

УДК 597.562:146.512

DOI 10.15853/2072-8212.2016.42.5-31

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ, ПОЛОВОЙ ЦИКЛ И ШКАЛА СТАДИЙ ЗРЕЛОСТИ ГОНАД ТИХООКЕАНСКОЙ ТРЕСКИ (*GADUS MACROCEPHALUS*)

Н.П. Сергеева, А.И. Варкентин



Вед. н. с.; зав. отд., к. б. н., Камчатский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии
683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел.: (4152) 42-57-96, 42-19-35. E-mail: sergeeva.n.p@kamniro.ru, varkentin.a.i@kamniro.ru

ТИХООКЕАНСКАЯ ТРЕСКА, ГОНАДЫ, ООЦИТЫ, ФАЗЫ РАЗВИТИЯ, ПОЛОВОЙ ЦИКЛ, ШКАЛА

Проанализирована динамика размеров, массы гонад и гонадосоматического индекса по мере созревания, выяснены размерная структура и состояние ооцитов трески в яичниках разных стадий зрелости. Показан половой цикл трески. Приводится шкала стадий зрелости гонад.

PATTERNS OF MATURATION, GONAD MATURITY GRADATION AND CYCLE OF MATURATION OF PACIFIC COD (*GADUS MACROCEPHALUS*)

Nadezhda P. Sergeeva, Alexander I. Varkentin

Leading Scientist; Head of Department, PhD in Biology; Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography
683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya, 18
Tel.: (4152) 42-57-96, 42-19-35. E-mail: sergeeva.n.p@kamniro.ru, varkentin.a.i@kamniro.ru

PACIFIC COD, GONADS, OOCYTES, DEVELOPMENT STAGES, CYCLE OF MATURATION, GRADUATION

Gonad size and weight dynamics and gonad-somatic index have been analyzed step-by-step during maturation, oocyte size structure and condition of Pacific cod oocytes in ovaries at different stages of maturation has been figured out. Cycle of maturation and graduation of gonad maturity is demonstrated.

Важной составляющей исследований репродуктивной биологии рыб является изучение гаметогенеза. Если для трески Атлантики и Баренцева моря этот вопрос исследован довольно основательно (Сорокин, 1957, 1960; Широкова, 1971, 1977; Saborido-rey, Junquera, 1998; Tomkiewicz et al., 2002; Филина, 2006; Chiasson et al., 2008; и др.), то по тихоокеанской треске ему уделялось значительно меньшее внимание. Строение ооцитов и их оболочек ранее изучал В.Н. Иванков (1987). Развитие ооцитов этого вида, обитающего у берегов Японии, в процессе созревания гонад исследовали Т. Hattori с соавт. (1992). Американские исследователи (Logerwell, Neidetcher, 2009), наряду с описанием внешнего вида желез, применяли гистологические методики для идентификации стадий зрелости яичников. Обращались к этому вопросу ранее и авторы настоящей статьи (Сергеева и др., 2008). Были проанализированы состояние и изменение размерной структуры ооцитов периодов пре- и вителлогенеза у неполовозрелых и половозрелых самок трески.

Непрерывные наблюдения за созреванием трески из вод Юго-Восточной Камчатки, проведенные в 2008–2015 гг. с использованием «свежего», а не фиксированного материала, позволили по-

полнить, а зачастую пересмотреть уже имеющиеся сведения о размерной структуре ооцитов, массе и размерах гонад, гонадосоматических индексах, проследить динамику этих показателей.

По состоянию гонад судят о фазах полового цикла и готовности особей к нересту. Последовательные, качественно различающиеся состояния гонад называются стадиями развития. Стадии развития, которые можно определить по макроскопическим признакам, «визуально», называются стадиями зрелости (Алексеев, Алексеева, 1996). Правильная их идентификация требует от наблюдателя четкого понимания основных черт процесса развития половых клеток, функционирования половых желез, хода половых циклов.

Шкалы составляют на основе гистологических и цитологических исследований развития гонад в онтогенезе и в ходе половых циклов с использованием значительного по объему материала и достаточно сложных методик. Поэтому для большинства видов специальных шкал нет. Составленная ранее шкала стадий зрелости гонад минтая (Сергеева и др., 2011а, б) используется при сборе материалов в разных районах промысла, и наблюдатели положительно отзываются о качестве и наглядности содержащейся информации.

Попытки разработать универсальную шкалу стадий зрелости гонад тихоокеанской трески предпринимались давно, однако до сих пор общепринятой шкалы не существует. Канадские исследователи (Foucher, Westrheim, 1990) предлагают идентифицировать семь стадий зрелости самцов и самок, американские (Logerwell, Neidetcher, 2009) — шесть. В КамчатНИРО исследователи используют в общих чертах шкалу стадий зрелости, предложенную В.П. Сорокиным (1957, 1960), при этом наблюдатели зачастую опираются на свой опыт, определенные представления и знания в оценке стадий зрелости, дополнительно идентифицируя ряд переходных стадий. Таким образом, актуальность создания универсальной шкалы стадий зрелости гонад тихоокеанской трески очевидна.

Цель работы — исследование некоторых вопросов репродуктивной биологии тихоокеанской трески и составление шкалы стадий зрелости гонад.

Для ее достижения были поставлены конкретные задачи:

- описать внешние признаки гонад трески разных стадий зрелости;
- проанализировать изменения размеров, массы гонад и ГСИ по мере роста рыб и созревания гонад;
- исследовать микроскопическую картину вида ооцитов, их размерную структуру;
- изучить качественный состав ооцитов в яичниках разных стадий зрелости;
- описать половой цикл трески;
- разработать шкалы стадий зрелости гонад самцов и самок тихоокеанской трески для использования в полевых условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу исследования положены результаты полных биологических анализов тихоокеанской трески, выполненных из снюрреводных уловов у юго-восточного побережья п-ва Камчатка в разные месяцы 2008–2015 гг. Выборка состояла из 2–30 свежельвовленных разноразмерных особей. Массу рыб определяли с точностью до 1 г, массу гонад — с точностью до 0,1 г у половозрелых и 0,01 г у неполовозрелых особей. Длину и ширину (одной доли) желез измеряли после извлечения их из полости тела. Стадии зрелости гонад определяли по стандартной шестиступенчатой шкале (II, III, IV, V, VI,

VI–II) (Никольский, 1944, 1963), используя переходные (II–III, IV–V).

Для уточнения визуального определения стадий зрелости яичников кусочки гонад рассматривали под биноклем. Фрагмент массой 0,1–0,5 г помещали на предметное стекло. Добавляли 1–2 капли воды и, по возможности, равномерно распределяли ооциты на стекле с помощью скальпеля и препаровальной иглы. Затем просматривали под биноклярным микроскопом Olympus CH-2 (объектив $\times 4$) или биноклем Olympus SZH10 с регулируемым увеличением (объектив GWH10X-D). Отмечали наличие клеток, характерных для периодов оогенеза: прозрачные с видимым ядром, прозрачные с желтоватым оттенком, желтковые непрозрачные, гидратированные, фолликулярные оболочки.

С помощью видеокамеры DCM35 (350K pixels, USB2.0) делали фотографии ооцитов под микроскопом ($\times 4$) или биноклем ($\times 2$). Снимки срезов гонад выполняли при увеличении $\times 4$, а отдельные характерные ооциты разных фаз и ступеней развития — $\times 10$ и $\times 40$.

В яичниках всех самок с помощью цифровой камеры измеряли диаметр трех самых крупных преовителлогенных яйцеклеток (объектив $\times 4$). У части самок с гонадами на стадиях зрелости от II–III до V измеряли диаметры не менее 50 ооцитов периода вителлогенеза, фаз гидратации и овуляции. Цену деления шкалы на экране монитора определили с помощью окуляр-микрометра.

Для характеристики особенностей гаметогенеза самок и изучения строения яйцеклеток в гонадах разных стадий зрелости применяли гистологические методики. Собранные и фиксированные в жидкости Буэна фрагменты гонад самок трески подвергали стандартной обработке (Елисеев, 1959). Срезы гонад толщиной 5–7 мкм помещали на предметное стекло и окрашивали железным гематоксилином по методике Гейденгайна (Волкова, Елецкий, 1982).

Следует помнить, что приводимые в различных литературных источниках и рукописных работах сведения о размерах половых клеток касаются диаметра фиксированных ооцитов либо измерений на гистологических срезах. Измерения одних и тех же ооцитов до фиксации и после нее показали, что их диаметр у самок трески III, IV стадий зрелости уменьшается на 3,4–6,1%, в среднем на 5,5%.

В представленной работе все фотографии и измерения ооцитов выполнены на «свежем» материале, без фиксации, кроме определения диаметра ооцитов разных фаз и состояний на гистологических срезах. В названиях рисунков указана длина рыбы (в скобках — диаметр наиболее крупного ооцита).

Гонадосоматический (ГСИ) индекс рассчитывали как отношение массы гонад к массе рыбы без внутренностей, выраженное в процентах (Правдин, 1966).

Интенсивность созревания трески по размерным группам определялась как приращение доли зрелых в размерном классе по сравнению с предыдущим.

Объем материала, собранного в 2008–2015 гг., приводится в таблице 1. Использованы также данные лаборатории морских промысловых рыб КамчатНИРО (1954–2015 гг.) о размерах трески и соотношении стадий зрелости гонад в уловах тралями и снюрреводами (68,7 тыс. экз.), о длине сеголеток и годовиков восточнокамчатской трески и массе их гонад (1981, 1983, 1988 гг.).

Методика выполнения массовых промеров и полных биологических анализов в промысловых рейсах — общепринятая в ихтиологических исследованиях.

Таблица 1. Объем материала для изучения полового созревания трески
Table 1. The sample size examined in the research

Физиологический статус Physiological condition	Пол Sex	Длина рыб, см Body length, cm	Кол-во рыб, экз. Number of fishes	Кол-во измеренных ооцитов, шт. Number of oocytes measured	Гист. срезы гонад Number of gonad sections made
Незрелые Immature	Самки Females	7,8–61,2	337	5140	2
	Самцы Males	16,6–68,5	273	—	—
Половозрелые Mature	Самки Females	52,0–100,6	89	2000	2
	Самцы Males	43,0–84,0	176	—	—

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Созревание тихоокеанской трески в онтогенезе

Общие представления о строении яйцеклеток, особенностях оогенеза и развития ооцитов

При изучении оогенеза, как и сперматогенеза, следует иметь в виду, что процессы развития протекают непрерывно, и отдельные выделяемые исследователями временные промежутки развития накладываются один на другой. Большинство отечественных исследователей используют схему периодизации оогенеза рыб, предложенную В.А. Мейеном (1939), согласно которой весь процесс оогенеза подразделяется на три периода: синаптенного пути, малого и большого роста. Впоследствии эта схема была детализирована Б.Н. Казанским (1949) с выделением четвертого периода — созревания. Периоды, в свою очередь, подразделяются на фазы. Этой уточненной периодизацией пользуются многие отечественные исследователи, в том числе изучавшие оогенез тресковых рыб (Сорокин, 1957; Широкова, 1971, 1977; Христофоров, 1978; Лисовенко, 2000; Привалихин, Полуэктова, 2002; Сергеева и др., 2011а). У тихоокеанской трески наблюдаются прерывистый оогенез, синхронный характер вителлогенеза и созревания ооцитов текущего фонда (Овен, 1976; Иванков, 1987; Nattori et al., 1992).

Весь процесс развития ооцита делится на четыре периода (фазы):

I Период синаптенного пути (период ядерных превращений).

II Период протоплазматического роста, преевителлогенез: (фазы: молодого ооцита, ооцита с однослойным фолликулом).

III Период трофоплазматического роста, вителлогенез (фазы: вакуолизации цитоплазмы, первичного накопления желтка, интенсивного накопления желтка, наполненного желтком ооцита).

IV Созревание (фазы: гомогенизации, гидратации, овуляции).

Первичные половые клетки формируются на ранних этапах эмбрионального развития (Дроздов, Иванков, 2000). Сначала количество их невелико. Так, у 8-суточных личинок баренцевоморской трески количество клеток составляет 5–8 (Матишов и др., 2010). Клетки начинают усиленно размножаться, образуя гонии. В этот период в яйцеклетках происходят качественные изменения:

ядерные превращения, образование хромосом. В гониях после ряда их делений начинаются синтез ДНК и превращение в ооциты. Гонии пополняют фонд половых клеток в течение всего репродуктивного периода, и, как показали исследования оогенеза балтийской трески, их число возрастает по мере роста рыбы (Широкова, 1977). Яйцеклетки периода превителлогенеза обнаруживаются уже на первом году жизни.

Яйцеклетки фазы молодого ооцита (МО) (ювенильной) имеют асимметрично расположенное ядро. В кариоплазме появляются ядрышки, зоны локализации рибонуклеиновой кислоты становятся заметными по интенсивности окрашивания цитоплазмы.

Характерный признак перехода ооцита в фазу однослойного фолликула (ОФ) — образование циркумнуклеарного кольца и существенное увеличение размеров клеток. У трески различают три состояния ооцита с однослойным фолликулом (4а, 4б и 4в), сопряженных с формой и расположением кольца (Широкова, 1971, 1977). В начале фазы кольцо нечеткое, занимает значительную часть цитоплазмы (4а). Затем структура его становится

фрагментарной, впоследствии эти элементы сливаются и образуют кольцо (4б). К концу фазы кольцо располагается еще ближе к оболочке ооцита, приобретает сетчатую структуру, и впоследствии наблюдается его постепенное исчезновение (4в). Такое состояние ооцитов у атлантической трески сохраняется 3–4 года, до наступления следующей фазы развития.

Далее в периферической зоне цитоплазмы ооцита появляется редкая цепочка вакуолей (фаза вакуолизации), что свидетельствует о начале формирования расходного фонда у впервые созревающих рыб и новом цикле развития вителлогенных яйцеклеток — у повторно-созревающих особей. Сначала появляются отдельные вакуоли с внутренней стороны еще видимого перинуклеарного кольца (рис. 1В). Затем образуется «цепочка» вакуолей, которых насчитывается около 50 (Дроздов, Иванков, 2000; рис. 1Г).

Вскоре в зоне образования вакуолей с внешней стороны формируются мелкие гранулы желтка диаметром 3,8–5,1 мкм, которые постепенно заполняют весь ооцит. Когда гранулы желтка распространяются до середины цитоплазмы, вакуоли

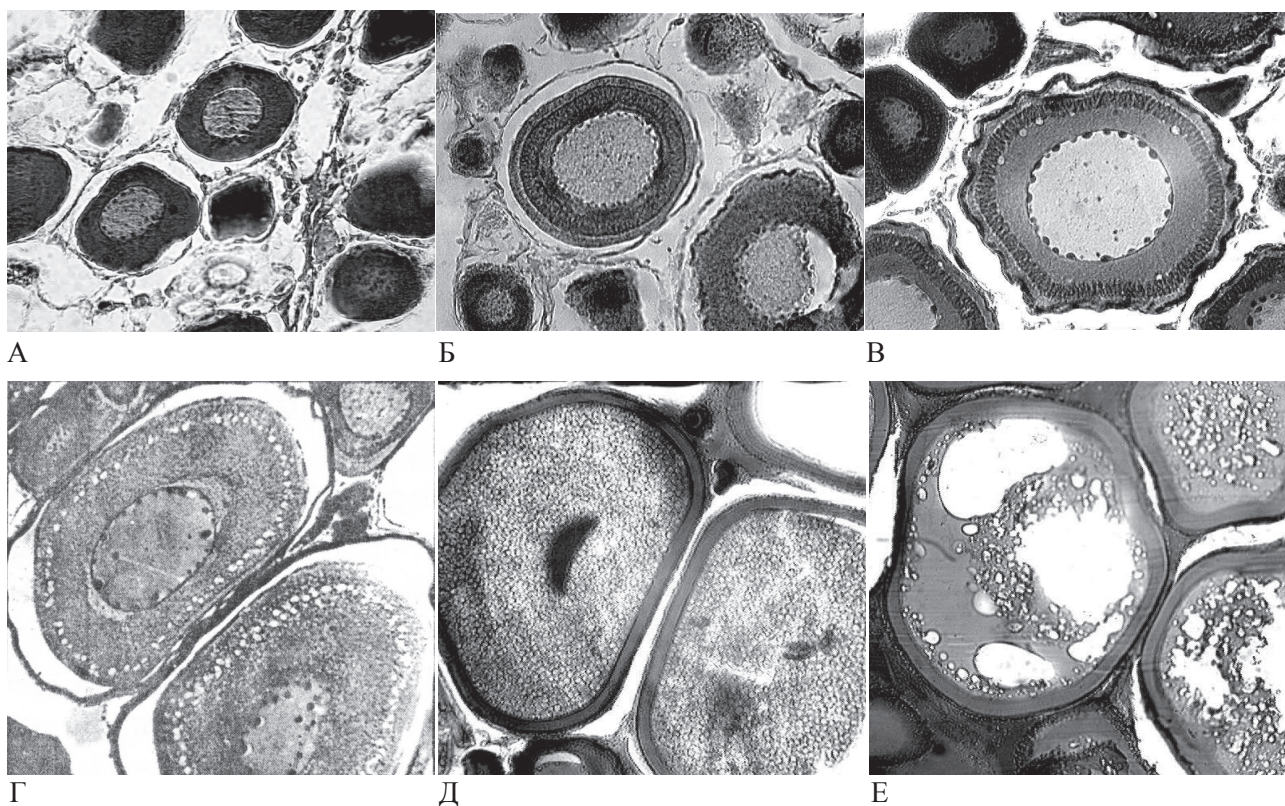


Рис. 1. Ооциты трески разных фаз развития. А — молодой ооцит ($\times 40$); Б — ооцит фазы однослойного фолликула ($\times 40$); В — ооцит фазы вакуолизации цитоплазмы ($\times 40$); Г — образование «цепочки» вакуолей (Дроздов, Иванков, 2000); Д — ооцит фазы наполненного желтком ооцита ($\times 10$); Е — ооцит фазы гомогенизации ($\times 10$)
Fig. 1. The oocytes of Pacific cod by stages of development. А — young oocyte ($\times 40$); Б — oocyte at the stage of single-layer follicle ($\times 40$); В — oocyte at the stage of cytoplasm vacuolization ($\times 40$); Г — formation of the «chain» of vacuoles (Дроздов, Иванков, 2000); Д — the full yolk oocyte stage ($\times 10$); Е — oocyte at the stage of homogenization ($\times 10$)

исчезают (Дроздов, Иванков, 2000). Ооцит проходит фазы первичного и интенсивного накопления желтка и наполненного желтком ооцита.

По достижении ооцитами последней фазы и увеличении его до дефинитивных размеров наступает период созревания. В фазе гомогенизации в ооцитах происходит миграция ядра к анимальному полюсу и слияние гранул желтка в глыбки. В конце процесса формируется одна большая глобула. Цвет ооцита меняется, т. к. он приобретает прозрачность и становится матовым. В фазе гидратации наблюдается оводнение ооцита за счет внутриполостной жидкости. Наконец, наступает момент, когда фолликул разрывается. Овулированные яйцеклетки концентрируются в овариальной полости внутри каждой доли яичника.

По состоянию лидирующих в развитии ооцитов выделяют стадии развития яичников. В исследованиях японских ученых развитие яйцеклеток трески от оогонии до зрелого ооцита подразделяется на 10 оогенетических стадий: хроматинового ядрышка, ранняя перинуклеарная, поздняя перинуклеарная, желточных пузырьков, начальная желточная, вторичная желточная, третичная желточная, миграция ядра, предзрелая, зрелого ооцита (Hattori et al., 1992). Авторы указывают, что ооциты перинуклеарной стадии доминируют в течение всего года. В летне-осенний период часть ооцитов переходит в состояние «желточных пузырьков» (вакуолизации). Когда 30–40% ооцитов достигают этой фазы развития, у части их начинается вителлогенез. По достижении ооцитами второй желточной стадии они (текущего фонда) полностью отделены по размерам от незрелых яйцеклеток.

Е. Logerwell и S. Neidetcher (2009) различают шесть стадий развития яичника тихоокеанской трески: 1 — безжелтковая, оболочка яичника тонкая; 2 — средний вителлогенез; 3 — поздний вителлогенез (миграция ядра и гомогенизация желтка); 4 — гидратация; 5 — постовулярные фолликулы; 6 — безжелтковая, оболочка яичника толстая. Особи с ооцитами последней стадии считаются постнерестовыми, в железах могут присутствовать гидратированные ооциты.

Состояние половых клеток самцов трески в данном исследовании не рассматривается. К настоящему времени известно исследование сперматогенеза трески Баренцева и Норвежского морей (Сорокин, 1960). Для дальневосточных тресковых рыб состояние половых клеток самцов разных стадий зрелости описано для минтая (Сергеева и др., 2011а).

Закономерности созревания трески в онтогенезе

Восточнокамчатская треска впервые начинает созревать на 3–4 году жизни (Полутов, Токранов, 1978). Некоторые самки достигают половой зрелости в четыре года при длине 49–50 см. Отдельные самцы трески становятся половозрелыми к трем годам при длине тела 43–45 см. Массовое созревание самок наблюдается при длине 61–75 см, самцов — 56–70 см. При такой длине становятся половозрелыми 67% рыб (рис. 2, 3). Самки длиной более 90 см и самцы размерами свыше 70 см не входят в состав репродуктивной части популяции в редких случаях. По осредненным за период с 1954 по 2015 гг. данным, средняя длина самок

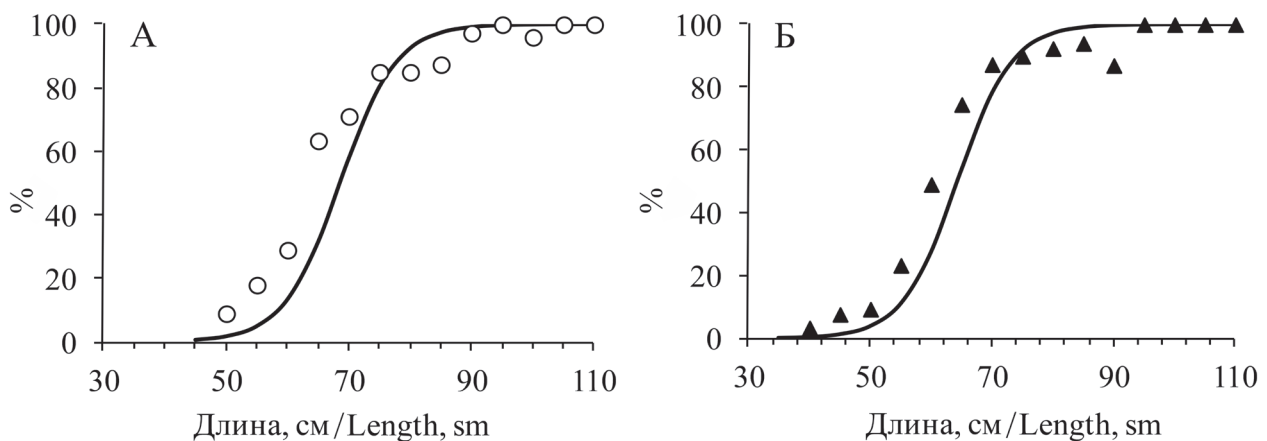


Рис. 2. Среднемноголетнее относительное количество зрелых самок (А) и самцов (Б) восточнокамчатской трески по размерным группам в 1954–2015 гг.
Fig. 2. The long-term average conventional number of mature females (А) and males (Б) of East Kamchatkan cod by size groups for the period 1954–2015

трески 50%-го созревания составляла 63,1 см, самцов — 59,0 см, что близко к ранее опубликованным материалам (Токранов, Винников, 1991).

Зависимость доли зрелых особей в размерных классах изменяется по виду логистической функции и аппроксимируется уравнением Ферхюльста:

$$Y=A/(1+10^{a+bx})+C, \text{ где}$$

Y — доля половозрелых особей в размерном классе (%),

x — середина класса (см),

A=100%, C=0, a, b — коэффициенты (табл. 2).

Таблица 2. Значения коэффициентов зависимости доли зрелых от длины рыб
Table 2. The correlation coefficients between the number of mature individuals and the body length of the fish

Пол Sex	a	b
Самки Females	6,5127	-0,0949
Самцы Males	6,2662	-0,0973

Коэффициенты корреляции между эмпирическими и расчетными значениями оказались высокими и достоверными на первом уровне значимости ($p<0,001$): 0,97 и 0,98 соответственно для самок и самцов.

Закономерности созревания трески описывали для четырех групп рыб: неполовозрелых, созревающих, нерестовых и отнерестившихся.

Неполовозрелые рыбы. Анатомическая дифференцировка пола у трески возможна в возрасте сеголетка. Однако в полевых условиях это не выполняется, а в лаборатории при опыте и наличии

оптики определение пола сомнений не вызывает. У таких самок гонада в виде прозрачного вильчатого пузырька. Цвет железы — белесый, кровеносные сосуды не выражены. Толщина гонады визуально не превышает таковую снабжающей кровеносной артерии. У сеголетков и годовиков длиной 10,1–15,0 см средняя масса половых желез самок изменялась от 0,01 до 0,14 г, а в среднем составляла 0,06 г, длина гонады не превышала 0,6 см, а ширина — 0,2 см. Железы самцов представляют очень тонкие тяжи, буквально «паутинки».

У неполовозрелых рыб второго и последующих лет жизни разделение по полу обычно не вызывает затруднений даже в полевых условиях. Так, самки длиной 25,1–30,0 см имеют гонады массой 0,19–2,94 г размерами 3,0–3,8 см в длину и 0,8–1,4 см в ширину. У неполовозрелых самок длиной 55,1–60,0 см масса яичников возрастает до 14,62–34,01 г, а размеры железы достигают 6,5–9,7 и 2,0–3,2 см соответственно в длину и ширину (табл. 3). Незначительные изменения соотношения длина гонады / длина рыбы и ширина гонады / длина гонады пропорциональны увеличению размеров самок. Длина железы относительно длины тела составляла 10,0–16,7, в среднем — 13,5%. Ширина лопасти железы относительно ее длины изменялась от 20,6 до 42,1%, при среднем значении 29,8% (табл. 4).

У годовиков и двухлеток яичники упругие, маленькие в виде продолговатых вильчатых пузырьков белесого оттенка, но очень хорошо заметные. Оболочка тонкая и прозрачная. Видна

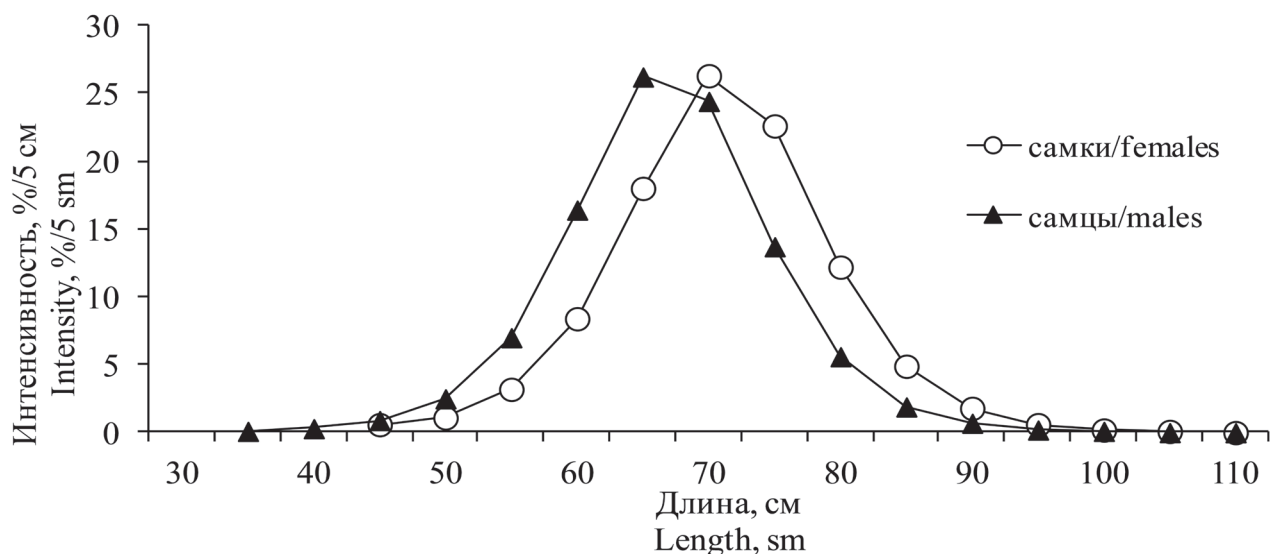


Рис. 3. Интенсивность созревания восточнокамчатской трески в зависимости от длины
Fig. 3. The intensity of maturation of East Kamchatkan cod depending the body length

сеть мелких кровеносных сосудов. Появляется слабый пигмент на оболочке железы. У старших экземпляров главный кровеносный сосуд, расположенный с дорзальной стороны лопастей железы, и сеть сосудов становятся еще более заметными, и железы приобретают розовый или розово-красный цвет. Часто почти вся наружная сторона оболочки либо ее часть покрыты пятнами черно-серебристого пигмента разной степени окраски, причем изменения ее интенсивности с возрастанием размеров рыб или гонад не замечено.

Гонады самцов имеют вид продолговатых лентообразных тяжей, суживающихся к краниальному концу, от розового до розово-серого оттенка. Нижняя кромка тяжа (генеративная часть железы) имеет волнистость, по верхней стороне проходят семенной канал и хорошо выраженный кровеносный сосуд. У рыб длиной 25,1–30,0 см плотные упругие железы массой 0,06–0,78 г имели слегка волнистую нижнюю кромку. Длина и ширина лопасти составляли 5,5–6,5 см (21,9–22,0% от дли-

ны рыбы) и 0,2–0,3 см (3,6–4,6% от длины гонады) соответственно. Железы незрелых самцов длиной 50,1–55,0 см увеличились в длину до 9,7–16,2 см (в среднем 23,8% от длины рыбы) и толщину до 0,8–1,6 см (5,8–12,3% от длины гонады) при массе 1,37–12,07 г (табл. 5). Степень волнистости (фестончатость) зависит от размеров рыб.

В период наблюдений за созреванием трески длина исследованных неполовозрелых самок изменялась от 7,8 до 61,2 см. Масса их яичников находится в степенной зависимости от длины рыбы (рис. 4А). Наиболее интенсивное увеличение массы желез наблюдается у самок длиной более 30–35 см, что связано с переходом старшей генерации ооцитов в фазу однослойного фолликула, когда в них происходит значительное увеличение количества цитоплазмы. ГСИ изменялся от 0,1 до 2,3% и в среднем равнялся 0,9% (табл. 6). Длина неполовозрелых самцов варьировала от 16,8 до 68,5 см. Масса половых желез изменялась от 0,04 до 12,80 г (табл. 7). Как и масса желез, ГСИ увели-

Таблица 3. Масса, размеры половых желез и ГСИ самок неполовозрелой трески разной длины (мин.–макс. (среднее))

Table 3. The weight, length and the gonad-somatic index of Pacific cod immature females of different body length (min–max (mean))

Длина рыб, см Length, cm	Кол-во рыб, экз. Number	Масса гонад, г Gonad weight, g	Длина гонад, см Gonad length, cm	Ширина гонад, см Gonad width, cm	ГСИ, GSI, %
10,0	1*	0,03	–	–	0,6
10,1–15,0	59*	0,01–0,14 (0,06)	(0,6)	0,2	0,1–0,9 (0,4)
15,1–20,0	5	0,11–0,38 (0,25)	–	–	0,2–0,7 (0,5)
20,1–25,0	23	0,29–1,94 (0,81)	–	–	0,3–1,5 (0,8)
25,1–30,0	43	0,19–2,94 (1,44)	3,0–3,8 (3,4)	0,8–1,4 (1,2)	0,1–1,4 (0,8)
30,1–35,0	54	0,37–5,20 (2,79)	3,2–4,6 (4,0)	1,1–1,5 (1,3)	0,2–1,5 (0,9)
35,1–40,0	75	1,61–10,0 (5,02)	4,5–4,9 (4,7)	1,1–1,5 (1,4)	0,3–1,8 (1,0)
40,1–45,0	54	1,69–11,34 (7,50)	5,4–6,9 (5,7)	1,3–1,7 (1,5)	0,3–1,6 (1,1)
45,1–50,0	42	1,82–17,88 (10,80)	5,4–7,6 (6,5)	1,5–2,3 (1,9)	0,2–1,7 (1,1)
50,1–55,0	23	8,32–30,00 (18,52)	5,7–9,0 (7,2)	1,9–2,7 (2,2)	0,8–2,3 (1,4)
55,1–60,0	15	4,42–34,01 (20,59)	6,5–9,7 (8,2)	2,0–3,2 (2,3)	0,3–2,2 (1,3)
60,1–65,0	2	27,19–35,00 (31,10)	7,0–10,4 (8,7)	2,0–3,1 (2,6)	1,3–1,7 (1,5)

* — фиксированные рыбы

* — fixed individuals

Таблица 4. Относительные показатели размеров гонад самок и самцов трески разных стадий зрелости (мин.–макс. (среднее))

Table 4. The relative gonad characteristics for Pacific salmon females and males at different stages of maturity (min–max (mean))

Стадия зрелости Stage of maturity	Самки Females		Самцы Males	
	Длина гонады / длина рыбы, % Gonad length / fish body length, %	Ширина лопасти / длина гонады, % Gonad width / gonad length, %	Длина гонады / длина рыбы, % Gonad length / fish body length, %	Ширина лопасти / длина гонады, % Gonad width / gonad length, %
II	10,0–16,7 (13,5)	20,6–42,1 (29,8)	14,2–31,8 (22,8)	3,6–13,9 (9,2)
II–III	14,3–19,6 (17,0)	25,5–27,2 (26,3)	25,7–23,0 (24,4)	15,3–17,7 (16,5)
III	13,8–27,3 (17,5)	18,8–36,6 (28,8)	21,4–31,4 (26,6)	12,5–30,8 (19,9)
IV	26,6–33,4 (29,7)	31,6–46,6 (39,1)	34,1–42,5 (38,8)	24,3–44,8 (33,3)
IV–V	33,6–45,7 (39,6)	30,2–31,2 (30,7)	37,0–46,3 (40,4)	26,8–32,0 (28,6)
V	31,3–36,2 (34,0)	40,5–44,8 (43,2)	39,6–43,0 (41,1)	28,2–46,1 (34,4)
VI	12,0–22,3 (18,6)	24,5–36,2 (30,4)	19,7–30,7 (27,3)	11,5–20,0 (15,7)
VI–II	14,1–22,0 (17,6)	20,0–31,9 (27,6)	15,9–30,7 (24,7)	8,3–26,1 (13,6)

чивался по мере роста рыб и колебался от 0,04 до 0,73%, при среднем значении 0,30% (рис. 4Б, табл. 5).

Микроскопическая картина. Для анализа было использовано 97 особей длиной 7,8–52,0 см. При

просмотре кусочков «свежих» яичников под микроскопом видно, что все половые клетки оптически прозрачны, при большом увеличении хорошо заметно ядро яйцеклетки, диаметр которого составляет 41,1–43,5% от размера ооцита (рис. 5А, Б).

Таблица 5. Масса, размеры половых желез и ГСИ самцов неполовозрелой трески разной длины (мин. – макс. (среднее))

Table 5. The weight, the gonad size and the GSI of Pacific cod immature males of different body length (minimal – maximal (mean))

Длина рыб, см Fish length, cm	Кол-во рыб, экз. Number of fishes	Масса гонад, г Gonad weight, g	Длина гонад, см Gonad length, cm	Ширина гонад, см Gonad width, cm	ГСИ, GSI, %
10,0	3*	0,02–0,02 (0,02)	–	–	0,2–0,3 (0,3)
10,1–15,0	58*	0,01–0,08 (0,03)	–	–	0,1–0,4 (0,2)
15,1–20,0	2	0,04–0,04 (0,04)	–	–	0,1–0,1 (0,1)
20,1–25,0	13	0,06–0,32 (0,16)	–	–	0,1–0,4 (0,2)
25,1–30,0	29	0,06–0,78 (0,33)	5,5–6,5 (6,0)	0,2–0,3 (0,3)	0,1–0,5 (0,2)
30,1–35,0	47	0,41–2,80 (1,06)	4,5–7,6 (5,9)	0,4–0,5 (0,5)	0,2–0,8 (0,3)
35,1–40,0	52	0,45–2,58 (1,56)	7,2–8,2 (7,7)	0,5–0,8 (0,7)	0,1–0,7 (0,3)
40,1–45,0	57	0,54–4,90 (2,26)	8,2–10,0 (9,2)	0,5–1,1 (0,8)	0,1–0,7 (0,3)
45,1–50,0	32	1,28–8,00 (3,36)	8,5–11,7 (10,0)	0,6–1,2 (1,0)	0,1–0,6 (0,3)
50,1–55,0	25	1,37–12,07 (4,91)	9,7–16,2 (12,4)	0,8–1,6 (1,1)	0,1–0,6 (0,4)
55,1–60,0	11	1,89–10,17 (6,76)	10,0–15,5 (13,3)	0,7–2,4 (1,4)	0,1–0,6 (0,4)
60,1–65,0	5	1,00–12,80 (6,37)	14,0–19,4 (15,8)	1,2–3,6 (2,5)	0,1–0,5 (0,3)

* — фиксированные рыбы

* — fixed individuals

Таблица 6. Длина самок, масса гонад, ГСИ и размеры ооцитов у трески разных стадий зрелости (мин.–макс. (среднее))

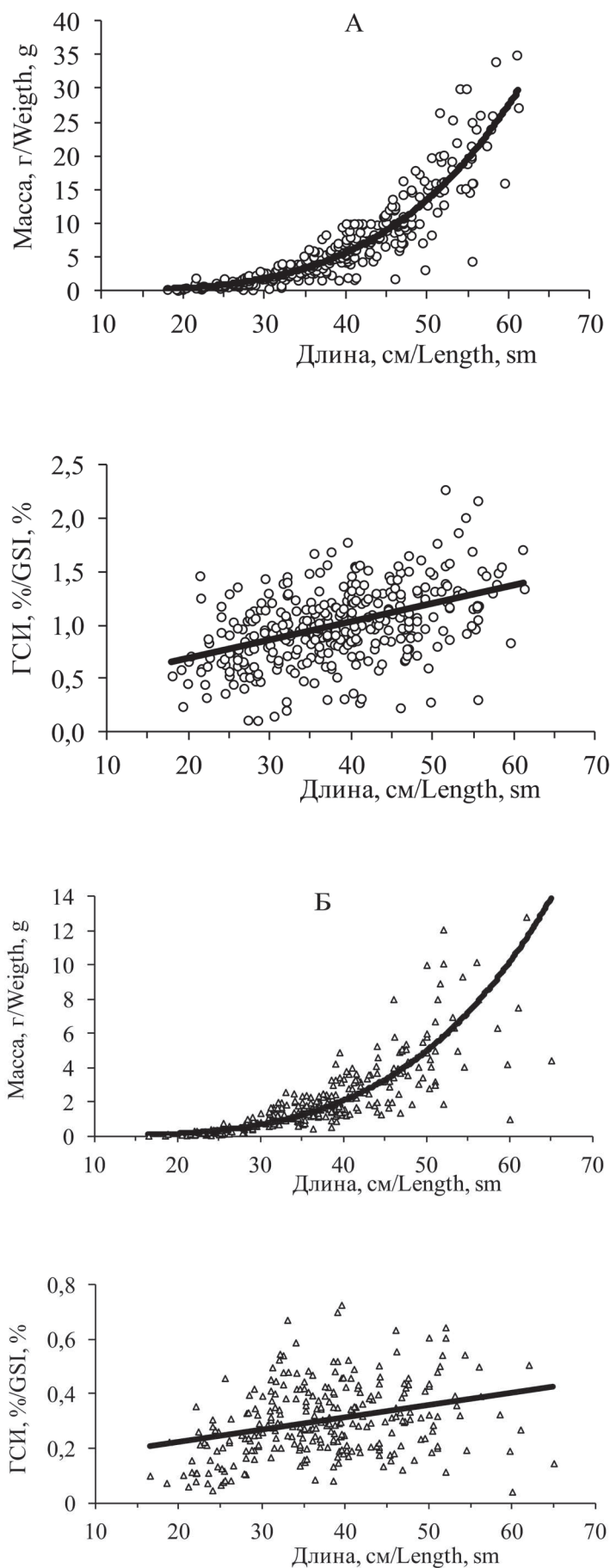
Table 6. The body length of females, the gonad weight, the GSI and the oocyte diameter of Pacific cod at different stages of maturity (min–max (mean))

Стадия зрелости Stage	Кол-во рыб Number of fishes	Длина рыб, см Body length, cm	Масса гонад, г Gonad weight, g	ГСИ, GSI, %	Диаметр ооцитов, мкм Oocyte diameter, mcm	
					резервного фонда (максимальный) reserve stock (maximal)	текущего фонда current stock
II	330	18,0–61,2 (37,0)	0,1–35,0 (6,9)	0,1–2,3 (0,9)	47–223 (137)	–
II–III	12	44,0–66,0 (55,5)	10,0–43,0 (24,9)	0,8–2,3 (1,5)	205–206 (206)	223–359 (293)
III	1	52,0–88,0 (70,2)	25,9–648,0 (206,1)	2,2–9,9 (5,5)	223–234 (229)	368–718 (531)
IV	15	60,4–91,5 (72,8)	435,0–2164,0 (1053,6)	11,2–43,6 (26,8)	239–273 (263)	672–1086 (896)
IV–V	5	74,5–100,6 (87,2)	1540,0–6190,0 (3524,0)	34,7–56,1 (46,5)	236–288 (270)	909–1326 (1077)
V	7	69,0–96,0 (77,6)	486,0–2790,0 (1644,7)	16,8–57,7 (39,6)	238–272 (255)	1101–1401 (1263)
VI	11	71,0–94,0 (81,6)	127,4–440,0 (226,7)	2,5–7,4 (4,4)	245–336 (288)	–
VI–II	22	56,0–100,0 (74,9)	30,0–660,0 (156,8)	1,2–6,7 (3,5)	257	232–383 (286)

Таблица 7. Длина самцов, масса гонад, ГСИ трески разных стадий зрелости (мин.–макс. (среднее))

Table 7. The body length of males, the gonad weight, the GSI of Pacific cod at different stages of maturity (min–max (mean))

Стадия Stage	Кол-во рыб Number of fishes	Длина рыб, см Body length, cm	Масса гонад, г Gonad weight, g	ГСИ, GSI, %
II	273	16,8–68,5 (39,9)	0,04–12,80 (2,23)	0,04–0,73 (0,30)
II–III	5	38,0–87,0 (54,2)	7,5–56,6 (22,5)	0,9–2,2 (1,5)
III	26	45,0–81,0 (63,0)	12,4–448,0 (110,1)	1,0–12,7 (4,7)
IV	59	43,0–80,0 (62,3)	154,6–1222,0 (542,2)	10,9–40,7 (23,6)
IV–V	7	51,0–71,5 (66,8)	225,0–930,0 (541,1)	8,4–27,8 (20,1)
V	19	49,6–71,8 (64,6)	95,0–1252,0 (416,8)	6,6–35,5 (16,8)
VI	23	59,5–84,0 (73,7)	33,9–220,0 (105,2)	1,4–6,3 (3,2)
VI–II	37	54,0–81,0 (64,1)	20,8–134,0 (62,5)	1,0–6,0 (2,8)



У сеголетка длиной 7,8 см половые клетки имели удлинённую форму, и длина их не превышала 9 мкм. Размеры ооцитов особи длиной 11,4 см достигали 65 мкм. У рыб длиной 20,1–25,0 см в округлых ооцитах хорошо просматривалось ядро, диаметр ооцитов возрастал до 47–206, а в среднем составлял 112 мкм. В яичниках рыб длиной 40,1–45,0 см диаметр ооцитов изменялся от 125 до 204 мкм, в среднем составляя 162 мкм. Желёзы крупных неполовозрелых особей (55,1–60,0 см) содержали ооциты размерами до 188–223 мкм при среднем значении 194 мкм (рис. 6). С ростом рыб изменялась размерная структура яйцеклеток. Так, у рыб длиной 24,5–32,0 см наиболее крупные клетки достигали диаметра 143 мкм, но 79% приходилось на «самые мелкие» ооциты диаметром от 10 до 50 мкм. С увеличением длины рыб, в процессе развития желёз, относительное количество «самых мелких» клеток уменьшалось, а доля остальных увеличивалась. Так, у рыб длиной 40,5–50,0 см доля первых составляла 50,7%, а в яичниках самок длиной 61,6–69,0 см — 35,2% (Сергеева и др., 2008).

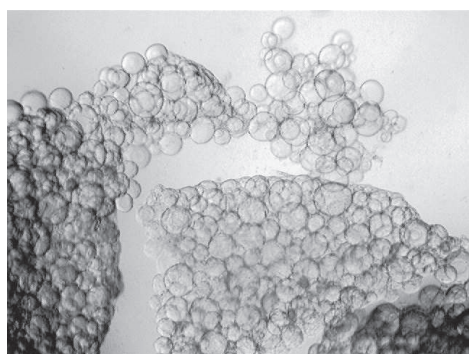
Состояние ооцитов. Ооциты неполовозрелой трески находятся на разных стадиях развития периода протоплазматического роста, и состояние ооцитов старшей генерации свидетельствует о возрастных изменениях в яичнике. Как уже говорилось выше, яйцеклетки у сеголетка восточнокамчатской трески не превышают 9 мкм. Гистологическим срезом гонады мы не располагаем. Однако известно, что

Рис. 4. Масса гонад и ГСИ неполовозрелых самок (А) и самцов (Б) трески
Fig. 4. The gonad weight and the gonad-somatic index of immature females (A) and males (B) of Pacific cod

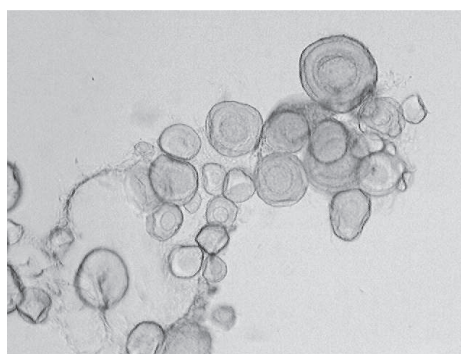
у сеголеток балтийской трески длиной 5–9 см старшая генерация ооцитов находится на 2 ступени развития периода протоплазматического роста. Размеры этих клеток — 16–50 мкм (Сорокин, 1957; Широкова, 1977). К группе молодых ооцитов В.П. Сорокин (1957) относит и более развитые клетки диаметром до 73 мкм. Такие ооциты периода малого роста характерны для рыб длиной 15–19 см.

Фонд ооцитов самки восточнокамчатской трески длиной 29,0 см был представлен яйцеклетками фазы молодого ооцита разного состояния, диаметр клеток старшей генерации достигал 68 мкм (рис. 5Б).

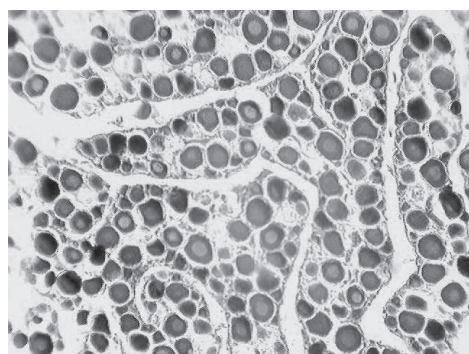
У трески длиной 51,0 см старшая генерация клеток находилась в фазе однослойного фолликула. Диаметр их на срезе достигал 123,0 мкм (рис. 5Г). Средний размер наиболее крупных не-



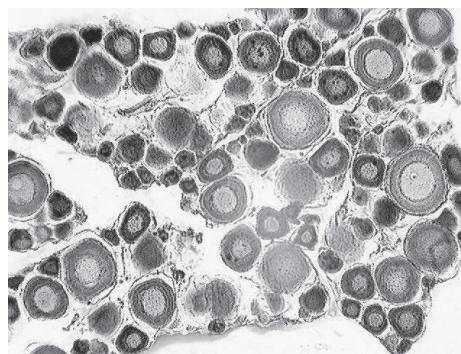
А



Б



В



Г

Рис. 5. Ооциты неполовозрелой трески: А, Б — внешний вид: А — длина 52,0 см (205 мкм*); Б — 57,5 см (223 мкм); В, Г — срезы: В — 29,0 см (68 мкм); Г — 51,0 см (123 мкм).

*Здесь и далее в скобках указан диаметр наиболее крупных ооцитов

Fig. 5. The oocytes of immature Pacific cod: А, Б — the appearance: А — the length 52.0 cm (205 mcm*); Б — 57.5 cm (223 mcm); В, Г — sections: В — 29.0 cm (68 mcm); Г — 51.0 cm (123 mcm).

*Hereinafter in brackets the diameter of the biggest oocyte

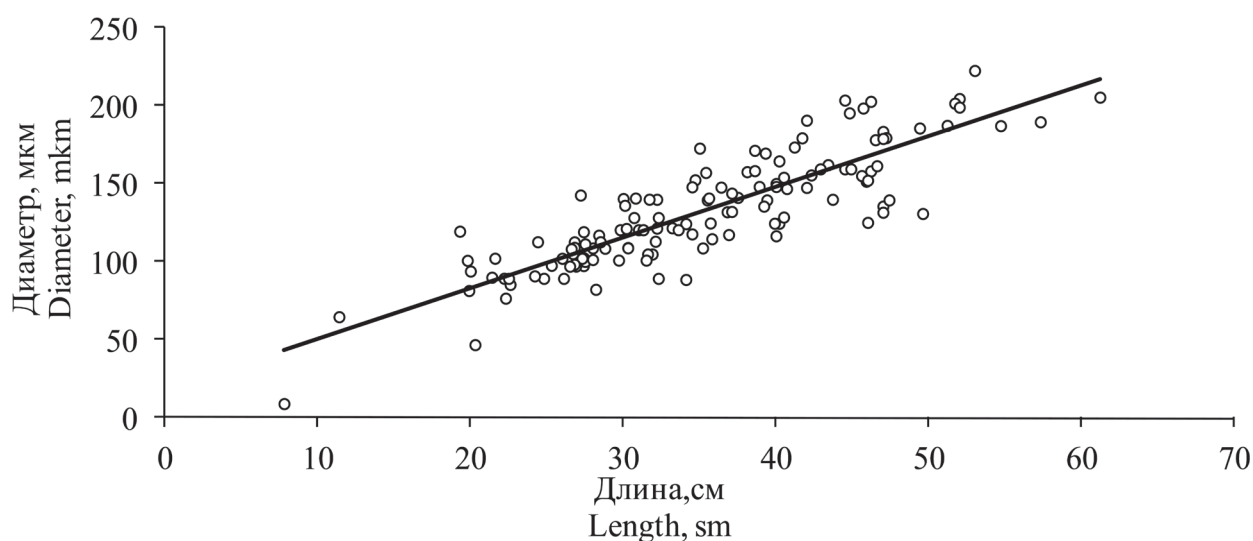


Рис. 6. Максимальный диаметр ооцитов неполовозрелой трески разной длины
Fig. 6. The maximum oocyte diameter of immature Pacific cod of different body length

фиксированных ооцитов самок сходной длины равнялся 185 мкм при колебаниях 131–205 мкм. Показанные размеры ооцитов близки к имеющимся литературным данным. Так, размеры ооцитов фазы однослойного фолликула у трески, обитающей у о. Хоккайдо, не превышают 200 мкм (Natori et al., 1992). Диаметр ооцитов балтийской трески в этой фазе развития изменяется от 73 до 190 мкм (Широкова, 1977).

Созревающие. В эту группу включили половозрелых рыб, стадии зрелости гонад которых ранее в полевых условиях визуально определяли как II–III, III, IV, IV–V.

Стадия II–III. Заметим, что самки этой стадии зрелости в лаборатории диагностировались редко. Наблюдатель фиксирует эту стадию, если сомневается в незрелости самки или самца определенной длины. Размеры самок с железами этой стадии изменялись от 44,0 до 66,0 см. Масса гонад колебалась от 10,0 до 43,0 г, ГСИ варьировал в диапазоне 0,8–2,3% (табл. 6). Гонады имеют большие размеры и массу, чем у неполовозрелых самок сходной длины. Длина желез составляла 14,3–19,6% от размеров самок, а в среднем — 17,0%. Среднее отношение ширины лопасти железы к ее длине равнялось 26,3% (табл. 4). Железы розового или красноватого оттенка, их оболочка тонкая. При надрезе оболочки яичника ооциты не видны, овариальная полость не выражена.

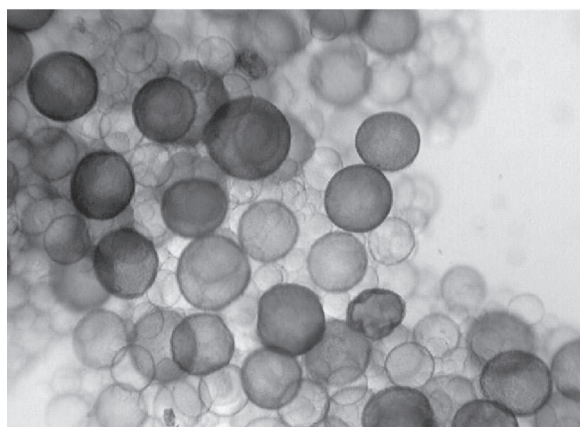
Самцы II–III стадии зрелости длиной 38,0–87,0 см имели половые железы массой 7,5–56,6 г. Встречались редко в осенний период. Железы представляли собой тяжи с выраженной волнистостью от розово-красного до багрово-серого оттенков. Семявыводной канал не развит (тонкий).

Длина желез составляла в среднем 24,4% длины рыбы, а ширина доли — 16,5% длины семенника. ГСИ колебался от 0,9 до 2,2% при среднем значении 1,5% (табл. 4, 7).

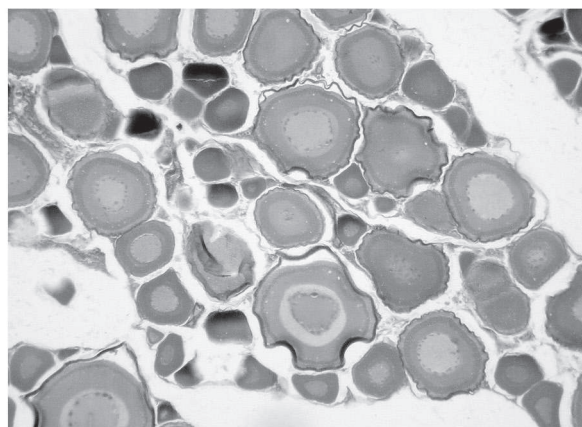
Микроскопическая картина. Составлена по виду и размерам клеток четырех самок длиной 52,0–57,8 см, пойманных в ноябре 2008 г. Ооциты представлены прозрачными и мутноватыми клетками. Первые составляли основную часть с хорошо видимым ядром. Диаметр их не превышал 206 мкм. Мутноватые ооциты более крупные, их диаметр 250–359 мкм. В них также просматривается ядро, а размер его составляет 47,7–53,0%, в среднем — 50,7% диаметра яйцеклетки. Подчеркнем, что при помощи оптики четко отделить клетки «текущего» фонда от резервного невозможно (рис. 7А).

Состояние ооцитов. Комплекс ооцитов представлен молодыми ооцитами, яйцеклетками с однослойным фолликулом состояния 4а, 4в и ооцитами фазы вакуолизации и начального отложения желтка (рис. 5Б). Диаметр последних на срезе достигал 325 мкм, причем в более крупных клетках имелось больше вакуолей. Присутствие ооцитов фазы однослойного фолликула состояния 4в показывает, что у исследуемой самки еще не все ооциты фазы ОФ достигли фазы вакуолизации, и фонд ооцитов периода трофоплазматического роста еще только формировался. Размеры клеток с циркумнуклеарным кольцом состояния 4а не превышали 110 мкм. Кольцо было нечетким и занимало большую часть цитоплазмы.

Стадия III. Особи с половыми железами III стадии зрелости встречались в сентябре–марте. Длина исследованных самок с гонадами на этой



А



Б

Рис. 7. Ооциты трески II–III стадии зрелости: А — длина рыбы 52,1 см (359 мкм); Б — срез яичника рыбы длиной 65,0 см (325 мкм)
Fig. 7. The Pacific cod oocytes at the stages of maturity II–III: А — the fish body length 52.1 cm (359 mcm); Б — the section of the ovary of the fish with the body length 65.0 cm (325 mcm)

стадии зрелости изменялась от 52,0 до 88,0 см. Яичники значительно увеличены в объеме, занимают половину и более длины брюшной полости. Длина железы относительно длины рыбы равнялась 13,8–27,3%, в среднем — 17,5%. Ширина железы составляла 18,8–36,6% ее длины при среднем значении 28,8%. Масса гонад варьировала от 25,9 до 648,0 г при средней массе 224,6 г (табл. 4, 6). ГСИ колебался в пределах 2,2–9,9, а, в среднем, составлял 5,7% и возрастал, как и масса гонад, с увеличением длины рыбы. Передний конец лопастей заострен и сливается с кровеносным сосудом. Цвет яичников — от светло-оранжевого (иногда с красноватым оттенком), до багрово-черного, благодаря наличию пигмента на оболочке. Железы на ощупь мягкие, при их надрезе яйцеклетки видны невооруженным глазом. Икринки с трудом отделяются от стенок ястыка и друг от друга.

Семенники III стадии зрелости занимают треть или половину брюшной полости, имеют серо-розовую окраску, фестоны утолщены и упруги. Край надреза фестона не оплывают. Семенной канал утолщен и не заполнен спермой. Размеры половых желез самцов длиной 45,0–81,0 см достигали 14,1–21,4 см, что составляло 21,4–31,4% относительно длины рыбы. Масса желез самцов III стадии зрелости варьировала от 12,4 до 448,0 г, при среднем значении 110,1 г. ГСИ изменялся от 1,0 до 12,7, в среднем составляя 4,7% (табл. 4, 7).

Микроскопическая картина. Составлена по анализу вида и размеров ооцитов пяти самок длиной 67,0–80,5 см, пойманных в ноябре 2008 и 2010 гг. Фонд ооцитов представлен оптически прозрачными клетками с видимым ядром, размерами, достигающими 234 мкм, и темными желтковыми ооцитами расходного фонда диаметром 368–718 мкм (рис. 8А, табл. 6). Количественно доминировали яйцеклетки периода протоплазматиче-

ского роста (78,7%), среди которых у 76,4% диаметр не превышал 100 мкм. Размеры основного числа (75,8%) желтковых ооцитов варьировали от 460 до 600 мкм (рис. 9). Средний диаметр желтковых ооцитов равнялся 531 мкм. На этой стадии зрелости генерация желтковых ооцитов предстоящего нерестового сезона полностью обособлена по размерам от прозрачных яйцеклеток периода протоплазматического роста.

Состояние ооцитов. Комплекс ооцитов представлен клетками периода протоплазматического роста: МО и ОФ, старшая генерация которых находится на 4б ступени. Ооциты фазы вакуолизации не наблюдаются. Вителлогенные ооциты могут находиться в фазе начала либо интенсивного накопления желтка, аналогично состоянию яйцеклеток балтийской трески и минтая III стадии зрелости (Широкова, 1977; Сергеева и др., 2011а).

Стадия IV. Треска с гонадами на этой стадии зрелости встречалась в уловах в октябре–марте, наиболее часто — в ноябре–январе. Анализу подвергнуто 15 самок длиной 60,4–91,5 см. К концу стадии у них отмечено увеличенное и покрасневшее отверстие яйцевода. Цвет гонад — желтоватый, иногда с оранжевым оттенком. Яичники большие и занимали от 3/4 до 4/5 брюшной полости. Длина гонад изменялась от 18,7 до 28,2 см и составляла 26,6–33,4% длины рыбы, в среднем 29,7%. Ширина доли яичника колебалась от 7,1 до 12,0 см, что равнялось 31,6–46,6% ее длины при среднем значении 39,1%. Масса гонад варьировала от 435,0 до 2164,0 г, составляя в среднем 1053,6 г. ГСИ более чем в пять раз превышал таковой на III стадии, и значения его колебались в пределах 11,2–43,6%, в среднем 26,8% (табл. 4, 6). По сравнению с размерами яичников III стадии, увеличилась толщина желез, и они стали округлыми (что особенно заметно по переднему концу гонады),

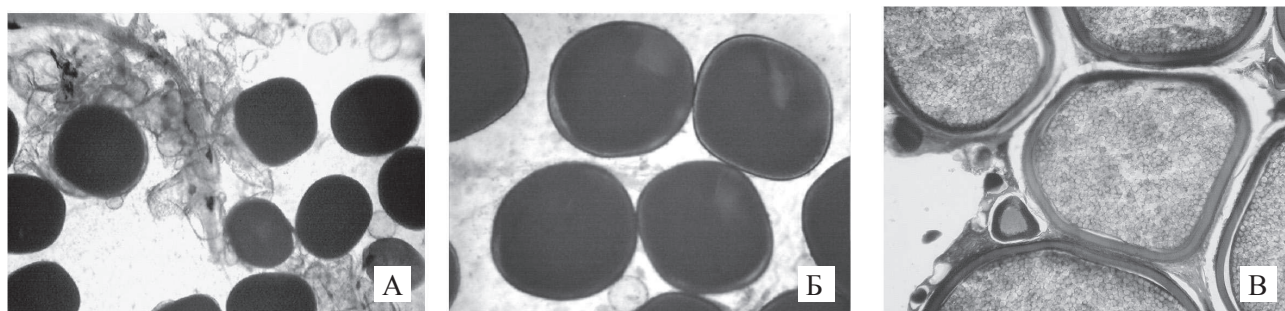


Рис. 8. Ооциты трески III (А) и IV (Б, В) стадий зрелости: А — длина рыбы 74,5 см (637 мкм); Б — 86,0 см (986 мкм); В — срез яичника рыбы длиной 66,0 см
Fig. 8. The Pacific cod oocytes at the stages of maturity III (A) and IV (Б, В): А — the fish body length 74.5 cm (637 mcm); Б — 86.0 cm (986 mcm); В — the section of the ovary of the fish with the body length 66.0 cm

упругими. Икринки при разрезе ястыка и растирании легко отделяются от стенок яичника и друг от друга.

Длина самцов IV стадии изменялась с 43,0 до 80,0 см. У рыб, достигших этой стадии, железы крупные, занимают всю свободную от других органов полость тела. Семенники начинают приобретать белый цвет, в конце стадии они молочно-белые. Многочисленные фестоны крупные, их оболочка сильно растянута. На фестонах хорошо заметна сеть капилляров. Края надреза на фестонах оплывают. В конце стадии семенной канал заполнен спермой. При нажатии на брюшко рыбы сперма не вытекает. Длина одной доли железы варьировала от 17,0 до 34,0 см и составляла 34,1–42,5% длины рыбы, а в среднем была равна 38,8%. Ширина доли доходила до 24,3–44,8% ее длины, при среднем значении 33,3%. Масса семенников достигала 154,6–1222,0 г, составляя в среднем 542,2 г. ГСИ в 4 раза превышал ГСИ самцов III стадии и изменялся в пределах 10,9–40,7% при среднем значении 23,6% (табл. 4, 7).

Микроскопическая картина. Большую часть массы яичников составляют желтковые ооциты, однако количественно по-прежнему преобладают резервные яйцеклетки. Доля желтковых ооцитов составляет около 24%, под микроскопом они выглядят темными и непрозрачными. Размеры вителлогенных варьировали от 672 до 1086 мкм, составив в среднем 896 мкм (рис. 9). В отличие от вителлогенных клеток III стадии, здесь по краю ооцита просматривалась более светлая достаточно толстая фолликулярная оболочка (рис. 8Б). Диа-

метр лидирующих в развитии протоплазматических ооцитов составлял 239–273, в среднем 263 мкм (табл. 6).

Состояние ооцитов. Вителлогенные ооциты находятся на завершающем этапе накопления желтка и достигают дефинитивного размера к концу стадии (рис. 1Д). К сожалению, остается невыясненным состояние наиболее крупных ооцитов периода протоплазматического роста у тихоокеанской трески этой стадии зрелости. По мнению М.Я. Широковой (1977), старшую генерацию ооцитов у атлантической трески IV стадии зрелости представляют однослойные фолликулы 4б ступени, которые сохраняются до периода восстановления после нереста. Однако размеры лидирующих в развитии превителлогенных ооцитов у тихоокеанской трески IV стадии зрелости значительно превышают таковые у неполовозрелых особей, для которых характерно присутствие ОФ 4в ступени. Поэтому есть основания предположить, что и в железах тихоокеанской трески IV стадии зрелости имеются яйцеклетки этой заключительной ступени развития периода превителлогенеза. Подтверждение находим у Т. Hattori с соавт. (1992). У самки длиной 75,1 см старшая генерация ооцитов находилась в фазе завершения накопления желтка, вместе с тем присутствовали ооциты фазы вакуолизации (2,3% всего фонда ооцитов текущей и резервной генераций), следовательно, можно с большой вероятностью предположить и наличие клеток, завершающих протоплазматический рост. Исследование развития ооцитов у минтая разных стадий зрелости также

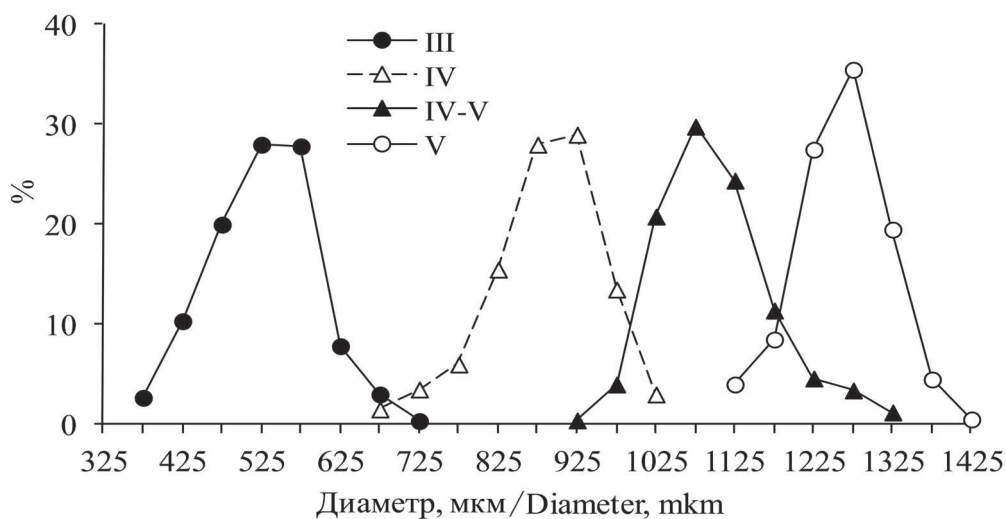


Рис. 9. Размерная структура ооцитов трески «текущего» фонда на разных стадиях зрелости гонад. III стадия — $M \pm m = 531 \pm 7$ мкм; IV — 896 ± 7 мкм; IV-V — 1077 ± 7 мкм; V — 1263 ± 6 мкм
Fig. 9. The Pacific cod oocyte size structure for the "current" stock by stages of gonad maturity. The stage III — $M \pm m = 531 \pm 7$ mcm; IV — 896 ± 7 mcm; IV-V — 1077 ± 7 mcm; V — 1263 ± 6 mcm

показало, что на IV стадии зрелости возрастает относительное число ооцитов поздней перинуклеарной стадии, а уже в начале икрометания в яйчниках присутствуют достаточно крупные ооциты на стадии желтковых вакуолей (Yoon, 1981).

Стадия IV–V. Все особи с гонадами на этой стадии зрелости встречены в марте. Длина самок изменялась от 74,5 до 100,6 см. Брюшко рыб вздуто, отверстие яйцевода воспалено. При надавливании на брюшко икра не вытекает. Яичники занимают все свободное пространство брюшной полости, оттесняя желудок и печень ближе к голове. Они остаются упругими, при этом изменяется цвет их ястыков: от светло-желтого до желтого. Через сильно растянутую оболочку яичника видны крупные непрозрачные и белесые полупрозрачные икринки, прочно удерживающиеся в фолликулярных оболочках. В овариальной полости нет овулированных ооцитов. Длина яичников составляла 33,6–47,7% длины рыбы, а ширина доли — 30,2–44,8% ее длины. Масса яичников изменялась от 1540,0 до 6190,0 г, составляя в среднем 3524,0 г. ГСИ почти вдвое превышал значения для IV стадии и колебался в пределах 34,7–56,1% при среднем значении, равном 46,5% (табл. 6). ГСИ у преднерестовой особи может достигать 72,8% (Hattori et al., 1992).

Процессы созревания ооцитов у трески происходят не одновременно, в ястыке IV–V стадии зрелости присутствуют непрозрачные желтковые и белесые ооциты. Первыми в фазу гомогенизации вступают ооциты, расположенные в середине центральной части гонады, ближе к овариальной полости. В центре такой гонады доля прозрачно-белесых ооцитов достигала 99%, ближе к оболочке уменьшилась до 65–75%, а в переднем и заднем участках яичника — до 50% (Сергеева и др., 2008).

Размеры самцов изменялись от 51,0 до 71,5 см. Вид желез такой же, как на стадии IV. Анальное отверстие у рыб воспалено. Масса семенников варьировала от 225,0 до 930,0 г, при среднем значении 541,1 г. Длина желез изменялась в пределах 37,0–46,3% длины рыбы, при среднем значении 40,4%, а ширина одной доли — 26,8–32,0% длины семенника, составляя в среднем 28,6%. ГСИ варьировал в диапазоне 8,4–27,8%, со средним показателем 20,08%, и был ниже, чем у самцов IV стадии зрелости (табл. 4, 7). Очевидно, небольшая часть половых продуктов была потеряна при под-

нятии улова на борт судна либо особь принимала участие в нересте.

Микроскопическая картина. В яичнике присутствуют желтые и белесые полупрозрачные ооциты (дефинитивные желтковые и гомогенизированные), составляющие практически всю массу железы (рис. 10А). Визуальное разделение этих яйцеклеток затруднено, в отличие от желтковых и гидратированных ооцитов у минтая (Сергеева и др., 2011а). Диаметр нефиксированных ооцитов изменялся от 909 до 1326 мкм, составляя в среднем 1077 мкм (рис. 9, см. табл. 6). Размеры наиболее крупных ооцитов резервного фонда варьировали

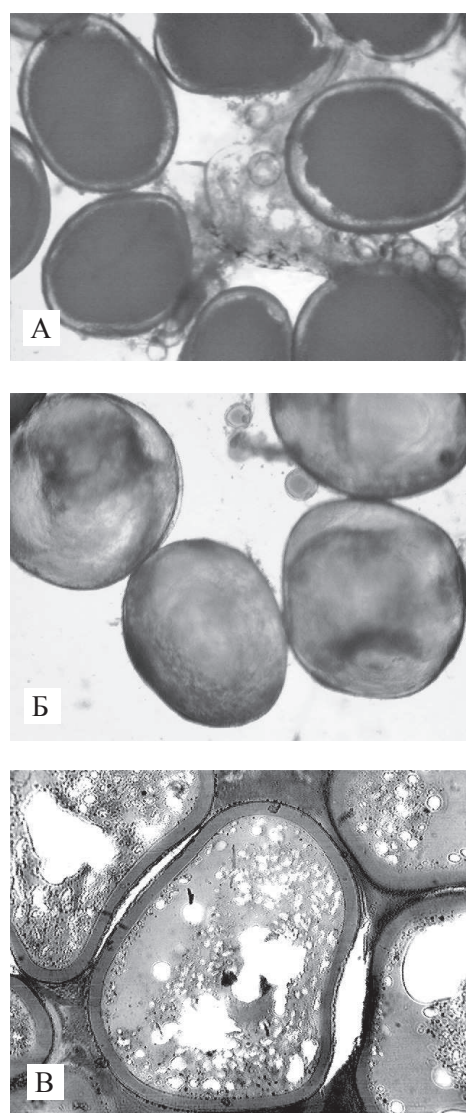


Рис. 10. Ооциты трески IV–V стадии зрелости. А — желтковый: длина рыбы 91,5 см (1028 мкм); Б — гомогенизированный: длина 74,5 см (1142 мкм); В — срез яичника рыбы длиной 97,5 см

Fig. 10. The Pacific cod oocytes at the stages of maturity IV–V. А — yolk: the body length of the fish 91.5 cm (1028 mcm); Б — homogenized: — 74.5 cm (1142 mcm); В — the section of the ovary of the fish with the body length 97.5 cm

у разных особей от 236 до 288 мкм (табл. 6). Размерная структура фиксированных желтковых и гомогенизированных яйцеклеток у каждой особи трески была практически одинакова, разница в средних показателях незначительна и составляла не более 1,5% (Сергеева и др., 2008).

Состояние ооцитов. По завершении вителлогенеза ядро яйцеклетки начинает смещаться к анимальному полюсу. Желточные гранулы сливаются в глобулы, и нефиксированный ооцит становится белесым и полупрозрачным (рис. 1Е, 10Б). Ооциты текущего фонда находятся в фазе миграции ядра и гомогенизации цитоплазмы. Старшая генерация резервных ооцитов соответствует фазе однослойного фолликула состояния 4в.

Нерестовые. Стадия V. Нерестовые, как и преднерестовые особи, встречались в марте. Длина самок с текущей икрой изменялась от 69 до 96 см. Брюшко самки сильно раздутое либо слегка обвисшее (у «текучих» рыб). Размеры гонад сильно различались у разных самок. Гонады, наполненные икрой, занимали всю брюшную полость, сдавливая печень, желудок и кишечник. В это время большая часть особей имеет пустые или слабо наполненные желудки (не питались 76,9% рыб). Длина гонад у самок длиной 73–82 см достигала 25,4–26,8 см, что составляло 31,3–36,2% длины рыбы. Ширина гонад зависела от количества выметанной (выдавленной) икры. Масса яичников варьировала от 486,0 до 2790,0 г, ГСИ изменялся в пределах 16,8–53,7% (см. табл. 4, 6). В гонадах V стадии зрелости овулированные ооциты находятся в овариальной полости вместе с внутриполостной жидкостью. Ооциты полупрозрач-

ные, отделены друг от друга, слабосклеиваемые (рис. 10А). Вытекают при легком нажиме или даже если самку поднять вертикально. Половые продукты могут быть выдавлены при поднятии улова на борт судна.

Размеры «текучих» самцов изменялись от 49,6 до 71,8 см. Брюшко самца может быть немного раздуто, анальное отверстие воспалено. Сперма свободно вытекает при легком нажатии. Семенники занимают всю или более половины брюшной полости. Оболочка фестонов разрывается при легком прикосновении. Основания фестонов, расположенные ближе к семенному каналу, могут быть спавшиеся и иметь более насыщенный кровавый цвет и густую сеть сосудов за счет освобождения семенных ампул. Семенной канал заполнен семенной жидкостью со сперматозоидами. Размеры желез у исследованных самцов оставались примерно такими же, как на стадии IV–V. Длина их составляла в среднем 41,1% размеров производителя, а ширина доли семенника — 34,4% его длины. Масса желез варьировала от 95,0 до 1252,0 г, составляя в среднем 416,8 г. ГСИ изменялся в пределах 6,6–35,5%, при среднем показателе 16,8% (см. табл. 4, 7). Заметим, что самцов с выметанными продуктами примерно наполовину и более нами не встречено.

Микроскопическая картина. В полости яичника множество фолликулярных оболочек. Овулированные ооциты также находятся в полости яичника, и под микроскопом их разнообразная округлая форма несколько деформирована. Овулированные ооциты имеют отличную от ооцитов в фолликуле структуру (рис. 11А, Б). При попадании

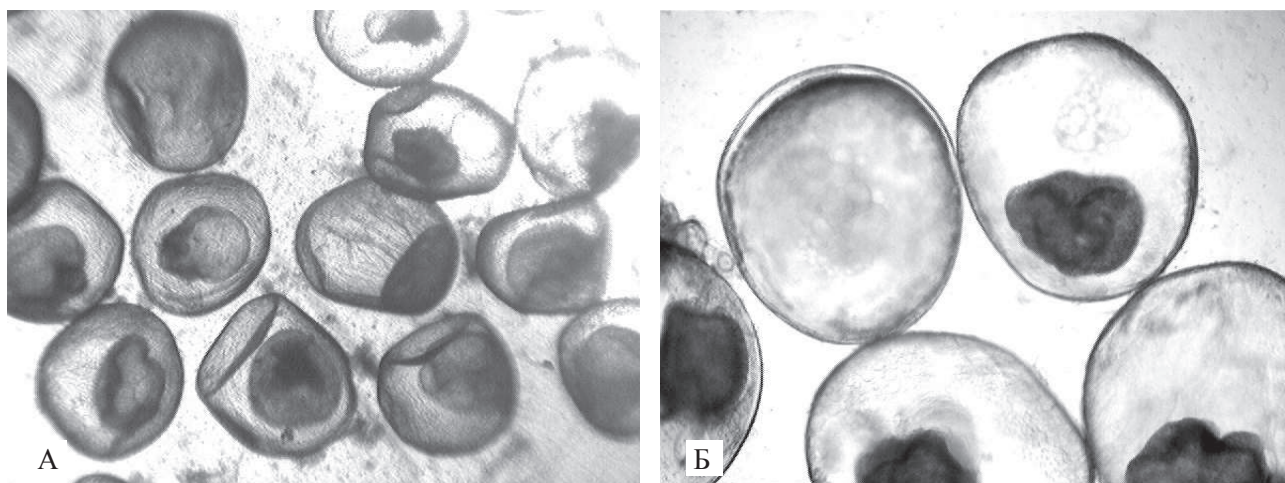


Рис. 11. Овулированные ооциты трески длиной 69,0 см V стадии зрелости (А) (1320 мкм); Б — ооцит в фолликулярной оболочке (слева) и овулированный
Fig. 11. The ovulated oocytes of Pacific cod with the body length 69.0 cm at the stage of maturity V (А) (1320 mcm); Б — the oocyte in the follicular membrane (left) and ovulated

в воду икринки быстро становятся шарообразными, при этом размеры икринок изменяются незначительно. Так, средний диаметр икринок самки длиной 77,5 см увеличился при набухании с 1231 до 1246 мкм (на 1,2%). Диаметр лидирующих в развитии превителлогенных ооцитов достигал 238–272 мкм.

Икрометание у тихоокеанской трески единовременное (Токранов, Винников, 1991). Наблюдениями в аквариальных условиях установлено, что икрометание происходит в течение 20 минут (Sakurai, Hattori, 1996).

Состояние ооцитов. В момент овуляции в яичнике имеются только зрелые ооциты, молодые ооциты и клетки перинуклеарной фазы. Остаются лопнувшие фолликулярные оболочки. Могут присутствовать атретические ооциты, появившиеся в период накопления желтка (Hattori et al., 1992).

Отнерестившиеся. Стадия VI. Треска с гонадами на этой стадии зрелости длиной 71,0–94,0 см встречалась в марте–апреле. Железы самок опустошенные, дряблые, багрово-красного цвета, иногда с синеватым оттенком, занимают до $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{4}$ полости тела. Оболочка ястыков плотная, непрозрачная, при надрезе видны сгустки крови и множество мелких капилляров. Ткань яичника рыхлая, со следами кровоизлияний. Присутствуют единичные резорбирующиеся клетки, оставшиеся невыметанными ооциты. Овариальная полость ярко выражена. Внутриволостная жидкость насыщена лопнувшими фолликулами. По сравнению с предшествующей стадией, длина яичников значительно уменьшилась и составляла 12,0–22,3% длины самки, а в среднем 18,6%. Толщина доли яичника равнялась 24,5–36,2% его длины, при среднем значении 30,4%. Масса желез изменялась от 127,4 до 440,0 г (см. табл. 4, 6). ГСИ варьировал в пределах 2,5–7,4%, при среднем значении 4,4%.

Длина самцов изменялась от 59,5 до 84,0 см. Железы рыб на этой стадии дряблые, оболочка фестонов сокращена. Из семявыводящего канала выделяются капли остаточной спермы. Могут сохраняться сгустки крови и ампулы с невыметанной спермой. Цвет гонад — от темно-красных до фиолетовых тонов. Длина гонад колебалась от 22,1 до 25,6 см, что составляло 19,7–30,7% длины рыбы, а в среднем 27,3%. Ширина доли семенника изменялась от 3,3 до 4,7 см и равнялась в среднем 15,7% его длины. Масса желез варьировала от 33,9 до 220,0 г, ГСИ изменялся в пределах 1,4–6,3%, составляя в среднем 3,2%.

Микроскопическая картина. Под микроскопом заметны следы прошедшего нереста: выраженные кровеносные сосуды, остатки фолликулярных оболочек. Ооциты представлены оптически прозрачными и слегка мутноватыми клетками. Диаметр наиболее крупных клеток у разных самок варьировал от 245 до 336 мкм, составив в среднем 288 мкм. При большом увеличении в ооцитах просматриваются ядро и ядрышки (рис. 12А, Б).

Состояние ооцитов. Комплекс ооцитов формируют яйцеклетки периода протоплазматического роста (МО и ОФ состояний 4а и 4в) и фазы вакуолизации. Присутствует множество фолликулярных оболочек. Могут содержать невыметанные гидратированные и резорбирующиеся желтковые ооциты.

Стадия VI–II. Рыбы с гонадами этой стадии зрелости встречались в марте–мае. Анализу подвергнуты самки длиной 56,0–100,0 см. Яичник сократившийся, в нем продолжается процесс ликвидации последствий нереста. Оболочка яичника утолщена и белесовата. Овариальная полость заметна при разрезе железы. Яйцевод расширен, мезоварий утолщен и наполнен кровью. Размеры яичника становятся близки к таковым III стадии:

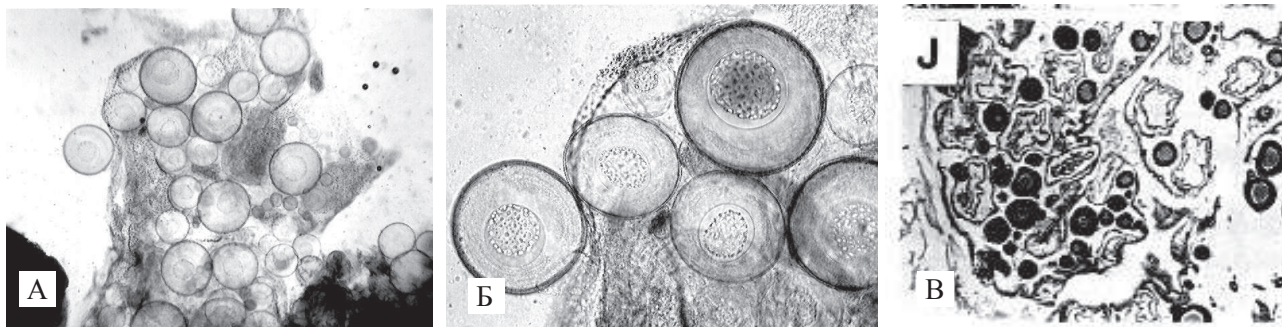


Рис. 12. Ооциты трески VI стадии зрелости. А — фрагмент ткани яичника рыбы длиной 85,5 см; Б — ооциты (336 мкм); В — срез яичника (по Hattori et al., 1992)
Fig. 12. The Pacific cod oocytes at the stage of maturity VI. А — part of the ovarian tissue of the fish with the body length 85.5 cm; Б — the oocytes (336 mcm); В — the section of the ovary (according to Hattori et al., 1992)

длина гонады составляет в среднем 17,6% длины рыбы (см. табл. 4). Масса гонад колебалась от 30,0 до 660,0 г, при среднем значении 156,8 г. ГСИ изменялся в диапазоне 1,2–6,7%, составляя в среднем 3,5%.

Гонады самцов VI–II стадии зрелости частично или полностью восстановились после нереста. Семенники красно-серого или коричнево-серого цвета. Остатков спермы и крови нет. Фестоны небольшие, широкие и «плоские», упругие. Семявыводящий канал пуст, но растянут, стенки его утолщены. Масса желез варьировала от 20,8 до 134,0 г. Средний показатель ГСИ равнялся 2,8% при вариациях 1,0–6,0%. Длина гонады составляет в среднем 24,7% длины рыбы (см. табл. 4, 7).

Микроскопическая картина. Ткань яичника становится плотной. Под микроскопом хорошо видны кровеносные сосуды, еще встречаются деформированные пластинки фолликулярных оболочек. Ооциты прозрачные, а более крупные становятся мутноватыми (рис. 13). Размеры лидирующих в развитии ооцитов у разных самок изменялись от 232 до 383 мкм, при среднем значении 286 мкм, что близко к величине ооцитов текущего фонда у самок с гонадами II–III стадии зрелости. Численно доминируют прозрачные ооциты размерами 100–200 мкм. Четкого деления ооцитов на вителлогенные и периода протоплазматического роста не наблюдается.

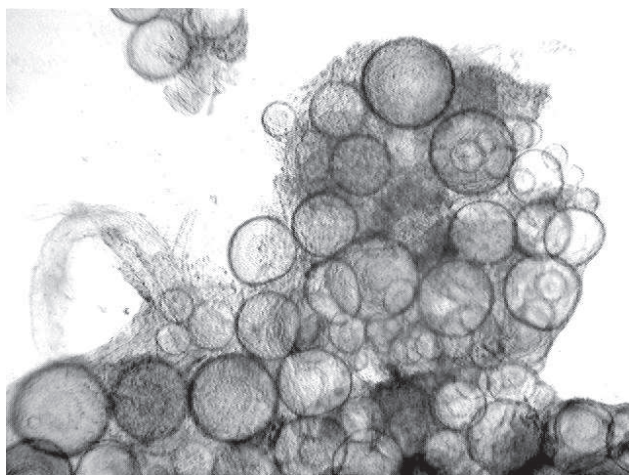


Рис. 13. Ооциты трески VI–II стадии (356 мкм) ($\times 4$). Длина рыбы 88,7 см
Fig. 13. The Pacific cod oocytes at the stages of maturity VI–II (356 mcm) ($\times 4$). The body length of the fish is 88.7 cm

Состояние ооцитов. Комплекс ооцитов у посленерестовой тихоокеанской трески представлен клетками обоих периодов протоплазматического роста и стадии вакуолизации цитоплазмы. У тре-

ски вод о. Хоккайдо последние составляют 15,9% количества ооцитов фазы ОФ и более развитых клеток (Hattori et al., 1992).

Шкала стадий зрелости гонад, половой цикл тихоокеанской трески

Обзор шкал стадий зрелости

Первые шкалы стадий зрелости гонад были предложены Поульсеном и Сивертсеном в 1930-е годы (Мейен, 1938; Сорокин, 1957, 1960) для трески из Норвежского и Белого морей. Поульсен цикл развития половых желез самок и самцов разбил на 8 стадий, основанных на внешнем виде и цвете желез, величине ооцитов и ширине ленты семенника. I и II стадии характеризовали незрелых рыб, VI стадия — нерестовых. Сивертсен, анализируя те же признаки, рекомендовал шкалу, состоящую из 4 стадий: незрелые, созревающие, зрелые, отнерестовавшие.

В.П. Сорокин (1957, 1960), основываясь на исследованиях годовичного развития гонад баренцево-морской трески, составил 6-балльную шкалу, в которой выделяет, кроме ювенильных особей, у которых пол не различим, рыб с гонадами I (неполовозрелые), II (для постнерестовых особей — VI–II), III, IV, IV–V (промежуточная), V (текучая), VI (выбой) стадий зрелости. Критериями при разработке шкалы являлись размеры, цвет, величина коэффициента зрелости, наличие определенного комплекса половых клеток и состояние лидирующих. Самок и самцов стадии II и VI–II он включил в одну группу рыб на основании качественного состава половых клеток.

Ф.Е. Алексеев и Е.А. Алексеева (1996) в предложенной ими 7-балльной шкале зрелости яичников балтийской трески различают II (незрелые), III (созревающие), IV (зрелые), IV–V (VI–IV–V) (преднерестовые), V (VI–V) (нерестящиеся), VI (отнерестившиеся) и стадию VI–IV (зрелые, частично отнерестившиеся). Относительно стадии VI–II указаний не имеется, однако в приведенной там же универсальной шкале для рыб с порционным нерестом, в том числе для тресковых рыб, стадия VI–II характерна для посленерестовых самок с незрелыми яичниками. В отличие от единовременно нерестующей тихоокеанской трески исследователи указывают на порционный тип икрометания атлантической трески (Европейцева, 1937; цит. по Сорокин (1957)). Характер созревания

порций икры и икрометания атлантической трески очень сходен с процессом созревания и вымета икры у минтая (Сергеева и др., 2011а).

В настоящее время в ПИНРО для трески Северо-Восточной Атлантики используется, кроме ювенильной стадии, 7-балльная шкала для самок и самцов (I, II (для отнерестившихся рыб — VI–II), III, IV, IV–V, V и VI) (Инструкции..., 2001). Эта шкала составлена на основе исследований В.П. Сорокина (1957, 1960). Дополнительно в ней рекомендуется определять стадию II–VI, относя к ней особей, пропускающих нерест. Такие рыбы встречаются в осенне-зимний период, и их гонады похожи на железы стадии VI–II.

Таким образом, для трески Атлантики отечественные исследователи не выделяют отдельно стадию II–III, яичники и семенники посленерестовых особей считают незрелыми (по состоянию лидирующих в развитии половых клеток) и объединяют с неполовозрелыми рыбами в одну категорию (II стадия).

Канадские исследователи предлагают идентифицировать семь стадий зрелости для самцов и самок тихоокеанской трески по величине, цвету, оттенку гонад и интенсивности сети кровеносных сосудов: 1 — незрелые; 2 — созревающие; 3 — зрелые; 4 — зрелые; 5 — зрелые (созревшие особи); 6 — зрелые (отнерестившиеся особи); 7 — зрелые (стадия «покоя») (Foucher, Westrheim, 1990).

Ученые США на основании трех показателей: размер гонад по отношению к брюшной полости, цвет и оттенок яичника, слипание ооцитов и степень формирования фолликулярных пластин, выделяют шесть стадий зрелости гонад самцов и самок трески: 1 — незрелые, 2 — созревающие, 3 — преднерестовые, 4 — нерестовые, 5 — отнерестившиеся, 6 — стадия «покоя» (Logerwell, Neidetcher, 2009). Они приводят шкалу стадий зрелости с цветными фотографиями для использования на добывающих судах.

Степень зрелости яичников тихоокеанской трески у побережья Японии (Hattori et al., 1992) оценивается по шкале, включающей девять фаз: I — безжелтковая, II — фаза желточных пузырьков; III — ранняя желтковая; IV — средняя желтковая; V — поздняя желтковая; VI — фаза миграции ядра; VII — фаза созревания; VIII — нерест; IX — посленерестовая фаза.

В КамчатНИРО исследователи используют в общих чертах шкалу стадий зрелости, предложен-

ную В.П. Сорокиным (1957, 1960). Однако наблюдатели опираются на свой опыт, определенные представления и знания в оценке стадий зрелости. Данные биологических анализов содержат сведения о регистрации 14 основных и переходных стадий зрелости — от I до VI–V. Дополнительно идентифицируются стадии II–III и, иногда, стадия III–IV (переходная) как для самцов, так и для самок, а также VI–III, VI–IV — для самок. Следует отметить, что одни специалисты считают, что после завершения стадии VI–II яичники находятся во II стадии зрелости (Антонов, 2011). Так считали еще в первые годы отечественных исследований тихоокеанской трески, когда у половозрелых особей выделяли II, II–III и все последующие основные и переходные стадии зрелости (Полутов, 1948; Моисеев, 1950). Другие полагали, что после VI–II стадии у тихоокеанской трески наступает III стадия (Сергеева и др., 2008).

Анализ полевых и лабораторных определений стадий зрелости гонад

При анализе многолетних материалов выяснилось, что определение стадий зрелости гонад не всегда выполнялось в соответствии с рабочими шкалами зрелости, данные зачастую собирали сотрудники без достаточного опыта и даже случайные наблюдатели. В результате кривые размерного состава рыб на II и II–III стадиях зрелости самцов и самок, построенные для марта–мая, имели сходный характер. Средние показатели длины трески, определенной II–III стадией зрелости, были ниже, чем у рыб II стадии. Доля рыб II–III стадии оказалась высокой в размерных классах, не соответствующих длине полового созревания трески. Так, в размерной группе 25,1–35,0 см относительное количество рыб с гонадами на II–III стадии зрелости достигало 20,8% и 21,9% соответственно среди самок и самцов.

В сентябре–декабре у рыб указанных размеров 16,0% самок и 10,1% самцов регистрировались II–III стадией зрелости. Кроме того, как весной, так и осенью, фиксировалась значительная доля «половозрелых» особей (от IV до VI–II стадий зрелости) среди самок длиной 21,5–50,0 см (соответственно 15,4 и 18,8%) и самцов длиной 20,0–45,0 см (соответственно 9,0 и 7,9%), что противоречит имеющимся сведениям о темпе полового созревания тихоокеанской трески (Токранов, Винников, 1991; Logerwell, Neidetcher, 2009).

Приведенные факты свидетельствуют о возможной неточности в определении стадий зрелости гонад. Согласно анализу визуальных оценок наблюдателей и дальнейшему уточнению методом опроса и с помощью бинокля, наиболее часто трудности возникают при регистрации и разделении II и II–III, VI–II и III, II–III и III стадий зрелости. Как было показано выше, гонады самок и самцов, определенных II и II–III стадиями, в весенний период анатомически очень похожи, имеют плотную консистенцию, в яичниках не выражен овариальный просвет, а в семенниках — выводной канал. Очевидно, наблюдатели полагали, что самки II стадии зрелости имеют маленькие белесые яичники со слабо заметной сетью сосудов, а у рыб II–III стадии яичники приобретают розовые оттенки благодаря развитию кровеносных сосудов. Именно поэтому при длине самок около 25–30 см наблюдателями фиксировалась II–III стадия, когда заметно увеличивается масса яичников и ГСИ (см. табл. 3). Доля числа определений II–III стадии зрелости среди самцов возрастает при длине свыше 30 см, когда также заметно возрастание массы гонад и ГСИ (см. табл. 5).

В нашем исследовании самки, диагностированные II–III стадией зрелости, встречены в феврале–мае (6 экз.) и сентябре–декабре (6 экз.). Причем ГСИ самок длиной 47,8–65,0 см в зимне-весенние месяцы равнялся в среднем 1,6% и не превышал 2,3%, тогда как ГСИ неполовозрелых самок такой длины был такого же порядка и составлял 1,3% с максимальным значением, равным 2,2% (табл. 8). В этот период у неполовозрелых самок наиболее крупные ооциты были оптически прозрачны и достигали фазы однослойного фолликула, а у самок II–III стадии зрелости крупные ооциты имели мутноватый оттенок, и их состояние соответствовало фазе вакуолизации, что свидетельствует о начале полового созревания. Однако без просмотра вида ооцитов под микроскопом

разделить самок на неполовозрелых и приступивших к созреванию невозможно. Учитывая, что и четкого критерия различия внешнего вида мы назвать не можем, и что весной значения ГСИ самок этих стадий зрелости близки, к тому же особи II–III стадии зрелости гонад в этот период нами редко идентифицировались, полагаем, что самок этой стадии следует относить к категории неполовозрелых и обозначать II стадией.

К осени в железах впервые созревающих самок развиваются ооциты периода вакуолизации и начального накопления желтка. При надрезе яичника зернистость не выражена, но при просмотре с помощью лупы ооциты видны. В ноябре размеры таких желтковых ооцитов достигали 250,0–358,8 мкм. В это же время размеры лидирующих ооцитов у самок III стадии зрелости варьировали от 595,1 до 717,6 мкм, а у неполовозрелых самок — от 187,6 до 223,0 мкм. Относительная длина желез II–III стадии превышала показатель, характерный для неполовозрелых рыб, и была близка для яичников III стадии зрелости (см. табл. 4). Таким образом, несмотря на низкие значения ГСИ исследованных самок II–III стадии зрелости, осенью мы рекомендуем относить их к категории половозрелых особей и фиксировать их стадию зрелости, как III (по размерам ооцитов). Эти самки, вместе с созревающими повторно, формируют состав репродуктивной части популяции для нереста в предстоящем году.

У самцов стадия II–III регистрировалась в осенний период. ГСИ таких особей в пять раз превышал аналогичный показатель у неполовозрелых рыб. Длина гонад относительно длины рыбы увеличилась незначительно, однако заметно возросло соотношение ширины железы к ее длине и приближалось по этому параметру к III стадии (табл. 4).

Таким образом, мы рекомендуем избегать регистрации II–III стадии для определения зрелости

Таблица 8. Значения гонадосоматического индекса трески II, II–III, III стадий зрелости в разные сезоны
Table 8. The gonad-somatic index of Pacific cod at the stages of maturity II, II–III, III by seasons

Сезон Season	Самки / Females			Самцы / Males		
	Длина рыб, см Body length, cm	Стадия Stage	ГСИ, % GSI, %	Длина рыб, см Body length, cm	Стадия Stage	ГСИ, % GSI, %
Весна Spring	47,0–61,2 (27)*	II	0,3–2,2 (1,3)	45,0–55,0 (28)	II	0,1–0,6 (0,4)
	47,8–65,0 (5)	II–III	0,8–2,3 (1,6)			
Осень Autumn	47,0–57,3 (24)	II	0,3–1,7 (1,2)	45,0–54,0 (22)	II	0,1–0,4 (0,3)
	47,0–66,0 (6)	II–III	1,2–1,7 (1,4)	47,0–51,0 (2)	II–III	0,9–1,8 (1,3)
	52,0–67,0 (10)	III	2,2–9,2 (4,6)	45,0–59,0 (5)	III	1,1–12,7 (4,1)

*В скобках — количество проанализированных рыб

*In brackets — the number of individuals analyzed

самок и самцов трески. Для отнесения особи ко II или III стадии зрелости надо учитывать кроме внешнего вида и цвета желез их абсолютные и относительные размеры, видимость ооцитов, величину ГСИ. Это позволит отделить особей, не принимающих участия в нересте в текущем году, от репродуктивной части популяции.

Следующий вопрос, требующий решения — статус самок и самцов IV–V стадии зрелости. Самки с железами IV–V стадии зрелости отличаются от особей IV стадии заметно вздутым брюшком. Так, масса гонад у самок длиной 85–86 см IV стадии зрелости составила 1660 г, а IV–V стадии — 3075 г. Соответственно, более чем вдвое разнился и ГСИ. В первом случае он составлял 24,6%, во втором — 56,1%. При надрезе яичника самки IV стадии зрелости видно, что все ооциты — желто-серых оттенков, в отличие от желез IV–V стадии, содержащих ооциты от непрозрачных желто-серых до белесых и переходных оттенков, разделить которые по цвету не представляется возможным. И, как было сказано выше, размеры мутноватых белесых яйцеклеток фазы гомогенизации цитоплазмы практически не отличаются от размеров желтковых ооцитов у каждой отдельной особи, но эти клетки отличаются по размерам, цвету и степени развития от желтковых ооцитов в яичниках IV стадии зрелости (рис. 14А, Б, В). В яичниках самок этих стадий зрелости размерная структура ооцитов и состояние клеток, лидирующих в развитии, различны. Комплекс ооцитов «текущего фонда» в яичниках IV стадии зрелости формируют яйцеклетки периода вителлогенеза, как дефинитивного размера, так и в состоянии завершения накопления желтка. В железах IV–V стадии зрелости

наряду с желтковыми ооцитами дефинитивного размера присутствуют ооциты периода созревания: миграции ядра, гомогенизации цитоплазмы и гидратации ооцита.

У тихоокеанской трески не наблюдается сильно выраженного процесса гидратации ооцита, в отличие от атлантической трески и минтая. По нашим данным, в процессе гомогенизации цитоплазмы и овуляции размеры ооцитов единовре-

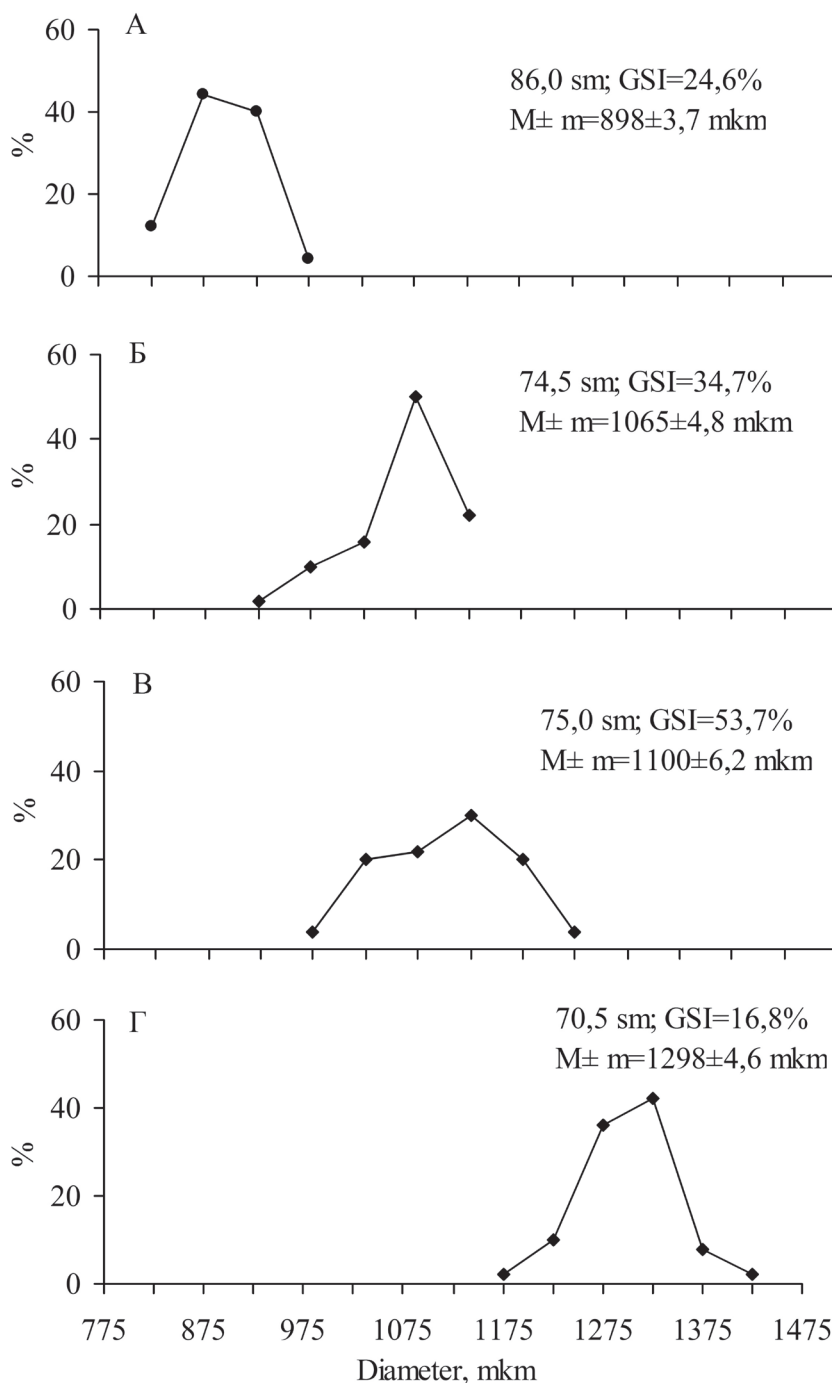


Рис. 14. Размеры ооцитов трески IV (А), IV–V (Б, В) и V (Г) стадий зрелости
Fig. 14. The diameter of the Pacific cod oocytes at the stages of maturity IV (A), IV–V (Б, В) and V (Г)

менно нерестующей тихоокеанской трески увеличиваются, в среднем на 17,2%, а объем ооцита возрастает в 1,6 раза. У порционно икроточущих пелагическую икру видов: у минтая размеры ооцитов увеличиваются на 65,0%, а объем ооцита — в 4,5 раза; у атлантической трески — на 80,0% и в 5–7 раз соответственно (Сорокин, 1957; Сергеева и др., 2011а).

Таким образом, учитывая качественный состав яйцеклеток, а также то обстоятельство, что особи с яичниками IV–V стадии являются преднерестовыми, встречаются редко, мы рекомендуем относить таких самок к IV стадии зрелости (либо считать эту стадию промежуточной). Критерием регистрации самок IV либо V стадии является «текучесть» икры.

При описании самцов IV–V стадии зрелости упоминалось, что их ГСИ имел меньшие значения, чем у самцов IV стадии. Так, у рыб длиной 66,0–71,5 см средний ГСИ особей IV стадии зрелости составлял 23,4%, IV–V стадии — 20,4%, V — 22,1%. Этот факт однозначно свидетельствует, что самцы трески с гонадами, определенными IV–V стадией, уже участвовали в нересте. Поэтому полагаем, что выделение этой стадии зрелости у самцов нецелесообразно, и таких особей следует определять V стадией зрелости.

Самки V стадии зрелости находятся в состоянии нереста, все оставшиеся ооциты расходного фонда гидратированы, их размеры превышают диаметры ооцитов в яичниках IV и IV–V стадий зрелости (рис. 14Г).

В посленерестовый период наблюдатели иногда затрудняются отличить особей III и VI–II стадий зрелости. Железы посленерестовых особей постепенно приобретают вид гонад, характерных для III стадии. Колебания и средние показатели ГСИ самок и самцов с гонадами на VI–II стадии зрелости меньше, чем у рыб на III стадии (см. табл. 5, 7). В такой ситуации следует обращать внимание на внешний вид гонад, их цвет, упругость (у самцов III стадии зрелости фестоны утолщены, семенники VI–II стадии зрелости имеют более тонкие фестоны), зернистость яичника при надрезе (III стадия), наличие выраженной овариальной полости (VI–II стадия). Рыбы VI–II стадии зрелости встречаются в апреле–августе, чаще — апреле–июле, с гонадами на III стадии — в сентябре–январе.

Особь в период восстановления гонад после нереста отличаются от крупных неполовозрелых

видом половых желез, их упругостью, наличием выраженной овариальной полости, увеличенным семявыводным каналом с утолщенными стенками и значениями ГСИ. Средний ГСИ самок длиной 56,0–88,0 см составлял 3,3% (у неполовозрелых — 1,4%), ГСИ самцов длиной 54,0–81,0 см равнялся 2,8% (у неполовозрелых — 0,4%).

Таким образом, для визуального определения стадий зрелости гонад тихоокеанской трески (кроме ювенильных рыб) предлагается использовать шесть стадий половой зрелости для самок и самцов: II (неполовозрелые), III (созревающие впервые и повторно), IV (преднерестовые), V (нерестовые), VI (отнерестившиеся), VI–II (стадия восстановления).

Выделение указанных стадий подтверждается анатомическими (величина гонад относительно размеров рыбы и занимаемого объема полости тела, толщина и прозрачность оболочки яичника, цвет и оттенок гонад, тургор, наличие овариальной полости, состояние и заполненность семявыводного канала), микроскопическими признаками (вид и размерная структура ооцитов, состояние половых клеток на срезах) и хорошо согласуется со структурой полового цикла.

Структура полового цикла тихоокеанской трески

Ювенильную стадию развития, когда лидирующие половые клетки самок находятся в состоянии молодого ооцита, треска проходит в течение первых двух лет жизни. Половые клетки самок проходят развитие от их закладки до молодого ооцита (ювенильные ооциты), при этом диаметр клеток постепенно увеличивается до 109 мкм, а ГСИ составляет в среднем 0,6%.

На третьем году жизни у самок часть молодых ооцитов достигает начального состояния фазы однослойного фолликула, остальные МО составят генерации последующих лет. Средний диаметр лидирующих в развитии ооцитов возрастает до 149 мкм. К 4–5 годам в ноябре–январе у отдельных особей размеры клеток увеличиваются до 204 мкм. У некоторых самок ооциты развиваются до подобных размеров только к 6 годам. К этому времени ооциты проходят все состояния фазы развития однослойного фолликула. Масса и размеры яичников возрастают с увеличением длины рыб, ГСИ составляет в среднем 0,9%. У основной массы самок такое состояние яичников продолжается 2–3, чаще 3 года.

Наблюдения за сезонными изменениями в составе половых клеток тихоокеанской трески в прибрежных водах Японии свидетельствуют, что фазу вакуолизации цитоплазмы ооциты проходят в апреле–августе. К концу этого периода у части самок ооциты переходят в раннюю желтковую стадию, показывающую активный процесс созревания (Hattori et al., 1992).

В период наших наблюдений также было замечено, что в конце апреля в яичниках восточнокамчатской трески при длине, соответствующей наступлению половозрелости, у отдельных особей обнаруживались, наряду с прозрачными клетками, мутноватые ооциты размерами до 257–281 мкм (при отсутствии следов нереста), у других все ооциты были прозрачными. Ранее также было показано, что у восточнокамчатской трески началом обособления расходного фонда ооцитов считается июнь–июль (Сергеева и др., 2008). Следовательно, апрель–май можно считать началом вителлогенеза у рыб, созревающих впервые. Длительность развития ооцитов фаз вакуолизации и начального накопления желтка составляет 3–4 месяца. В декабре железы самок и самцов приобретают вид IV стадии зрелости. В яичниках расходный фонд формируют яйцеклетки разных фаз интенсивного накопления желточных гранул и наполненного желтком ооцита, вплоть до дефинитивных размеров. Таким образом, длительность развития ооцитов в период вителлогенеза равна 8–9 месяцам. Среднее значение ГСИ самок увеличивается до 26,8%, ГСИ самцов — до 23,6%.

В феврале желтковые ооциты переходят в фазу созревания. В это время отмечаются наибольшие показатели ГСИ (в среднем, 46,5%), вскоре отмечаются первые отнерестившиеся самки. Икрометание проходит одновременно в течение нескольких минут (Sakurai, Hattori, 1996).

Процессы восстановления физиологического состояния самок и ликвидации последствий нереста в половых железах проходят около 2–3 месяцев. В начале этого периода комплекс ооцитов формируют яйцеклетки фаз вакуолизации, заключительной ступени фазы ооцита с однослойным фолликулом (которые продолжают пополнять текущий фонд), ооциты фазы ОФ ранней ступени развития (4а) и молодые ооциты разных состояний. В овариальной полости и в окружающей генеративной ткани находится множество фолликулярных оболочек. К окончанию периода яйцеклетки фаз вакуолизации и однослойного фолликула состояния 4в развиваются до фазы начала отложения желтка и яичники достигают III стадии зрелости (рис. 15).

Шкала стадий зрелости гонад тихоокеанской трески

Ювенильные (неполовозрелые)

Анатомическое оформление гонад не завершено. Половые железы в виде очень тонких тяжей, расположенных дорсально, в каудальной части брюшной полости. Визуально пол не различим у молоди первого года жизни.

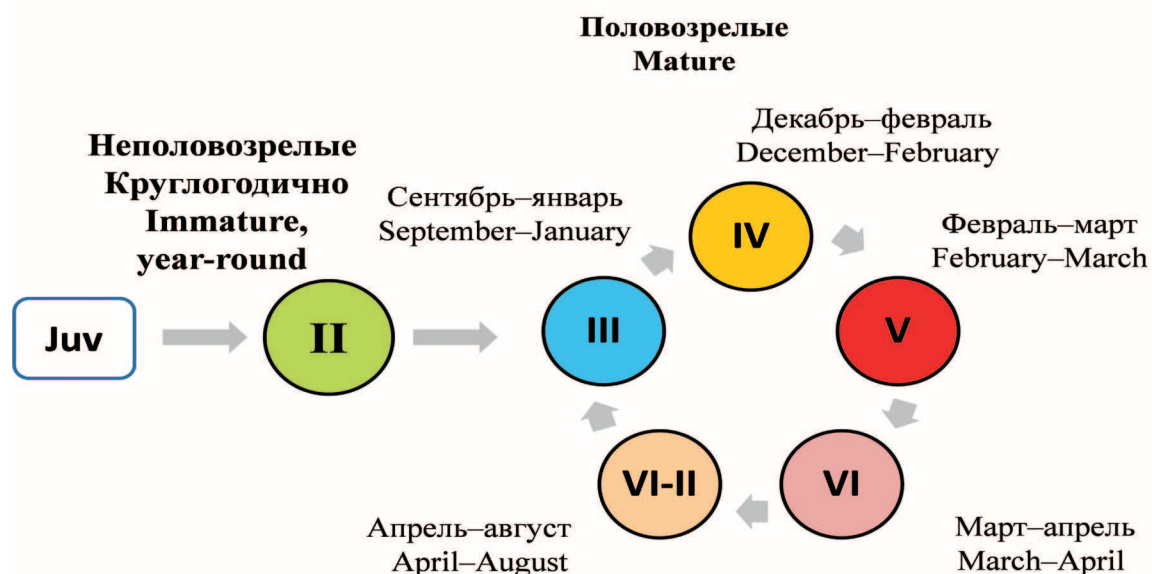


Рис. 15. Схема полового цикла самок и самцов тихоокеанской трески
Fig. 15. The scheme of the Pacific cod female and male maturation cycles

Визуальное определение половой принадлежности возможно у сеголетков в осенне-зимнее время по достижении длины 9,5–14,0 см.

Самки

II стадия (неполовозрелые, девственные)

Пол визуально хорошо различим у рыб длиной более 10–15 см. Яичники маленькие, но хорошо заметные, упругие. Размеры, масса, цвет гонад зависят от длины рыбы. Длина железы относительно длины рыбы составляет 10,0–16,7%, а в среднем — 13,5%.

Характерный цвет гонад от матово-бежевого (у рыб длиной до 30–35 см) до розовых оттенков (у рыб больших размеров). Оболочка яичника тонкая, прозрачная, часто окрашена серебристо-черным пигментом разной интенсивности. Видна сеть мелких кровеносных сосудов. У старших экземпляров главный кровеносный сосуд, расположенный с дорзальной стороны лопастей железы, и сеть сосудов становятся еще более заметными, и железы приобретают розовый или розово-красный цвет.

ГСИ изменяется от 0,8% у рыб длиной 15,1–20,0 см до 1,4% у самок размерами 55,1–60,0 см.

Микроскопическая картина. Яичники содержат только превителлогенные ооциты. Все половые клетки оптически прозрачны. Ядро четко выражено. Диаметр ооцитов не превышает 223 мкм.

Встречаются круглогодично, в размножении участия не принимают.

III стадия (половозрелые, впервые и повторно созревающие)

Гонады упругие иногда мягкие, головной конец лопастей заострен либо закруглен. Железы занимают от 1/3 до 1/2 объема брюшной полости. Длина гонад составляет в среднем 17,5% длины рыбы, толщина лопасти — 28,8% ее длины.

Цвет гонад от серо-желтого до оранжевого и зависит от интенсивности пигмента оболочки. Оболочка слегка растянута. Через оболочку и при надрезе просматривается зернистость. Ооциты видны и с трудом отделяются от стенок ястыка и ткани яичника, слипаясь в комочки. Генеративная ткань однородна, снабжена кровеносными сосудами. Овариальная полость без свободного просвета.

ГСИ изменяется от 2,2 до 9,9% при среднем значении 5,5%.

Микроскопическая картина. Количественно доминируют ооциты периода протоплазматиче-

ского роста. Размеры желтковых ооцитов варьируют в пределах 368–718 мкм, составляя в среднем 531 мкм.

Минимальная длина созревающих впервые самок — более 44 см. Наиболее продолжительная стадия у половозрелых особей. Встречаются в сентябре–январе.

IV стадия (половозрелые, преднерестовые)

Железы занимают более половины брюшной полости. Их длина достигает 29,7% длины рыбы, толщина увеличивается до 39,1% от их длины. К концу стадии яичники занимают все пространство полости, оттесняя желудок ближе к голове и сдавливая внутренние органы. Отверстие яйцевода покрасневшее и увеличенное.

Железы упругие, желтоватые, иногда с легким оранжевым оттенком. Оболочка яичника растянута, может быть тонкой прозрачной (у мелких рыб) или толстой непрозрачной, иногда темно-фиолетового оттенка (у крупных особей), видны крупные кровеносные сосуды с заметной сетью капилляров. При надрезе ястыка и растирании теки ооциты хорошо видны и легко отделяются от стенок яичника и друг от друга. Цвет ооцитов желто-серый. Генеративная ткань однородна, насыщена кровеносными сосудами. Овариальная полость не заметна либо без свободного просвета.

ГСИ варьирует от 11,2 до 43,6%, составляя в среднем 26,8%.

Микроскопическая картина. Большую часть массы яичников составляют желтковые ооциты, однако количественно по-прежнему преобладают резервные яйцеклетки. Доля желтковых ооцитов — около 24%, которые под микроскопом темные и непрозрачные. Размеры вителлогенных клеток варьируют от 672 до 1086 мкм, составляя в среднем 896 мкм. В отличие от вителлогенных ооцитов III стадии, по краю ооцита просматривается более светлая достаточно толстая фолликулярная оболочка.

Встречаются в ноябре–марте, но чаще в январе–феврале.

V стадия (половозрелые, нерестовые)

Брюшко самки слегка опавшее, иногда вздутое. Икринки вытекают из яичника без надавливания на брюшко. Железы занимают половину или более брюшной полости. Длина гонад в среднем равна 34,0% длины рыбы, толщина гонад зависит от количества невыметанной икры и может достигать 43,1% их длины.

Железы спавшиеся, мягкие. Оболочка сильно растянута. Зрелые овулированные ооциты находятся в овариальной полости вместе с овариальной жидкостью. В ткани яичника желтковых икринок мало или нет совсем.

ГСИ зависит от количества невыметанной икры и варьирует от 57,7% (в начале икрометания) до 16,8% (почти вся икра выметана).

Микроскопическая картина. В полости яичника множество фолликулярных оболочек. Овулированные ооциты находятся в полости яичника, и под микроскопом их разнообразная округлая форма несколько деформирована. Диаметр зрелых ооцитов варьирует в пределах 1101–1401 мкм.

Стадия кратковременна. Встречается в феврале–апреле, наиболее часто в марте.

VI стадия (половозрелые, недавно отнерестившиеся)

Брюшко спавшее. Яичники занимают 1/3–1/4 объема брюшной полости. Длина гонад уменьшается до 18,6% относительно длины самки, толщина лопасти может достигать 36,2% ее длины. Яичник дряблый, багрово-красного цвета с синевато-фиолетовым оттенком. Оболочка сократилась, стала непрозрачной, плотной. В ткани яичника присутствуют единичные невыметанные икринки и иногда резорбирующиеся желтковые ооциты. Овариальная полость большая, в ней много остаточных фолликулов.

ГСИ изменяется в пределах 2,5–7,4% при среднем значении 4,4%.

Микроскопическая картина. Под микроскопом хорошо заметны следы прошедшего нереста: выраженные кровеносные сосуды, остатки фолликулярных оболочек. Ооциты оптически прозрачны, наиболее крупные — мутноватые. Диаметр наиболее крупных клеток у разных самок изменяется от 245 до 336 мкм, составляя в среднем 288 мкм. При большом увеличении в ооцитах хорошо видны ядро и ядрышки.

Встречаются на нерестилищах в марте–апреле.

VI–II стадия (половозрелые, отнерестившиеся давно)

Яичники занимают около 1/4 объема полости. Длина гонады составляет в среднем 17,6% длины рыбы.

Гонады сократившиеся, упругие, местами от белесоватого до темно-фиолетового, местами почти черного, благодаря цвету пигмента внешней оболочки. Оболочка толстая, непрозрачная. Ткань

яичника плотная, насыщена тонкими кровеносными сосудами, в ней могут быть еще не рассосавшиеся кровяные сгустки. Ооциты не видны. В овариальной полости просвет небольшой, но хорошо заметен.

ГСИ варьирует от 1,2 до 6,7% при среднем значении 3,5%.

Микроскопическая картина. Под микроскопом хорошо видны кровеносные сосуды, еще встречаются деформированные пластинки фолликулярных оболочек. Ооциты прозрачные, а более крупные — мутноватые. Размеры лидирующих в развитии ооцитов у разных самок изменялись от 232 до 383 мкм, при среднем значении 286 мкм. Четкого разделения ооцитов на вителлогенные и периода протоплазматического роста не наблюдается.

Самки этой стадии часто определяются как II или III. При вскрытии следует обращать внимание на наличие выраженной овариальной полости и размеры рыб. У самок II стадии зрелости нет выраженной овариальной полости. В яичниках III стадии зрелости хорошо заметна зернистость и видны ооциты.

Рыбы с яичниками этой стадии встречаются в апреле–июле.

Самцы

II стадия (неполовозрелые, девственные)

У крупных неполовозрелых самцов (свыше 52 см) длина семенника может достигать 13,8–19,4 см, максимальная толщина доли составляет 0,7–3,6 см. Относительно размера рыбы длина гонады равна 22,8%. Ширина лопасти составляет 9,2% ее длины.

Семенники в виде тонких лентообразных полупрозрачных тяжей, нижняя кромка слегка волнистая, заостренная, у старших рыб становятся светло-розовыми и розово-серыми. Кровеносный сосуд, расположенный по верхней кромке железы, хорошо развит. Фестоны упругие, волнистость увеличивается с ростом рыбы.

ГСИ возрастает с ростом рыб и колеблется от 0,1 до 0,8%, составляя в среднем 0,3%.

Встречаются круглогодично.

III стадия (половозрелые, впервые и повторно созревающие)

Семенники заметно крупнее, чем у рыб на стадии II. Занимают до трети или половины брюшной полости. Длина железы по отношению к длине рыбы увеличивается до 26,6%, толщина лопасти — до 19,9% ее длины.

Семенники розовые. Фестоны утолщены и упруги. Видна сеть сосудов и капилляров. При надрезе края разреза на фестоне не оплывают. Семявыводной канал развит, пустой.

ГСИ варьирует от 1,0 до 12,7%, при средней величине 4,7%.

Наиболее длительная стадия половозрелых рыб. Встречается в июле–декабре.

IV стадия (половозрелые, преднерестовые)

Железы занимают почти всю свободную от других органов полость. Длина желез составляет 38,8% длины рыбы, а толщина — 33,3% их длины.

Семенники начинают приобретать белый цвет, в конце стадии становятся молочно-белыми. Оболочка фестонов сильно растянута, кровеносные сосуды различимы. Края разреза на фестоне оплывают. Семявыводной канал пуст или содержит немного спермы. При нажатии на брюшко сперма не течет.

ГСИ варьирует от 10,9 до 40,7%, составляя в среднем 23,6%.

Встречаются в ноябре–феврале.

V стадия (половозрелые, нерестовые)

Брюшко самца может быть немного раздуто. Анальное отверстие воспалено. Сперма свободно вытекает при легком нажатии. Семенники молочно-белые. Фестоны разрываются при легком прикосновении. Основания фестонов, расположенные ближе к семенному каналу, могут быть спавшиеся и иметь более насыщенный кровавый цвет и густую сеть сосудов, за счет освобождения семенных ампул. Семенной канал заполнен семенной жидкостью со сперматозоидами. Семенники занимают всю или более половины брюшной полости. Длина желез может составлять до 41,1% длины рыбы.

ГСИ варьирует от 6,6 до 35,5%, при среднем значении 16,8%.

Кратковременная стадия. Встречается в феврале–марте.

VI стадия (половозрелые, недавно отнерестившиеся)

Гонады занимают около 1/4 полости тела. Длина желез составляет 27,3% длины рыбы, толщина лопасти уменьшается до 15,7% их длины.

Семенники от темно-красного до фиолетового тонов. Железы дряблые, оболочка фестонов растянута или сокращена. В семявыводном канале и в отдельных фестонах могут оставаться остаточная сперма и сгустки крови.

ГСИ уменьшается до 1,4–6,3% при среднем значении 3,2%.

Встречается в марте–апреле, редко — в мае–июне.

VI–II стадия (половозрелые, отнерестившиеся давно)

Гонады частично или полностью восстановились после нереста, коричнево-серого цвета. Остатков спермы и крови нет. Фестоны небольшие, упругие. Семявыводящий канал пуст, но растянут, стенки его утолщены.

Длина гонады составляет в среднем 24,7% (от 20,3 до 27,3%). По сравнению с VI стадией семенники тоньше почти вдвое.

Встречаются в апреле–июле.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Развитие ооцитов у тихоокеанской трески проходит по типу прерывистого оогенеза и синхронного вителлогенеза. Созревание ооцитов синхронное, икрометание единовременное.

У неполовозрелых самок размеры ооцитов увеличиваются по мере роста рыбы. У самок длиной менее 30 см ооциты соответствуют состоянию ранних фаз периода протоплазматического роста. У более крупных рыб лидирующие в развитии клетки находятся на разных ступенях развития фазы однослойного фолликула. Размеры ооцитов у неполовозрелых рыб не превышают 223 мкм.

В яичниках III стадии зрелости старшая генерация превителлогенных ооцитов соответствует состоянию 4б, к концу IV стадии они развиваются до состояния 4в. После икрометания эти ооциты достигают фазы вакуолизации цитоплазмы.

По мере созревания яичников размеры ооцитов «текущего» фонда увеличиваются с 293 до 1263 мкм. Диаметр превителлогенных ооцитов возрастает от 206 до 288 мкм.

Масса гонад неполовозрелых рыб с увеличением их длины возрастает по виду степенной зависимости. Максимальные показатели массы желез, гонадосоматического индекса, относительных размеров гонад характерны для преднерестовых и «текущих» особей, минимальные — для неполовозрелых.

Визуальное определение пола возможно у сеголетков в осенне-зимний период по достижении длины 9,5–14,0 см.

Основными критериями для оценки стадии зрелости гонад самок и самцов тихоокеанской

трески являются: вид и размеры желез, их цвет, упругость, текучесть половых продуктов, состояние оболочки железы, величина ГСИ, вид и размерная структура ооцитов. Показано, что следует различать неполовозрелых, девственных особей (II стадия) и половозрелых: впервые и повторно созревающих (III стадия), преднерестовых (IV стадия), нерестовых (V стадия) и недавно (VI стадия) и давно (VI–II стадия) отнерестившихся рыб.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы статьи искренне благодарят директора СахНИРО А.В. Буслова — организатора работ по исследованию закономерностей полового созревания тресковых рыб в КамчатНИРО, сотрудников лаборатории морских промысловых рыб за помощь в сборе материалов. Особую благодарность выражаем сотруднику лаборатории морских исследований лососей С.Б. Городовской за помощь в изготовлении препаратов гистологических срезов и консультации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.А. 1996. Определение стадий зрелости гонад и изучение половых циклов, плодовитости, продукции икры и темпа полового созревания у морских промысловых рыб. Методическое пособие. Калининград: АтлантНИРО. 75 с.
- Антонов Н.П. 2011. Промысловые рыбы Камчатского края: биология, запасы, промысел. М.: ВНИРО. 244 с.
- Волкова О.В., Елецкий Ю.К. 1982. Основы гистологии с гистологической техникой. М.: Медицина. 304 с.
- Дроздов А.Л., Иванков В.Н. 2000. Морфология гамет животных. Значение для систематики и филогенетики. М.: Круглый год. 460 с.
- Елисеев В.Г. 1959. Основы общей гистологии и гистологическая техника. М.: Наука. 271 с.
- Иванков В.Н. 1987. Строение яйцеклеток и систематика рыб. Владивосток: ДВГУ. 160 с.
- Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО. Мурманск: ПИНРО. 2001. 291 с.
- Казанский Б.Н. 1949. Особенности функции яичника и гипофиза у рыб с порционным икрометанием // Тр. лаб. основ рыбоводства. Т. 2. Л.: ЛГУ. С. 121–139.
- Лисовенко Л.А. 2000. Размножение рыб с прерывистым оогенезом и порционным нерестом на примере минтая Западной Камчатки. М.: ВНИРО. 111 с.
- Матишов Г.Г., Журавлева Н.Г., Оттесен О. (Oddvar Ottesen), Кириллова Е.Э. 2010. Локализация первичных половых клеток личинок трески Баренцева моря // Докл. Академии наук. Т. 430. № 6. С. 841–843.
- Мейен В.А. 1938. Инструкция по определению пола и степени зрелости половых продуктов у рыб. М.-Л.: Пищепромиздат. 22 с.
- Мейен В.А. 1939. К вопросу о годовом цикле изменений яичников костистых рыб // Изв. АН СССР. сер. Биология. № 4. С. 389–420.
- Моисеев П.А. 1950. Материалы по биологии трески Западной Камчатки // Изв. Тихоокеан. НИИ рыбн. хоз-ва и океанографии. Т. 32. С. 73–102.
- Никольский Г.В. 1944. Биология рыб: Учебник. М.: Совнаук. 231 с.
- Никольский Г.В. 1963. Экология рыб: Учебник. М.: Высшая школа. 368 с.
- Овен Л.С. 1976. Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб. Киев: Наукова думка. 132 с.
- Полутов И.А. 1948. Треска Авачинского залива // Изв. Тихоокеан. НИИ рыбн. хоз-ва и океанографии. Т. 28. С. 103–126.
- Полутов В.И., Токранов А.М. 1978. Темп полового созревания и плодовитость трески *Gadus morhua macrocephalus* (Tilesius) восточного побережья Камчатки // Изв. Тихоокеан. НИИ рыбн. хоз-ва и океанографии. Т. 102. С. 97–101.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть. 376 с.
- Привалихин А.М., Полуэктова О.Г. 2002. Изучение механизмов резорбции развивающихся ооцитов у минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) // Тр. ВНИРО. Т. 141. С. 247–259.
- Сергеева Н.П., Винников А.В., Варкентин А.И. 2008. Некоторые особенности оогенеза тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* Tilesius (GADIDAE) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 10. С. 40–48.
- Сергеева Н.П., Варкентин А.И., Буслов А.В. 2011а. Закономерности полового созревания, половой цикл и шкала стадий зрелости гонад минтая (*Theragra Chalcogramma*) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 23. С. 33–69.

- Сергеева Н.П., Варкентин А.И., Буслов А.В. 2011б. Шкала стадий зрелости гонад минтая // Методическое пособие. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 92 с.
- Сорокин В.П. 1957. Оогенез и половой цикл у трески (*Gadus morhua morhua* L.) // Тр. Полярн. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 10. С. 125–144.
- Сорокин В.П. 1960. Половой цикл и сперматогенез у трески // Тр. Полярн. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 12. С. 71–87.
- Токранов А.М., Винников А.В. 1991. Особенности воспроизводства трески в прибрежных водах Камчатки // Исслед. биол. и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Сб. науч. тр. Петропавловск-Камчатский: КОТИНРО. С. 36–53.
- Филина Е.А. 2006. Особенности созревания гонад северо-восточной арктической трески в зависимости от показателей откорма // Исследования межвидовых взаимоотношений гидробионтов Баренцева и Норвежского морей. Сб. науч. тр. Мурманск: ПИНРО. С. 223–234.
- Христофоров О.Л. 1978. Гаметогенез и половой цикл сайки (*Boreogadus saida* Lер.) Баренцева моря // Тр. ВНИРО. Т. 130. Ч. II. С. 33–46.
- Широкова М.Я. 1971. Особенности раннего оогенеза балтийской трески // Тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 35. С. 114–123.
- Широкова М.Я. 1977. Особенности полового созревания самок балтийской трески *Gadus morhua callarias* L. // Вопр. ихтиологии. Т. 17. Вып. 4 (105). С. 650–658.
- Chiasson M., Benfey T., Martin-Robichaud D. 2008. Gonadal differentiation in atlantic cod, *Gadus morhua* L., and haddock, *Melanogrammus aeglefinus* (L.) // Acta ichthyologica et piscatorial. V. 38 (2). P. 127–133.
- Foucher R., Westrheim S. 1990. The Spawning Season of Pacific Cod on the West Coast of Canada // Can. MC Rep. Fish. Aquatic Sci. № 2072. 30 p.
- Hattori T., Sakurai Y., Shimazaki K. 1992. Maturation and reproductive cycle of female Pacific cod in waters adjacent to the southern coast of Hokkaido, Japan // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 58 (12). P. 2245–2252.
- Logerwell E., Neidetcher S. 2009. Spatial and temporal patterns in Pacific cod, *Gadus macrocephalus*, reproductive maturity in the Bering Sea. North Pacific Research Board Project Final Report. 43 p.
- Saborido-rey F., Junquera S. 1998. Histological assessment of variations in sexual maturity of cod (*Gadus morhua* L.) at the Flemish Cap (North-West Atlantic) // ICES Journal of Marine Science V. 55. P. 515–521.
- Sakurai Y., Hattori T. 1996. Reproductive behavior of Pacific cod in captivity // Fish. Sci. V. 62. № 2. P. 222–228.
- Tomkiewicz J., Tybjerg L., Holt N., Hansen A., Broberg C., Hansen E. 2002. Manual to determine gonadal maturity of Baltic cod. DFU rapport. 116-02, Charlottenlund: Danish Institute for Fisheries Research. 49 p.
- Yoon T.H. 1981. Reproductive cycle of female walleye Pollock, *Theragra chalcogramma* (Pallas), in the adjacent waters of Funka, Hokkaido // Bull. Fac. Fish. Hokk. Univ. V. 32. № 1. P. 22–38.