

УДК 597.562:146.512

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ООГЕНЕЗА ТИХООКЕАНСКОЙ ТРЕСКИ *GADUS MACROCEPHALUS TILESIIUS (GADIDAE)*

Н. П. Сергеева, А. В. Винников, А. И. Варкентин



Проанализированы состояние и изменения размерного состава ооцитов у неполовозрелых и половозрелых самок тихоокеанской трески с гонадами разных стадий зрелости.

Определена продолжительность отдельных этапов оогенеза. В первые два года жизни трески яйцеклетки достигают состояния молодого ооцита. У более старших неполовозрелых и зрелых особей имеются ооциты фазы однослойного фолликула. Размерная структура превителлогенных клеток изменяется по мере роста рыб: возрастает диапазон вариаций размеров клеток и их средний диаметр при постепенном уменьшении относительного числа самых мелких ооцитов.

Накопление желтка в яйцеклетках у трески начинается в июне, а четкое разделение ооцитов текущего и резервного фондов происходит в декабре, когда развитие желез соответствует III стадии зрелости. Длительность развития ооцитов начальных фаз вителлогенеза, вероятно, составляет 3–4 месяца. Относительное количество молодых ооцитов уменьшается по мере созревания гонад и, вероятно, становится минимальным у рыб, находящихся в процессе икрометания. Сразу после нереста происходит значительное пополнение клеток протоплазматического роста.

N. P. Sergeeva, A. V. Vinnikov, A. I. Varkentin. Some peculiarities of Pacific cod *Gadus macrocephalus* Tilesius (Gadidae) oogenesis // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers KamchatNIRO. Vol. 10. 2008. P. 40–48.

State and size composition dynamics of oocytes of immature and mature Pacific cod females having their gonads at different stages of maturation are analyzed.

Duration of particular stages of the oogenesis is assessed. Ovaries of Pacific cod can reach the state of young oocyte for two years of life. Elder immature and mature individuals had the oocytes in the phase of monolayer follicle. The size structure of the previtellogenous cells was transforming along the growth of fish: the cell size variation range and the average diameter increased with decreasing relative number of the smallest oocytes consequently.

The yolk goes to deposition in the oocytes of Pacific cod from June, and the oocytes get separated obviously into the actual and reserve funds in December, when gonad maturation get of the III-rd stage of maturation. The time span of the oocyte development at the initial phases of the vitelligenesis is probably 3–4 months. The relative number of the young oocytes decreases along gonad maturation and most likely gets minimal in spawning fishes. Significant recruitment of protoplasmatic growth cells occurs immediately on spawning.

По многообразию различий в характере роста и развития половых клеток у самок рыб, их принято делить на виды с прерывистым и с непрерывным оогенезом. В яичниках первой группы видов желтковые ооциты в нерестовый сезон обособлены по размерам от резервных клеток, у второй — в половых железах присутствуют ооциты всех фаз развития и роста (Овен, 1976).

У тресковых рыб, как с донной (треска), так и пелагической (минтай) развивающейся икрой, наблюдаются прерывистый оогенез и синхронный характер вителлогенеза (Иванков, 2001).

Отметим, что во многих работах, посвященных изучению различных аспектов жизненного цикла тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* Tilesius, 1810, рассматриваются особенности ее репродуктивного периода (сроки нереста, плодовитость) и указываются размеры ооцитов на IV стадии развития яичников в различных районах обитания (Моисеев, 1953; Полутов, 1948; Вершинин, Токранов, 1983; Tomson, 1962; и др.).

Исследования оогенеза тихоокеанской трески немногочисленны. Развитие и характерные особенности строения ооцитов некоторых фаз периода трофоплазматического роста у трески из дальневосточного региона рассматривались В.Н. Иванковым (1987, 2001), А.Л. Дроздовым и В.Н. Иванковым (2000). Однако сведения о размерном составе всего комплекса ооцитов и его изменениях, как у неполовозрелых, так и созревающих для нереста особей тихоокеанской трески вод дальневосточного региона России, в литературе отсутствуют.

В то же время, достаточно полно изучены и описаны процессы оогенеза у подвидов атлантической трески *Gadus morhua* Tilesius, 1810. В частности, стоит упомянуть работы И.М. Анисимовой (1952), В.П. Сорокина (1957), М.Я. Широковой (1971, 1977), в которых приводится описание этого процесса для беломорского и балтийского подвидов.

В настоящей работе изложены результаты исследования состояния и размерного состава яйце-

клеток периодов протоплазматического и трофоплазматического роста на различных стадиях созревания гонад тихоокеанской трески.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили сборы гонад самок трески из уловов разными орудиями лова (разноглубинный трал, снюрревод, донный ярус, уда) у Западной Камчатки (март 2004 г.), в Авачинском и Кроноцком заливах (декабрь 2003 г.) и у Юго-Восточной Камчатки (июнь–июль 2004 г.).

Гонады или их часть фиксировали в 4% растворе хлороформа во время выполнения биологических анализов. Масса навески варьировала от 0,1 до 0,5 грамма, при этом производили взвешивание всего ястыка. Одновременно визуально оценивали стадии зрелости гонад по шестибальной шкале (Правдин, 1966; Алексеев, Алексеева, 1996).

В лабораторных условиях из середины гонады брали фрагмент массой 0,05–0,10 г и помещали на предметное стекло. После легкого раздавливания кусочка гонады, добавляли 1–2 капли воды и, по возможности, равномерно распределяли ооциты на стекле. Затем их просматривали под бинокулярным микроскопом МБС-9 с кратностью увеличения 4×8. Для анализа размерной структуры ооцитов трески различных стадий зрелости просчитывали ооциты разного диаметра, измеряя их с точностью до 0,05 мм. Для этого выбирали сектор, в котором считали все видимые яйцеклетки, начиная с наиболее крупных. Затем долю каждого размерного класса выражали в процентах. Одновременно отмечали наличие характерных, отличающихся по цвету клеток: мелкие прозрачные, с желтоватым оттенком, желтые или желтоватые непрозрачные и прозрачно-белесоватые, фолликулярные оболочки. В каждой пробе измеряли диаметр наиболее крупных яйцеклеток отдельных периодов оогенеза при кратности увеличения 4×8 или 7×8. Размер ооцитов в микронах определяли с помощью окуляр-микрометра. Таблица дает представление о количестве обработанного материала.

Таблица. Объем использованного материала

Стадия зрелости гонад	Длина исследованных рыб, см	Количество рыб, экз.	Срезы гонад, экз.	Количество измеренных ооцитов
II	24,5–69,0	38	2	4752
II–III	46,0–100,0	13	1	1405
III	57,0–81,0	5	1	704
IV	64,2–79,5	6	2	2620
IV–V	53,5–79,5	3		2005
VI–II	48,0–72,0	12		1161
Всего	24,5–100,0	77	6	12 647

Для подтверждения синхронности развития вителлогенных ооцитов тихоокеанской трески из центральной, передней, задней и наружной частей правого яичника (по направлению к голове рыбы) измеряли не менее 50 ооцитов от 2–3 рыб с гонадами на IV, IV–V стадиях зрелости. Измерения проводили с помощью бинокулярного микроскопа МБС-9 при кратности увеличения 4×8.

У шести самок разных стадий зрелости небольшие части яичника массой 1–5 г фиксировали в жидкости Буэна и впоследствии подвергали стандартной обработке гистологическими методами (Елисеев, 1959). Пробы проводили через спирты возрастающей концентрации, затем хлороформ, смесь парафина-хлороформа, после чего пробы заливали в парафин. Серийные срезы гонад толщиной 5–7 мкм помещали на предметное стекло и окрашивали железным гематоксилином по методике Гейденгайна (Волкова, Елецкий, 1982).

В работе использована периодизация оогенеза, которой придерживаются исследователи, изучавшие развитие яйцеклеток тресковых рыб (Сорокин, 1957; Широкова, 1971, 1977; Иванков, 1987; Лисовенко, 2000; Привалихин, Полуэктова, 2002). В период превителлогенеза яйцеклетки проходят фазы молодого ооцита и однослойного фолликула. Период вителлогенеза условно разделен на фазы вакуолизации, начала накопления желтка, наполовину наполненного желтком ооцита, и ооцита, наполненного желтком. В период созревания происходит смещение ядра к анимальному полюсу ооцита, гомогенизация его содержимого и гидратация.

Авторы посчитали возможным не разделять имеющийся материал по районам сбора, поскольку у самок тихоокеанской трески, обитающей в прикамчатских водах, не отмечается значительной разницы в сроках наступления половозрелости. Они могут достигать половой зрелости на 4 году жизни при длине 45–50 см, а их массовое созревание отмечается в возрасте 5–7 лет при длине 60–70 см (Токранов, Винников, 1991).

Фотографии ооцитов и срезов гонад выполняли с помощью фотоаппарата «Nikon Coolpix» с автоматической насадкой и микроскопа «Olympus» при увеличении 10 и 40, окуляр 10×18L.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Состояние и размеры ооцитов трески

Прежде всего, уместно описать состояние и размеры ооцитов трески по гистологическим препаратам. На срезе, выполненном поперек гонады самки неполовозрелой трески длиной 29,0 см, хорошо заметны яйценосные пластины, в которых

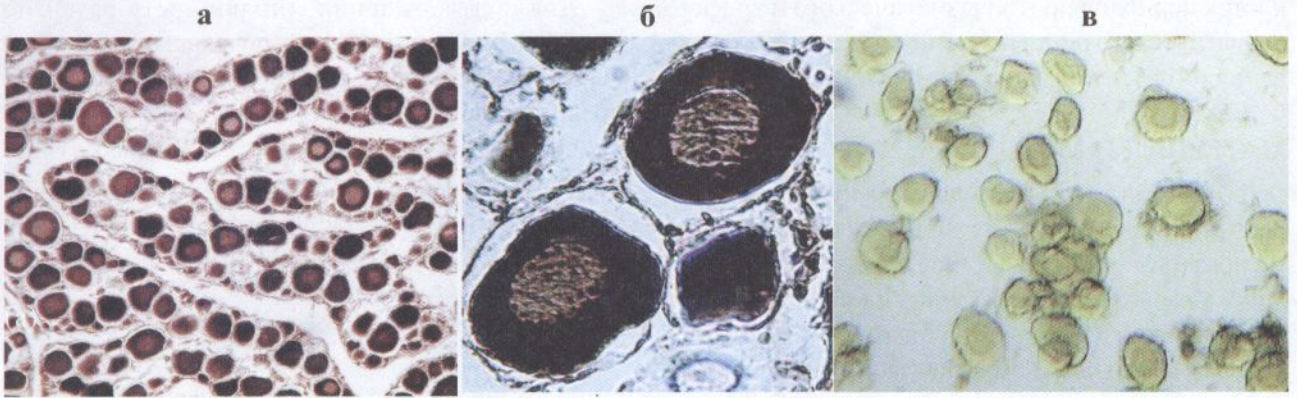


Рис. 1. Ооциты неполовозрелой трески длиной 29 см. Гистологический срез: а — яичник (ув. $10 \times 10 \times 18L$); б — ооциты фазы молодого ооцита (ув. $40 \times 10 \times 18L$); в — фиксация формалином (ув. $10 \times 10 \times 18L$)

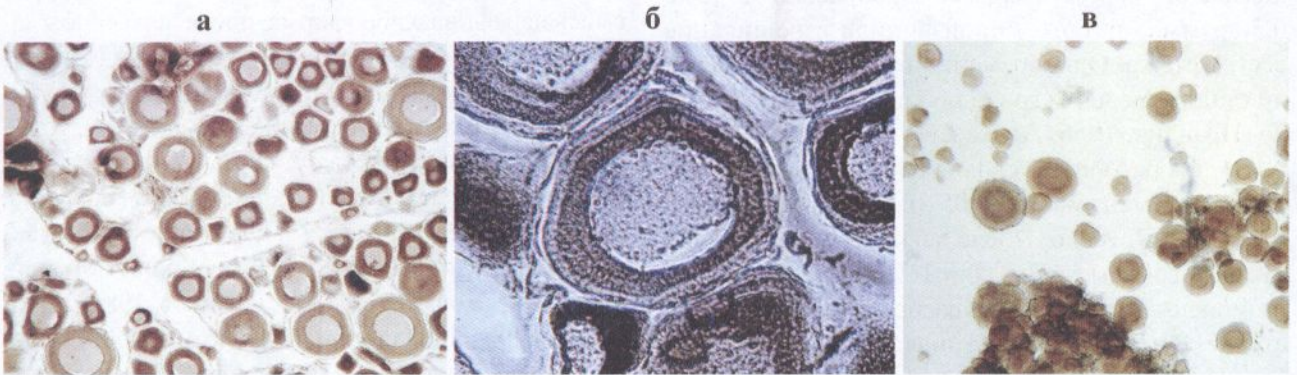


Рис. 2. Ооциты неполовозрелой трески длиной 51 см. Гистологический срез: а — яичник (ув. $10 \times 10 \times 18L$); б — ооцит фазы однослойного фолликула (ув. $40 \times 10 \times 18L$); в — фиксация формалином (ув. $10 \times 10 \times 18L$)

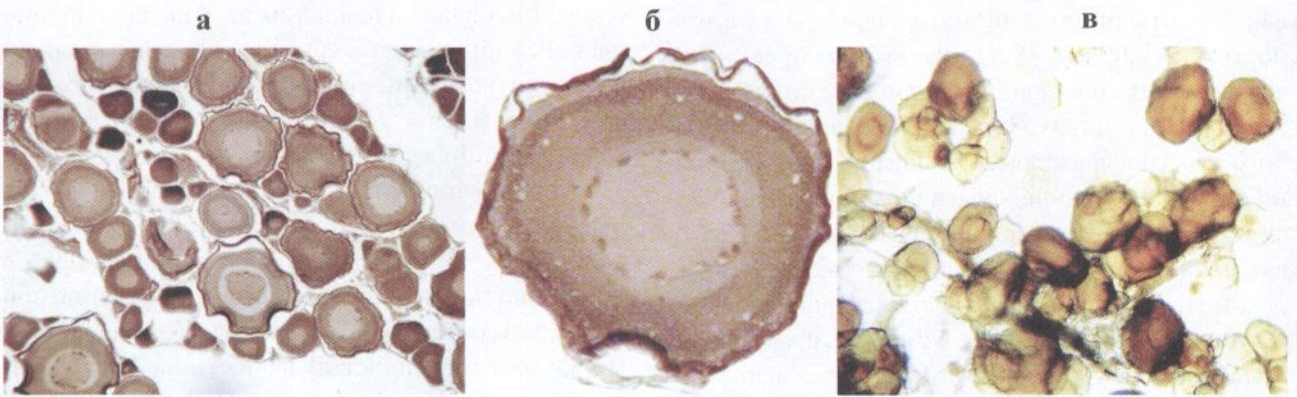


Рис. 3. Ооциты трески II—III стадии зрелости длиной 65 см. Гистологический срез: а — яичник (ув. $10 \times 10 \times 18L$); б — ооцит фазы вакуолизации цитоплазмы (ув. $40 \times 10 \times 18L$); в — фиксация формалином (ув. $10 \times 10 \times 18L$)

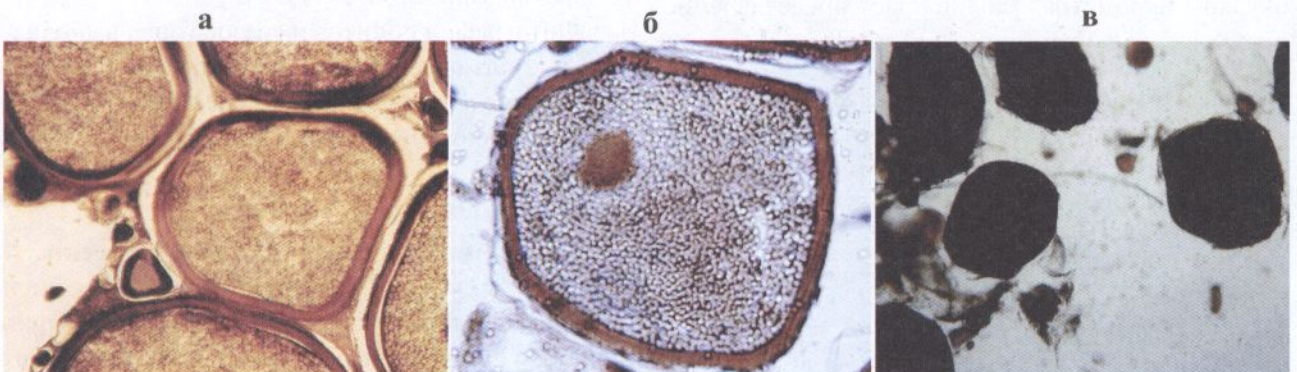


Рис. 4. Ооциты трески IV стадии зрелости длиной 73 см. Гистологический срез: а — яичник (ув. $10 \times 10 \times 18L$); б — наполненный желтком ооцит (ув. $10 \times 10 \times 18L$); в — фиксация формалином (ув. $10 \times 10 \times 18L$)

находятся ооциты периода протоплазматического роста. Клетки разного размера располагались беспорядочно, наибольший диаметр ооцитов составлял 68 мкм. Самые крупные из них не имели выраженного циркумнуклеарного кольца. По своему состоянию клетки соответствовали фазе молодого ооцита (рис. 1а, б). У балтийской трески ооциты этой фазы развития имеют диаметр 13–70 мкм (Широкова, 1971).

У неполовозрелой особи тихоокеанской трески длиной 51,0 см самые крупные ооциты находились уже в фазе однослойного фолликула. Были отмечены молодые ооциты таких же, как и у предыдущей особи размеров. Диаметр яйцеклеток фазы однослойного фолликула у этой особи достигал 123 мкм, что укладывается в пределы значений размеров ооцитов этой фазы у балтийской трески (73–190 мкм, Широкова, 1977) (рис. 2а, б).

Появление ооцитов, содержащих вакуоли, свидетельствует о начале формирования расходного фонда у впервые созревающих рыб и новом цикле развития яйцеклеток у повторно созревающих особей. У трески, как у минтая и наваги, в отличие от многих других видов рыб, во время трофоплазматического роста характерно так называемое «выпадение» фаз интенсивной и полной вакуолизации цитоплазмы (Иванков, 1987; Дроздов, Иванков, 2000). Вакуоли не заполняют всю цитоплазму, а располагаются по ее периферии. Глыбки желтка формируются у трески с внешней стороны вакуолей, а размеры клеток начала трофоплазматического роста изменяются от 200 до 220 мкм.

У трески длиной 65,0 см на срезе гонады II–III стадии зрелости наряду с молодыми ооцитами присутствовали клетки фазы однослойного фолликула и ооциты, содержащие вакуоли. Диаметр последних достигал 325 мкм. Размеры половых клеток с циркумнуклеарным кольцом не превышали 110 мкм и немного уменьшились по сравнению с таковыми у неполовозрелой трески, очевидно, за счет перехода крупных клеток в следующую фазу развития (рис. 3а, б).

В яичниках трески на IV стадии зрелости хорошо заметны крупные клетки диаметром до 875 мкм, полностью заполненные желточными гранулами. Отсутствовали ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы и первичного накопления желтка. Между заполненными желтком ооцитами были расположены молодые ооциты и ооциты фазы однослойного фолликула (рис. 4а, б).

У неполовозрелых самок тихоокеанской трески половые клетки были представлены только прозрачными ооцитами фаз периода превителлогене-

неза (рис. 1в). Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что размерная структура ооцитов у неполовозрелой трески изменяется с увеличением длины особи (рис. 5). Так, у рыб длиной 24,5–32,0 см наибольший диаметр клеток составлял 75,0 мкм, а средний показатель равен 36,0 мкм. Небольшой диапазон размеров клеток (25,0–75,0 мкм) был характерен для особей, пойманных в декабре 2003 г., в марте и июне 2004 г. Наибольшее число клеток (79%) приходилось на самые мелкие ооциты диаметром до 50 мкм. Все яйцеклетки по своим размерам соответствовали фазе молодого ооцита. По литературным данным (Широкова, 1971, 1977), у молоди балтийской трески длиной 10,1–20,0 см молодые ооциты могут достигать диаметра 70 мкм, а клетки фазы однослойного фолликула обнаруживаются лишь у более крупных самок. В нашем случае, ооциты фазы однослойного фолликула отсутствовали у рыб длиной менее 32,0 см.

У особей тихоокеанской трески длиной 33,0–40,0 см колебания размеров клеток увеличивались. Самые крупные ооциты достигали в диаметре 150 мкм. По-прежнему, основная часть ооцитов — мелкие, размерами не более 50 мкм, однако относительное их количество снизилось и

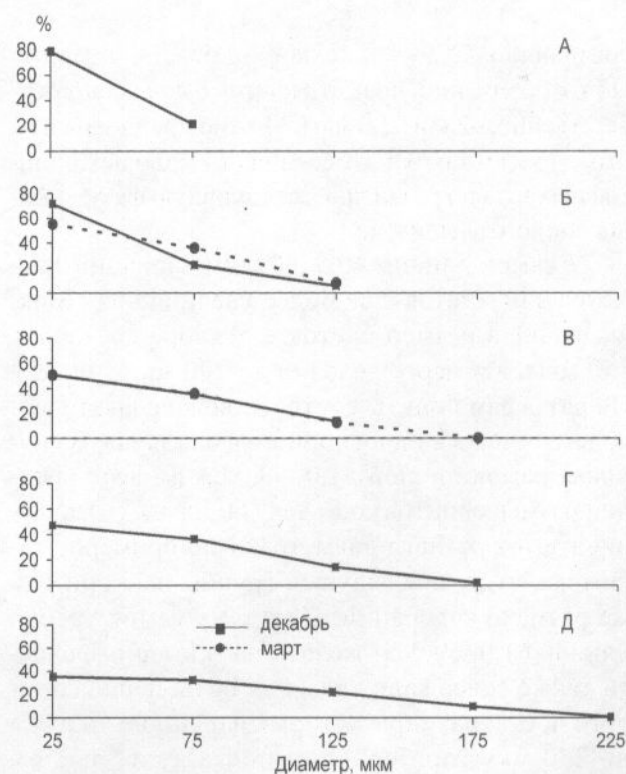


Рис. 5. Размерный состав превителлогенных ооцитов у неполовозрелой трески разной длины в декабре и марте. А — 29,1–32,0 см; Б — 33,1–40,0 см; В — 40,5–50,0 см; Г — 51,1–60,0 см; Д — 61,6–69,0 см

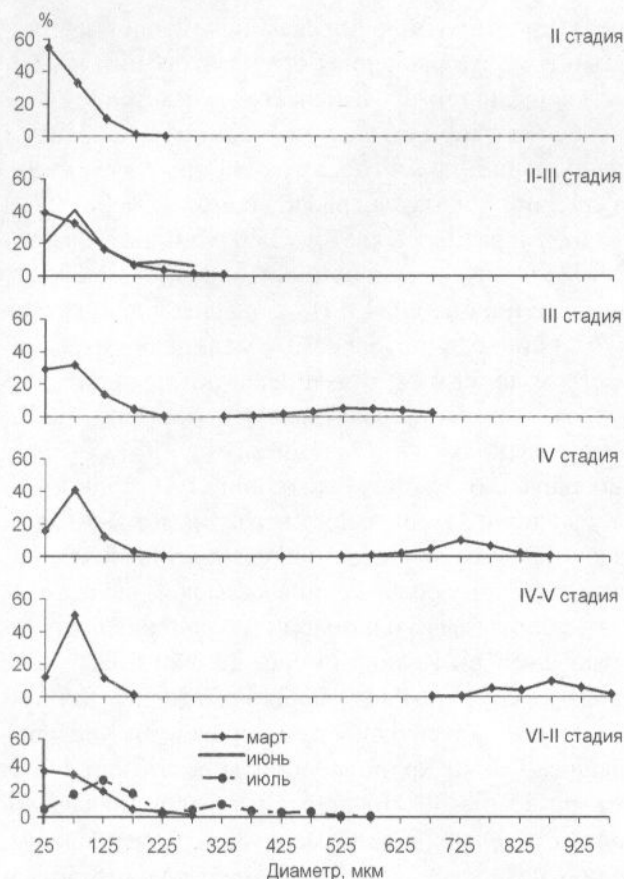


Рис. 6. Размерный состав ооцитов в гонадах трески разных стадий зрелости

составляло 72% — в декабре и 55% — в марте. При этом средний диаметр клеток был равен, соответственно, 42,0 и 52,0 мкм. Можно предположить, что у трески таких размеров часть молодых ооцитов перешла по развитию в следующую фазу — однослойного фолликула.

У самок длиной 40,5–50,0 см вариации диаметра яйцеклеток еще более увеличились. Максимальный размер клеток в декабре составлял 150 мкм, а в марте доходил до 200 мкм (рис. 5). По размерам ооциты соответствовали фазам молодого ооцита и однослойного фолликула. В яичниках самок длиной 51,0–60,0 см в марте средний размер ооцитов составлял 60 мкм. Соотношение клеток разного диаметра было примерно таким же, что у предыдущей группы рыб при том же размахе колебаний. В марте у самок трески длиной 61,0–69,0 см железы на II стадии зрелости также содержали только ооциты периода малого роста, размеры которых варьировали от 25 до 250 мкм, при среднем показателе, равном 79,0 мкм. Количество самых мелких яйцеклеток диаметром до 50 мкм у этих рыб снизилось до 35%. Также имелись клетки фазы однослойного фолликула.

Таким образом, в яичниках неполовозрелых самок трески, независимо от их длины, фонд клеток представлен только ооцитами периода превителлогенеза, причем с увеличением длины самок возрастают колебания размеров клеток, а также их средний диаметр, при постепенном уменьшении относительного количества самых мелких ооцитов.

Состав ооцитов в яичниках самок трески на II–III стадии зрелости отличался от предыдущих как по размерной структуре, так и по внешнему виду (рис. 3б, в). Вместе с мелкими прозрачными клетками присутствовали ооциты разных оттенков — от желтоватого до мутно-желтого. В марте и июне 2004 г. в яичниках трески длиной 45,1–70,0 см самые крупные ооциты достигали диаметра 300 мкм, однако кривые их размерного состава несколько различались: в марте наибольшая часть ооцитов была представлена самой мелкой фракцией, а в июне их относительное количество уменьшилось, и возросла доля ооцитов диаметром 75–100 мкм.

Сопоставление размеров клеток фаз молодого ооцита и однослойного фолликула у тихоокеанской трески с таковыми у балтийской позволяет допустить, что значительная часть молодых ооцитов перешла в фазу однослойного фолликула. Кроме того, часть яйцеклеток достигла по своим размерам и фазы вакуолизации. По сравнению с состоянием яичников в марте в июне возросла доля клеток размерами 225–300 мкм — с 4 до 15%. В марте средний размер ооцитов составлял 80, а в июне — 105 мкм.

У особей с яичниками III стадии зрелости половые клетки представляли собой прозрачные ооциты периода протоплазматического роста (молодые ооциты и ооциты фазы однослойного фолликула) диаметром от 25 до 225 мкм и мутные

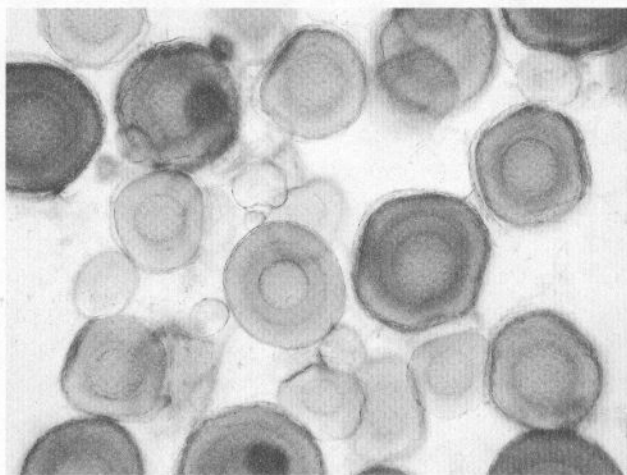


Рис. 7. Ооциты трески VI–II стадии зрелости длиной 80 см (фиксация формалином, ув. 10×10×18L)

непрозрачные клетки размерами 325–675 мкм с желточными гранулами (рис. 6). Клеток промежуточного состояния и размера не наблюдалось. Среди превителлогенных клеток превалировали ооциты диаметром 75–100 мкм. Средний размер желтковых ооцитов — 552 мкм. На этой стадии зрелости генерация ооцитов предстоящего нерестового сезона полностью обособлена по размерам от яйцеклеток периода протоплазматического роста. Относительное количество ооцитов, которые будут в процессе созревания реализованы в дефинитивные желтковые и зрелые яйцеклетки, составлял 21,3% от всего фонда ооцитов периодов прото- и трофоплазматического роста.

В гонадах самок на IV стадии зрелости диапазон размеров прозрачных превителлогенных ооцитов остался прежним. Однако заметно, что еще более уменьшилось относительное количество самых мелких ооцитов. Желтые непрозрачные половые клетки, которые созреют для текущего нереста, на этой стадии зрелости имели минимальный размер 425 мкм, а максимальный — 1075 мкм (рис. 6). Средний диаметр желтковых ооцитов составлял 789 мкм.

Желтковые ооциты в гонадах самок на IV–V стадии зрелости еще более увеличились в размерах: средний диаметр составил 878 мкм при крайних значениях — 650–1050 мкм (рис. 6). Среди превителлогенных ооцитов доминировали яйцеклетки диаметром 50–100 мкм при пониженной доле более мелких клеток.

К сожалению, размеры овулированных икринок можем охарактеризовать только по литературным данным. Диаметры овариальных икринок западнокамчатской трески находятся в пределах 0,98–1,23 мм (Моисеев, 1953), а у трески из западной части Берингова моря они варьируют от 0,77 до 1,00 (в среднем — 0,92) мм (Мусяенко, 1970). У трески восточного побережья Кореи диаметр икринок изменяется от 1,05 до 1,15 мм (Zang Chang Ik, 1984). Икринки атлантической трески и ее подвидов характеризуются несколько большим диаметром, чем тихоокеанской. Так, размер овариальных икринок беломорской трески варьирует от 1,20 до 1,80 мм, при среднем показателе, равном 1,54 мм (Сорокин, 1957), что, очевидно, следует связывать с межвидовыми отличиями в размерах ооцитов и экологии нереста.

В марте у отнерестившихся самок тихоокеанской трески с яичниками на VI–II стадии зрелости присутствовали прозрачные ооциты и клетки с желтоватым оттенком (рис. 7). Очевидно,

небольшая часть клеток уже находилась в фазе вакуолизации цитоплазмы. Яйцеклетки, наполненные желтком, отсутствовали. Наблюдали остатки фолликулярных оболочек. Диапазон размеров клеток был таким же, как в железах стадии II–III. По численности превалировали молодые ооциты. В июле в гонадах самок со следами нереста размерная структура ооцитов носила несколько иной характер. Выделялись группы клеток диаметром 250–575 и 325–350 мкм. Эти клетки имели желтый оттенок. По всей видимости, по развитию их можно считать ооцитами начальных фаз вителлогенеза (вакуолизации и начала накопления желтка).

Размеры ооцитов трески из разных участков гонад

В зафиксированных в растворе формалина гонадах трески IV и IV–V стадий зрелости среди ооцитов расходного фонда невооруженным глазом можно различить клетки двух типов: желтые или желтоватые непрозрачные, и прозрачно-бесцветные, белесоватые, частью или полностью гомогенизированные. Обычно клетки первого типа располагались ближе к оболочке ястыка, а второго — в его внутренней части.

Анализируя размеры ооцитов из различных участков правого и левого яичников у четырех самок с гонадами на IV и IV–V стадиях зрелости, обратили внимание на количественное соотношение двух выделенных типов икринок в каждом из участков, откуда были взяты пробы (рассматривается расположение гонад в брюшной полости по направлению к голове рыбы). Если в центральной части яичника доля прозрачно-бесцветных ооцитов достигала 99%, то ближе к оболочке она уменьшилась до 65–75%, а в переднем и заднем участках было близко к пропорции 1:1.

Считается, что процесс гомогенизации и гидратации ооцитов трески Белого моря совершается в относительно короткий срок, измеряемый сутками, а возможно и часами (Сорокин, 1957). Показанное соотношение икринок разного типа может свидетельствовать о характере процесса развития желез тихоокеанской трески при наступлении периода созревания. Видимо, первыми в фазу гомогенизации и гидратации вступают ооциты в центральной части гонад (внутренняя и краевая области), расположенные ближе к овариальной полости. Полагаем, что прозрачно-бесцветные ооциты, очевидно, можно считать гидратированными, а желтые или желтоватые клетки, находящиеся преимущественно в переднем и заднем участках

яичников на IV–V стадии зрелости — желтковыми ооцитами.

Рассматривая размерную структуру ооцитов расходного фонда, выяснили, что характер кривых, размах колебаний диаметра, его средние значения в правом и левом яичниках трески стадий зрелости IV и IV–V практически не отличаются. Так, в железах IV–V стадии зрелости диаметр ооцитов расходного фонда в обоих яичниках варьировал от 725 до 1000 мкм, при средних показателях 859 — в правом и 865 мкм — в левом. Также почти нет разницы между средними показателями диаметра яйцеклеток из разных четырех участков гонад, значения которых находились в диапазоне 859–867 мкм.

Измерения отдельно желтковых и прозрачно-бесцветных яйцеклеток из различных участков яичников показали, что, в целом, размерная структура указанных клеток практически одинакова. В железах IV стадии зрелости основная масса ооцитов обоих типов имеют размеры от 700 до 900 мкм, при среднем значении 819 мкм для желтковых и 820 мкм для прозрачно-бесцветных. У самок с гонадами IV–V стадии зрелости пределы колебаний диаметра яйцеклеток сужаются: преобладают ооциты размерами 800–925 мкм при средних показателях 859 и 872 мкм, соответственно. Обращает внимание тот факт, что в гонадах стадии IV–V прозрачно-бесцветные ооциты имеют почти такие же размеры, что и на стадии IV. Учитывая размеры овулированных икринок тихоокеанской трески из Берингова моря (Мусиенко, 1970), можно заключить, что в периоды слияния гранул желтка, гидратации и овуляции диаметр ооцитов тихоокеанской трески увеличивается не так значительно, как, например, у тресковых рыб, выметывающих пелагическую икру. Увеличение размеров яйцеклеток тихоокеанской трески происходит в 1,12, а объема — в 1,4 раза. По данным В.П. Сорокина (1957), диаметр ооцитов атлантической трески Белого моря увеличивается в 1,8, а объем — в 5–7 раз. У минтая в процессе гомогенизации и гидратации размеры ооцитов возрастают в 1,5, а объем — 3,7 раза.

Цикл развития ооцитов трески

Как уже отмечалось, половые железы неполовозрелой тихоокеанской трески содержат только яйцеклетки периода превителлогенеза. Ювенильные особи длиной до 32 см в возрасте 2 лет имеют клетки фазы молодого ооцита. В следующую фазу периода протоплазматического роста лидирующие в развитии половые клетки трески переходят по достижении рыбой длины 33–40 см. Вплоть до наступления массового созревания при длине самок 60–70 см и возраста 5–7 лет половые клетки трески находятся в состоянии молодого ооцита и однослойного фолликула. Следовательно, у основной массы неполовозрелых самок трески ооциты проходят в развитии фазу однослойного фолликула в течение 2–4 лет. Началом обособления расходного фонда ооцитов от превителлогенных считается июнь–июль, когда доля клеток начальных фаз вителлогенеза становится заметной, и на кривой размерного состава появляется небольшой пик. Поскольку в яичниках рыб с созревающими ооцитами или завершивших нерест присутствуют разные по диаметру яйцеклетки фазы однослойного фолликула, и лишь наиболее крупные из них переходят в фазу вителлогенеза, полагаем, что время протекания фазы однослойного фолликула у повторно созревающих особей составляет не менее года.

Длительность развития ооцитов начальных фаз вителлогенеза у самок восточнокамчатской трески, очевидно, составляет 3–4 месяца, учитывая появление в декабре рыб с гонадами на III стадии зрелости (Токранов, Винников, 1991). В это же время отмечается четкое разделение ооцитов текущего и резервного фонда. Дальнейшее развитие ооцитов протекает достаточно быстро. Уже в январе–феврале гонады большинства самок восточнокамчатской трески находятся на IV стадии зрелости, а в феврале–марте отмечается массовый нерест (Токранов, Винников, 1991). Следовательно, развитие яйцеклеток трески от фазы наполненного желтком ооцита до окончания периода их созревания длится 2–3 месяца, а весь период вителлогенеза и созревания может продолжаться 5–7 месяцев. В марте в железах посленерестовой трески фонд гамет представлен молодыми ооцитами, клетками фазы однослойного фолликула, а отдельные лидирующие ооциты по своим размерным характеристикам достигают фазы вакуолизации. К июлю в яйцеклетках отмечается накопление желтка.

Длительность развития ооцитов начальных фаз вителлогенеза у самок восточнокамчатской трески, очевидно, составляет 3–4 месяца, учитывая появление в декабре рыб с гонадами на III стадии зрелости (Токранов, Винников, 1991). В это же время отмечается четкое разделение ооцитов текущего и резервного фонда. Дальнейшее развитие ооцитов протекает достаточно быстро. Уже в январе–феврале гонады большинства самок восточнокамчатской трески находятся на IV стадии зрелости, а в феврале–марте отмечается массовый нерест (Токранов, Винников, 1991). Следовательно, развитие яйцеклеток трески от фазы наполненного желтком ооцита до окончания периода их созревания длится 2–3 месяца, а весь период вителлогенеза и созревания может продолжаться 5–7 месяцев. В марте в железах посленерестовой трески фонд гамет представлен молодыми ооцитами, клетками фазы однослойного фолликула, а отдельные лидирующие ооциты по своим размерным характеристикам достигают фазы вакуолизации. К июлю в яйцеклетках отмечается накопление желтка.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В яичниках тихоокеанской трески всегда присутствуют мелкие прозрачные клетки состояния молодого ооцита и однослойного фолликула, составляющие весь фонд яйцеклеток у неполовозрелых и отнерестившихся особей и резервный фонд у созревающих самок. Параллельно с процессами накопления желтка и созревания изменяется размерная структура ооцитов резервного фонда: часть молодых ооцитов, вероятно, наиболее крупных,

опережает в развитии остальных и вступает в фазу однослойного фолликула. Относительное количество молодых ооцитов уменьшается по мере созревания гонад и, очевидно, становится минимальным у рыб, находящихся в процессе икрометания. Значительное пополнение клеток протоплазматического роста происходит сразу после нереста.

Период протоплазматического роста ооцитов у основной массы трески продолжается до полового созревания и длится 4–6 лет. За первые 2 года яйцеклетки достигают состояния молодого ооцита, и не менее двух лет требуется для роста и развития ооцитов фазы однослойного фолликула. Время протекания этой фазы у повторно созревающих особей составляет не меньше года.

Период вителлогенеза и созревания у тихоокеанской трески может продолжаться 5–7 месяцев. В том числе, длительность развития ооцитов начальных фаз накопления желтка составляет 3–4 месяца и 2–3 месяца требуется до окончания периода созревания. В марте в железах посленерестовой трески фонд гамет представлен молодыми ооцитами, клетками фазы однослойного фолликула. Отдельные лидирующие ооциты по своим размерным характеристикам достигли фазы вакуолизации. К июлю в яйцеклетках отмечается накопление желтка.

Тихоокеанской треске свойственен прерывистый тип вителлогенеза. У каждой отдельной особи трески процессы накопления желтка происходят синхронно, очевидно, практически одновременно, о чем свидетельствует незначительная разница в размерах желтковых ооцитов из разных частей желез. По мере развития гонад, после обособления ооцитов расходного фонда, пополнения вителлогенных яйцеклеток не происходит. При наступлении периода созревания процесс гомогенизации желтка и гидратации происходит, вероятно, одновременно во всей железе.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны сотрудникам лаборатории морских промысловых рыб КамчатНИРО, оказавшим помощь в сборе материалов. Особо благодарим научного сотрудника лаборатории морских исследований лососей С.Б. Городовскую за консультации и помощь в изготовлении препаратов гистологических срезов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И. 1996. Определение стадий зрелости гонад и изучение половых

циклов, плодовитости, продукции икры и темпа полового созревания у морских промысловых рыб. Методическое пособие. Калининград: АтлантНИРО, 74 с.

Анисимова И.М. 1952. Сравнительный характер овогенеза некоторых видов костистых рыб // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МТИРХ, 9 с.

Вершинин В.Г., Токранов А.М. 1983. О размножении трески (*Gadus macrocephalus* Tilesius, 1810) у берегов Восточной Камчатки // Проблемы раннего онтогенеза рыб. Калининград: АтлантНИРО. С. 82–84.

Волкова О.В., Елецкий Ю.К. 1982. Основы гистологии с гистологической техникой. М.: Медицина, 304 с.

Дроздов А.Л., Иванков В.Н. 2000. Морфология гамет животных. М.: Дом Круглый год, 460 с.

Елисеев В.Г. 1959. Основы общей гистологии и гистологическая техника. М.: Наука, 271 с.

Иванков В.Н. 1987. Строение яйцеклеток и систематика рыб. Владивосток: ДВГУ, 160 с.

Иванков В.Н. 2001. Репродуктивная биология рыб. Владивосток: ДВГУ, 224 с.

Лисовенко Л.А. 2000. Размножение рыб с прерывистым оогенезом и порционным нерестом на примере минтая Западной Камчатки. М.: ВНИРО, 111 с.

Моисеев П.А. 1953. Треска и камбалы дальневосточных морей // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 40, 288 с.

Мусяненко Л.Н. 1970. Размножение и развитие рыб Берингова моря // Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии – Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 5. С. 166–224.

Овен Л.С. 1976. Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб. Киев: Наукова думка, 132 с.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.

Привалихин А.М., Полуэктова О.Г. 2002. Изучение механизмов резорбции развивающихся ооцитов у минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) // Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 141. С. 247–259.

Сорокин В.П. 1957. Овогенез и половой цикл у трески (*Gadus morhua morua* L.) // Тр. Полярно-

го НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 10. С. 125–144.

Токранов А.М., Винников А.В. 1991. Особенности воспроизводства трески в прибрежных водах Камчатки // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: КОТИНРО. Вып. 1. Ч. 2. С. 36–53.

Широкова М.Я. 1971. Особенности раннего оогенеза балтийской трески // Тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 35. С. 114–123.

Широкова М.Я. 1977. Особенности полового созревания самок балтийской трески *Gadus morhua callarias* L. // Вопр. ихтиологии. Т. 17. Вып. 4 (105). С. 650–658.

Zhang Chang Ik. 1984. Pacific Cod of South Korean waters. Int. North Pac. Fish. Comm. Bull. Vol. 42. P. 116–129.

Tomson J.A. 1962. On the fecundity of Pacific Cod (*Gadus morhua macrocephalus* Tilesius) from Hecate Strait, British Columbia // J. Fish. Res. Bd. of Canada. Vol. 9. № 5. P. 497–500.