

ГОДОВОЙ ЦИКЛ ИЗМЕНЕНИЙ ЯИЧНИКОВ ВОБЛЫ СЕВ. КАСПИЯ

В. А. Мейен

YEAR CYCLE IN THE CHANGES OF OVARIES OF THE NORTH CASPIAN VOBLA (*Rutilus rutilus caspicus* Jak.).

By V. A. Mayenne

Для каждого периода жизненного цикла рыб характерно определенное состояние их половых желез.

Это положение как будто не нуждается в особом обосновании, но фактических данных по этому вопросу имеется крайне недостаточно.

До настоящего времени в половых железах рыб изучались различные структуры половых элементов или анатомическое строение гонад. Кроме того в научно-промысловой литературе имеются так называемые шкалы зрелости, составленные на основании макроскопического описания для приблизительного определения стадий зрелости гонад. Подробное же изучение изменений желез в целом в макроскопическом и в гистологическом отношениях почти не производилось. Только по гонадам камбалы [Франц, 9], окуня [Мейен, 6, Кулаев, 5] и отчасти трески [Сивертсен, 10] имеются соответственные работы. Обзор литературы дается автором в другой работе [7].

Настоящая работа имеет целью дать описание годичного цикла изменений яичника¹⁾ воблы и сопоставить наличие определенных стадий зрелости яичника с соответственными периодами ее жизни.

МЕТОДИКА

Для гистологического изучения яичники фиксировались жидкостями Ценкера, Буэна и сулемой с 5% уксусной кислоты. Заливка яичников ранних стадий зрелости производилась в парафине, а более поздних (начиная с момента образования желтка) в целоидине. Окраска в основном проводилась гематоксилином по методу Гайденгайна и отчасти по Маллори.

Параллельно со сбором проб для гистологического изучения яичников последние подвергались и макроскопическому изучению по следующим признакам.

¹⁾ Годичный цикл изменений семенников воблы описан в подготовляемой к печати работе С. И. Кулаева.

Основные признаки: 1) отношение веса половых желез к весу тела всей рыбы; 2) степень прозрачности всего яичника; 3) степень прозрачности икринок; 4) форма икринок; 5) видимость икринок невооруженным глазом; 6) видимость невооруженным глазом ядра в икринках (яйцеклетках); 7) степень легкости выделения половых продуктов; 8) общая форма половых желез.

Вспомогательные признаки: 1) цвет половых желез; 2) отличительные особенности оболочки половых желез; 3) упругость половых желез; 4) степень развития кровеносных сосудов.

Изучение яичников воблы производилось в течение всего годового периода.

ФАЗЫ РАЗВИТИЯ И РОСТА ЯЙЦЕКЛЕТОК¹⁾

Изменения яичников рыб, которым они подвергаются в течение жизненного цикла, больше всего связаны с присутствием в них определенных комплексов яйцеклеток, находящихся на разных фазах развития. Соматическая часть яичника изменяется сравнительно мало. Поэтому для точной характеристики стадий его зрелости необходимо знать фазы развития яйцеклеток²⁾.

Развитие яйцеклеток целесообразно разделить на три периода: 1) период синаптенного пути; 2) период малого роста и 3) период большого роста.

Период синаптенного пути охватывает яйцеклетки от овогоний последних генераций до диплотенной фазы включительно. Яйцеклетки этого периода у воблы мало отличаются от того, что было описано рядом авторов у других костистых рыб, и поэтому здесь мы их касаться не будем.

Период малого роста охватывает яйцеклетки, начиная с диктионной фазы, употребляя терминологию Винивартера [11], и кончая фазой однослойного фолликула. Наибольшее значение для характеристики стадии зрелости яичника в этом периоде имеют фаза ювенальная и фаза однослойного фолликула.

Ювенальная фаза (фаза В) наиболее характерна для яичников ювенальной стадии³⁾. Эта фаза отличается следующими признаками. Яйцеклетка имеет очень тонкую оболочку, на поверхности которой на значительном расстоянии одно от другого расположены мелкие, вытянутой формы ядра соединительно-тканного происхождения. Цитоплазма имеет мелкозернистое строение. Ядро занимает большую часть яйцеклетки и имеет несколько овальную форму. По периферии ядра расположены многочисленные ядрышки. Хромозомы имеют вид нежных зернистых палочек. Общий вид этих яйцеклеток ювенальной фазы показан на рис. 1.

Фаза яйцеклеток с однослойным фолликулом (фаза С) характеризуется следующими признаками. Оболочка яйцеклеток этой фазы состоит из: 1) собственно оболочки овоцита, которая непосредственно примыкает к цитоплазме и не обнаруживает какой-либо структуры, и 2) фолликулярной оболочки. С внутренней и наружной сторон последней находятся очень тонкие пленки, между которыми расположены вытянутые мелкие ядра соединительно-тканного характера, лежащие близко одно от другого почти сплошным слоем. Цитоплазма мелкозер-

¹⁾ В целях устранения путаницы при изложении процесса созревания яйцеклеток и всего яичника в целом в дальнейшем для обозначения различных изменений развития овоцитов будет употребляться термин *фаза*, а для всего яичника в целом — термин *стадия*.

²⁾ Более подробное рассмотрение вопроса о периодах роста яйцеклеток и описание отдельных фаз имеется в другой работе автора [7].

³⁾ Буквенное обозначение фаз в данном случае и в дальнейшем взято из работы автора об яичнике окуня [6].

нистая. Ядро круглое или слабо овальное. Хромозомы имеют вид тонких зернистых палочек. По периферии ядра расположены многочисленные (несколько сот штук) ядрышки. Общий вид яйцеклетки этой фазы показан на рис. 2.

Период большого роста яйцеклеток начинается с фазы первоначального накопления желтка (начала вителлогенеза) и оканчивается фазой зрелой яйцеклетки.

Основное значение для характеристики стадий зрелости яичников имеют следующие фазы этого периода.

Фаза первоначального накопления желтка (фаза D), или, иначе говоря, начала вителлогенеза, характеризуется появлением в цитоплазме желтка. Первоначально зернышки желтка появляются на периферии цитоплазмы, постепенно захватывая и центральную часть яйцеклетки. В совершенно развитых яйцеклетках этой фазы желток имеет вид шарообразных включений различной величины, лежащих в вакуолях. Около ядра имеется более или менее широкий слой цитоплазмы, незаполненный желтком. Ядро имеет неправильно овальную форму с многочисленными ядрышками, более крупными, чем на предыдущей фазе, и плотно прилегающими к оболочке ядра. Хромозомы имеют вид слабо выраженных ламповых щеток, т. е. тонких зернистых палочек с небольшими зернистыми отростками. Строение оболочек яйцеклетки усложнилось.

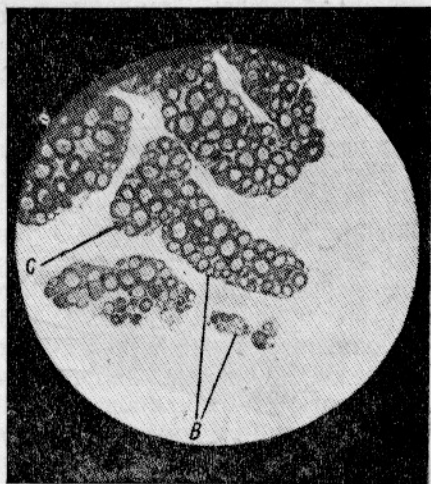


Рис. 1. Яичник II стадии неполовозрелой самки

Условные обозначения к рис. 1—7: В — фаза ювенальная; С — фаза однослойного фолликула; D — фаза первоначального накопления желтка; E — фаза наполненной желтком яйцеклетки (овоцита); F — фаза зрелости; F. V. — пустые фолликулы.

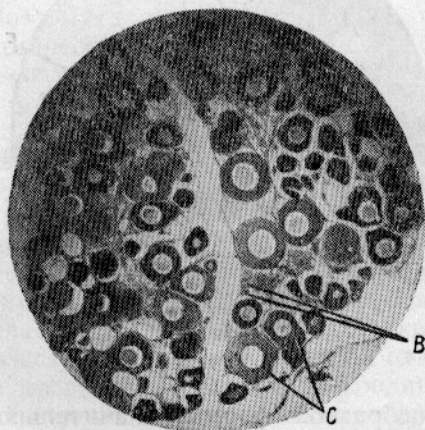


Рис. 2. Яичник II стадии половозрелой самки

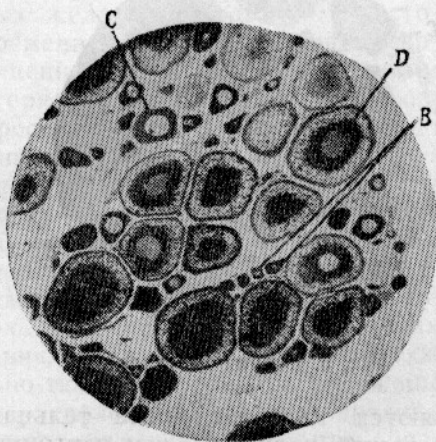


Рис. 3. Яичник III стадии

Собственно оболочка стала значительно толще, но в ней еще нельзя обнаружить поперечной исчерченности. Фолликул стал двухслойным. Его внутренний слой обладает сравнительно крупными овальными ядрами, а наружный — плоскими вытянутыми соединительно-тканного характера. Общий вид яйцеклеток этой фазы показан на рис. 3.

Фаза наполненной желтком яйцеклетки (фаза Е). Между этой фазой и предыдущей имеется ряд переходов. В совсем сформировавшемся виде яйцеклетки этой фазы имеют двуслойный фолликул, как и в предыдущей фазе. Собственно оболочка яйцеклетки имеет вид хорошо выраженной *Zona radiata*. Между внутренним слоем фолликула и *Zona radiata* имеется слой очень тонких воронкообразных трубочек, которые наружной расширенной частью примыкают к фолликулярным

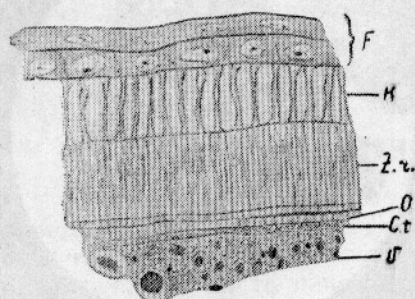


Рис. 4. Части оболочки и фолликулярного эпителия яйцеклетки фазы наполненного желтком овоцита. Ув. 1300; *F*—фолликул; *K*—каналы; *Z. r.*—*Zona radiata*; *O*—отростки цитоплазмы, входящие в *Z. radiata*; *Ct*—цитоплазма; *v*—желток

клеткам, а внутренним узким концом входят в каналцы *Zona radiata* (рис. 4). Почти вся цитоплазма заполнена желтком. Только у самой *Zona radiata* и около ядра имеется тонкий слой мелкозернистой цитоплазмы, не заполненной желтком. Между зернышками желтка имеется небольшое количество цитоплазмы. Желток не однороден. По периферии яйцеклетки он имеет вид шарообразных телец различной величины. Такой же желток преимущественно располагается и около ядра. Вся остальная масса цитоплазмы заполнена желтком в виде неправильной формы вытянутых кубиков разнообразной величины. Граница между этими зонами выражена неясно, и желточные образования различного характера рас-

положены рядом. Появление желтка многогранной формы является характерным признаком при переходе яйцеклеток в описываемую фазу. Ядро имеет неправильно вытянутую овальную форму. На его периферии располагаются многочисленные круглые ядрышки. Хромозомы перестают быть ясно различимыми. В центральной части ядра появ-

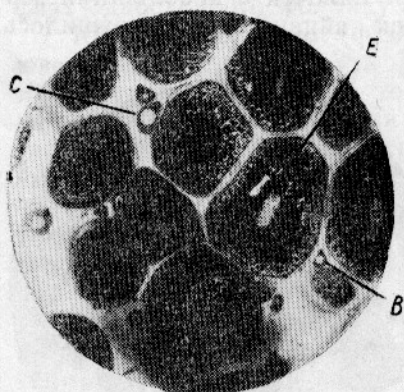


Рис. 5. Яичник IV стадии

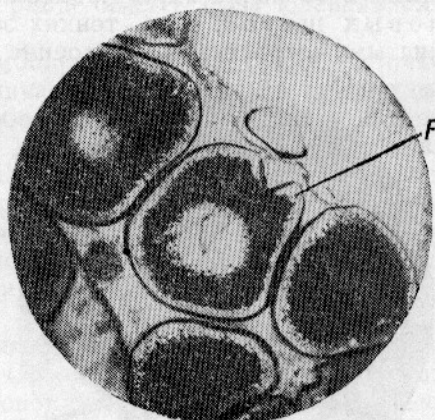


Рис. 6. Яичник V стадии

ляются многочисленные тельца шарообразной формы, значительно меньшей величины, чем ядрышки. Более детальное изучение этих телец и их взаимоотношение с хромосомами не входило в задачи данной работы. Ядро лежит эксцентрично в яйцеклетке и приближается к ее периферии. В самом конце описываемой фазы, при переходе в следующую, начинает образовываться микропиле, описание которого будет дано ниже. Общий вид описываемой фазы дан на рис. 5.

Фаза зрелой яйцеклетки (фаза F) характеризуется следующими признаками. С внешней стороны *Zona radiata* расположен слой ворсинок,

являющихся остатками тех трубочек, которые соединяли фолликулярные клетки с яйцеклеткой в предыдущей фазе. Можно предположить, что тогда эти трубочки являлись проводниками питательных веществ в яйцеклетку, а после выхода последней из фолликула полость этих трубочек закрылась, и они превратились в ворсинки. Точное значение этих ворсинок неизвестно, но надо полагать, что они имеют значение при приклеивании икринок к субстрату. Микропиле ясно выражено и имеет вид широкой воронки. Внутри микропиле нет слоя ворсинок на *Zona radiata*. Перед микропиле расположен ясно очерченный участок мелкозернистой цитоплазмы. К последней примыкает ядро со слабо выраженной оболочкой. Хромозом не видно. Многочисленные ядрышки собираются ближе к центру. Имеется большое количество шарообразных телец, как и на предыдущей фазе. С момента выхода зрелой яйцеклетки из фолликула ядро очень трудно различимо. Вся центральная часть яйцеклетки заполнена желтком, имеющим вид глыбок неправильной многогранной формы (рис. 6).

Описанное выше развитие яйцеклеток происходит постепенно, и между отдельными фазами имеются многочисленные переходы. Отдельные признаки, характерные для каждой фазы, появляются постепенно и не одновременно. Поэтому, чтобы отнести яйцеклетку к определенной фазе, необходимо одновременное наличие вышеописанных структур в оболочке, цитоплазме и ядре. Во время роста яйцеклетки происходит огромное увеличение ее объема.

Объем зрелой яйцеклетки по сравнению с овогониями последнего порядка увеличивается у воблы в 1 271 400 раз. Для такого громадного роста требуется значительный промежуток времени, который у воблы составляет 3 года.

СТАДИИ ЗРЕЛОСТИ ЯИЧНИКА

В научно-промысловой литературе для характеристики стадий зрелости половых желез рыб обычно употребляются так называемые шкалы зрелости. Последние составляются обыкновенно на основании лишь макроскопических признаков, которые только косвенно указывают на процесс созревания половых элементов, протекающий в гонадах. Поэтому для точного изучения половых желез необходимо их гистологическое исследование. Если одновременно изучать их и макроскопически, то можно установить соотношение между гистологическими картинками и макроскопическими критериями. Таким образом можно найти достаточно объективные макроскопические признаки, точно характеризующие стадии зрелости гонад.

Прежде чем приступить к описанию различных стадий зрелости яичников воблы, необходимо дать схематическое описание их анатомического строения. Яичники имеют вид парных мешков. Стенки последних состоят из соединительно-тканых элементов и гладкой мускулатуры. От наружных стенок отходят внутрь яичника поперечные пластинки, несущие яйцеклетки. Вдоль середины этих яйценесущих пластинок проходят, дающий ответвления, соединительно-тканый тяж и кровеносные сосуды. В соединительно-тканой строме расположены яйцеклетки, из которых более крупные расположены ближе к середине яйценосных пластинок. Это, повидимому, объясняется тем, что яйцеклетки, лежащие ближе к более крупным кровеносным сосудам, получают больше питательных веществ и растут быстрее.

Ближе к краям пластинок расположены самые молодые яйцеклетки, обычно периода синаптного пути (см. выше). По краям пластинок непосредственно вдоль полости яичника расположены клетки зародышевого эпителия. Между яйценосными пластинками расположены участки полости яичника, которые соединяются с полостью яйцевода. Последний

лежит на спинной стороне яичника. Полость яичника наполнена овариальной жидкостью.

Как было указано выше, стадии зрелости яичника лучше всего определяются наличием определенного комплекса яйцеклеток, находящихся в различных фазах развития. Соматические части яичника изменяются сравнительно мало.

I стадия. Обычно, хотя это и не совсем точно, в научно-промысловой литературе I стадию зрелости называют ювенальной. Последнюю можно определить невооруженным глазом у сеголеток в конце лета, и она продолжается у годовиков до начала второго лета жизни особи. Таким образом I (ювенальная) стадия (если употреблять этот термин в научно-промысловом смысле) продолжается у воблы около 8—9 месяцев (с конца августа—сентября по май—июнь).

Яичники этой стадии имеют вид тонких прозрачных стекловидных тяжей. Невооруженным глазом яйцеклетки не различимы, поэтому пол макрокопически определить нельзя. В расщепленной железе при слабом увеличении (до 100) под микроскопом видны яйцеклетки. На поверхности яичника кровеносные сосуды совсем отсутствуют или выражены очень слабо.

В гистологическом отношении яичники I стадии зрелости характеризуются следующими признаками. По краям пластинок, непосредственно вдоль полости яичника, расположен зародышевый эпителий. За последними гнездами лежат молодые яйцеклетки периода синаптенного пути. Еще ближе к середине яйценосных пластинок располагаются яйцеклетки ювенальной фазы. Обладая неправильно угловатой формой, эти овоциты тесно прилегают один к другому. Яйцеклетки ювенальной фазы, значительно превосходящие размером яйцеклетки периода синаптенного пути, составляют основную массу яичника I стадии. Соединительно-тканые элементы и кровеносные сосуды развиты слабо. Также слабо выражена полость яичника.

II стадия. Макрокопически яичник II стадии зрелости имеет вид прозрачно-стекловидных тяжей желтовато-зеленоватого цвета. Вдоль яичника проходит тонкий кровеносный сосуд с очень мелкими ответвлениями. Яйцеклетки различаются невооруженным глазом или при помощи лупы ($\times 10$). Для лучшего обнаруживания яйцеклеток (икринок) рекомендуется осторожно раздавливать яичник между двумя предметными стеклами и рассматривать его на свет через лупу. Яйцеклетки плотно прилегают одна к другой и имеют неправильно многогранную форму с округлыми углами. Вес яичника составляет в среднем 0,77% веса всего тела рыбы.

В гистологическом отношении яичник II стадии зрелости отличается следующими особенностями. Основная его масса состоит из яйцеклеток в фазе однослойного фолликула (см. выше). Наряду с ними имеются и более молодые овоциты ювенальной фазы и все яйцеклетки периода синаптенного пути. Но по сравнению с яйцеклетками фазы однослойного фолликула все эти более молодые яйцеклетки занимают значительно меньшее место. По краям яйценосных пластинок вдоль полости яичника расположен зародышевый эпителий, а за ним гнездами — более молодые овоциты. Самые крупные овоциты лежат в середине яйценосных пластинок. Полость яичника хорошо выражена.

II стадия зрелости яичника может наступить в двух случаях: 1) яичник переходит во II стадию зрелости из I стадии, что бывает у рыб, не достигших половозрелости; 2) яичник переходит во II стадию зрелости по окончании VI стадии, т. е. после икрометания. Ликвидация последствий икрометания сказывается в исчезновении пустых фолликулов и дегенерированных невыметанных икринок (см. ниже описание VI стадии).

Различие между яичниками II стадии зрелости неполовозрелых самок и особей, уже нерестовавших, заключается в том, что у неполовозрелых самок в яичнике II стадии (см. рис. 1) соединительно-тканые элементы, в частности тяжи, проходящие по середине яйценосных пластинок, а также кровеносные сосуды развиты гораздо слабее. У половозрелых самок соединительно-тканые элементы и кровеносные сосуды развиты сильнее (см. рис. 2). Кроме того часто имеется некоторое различие в величине яйцеклеток фазы однослойного фолликула. Это объясняется тем, что после окончания икрометания резорбция пустых фолликулов и невыметанных икринок продолжается около 1,5 месяцев. За этот период яйцеклетки фазы однослойного фолликула, имеющиеся в яичнике V стадии зрелости (см. ниже), успевают немного увеличиться в размере. Иногда у некоторых самок в единичных яйцеклетках появляются даже вакуоли по периферии. Все это сказывается и на макроскопическом виде яичника II стадии зрелости у половозрелых особей, который несколько массивнее, чем у неполовозрелых самок. Однако точно установить вышеуказанное различие можно только по гистологическим препаратам.

Длительность II стадии зрелости яичника у воблы различна. У неполовозрелых особей она следует непосредственно за I стадией и наступает с июня-июля второго лета их жизни и продолжается приблизительно до августа третьего лета их жизни, т. е. длится 12—14 месяцев. У половозрелых особей нормально II стадия начинается после окончания VI стадии, т. е. с конца июня—начала июля, и продолжается до конца августа или до начала сентября¹⁾. Таким образом у половозрелых самок нормальная продолжительность II стадии 1,5—2,5 месяца.

В некоторых случаях продолжительность II стадии зрелости у половозрелых самок может быть значительно большей. Это случается тогда, когда косяки воблы, идущие на нерест, не могут по тем или иным причинам (например, из-за сильных выгонных ветров) попасть на места икрометания. Отсутствие возможности произвести в нормальные сроки икрометание вызывает дегенерацию в яичнике тех яйцеклеток, которые должны были созреть и быть выметанными во время очередного нереста. Процесс резорбции дегенерированных клеток продолжается 2—3 месяца, что не дает возможности расти тем яйцеклеткам, которые должны нормально созреть к следующему икрометанию. Эти яйцеклетки не растут и остаются в фазе однослойного фолликула до весны следующего за неудавшимся икрометанием года. Только с этого срока они получают возможность нормально развиваться и достигают зрелости только к весне второго года после несостоявшегося нереста. Таким образом некоторое число самок, которое, по Т. Ф. Дементевой [1], в Эмбенском районе достигает 7,8—17,6%, пропускает два нерестовых сезона: в первый раз вследствие неблагоприятных гидрологических и метеорологических условий весеннего периода, а во второй раз вследствие задержки нормального развития той порции яйцеклеток, которая должна была бы нормально созреть к ближайшему нересту. Таким образом в случае задержки нормального икрометания из-за резорбции невыметанной икры II стадия зрелости яичника у половозрелых самок может продолжаться до 10—12 месяцев.

Правильность вышеуказанных данных подтверждается нахождением в мае в предустьевом пространстве Волги крупных самок 4—5-летнего возраста с яичниками II стадии зрелости. Половозрелость

¹⁾ Указанные сроки приводятся на основании исследований 1935, 1936 и 1937 гг. Сроки наступления каждой стадии определяются временем икрометания, которое в свою очередь зависит как от общих гидрологических и метеорологических условий нереста, меняющихся в различные годы, так и от индивидуальных особенностей самок.

их подтверждались как размером в 24—25 см, так и наличием нерестовых марок за предшествующие годы¹⁾.

Необходимо отметить, что к аналогичным выводам пришла в своей работе и Т. Ф. Дементьева [1].

III стадия. Яичник III стадии зрелости характеризуется следующими макроскопическими признаками. Он имеет округленную форму, немного расширяющуюся в головной части. На протяжении всего яичника невооруженным глазом видны шарообразные икринки неодинаковой величины, между которыми заметны мелкие икринки неправильной многогранной формы (как во II стадии). Кровеносные сосуды, расположенные вдоль яичника, хорошо развиты и имеют многочисленные ответвления. Вес яичника составляет в среднем $3,26\%$ веса всего тела рыбы.

В гистологическом отношении III стадия имеет следующие отличия. Основная масса яичника состоит из яйцеклеток фазы первоначального накопления желтка (см. выше). Переход яйцеклеток из фазы однослойного фолликула в фазу первоначального накопления желтка совершается постепенно, и между этими двумя фазами в яичнике существуют многочисленные переходы.

Наряду с яйцеклетками первоначального накопления желтка в яичнике III стадии зрелости имеется и весь комплекс более молодых овоцитов. Следовательно, яичник III стадии зрелости содержит все фазы развития яйцеклеток до фазы первоначального накопления желтка включительно, т. е. до первой фазы периода большого роста.

Значительное увеличение яйцеклеток последней фазы нарушает правильность их расположения, наблюдающуюся в I и II стадиях зрелости яичника. Эти крупные яйцеклетки, раздвигая более молодые, передвигаются ближе к полости яичника и краям яйценосных пластинок.

Продолжительность III стадии зрелости яичника у воблы небольшая: от середины августа до середины — конца сентября, т. е. 1—1,5 месяца.

III стадия зрелости яичника наступает у тех особей, которые созреют в ближайший нерестовый период. Это доказывается тем, что у воблы никогда не встречается зимой III стадия. Следовательно, у всех особей, имеющих III стадию зрелости яичника (см. рис. 3), последний переходит к зиме в IV стадию и при нормальных экологических условиях должен созреть весной. Таким образом уже в конце лета можно определить, какие особи будут нереститься в следующую весну.

IV стадия. Яичник этой стадии сильно увеличился в объеме по сравнению с III стадией и занимает большую часть брюшной полости. Яичник обладает плотной оболочкой и отличается упругостью. Икринки имеют неправильную многогранно-округлую форму, тесно прилегают одна к другой и крепко держатся в тканях яичника. При разрушении оболочки яичника икринки принимают шарообразную форму, так как не подвергаются больше внутреннему давлению. Кровеносные сосуды сильно развиты и имеют многочисленные ответвления. В конце IV стадии (весной) в икринках видно невооруженным глазом ядро в виде небольшого пятнышка.

Наиболее резкое гистологическое отличие яичника IV стадии зрелости от III стадии состоит в переходе яйцеклеток из фазы первоначального накопления желтка в фазу наполнения желтком. Этот переход совершается в яичнике со всеми яйцеклетками фазы первоначального накопления желтка синхронно или во всяком случае в очень короткий срок. В дальнейшем происходит одновременный и

¹⁾ Нерестовые марки и возраст определялись В. Г. Иванчиновым.

синхронный рост яйцеклеток фазы наполненных желтком овоцитов. Так как яйцеклетки этой фазы значительно превосходят величиной более молодые яйцеклетки, то на препаратах последние встречаются гораздо реже, чем первые, составляющие основную массу яичника. Таким образом в яичнике IV стадии зрелости (см. рис. 5) имеется следующий комплекс яйцеклеток: во-первых, все фазы синаптенного пути и малого роста, т. е. до фазы однослойного фолликула включительно, и, во-вторых, фаза наполненных желтком яйцеклеток. Следовательно, между первыми и вторыми отсутствует переходная фаза, т. е. первоначального накопления желтка.

Отсюда можно сделать вывод, что вся порция яйцеклеток, которая должна быть выметана весной, выделяется уже осенью во время перехода яичника из III стадии зрелости в IV стадию. IV стадия зрелости яичника у воблы наступает с конца сентября и продолжается до апреля — мая, т. е. до перехода в V стадию зрелости. Таким образом всю зиму яичник воблы находится в IV стадии зрелости. В морфологическом отношении между осенними и весенними яйцеклетками, находящимися в фазе наполненных желтком овоцитов, различий почти нет, но имеется увеличение в объеме. Это отражается и на увеличении общего объема яичника. Например, если осенью вес яичника составляет в среднем $8,30\%$ веса всего тела рыбы, то весной он равняется в среднем $20,90\%$ его. Такое увеличение веса происходит благодаря большому накоплению желтка в яйцеклетках за зимний период.

Переход из IV в V стадию совершается постепенно, но очень быстро, всего в несколько дней. Начало перехода характеризуется появлением прозрачных икринок, первоначально отдельных, потом небольших групп их, и, наконец, они заполняют сперва целые участки, а затем весь яичник. Первое появление прозрачных икринок в яичнике показывает, что полная зрелость наступит в ближайшее время.

Вышеприведенное описание III и IV стадий зрелости яичника значительно отличается от описания, имеющегося в „Инструкции для биологических наблюдений на наблюдательных пунктах Астраханской ихтиологической лаборатории“ [4], принятой при работах на Каспийском море. В этой инструкции принимается, что многие рыбы, например карповые, окуневые, сом, осетровые, белорыбица, имеют зимой III стадию зрелости яичника. Уже одно соединение в одну шкалу зрелости рыб с весьма различным половым циклом указывает, что эта шкала не может отличаться точностью. Однако основная ошибка вышеуказанной инструкции в том, что в ней вследствие исключительно макроскопического метода исследования не точно охарактеризованы III и IV стадии зрелости. При гистологическом исследовании становится совершенно ясно, что III стадия характеризуется яйцеклетками, в которых процесс образования желтка только начался, а IV стадия — присутствием яйцеклеток, наполненных желтком.

V стадия. Полная зрелость наступает у воблы в течение некоторого короткого промежутка времени. Это видно из того, что хотя в самом начале V стадии вся икра в яичнике прозрачна, все же она с трудом выделяется при надавливании. Полная зрелость характеризуется тем, что икра выделяется при самом слабом надавливании брюшка и даже только при опускании рыбы хвостом вниз. Икринки прозрачны и имеют правильную шарообразную форму.

В гистологической картине яичника V стадии зрелости характерно следующее: 1) он содержит вполне зрелые яйцеклетки и 2) весь комплекс яйцеклеток периодов синаптенного пути и малого роста (см. рис. 6). Таким образом, яичник V стадии отличается присутствием зрелых яйцеклеток и всем комплексом яйцеклеток яичника II стадии. Вследствие очень большой величины зрелых яйцеклеток, они на срезах яичника за-

нимают преобладающее место, и между ними разбросаны сравнительно редкие, более молодые яйцеклетки. Также довольно трудно обнаружить и правильное расположение яйценосных пластинок, которые деформируются вследствие большой величины зрелых яйцеклеток. Но если выдавить из воблы зрелую икру, т. е. произвести искусственный нерест и сразу же зафиксировать яичник, то на срезах можно хорошо видеть весь комплекс яйцеклеток яичника II стадии зрелости и правильно расположенные яйценосящие пластинки. Так как операция выдавливания продолжается несколько минут, то говорить о появлении этих яйцеклеток заново не приходится.

Процесс выбрасывания яйцеклеток из яичника при икрометании происходит быстро. По экспериментальным данным В. Г. Иванчинова

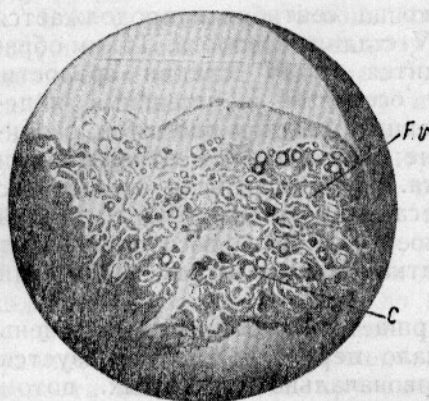


Рис. 7. Яичник VI стадии

[3], он продолжается 2—14 час., а в большинстве случаев 5—6 час. Это дает основание считать икрометание у воблы единовременным, так как выбрасывание всех созревших яйцеклеток происходит в течение короткого времени. Совершенно другое наблюдается у рыб с порционным икрометанием, например у каспийских сельдей, у которых икрометание происходит в течение продолжительного срока в несколько приемов. В промежутки между выделением порций созревшей икры у этих рыб происходит созревание других порций яйцеклеток.

VI стадия. Характер икрометания у воблы сказывается и на отличительных особенностях яичника VI стадии зрелости. Как было указано выше, после быстрого удаления зрелой икры в яичнике остается весь комплекс яйцеклеток, характерных для яичника II стадии зрелости. Кроме того в яичнике имеются многочисленные фолликулы, оставшиеся в яичнике после выхода из них зрелых яйцеклеток (рис. 7). После икрометания в яичнике остаются также редкие невыметанные яйцеклетки, которые подвергаются постепенной резорбции.

VI стадия. Характер икрометания у воблы сказывается и на отличительных особенностях яичника VI стадии

Эти особенности гистологической картины яичника после икрометания отражаются и на его макроскопическом виде. Яичник сильно уменьшается и кажется дряблым, мягок наощупь и обладает багрово-красным цветом. Оболочка плотная, крепкая; встречаются редкие невыметанные икринки, часто беловатого цвета. Вес яичника в среднем 1,3% веса всего тела рыбы.

Переход из VI во II стадию совершается постепенно. Макроскопически это сказывается в том, что яичник постепенно теряет свой багрово-красный цвет, становится сперва розоватым, затем розовато-стекловидным и, наконец, приобретает желтовато-зеленоватый цвет и стекловидный характер II стадии.

В гистологическом отношении этот переход характеризуется тем, что пустые фолликулы, оставшиеся в яичнике после выделения зрелых яйцеклеток, подвергаются постепенной резорбции. Последняя протекает довольно медленно, в продолжение 1—1,5 месяцев после икрометания. Этим и объясняется продолжающееся уменьшение веса яичника, т. е. снижение с 1,3 до 0,77% веса всего тела рыбы (II стадия).

Необходимо отметить, что уже через несколько дней после икрометания в полости тела наблюдается отложение жира, который вскоре покрывает внутренности.

По окончании резорбции пустых фолликулов яичник переходит во II стадию зрелости, и годичный цикл изменений яичника начинается снова.

При вышеприведенном описании изменений яичника в течение годового периода не был затронут один вопрос, который не может быть решен гистологическим анализом и микроскопическим изучением. Но косвенные показатели заметны и при гистологическом изучении яичников. Здесь имеются в виду изменения, которые претерпевает в течение годичного полового цикла овариальная жидкость. На гистологических препаратах можно видеть, что под действием одних и тех же фиксаторов и тех же окрасок овариальная жидкость свертывается совершенно иначе в яичниках различных стадий зрелости. Отсюда можно сделать вывод, что меняется и химический состав овариальной жидкости. Последняя, несомненно, имеет очень большое значение при созревании яйцеклеток как внутренняя среда яичника, и возможно, что именно в нее поступают различные гормоны, связанные с созреванием половых желез. Кроме того овариальная жидкость, возможно, имеет большое значение в выделении тех секретов, которые выделяются самками в воду при преследовании их во время гона самцами. В пользу большой вероятности выделения каких-то секретов самками в воду говорят непосредственные наблюдения над процессами гона.

Автору удалось весной 1936 г. хорошо наблюдать гон самцами сазана самок в Дамчинском участке Астраханского заповедника. Хотя эти наблюдения произведены и над другим видом, но они, пожалуй, имеют и общее значение, в частности для воблы.

Наблюдения производились с вышки высотой около 3 м, у подножия которой был расположен мелкий ильмень с хорошо отстоявшейся водой. Благодаря тому, что наблюдения производились сверху, а не с берега (где вследствие небольшого угла зрения трудно видеть, что делается в воде), можно было хорошо рассмотреть все движения рыб. В ильмене имелось несколько самок сазана. Каждая из них быстро плавала по ильменю, а за нею гнались 3—4 самца, которые все время стремились концом рыла приблизиться к ее половому отверстию. На быстром ходу от поры до времени самка принимала вертикальное положение головой вниз, а хвостом вверх и выпускала часть икры. Самцы тотчас же проделывали подобное же движение, выпуская молоки, и гон продолжался дальше. Эти операции самка проделывала несколько раз. Так как самцы все время стремились приблизить свое рыло к половому отверстию самки, то создавалось впечатление, что они обоняют какие-то вещества, выделяемые самкой. Конечно вышеприведенные предположения являются гипотетическими, но указанные факты, повидимому, заслуживают более подробного физиологического изучения.

ОБСУЖДЕНИЕ

Вышеприведенное описание изменения яичника воблы показывает, что для каждой части ее жизненного цикла свойственна определенная стадия зрелости яичника¹⁾. Иначе говоря, можно утверждать, что каждая стадия зрелости яичника протекает при сумме определенных экологических условий, как, например, температура, соленость, состав имеющегося корма и т. д. При отсутствии хотя бы одного из необходимых экологических условий должно происходить и нарушение нормального

- 1) То же самое действительно, конечно, и для самцов.

развития половых желез. Точно выяснить, какие именно экологические условия необходимы для нормального протекания отдельных стадий зрелости гонад, можно, конечно, только путем экспериментальных исследований. Однако и наблюдения в природе дают ряд важных указаний в этом отношении. Например, совершенно ясно, что нормальное созревание яичника воблы может протекать только при определенных экологических условиях, отсутствие которых не дает вобле возможности нормально нерестоваться, вызывает дегенерацию и последующую резорбцию невыметанной икры и нарушает на долгое время нормальное течение полового цикла. Это сказывается и на дальнейшем поведении рыбы, которая, вместо того чтобы подниматься весной в реки, задерживается в море.

Если сопоставить данные по биологии воблы в течение ее жизненного цикла, приводимые в работе Т. Ф. Дементьевой [1], сведения о питании, приводимые М. В. Желтенковой [2], и данные по росту воблы, имеющиеся в работе Н. И. Чугуновой [8], со стадиями зрелости яичника в определенные периоды года, то становится ясным, что каждая стадия протекает при вполне определенных биологических и экологических условиях, что показано на рис. 8.

Особенно характерно совпадение времени усиленного питания и начала накопления жира, ускорение роста тела с окончанием нереста, с одной стороны, и прекращение питания и почти полное прекращение роста с началом мощного развития половых продуктов — с другой.

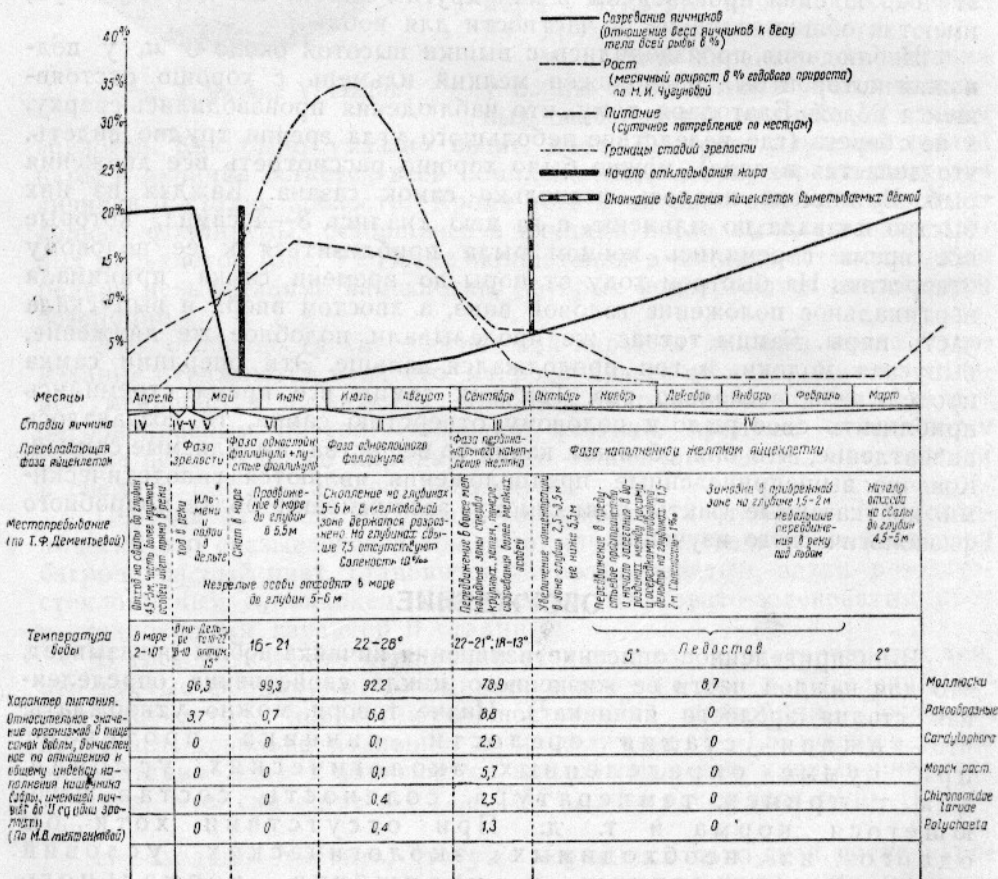


Рис. 8. Сопоставление годового цикла изменений яичника воблы с отдельными биологическими периодами ее жизни

Так как имеются вполне определенные указания, что такие важные периоды полового цикла, как окончательное созревание половых продуктов и их выметывание, могут протекать нормально только при определенных экологических условиях, то вполне законно допустить, что и другие периоды требуют также вполне определенных условий¹⁾. Размах колебаний этих условий, их удельный вес, а также их влияние на течение самого полового цикла до проведения экспериментальных исследований точно установить трудно, но, как общая закономерность, зависимость полового цикла от экологических условий, повидимому, является доказанной. Это касается, конечно, и других рыб.

Таким образом с достаточной долей вероятности можно утверждать, что половой цикл, нормальное течение которого совершенно необходимо для существования вида, является как бы внутренним стержнем биологии рыбы и определяет в основных чертах ее поведение.

ВЫВОДЫ

1. В процессе созревания яйцеклеток можно различать три периода роста: 1) период синаптенного пути, охватывающий фазы от овогоний последней генерации до диплотенной фазы включительно; 2) период малого роста, продолжающийся с диплотенной фазы до фазы однослойного фолликула включительно; 3) период большого роста, протекающий от фазы первоначального накопления желтка (начала вителлогенеза) до фазы зрелой яйцеклетки включительно.

2. Процесс созревания яичника воблы целесообразно разделить на шесть стадий зрелости: I стадия обладает всеми яйцеклетками периода синаптенного пути и яйцеклетками ювенальной фазы и встречается только один раз в течение жизни рыбы; II стадия имеет все яйцеклетки периодов синаптенного пути и малого роста; III стадия характеризуется присутствием всего комплекса яйцеклеток яичника II стадии зрелости с добавлением яйцеклеток фазы первоначального накопления желтка; IV стадия обладает всем комплексом яйцеклеток яичника II стадии зрелости с добавлением фазы наполненных желтком яйцеклеток; в V стадии присутствует весь комплекс яйцеклеток яичника II стадии зрелости и зрелые яйцеклетки; VI стадия имеет весь комплекс яйцеклеток II стадии зрелости и пустые фолликулы.

3. В яичнике половозрелых рыб постоянно имеется весь комплекс яйцеклеток яичника II стадии зрелости.

4. У воблы происходит одновременное икротетание, т. е. вся созревшая икра выметывается быстро, в среднем в течение 5—6 часов.

5. Яичник воблы после икротетания переходит во II стадию зрелости.

6. У воблы с осени (сентябрь — октябрь) отделяется порция яйцеклеток, которая должна быть выметана весной, и развитие последних происходит синхронно. Зимой яичник находится в IV стадии зрелости.

7. У тех особей воблы, которые не могут нормально отнереститься, наступает дегенерация икры, вследствие чего происходит пропуск икротетания в течение 2 лет.

8. Для каждой стадии зрелости яичника характерен определенный состав овариальной жидкости.

9. Для каждой части жизненного цикла воблы характерна вполне определенная стадия зрелости гонад.

10. Каждая стадия зрелости гонад может нормально протекать только при определенных биологических и экологических условиях.

11. Половой цикл является как бы внутренним стержнем биологии рыбы и определяет в основных чертах ее поведение.

¹⁾ Например, весьма вероятно, что для прохождения яичником отдельных стадий и всего цикла в целом требуется определенная сумма тепла, т. е. градусо-дней рыбоводов.

SUMMARY

In the process of the maturing of the oöcytes it is possible to distinguish three periods of growth: a) the synaptic period which embraces the phases from the oögonia of the last generation to the dyplotene phase inclusively; b) the period of slow growth — from the dyctyate phase (Winiwarter, 11) to the phase of the oöcyte with the in monolayer follicle; c) the period of intensive growth — from the early phase of the vitellogenesis to the phase of the mature oöcyte inclusively.

Each stage of maturity of the ovary is characterized by the presence of a definite complex of oöcytes in different phases of development. It is expedient to divide the maturing of the ovaries of the vobla into six stages of maturity: the first or the juvenal stage has all the oöcytes of the synaptic period and of the „juvenal“ phase (Mayenne, 7); the second stage has all the oöcytes of the synaptic period and of the period of slow growth (figs 1 and 2); the third stage is characterized by the presence of the whole complex of the second stage oöcytes and of oöcytes in the beginning phase of vitellogenesis (fig. 3); the fourth stage has the whole complex of the second stage oöcytes and the phase of oöcytes full of yolk (fig. 5); in the fifth stage (fig. 6) the whole complex of second stage oöcytes and mature oöcytes are present; the sixth stage of maturity (fig. 7) has the whole complex of oöcytes of the second stage of maturity and empty follicles.

A comparison of the complexes of oöcytes in the ovaries at different stages of maturity of sexually mature fish shows that the complex of oöcytes of the second stage is constant. The only changes in the composition of the complex depend on the presence of oöcytes of the beginning phase of vitellogenesis and of higher phases. The spawning is short and continuous i. e. all the ripe spawn is quickly ejected on an average during five to six hours. The ovary after the spawning passes into the second stage. Quite another thing is observed in fish with prolonged and interrupted spawning, as by the g. *Caspialosa*, *Cyprinus carpio* L. which spawn in separate portions during one and a half to two and a half months; after the spawning the ovary passes into the third and even the third-fourth stage. In autumn (September, October) a portion of the oöcytes in the ovary of the vobla separates to be ejected in spring. Later on the development of these oöcytes is synchronously. In winter the ovary of the vobla is in the fourth stage of maturity. If some specimens of the vobla cannot normally finish spawning owing to unfavourable hydrometeorological reasons disturbing the normal ecological conditions for spawning, their spawn degenerates and they do not spawn for two years.

Simultaneously with the changing of the oöcyte complex which characterizes each stage of maturity the composition of the ovarian fluid also changes. Observations on males courting females in the spawning time permits one to think that the female lets out into the water some kind of secretion that attracts the males. It seems the ovarian fluid is of great importance for the producing of this secretion.

A quite definite stage of maturity of the gonads is characteristic for each part of the vobla life cycle; this stage can proceed normally only at definite biological and ecological conditions.

Table 1 compares the distribution of the stages of maturity of the ovary of the vobla during the year, the growth-rate in different months, the intensity and character of the feeding according to seasons, the temperature of the water and the places where the fish live.

The study of the ovary of the vobla during the year shows that to each part of the life cycle of the fish corresponds a definite stage of maturity of the ovary (this concerns also the males). We may conclude from this that each stage of maturity of the ovary proceeds when all definite ecological conditions are present, as for example: temperature, salinity, composition of food etc. With the absence of only one necessary ecological condition, a disturbance in the normal development of the sexual gland must also happen. All this is particularly clear while studying the period of spawning. The determination of the range of fluctuations of these biological and ecological conditions must be the subject of further study. This concerns not only the vobla but also other fish. Thus we may probably confirm the following: the sexual cycle, the normal course of which is quite necessary for the existence of the species, is as it were the inner axis of the biology of the fish and determines in general outline its behaviour.

ЛИТЕРАТУРА

1. Деметьева Т. Ф., Распределение и миграции воблы в море, „Вобла Северного Каспия“, ч. I; „Труды ВНИРО“, т. X, М., 1939.
 2. Желтенкова М. В., Питание воблы в северной части Каспийского моря (там же).
 3. Иванчинов В. Г., Длительность нереста отдельных производителей воблы Сев. Каспия, „Рыбное хозяйство“ № 4/3, 1938.
 4. Инструкция для биологических наблюдений на наблюдательных пунктах Астраханской ихтиологической лаборатории, Астрахань, 1922.
 5. Кулаев С. И., Наблюдения над изменениями семенников речного окуня в течение годового пикла, „Русский зоологический журнал“, т. VII, вып. 3, М., 1927.
 6. Мейен В. А., Наблюдения над годовичными изменениями яичников окуня (*Perca fluviatilis* L.), „Русский зоологический журнал“, т. VII, вып. 4, М., 1927.
 7. Мейен В. А., К вопросу о годовичном цикле изменений яичников костистых рыб, „Извест. Ак. наук СССР—ОМОН“, вып. 3, М., 1939.
 8. Чугунова Н. И., К методике изучения возраста воблы по чешуе (на основании исследования чешуи меченых рыб), „Труды ВНИРО“, т. XI, М., 1939.
 9. Franz V., Die Eiproduction der Scholle (*Pleuronectes plat. L.*), „Wissen. Meeresunters. Abt. Helgol.“, Bd. 9, H. I, 1909.
 10. Sivertsen E., Torskens Gytning Medsaerlling henblick po dem ôrlige cyclus i generasjonsorganes tilstand, „Rep. [on Norweg. Fisch. and Marine Invest.“, v. IV, № 10, 1935.
 11. von Winiwarter H., Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères, „Archiv de Biologie“, T. 17, 1901.
-