

content in the pituitary were estimated in specimens whose gonads are at different stages of maturity.

As a result of comparison of the state of pituitaries of immature and mature specimens as well as pituitaries of specimens with degenerated gonads the basophilic cells of the mesoadenohypophysis (type II) are associated with gonadotropic function. The gonadotropic elements of the pituitary are functionally active in the pre-spawning and spawning periods (November—March, April—May) as well as in a rather long post-spawning period (May—August), which provides evidence that the turbot may be referred to species with potentially intermittent spawning.

УДК 597.05.11

ГАМЕТОГЕНЕЗ И ПОЛОВОЙ ЦИКЛ САЙКИ (BOREOGADUS SAIDA LEP.) БАРЕНЦЕВА МОРЯ

О. Л. Христофоров

Разработка основ рационального промысла тресковых и интенсификации воспроизводства их популяций требуют детального изучения процессов созревания и размножения этих рыб. Литературные данные позволяют сформулировать наиболее общие экологические и зоогеографические закономерности половых циклов тресковых рыб.

Отличительными чертами южнобореальных видов тресковых (мерлангов и мерлуз), обитающих в относительно постоянных на протяжении года температурных и кормовых условиях, являются раннее половое созревание особей при небольших размерах и мелкие размеры икринок (Расс, 1948), а также резко выраженная асинхронность гаметогенеза и одновременность созревания особей, обеспечивающие длительный, нередко круглогодичный, нерест популяций (Bowers, 1954; Gokhale, 1957; Messtorff, 1959; Бурдак, 1955; Monteiro Rui, Dias Lima, 1965; Ciechomski, 1967; Саускан, Серебряков, 1968; Пшеничный, Асоров, 1969).

Для северобореальных видов тресковых (пикша, сайда, подвиды трески и др.), обитающих в значительно изменяющихся по сезонам условиях среды, характерны крупные, поздносозревающие особи, обладающие высокой плодовитостью (Расс, 1948) и размножающиеся за небольшими исключениями (McKenzie, 1940; Амирджанов, Соловьева, 1962), в зимне-весенний период. Гаметогенез у этих видов осуществляется асинхронно, нерест у одних видов порционный, у других единовременный (Горбунова, 1954; Анисимова, 1955; Сорокин, 1957; 1960; Покровская, 1960; Широкова, 1969; Добрусин, 1970).

Арктические виды тресковых (сайка, ледовитоморская навага, восточносибирская и ледовая треска, атлантический и тихоокеанский томкоды), обитающие при очень низких температурах воды в условиях с коротким вегетационным сезоном, характеризуются коротким жизненным циклом, небольшими размерами взрослых особей, единовременным зимним нерестом (в декабре—феврале), относительно низкой плодовитостью, но более крупными зрелыми икринками и более высокими максимальными значениями коэффициента зрелости, чем у бореальных видов (Мантейфель, 1943; 1944; Расс, 1948; Дрягин, 1949; Москаленко, 1960, 1964; Покровская, 1960; Пономаренко, 1965; Печеник и др., 1973). Данные визуального изучения гонад арктических тресковых (гистоло-

гические исследования не проводились) указывают на длительный (5—6 месяцев) период посленерестового восстановления половых желез (Покровская, 1960; Москаленко, 1964; Сорокин, 1976) и, по-видимому, на асинхронный характер вителлогенеза (Москаленко, 1960) у представителей этой группы рыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В настоящей работе рассматривается половой цикл наиболее многочисленного, циркумполярно распространенного вида арктических тресковых — сайки *Boreogadus saida* Lер. Материал собран в течение 1970—1977 гг. в Баренцевом и Белом морях. Измеряли длину рыб (по Смитту), определяли массу тела и массу половых желез, а также возраст (по отолитам). Состояние половых желез в различные сезоны года визуально оценено у 6500 экз. сайки и гистологически изучено у 100 экз. У 621 особи определен коэффициент зрелости и рассчитаны его средние значения для разных возрастных групп. У 94 рыб измерен диаметр фиксированных в жидкости Буэна ооцитов старшей генерации (по 100 ооцитов в яичнике каждой самки), вычислены средние для группы самок значения этого показателя и коэффициента его вариации. Гонады фиксировали в жидкости Буэна, обрабатывали по обычной гистологической методике, срезы окрашивали железным гематоксилином или азаном по Гейденгайну. Для выявления полисахаридов применяли ШИК-реакцию, для выявления липидов — судан III на замороженных срезах после формалиновой фиксации. При периодизации фаз развития половых клеток и стадий развития гонад использовали терминологию и шкалы зрелости, предложенные В. П. Сорокиным (1957; 1960); разделение периода протоплазматического роста ооцитов на ступени дано по М. Я. Широковой (1971).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Состояние гонад у ювенальных особей. У сеголеток сайки длиной 4,5—7,3 см (сентябрь) гонады самок и самцов отчетливо различаются по анатомическим признакам (Печеник и др., 1973), что не позволяет визуально определить пол у особей длиной менее 10—12 см. Яичники яйцевидной формы, розовые, полупрозрачные. Семенники имеют вид парных тонких прозрачных нитевидных тяжей. В гонадах самок сформированы яйцесные пластины, представлены половые клетки всех состояний — от оогоний до ооцитов 1-й, иногда 2-й ступеней периода протоплазматического роста диаметром 19—36 мкм. В гонадах самцов представлены только сперматогонии ранних генераций. Митозы очень редки. У годовиков длиной 7,5—12,2 см (июнь — август) половые железы более развиты. В яичниках представлен комплекс половых клеток от оогоний до ооцитов 4-й ступени периода протоплазматического роста. Диаметр ооцитов старшей генерации варьирует у различных особей от 107 до 186 мкм. Семенники приобретают фестончатую структуру и содержат большое количество сперматогоний ранних и поздних генераций. Митозы немногочисленны.

Сроки достижения половой зрелости и годовой цикл развития гонад сайки. Литературные данные позволяют предположить существование по меньшей мере двух форм сайки. Для одной из них, обитающей на протяжении большей части года в открытых районах восточной части Баренцева моря, в частности на Новоземельском мелководье, и мигрирующей в юго-восточную прибрежную часть Баренцева моря и в Белое море лишь в преднерестовый период, характерно созревание самцов и самок в возрасте 3—4 лет при длине 16—17 см

(Мантейфель, 1943; Пономаренко, 1965 и др.). Для второй формы, круглогодично обитающей в юго-восточной прибрежной части Баренцева моря и Карском море, характерно созревание в возрасте 2 лет при длине 13—14 см (Москаленко, 1964), 11—12 см (Печеник и др., 1973); 10,8 см (Суворов, 1927) или даже 7,5—10,5 см (Киселева, 1940). По нашим данным, основная часть особей сайки Новоземельского мелководья достигает половой зрелости в возрасте 2+ при длине 17,4—19,5 см. У немногих рыб длиной 14,0—19,5 см в возрасте 2+ или даже 3+ гонады слабо развиты, находятся в I или I—II стадиях зрелости. В Двинский залив Белого моря зимой заходят косяки типичной крупной сайки, созревающей на 3-м году жизни, и очень мелкой, близкой по своим морфологическим и размерно-возрастным показателям к прибрежной форме сайки, описанной Б. К. Москаленко (1964). Все особи мелкой сайки половозрелы уже в возрасте 1+ при длине 9,3—13,9 см.

Годовой цикл развития яичников. С февраля по май яичники впервые созревающих самок находятся во II стадии, а у нерестовавших — в VI—II стадии зрелости. Сразу после нереста (январь — февраль) гонады рыхлые, розового цвета; состояние ооцитов старшей генерации соответствует 4б—4в ступеням периода протоплазматического роста, а их диаметр $\frac{141-208}{175,0 \pm 0,8}$ мкм¹. К июню яичники становятся компактными, приобретают бледно-розовую окраску. Ооциты старшей генерации достигают фазы вакуолизации цитоплазмы (рис. 1), а гонады — III стадии зрелости. Диаметр ооцитов составляет $\frac{306-383}{332,8 \pm 0,8}$ мкм. Немногочисленные кортикальные вакуоли лежат по периферии ооцитов;

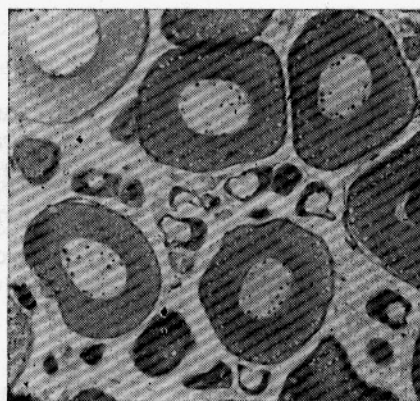


Рис. 1. Ооциты, вступающие в фазу вакуолизации цитоплазмы (июнь 1970 г.; Северо-Новоземельское мелководье; ув. 65).

на препаратах они выглядят оптически пустыми, не дают положительной реакции на полисахариды. В центральной части цитоплазмы большое количество мелких вакуолей образует так называемую «ячеистую зону» (Анисимова, 1955). Ядро ооцитов округлое, со слегка волнистой мембраной. Кариоплазма мелкозернистая, содержит хромосомы типа «ламповых щеток». Ядрышки округлые различных размеров располагаются по периферии кариоплазмы. Такая структура ядра сохраняется до завершения фазы интенсивного трофоплазматического роста. Собственная оболочка ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы представлена тонкой двуслойной *zona radiata*, наружный слой которой интен-

¹ В числителе здесь и далее приведены крайние, а в знаменателе — средние значения величин.

сивно-, а внутренний слабо-ШИК-положительны. Эта фаза в яичниках большинства особей завершается к началу августа, но у отдельных рыб — в период с июля до конца августа. В ооцитах остается слабо-вакуолизированной лишь околождерная зона цитоплазмы (рис. 2). Развитие ооцитов протекает асинхронно: наряду с ооцитами, в которых завершается вакуолизация цитоплазмы, в яичнике присутствуют ооциты, только вступающие в эту фазу. По степени развития ооциты старшей генерации у повторно и впервые созревающих самок одинаковы.

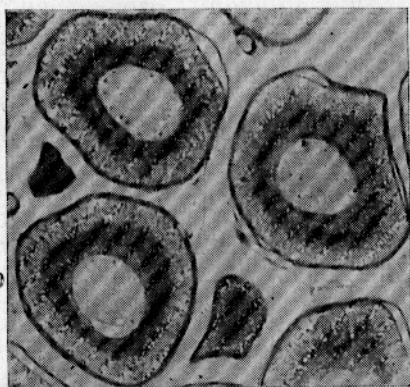


Рис. 2. Ооциты, завершающие фазу вакуолизации цитоплазмы (август 1972 г.; Северное Новоземельское мелководье; ув. 65).

В августе яичники приобретают более светлую, чем в начале лета, розоватую окраску, увеличиваются в размерах; возрастает коэффициент зрелости (табл. 1). Ооциты старшей генерации визуально различаются во вскрытом яичнике, их диаметр $\frac{378-525}{403,7 \pm 1,1}$ мкм. В цитоплазме таких ооцитов появляются первые гранулы желтка диаметром $\frac{2,8-12,6}{5,7}$ мкм, причем откладываются они внутри вакуолей и первоначально слабо окрашиваются гематоксилином Гейденгайна. Почти одновременно по периферии ооцита и в центральной части цитоплазмы вблизи ядерной мембраны начинается накопление другого типа гранул — очень мелких, шарообразных, диаметром $\frac{0,1-1,4}{1,1}$ мкм, интенсивно окрашивающихся гематоксилином (рис. 3, а). Мелкие гранулы на протяжении всего вителлогенеза лишь незначительно увеличиваются в размерах (до $\frac{1,4-2,8}{2,3}$ мкм); вопрос о химической природе мелких гранул требует специального изучения. Кортикальные вакуоли приобретают в августе ШИК-положительную реакцию (рис. 3, б). К середине — концу сентября ооциты старшей генерации почти у всех созревающих самок вступают в фазу первоначального отложения желтка; их диаметр $\frac{399-672}{499,7 \pm 2,1}$ мкм. Желточные гранулы размером $\frac{3,0-15,4}{5,7}$ мкм интенсивно окрашиваются гематоксилином и образуют широкое кольцо в цитоплазме (рис. 4). Возрастает асинхронность в развитии ооцитов, что выражается в увеличении коэффициента вариации диаметра ооцитов (рис. 5). В яичнике наряду с ооцитами фазы первоначального отложения желтка присутствуют и ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы. У некоторых самок ооциты в конце сентября или переходят в фазу интенсивного трофоплазматического роста.

В начале ноября яичники значительно увеличиваются: сквозь их тонкие растянутые стенки отчетливо видны ооциты. Состояние ооцитов

старшей генерации соответствует фазе интенсивного трофоплазматического роста (рис. 6); их диаметр $\frac{483-840}{652,7 \pm 2,5}$ мкм. Размеры желточных гранул $\frac{7,0-19,6}{13,9}$ мкм. Кортикальные вакуоли лежат между желточными гранулами, ближе к периферии ооцита. Ядро овальное с неров-

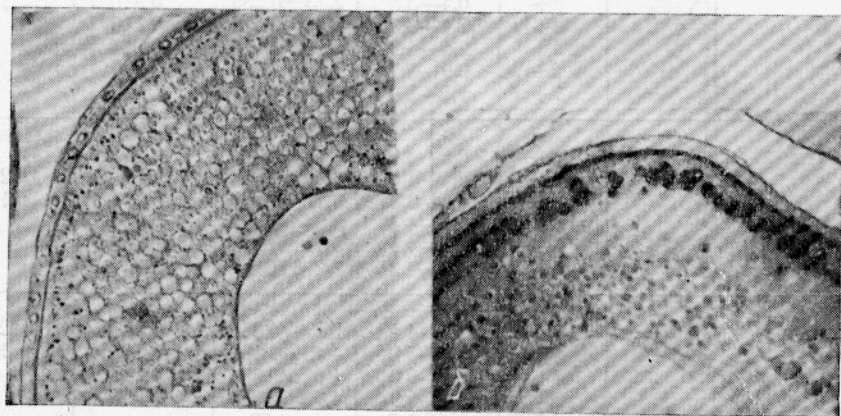
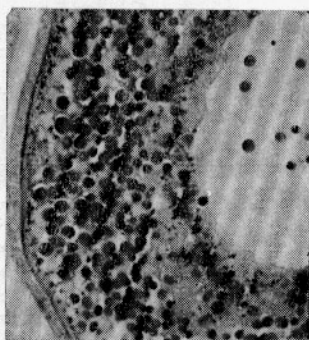


Рис. 3. Ооциты старшей генерации:

а — фрагмент ооцита, вступающего в фазу первоначального отложения желтка. Два типа гранул: слабоокрашенные, желточные гранулы, лежащие внутри цитоплазматических вакуолей, и очень мелкие интенсивно окрашенные гранулы, сосредоточенные по периферии ооцита и у ядерной мембраны (август 1972 г.; Северное Новоземельское мелководье; ув. 300);
б — ШИК-положительные кортикальные вакуоли в периферической зоне цитоплазмы ооцита (август 1972 г.; ув. 300).

Рис. 4. Фрагмент ооцита фазы первоначального отложения желтка. Крупные желточные гранулы образуют широкое кольцо в цитоплазме, мелкие лежат тонким слоем у оболочки клетки и образуют скопления вблизи ядерной мембраны (сентябрь 1972 г.; Северное Новоземельское мелководье; ув. 300).



ными слабозаметными контурами, сохраняет центральное положение в клетке. Ядрышки имеют большие размеры, чем в предыдущий период, встречаются по всему объему ядра. Кариоплазма мелкозернистая, в ней, как и на более ранних фазах развития, различаются хромосомы типа ламповых щеток. Радиально исчерченная оболочка достигает значительной толщины. Вариации диаметра ооцитов в пределах яичника значительны (см. рис. 5), но ооциты ранних фаз периода трофоплазматического роста не наблюдаются.

В декабре — начале января яичники достигают IV стадии зрелости. Гонады бледно-розовые с непрозрачными икринками занимают большую часть полости тела. В полости многих яичников содержится бесцветная жидкость. Ооциты старшей генерации достигают фазы зрелого желтка ооцита; их диаметр $\frac{735-965}{895,6 \pm 2,8}$ мкм. Асинхронность

Таблица 1

Коэффициенты зрелости гонад самок сайки разных возрастных групп в годовом цикле

Месяц	Стадия зрелости	Возраст	$\bar{um}$	$M \pm m$	σ	n
Июнь—июль	III	2+	0,7—3,3	$1,97 \pm 0,283$	0,982	12
		3+	0,4—3,3	$2,13 \pm 0,235$	0,910	16
		4+	2,4—3,3	$2,68 \pm 0,316$	0,140	6
		5+	2,6—4,2	$3,10 \pm 0,269$	0,714	7
		6+	0,9—3,7	$2,35 \pm 0,375$	0,993	7
		7+	1,5—3,9	$2,75 \pm 0,889$	1,540	3
Август	III	2+	2,3—3,6	$2,73 \pm 0,205$	0,459	6
		3+	2,4—4,3	$3,09 \pm 0,348$	1,556	21
		4+	2,6—3,8	$3,27 \pm 0,131$	0,394	10
		5+	3,1—4,4	$3,64 \pm 0,327$	0,654	5
		6+	3,0—4,5	$3,41 \pm 0,205$	0,502	7
		7+	3,2—4,3	3,75	—	2
Сентябрь	III	2+	2,3—4,1	$2,89 \pm 0,355$	1,591	21
		3+	3,1—5,8	$4,42 \pm 0,180$	0,766	19
		4+	3,1—6,0	$4,04 \pm 0,391$	1,035	8
		5+	3,6—5,9	$4,70 \pm 0,359$	0,803	6
		6+	3,8—5,7	4,70	—	3
Ноябрь	III	2+	2,9—7,8	$5,87 \pm 0,460$	1,657	13
		3+	4,9—10,9	$7,42 \pm 0,200$	0,958	19
		4+	5,8—16,3	$8,03 \pm 0,394$	2,041	27
		5+	7,0—13,4	$8,62 \pm 0,558$	2,010	13
		6+	2,4—10,7	$8,26 \pm 0,527$	2,110	16
		7+	8,1—9,1	$8,85 \pm 0,382$	0,764	4
Январь	IV	1+	9,8—16,0	$12,72 \pm 0,609$	2,856	23
		2+	11,0—16,8	$13,82 \pm 0,847$	3,594	19
		3+	12,5—25,2	$16,5 \pm 1,852$	7,642	18
		4+	10,4—19,4	$15,78 \pm 0,623$	2,569	18
		5+	14,1—21,0	$16,85 \pm 0,807$	3,224	17
		6+	15,6—18,9	17,07	—	3
Январь	IV—V и V	1+	35,5—37,0	36,43	—	3
		2+	32,3—46,3	$38,64 \pm 2,337$	4,674	5
		3+	25,6—50,2	$32,01 \pm 2,440$	7,326	10
		4+	25,0—34,0	$29,22 \pm 1,455$	3,254	6
		5+	25,3—48,7	$35,28 \pm 2,040$	7,077	13
		6+	21,8—44,1	—	—	2

в развитии половых клеток сглаживается, по-видимому, в результате «подтягивания» части развивающихся ооцитов до фазы заполненного желтком ооцита и атрезии отставших в развитии ооцитов. В ядре, сохраняющем центральное положение в ооците, не обнаруживаются хромосомы типа «ламповых щеток», характерные для ооцитов предыдущих фаз развития. Наблюдаются вакуолизация и увеличение размеров ядрышек (рис. 7).

Самки сайки подходят в конце декабря—январе к побережью Баренцева и Белого морей, имея различную по степени завершенности IV стадию зрелости яичников, о чем свидетельствуют индивидуальные вариации коэффициента зрелости, диаметра ооцитов, а также различная реакция самок на инъекции хорионического гонадотропина.

В январе—феврале происходит созревание ооцитов, яичники переходят в V стадию зрелости. Коэффициент зрелости резко возрастает,

достигая у отдельных самок 50,2% (см. табл. 1). Продолжительность всего периода созревания (предовуляционные изменения, мейоз и овуляция), по нашим наблюдениям за рыбами, содержащимися в аквариумах при температуре воды минус 0,8° — минус 1,5° С, составляет

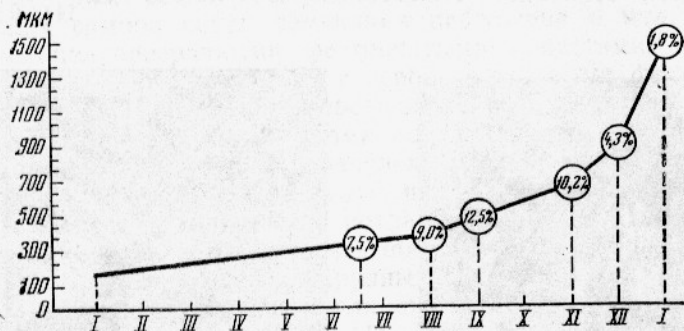


Рис. 5. Динамика средних значений диаметра (мкм) и коэффициента вариации диаметра (%) ооцитов старшей генерации в годовом цикле сайки (диаметр ооцитов измерен после фиксации яичников в жидкости Буэна).

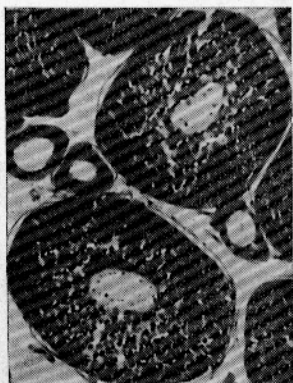


Рис. 6. Ооциты фазы интенсивного трофоплазматического роста (ноябрь 1970 г.; район о-ва Колгуев; ув. 65).

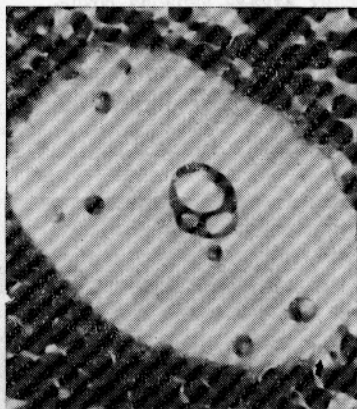


Рис. 7. Ядро ооцита, близкого к завершению периода трофоплазматического роста. Крупные вакуолизированные ядрышки (январь 1972 г.; Двинский залив Белого моря; ув. 300).

6—8 суток, из них около 3—4 суток продолжается гидратация икринок. В процессе созревания слияние глыбок желтка и гидратация происходят одновременно. Сначала гранулы желтка объединяются в центральной и вегетативной областях ооцита, затем по периферии и в последнюю очередь у анимального полюса (рис. 8). Ооциты становятся прозрачными, стекловидными. Смещение ядра к анимальному полюсу начинается еще до завершения слияния глыбок желтка. Происходит лизис ядерной мембраны, кариоплазма приобретает грубозернистую структуру. Наблюдаются картины подготовки к мейотическим делениям (рис. 9), подобные описанным у других видов костистых. При дальнейшем смещении к полюсу кариоплазма как бы растекается по краю желточной массы и встречается в виде отдельных капель под оболоч-

кой ооцита (рис. 10, а, б). Кортикальные альвеолы содержат мало количество ШИК-положительной субстанции. Радиально исчерченная оболочка ооцита очень тонкая, растянутая. Диаметр ооцитов в период неполного слияния желтка достигает 882—1176 мкм, а к тому моменту, когда желток становится гомогенным, возрастает до $\frac{1344-1575}{1448,9 \pm 2,5}$ мкм.

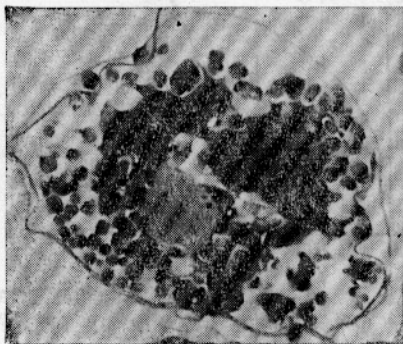


Рис. 8. Ооцит начала периода созревания. Слияние гранул желтка не завершено, ядро еще сохраняет центральное положение в клетке (январь 1972 г.; Двинский залив Белого моря; ув. 65).

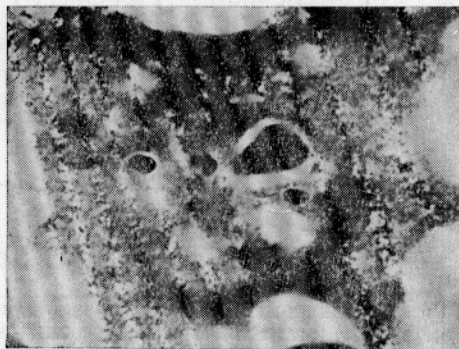


Рис. 9. Формирование веретена первого деления созревания (январь 1972 г.; Двинский залив Белого моря; ув. 300).

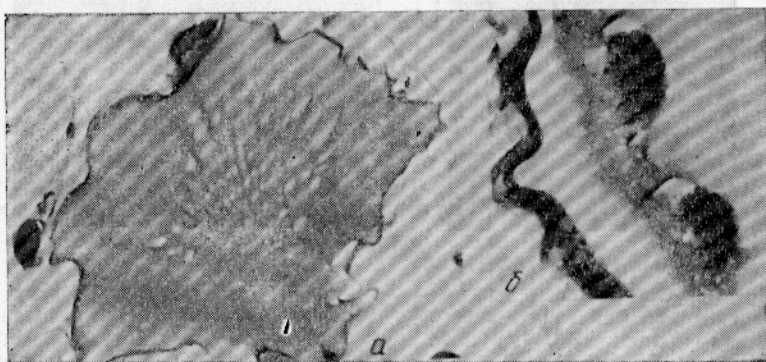


Рис. 10. Ооцит сайки:

а — зрелый ооцит сайки. Зародышевый пузырек не наблюдается; сильная деформация ооцитов при гистологической обработке связана с высокой степенью их гидратации (январь 1972 г.; Двинский залив Белого моря; ув. 60);
б — фрагмент зрелого ооцита. У оболочки лежат капли грубозернистого вещества карิโอплазмы (ув. 750).

После нереста, осуществляющегося одновременно, процесс атрезии остаточной икры и пустых фолликулярных оболочек очень длителен. Остаточные икринки визуалью обнаруживаются до ноября включительно, а при гистологическом изучении яичников и в декабре — январе. В пустых фолликулярных оболочках до июля сохраняются группы клеток эпителия, соединительной ткани и кровеносные сосуды, а с августа по январь обнаруживаются лишь бесструктурные ШИК-положительные остатки фолликулярных оболочек. В годовом цикле при сравнимом физиологическом состоянии гонад старшие по возрасту

самки имеют, как правило, более высокий коэффициент зрелости (см. табл. 1), чем младшие, что, по-видимому, связано с известными по ряду работ (Мантейфель, 1943; Печеник и др., 1973 и др.) возрастными изменениями плодовитости сайки. Та же закономерность наблюдается и у самцов сайки (табл. 2).

Годовой цикл развития семенников. В июне — июле у впервые созревающих самцов сайки семенники небольшие с мелкими тонкими розовыми полупрозрачными фестончатыми лопастями, а у повторно созревающих — очень рыхлые с серовато-розовыми фестонами. Генеративная ткань у впервые созревающих рыб плотная, представлена преимущественно сперматогониями поздних генераций; цисты с делящимися сперматогониями малочисленны. В гонадах повторно созревающих рыб по краям ампул лежат цисты со сперматогониями ранних генераций, тогда как в центре сохраняются значительные просветы. В небольшом количестве встречаются цисты с делящимися сперматогониями и митозы отдельных крупных сперматогоний. Остатки резорбирующихся половых и фолликулярных клеток в просвете ампул, как правило, не наблюдаются (рис. 11). Оболочка семенника и межампульные прослойки достоверно толще, чем в семенниках впервые созревающих рыб. По состоянию гонады впервые и повторно созревающих самцов в этот сезон можно отнести к гонадам II стадии зрелости. В августе и сентябре увеличивается масса семенников; они приобретают бледно-розовую окраску. Фестоны более крупные, чем в начале

Таблица 2

Коэффициенты зрелости гонад самцов сайки разных возрастных групп в годовом цикле

Месяц	Стадия зрелости	Возраст	<i>lim</i>	$M \pm m$	σ	<i>n</i>
Июнь—июль	II	2+	0,3—2,8	$1,13 \pm 0,217$	0,813	14
		3+	0,4—3,4	$1,73 \pm 0,312$	0,987	10
		4+	1,6—3,3	$2,40 \pm 0,440$	0,881	4
		5+	2,3	—	—	1
		6+	2,3—3,3	$2,75 \pm 0,310$	0,536	3
Август	II	2+	4,0—7,3	$5,00 \pm 0,222$	0,800	14
		3+	2,9—9,4	$5,29 \pm 0,507$	1,830	14
		4+	4,9—7,1	$6,20 \pm 0,573$	1,146	5
		5+	—	—	—	—
		6+	—	—	—	—
Сентябрь	II	2+	3,1—9,5	$5,34 \pm 0,428$	1,865	20
		3+	6,8—12,9	$9,48 \pm 0,419$	2,017	24
		4+	9,2—14,4	$9,53 \pm 1,975$	3,419	4
		5+	15,7	—	—	1
		6+	—	—	—	—
Ноябрь	III и III—IV	2+	12,1—26,0	$17,86 \pm 1,144$	3,970	12
		3+	5,2—38,9	$18,94 \pm 1,533$	5,930	15
		4+	12,2—25,8	$20,04 \pm 0,783$	3,757	23
		5+	11,3—31,4	$21,82 \pm 3,363$	7,540	6
		6+	22,2—24,4	23,3	—	2
Январь	III, IV IV—V	1+	16,1—29,3	$22,68 \pm 1,485$	6,812	22
		2+	19,3—24,6	$21,94 \pm 2,099$	5,926	9
		3+	13,7—24,0	$19,26 \pm 1,257$	5,330	19
		4+	13,6—22,3	$18,4 \pm 0,857$	2,570	10
		5+	15,7—27,1	$20,17 \pm 1,170$	5,608	24
		6+	—	—	—	—

лета, утолщенные, и отличить по морфологическим признакам гонады впервые созревающих самцов от гонад, повторно созревающих, уже не удастся. Ампулы заполнены цистами со сперматогониями поздних генераций. Обычны цисты с делящимися сперматогониями. Межампульные прослойки тонкие (рис. 12). Состояние семенников типично для II стадии зрелости. В начале ноября семенники занимают большую

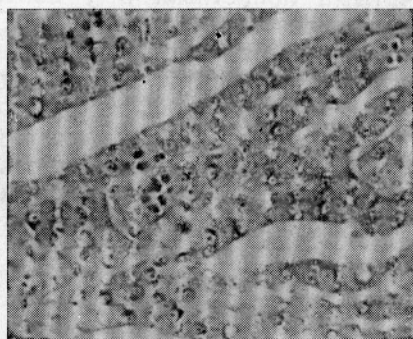


Рис. 11. Семенник II стадии зрелости повторно созревающего самца. Межампульные перегородки утолщенные. Цисты с небольшим количеством сперматогоний ранних генераций. В центре ампул значительные просветы (июль 1972 г.; Северное Новоземельское мелководье; ув. 360).

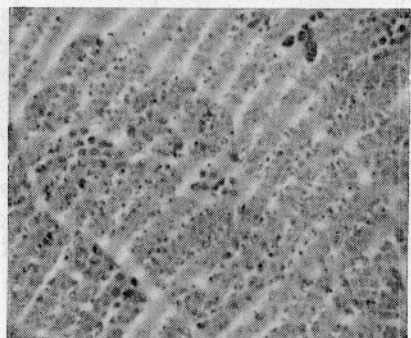


Рис. 12. Семенник II стадии зрелости повторно созревающего самца. Межампульные перегородки тонкие. Цисты со сперматогониями поздних генераций заполняют весь объем ампул (сентябрь 1972 г.; Северное Новоземельское мелководье; ув. 360).

часть полости тела, значительно возрастает коэффициент зрелости (см. табл. 2). Окраска семенников у 95—96% самцов бледно-розовая, а у 4—5% — молочно-белая. В первом случае в семенниках представлены преимущественно цисты со сперматоцитами первого порядка, обычно в стадиях лептономы и синapsиса (рис. 13), реже в состоянии

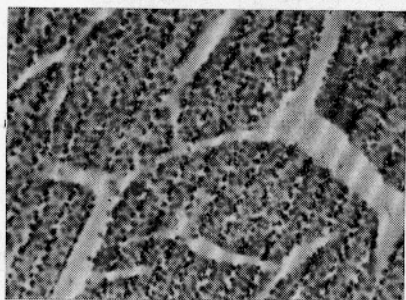


Рис. 13. Семенник III стадии зрелости. Цисты со сперматоцитами первого порядка в стадиях лептономы и синapsиса (ноябрь 1970 г.; район о-ва Колгуев; ув. 360).

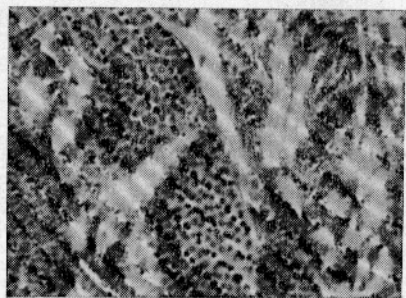


Рис. 14. Семенник III—IV стадии зрелости. Цисты со сперматоцитами первого и второго порядков, сперматоцитами и сперматозоидами (ноябрь 1970 г.; район о-ва Колгуев; ув. 360).

метафазы первого мейотического деления, а во втором случае наряду с цистами, содержащими сперматоциты, присутствуют цисты со сперматоцитами и сперматозоидами (рис. 14). Гонады основной массы самцов находятся в III стадии зрелости, а у незначительной части рыб — в

стадии III—IV. В конце декабря — январе зрелые сперматозоиды, вышедшие из цист, заполняют объем всех ампул семенников. Цист с «догоняющими стадиями»¹ нет. В стенках ампул содержатся фолликулярные клетки и крупные резервные сперматогонии (рис. 15). Такое

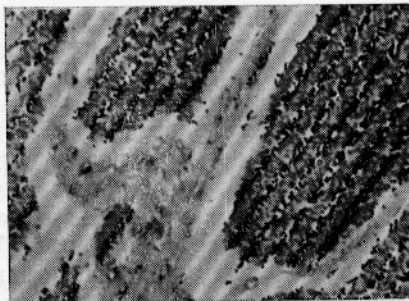


Рис. 15. Семенник V стадии зрелости. Ампулы заполнены вышедшими из цист сперматозоидами. В межампульных перегородках видны фолликулярные клетки и резервные сперматогонии (январь 1972 г.; Двинский залив Белого моря; ув. 360).

состояние гонад можно определить как IV или начало V стадии зрелости. Нерест происходит в январе — феврале. В январе еще встречаются единичные самцы с железами III—IV или даже III стадий зрелости. После нереста с февраля по май семенники находятся в VI—II стадии зрелости. Годовой цикл развития гонад самок и самцов сайки представлен на рис. 16.

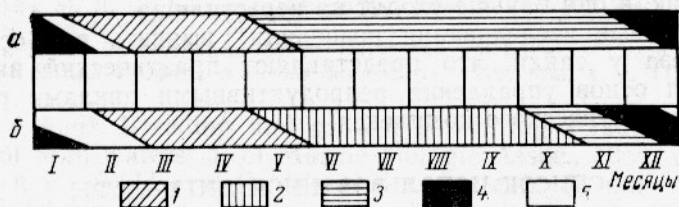


Рис. 16. Годовой цикл развития гонад самок и самцов сайки:

а — самки; б — самцы: 1—VI, VI—II и II стадии зрелости гонад; 2—II; 3—III; 4—IV; 5—IV—V и V стадии зрелости гонад.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате гистологического изучения гонад уточнен половой цикл сайки, описанный ранее только по внешним признакам половых желез (Москаленко, 1964; Пономаренко, 1965; Печеник и др., 1973; Сохнов, 1975 и др.), выявлены различия в продолжительности одних и тех же стадий зрелости у самцов и самок. Оказалось, что гонады самок переходят в III стадию зрелости на несколько месяцев раньше, а гонады самцов позже, чем указывалось в упомянутых выше работах. Период посленерестового восстановления гонад у сайки длителен, но особи, пропускающие нерестовый сезон, практически не встречаются. Очень высокие значения максимального коэффициента зрелости у самок сайки связаны с единовременным типом икрометания, а также с продукцией крупной икры и соответственно крупных личинок, что целесообразно в условиях короткого вегетационного периода (Расс, 1941; 1948). Высокие значения максимального коэффициента зрелости у самцов сайки объясняются, по-видимому, потребностью в большом количестве спермы для успешного оплодотворения икры в толще воды

¹«Догоняющие стадии» — по С. И. Кулаеву (1927).

(Турдаков, 1972; Woodhead, 1975). Действительно, у сайки оплодотворяется практически вся выметанная икра (Юданов, 1976).

Очень мало известно о роли факторов внешней среды в регуляции полового цикла сайки. Размножение происходит в сроки, наиболее благоприятные для выживания молоди, тогда как обеспеченность пищей взрослых особей, очевидно, не детерминирует сезоны гаметогенеза и нереста сайки. Можно предположить, что световой и температурный режимы играют роль сигнальных факторов в регуляции полового цикла сайки, как и некоторых лососевых рыб, у которых активный гаметогенез также происходит в осенне-зимний период и, как доказано (Breton et al., 1976 и др.), развитие половых клеток стимулируется уменьшением фотопериода и увеличением температуры воды. Известно, что в период активного гаметогенеза сайка (Печеник и др., 1973 и наши данные) и треска (Woodhead, Woodhead, 1964) предпочитают более высокие температуры воды, чем в период летнего нагула. У всех видов арктических тресковых известны преднерестовые подходы к устьям рек, где вода зимой теплее, чем в открытом море. Предполагается (Световидов, 1959) благоприятное влияние повышения температуры воды на завершение созревания гонад у этой группы рыб. Наши наблюдения в Двинском заливе Белого моря показывают, что в декабре при подходе к устьям рек самцы имеют гонады в IV завершенной, а самки — в IV незавершенной стадии зрелости. Соотношение полов первоначально близко 1:1, но уже к середине января около устьев остаются только самки. У самцов гаметогенез завершается раньше, чем у самок, и они раньше уходят на нерестилища.

Проведенные исследования позволили выявить ряд особенностей гаметогенеза у сайки, что представляют практический интерес для разработки основ управления репродуктивными циклами рыб арктического фаунистического комплекса.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Амирджанов А. А., Соловьева В. К. Время и районы нереста основных промысловых видов рыб рыбохозяйственных водоемов РСФСР. — «Рыбное хозяйство». М., 1962, 28 с.

Анисимова И. М. Изменение яичника балтийской трески в течение годового цикла половой зрелости. — «Труды Мосрыбвтуза», 1955, вып. 7, с. 78—90.

Бурдак В. Д. Об особенностях полового цикла и нереста черноморского мерланга (*Odontogadus merlangus euxinus* (Nordmann)). — «ДАН СССР», 1955, т. 104, № 4, с. 657—659.

Горбунова Н. Н. Размножение и развитие минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas). — «Труды ИО АН СССР», 1954, т. XI, с. 132—195.

Добрусин М. С. Некоторые особенности сперматогенеза балтийской трески. — «Труды молодых ученых ВНИРО», 1970, вып. 4, с. 77—81.

Дрягин П. А. Биоэкологические группы рыб и их происхождение. — «ДАН СССР», 1949, т. 66, № 1, с. 121—123.

Киселева Е. В. Сайка из Обской губы. — «Труды НИИ полярного земледелия и промышленного хозяйства», вып. 10, 1940, с. 103—112.

Кулаев С. И. Наблюдения за изменениями семенников речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) в течение годового цикла. — «Русский зоологический журнал», т. VII, вып. 3, 1927, с. 15—49.

Мантейфель Б. П. Сайка и ее промысел. Архангельск, ОГИЗ, 1943. 31 с.

Мантейфель Б. П. Навага Белого моря и ее промысел. Архангельск, ОГИЗ, 1945. 43 с.

Москаленко Б. К. О восточносибирской треске. — «Зоологический журнал», 1960, т. 39, вып. 8, с. 1262—1263.

Москаленко Б. К. О биологии полярной тресочки (сайки). — «Вопросы ихтиологии», т. 4, вып. 3, 1964, с. 433—443.

Печеник Л. Н., Пономаренко В. П., Шепель Л. И. Биология и промысел сайки Баренцева моря. М., «Пищевая промышленность», 1973. 67 с.

Покровская Т. Н. Географическая изменчивость биологии наваги (рода *Eleginus*). — «Труды ИО АН СССР», т. XXXI, 1960, с. 19—110.

Пономаренко В. П. Развитие гонад и сроки нереста сайки в Баренцевом море. — «ДАН СССР», т. 161, № 3, 1965, с. 697—700.

Пшеничный Б. П., Ассоров В. В. Некоторые черты биологии мерлузы (*Merluccius*) Атлантического океана у побережья Юго-Западной Африки. — «Вопросы ихтиологии», 1969, т. 9, вып. 3 (56), с. 423—430.

Расс Т. С. Географические параллелизмы в строении и развитии костистых рыб северных морей. М., МОИП, 1941. 60 с.

Расс Т. С. О периодах жизни и закономерностях развития и роста у рыб. — «Известия АН СССР. Серия биологическая», 1948, № 3, с. 295—305.

Саускан В. И., Серебряков В. П. Размножение и развитие серебристого хека (*Merluccius bilinearis* Nitchill). — «Вопросы ихтиологии», 1968, т. 8, вып. 3(50), с. 500—521.

Световидов А. Н. О нахождении в Баренцевом море представителя рода *Theragra* в связи с некоторыми вопросами происхождения амфибореальных тресковых и сельдевых. — «Зоологический журнал», 1959, т. 38, вып. 3, с. 449—464.

Сорокин В. П. Овогенез и половой цикл у трески. — «Труды ПИНРО», 1957, вып. 10, с. 125—144.

Сорокин В. П. Половой цикл и сперматогенез у трески. — «Труды ПИНРО», 1960, вып. 12, с. 71—87.

Сорокин В. Н. Налим озера Байкал. Новосибирск. «Наука», 1976. 143 с.

Сохнов В. В. Характеристика нерестовой популяции сайки Баренцева моря. — «Труды ПИНРО», 1975, вып. 5, с. 209—217.

Суворов Е. К. Экспедиция в Чешскую Губу 1925 г. ч. I. — «Труды Института по изучению Севера», 1927, вып. 34, с. 87.

Турдаков А. Ф. Воспроизводительная система самцов рыб. Фрунзе, «Илым», 1972. 280 с.

Широкова М. Я. Темп полового созревания поколения балтийской трески, облавливаемой промыслом в 1961—1963 гг. — «Труды АтлантНИРО», 1969, т. 21, с. 56—78.

Широкова М. Я. Особенности раннего овогенеза балтийской трески. — «Труды АтлантНИРО», 1971, вып. 35, с. 114—123.

Юданов И. Г. Зоогеография сайки (полярной тресочки) в Северном Ледовитом океане. — В кн.: Природа и хозяйство Севера. 1976, вып. 4, с. 111—113.

Bowers A. B. Breeding and growth of whiting (*Gadus merlangus* L.) in isle of Man waters; J. of Marine biologic Assoc., 1954, v. 33, N 1.

Breton B., Billard R., Weil C. I. Facteurs du milieu et determinism endocrinien de la gametogenese chez les poissons cyprinides et salmonides. Abstracts of 2é Congres European des Ichthyologistes, Paris, September, 1976, N 143.

Ciechomski J. D. Character del desorve y fecundidad de la merlusa argentina, *Merluccius merluccius hubbsi*, del sector bonaerense. «Bol. Inst. biol. marina», 1967, N 13, p. 30.

Gokhale S. V. Seasonal changes in the gonads of the whiting (*Gadus merlangus* L.) and the norway pout (*G. esmarkii* Nilsson) Ind. J. Fisheries., 1957, 4, p. 92—111.

McKenzie R. A. Nova Scotian autumn spawning cod. J. Fish. Res. Bd. Canada, 1940, 5(2), p. 105—120.

Messtorff J. Untersuchungen über die Biologie des Wittling (*Merlangus merlangus* L.) in der Nordsee. Berichte der deutschen Wissenschaftlichen Kommission for Meeresforschung, Neue Folge, 1959, Band XV, Hef 4, p. 277—334.

Monteiro Rui, Dias Lima. On some aspects of the Ovary Development in the hake (*Merluccius merluccius* L.) of the Portuguese Coast. ICES C. M. Gadoid Fish Committee., 1965, N 37.

Woodhead A. D. Endocrine physiology of fish migration. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 1975, 13, p. 287—382.

Woodhead A. D., Woodhead P. M. J. Seasonal changes in the physiology of the Barents sea cod, *Gadus morhua* L., in relation to its environment. ICNAF, Environmental Symposium Rome, 1964, Contributions N F — 6 A. B, p. 691—734.

Summary

The sexual cycle of Polar cod is histologically analysed. The duration of same maturation stages is different in males and females. In spent females gonads are at stage VI—II in February—May, while they are at stage II in first-time maturing females. In June—November gonads of females from both groups are at stage III. The vacuolation phase of the oocyte cytoplasm of the older generation lasts from June to August, the phase of the primary deposition of yolk is observed in September, the phase of intensive trophoplasmatic growth lasts from October to November. In December—January gonads of females reach stage IV which lasts till the breeding season. Eggs are spawned in a single batch. After spawning the process of atresia in the residual eggs and empty follicle membranes is very extensive and not completed by the next spawning season. In spent males gonads are at stage VI—II from February to May, while they are at stage II in first-time maturing males. Gonads of males from both groups are at stage II in June—September, at stage III in October—November, at stage IV in December and at IV—V and V in January—February. Morphological traces of the previous spawning (gaps in ampullas, thicker membrane and interampulla streaks) can be seen in testicles till July.

УДК 597—114 : 597.442

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ГИСТОФИЗИОЛОГИЯ ГИПОФИЗА САЙКИ (BOREOGADUS SAIDA LEP.) БАРЕНЦЕВА МОРЯ В ГОДОВОМ ЦИКЛЕ

О. Л. Христофоров

Исследование особенностей гормональной регуляции жизненных функций у сайки (*Boreogadus saida* Lep.) представляет интерес в связи с обитанием этого вида при очень низких температурах воды (от минус 1,8 до плюс 3,5°С), при которых протекают все фазы годового цикла, включая нагул (май—август), нерестовую миграцию, совпадающую по времени с наиболее интенсивным гаметогенезом (сентябрь—январь) и тотальный нерест (январь—февраль). В настоящей работе рассматриваются строение гипофиза сайки, динамика активности различных типов клеток дистальной доли гипофиза у этого вида в годовом цикле и в связи с возрастом рыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в Баренцевом и Белом морях в течение 1970—1977 гг. Гистологически изучены гипофизы 20 неполовозрелых, 120 половозрелых (впервые и повторно созревающих), 35 старых стерильных особей сайки. Гипофиз с мозгом фиксировали в жидкостях Буэна, Буэна-Холланда с сулемой, Гелли и далее обрабатывали по обычной гистологической методике. Срезы окрашивали азаном по Гейденгайну, трихромным методом по Клевеланд—Вольфу, свинцовым гематоксилином по МакКонею, паральдегид-фуксином по Гомори—Габу с докраской азокармином; кроме того, применяли ШИК-реакцию. Основ-