

A. B. Burlakov

Summary

The analytical disk-electrophoresis in the polyacrilamide gel has revealed two proteins characterized with gonadotropic activity in pituitaries of 10 species of Cyprinidae, Salmonidae, Acipenseridae and Ophiocephalidae. Some physico-chemical features are different in the two proteins as well as in representatives of various taxons. The times of stimulating effect on the reproductive system of the species tested are also different in the isolated gonadotropins.

УДК 597—114 : 597.442

**ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПОВ КЛЕТОК АДЕНОГИПОФИЗА
И АНАЛИЗ СОСТОЯНИЯ ГОНАДОТРОПНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ
В ТЕЧЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНОГО ЦИКЛА У ЧЕРНОМОРСКОЙ
КАМБАЛЫ-КАЛКАНА (SCORPHTHALMUS MAEOTICUS PALL.)**

Е. Б. Моисеева, А. П. Золотницкий

В связи с разработкой биологических основ искусственного воспроизводства рыб в АзчерНИРО в течение ряда лет проводится комплексное исследование функционирования репродуктивной системы черноморской камбалы-калкана (Таликина, 1974, 1975; Воробьева и Таликина, 1974; Воробьева и др., 1975).

В связи с тем, что гипофиз является ведущей эндокринной железой, регулирующей процессы созревания и нереста у рыб (Гербильский, 1947; Pickford, Atz, 1957), знание особенностей его функционирования на разных этапах репродуктивного цикла представляется необходимым для успешного искусственного воспроизводства камбалы-калкана.

Задачами исследования явились изучение морфологии гипофиза камбалы, идентификация гонадотропных элементов и оценка их состояния по морфологическим критериям.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали ежемесячно в течение 1973—1974 гг. в районе Анапы в рейсах экспедиционных судов АзчерНИРО. Рыб, выловленных донным тралом, подвергали полному ихтиологическому анализу. Стадии зрелости определяли визуально, используя указания М. Г. Таликиной (1974, 1975), а также учитывая значения гонадосоматического индекса (ГСИ — процентное отношение массы гонад к массе тушки). Возраст, определенный по отолитам¹, составлял: неполовозрелых самок — 2—6, самцов — 2—3; половозрелых самок — 7—13, самцов — 6—9 лет.

Гипофизы фиксировали в жидкости Буэна и смеси Буэн—Холланд. После стандартной гистологической обработки саггитальные и фронтальные срезы толщиной 4—6 мкм окрашивали следующими мето-

¹ Возраст определяла сотрудница института Т. В. Винарик, за что мы приносим ей благодарность.

дами: азан по Гейденгайну, паральдегид-фуксин по Гомори-Габу; паральдегид-фуксин-азофлорксин-световой зеленый; эритрозин — смесь Маллори; алыциановый синий по Эрлану (Herlant, 1960) с подкраской оранжем g и азофлорксином, ШИК-реакция—оранж g; комбинация алыцианового синего с ШИК-реакцией.

Среднюю площадь клеток каждого типа в гипофизе определяли путем деления площади определенного участка на количество обнару-

Таблица 1

Средняя площадь клеток аденогипофиза различного типа, мкм²

Проаденогипофиз	Мезоаденогипофиз				Метааденогипофиз	
	ацидофилы	базофилы I типа	базофилы II типа	хромофобы	клетки I типа	клетки II типа
74,9±0,72 (70)*	44,5±0,74 (97)	64,1±0,95 (56)	128,3±3,90 (90)	35,6±0,90 (16)	56,5±1,39 (101)	116,1±3,37 (132)

* В скобках указано число просчитанных площадей.

женных в нем ядер. Просчитывали 4—15 участков на одном срезе, по три среза для каждой рыбы и определяли среднюю и ошибку средней для четырех рыб (табл. 1).

Аналогично определяли среднюю площадь гонадотропных элементов в гипофизе на разных этапах репродуктивного цикла (табл. 2).

Таблица 2

Изменение индекса гранулированных базофилов (ИГБ) в гипофизах самок и самцов на разных этапах полового цикла, %

Стадия зрелости половых желез	ИГБ	
	самки	самцы
I	3,1±0,14	17,0±0,60
III	32,5±0,57	35,7±0,49
IV	48,7±0,57	52,6±0,59
V	49,7±1,80	68,6±0,67
VI—II	24,9±0,40	61,9±0,63

Примечание. У самок и самцов в каждой стадии зрелости просчитано по 150 площадей, лишь у самок с гонадами в III стадии зрелости — 100 площадей.

Одновременно определяли процентное отношение клеток с секреторными Гомори-ШИК-положительными гранулами, к общему числу клеток на данной площади — индекс гранулированных базофилов (ИГБ). ИГБ использовали как дополнительный показатель функционального состояния гонадотропных элементов гипофиза рыб. Биометрическая обработка гонадотропных элементов гипофиза выполнена на 30 рыбах (по 15 самцов и самок).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Общая морфология клеток аденогипофиза. Аденогипофиз камбалы разделяется на про-мезо- и метааденогипофиз (Pickford, Atz, 1957) или соответственно ростральную и проксимальную зоны дистальной доли и промежуточную долю (Gorbman, 1965).

Проаденогипофиз является самой роstralной зоной аденогипофиза. Тяжи составляющих его клеток идут по периферии гипофиза, охватывая мезоаденогипофиз, и не проникают в срединные участки железы (рис. 1). В проаденогипофизе мы выделяем один тип клеток, которые, вероятно, следует считать слабо ацидофильными. При окраске

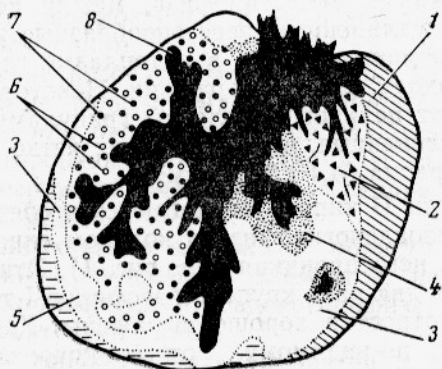


Рис. 1. Схема расположения типов клеток в аденогипофизе:

1 — проаденогипофиз, зона ацидофильных клеток; 2 — мезоаденогипофиз, зона базофильных клеток I типа; 3 — мезоаденогипофиз, зона базофильных клеток II типа (гонадотропные); 4 — мезоаденогипофиз, зона ацидофильных клеток; 5 — мезоаденогипофиз, зона хромофобных клеток; 6 — метааденогипофиз, клетки I типа (обозначены светлым кружком); 7 — метааденогипофиз, клетки II типа (обозначены темным кружком); 8 — нейрогипофиз.

азаном по Гейденгайну цитоплазма клеток окрашивается в бледно-розовый цвет, секреторные гранулы — в серовато-розовый. Клетки ШИК- и Гомори — отрицательны. Ядра имеют круглую или овальную форму различных размеров. Ядрышки четко выражены. Средняя площадь одной клетки составляет $74,9 \pm 0,72$ мкм². Иногда среди клеток встречаются ацидофильный секрет и группы распадающихся клеток, имеющих вид ярко-красных глыбок различного размера, окруженных общей оболочкой. Как правило, такие образования лежат вблизи синусоидных капилляров.

Мезоаденогипофиз располагается в срединных областях гипофиза между про- и метааденогипофизом. Кроме того, тяжи клеток данной области занимают также и периферические участки железы, кольцом окружая метааденогипофиз и внедряясь в него широкими «языками» (см. рис. 1).

В мезоаденогипофизе мы выделяем два типа базофильных (I и II), один — ацидофильных и один — хромофобных клеток. Ацидофильные клетки в несколько рядов располагаются вдоль проксимальных корней нейрогипофиза (см. рис. 1). Некоторое количество их проникает с волокнами нейрогипофиза и в срединные участки железы, однако преобладающее число клеток локализовано в проксимальных участках области. Клетки окрашиваются азокармином, оранжем, эритрозином, азоблоксином и не воспринимают паральдегид-фуксин, альциановый синий и реактив Шиффа. Большинство клеток имеют кубическую или удлиненную форму и расположены перпендикулярно волокнам нейрогипофиза. Секреторные гранулы локализуются в апикальных участках клеток, ядра лежат ацентрично. Средняя площадь одной клетки составляет $44,5 \pm 0,74$ мкм².

Базофильные клетки мезоаденогипофиза обоих типов по своим тинкториальным свойствам сходны. Они хорошо окрашиваются анилиновым синим, паральдегид-фуксином, альциановым синим и являются

ШИК-положительными. Однако они различаются между собой по расположению в железе и по морфологическим признакам.

Базофильные клетки I типа образуют компактное скопление на границе про- и мезоаденогипофиза, имеющее форму неправильного треугольника с основанием, находящимся между группами ацидофильных клеток мезоаденогипофиза. Зона клеток пронизана многочисленными мелкими волокнами нейрогипофиза, между которыми беспорядочно располагаются удлиненные, веретенообразные угловатые клетки. Секреторные гранулы локализуются в цитоплазме главным образом в отростках клеток и вдоль клеточных границ. Некоторые, обычно более мелкие клетки бывают целиком заполнены гранулами. Ядра большинства клеток резко удлиненные, ядрышки в них четко выражены. Средняя площадь клетки равна $64,1 \pm 0,95$ мкм².

Базофильные клетки II типа располагаются в срединных и периферических участках мезоаденогипофиза и кольцом охватывают метааденогипофиз, глубоко в него проникая (см. рис. 1). Эти клетки разнообразной формы почти в два раза крупнее базофилов I типа (см. табл. 1). Цитоплазматические отростки хорошо выражены. Характер и степень грануляции зависят, по-видимому, от функционального состояния клетки. В одних клетках можно видеть мелкие пылевидные гранулы, равномерно распределенные по всей цитоплазме, в других — крупные, грубо окрашенные гранулы, локализованные в перинуклеарной или периферической зонах цитоплазмы или расположенные в отростках клеток. Часто встречаются клетки, настолько плотно заполненные гранулами, что ядра их маскируются. Ядра некоторых клеток имеют неправильные очертания. Среди гранулированных базофилов и ацидофильных клеток мезоаденогипофиза можно видеть дегранулированные клетки с гипертрофированными ядрами и ядрышками, а также дегенерирующие элементы с мелкими сморщенными ядрами. Ядра активно функционирующих элементов обычно округлые или овальные, с одним или двумя хорошо выраженными ядрышками.

В периферических участках мезоаденогипофиза всегда присутствуют в большом количестве хромофобные элементы, причем их отдельные группы встречаются и в срединных участках мезоаденогипофиза.

Эти клетки имеют лишь незначительный слой цитоплазмы и не окрашиваются ни одним из примененных красителей. Ядра большинства клеток неправильной формы, сжатые, многие имеют борозды и углубления. По площади хромофобные клетки самые мелкие из всех типов клеток аденогипофиза (см. табл. 1).

Метааденогипофиз состоит из клеток двух типов (I и II), которые хорошо воспринимают как кислые, так и основные красители и различаются тем, что клетки I типа — ШИК-положительны, II типа — ШИК-отрицательны.

Клетки I типа при окраске азаном по Гейденгайну окрашиваются в сиреневый цвет, реагируя одновременно с азокармином и анилиновым синим. Они также воспринимают оранжевый и азоблоксин и не реагируют с альциановым синим. При окраске паральдегид-фуксином цитоплазма этих клеток приобретает однородный бледно-сиреневый оттенок. Каких-либо секреторных гранул, подобных гранулам базофильных клеток мезоаденогипофиза, в клетках промежуточной доли не выявлено. Клетки I типа располагаются небольшими группами по всей области метааденогипофиза. Как правило, они вытянуты по направлению к кровеносным капиллярам и волокнам нейрогипофиза. Секреторное вещество накапливается в акцикальных участках, которые окрашиваются вследствие этого очень интенсивно. Ядра кле-

ток округлые, содержат одно хорошо выраженное ядрышко. Площадь одной клетки составляет $56,5 \pm 1,39$ мкм².

Клетки метааденогипофиза II типа вплотную прилегают к отросткам нейрогипофиза, а также располагаются группами и поодиночке между клетками I типа. Цитоплазма этих клеток хорошо окрашивается в синий цвет при обработке срезов смесью Маллори в комбинации с эритрозином или азофлосином и не реагирует с паральдегид-фуксином, альциановым синим, оранжем g. При азановой окраске цитоплазма клеток имеет розовато-серый оттенок. Клетки имеют чрезвычайно разнообразные формы. Ядра большинства клеток II типа крупные, округлые или овальные, в больших полиморфных клетках — огромные, сегментированные, с впадинами и выступами. Ядрышки (одно или два) выражены очень четко. Средняя площадь клетки составляет $116 \pm 3,37$ мкм².

Помимо указанных типов клеток в области метааденогипофиза встречаются группы хромофобных элементов, не отличающихся от описанных выше хромофобов мезоаденогипофиза, поэтому они не выделяются в самостоятельный тип.

Идентификация гонадотропных элементов и анализ их состояния в течение полового цикла. Сравнение морфологических картин гипофиза половозрелых и неполовозрелых камбал, а также рыб с перерожденными гонадами (возраст рыб 14—15 лет) показало, что они существенно различаются по состоянию базофильных клеток мезоаденогипофиза II типа (рис. 2). Так, у неполовозрелых рыб (рис. 2, а),

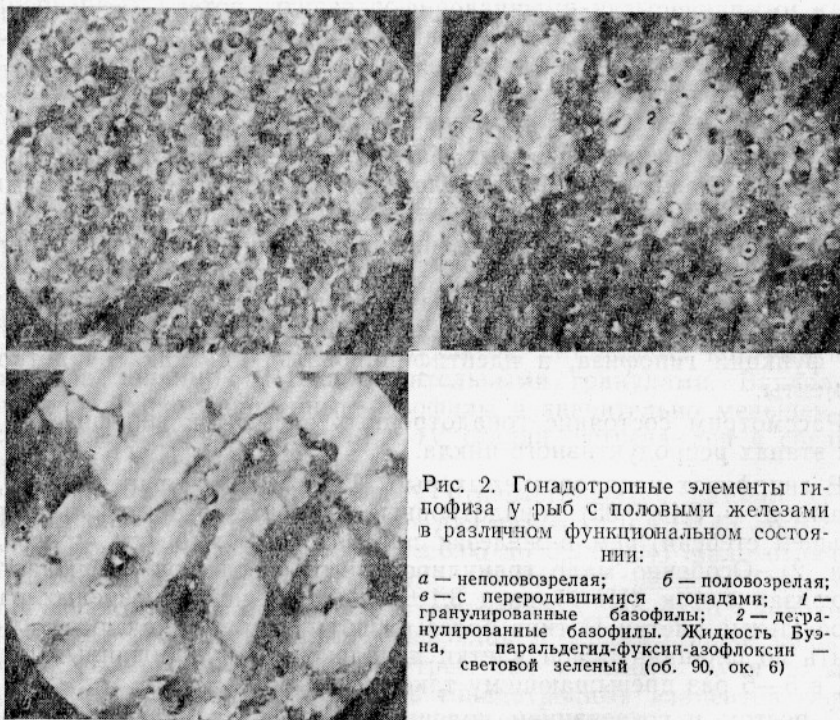


Рис. 2. Гонадотропные элементы гипофиза у рыб с половыми железами в различном функциональном состоянии:

а — неполовозрелая; б — половозрелая; в — с переродившимися гонадами; 1 — гранулированные базофилы; 2 — дегранулированные базофилы. Жидкость Буэна, паральдегид-фуксин-азофлосин — световой зеленый (об. 90, ок. 6)

особенно у самок, в мезоаденогипофизе хорошо развит лишь один тип базофильных клеток — базофилы I типа. Клетки II типа представлены одиночными, беспорядочно разбросанными по области базофилами с небольшим количеством секреторных ШИК- и Гомори-положительных

гранул в цитоплазме. Среди клеток мезоаденогипофиза преобладают хромофобные элементы.

У половозрелых рыб (рис. 2, б) зона базофильных клеток II типа очень развита и занимает заметно большую площадь, чем зоны других типов клеток мезоаденогипофиза. Размеры клеток достоверно увеличиваются по сравнению с клетками неполовозрелых рыб (рис. 3), а количество их в железе, судя по ИГБ, увеличивается во много раз (табл. 2).

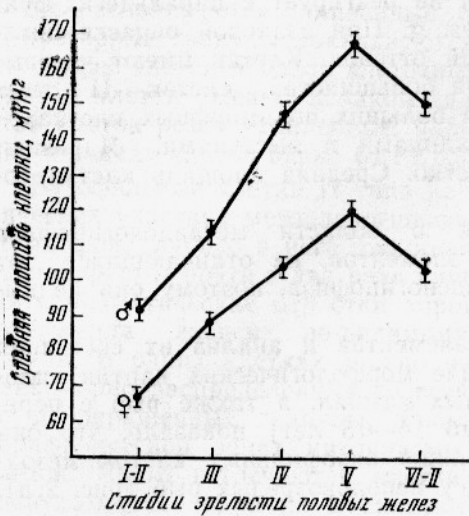


Рис. 3. Изменения средней площади базофильной клетки II типа (гонадотропной) мезоаденогипофиза в течение полового цикла.

Картина мезоаденогипофиза камбал с перерожденными гонадами (см. рис. 2, в) сильно отличается от рассмотренных выше. Прежде всего характерна резкая гипертрофия всей зоны, обусловленная главным образом многократным увеличением размеров базофильных клеток II типа. Большинство элементов подвергается лизису, ядра клеток разрушаются или становятся пикнотическими. В цитоплазме немногочисленных сохранившихся клеток содержится незначительное количество секреторных гранул. Ядра этих клеток очень полиморфны, ядрышки гипертрофированы. Лишь в зоне хромофобных элементов и в периферических участках мезоаденогипофиза встречаются

группы гранулированных базофилов, сходных с аналогичными клетками мезоаденогипофиза половозрелых рыб. Цитоплазма многих из них сильно загружена гоморифильными гранулами.

Как видно из приведенных данных, изменения функционального состояния половых желез сопровождаются заметными изменениями базофильных клеток мезоаденогипофиза II типа. Это дает основание предполагать, что их деятельность связана с осуществлением гонадотропной функции гипофиза, и идентифицировать их как гонадотропные элементы.

Рассмотрим состояние гонадотропных элементов гипофиза на разных этапах репродуктивного цикла.

В гипофизах неполовозрелых рыб (ГСИ у самок равен $1,4 \pm 0,15\%$, у самцов — $0,4 \pm 0,05$) гонадотропные элементы развиты в гораздо меньшей степени, чем в железах половозрелых рыб (см. рис. 3 и табл. 2). Особенно мало гранулированных базофилов наблюдается в гипофизах самок (ИГБ равен $3,1 \pm 0,14\%$). У неполовозрелых самцов базофильные клетки II типа более развиты, чем у самок, о чем можно судить по площади одной клетки и индексу гранулированных базофилов, в 5—6 раз превышающему таковой у самок.

С ростом и созреванием половых желез зона гонадотропных элементов в гипофизе значительно увеличивается в результате усиления митотической активности базофильных клеток II типа и их дифференцировки из хромофобных элементов. Одновременно с этим нарастают признаки активного функционирования гонадотропных элементов. Они выражаются в картинах грануляции, дегрануляции и вакуолизации цитоплазмы, выведении гранул в отростки клеток, в увеличении пло-

щадя клетки и индекса гранулированных базофилов, в изменении размеров и форм ядер, числа и состояния ядрышек.

У камбал с гонадами в III стадии зрелости (ГСИ — у самок $3,9 \pm 0,29$, самцов $0,70 \pm 0,06$) площадь базофильной клетки II типа достоверно больше, чем у неполовозрелых рыб (см. рис. 3). Количество гранулированных базофилов также возрастает у самок в 10, у самцов — в 2 раза (см. табл. 2). В цитоплазме большинства клеток наблюдаются крупные грубые гранулы, обладающие сильным сродством к красителям. Разнообразные по форме и размерам ядра клеток содержат по одному небольшому ядрышку. Дегранулированные клетки встречаются единично. Зона хромофобных клеток большая, в ней можно видеть группы базофильных клеток II типа с большим количеством секреторных гранул в цитоплазме.

У рыб с гонадами в IV стадии зрелости (ГСИ — для самок $13,1 \pm 0,73$; самцов — $1,2 \pm 0,16$) отмечается дальнейшее увеличение средней площади гонадотропной клетки и количества гранулированных базофилов (см. рис. 3, табл. 2). Однако характер грануляции базофильных клеток в целом изменяется. Грубо гранулированные элементы наблюдаются только в периферических участках мезоаденогипофиза и в зоне хромофобных клеток. В средних областях железы преобладают клетки с тонкими гранулами, распределенными по цитоплазме более или менее равномерно. Ядра клеток в основном округлые или овальные, во многих имеется по два ядрышка. Следует отметить, что у камбалы в данной стадии зрелости, особенно у самок, в зоне гонадотропных элементов присутствует большое количество вакуолизированных и дегранулированных клеток с гипертрофированными пузырьвидными ядрами, содержащими по два крупных глыбчатых ядрышка. Особенно много таких клеток в участках мезоаденогипофиза, расположенных между ацидофильными клетками и граничащих с метааденогипофизом. Зона хромофобных клеток в аденогипофизе рыб заметно меньше, чем у камбал с гонадами в III стадии зрелости.

У рыб, выловленных во время нереста, имеющих гонады в V стадии зрелости (ГСИ — для самок $23,7 \pm 0,95$, самцов — $0,8 \pm 0,06$), площадь базофильной клетки II типа достигает максимального размера (см. рис. 3). Индекс гранулированных базофилов также возрастает, но у самок его увеличение в данной стадии по сравнению с предыдущей недостоверно (см. табл. 2). Зона гонадотропных элементов у текучих рыб состоит в основном из клеток, цитоплазма которых плотно заполнена тонкими ШИК-положительными гранулами. Вакуолизированные и дегранулированные базофилы в значительно меньшем количестве, чем у рыб с гонадами в IV стадии, встречаются в срединных участках мезоаденогипофиза.

Картины мезоаденогипофиза у отнерестившихся камбал (ГСИ в начале июня — августе варьирует для самок от $1,4 \pm 0,43$ до $3,2 \pm 0,21$, для самцов соответственно от $0,4 \pm 0,05$ до $0,3 \pm 0,04$) мало отличаются от рассмотренных у рыб с гонадами в V стадии зрелости. Однако площадь гонадотропной клетки у них достоверно уменьшается (см. рис. 3). Количество гранулированных базофилов в железе также снижается, причем у самок значительно быстрее, чем у самцов. Судя по морфологическим признакам, истощение гонадотропных элементов гипофиза в посленерестовый период репродуктивного цикла идет постепенно. Мы не наблюдали в гипофизе массовой дегрануляции или разрушения цитоплазмы базофилов II типа в посленерестовый период. Уменьшение размеров ядер и клеток, а также исчезновение секреторных гранул из цитоплазмы происходят очень медленно и хорошо заметны лишь у рыб, выловленных через 5—6 месяцев после нереста с гонадами во II стадии зрелости.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в гипофизе черноморской камбалы-калкана удалось выделить семь самостоятельных типов железистых клеток, причем на основании сравнения гипофизов неполовозрелых и половозрелых рыб, а также камбал с перерожденными гонадами базофильные клетки мезоаденогипофиза II типа можно идентифицировать как гонадотропные элементы.

По мере роста и созревания половых желез морфологические признаки активности гонадотропных элементов нарастают. Увеличиваются также средняя площадь одной гонадотропной клетки и индекс гранулированных базофилов. Максимальных величин они достигают у рыб с гонадами в IV, V стадиях зрелости. После нереста базофильные элементы мезоаденогипофиза II типа с конца мая по август сохраняют признаки высокой активности. Таким образом, по характеру функционирования гонадотропных элементов гипофиза в течение репродуктивного цикла можно предположить, что камбала-калкан является формой с потенциально порционнным типом нереста.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Воробьева Н. К., Таликина М. Г. Результаты исследования биологии размножения черноморской камбалы-калкана. — В кн.: Биология промысловых рыб и беспозвоночных на разных стадиях развития. Мурманск, 1974, с. 43—45.

Воробьева Н. К., Таликина М. Г., Золотницкий А. П. Исследование созревания самок черноморской камбалы-калкана (*Scophthalmus maeoticus* Pallas) в экспериментальных условиях. — В кн.: Биологические основы морской аквакультуры. Киев, 1975, вып. 1, с. 42—51.

Гербильский Н. Л. Гонадотропная функция у костистых и осетровых. — «Труды лаборатории основ рыбоводства». Ленинград, 1947, с. 25—96.

Таликина М. Г. Сперматогенез и половой цикл самцов камбалы-калкана (*Scophthalmus maeoticus* Pallas). — В кн.: Биологические основы морской аквакультуры. Киев, 1975, вып. 1, с. 30—42.

Таликина М. Г. Овогенез и половой цикл черноморской камбалы *Scophthalmus maeoticus* (Pallas). — «Вопросы ихтиологии», 1974, т. 14, № 3 (86), с. 436—444.

Gorbman A. Endocrine termonological usage. Gen. compar. Endocrinol., 1965, 5, p. 129—130.

Herlant M. Etude critique de deux techniques nouvelles destinées à mettre en évidence les différentes catégories cellulaires présentes dans la glande pituitaire. Bull. Micz. appl., 1960, 10, p. 37—44.

Pickford G. E. and Atz J. W. The Physiology of the Pituitary gland of Fishes. New York Zool. Soc., 1957. 607 p.

Van Oordt P. G. W. J. The hormone producing cells in the pituitary gland of lower vertebrates. In "Perspectives in Endocrinology" (Eds E. J. W. Barrington and C. B. Jorgensen), New York — London, Acad. Press, 1968, p. 405—460.

CHARACTERISTICS OF THE TYPES OF CELLS IN THE ADENOHYPHYSIS AND ANALYSIS OF GONADOTROPIC ELEMENTS DURING THE REPRODUCTIVE CYCLE OF THE BLACK SEA TURBOT (*SCOPHTHALMUS MAEOTICUS* PALL.)

E. B. Moiseyeva, A. P. Zolotnitsky

Summary

In view of the fact that some attempts are made to culture turbot from the Black Sea it was necessary to study the morphology of the pituitary and to identify gonadotropic elements and their state according to morphological criteria. The size of gonadotropic elements and their

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

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

УДК 597.05.11

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

О. Л. Христофоров

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

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

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

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