

УДК 597.585.1:597—116

## АНАЛИЗ ФОРМИРОВАНИЯ РАЗНЫХ ПОРЦИЙ ЯИЦ У АЗОВСКОГО БЫЧКА-КРУГЛЯКА (GOBIUS MELANOSTOMUS PALLAS)

Куликова Н. И., Фандеева В. Н.

Ранее установлено, что самки бычка-кругляка выметывают за нерестовый сезон до шести порций икры.

Цель настоящего исследования — сравнить особенности роста и созревания яйцеклеток кругляка при формировании отдельных порций яиц; скорость прохождения ооцитами последовательных фаз в периоде трофоплазматического роста и скорость созревания при разных температурах.

В середине апреля 1973 г. в аквариальную АзчерНИРО были доставлены из Казантипской бухты самки (2+) длиной 45—90 см и самцы кругляка в преднерестовом состоянии. При температуре 16°С 18—20 апреля прошел массовый нерест рыб. Каждую отнерестившуюся самку метили, отмечали дату и продолжительность нереста. Около 60 отнерестившихся рыб рассаднили в аквариумы из оргстекла емкостью 60—90 л по 10 самок и 2—3 самца. Методика содержания, кормления и ухода за рыбами была аналогична описанной ранее (Куликова, Фандеева, 1975).

Для получения данных об особенностях формирования порций яиц при разных температурах анализировали яичники рыб, забиваемых каждые три дня (от момента вымета порции до следующего икрометания). Анализ формирования второй и третьей порций проводили на рыбах, содержащихся при температуре 15—17°С, четвертой — при 18—21°С. Сравнивали особенности роста и созревания ооцитов второй и четвертой порций.

В течение всего опыта дважды в день измеряли температуру воды в аквариумах с точностью до 0,1°С. Время формирования обеих порций яиц выражали в градусах-днях.

Проводили полный биологический анализ забиваемых самок (по три рыбы на каждую точку), определяли гоносоматический индекс (ГСИ). Кусочки яичников фиксировали в жидкости Буэна. Гистологическую обработку материала проводили по общепринятой методике (Ромейс, 1953). Срезы толщиной 5—7 мкм окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну. На серийных срезах измеряли диаметры клеток и ядер всех фаз периода трофоплазматического роста (по 5—10 клеток). Средние значения диаметров ядер и ооцитов каждого определенного состояния находили из суммарных вариационных рядов, используя методы вариационной статистики (Плохинский, 1961). Каждый вариационный ряд строили на основании 150—200 промеров.

В яичниках отнерестившегося кругляка на разных этапах созревания очередной порции яиц присутствуют резорбирующие постовуляторные фолликулы, ооциты разных фаз периода протоплазматического и трофоплазматического роста.

При описании материала мы использовали выделенные ранее совместно с В. С. Апекиным фазы развития ооцитов: 1) начала вакуолизации цитоплазмы; 2) интенсивной вакуолизации цитоплазмы; 3) завершенной вакуолизации и начала отложения желтка; 4) интенсивного желткообразования; 5) наполненного желтком ооцита.

**Состояние ооцитов кругляка в процессе роста и созревания второй порции яиц.** ГСИ рыб, выметавших первую порцию яиц, составляет в среднем 4,48. Оболочка яичника сильно утолщена. Клетки лежат рыхло, видно большое количество пустых фолликулов и ооцитов разных фаз периода малого роста. Ооциты периода трофоплазматического роста представлены в основном клетками фазы завершенной вакуолизации и начала накопления желтка и ооцитами фазы интенсивного желт-

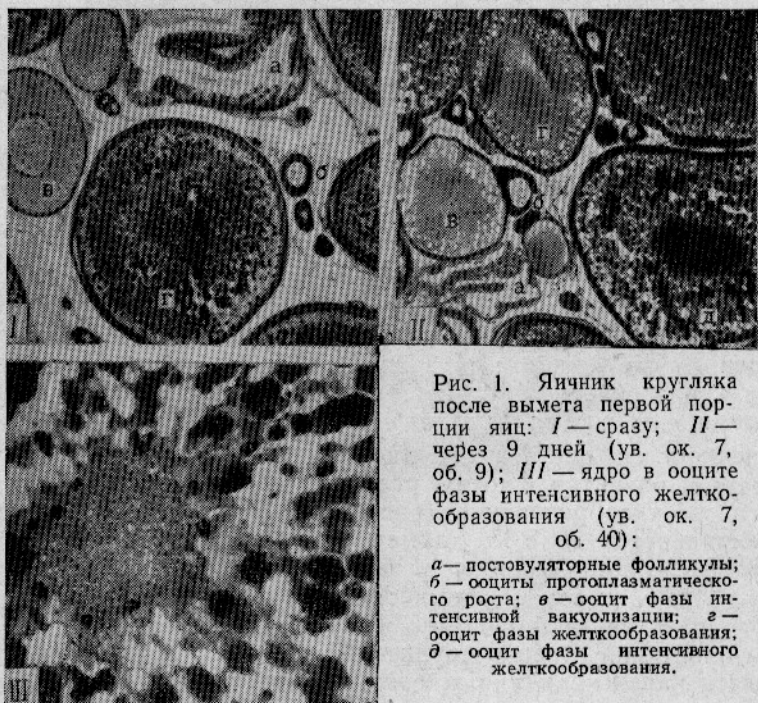


Рис. 1. Яичник кругляка после вымета первой порции яиц: I — сразу; II — через 9 дней (ув. ок. 7, об. 9); III — ядро в ооците фазы интенсивного желткообразования (ув. ок. 7, об. 40):

*a* — постовуляторные фолликулы; *b* — ооциты протоплазматического роста; *в* — ооцит фазы интенсивной вакуолизации; *г* — ооцит фазы желткообразования; *д* — ооцит фазы интенсивного желткообразования.

кообразования (рис. 1). Диаметры клеток — 607—690 мкм, их ядер — 145—150 мкм. Желток ооцитов фазы начала желткообразования имеет вид темноокрашенных пылевидных гранул, появляющихся по всей площади цитоплазмы. В ооцитах фазы интенсивного вителлогенеза гранулы желтка двух типов — светло- и темноокрашенные, имеют четкую морфологическую структуру. В большинстве случаев эти гранулы овальные, порой радиально вытянутые, реже — округлые.

В ооцитах рыб, забитых сразу после нереста, светлые гранулы преобладают. В них хорошо прослеживаются темноокрашенные участки, что, возможно, связано с разным химическим составом содержимого гранул желтка. Ядра расположены в центре клетки. В них насчитывается до 12 ядрышек, разных по форме и размеру, расположенных по периферии кариоплазмы; 2—3 ядрышка обычно расположены в

центре ядра. Ядро окружено зоной темноокрашенной цитоплазмы, свободной от включений. Хорошо видна радиальная исчерченность оболочки ооцита. Над ней лежит слой кубических по форме клеток фолликулярного эпителия.

В течение девяти дней (134,9 градусо-дня) после нереста постепенно резорбируются фолликулы, растут ооциты формирующейся порции и в них накапливаются трофические элементы. ГСИ самок увеличивается до 5,12. Ооциты старшей генерации развиваются асинхронно. К концу периода преобладают половые клетки в стадии интенсивного желткообразования диаметром  $1115 \pm 20$  мкм (диаметр их ядер  $134 \pm 5$  мкм), но много и ооцитов меньших размеров (626—757 мкм) с различной степенью интенсивности вителлогенеза (см. рис. 1, II). В наиболее развитых ооцитах цитоплазма заполнена в основном темноокрашенными гранулами желтка, различными по величине и форме. В этот период, возможно, изменяется химическая природа белков желтка. В светлых гранулах увеличивается количество темноокрашенных участков; сами гранулы уплотняются. Наиболее крупные гранулы желтка расположены по периферии ооцита.

Увеличивается извилистость ядерной мембраны, кариоплазма становится более гомогенной, чем в ооцитах более ранних стадий развития. Количество ядрышек резко возрастает (в среднем до 37). Они тесно прилегают к ядерной оболочке, располагаясь в ее выступах. Некоторые ядрышки вакуолизированы; периферический участок в них плотный и темноокрашенный. Некоторые ядрышки выходят в цитоплазму (см. рис. 1, III). Эти изменения ядра и ядрышек, видимо, свидетельствуют об усилении активности ядерного аппарата в этот период вителлогенеза (Arndt, 1954; Yamamoto, 1956; Чмилевский, 1971).

В течение описываемого периода усиливается развитие клеточных оболочек: зона *radiata*, студенистой (появление которой отмечено на третий день после нереста) и фолликулярной. Клетки фолликулярной оболочки кубические, с крупным округлым, реже овальным ядром, с одним-двумя ядрышками.

В течение следующих шести дней (за 86 градусо-дней) асинхронность роста и развития ооцитов старшей генерации сглаживается. Завершается желткообразование (рис. 2). К 15-му дню после нереста ГСИ увеличивается до 8,35, диаметр крупных ооцитов возрастает до 1220—1524 мкм. Диаметр ядер в таких яйцеклетках составляет 135—139 мкм. Желток имеет вид темноокрашенных крупных глыбок и гранул, часто пластинчатой формы. По периферии ооцита желточные глыбки и пластинки гораздо крупнее. Там же, а иногда и вокруг ядра, наблюдается начало слияния желтка. Появление участков гомогенного желтка свидетельствует о завершении вителлогенеза и о достижении ооцитами дефинитивного состояния.

В таких ооцитах содержится максимум общего белка.

Ядра (как правило, фестончатой формы) расположены в центре, а иногда слегка смещены. Максимальное число ядрышек (41) отмечается на 12-й день после нереста (рис. 2, III). К 15-му дню их становится меньше почти вдвое, они укрупняются и несколько отходят от ядерной мембраны (см. рис. 2, II).

На 9-й день после нереста появляется выпячивание на анимальном полюсе, в центральной зоне которого к 15-му дню уже формируется микропиле. Цитоплазма в области выпячивания анимальной части ооцита содержит гранулы желтка разной величины: у периферии — более мелкие и светлоокрашенные, к центру — крупные, светло- и темноокрашенные.

Толщина оболочек ооцита увеличивается. Удлиненные темноокрашенные апикальные концы фолликулярных клеток располагаются между отростками студенистой оболочки. Ядра фолликулярных клеток, большей частью овальные, располагаются перпендикулярно к поверхности ооцита (см. рис. 2, V).

Созревание ооцитов, начинающееся с 15-го дня после нереста, завершается к 21-му дню (за 97,1 градусо-дней). ГСИ рыб достигает максимума (18,59). В течение этого периода наблюдаются постепенная

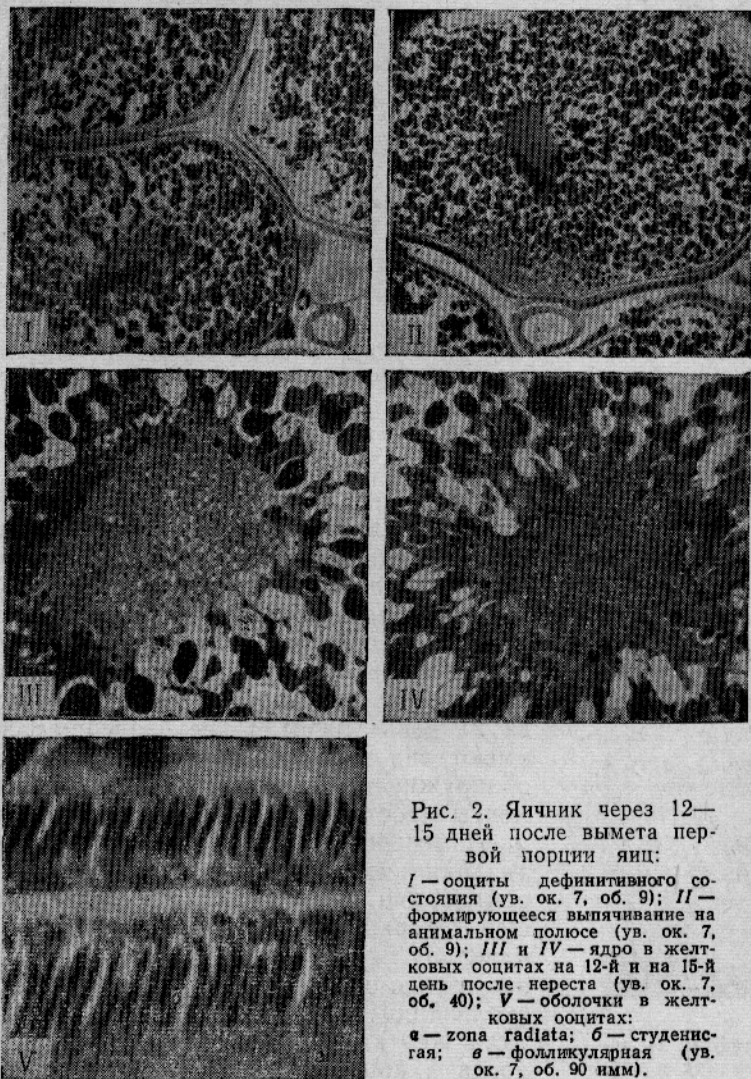


Рис. 2. Яичник через 12—15 дней после вымета первой порции яиц:

*I* — ооциты definitivaльного состояния (ув. ок. 7, об. 9); *II* — формирующееся выпячивание на анимальном полюсе (ув. ок. 7, об. 9); *III* и *IV* — ядро в желтковых ооцитах на 12-й и на 15-й день после нереста (ув. ок. 7, об. 40); *V* — оболочки в желтковых ооцитах:  
*а* — зона radiata; *б* — студенистая; *в* — фолликулярная (ув. ок. 7, об. 90 нмм).

гомогенизация желтка, миграция ядра к анимальному полюсу и морфологические преобразования ядерного аппарата; эти процессы происходят параллельно (рис. 3).

Во время миграции ядра оболочка его становится менее четкой, количество ядрышек уменьшается. Мелкие ядрышки остаются на периферии, а крупные — перемещаются в центр ядра и сливаются. Кариоплазма становится грубозернистой.

К 21-му дню (в общей сложности за 318 градусо-дней) формирование зрелого ооцита завершается (рис. 4, а). Желток в такой яйце-

клетке слит в гомогенную массу. В ней присутствуют многочисленные округлые полости разной величины, заполненные каплями жира (Травкина, 1967). Цитоплазма узким слоем расположена на анимальном полюсе. Ядро как морфологическая структура уже не обнаруживается. В свободной от включений цитоплазме еще не овулировавших яйцеклеток видны фигуры I мейотического деления. Яйца овулируют на

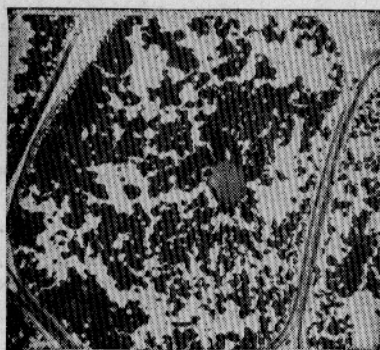


Рис. 3. Созревающие ооциты кругляка на 15—18-й день после вымета первой порции яиц (ув. ок. 7, об. 9).

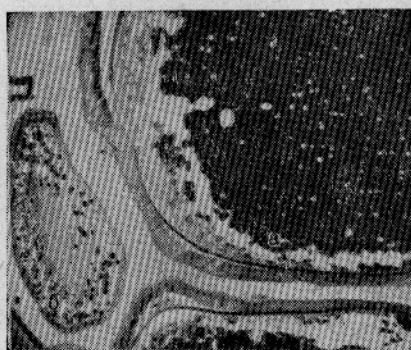


Рис. 4. Яичник кругляка на 21-й день после вымета первой порции яиц (ув. ок. 7, об. 9): а — зрелое неовулировавшее яйцо; б — ооцит фазы начала желткообразования.

метафазе II деления созревания (рис. 5) на 21-й день после нереста. Нити прикрепления студенистой оболочки перемещаются с вегетативного полюса на анимальный, образуя султанчик прикрепления яйца к субстрату. Диаметр зрелого овулировавшего яйца равен  $2120 \pm 13$  мкм.

Второй нерест бычков наблюдали на 21—23-й день после первого икротетания.



Рис. 5. Метафаза II деления созревания в зрелом овулировавшем яйце кругляка (ув. ок. 7, об. 90 имм).

Резорбция постовуляторных фолликулов после первого нереста в яичниках кругляка за 21 день развития не завершается. Они имеют вид рыхлых образований, в которых обнаруживаются соединительнотканые элементы и остатки фолликулярных клеток.

Изменения в ооцитах разных фаз вакуолизации цитоплазмы при формировании второй порции яиц составляют основу следующей генерации половых клеток. Диаметр их в период роста ооцитов старшей генерации постепенно увеличивается (см. таблицу), вакуолизация интенсифицируется. Первые гранулы желтка в них появляются в тот период, когда в крупных клетках начинается слипание желтка, т. е. с 15-го дня после нереста. В яичниках с овулировавшими яйцами эти клетки находятся в фазе интенсивного желт-

кообразования. Диаметр их составляет 674—743 мкм, ядер — 126—142 мкм (рис. 4, б).

Таким образом, при температуре 15—17°С вторая порция яиц у кругляка формируется за 21 день (считая с момента первого икротетания), при этом отмечается некоторая асинхронность в росте ооцитов старшей генерации и накоплении в них трофических элементов. К концу периода вителлогенеза эта асинхронность сглаживается. Дефини-

тивного состояния, которое определяли на основе данных гистологического и биохимического анализов, половые клетки достигают к 15-му дню после нереста (за 220,9 градусо-дня). Период времени от наступления дефинитивного состояния до овуляции зрелого яйца для всех исследованных рыб одинаков (97,1 градусо-дня). Гомогенизация желтка и миграция ядра к анимальному полюсу протекают параллельно.

После второго нереста часть самок была отсажена для наблюдений за формированием третьей порции яиц, которое проходило при той же температуре (15—17°С), что и у второй порции. Третья порция яиц формируется за тот же промежуток времени, т. е. на 21—23-й день после второго икретания.

**Состояние ооцитов кругляка в процессе роста и созревания четвертой порции яиц.** Сразу после третьего нереста ГСИ самок составляет в среднем 2,79. Состав половых клеток яичников этих рыб такой же, как и после вымета первой порции яиц. Ооциты формирующейся четвертой генерации большей частью состоят из клеток фазы завершенной вакуолизации и начала отложения желтка; в фазе интенсивного желткообразования находятся лишь одиночные ооциты (рис. 6, I). Средний диаметр вителлогенных клеток — 610 мкм (557—641 мкм), их ядер — 119 мкм (113—124 мкм).

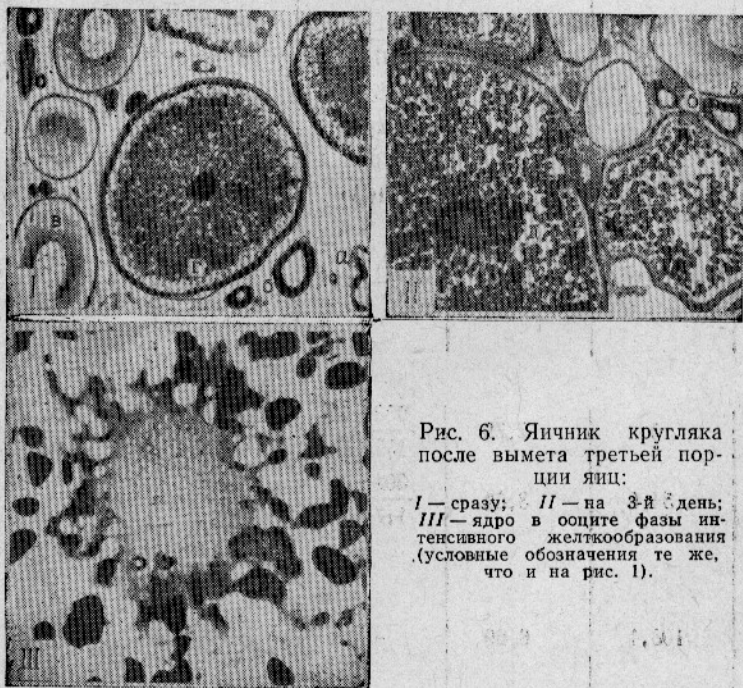


Рис. 6. Яичник кругляка после вымета третьей порции яиц:

I — сразу; II — на 3-й день; III — ядро в ооците фазы интенсивного желткообразования (условные обозначения те же, что и на рис. 1).

В течение последующих дней происходит быстрый синхронный рост ооцитов старшей генерации. Наблюдаются такие же изменения цитоплазматических включений, ядерного аппарата, оболочек, как и в клетках второй порции (рис. 6, III). К девятому дню после третьего нереста (за 169,9 градусо-дня) у большинства рыб яйцеклетки достигают дефинитивного состояния (рис. 7, а, б). ГСИ увеличивается до 10,92. Диаметр ооцитов составляет  $1424 \pm 1$  мкм, их ядер —  $120 \pm 4$  мкм. Яйцеклетки находятся в фазе наполненного желтком ооцита. Ядра в таких половых клетках либо фестончатой формы (тогда в период миграции в них видны те же морфологические преобразования, что и в период

Изменение диаметров (в мкм) ооцитов (числитель) и их ядер (знаменатель) в порциях яиц у бычка-кругляка

День развития	Время, градусо-дни	ГСИ	Фазы		
			вакуолизации	интенсивной вакуолизации	завершенной вакуолизации начала желткообразования
Вторая					
0	0	4,48	$\frac{278 \pm 2}{115 \pm 2}$	$\frac{374 \pm 3}{135 \pm 3}$	$\frac{607 \pm 4}{150 \pm 3}$
3	45,3	3,85	$\frac{285 \pm 3}{120 \pm 5}$	$\frac{422 \pm 6}{146 \pm 3}$	$\frac{516 \pm 9}{153 \pm 4}$
9	143,9	5,12	—	$\frac{401 \pm 5}{143 \pm 2}$	$\frac{629 \pm 13}{148 \pm 9}$
12	175,9	8,06	$\frac{371 \pm 3}{140 \pm 2}$	$\frac{479 \pm 7}{163 \pm 4}$	$\frac{578 \pm 6}{157 \pm 5}$
15	220,9	8,35	$\frac{298 \pm 8}{142 \pm 5}$	$\frac{469 \pm 6}{158 \pm 6}$	$\frac{553 \pm 11}{124 \pm 5}$
18	269,1	13,94	$\frac{397}{163}$	$\frac{478 \pm 5}{156 \pm 4}$	$\frac{564 \pm 11}{139 \pm 9}$
21	318,0	18,59	—	$\frac{430 \pm 18}{135 \pm 9}$	$\frac{583 \pm 17}{125 \pm 5}$
Четвертая					
0	0	2,79	$\frac{283 \pm 4}{132 \pm 2}$	$\frac{396 \pm 6}{145 \pm 2}$	$\frac{557 \pm 5}{124 \pm 3}$
3	54,0	3,83	$\frac{304 \pm 3}{117 \pm 7}$	$\frac{370 \pm 6}{118 \pm 3}$	—
6	108,1	6,69	—	$\frac{380 \pm 8}{135 \pm 3}$	—
9	169,3	10,92	—	$\frac{454 \pm 8}{147 \pm 3}$	—
12	231,3	10,31	$\frac{254 \pm 12}{101 \pm 6}$	$\frac{417 \pm 14}{132 \pm 5}$	—
15	292,3	15,60	$\frac{244 \pm 15}{109 \pm 6}$	$\frac{318 \pm 17}{130 \pm 5}$	—

процессе формирования второй и четвертой  
(период трофоплазматического роста)

интенсивного желткообразования	наполненного желтком ооцита	зрелого яйца	Диаметр, мкм	
			средний	
			желткового ооцита	ядра желткового ооцита
порция				
690 ± 5	—	—	644 ± 4	149 ± 2
145 ± 3	—	—	—	—
769 ± 16	—	—	778 ± 9	135 ± 2
146 ± 3	—	—	—	—
844 ± 6	—	—	—	—
120 ± 3	—	—	—	—
757 ± 6	—	—	899 ± 11	154 ± 6
159 ± 8	—	—	—	—
1115 ± 20	—	—	—	—
134 ± 5	—	—	—	—
1131 ± 17	—	—	1131 ± 17	135 ± 10
135 ± 10	—	—	—	—
—	1220 ± 17	—	1220 ± 17	139 ± 8
—	139 ± 8	—	—	—
—	1524 ± 22	—	1524 ± 22	126 ± 6
—	126 ± 6	—	—	—
674 ± 17	—	—	—	—
148 ± 6	—	—	—	—
743 ± 60	—	2120 ± 13	653 ± 14	135 ± 4
140 ± 13	—	—	—	—
порция				
641 ± 5	—	—	610 ± 4	118 ± 2
113 ± 2	—	—	—	—
1027 ± 14	—	—	1027 ± 14	117 ± 3
117 ± 3	—	—	—	—
588 ± 14	—	—	—	—
150 ± 4	—	—	—	—
1063 ± 12	—	—	1166 ± 29	128 ± 5
129 ± 4	—	—	—	—
1519 ± 23	—	—	—	—
122 ± 5	—	—	—	—
—	1414 ± 12	—	1424 ± 12	120 ± 4
—	120 ± 4	—	—	—
645 ± 22	1424 ± 58	2025 ± 21	1424 ± 58	197 ± 14
121 ± 6	197 ± 14	—	—	—
563 ± 16	—	—	—	—
178 ± 14	—	—	—	—
723 ± 13	—	2025 ± 21	690 ± 21	143 ± 5
135 ± 5	—	—	—	—



созревания второй порции яиц), либо правильной округлой или овальной формы с грубозернистой кариоплазмой и многочисленными пристенно-расположенными ядрышками. В таком виде ядра подходят к поверхности ооцита (см. рис. 7, б и в).

Созревание ооцитов длится с 9-го дня после нереста до 12—15-го дня (за 62—123 градусо-дня). У некоторых рыб в этот период гомогенизация желтка и миграция ядра разобщаются. У одних рыб к 12-му дню после нереста завершаются гомогенизация и гидратация желтка и в цитоплазме, свободной от включений, на анимальном полюсе обнаруживаются метафазные пластинки I и II делений созревания

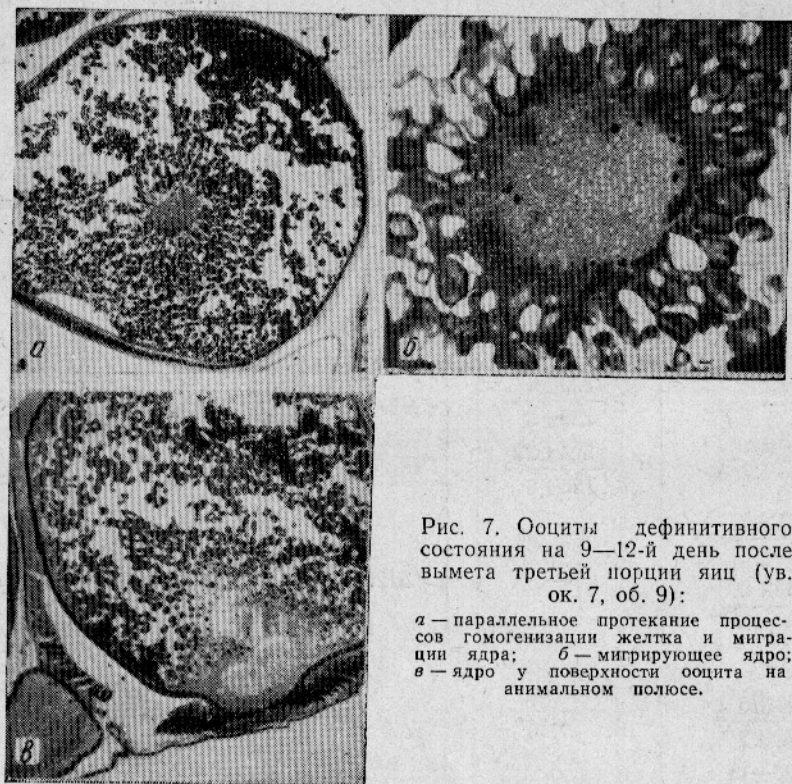


Рис. 7. Ооциты дефинитивного состояния на 9—12-й день после вымета третьей порции яиц (ув. ок. 7, об. 9):

а — параллельное протекание процессов гомогенизации желтка и миграции ядра; б — мигрирующее ядро; в — ядро у поверхности ооцита на анимальном полюсе.

(рис. 8); у других к этому же сроку в ооцитах с желтком, распределенным в виде гранул и глыбок, видны ядра под самой оболочкой ооцита (см. рис. 7, в); у третьих только к 15-му дню после нереста в клетках с гомогенным желтком обнаруживаются ядра в премейотическом состоянии (рис. 9).

Овуляция зрелых яиц наступает на 13—16-й день после нереста. Диаметр их составляет  $2025 \pm 20$  мкм. ГСИ созревших самок возрастает до 15,60. На 15—17-й день наблюдается четвертый нерест бычков. Резорбция постовуляторных фолликулов, появившихся в яичнике после третьего нереста, за 15 дней не завершается. Так же как и в период формирования второй порции яиц, появление первых гранул желтка в ооцитах фазы интенсивной вакуолизации, которые составляют основу следующей, пятой порции, наблюдается лишь в начале слияния желтка в яйцеклетках старшей генерации — между 6-м и 9-м днями после нереста. Вителлогенез в таких ооцитах идет интенсивнее, и к моменту вымета четвертой порции яиц большинство их находится в фазе интенсивного желткообразования.

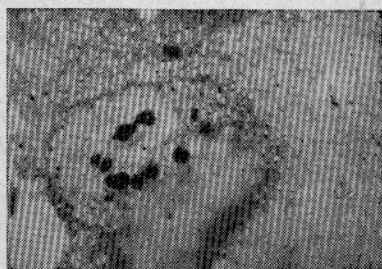
Таким образом, при более высокой температуре (18—21°С) в ооцитах старшей генерации ускоряется вителлогенез и они достигают дефинитивного состояния к 9-му дню после нереста (за 169,3 градусодня). Период времени от наступления дефинитивного состояния ооцита до овуляции зрелых яиц варьирует от 63 до 123 градусодня. Для некоторых рыб гомогенизация желтка и миграция ядра к анимальному полюсу разобщены: ядро подходит к поверхности в яйцеклетке, где слияния желтка еще не происходит.



Рис. 8. Метафазы I и II делений созревания в зрелых ооцитах кругляка на 12-й день после вымета третьей порции яиц (ув. ок. 7, об. 90 имм).

Сравнение темпа формирования второй и четвертой порций яиц у бычка-кругляка при температуре 15—17 и 18—21°С (по изменению значений гоносоматического индекса и среднего диаметра ооцитов старшей генерации) свидетельствуют о том, что повышение темпера-

Рис. 9. Ядро в премейотическом состоянии в зрелом ооците кругляка на 15-й день после вымета третьей порции яиц (ув. ок. 7, об. 90 имм).



туры на 3—4°С убыстряет рост яйцеклеток и интенсифицирует желткообразование (рис. 10). Время прохождения ооцитами фаз в период интенсивного роста сокращается настолько, что уже на третий день после нереста растущие ооциты имеют очень близкие размеры и сходные морфологические признаки. При более низких температурах (при формировании второй порции яиц) выравнивание размеров ооцитов старшей генерации и переход их в фазу интенсивного желткообразования наблюдаются лишь к 12—15-му дню после нереста (см. таблицу).

Ускорение темпа вителлогенеза иногда приводит к поляризации яйцеклеток при незавершенном желткообразовании. К концу вителлогенеза в половой клетке завершаются накопление трофических веществ, и те биохимические преобразования, которые обуславливают переход к созреванию. Используя метод диск-электрофореза в полиакриламидном геле, мы установили, что в ооцитах бычков, близких к дефинитивному состоянию, завершается образование сложных липопротеиновых

комплексов желтка. При созревании физико-химические свойства их изменяются — резко нарастает их воднорастворимость (Куликова, 1973). У одноразмерных самок бычка-кругляка к концу нерестового сезона уменьшаются средняя масса и средний диаметр зрелых овариальных яиц, содержание в них воднорастворимых белков, нарастает гетерогенность белковых спектров (Куликова, 1975).

Биохимические процессы при трансформации белков желтка в ооцитах в период роста и созревания первых порций при быстром росте половых клеток следующих генераций, видимо, не завершаются. В таких ооцитах миграция ядра наступает прежде, чем появляются участки слившегося желтка, т. е. до завершения желткообразования. Эти яйце-

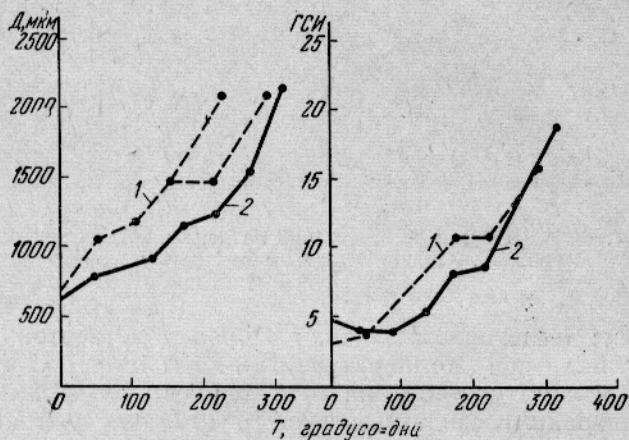


Рис. 10. Изменение гоносоматического индекса и среднего диаметра ооцитов старшей генерации в яичниках кругляка в процессе формирования второй (1) и четвертой (2) порций яиц.

клетки нормально созревают, овулируют и дают жизнеспособную молодь. В данном случае несомненно влияет повышенная температура (в пределах нерестовых температур для этого вида), так как при температуре 15—17°С время формирования порции яиц составляет всегда 21—23 дня (считая с момента предшествующего нереста), а в созревающих ооцитах гомогенизация желтка и миграция ядра протекают параллельно.

Ооциты некоторых видов лососевых начинают созревать задолго до завершения вителлогенеза в результате длительной гормональной стимуляции; для половых клеток, в значительной степени загруженных желтком (как у лососей), характерна лабильная корреляция между мейозом и вителлогенезом (Сакун, 1967, 1972). Такая особенность, видимо, характерная и для половых клеток бычка-кругляка, является адаптивной, позволяющей этому виду в значительной степени реализовать возможности многопорционного нереста.

В эксперименте возможна задержка (до суток) в яичниках кругляка овулировавших яиц. Оплодотворяемость их, по нашим наблюдениям, не снижается. Такие рыбы в массе встречаются в уловах в разгар нереста (в июне—июле). Нерестовое поведение кругляка сложно, и для нормального нереста необходим целый комплекс благоприятных условий (Москалькова, 1967; Костюченко, 1964; Протасов и др., 1965). Возможность задержки овулировавших яиц в яичнике, по-видимому, одна из адаптивных особенностей репродуктивной системы кругляка, способствующей наряду с другими (устройством гнезда, охраной кладок икры и выключившейся молодью самцом и др.) выживанию вида.

## Выводы

1. У порционно нерестящегося вида бычка-кругляка темп формирования очередных порций яиц при повышенных температурах (в пределах нерестовых для этого вида) ускоряется за счет быстрого синхронного роста ооцитов старшей генерации и интенсификации в них процессов желткообразования.

2. В период созревания половых клеток иногда отмечается разобщение гомогенизации желтка и миграции ядра к анимальному полюсу: наблюдается поляризация клеток, в которых желток распределен в виде гранул и крупных глыбок. Эта особенность, свидетельствует о лабильной корреляции процессов вителлогенеза и мейоза, характерна для ооцитов кругляка и способствует возможности многопорционного нереста у этого вида.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Куликова Н. И. Изменение фракционного состава белков ооцитов азовского бычка-мартовика *Gobius batrachosephalus Pallas* на протяжении репродуктивного периода. — В кн.: Биохимическая эволюция. Л., «Наука», 1973, с. 110—115.

Куликова Н. И. Воднорастворимые белки ооцитов и зрелых яиц бычка-кругляка (*Gobius melanostomus Pallas*) в период оогенеза и нереста. — «Журнал эволюционной биохимии и физиологии», 1975.

Москалькова К. И. Морфо-экологические особенности развития бычка-кругляка (*Neogobius melanostomus Pallas*). — В кн.: Морфо-экологический анализ развития рыб, 1967, с. 48—75.

Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск. Изд-во Сибирского отделения АН СССР, 1961, 362 с.

Протасов В. Р., Цветков В. И., Ращеперин В. К. Акустическая сигнализация у азовского бычка-кругляка (*Neogobius melanostomus Pallas*). — «Журнал общей биологии», 1965, т. 26, № 2, с. 151—160.

Ромейс С. Микроскопическая техника. М., «Иностранная литература», 1953. 718 с.

Сакун О. Ф. К вопросу о функциональной основе эволюции процесса оогенеза. — В кн.: Морфологические исследования адаптации. Материалы к III Всесоюзному совещанию по экологической физиологии, биохимии и морфологии. Новосибирск, 1967.

Сакун О. Ф. Участие гормонов в регуляции некоторых фаз мейотического процесса при оогенезе у рыб. — «Труды Петергофского биологического института ЛГУ», 1972, № 21, с. 147—157.

Чмилевский Д. А. Синтез РНК и развитие ядрышкового аппарата в оогенезе ерша. — «Цитология», 1971, т. 13, № 10, с. 1233—1241.

Arndt E. A. Histologische und histochemische Untersuchungen über die Oogenese und Bipolare Differenzierung von Süßwasser-Teleosteen. *Protoplasma*, v. 47, 1/2, 1956, pp. 1—36.

Yamamoto K. Studies on the formation in fish eggs. I. Annual cycle in the development of ovarian egg in the flounder (*Liopsetta obscura*). J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1956, Ser. 9 (2), pp. 362—373.

### *Analysis of formation of various batches of eggs in Azov round goby (Gobius melanostomus Pallas)*

*N. I. Kulikova, V. N. Fandeeva*

#### SUMMARY

In females of round goby of the same size (85—90 mm) the second batch of eggs is made up within 21 days at the temperature of 15—17°C. The oocytes reach the definitive state by the 15th day of development, i. e. for 220.9 degree—days. The period started from the commencement of the definitive state to ovulation of mature eggs is the same (97.1 degree—days) in all specimens investigated. The homogenization of the yolk and migration of the nucleus to the animal pole occur at the same time.

The fourth batch of eggs is made up within 12—15 days. The growth rate of oocytes from older generation is high, vitellogenesis is intensified and they reach the definitive state on the 9th day after spawning (169.3 degree—days). The maturation period varies from 63 to 123 degree—days. In some specimens the nucleus comes to the surface of the oocyte where no confluence of yolk granules occur.