслуживает внимания тот факт, что вместе с накоплением питательных веществ в железе происходит постоянное размножение и рост половых клеток.

Следует отметить характерный признак для яичников повторно созревающих рыб, на который обратили внимание многие исследователи костистых рыб,— наличие в яичниках половых клеток всех переходных фаз от овогоний до овоцитов, готовых к накоплению трофических веществ. При этом «возраст» овоцитов старшей генерации, наличие которых отмечалось в яичнике среди зрелых яйцеклеток в прошлый преднерестовый период, составляет уже несколько лет (до 5—6, а может быть, и более); но сейчас довольно трудно отличить «старые» овоциты от наиболее крупных из вновь образовавшихся и развившихся в посленерестовый период.

Стадия II—III. В переходную стадию II—III из числа жировых самок выделяются те, в овоцитах которых началось накопление трофических элементов. Этот этап наступает через три-четыре года после нереста. В начальной стадии II—III по внешнему виду яичники почти не отличаются от яичников второй жировой стадии. Не наблюдается особой разницы и в величине коэффициента зрелости, колеблющегося в пределах 1,8—5 %. Только в яйценосных пластинах лучше различаются более крупные светлые овоциты диаметром 0,5—0,8 мм.

На протяжении стадии II—III происходит последовательное развитие овоцитов периода трофоплазматического роста от фазы первоначального накопления желтка (D_1) до фазы D_3 включительно. Переход овоцитов в начальную фазу вителлогенеза совершается неодно-

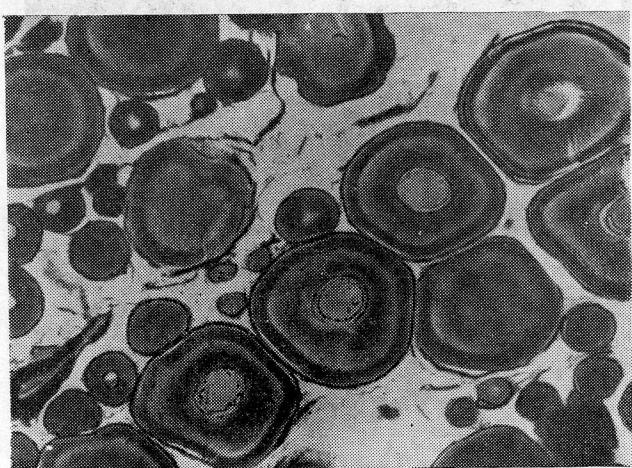


Рис. 10. Яичник самки стадии II—III. Выловлена 7/IX 1962. Овоциты старшей генерации в фазе D_2 — D_3 . Младшая генерация — в фазе однослоиного фолликула.

временно. В начале заметны только единичные овоциты, вступающие в фазу D_1 , основная же масса овоцитов заканчивает протоплазматический рост (рис. 10). К концу стадии микроскопическая картина меняется: яйценосные пластинки заполнены овоцитами D_2 и D_3 и совсем незначительную часть занимают овоциты периода малого роста (по-видимому, половые клетки следующей генерации). Следует отметить, что если в начале стадии II—III происходит интенсивное размножение овогоний и переход их в пресинаптическое состояние, то в конце стадии овогонии находятся только в покоящемся состоянии (лежат в небольших едва различимых гнездах).

Самки в начальной стадии II—III встречались в уловах и ранней весной и в конце лета. Самки в завершенной стадии вылавливались в июне-июле. Не исключена возможность, что начавшееся в августе накопление желтка в овоцитах может продолжаться зимой и завершиться летом следующего года.

III стадия. Самки с крупными светло- и темно-серыми яичниками имеют уже довольно высокий коэффициент зрелости (до 10%). Количество жира в строме железы значительно уменьшается, но в кайме его по-прежнему много.

Гистологически старшая генерация овоцитов представлена фазой D_4 , младшая включает весь комплекс половых клеток периода синаптического пути и протоплазматического роста (см. рис. 5).

IV и V стадии. Самки IV стадии имеют максимальный коэффициент зрелости — до 30% и более. Овоциты, достигшие дефинитивных размеров, принимают овальную форму.

Гистологически IV стадия была подразделена нами на две: IV незавершенную и IV завершенную. Самки в IV незавершенной стадии вылавливались летом и осенью до преднерестовой зимовки. Овоциты старшей генерации представлены фазой E_1 и E_2 (см. рис. 6).



Рис. 11. Семенник самца VI стадии зрелости. Выловлен 10/VII 1962. Жира в железе нет. Коэффициент зрелости 0,8%. В семенных ампулах идет процесс резорбции остаточных спермиев.
Ув. 20×10.

Овоциты дефинитивных размеров IV завершенной стадии представлены фазами E_2 и E_3 (см. рис. 7), а во время нереста они вступают в fazu F .

Изменение семенников во время повторного созревания

VI стадия. После участия в нересте самцы имеют сравнительно невысокий коэффициент зрелости (до 0,7%), который в течение одного-двух месяцев может уменьшаться до 0,2%. За этот период железы из мягких, сморщеных серовато-розовых превращаются в плотные, тонкие, укороченные, желтовато-коричневые тяжи.

На гистологических срезах хорошо выражен интерстициум из нескольких рядов фолликулярных клеток. По краю суженных семенных канальцев располагаются крупные сперматогонии, в центре разбросаны остаточные спермии (рис. 11). Иногда спермии заполняют семенные канальцы целиком. В этом случае они труднее поддаются резорбции и частично фагоцитируются сперматогониями, но большая часть их в виде темно окрашенных сгущений может сохраняться в центре канальца до весны следующего года. В отдельных случаях на гистологических срезах наблюдались половые клетки поздних, «догоняющих», стадий (Персов, 1947).

Стадия VI-II. Уплотненные, укороченные железы самцов на второй месяц после нереста имеют следующее микроскопическое строение. Канальцы округлые, уменьшенные в размерах, заполнены сперматогониями (рис. 12). Среди максимально разросшегося интерстициума наблюдаются иногда вновь образованные семенные ампулы. В таком со-

стоянии железы могут находиться довольно длительный период (до 2 лет). В течение этого периода происходит восстановление нормального физиологического состояния организма и накопление пластичес-

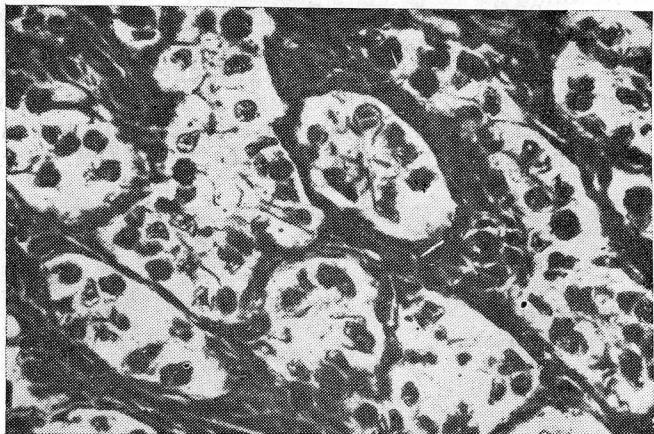


Рис. 12. Семенник самца стадии VI-II. Выловлен 15/VII 1962. Жира в железе нет. Коэффициент зрелости 0,4%. Ув. 40×7.

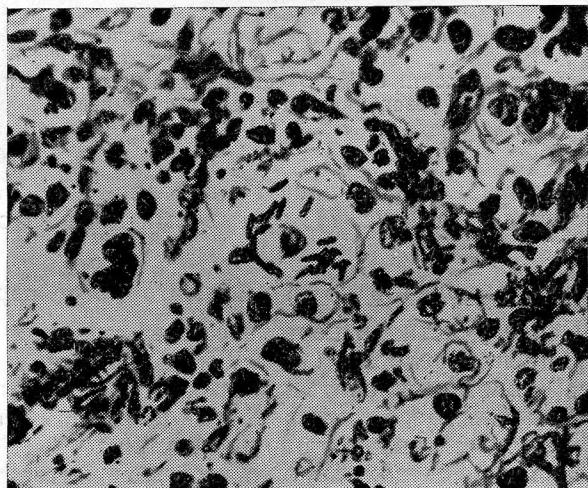


Рис. 13. Участок семенной железы самца II жировой стадии. Выловлен 28/V 1962. В железе 85% жира. Коэффициент зрелости — 1,4%. В центральном семенном канальце зрелые сперматозоиды. Ув. 20×10.

ких веществ в теле рыбы. Генеративные клетки в этот период находятся, как правило, в покоящемся состоянии и только в редких случаях весной можно встретить делящиеся сперматогонии и образование сперматоцитов первого порядка.

II жировая стадия. Дальнейшее изменение железы происходит за счет накопления в ней жира. В семенниках вследствие отложения жира в краевой кайме имелась возможность отделить его от генератив-

ной части железы и выразить их весовое соотношение в процентах. Разросшаяся жировая ткань может составлять до 98% всей железы, при этом коэффициент зрелости увеличивается до 2%. Развитие генеративной части семенника приостанавливается. Она принимает вид очень тонкой полоски кремового цвета, едва различимой среди жировой ткани.

Гистологическое строение семенников аналогично стадии VI—II. Только в единичных случаях микроскопическая картина усложнялась тем, что в центре некоторых канальцев были обнаружены группы спермииев (рис. 13). Чаще всего это наблюдалось при переходе в стадию II—III.

Стадия II—III. Развитие генеративной части семенника в большинстве случаев начинается весной при достаточном накоплении питатель-

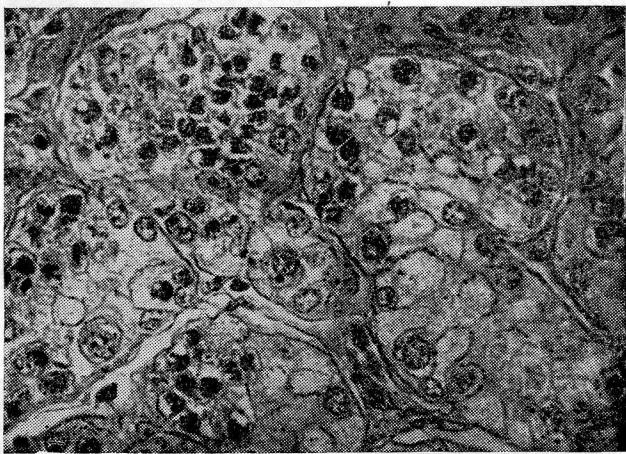


Рис. 14. Семенник самца стадии II—III. Выловлен 15/VI 1962. В железе 40% жира. Коэффициент зрелости 1,8%. В семенных канальцах — размножение половых клеток до образования сперматоцитов II порядка. Ув. 20×10.

ных веществ в железе. По мере роста она приобретает более светлую кремовую окраску. Количество жира уменьшается до 30—40%, коэффициент зрелости самцов при этом возрастает до 2,3%.

В начале рост генеративной части идет за счет размножения сперматогоний, которые растягивают стенки канальцев, уплотняя межканальный слой. Затем, когда количество жира уменьшается примерно до 60—70%, в ампулах начинается активный сперматогенез вплоть до образования сперматоцитов II порядка (рис. 14). С ранних этапов сперматогенеза обращает на себя внимание асинхронность в развитии половых клеток, подмеченная также Н. П. Вороновым (1948) для сибирского осетра.

III стадия. При дальнейшем росте генеративной части количество жира в семенниках уменьшается до 10%. Железы становятся крупными светло-кремового или розоватого цвета.

На гистологических срезах интерстициальная ткань становится почти неразличимой. В семенных канальцах наблюдается весь комплекс половых клеток, включая и зрелые сперматозоиды (рис. 15).

IV стадия. Зрелые самцы имеют средний коэффициент зрелости 3,9%. У самцов, вылавливаемых осенью, иногда сохраняется неболь-

шое количество жира в семенниках, железы становятся крупными светло-кремового или чуть розоватого цвета.

Гистологически, подобно самкам IV стадии, самцов можно подразделить на IV незавершенную и IV завершенную. В первом случае микроско-

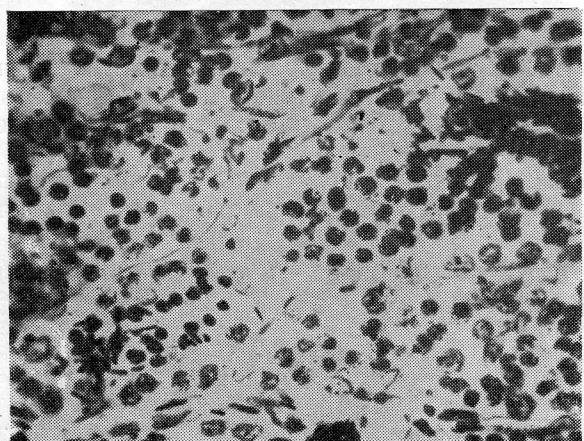


Рис. 15. Семенник самца III стадии зрелости. Выловлен 10/VIII 1962. В железе 25% жира. Коэффициент зрелости 2,3%. В семенных канальцах — активный сперматогенез. Слева — группы зрелых спермииев. Ув. 20×10.

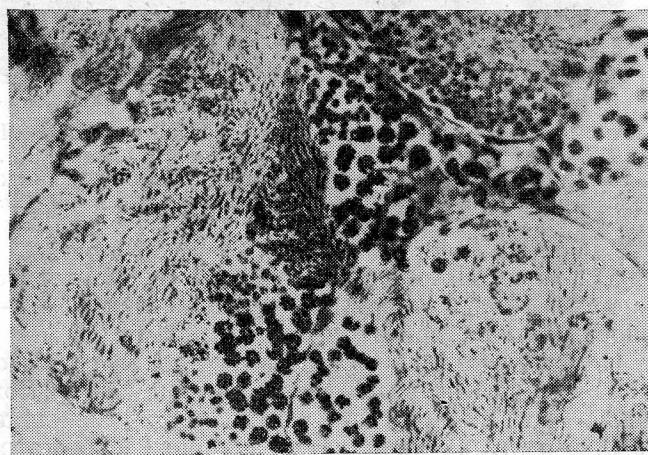


Рис. 16. Семенник самца IV незавершенной стадии зрелости. Выловлен 10/VIII 1962. В железе 10% жира. Коэффициент зрелости 3,8%. В центре канальцы с «догоняющими стадиями», по краям — расширенные канальцы со зрелыми спермиями. Ув. 20×10.

ическое строение их весьма разнообразно: среди лакун, заполненных сперматозоидами, наблюдаются канальцы с половыми клетками всех фаз развития, исключая сперматоцитов первого порядка (рис. 16). На гистологических срезах IV завершенной стадии обычно все канальцы забиты спермиями с едва заметными единичными сперматогениями, расположеными у стенок канальцев.

V стадия. При выметывании готовых спермий железы уменьшаются в объеме, окраска семенника принимает фиолетовый оттенок.

На гистологических срезах часть канальцев свободна от спермиев, сперматогонии в них становятся более заметными.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Концентрируя особое внимание на изучении динамики трофических веществ при созревании половых желез, мы исходили из предположения, что при задержке осетров в водохранилище с условиями среды, несколько отличными от тех, которые они имели при нагуле в море, важнейшим фактором, определяющим половое созревание рыб, должен быть фактор питания. Новые кормовые объекты, более низкие биомассы кормовых организмов (по сравнению с морем), укороченный период откорма могли отразиться на уровне обмена веществ производителей осетра. Н. С. Строганов (1962) пишет: «Давно известно, что голодные, истощенные рыбы не размножаются. На созревание половых клеток требуется много специфических веществ и они должны поступать в половую железу из общего фонда обмена веществ питающейся в данный момент особи или имеющей для этой цели резервы в своем теле». И далее — «После вымета половых продуктов значительная часть питательных веществ из пищи идет на рост всего тела и отложение жира».

Для перехода к активному гаметогенезу наряду с обеспеченностью пищей важны и такие факторы среды, как оптимальный гидрохимический (прежде всего кислородный) и температурный режимы водоема. По данным Н. С. Строганова (1962), гаметогенез происходит при повышенном окислительном обмене. Г. А. Платова (1949) установила, что потребление кислорода овоцитами особенно возрастает в начальной стадии вителлогенеза. С этой точки зрения выделение в отдельные стадии зрелости II посленерестовую, II жировую и стадию II—III кажется нам вполне рациональным. В остальном наши исследования полностью соответствуют общепринятой в настоящее время ихтиологической шестибалльной шкале зрелости половых желез осетровых, предложенной А. Я. Недошивиным (1929).

Некоторой особенностью развития самцов осетра в условиях Волгоградского водохранилища является замеченная нами возможность «первой попытки сперматогенеза». Она может произойти у рыб или сохранивших после нереста небольшое количество жира, или сумевших быстро восполнить энергетические потери после нереста. В семенниках VI—II стадии зрелости наряду со сперматогенитальными митозами обнаруживаются группы клеток в состоянии мейотического деления. Вероятно, небольшие группы сперматоцитов I порядка развиваются дальше вплоть до формирования спермиев, которые и обнаруживаются в единичных семенных канальцах железы на II жировой стадии и в начальной стадии II—III. Предполагать, что это перегнавшие в развитии клетки текущей волны сперматогенеза кажется неосновательным, так как общая гистологическая картина показывала только начальное расширение семенных канальцев за счет размножения сперматогоний (см. рис. 13). Вызывает сомнение и то, что это резорбирующиеся остаточные спермии, так как после нереста прошло два, а возможно и три года. По аналогии с «догоняющими» группами половых клеток, описанных Г. М. Персовым (1941), отмеченные нами ускоренно развивающиеся генеративные клетки можно назвать «обгоняющими» или «копереживающими». Появление таких групп в железе,

в целом еще не готовой к созреванию, приводит, по-видимому, к их резорбции.

Активный сперматогенез, как это отмечалось ранее, происходит также с заметной асинхронностью.

Некоторая неодновременность развития половых клеток наблюдалась и в яичниках осетров VI стадии, где наряду с овоцитами начальной фазы протоплазматического роста встречались овоциты, готовые к накоплению трофических элементов. Нарушение синхронности обнаруживается в яичниках и на первых фазах трофоплазматического роста, но к моменту начальной пигментации овоциты старшей генерации уравниваются по величине и строению. Асинхронность в процессе развития половых желез осетров никоим образом не влияет на единовременность икрометания, хотя Н. П. Вотинов (1947) обнаруживает также некоторую неодновременность в завершении ядерных преобразований в четвертой стадии зрелости.

Проведенное нами исследование гонад производителей осетра позволяет сделать основной вывод о том, что повторное созревание половых желез осетра в условиях Волгоградского водохранилища проходит успешно.

ЛИТЕРАТУРА

- Вотинов Н. П. Яичник севрюги в период нерестовой миграции и поката. Тр. Лабор. основ. рыболовства. Т. I. Л., 1947.
- Вотинов Н. П. Биологические основы искусственного воспроизводства обского осетра. Тр. Объ-Тазовск. отд. ГосНИОРХ. Т. III, 1963.
- Деглаф Т. А., Гинзбург А. С. Зародышевое развитие осетровых рыб. Изд-во АН СССР, 1954.
- Мейен В. А. К вопросу о годовом цикле изменений яичников костистых рыб. Изв. АН СССР. Сер. биол., № 3, 1939.
- Недошивин А. Я. Материалы по изучению Донского рыболовства. Тр. Азово-Черноморск. научно-промышл. экспед. Вып. 4, 1928.
- Персов Г. М. Семенники севрюги в период нерестовой миграции, нереста и поката. Тр. лаб. Основ. рыболовства. Т. I, Л., 1947.
- Садов И. А. О развитии оболочек овоцитов осетра, севрюги и стерляди. ДАН СССР. Т. 112, № 2, 1957.
- Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. Изд-во МГУ, 1962.
- Платова Г. А. Окислительный обмен в течение роста овоцитов. «Успехи современной биологии», 28, № 2, 1949.