

Научная статья / Original article

УДК 597.555.5

doi:10.15853/2072-8212.2022.65.5-25



ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ, ШКАЛА СТАДИЙ ЗРЕЛОСТИ ГОНАД И ПОЛОВОЙ ЦИКЛ ТИХООКЕАНСКОЙ НАВАГИ *ELEGINUS GRACILIS*, TILESIIUS (GADIFORMES, GADIDAE)

Сергеева Надежда Петровна, Варкентин Александр Иванович

Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский, Россия, sergeeva.n.p@kamniro.ru, varkentin.a.i@kamniro.ru

Аннотация. Проанализирована динамика размеров, массы гонад и гонадосоматического индекса по мере созревания, выяснена размерная структура и состояние ооцитов наваги в яичниках разных стадий зрелости; показан половой цикл наваги; приводится шкала стадий зрелости гонад.

Ключевые слова: тихоокеанская навага, гонады, ооциты, фазы развития, стадии зрелости, шкала, половой цикл

Благодарности: авторы статьи искренне благодарят заместителя руководителя Тихоокеанского филиала ФГБНУ «ВНИРО» А.В. Буслова — организатора работ по исследованию закономерностей полового созревания тресковых рыб в КамчатНИРО, сотрудников лаборатории морских рыб за помощь в сборе материалов. Особую благодарность выражаем сотруднику лаборатории эстуарных и прибрежных экосистем С.Б. Городовской за помощь в изготовлении препаратов гистологических срезов и ценные консультации.

Для цитирования: Сергеева Н.П., Варкентин А.И. Половое созревание, шкала стадий зрелости гонад и половой цикл тихоокеанской наваги *Eleginus gracilis*, Tilesius (Gadiformes, Gadidae) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2022. № 65. С. 5–25.

MATURATION, SCALE OF GONAD MATURATION STAGES AND REPRODUCTIVE CYCLE OF PACIFIC SAFFRON COD *ELEGINUS GRACILIS*, TILESIIUS (GADIFORMES, GADIDAE)

Nadezhda P. Sergeeva, Alexander I. Varkentin

Kamchatka Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO), Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, sergeeva.n.p@kamniro.ru, varkentin.a.i@kamniro.ru

Abstract. Gonad size and weight dynamics and gonad-somatic index in the course of maturation have been analyzed, size structure and condition of oocytes of Pacific saffron cod at different stages of ovary maturation has been clarified. Reproductive cycle has been demonstrated, and scale of gonad maturation stages has been provided.

Keywords: saffron cod, gonads, oocytes, development phases, maturation stages, scale, reproductive cycle

Acknowledgements: the authors sincerely thank the Deputy Head of the Pacific Branch of VNIRO A.V. Buslov, who organized the work on the study of the patterns of sexual maturation of cod fish in KamchatNIRO, employees of the laboratory of marine fish for their help in collecting the materials. We are especially grateful to the employee of the Laboratory of Estuary and Coastal Ecosystems S.B. Gorodovskaya for her help in preparation of histological sections and valuable consultations.

For citation: Sergeeva N.P., Varkentin A.I. Maturation, scale of gonad maturation stages and reproductive cycle of Pacific saffron cod *Eleginus gracilis*, Tilesius (Gadiformes, Gadidae) // The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean. 2022. Vol. 65. P. 5–25. (In Russian)

Исследование закономерностей полового созревания рыб имеет важное значение для выяснения многих популяционных параметров, которые основаны на выявлении визуальных характеристик репродуктивных органов, особенностей развития гамет. В тесной связи с характером развития половых клеток и с особен-

ностями оогенеза у рыб сформирован определенный тип икрометания. По мере развития половых клеток изменяются внешний облик и размеры гонад. Такие связи позволяют составлять шкалы зрелости половых желез, что особенно важно для промысловых видов рыб. Стадии зрелости, кроме визуальных признаков,

характеризуют такие показатели, как размеры и масса гонад, гонадосоматический индекс (ГСИ), размеры ооцитов.

Изучению оогенеза тихоокеанской наваги уделялось гораздо меньшее внимание, чем другим представителям тресковых. Сведения о строении и размерах яйцеклеток можно почерпнуть в немногочисленных работах (Иванков, 1987; Дроздов, Иванков, 2000; Chan et al., 2005). Исследователи, в основном, уделяли внимание строению яиц и качественным различиям при прохождении разных фаз развития периодов вителлогенеза и созревания. Лишь в последней упомянутой работе характеризуются гаметы разных фаз развития, включая превителлогенные ооциты, а стадии развития гонад самок и самцов наваги определены исходя из качественного состояния лидирующих половых клеток, что невозможно осуществить визуально. В результате, авторы рекомендовали использовать 8 стадий развития яичников и 5 стадий развития семенников.

О размерах ооцитов тихоокеанской наваги известно лишь в связи с оценкой плодовитости (IV, IV–V стадии зрелости) (Сафронов, 1986; Трофимов, 2009). Сведений о размерной структуре ооцитов в яичниках других стадий зрелости не встречено.

Для беломорской наваги (*Eleginus navaga*) составлена 6-балльная шкала зрелости гонад (I(I), II, III, IV, V, VI–II), в которой кратко описан внешний вид желез (с фотоизображением) и указывается состав половых клеток соответственно периодам и фазам их развития (Строганов, Жукова, 2020).

Публикации визуальной шкалы зрелости тихоокеанской наваги в литературе не встречено. В КамчатНИРО используется неопубликованная 5-балльная шкала стадий зрелости гонад наваги (II, III, IV, V, VI), предоставленная автором И.К. Трофимовым, где кратко описывается внешний вид яичников и семенников. На практике, кроме упомянутых стадий, в разные годы наблюдатели фиксировали ювенальных особей, VI–II и переходные стадии. Однако проблемы визуального определения некоторых стадий зрелости гонад существуют. Так, в весенне-летний период в «полевых» условиях трудно без дополнительных цитологических исследований отделить рыб II стадии зрелости от VI–II (т. е. являются ли рыбы с гонадами, определенными II стадией зрелости, половозрелыми (принимавшими участие в нересте) или они будут участвовать в предстоящем не-

ресте впервые). Наблюдатели в этом случае руководствуются 6-балльной универсальной шкалой (Сакун, Буцкая, 1963; Макеева, 1992), в которой II стадия объединяет всех рыб с незрелыми гонадами (неполовозрелых и принимавших участие в нересте). Очевидно, что такая ситуация складывается в Карагинском заливе, где по многолетним наблюдениям в апреле–июле в размерной группе 30–35 см среди самцов доля II стадии составляла 52%, а среди самок — 61%, тогда как есть сведения, что доля зрелых рыб при таких размерах превышает 90% (Трофимов, 2009).

Основное внимание уделялось сопоставлению внешнего вида желез, размерной структуры ооцитов. Анализ срезов привлечен как подтверждение той или иной стадии зрелости яичников. Для описания состояния желез самцов использованы литературные данные.

Работа подготовлена с целью выяснения особенностей оогенеза, а также уточнения шкалы визуального определения стадий зрелости гонад с четкими критериями, позволяющими различать в «полевых» условиях самок и самцов с гонадами на разных стадиях зрелости.

Для ее достижения были поставлены конкретные задачи: рассмотреть особенности созревания наваги в онтогенезе; исследовать структуру полового цикла; показать изменения размерной структуры ооцитов в яичниках разных стадий зрелости; указать закономерности сперматогенеза; разработать шкалы стадий зрелости гонад самцов и самок, пригодные для использования в «полевых» условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалами для исследования послужили свежельвовленные особи тихоокеанской наваги из Авачинского залива (включая Авачинскую губу) в разные месяцы 2004–2010 гг. В заливе она встречалась в снюрреводных уловах, в губе навагу облавливали удами рыбаки-любители, а из неводных уловов рыб покупали на рынке.

Для оценки состояния рыб учитывали индивидуальную длину, массу, пол, состояние зрелости гонад, возраст. Длину рыб измеряли с точностью до 0,1 см, массу — до 1 г (у сеголетков — до 0,001 г). Гонады и печень взвешивали на электронных весах с точностью до 0,001 г. Стадии зрелости гонад наваги оценивали по 6-балльной шкале (Сакун, Буцкая, 1963).

ГСИ рассчитывали как процентное отношение массы гонад к массе тушки.

Гистологические срезы яичников выполнены на материалах, собранных из разных районов: в Охотском море — из уловов разноглубинным тралом в январе–марте и июле 2004 г., в бух. Оссора — из вентерных уловов в январе–феврале, срезы гонад молоди анализировали из удебных и неводных уловов в Авачинской губе.

Для уточнения визуального определения стадий зрелости яичников, анализа размерной структуры ооцитов кусочки свежих гонад всех рыб рассматривали под биноклем. Из средней части гонады брали фрагмент величиной не более 0,5 г и 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 4×) или биноклем Olympus SZH10 с регулируемым увеличением от 2× до 3× (объектив GWH10X-D). Отмечали наличие клеток, характерных для периодов оогенеза: прозрачные с желтоватым оттенком, желтковые, овулированные, фолликулярные оболочки. С помощью фотокамеры делали фотографии ооцитов под микроскопом (стадии II, II–III, III, IV, V, VI, VI–II) при увеличении 4×. В яичниках всех самок измеряли наибольший диаметр трех превителлогенных яйцеклеток (объектив 4×) с помощью цифровой камеры для микроскопа (DCM35 (350K pixels, USB2.0)). Цену деления шкалы на экране монитора определяли с помощью окуляр-микрометра. У части самок с гонадами на стадиях зрелости от II–III до V измеряли диаметры не менее 50 ооцитов периода вителлогенеза, фаз созревания, а у неполовозрелых — все ооциты, отображенные на экране, число которых варьировало от 41 до 162 шт. В таблице 1 показан объем материала, использованный для характеристики размерной структуры ооцитов. Количество анализируемых рыб разных стадий зрелости указано в соответствующих таблицах.

Для характеристики особенностей гаметогенеза самок наваги и изучения строения яйцеклеток в гонадах разных стадий зрелости применяли гистологические методики. Собранные и фиксированные в жидкости Буэна фрагменты гонад самок подвергали стандарт-

ной обработке (Елисеев, 1959). Материал проводили через спирты возрастающей концентрации, хлороформ, смесь парафина-хлороформа. Срезы гонад толщиной 5–7 мкм помещали на предметное стекло и окрашивали железным гематоксилином по методике Гейденгайна (Волкова, Елецкий, 1982). Снимки срезов гонад выполняли при увеличении 4×, а отдельные характерные ооциты разных фаз и ступеней развития — при 10× и 40×.

Следует отметить, что приводимые в различных литературных источниках сведения о размерах половых клеток касаются диаметра фиксированных ооцитов либо измерений на гистологических срезах. В процессе работы измерили диаметры одних и тех же 50 желтковых ооцитов у 7 самок IV стадии зрелости до фиксации в 4%-м растворе формальдегида и спустя один месяц. Оказалось, что средний диаметр у фиксированных ооцитов на 3,8–6,6% (в среднем — 5,0%) меньше, чем до фиксации.

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.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Навага в Петропавловско-Командорской подзоне распространена на всем протяжении шельфа. Наиболее часто встречается в уловах при ведении промысла минтая в южной части Авачинского залива и у берегов Юго-Восточной Камчатки (Новикова, 2020). В 2014–2020 гг. добывалось в среднем около 34 т наваги. Судя по величине промышленных уловов, навага в упомянутой подзоне не обладает значимым запасом, однако этот вид присутствует и в уловах рыбаков-любителей в Авачинском заливе и озерах Нерпичье и Калыгирь. Популяционный статус наваги в подзоне не определен, но считается, что этот вид образует множество локальных популяций (Сафронов, 1986; Антонов, 2011).

Зимой навага подходит к берегам на малые глубины, где происходит нерест. Икрометание может проходить в лагунах и бухтах как по открытой воде, так и когда она покрыта шугой. Период нереста непродолжительный — около

Таблица 1. Количество измеренных ооцитов наваги Авачинского залива
Table 1. Number of measured oocytes of saffron cod in the Avacha Bay

Стадия зрелости / Stage of maturity	Juv	II	II–III	III	III–IV	IV	V	VI	IV–II	Bcero / Total
Кол-во ооцитов / Number of oocytes	829	1088	200	534	289	347	224	–	186	3697
Кол-во рыб / Fish number	14	13	4	12	6	6	4	–	3	62

20 дней. Размножение протекает при отрицательной температуре воды (минус 1,7–1,8 °C). После нереста навага откармливается также вблизи берегов, в лиманах, бухтах, мелководных заливах. Для нагула навага предпочитает прогретые районы с глубинами не более 50 м (Сафронов, 1986; Трофимов, 2008). Осенью скопления перемещаются из прибрежной зоны на глубину (Антонов, 2011). Молодь наваги придерживается преимущественно прогретых прибрежных мелководных участков, богатых кормом, однако с похолоданием она мигрирует на большие глубины (100–200 м) или концентрируется в приустьевых участках рек с температурой воды, близкой к 0 °C (Сафронов, 1986; Трофимов, 2014).

Общие представления о развитии гамет наваги

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 изучающие оогенез тресковых рыб (Сорокин, 1957; Широкова, 1971, 1977; Христофоров, 1978; Лисовенко, 2000; Сергеева и др., 2011; Сергеева, Варкентин, 2016; и др.) Учитывая уровень современных знаний об оогенезе рыб, Д.А. Чмилевский (2003) представляет следующую схему развития ооцита. Весь процесс развития ооцита делится на пять периодов:

- 1) период митотического размножения, появление гониев;
- 2) период начала мейотических преобразований хромосом;
- 3) период протоплазматического роста, превителлогенез (фазы молодого ооцита и ооцита с однослойным фолликулом);
- 4) период трофоплазматического роста, вителлогенез (фазы вакуолизации цитоплазмы, первичного накопления желтка, интенсивного накопления желтка, завершающего рост ооцита);
- 5) период созревания (фазы миграции ядра, гомогенизации, гидратации, овуляции).

В данной работе первые два периода не рассматриваются.

В исследованиях японских ученых развитие яйцеклеток наваги от оогонии до зрелого ооцита подразделяется на 10 стадий: хроматинового ядрышка, ранняя перинуклеарная, поздняя перинуклеарная, желточных пузырьков, начальная желточная, вторичная желточная, третичная желточная, миграции ядра, предзрелая, зрелого ооцита (Chan et al., 2005). Как видно, схемы развития ооцитов отличаются лишь структурированностью: в отечественных исследованиях этот процесс делится на периоды, которые подразделяются на фазы, в иностранных — на стадии развития.

У полициклических рыб с единовременным икрометанием, к которым относится навага (Покровская, 1960; Сафронов, 1986; Новикова, 2002), развитие ооцитов протекает по прерывистому типу, который характеризуется обособлением и ростом группы ооцитов, предназначенных к вымету, от резервного фонда клеток. Вителлогенные ооциты развиваются относительно синхронно, и после их обособления пополнения фонда не происходит вплоть до момента икрометания (Овен, 1976; Макеева, 1992; Chan et al., 2005).

У тихоокеанской наваги наблюдаются прерывистый оогенез и синхронный характер вителлогенеза и созревания ооцитов текущего фонда (Овен, 1976; Макеева, 1992; Chan et al., 2005).

Считается, что первичные половые клетки формируются на ранних этапах эмбрионального развития (Дроздов, Иванков, 2000; Чмилевский, 2003). 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, начинается 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 имеют асимметрично расположенное ядро. В кариоплазме появляются ядрышки, зоны локализации рибонуклеиновой кислоты становятся заметными по интенсивности окрашивания ци-

топлазмы (рис. 1А). Размеры их у разных особей не превышали 60–80 мкм.

Характерный признак перехода ооцита в фазу однослойного фолликула — образование циркумнуклеарного (перинуклеарного, периферического) кольца и существенное увеличение размеров клеток. По краю ядерной зоны располагаются ядрышки. На срезах ядро располагается в центре ооцита либо асимметрично. В начале кольцо занимает значительную часть цитоплазмы, его толщина достигает до 14 мкм, к концу фазы кольцо располагается ближе к оболочке ооцита и становится более тонким (рис. 1Б). В течение этой фазы развития происходит формирование двухслойной оболочки ооцита: внутренней желточной и внешней — фолликулярной. На срезах слои оболоч-

ки отслаивались друг от друга, создавая как бы кружевную оболочку (рис. 1Б).

Диаметр нефиксированных ооцитов, в которых впоследствии на срезах отмечали ооциты этой фазы развития, равнялся 114–228 мкм.

На отдельных срезах наблюдаются «полые образования», похожие по структуре на вакуоли (рис. 1В), но значительных размеров. Размеры вакуолей у наваги варьируют от 6,4 до 10,2 мкм (Иванков, 1987). На срезах в наиболее крупных ооцитах со сформированным кольцом диаметром более 192 мкм вблизи ядра располагались 1–5 «образований», размеры которых достигали 24 мкм. Затем число их на срезе увеличивалось, но размеры уменьшались. Когда в периферической зоне цитоплазмы ооцита с внутренней стороны кольца появляется редкая цепочка вакуо-

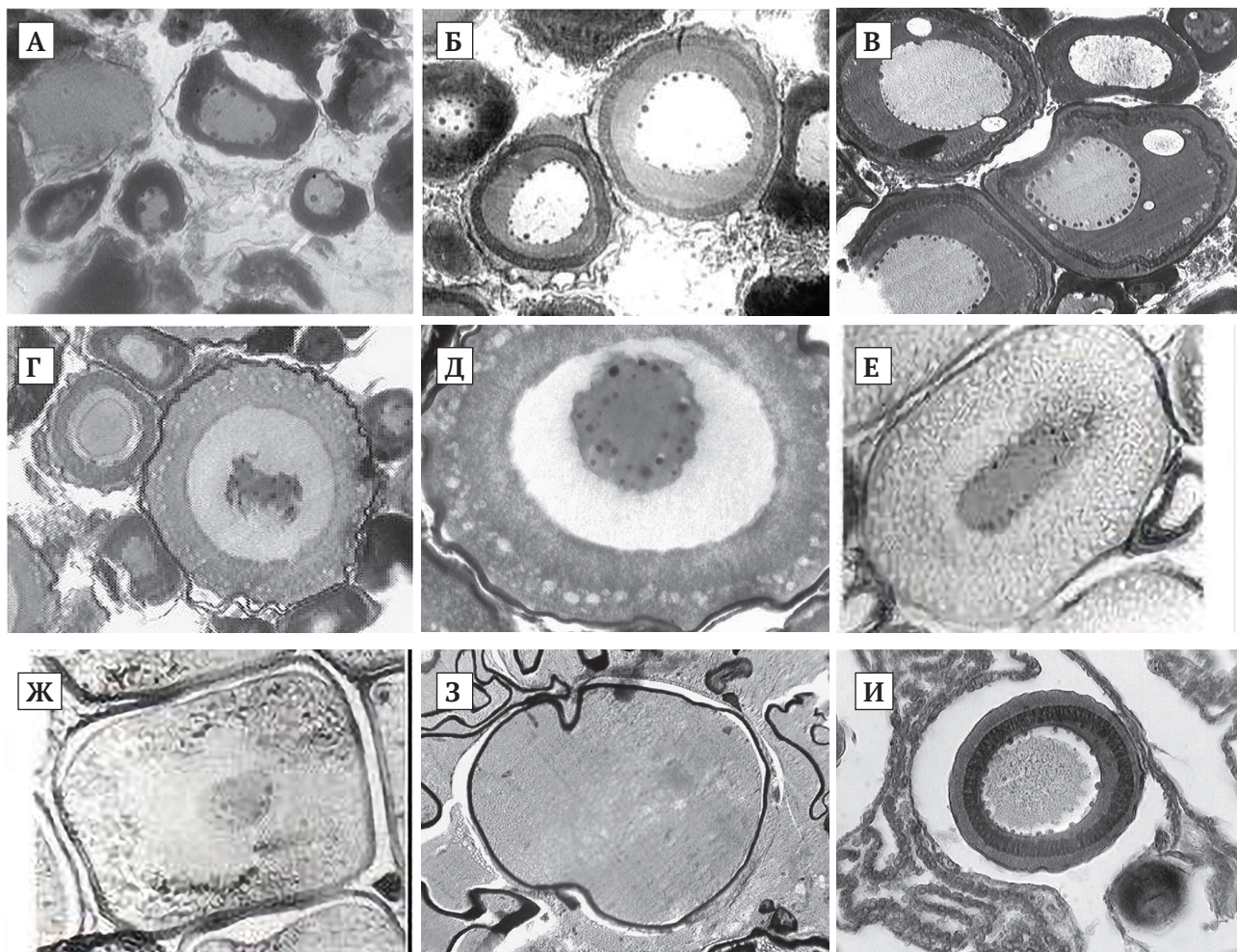


Рис. 1. Ооциты наваги разных фаз развития. А — молодые ооциты; Б — ооциты фазы однослойного фолликула; В — ооциты фазы однослойного фолликула с «образованиями»; Г — ооцит фазы вакуолизации; Д — ооцит фазы начального накопления желтка; Е — ооцит фазы интенсивного накопления желтка (Chan et al., 2005); Ж — наполненный желтком ооцит (Chan et al., 2005); З — ооцит фазы созревания; И — ооцит фазы однослойного фолликула у отнерестившейся самки

Fig. 1. Oocytes of saffron cod of different developmental phases. А — young oocytes; Б — oocytes of the single follicle phase; В — oocytes of the single follicle phase with "formations"; Г — oocyte of the vacuolization phase; Д — oocyte of the initial yolk accumulation phase; Е — oocyte of the intensive yolk accumulation phase (Chan et al., 2005); Ж — yolk-filled oocyte (Chan et al., 2005); З — oocyte of the maturation phase; И — oocyte of the single follicle phase in a spent female

лей (фаза вакуолизации), эти «образования» не встречались (рис. 1Г). Подобные «образования» описаны в протоплазматических ооцитах сельди оз. Виллой (п-ов Камчатка) (Седова и др., 2003). Авторы считают, что они являются вакуолями, возникающими вследствие начала резорбции. Мы полагаем, что эти «образования» — нормальное явление, во всяком случае, на срезах не наблюдали ооцитов этой фазы развития с признаками резорбции. Заметим, что в ооцитах минтая и трески подобных «образований» не отмечалось (Сергеева и др., 2011; Сергеева, Варкентин, 2016).

Вскоре с внутренней стороны вакуолей формируются мелкие гранулы желтка (рис. 1Д), которые постепенно заполняют весь ооцит. Ооцит проходит фазы первичного и интенсивного накопления желтка и наполненного желтком ооцита (рис. 1Е–Ж).

По достижении ооцитами последней фазы желточного накопления и увеличения до дефинитивных размеров наступает период созревания. В фазе гомогенизации в ооцитах происходит миграция ядра к анимальному полюсу и слияние гранул желтка сначала в глыбки, а в конце процесса формируется одна большая глобула (рис. 13).

В фазе гидратации наблюдается оводнение ооцита за счет внутриполостной жидкости.

Цвет ооцита меняется, у наваги он становится янтарно-желтым. При этом размеры ооцитов еще более увеличиваются, фолликулярная оболочка истончается. Наконец, наступает момент, когда фолликул разрывается. Овулировавшие яйцеклетки концентрируются в овариальной полости вдоль каждой доли яичника.

В период превителлогенеза диаметр ооцитов увеличивается от 16 до 215 мкм, т. е. в 13 раз, а за период вителлогенеза — не менее чем в 3 раза (до 957 мкм). В течение фаз гидратации и овуляции размеры яиц увеличиваются в 1,5 раза.

Процесс развития мужских половых клеток включает четыре периода (Сакун, Буцкая, 1963; Макеева, 1992):

- 1) период размножения сперматогоний;
- 2) период роста (сперматогонии становятся сперматоцитами I порядка);
- 3) период созревания (сперматоциты делятся и превращаются в сперматиды);
- 4) период формирования спермиев.

А. Чэн с соавт. (Chan et al., 2005) в развитии мужских половых клеток различают шесть стадий: первичные сперматогонии, вторичные сперматогонии и сперматоциты, сперматиды, преднерестовая, нерестовая, посленерестовая (рис. 2).

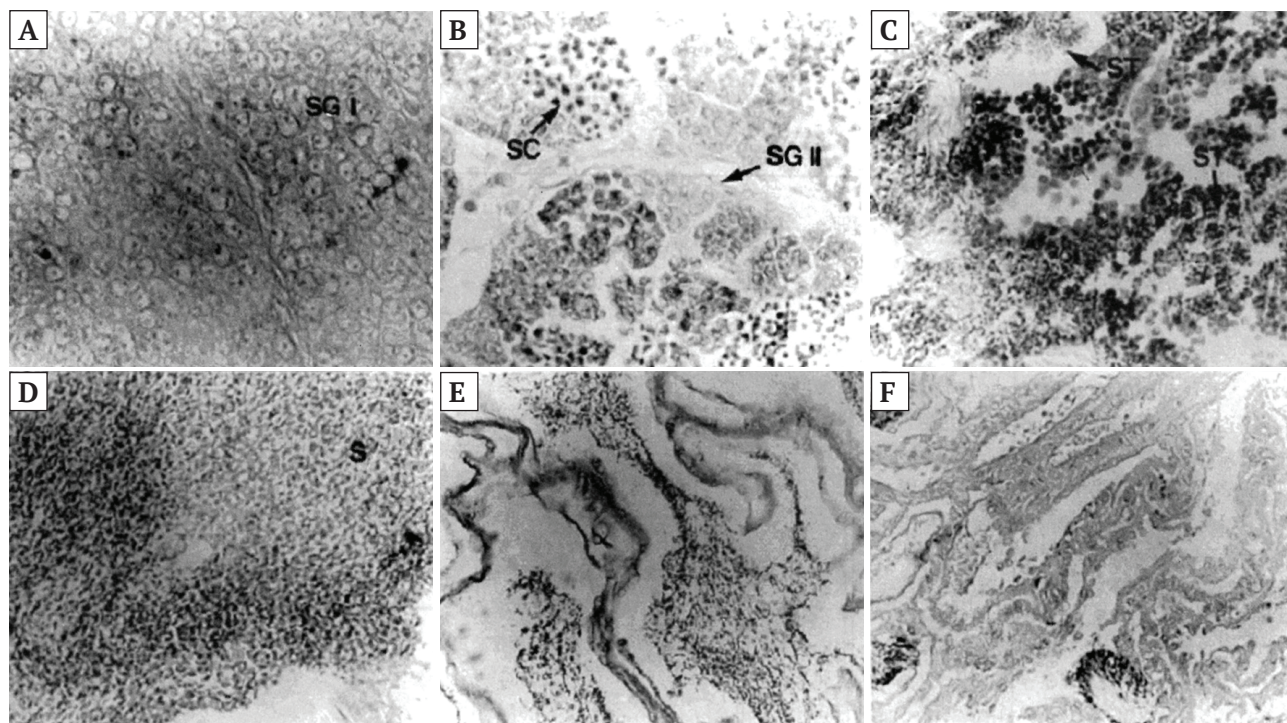


Рис. 2. Гистологические срезы семенников наваги вод о. Хоккайдо разных стадий развития (Chan et al., 2005). А — первичные сперматогонии; В — вторичные сперматогонии и сперматоциты; С — вторичные сперматоциты и сперматиды; D — преднерестовая стадия; E — нерестовая стадия; F — посленерестовая стадия

Fig. 2. Histological sections of testes of saffron cod on Hokkaido waters of different developmental stages (Chan et al., 2005). A — primary spermatogonia; B — secondary spermatogonia and spermatocytes; C — secondary spermatocytes and spermatids; D — pre-spawning stage; E — spawning stage; F — post-spawning stage

Ранее рассматривали особенности развития половых клеток у самцов другого родственного представителя дальневосточных тресковых рыб — минтая (Сергеева и др., 2011). Развитие клеток у наваги протекает аналогично минтаю. Общая схема развития такова. В период размножения происходят митотические деления сперматогониев, в результате число их в цистах (ампулах) возрастает, а размеры уменьшаются. Далее наблюдается увеличение размеров сперматогониев, их деление и превращение в сперматоциты. Затем происходят еще два деления мейоза, и образуются более мелкие клетки — сперматиды. В период формирования спермиев из каждой сперматиды развивается один сперматозоид. Затем спермии мигрируют в семенные каналцы, где происходит их разжижение и вымет спермы. Выведение спермы из семенников у рыб происходит порционно (Макеева, 1992).

Закономерности созревания наваги

Продолжительность отдельных стадий зрелости половых желез влияет на характер половых циклов. Время наступления половой зрелости зависит прежде всего от продолжительности I и II стадий зрелости, т. е. от продолжительности периода превителлогенеза (протоплазматического роста ооцитов). Продолжительность этих стадий зрелости связана со скоростью процесса протоплазматического роста ооцитов, который может различаться у родственных видов рыб. У авачинской наваги он длится немногим более года от выклева (до июля), а у трески и минтая восточнокамчатских популяций — 4–5 лет (Полутов, Токранов, 1978; Антонов, Золотов, 1987; Сергеева, Варкентин, 2016). Ежегодность нереста обеспечивается тем, что развитие половых клеток для очередного нерестового периода начинается у половозрелых рыб не с оогоний, а с ооцитов, закончивших протоплазматический рост. У половозрелых рыб всегда присутствуют ооциты этого периода развития, а также гонии, которые пополнят фонд в последующем.

Как первое, так и массовое созревание наваги Авачинской губы наступает на втором году жизни. Наименьшая длина созревающих самцов составляет 19 см, самок — 21 см. Массовое созревание первых происходит при длине 20 см, вторых — 23 см (Трофимов, Сергеева, 2014).

Самки

Состояние гонад у неполовозрелых особей

Ювенальную стадию навага проходит в течение первого года жизни. Так, у сеголеток дли-

ной 11,1–11,8 см, пойманных в августе–сентябре у берегов Западной Камчатки, пол можно было определить только с помощью бинокля. Яичники парные, закрытого типа, имели вид очень тонких тяжей, прикрепленных к дорзальной стенке задней части полости тела. Основная часть яйцеклеток представлена гониями, расположенными группами. Присутствуют молодые ооциты, которые на срезе имели форму в виде овала, капли, веретена. Яйцевые пластинки не сформированы.

На начальной ступени развития находились ооциты самки наваги Авачинского залива длиной 12,5 см в июле. Все яйцеклетки имели неправильную форму. Диаметр клеток не превышал 79,8 мкм, размер ядра — 36,5 мкм. Ядро расположено асимметрично, цитоплазма интенсивно окрашена, ее слой сравнительно небольшой, в наиболее крупных клетках в слое цитоплазмы видны включения. По своей структуре и интенсивности окраски яйцеклетки соответствовали фазе молодого ооцита. Самок с яйцеклетками такого состояния В.П. Сорокин (1957) и Ф.Е. Алексеев, Е.А. Алексеева (1996) рекомендуют относить к I стадии зрелости, да и визуальное определение пола без помощи оптики едва ли возможно. Это возможно при длине 12 см и более. Размеры ооцитов у таких рыб не превышают 114 мкм, более 60% составляют ооциты размерами до 50 мкм (рис. 3).

У неполовозрелой наваги Авачинского залива масса гонад самок длиной 10,7–20,0 см изменялась от 0,03 до 0,60 г (табл. 2). ГСИ варьировал в пределах 0,3–0,8% при среднем значении 0,5%. Яичники маленькие, но уже хорошо заметные, имели вид почти бесцветных или чуть желтоватых пузырьков длиной до 1 см. Заметна только главная артерия доли гонады. Диаметр наиболее крупных ооцитов у особей изменялся от 90,1 до 152,1 мкм, составляя в среднем 114,5 мкм. Все ооциты оптически прозрачны, яйценозные пластины плотные (рис. 4А). С увеличением длины самок возрастала масса гонад, увеличивались размеры ооцитов (рис. 5, 6). Максимальный диаметр ооцитов в ноябре–марте у особи длиной 15,9 см составил 152,1 мкм. Анализ срезов гонад показал, что превителлогенные ооциты находились на разных ступенях развития. В марте у особи длиной 12,5 см присутствовали яйцеклетки фазы молодого ооцита, имели разнообразную форму с асимметрично расположенным ядром. Диаметр ядра достигал 62,5% от размера ооцита (рис. 7А). В июле у особи длиной 17,4 см яй-

ценосные пластины сформированы. Цитоплазма окрашена в темный цвет, в отличие от более светлоокрашенной кариоплазмы. Диаметр ооцита достигал 83,6 мкм, размеры ядра составляли 53,9%. С внутренней стороны ядерной мембраны видны ядрышки (рис. 7Б). В это же время в яичнике рыбы длиной 20,5 см у значительной части ооцитов перинуклеарное кольцо сформировано (рис. 7В). На срезах их диаметр достигал 133,0 мкм.

Обращает внимание незначительное увеличение размеров ооцитов у сеголеток и годовиков наваги (табл. 3). Это связано с тем, что в зимние месяцы навага практически не растет. Так, наблюдения за навагой Авачинской губы свидетельствовали о незначительном приросте длины рыб одной генерации: всего 0,3 см за 4 месяца (Василец, Доценко, 2003). Значительное

увеличение размеров ооцитов наблюдалось в июле. В это время отмечается начало вакуолизации наиболее крупных ооцитов. Сходные сроки появления ооцитов фазы вакуолизации (август) отмечали А. Чэн с соавт. (Chan et al., 2005) у наваги из вод о. Хоккайдо.

Состояние гонад половозрелых рыб

У полициклических видов рыб происходит постоянное пополнение резервного фонда половых клеток за счет митотических делений оогониев. Вследствие этого потенциальная плодовитость формируется каждый раз в начале нового цикла развития вителлогенных ооцитов. Причем на путь трофоплазматического роста вступают ооциты только со сформированным циркумнуклеарным кольцом.

Переход гонад во II–III стадию зрелости характеризуется появлением вителлогенных

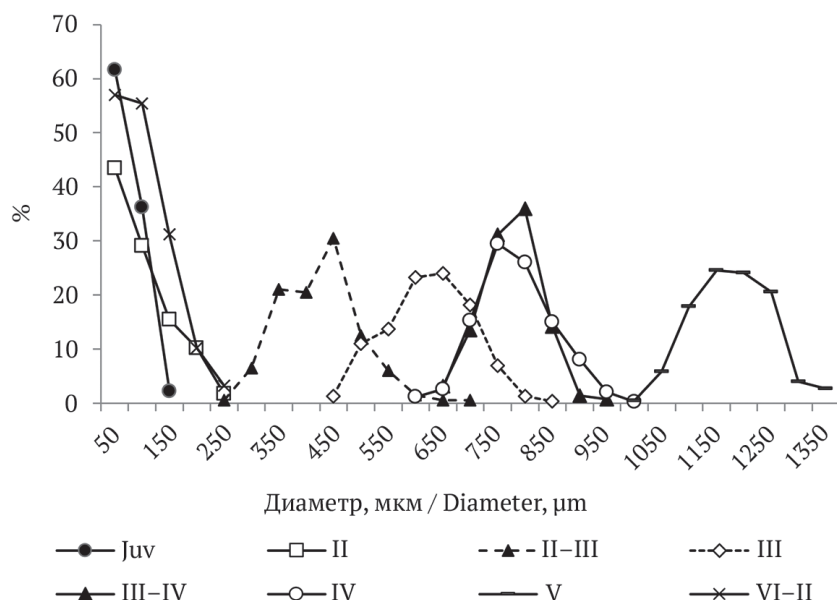


Рис. 3. Размерная структура ооцитов наваги в гонадах разных стадий зрелости
Fig. 3. Size structure of saffron cod oocytes in gonads of different stages of maturity

Таблица 2. Длина, масса гонад, ГСИ самок и размеры ооцитов наваги Авачинского залива разных стадий зрелости (мин.–макс. (среднее))

Table 2. Length, gonad weight, GSI of females and diameters of saffron cod oocytes in the Avacha Bay at different stages of maturity (min.-max. (mean))

Стадия Stage	Кол-во рыб Fish number	Длина рыб, см Fish length, cm	Масса гонад, г Gonad weight, g	ГСИ, % GSI, %	Диаметр ооцитов, мкм / Oocyte diameter, μ m	
					Превителлогенные* Previtellogenic	Вителлогенные Vitellogenic
II	63	10,7–20,0 (16,1)	0,03–0,6 (0,13)	0,3–0,8 (0,5)	90,1–152,1 (114,5)	—
II–III	8	20,5–23,9 (22,4)	1,9–3,3 (2,4)	1,5–4,0 (3,3)	125,5–136,5 (131,0)	234,8–690,0 (401,8)
III	40	20,5–35,7 (25,9)	2,0–26,0 (10,4)	1,8–9,5 (5,6)	138,8–188,8 (166,1)	413,8–759,5 (627,7)
III–IV	12	27,4–41,9 (30,2)	10,9–36,9 (19,7)	7,7–15,0 (12,0)	153,0–187,0 (167,3)	616,0–932,7 (768,8)
IV	9	24,8–35,1 (30,4)	15,1–40,1 (25,4)	10,9–35,6 (16,5)	162,3–222,3 (186,6)	557,6–867,4 (767,3)
V	4	26,3–31,6 (29,3)	15,8–60,6 (36,6)	13,2–35,6 (22,5)	171,5–203,0 (186,0)	993,6–1329,9 (1169,5)
VI	26	23,9–39,5 (26,5)	2,2–17,1 (3,8)	2,9–5,3 (3,7)	172,0–214,9 (180,7)	—
VI–II	19	23,0–41,4 (27,8)	0,9–8,7 (3,2)	0,7–6,6 (2,6)	167,5–228,0 (194,1)	—

* — указаны максимальные размеры превителлогенных ооцитов (the maximum sizes of previtellogenic oocytes are given)

ооцитов фазы вакуолизации и дальнейшего их развития в фазе начала отложения желтка. У самок, имеющих половые клетки этих фаз развития, начинается этап полового созревания. Гонады становятся оранжево-красными, на ощупь мягкими. Оболочка яичника тонкая. Ооциты очень мелкие, видны с трудом. При просмотре с помощью бинокля ооциты желтого оттенка, в них просматриваются ядро и круглые включения (очевидно, вакуоли). Краевая зона ооцитов светлее, чем центральная (рис. 4Б). Диаметр лидирующих ооцитов у разных самок варьировал от 322,3 до 483 мкм. Ооциты «резервного» фонда остаются прозрачными, максимальные размеры их у разных самок изменялись от 125,5 до 136,5 мкм.

О времени начала вителлогенеза можно судить по размерам и состоянию половых клеток авачинской наваги в июле 2004 г. и августе 2005 г. В июле у особи длиной 21,5 см вместе с прозрачными ооцитами под микроскопом видны более крупные яйцеклетки правильной формы с желтоватым оттенком. Диаметр таких клеток достигал 275 мкм. Согласно В.Н. Иванкову (1987), на срезах размеры ооцитов наваги фазы

вакуолизации составляют 240–255 мкм. Анализ наших срезов показал, что в августе у рыб длиной 25,5–28,5 см ооциты находились на заключительной стадии превителлогенеза, лишь в отдельных яйцеклетках обнаруживались редкие вакуоли, расположенные с внутренней стороны уже слабо заметной перинуклеарной зоны. Сразу вслед за образованием цепочки вакуолей, с их внутренней стороны появляется очень мелкая «сыпь» желтка (Дроздов, Иванков, 2000). У более крупных особей авачинской наваги длиной 33,8–45,5 см в ооцитах диаметром 328–400 мкм отмечалось отложение желточных гранул уже в июле. Сходные сроки появления ооцитов фазы вакуолизации и начального отложения гранул отмечали А. Чэн с соавт. (Chan et al., 2005) у наваги из вод о. Хоккайдо.

У наваги не все клетки, достигшие фазы однослойного фолликула, одновременно образуют вакуоли. У одной и той же рыбы на срезах кроме молодых ооцитов и гоний присутствуют ооциты этих фаз развития (рис. 8А). Таким образом, в яичниках II–III стадии зрелости комплекс ооцитов представлен молодыми ооцитами, однослойными фолликулами, ооцитами

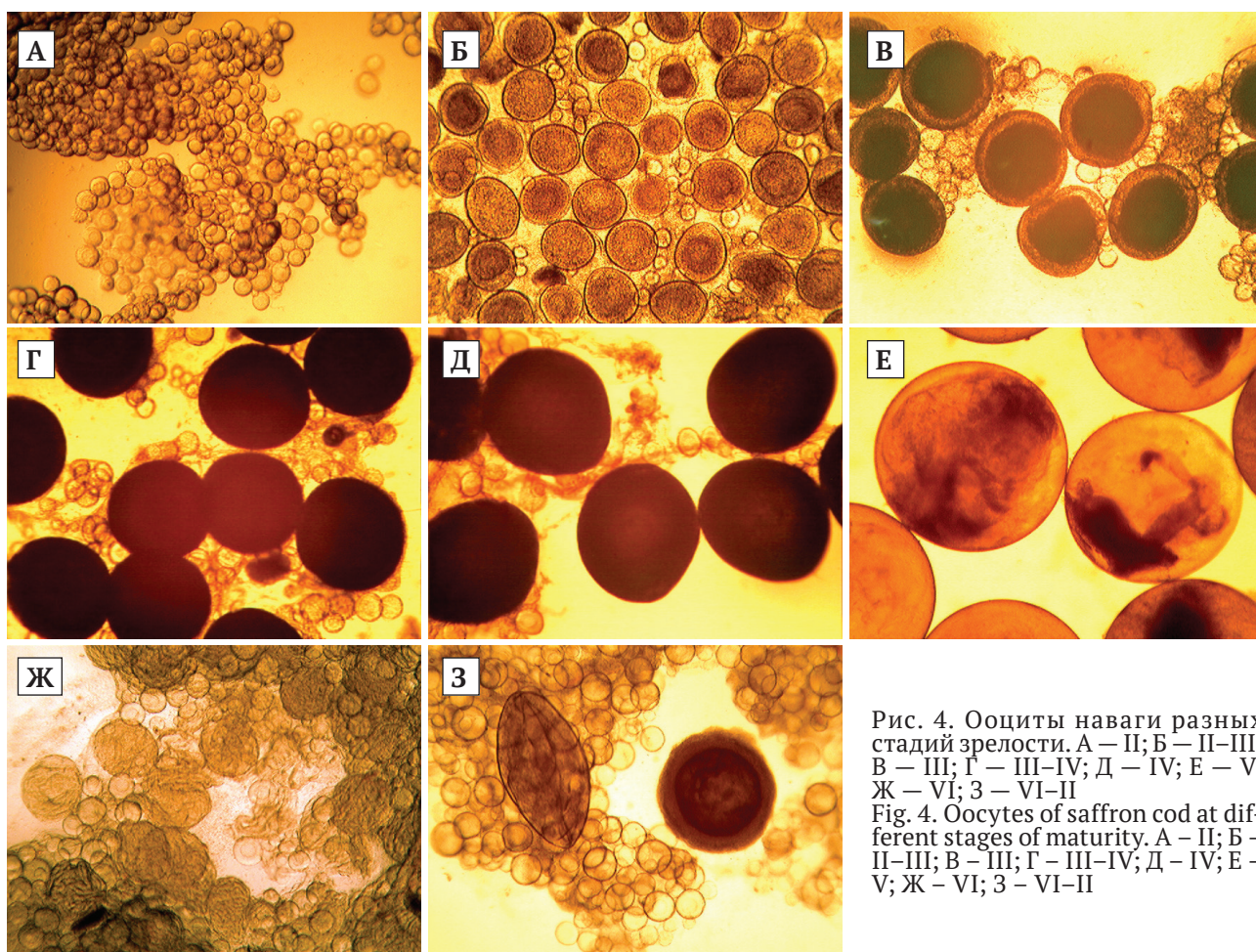


Рис. 4. Ооциты наваги разных стадий зрелости. А – II; Б – II–III; В – III; Г – III–IV; Д – IV; Е – V; Ж – VI; З – VI–II
Fig. 4. Oocytes of saffron cod at different stages of maturity. А – II; Б – II–III; В – III; Г – III–IV; Д – IV; Е – V; Ж – VI; З – VI–II

фаз вакуолизации и начального накопления желтка.

Яичники самок III стадии зрелости имеют оранжево-красный цвет, передний край гонады выглядит заостренным. Железы занимают до половины полости тела. Так, у самки длиной 24,7 см длина гонады равнялась 4 см. Кровенос-

ные сосуды крупные, икринки различимы. Происходит накопление желтка в ооцитах. Масса гонад варьировала от 2,0 до 26,0 г, ГСИ изменялся в диапазоне 1,8–9,5%, составляя в среднем 5,6%.

При просмотре под микроскопом краевая зона ооцита светлее, чем в середине (рис. 4В).

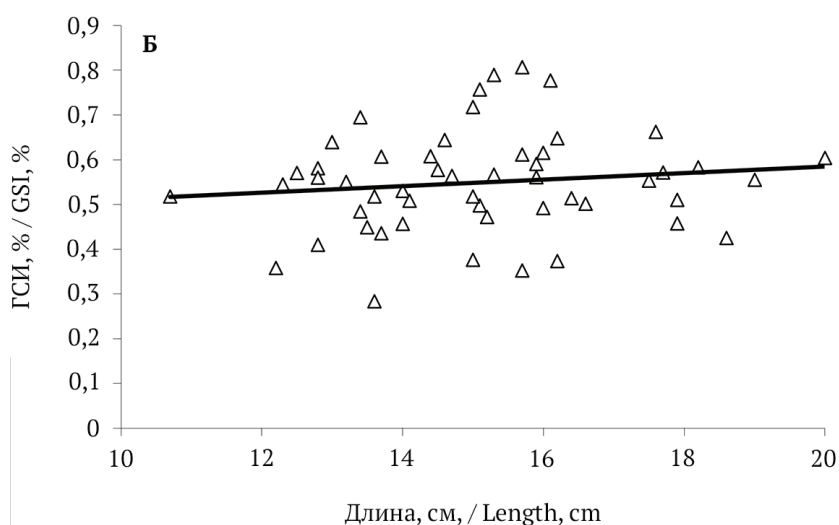
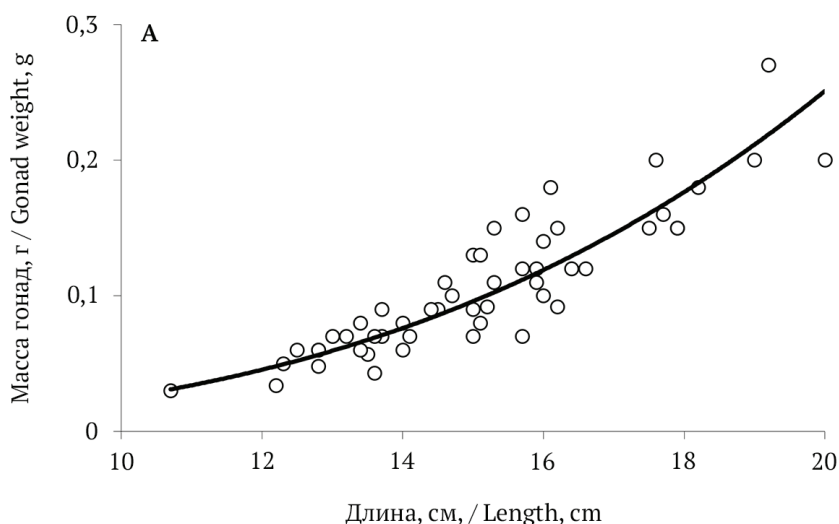


Рис. 5. Масса гонад (А) и ГСИ (Б) неполовозрелых самок наваги разной длины в ноябре–феврале Fig. 5. Gonad weight (А) and GSI (Б) of immature saffron cod females of different lengths in November–February

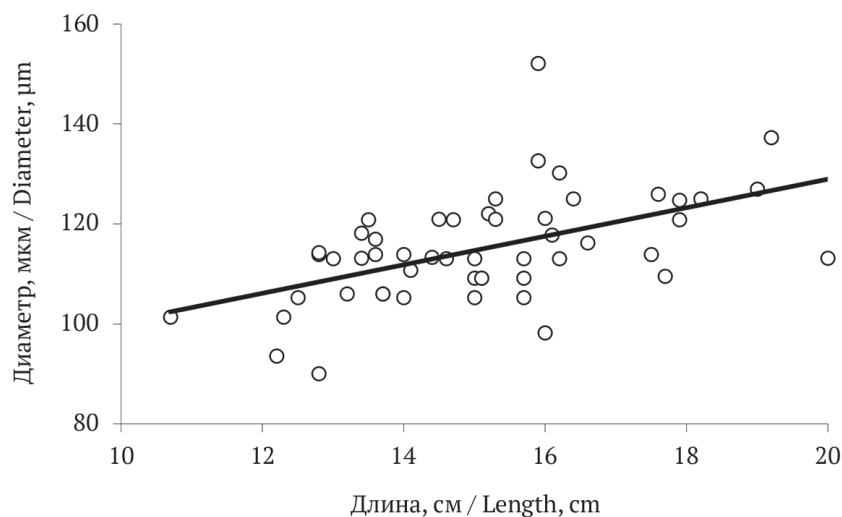


Рис. 6. Максимальный диаметр ооцитов неполовозрелой наваги разной длины в ноябре–феврале Fig. 6. Maximum diameter of oocytes of immature saffron cod of different lengths in November–February

Диаметр ооцитов у самок изменялся от 413,8 до 759,5 мкм, равняясь в среднем 627,7 мкм. У отдельных рыб размах колебаний диаметра желтковых ооцитов составлял в среднем 197 мкм. Размеры лидирующих в развитии превителлогенных ооцитов варьировали от 138,8 до 188,8 мкм.

В яичниках III стадии зрелости лидирующие ооциты представлены ооцитами фаз начального и интенсивного отложения желтка (рис. 8Б). Между яйцеклетками фаз желточного накопления находились молодые ооциты и однослойные фолликулы, которые располагались небольшими группами или цепочкой вдоль оболочки вителлогенного ооцита.

Масса гонад самок, стадия зрелости которых определена переходной стадией III–IV, колебалась в пределах 10,9–36,9 г. ГСИ в среднем равнялся 12,0% при вариациях от 7,7 до 15,0%. Размах колебаний размеров желтковых ооцитов находился в пределах 616,0–932,7 мкм, составляя в среднем 768,8 мкм. Такие ооциты темные, в них краевая зона заполнена желточными включениями. Превителлогенные клетки остаются в прежнем состоянии, представлены молодыми ооцитами и ооцитами фазы однослойного фолликула.

У наваги IV стадии зрелости яичники приобретают желтый цвет, упругие, передний край

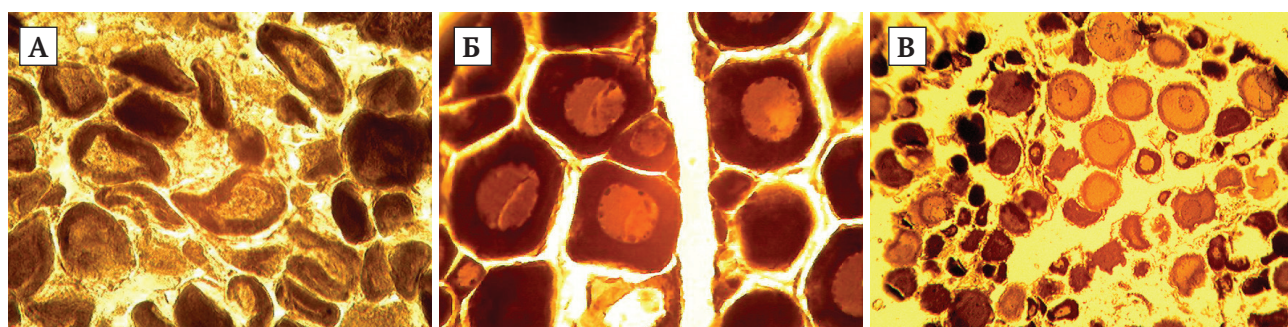


Рис. 7. Гистологические срезы гонад неполовозрелых самок наваги. А — 12,5 см ($\times 40$); Б — 17,4 см ($\times 40$); В — 20,5 см ($\times 10$)

Fig. 7. Histological sections of the gonads of immature female saffron cod. А — 12.5 cm ($\times 40$); Б — 17.4 cm ($\times 40$); В — 20.5 cm ($\times 10$)

Таблица 3. Длина и масса гонад самок наваги Авачинского залива, максимальный диаметр ооцитов в разные месяцы на первом-втором годах жизни (мин.–макс. (среднее))
Table 3. The length and weight of the gonads of saffron cod females in Avacha Bay and the maximum diameter of oocytes in different months during the first and second years of life (min.-max. (average))

Месяц Month	Длина, см Length, cm	Кол-во рыб, экз. Number, ind.	Возраст, лет Age, years	Масса гонад, г Gonad weight, g	Максимальный диаметр ооцита, мкм Maximum diameter of oocyte, μm
Июль / July	12,5	1	0+	–	80
Октябрь / October	14,3–16,3 (15,2)	6	0+	0,06–0,10 (0,09)	100–114 (109)
Ноябрь / November	12,2–16,2 (13,9)	6	0+	0,03–0,09 (0,06)	90–133 (117)
Январь / January	13,4–20,0 (16,1)	13	1	0,06–0,20 (0,13)	105–133 (120)
Февраль / February	10,7–19,2 (14,9)	33	1	0,03–0,27 (0,11)	98–152 (114)
Март / March	12,6–16,1 (14,7)	11	1	0,02–0,10 (0,06)	86–114 (103)
Июль / July	18,8–24,0 (21,2)	4	1+	–	225–275
Октябрь / October	20,5–24,0 (23,2)	8	1+	–	370–740 (565)*
Ноябрь / November	21,0–34,4 (28,1)	17	1+	4,20–21,54 (15,35)	702–957 (833)*
Январь / January	24,8–26,4 (25,6)	2	2	15,69–29,64 (22,67)	851–957 (904)*
	26,3–31,6 (29,1)	4	2	15,82–59,09 (36,24)	1163–1330 (1242)**
Февраль / February	23,9–28,2 (25,9)	29	2	1,87–5,50 (3,53)	137–215 (180)
Март / March	31,5–41,4 (35,0)	3	–	3,27–8,67 (5,15)	197–228 (216)

* — желтковые ооциты (yolk oocytes)

** — овулированные (ovulated oocytes)

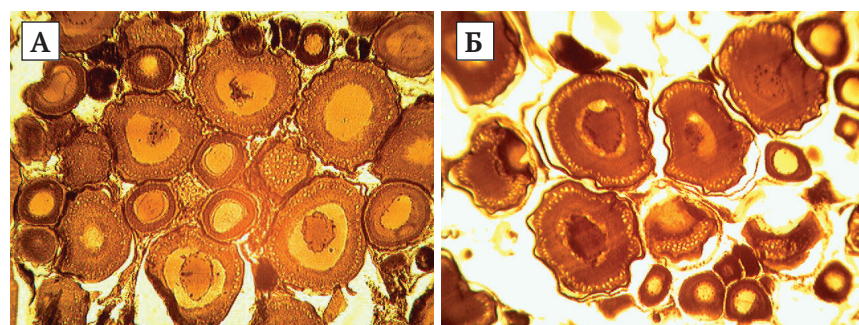


Рис. 8. Гистологический срез яичников наваги. А — длина рыбы 44,0 см, стадия зрелости II–III; Б — 33,8 см, стадия зрелости III
Fig. 8. Histological section of saffron cod ovaries. А — fish length 44.0 cm, maturity stage II–III; Б — 33.8 cm, maturity stage III

обеих лопастей становится округлым. Железы занимают более половины полости тела. У особи длиной 24,8 см длина гонады составляла около 7 см. Масса гонад у особей длиной 24,8–35,1 см изменялась от 15,1 до 40,1 г. ГСИ варьировал между 10,9 и 35,6%, при среднем показателе 16,5%. Средний диаметр ооцитов по сравнению с предыдущей группой (III–IV) остался прежним (см. табл. 2).

Желтковые ооциты при просмотре с помощью оптики темные, совершенно непрозрачные. Диаметр их колебался от 557,6 до 867,4 мкм, составив в среднем 767,3 мкм. Размах колебаний размеров яйцеклеток у отдельно взятых самок не превышал 279 мкм, в среднем 173 мкм. В ооцитах, достигших терминальных размеров, начинается процесс миграции ядра к анимальному полюсу ооцита и образования глобул. Диаметр наиболее крупных клеток периода превителлогенеза увеличивается по сравнению с таковым на стадиях III и III–IV. Это свидетельствует о росте и развитии ооцитов, хотя они соответствуют тем же фазам.

По достижении V стадии зрелости перед нерестом гонады занимают почти всю брюшную полость, так что печень маленькая и оттеснена к голове, близко к околосоердечному пространству. Как правило, у таких особей маленькие желудки, они не питаются. Брюшко самки вздуто. У наваги яичники замкнутого типа, все икринки располагаются внутри железы и при овуляции выпадают в энтовариальную полость. Даже при легком надавливании на брюшко икринки вытекают из полового отверстия. Икринки упругие, имеют плотную оболочку. Оболочка яичника очень тонкая, совершенно прозрачная, при разрезании ее зрелые икринки растекаются.

В наших пробах масса гонад изменялась от 15,8 до 60,6 г (см. табл. 2). Перед нерестом масса гонад может достигать 36% от массы особи без внутренностей и 24% от массы целой рыбы. Ооциты достигли фазы овуляции, средний диаметр таких икринок у особей изменялся от 1104,6 до 1247,3 мкм при минимальном и максимальном

диаметрах 993,6 и 1329,9 мкм соответственно. В процессе овуляции средний диаметр икринок у самки длиной 31,6 см увеличился от 1104,6 до 1247,3 мкм (на 13%). Размах колебаний диаметра икринок перед икрометанием сократился. Зрелые яйцеклетки приобретают некоторую прозрачность, что особенно заметно при увеличении, в них видны потоки цитоплазмы (рис. 4Е). Как подтвердили наблюдения в аквариуме, навага выметывает икру одновременно, в течение нескольких минут (Chan et al., 2008).

После нереста гонады восстанавливаются (стадия VI–II), сначала выглядят воспаленными, красноватыми, впоследствии приобретают серо-оранжевый цвет. Со временем яичники становятся розово-серыми. Масса гонад у самок длиной 23,0–41,4 см уменьшилась до 0,9–8,7 г, ГСИ изменялся в пределах 0,7–6,6% (см. табл. 2). Оболочка желез матовая, утолщенная. При просмотре под микроскопом видно множество деформированных фолликулярных оболочек, встречаются резорбирующиеся икринки. Ооциты оптически прозрачны, клеток с желтоватым оттенком не отмечалось. Постепенно фолликулярные оболочки сжимаются, резорбирующиеся клетки подвергаются фагоцитозу и играют роль трофических элементов в процессе посленерестового восстановления.

На рисунке 9А показан срез гонады недавно отнерестившейся самки. Старшая генерация ооцитов находилась в фазе однослойного фолликула с выраженным циркумнуклеарным кольцом, расположенным в центральной части цитоплазмы. Ооциты располагались разреженно, большую часть среза занимали остаточные фолликулярные оболочки. Впоследствии ооциты располагались более плотно. Лидирующие ооциты также представлены клетками с однослойным фолликулом, но кольцо становится более тонким и располагается ближе к оболочке ооцита. Присутствовали молодые ооциты, ооциты фазы однослойного фолликула меньших размеров и клетки остаточных фолликулярных оболочек (рис. 9Б). Диаметр лидирующих в развитии ооци-

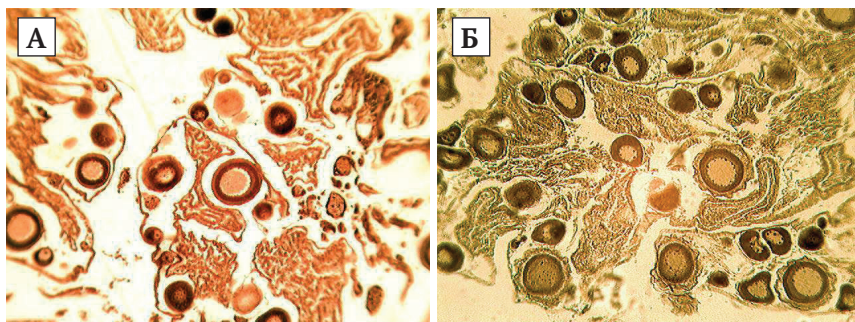


Рис. 9. Гистологические срезы яичников отнерестившейся наваги. А — длина рыбы 30,0 см; Б — 28,0 см (×10)
Fig. 9. Histological sections of ovaries of spawned saffron cod. А — fish length 30.0 cm; Б — 28.0 cm (×10)

тов у разных самок изменялся от 167,5 до 228,0 мкм. Измерения наиболее крупных ооцитов у наваги из Охотского моря показали, что уже в феврале их диаметр равнялся 250–260 мкм, что соответствует размерам клеток фазы вакуолизации. У наваги Карагинского залива значительное увеличение доли созревающих рыб отмечается в марте (Новикова, 2007). Таким образом, стадия посленерестового восстановления гонад, очевидно, длится около двух месяцев.

Самцы

Состояние гонад у неполовозрелых особей

У наваги первого года жизни семенники визуально неразличимы, при увеличении имели вид парных очень тонких прозрачных тяжей.

Семенники наваги относятся к циприноидному типу, общий выводной проток расположен по верхней, спинной стороне доли железы, а каналы многократно извиваются и ветвятся (Макеева, 1992).

Длина неполовозрелых самцов в наших сборах изменялась от 12,5 до 26,5 см. У особей длиной менее 16,0 см масса желез была настолько мала, что их взвешивание не проводили. У рыб длиной 16,9–26,5 см масса гонад изменялась от 0,01 до 0,45 г, ГСИ имел очень низкие значения — от 0,01 до 0,45% (табл. 4). Цвет гонад беловатый, фестоны выражены слабо. Длина гонад около 1,5–2,0 см. Масса гонад и ГСИ увеличивается с ростом рыб (рис. 10А, Б).

Таблица 4. Длина, масса гонад, ГСИ самцов наваги разных стадий зрелости (мин.–макс. (среднее))
Table 4. Length, gonad weight, GSI of male saffron cod at different stages of maturity (min.–max. (mean))

Стадия Stage	Кол-во рыб Fish number	Длина рыб, см Fish length, cm	Масса гонад, г Gonad weight, g	ГСИ, % GSI, %
II	25	16,9–26,5 (23,0)	0,01–0,45 (0,18)	0,01–0,45 (0,18)
III	7	20,5–30,0 (23,8)	6,0–25,7 (13,3)	4,7–22,3 (16,0)
III–IV	11	22,0–27,2 (24,8)	8,8–16,2 (13,4)	10,4–19,1 (15,8)
IV	42	20,0–34,3 (26,7)	8,5–40,3 (22,8)	11,1–24,1 (19,6)
V	10	23,6–35,0 (27,4)	1,4–30,6 (13,3)	1,5–22,5 (11,2)
VI	6	23,3–27,7 (25,5)	0,8–4,4 (2,0)	1,3–5,2 (2,4)
VI–II	8	24,4–33,3 (28,1)	0,3–1,9 (0,9)	0,3–1,4 (0,6)

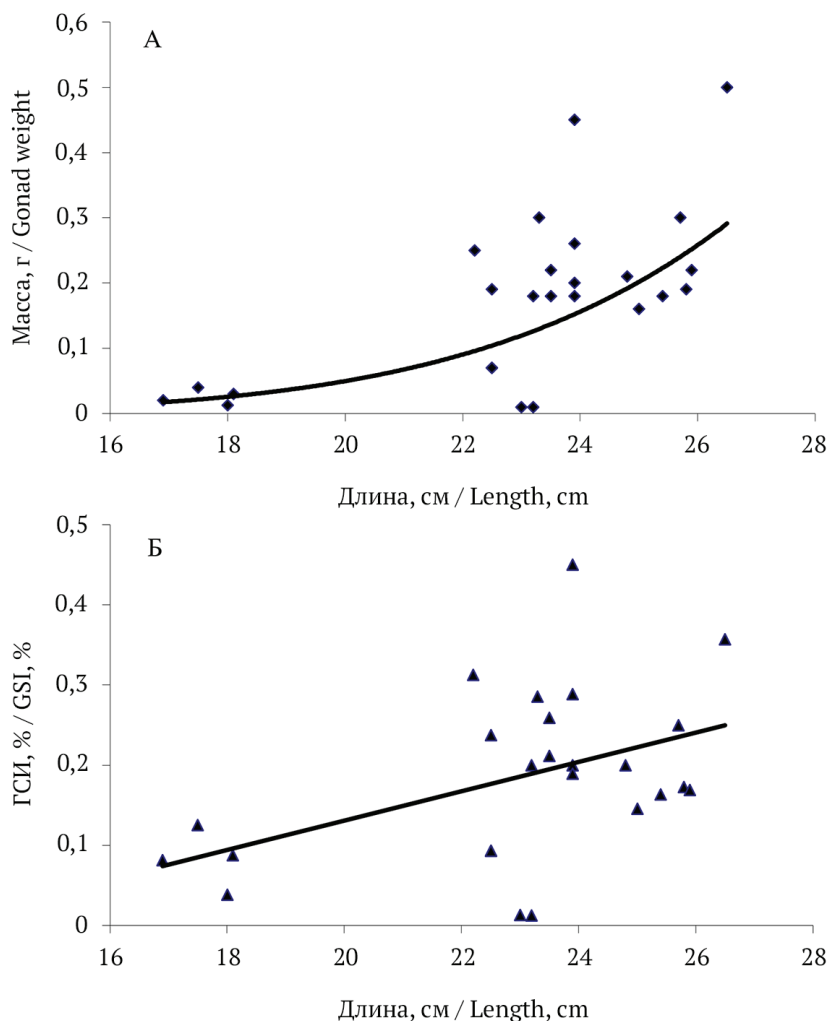


Рис. 10. Масса гонад и ГСИ неполовозрелых самцов наваги
Fig. 10. Gonad weight and GSI of immature male saffron cod

У неполовозрелых самцов половые клетки представлены крупными сперматогониями и сперматоцитами начальной фазы размножения (см. рис. 2А, В).

Состояние гонад половозрелых рыб

Достигнув III стадии зрелости, семенники увеличиваются в размерах, могут занимать до половины брюшной полости (в конце стадии). Цвет гонад — от розово-серого, красноватого до светло-серого. Фестоны увеличиваются в размерах, и к концу стадии они хорошо развиты, крупные. Железы плотные. При разрезании фестонов края среза не оплывают. Масса семенников варьировала в пределах 6,0–25,7 г. ГСИ также изменялся в широких пределах: от 4,7 до 22,3%, составляя в среднем 16,0%. Клетки наваги вод о. Хоккайдо у рыб с близким ГСИ содержали вторичные сперматогонии и сперматиды (рис. 2С, D) (Chan et al., 2008).

В семенниках минтая этой стадии зрелости присутствуют клетки всех стадий сперматогенеза: от первичных сперматогониев, которые всегда имеются в железах, до сперматид и сперматозоидов. Клетки находятся в цистах. Каждая циста содержит половые клетки одного периода развития, одной генерации (Сергеева и др., 2011). В железах минтая этой стадии зрелости по количеству доминируют сперматиды (Жукова, 2018).

Масса гонад самцов III–IV стадии изменялась от 8,8 до 16,2 г, средняя величина ГСИ равнялась 15,8%. Семенники этой стадии зрелости, в общем, визуально не отличались от желез III стадии ни массой гонад, ни величиной ГСИ.

Семенники IV стадии зрелости приобретают молочный цвет, занимают всю полость тела. Фестоны очень крупные, плотно прилегают друг к другу, хорошо заметна густая сеть капилляров на каждом фестоне. При надрезе края среза оплывают, сперма густая. Выводной проток свободен, но при надавливании в него попадает сперма, не разжиженная семенной жидкостью. Масса гонад изменялась от 8,5 до 40,3 г, при этом ГСИ варьировал между 11,11 и 24,1%, в среднем составляя 19,6%.

Зрелые сперматозоиды выходят из цист и заполняют семяпроводы (рис. 2D). В семенниках минтая IV стадии зрелости ампулы со сперматозоидами становятся крупными за счет образования семенной жидкости. По их периферии остаются цисты со сперматидами и крупными сперматогониями (Сергеева и др., 2011).

Цвет железы V стадии изменяется от молочного до бело-розового. Выводной проток запол-

нен спермой. При нажатии легко выделяется жидкая сперма. Становятся видны сгустки крови. У одних самцов гонады могут занимать почти всю брюшную полость, у других размеры гонад значительно уменьшаются, и части гонад могут становиться серо-красными. Так как самцы многократно принимают участие в нересте, масса гонад у текущих самцов значительно колеблется — от 1,4 до 30,6 г, а ГСИ варьирует от 1,5 до 22,5%, при среднем показателе 11,2%.

В семенниках наваги продолжается образование семенной жидкости. Некоторые или многие протоки свободны от спермы, другие заполнены зрелыми сперматозоидами (рис. 2Е). У самцов минтая, находящихся в нерестовом состоянии, продолжается выход сперматозоидов из ампул, но еще имеются цисты со сперматидами, что свидетельствует о многократном вымете (Сергеева и др., 2011). Также присутствуют цисты со сперматогониями.

У отнерестовавших самцов (VI стадия, выбой) гонады занимают до половины полости, сильно спавшиеся, мягкие. Цвет гонад от бурого до серо-желтого. Крупные кровеносные сосуды расширены. Видны узелки с остаточной спермой. Выводной проток не увеличен, в нем нет семенной жидкости. Масса семенников уменьшается до 0,8–4,4 г, вариации ГСИ не столь значительны, в среднем этот показатель равен 2,4%.

После нереста, в период восстановления (стадия VI–II), масса семенников и показатели ГСИ еще более уменьшаются и составляют 0,9 г и 0,6% соответственно. Железы плотные, бурокрасного, серого оттенка, без остатков спермы, фестоны мелкие. Остаточной спермы нет.

Семенные каналцы почти не содержат сперматозоидов (рис. 2F). Стенки каналцев сокращаются, просветы уменьшаются. Вдоль стенок располагаются цисты со сперматогониями, которые начинают размножаться. Наступает новый цикл развития мужских половых клеток.

При визуальном определении стадий зрелости яичников и семенников наблюдатели принимают во внимание размер железы, их массу, положение в брюшной полости, цвет, прозрачность, упругость, зернистость икры, оплываемость семенников при надрезе, заполненность и состояние выводных протоков, текучесть половых продуктов, наличие остаточной икры и спермы.

Отечественные исследователи применяют для оценки стадий зрелости самок и самцов

наваги традиционную 6-балльную шкалу (Сакун, Буцкая, 1963; Макеева, 1992), используя и все переходные стадии (всего 10 стадий) (Покровская, 1960; Новикова, 2007). Причем считается, что II стадию зрелости могут иметь как неполовозрелые особи наваги, так и принявшие участие в нересте (гонады стадии VI–II постепенно переходят во II, затем в II–III).

Зрелость яичников тихоокеанской наваги оценивается японскими исследователями по 8-балльной шкале (от I до VIII): стадия безжелтковых ооцитов, образование безжелтковых пузырьков (вакуолизация), ранняя желтковая, поздняя желтковая, миграция ядра, созревания, зрелая, постнерестовая. В развитии семенников они выделяют 6 стадий (от I до VI): первичные сперматогонии, вторичные сперматогонии, вторичные сперматоциты, преднерестовая стадия, нерестовая, постнерестовая (Chan et al., 2005). После VIII стадии у самок наступает II стадия (вакуолизация). У самцов VI стадия зрелости семенников переходит во II. Такое разделение на стадии развития желез, а не на стадии зрелости, основано на анализе гистологических срезов. Шкалы определения стадий зрелости по визуальным признакам нами не встречены.

Рассмотрим и подчеркнем некоторые результаты наших наблюдений.

Оценка I стадии зрелости в случае определения половой принадлежности не оправдана. Уместно фиксировать ювенальных рыб, у которых пол визуально определить невозможно, а у самок лидирующие половые клетки находятся в фазе молодого ооцита. Самки первого года жизни уже осенью имеют ооциты, размеры которых соответствуют фазе однослойного фолликула. В это время пол определяется, а стадия зрелости оценивается как II. Набор ооцитов фаз молодого ооцита и однослойного фолликула характерен почти для всех видов рыб, в том числе для дальневосточных тресковых (Сергеева и др., 2011; Сергеева, Варкентин, 2016; Жукова, 2018).

Анализируя размерную структуру ооцитов в гонадах II–III и III стадий, заметим, что у отдельных самок средний диаметр ооцитов первой группы больше, чем второй. Набор ооцитов разного состояния в гонадах обеих групп, в общем, одинаков: от молодого ооцита до ооцита фаз накопления желтка. Наименьшие значения ГСИ в обеих группах очень близки. Наблюдатель, замечая изменение цвета гонад от бесцветного или желтоватого до оранжевого и в

зависимости от величины гонады, относит особь к той или другой стадии. Поэтому мы считаем, что определение стадии II–III целесообразно не применять.

Похожая ситуация наблюдается при определении яичников III–IV и IV стадий. Достаточно близкие значения ГСИ и практически одинаковые размерные составы желтковых ооцитов также позволяют объединить таких рыб и оценивать гонады IV стадией зрелости.

Гонады самок, определенные VI и VI–II стадиями, также содержат одинаковый качественный состав половых клеток: гонии, молодые ооциты, однослойные фолликулы. Имеются фолликулярные оболочки и ооциты фаз накопления желтка с признаками резорбции, невыметанные икринки. Рыбы этих стадий зрелости характеризуются как постнерестовые. По примеру шкалы зрелости гонад беломорской наваги (Строганов, Жукова, 2020), мы также рекомендуем эти стадии объединить и обозначить VI–II.

После восстановления яичники приобретают вид гонад III стадии зрелости. Таким образом, у самок рекомендуем применять 5-балльную шкалу (II, III, IV, V, VI–II).

При определении стадий зрелости самцов мы также рекомендуем избегать промежуточных стадий. В гонадах самцов II стадии зрелости происходит размножение сперматогониев. Самцы с гонадами III–IV стадии как по массе гонад, так и по величине ГСИ с равным успехом могут быть отнесены либо к III, либо к IV стадии.

Самцы с гонадами VI и VI–II стадий также равно функциональны, являясь посленерестовыми особями, поэтому объединяются в стадию VI–II.

После периода восстановления семенники приобретают вид гонад III стадии зрелости.

Шкала стадий зрелости гонад наваги Ювенальные (неполовозрелые)

По внешним признакам пол неразличим либо можно определить при помощи микроскопа в лаборатории. Ювенальная стадия характерна для мальков и сеголеток длиной до 12 см.

II стадия (неполовозрелые)

Пол визуально различим. Яичники маленькие в виде почти бесцветных пузырьков либо приобретают слегка розово-оранжевый оттенок, видны крупные кровеносные сосуды. Семенники — тонкие тяжики, фестоны слабо вы-

ражены (рис. 11). ГСИ самок варьирует от 0,3 до 0,8% (среднее — 0,5%), самцов — до 0,5 (0,2%).

III стадия (половозрелые, впервые и повторно созревающие)

Гонады самок оранжево-красные, передний край обеих долей гонады заострен. На ощупь мягкие. Ооциты мелкие, но различимы. Средний диаметр у разных самок изменяется от 322,3 до 759,5 мкм. ГСИ самок варьирует от 1,5 до 9,5% (среднее — 5,1%).

Семенники имеют хорошо выраженные фестоны. Цвет гонад от розово-серого, красноватого до светло-серого. На ощупь плотные. При

разрезании фестонов края среза не оплывают. ГСИ изменяется от 4,7 до 22,3%, составляя в среднем 15,9%.

IV стадия (преднерестовые)

Яичники приобретают желтый цвет, достаточно упруги, передний край обеих лопастей становится округлым. Железы занимают более половины полости тела. Средний показатель ГСИ — 16,5% при вариациях 10,9–35,6%. Средний диаметр ооцитов изменяется от 708,8 до 867,4, составляя в среднем 767,3 мкм.

Семенники приобретают молочный цвет, занимают всю полость. При надрезе края среза

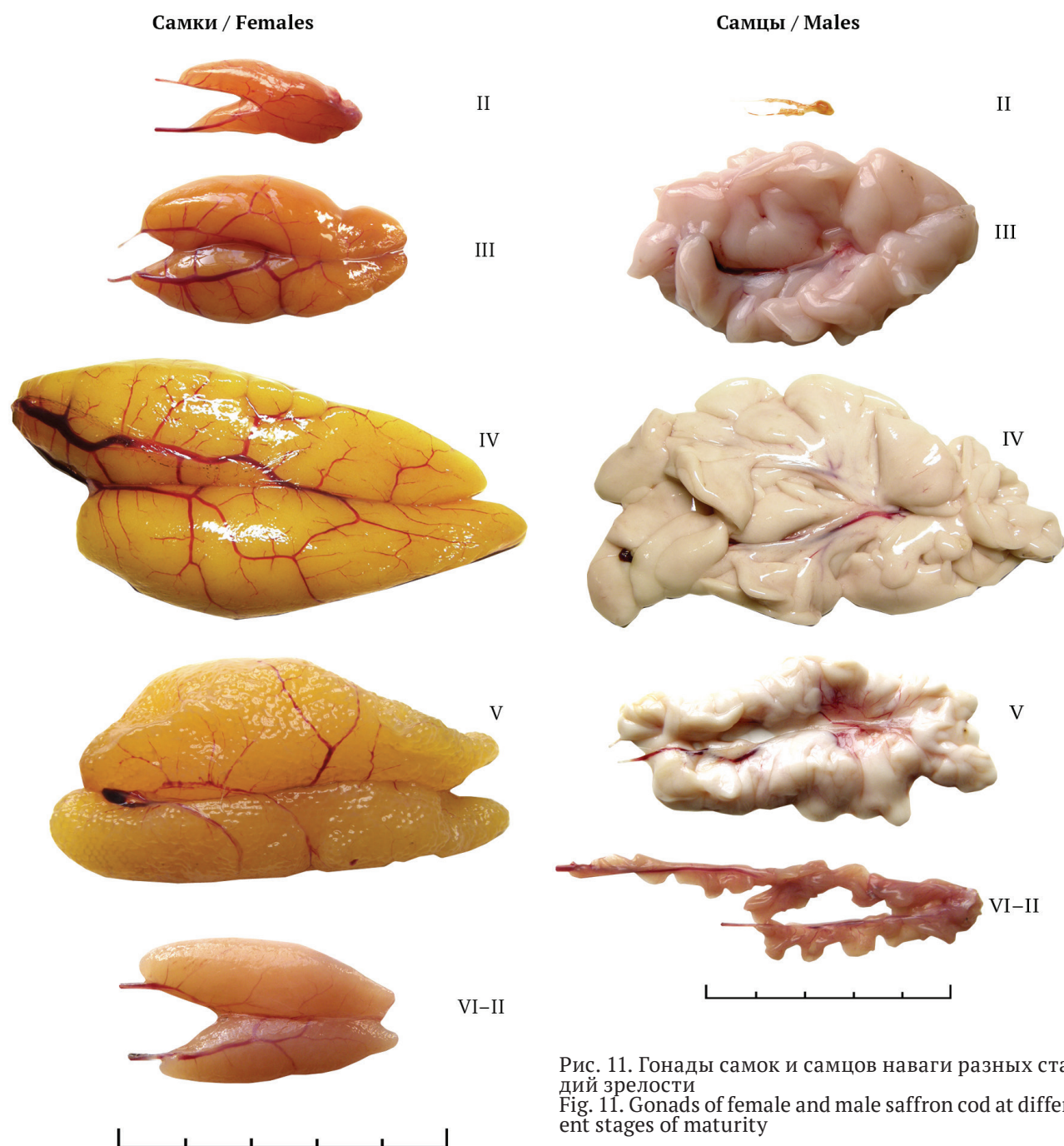


Рис. 11. Гонады самок и самцов наваги разных стадий зрелости
Fig. 11. Gonads of female and male saffron cod at different stages of maturity

оплывают, сперма густая. ГСИ варьирует между 11,1 и 24,1%, в среднем составляя 19,6%.

V стадия (нерестовые)

Брюшко самок вздуто, яичники перед нерестом занимают почти всю брюшную полость. Оболочка яичника очень тонкая, совершенно прозрачная, при разрезании зрелые икринки растекаются.

Цвет семенников изменяется от молочного до бело-розового. Выводной проток заполнен семенной жидкостью. При нажатии легко выделяется жидкая сперма. Становятся видны сгустки крови. На начальном этапе нереста семенники занимают почти всю полость, впоследствии их размеры уменьшаются. ГСИ варьирует от 1,5 до 22,5%, при среднем показателе 11,2%.

VI–II стадия (половозрелые, отнерестившиеся)

Яичники вначале спавшиеся, их оболочка толстая, матовая или белесая. Гонады восстанавливаются после нереста. Сначала они выглядят воспаленными, красноватыми, впоследствии приобретают серо-оранжевый цвет, уменьшаясь в размерах. ГСИ изменяется в пределах 0,7–6,6%, составляя в среднем 3,2%.

Семенники сначала сильно спавшиеся, мягкие, плотные. Видны узелки с остаточной спермой, либо без остатков. Цвет желез от бурокрасного до серого. Фестоны вначале рыхлые, но быстро восстанавливаются и становятся упругими и мелкими. ГСИ изменяется в пределах 0,3–1,4% (среднее — 0,6%).

Половой цикл наваги

Особенности развития гамет и продолжительность отдельных стадий зрелости половых желез формируют характер половых циклов.

Период неполовозрелых рыб протекает один раз в жизни особи, а репродуктивный цикл наваги можно условно разделить на три периода: период созревания гонад, период нереста, период восстановления гонад.

Первый период неполовозрелых рыб включает периоды анатомической дифференцировки гонад и время протекания ювенальной и II стадии зрелости (рис. 12). Определение пола рыб становится возможным у сеголетков при длине около 11–12 см. У самок ооциты проходят фазы протоплазматического роста, к концу периода лидирующие в развитии ооциты достигают завершения фазы однослойного фолликула. У самцов в железах активно размножаются сперматогонии (Chan et al., 2005). Следовательно, ювенильная фаза, вероятно, продолжается от момента формирования малька до сеголетка около 3–4 месяцев. II стадия продолжается с августа–сентября до июня–июля следующего года (10–11 мес.).

Период созревания начинается с появления признаков развития гонад у впервые созревающих особей и после завершения восстановительного периода — у созревающих повторно и включает III и IV стадии зрелости. В это время развивается генеративная форма обмена, при которой обеспечиваются оптимальные метаболические условия для созревания гамет. Источником энергетических ресурсов служит печень, относительная масса которой уменьшается в процессе созревания гонад в 2 раза (по неопубликованным данным Н.П. Сергеевой). В яичниках созревающие ооциты проходят фазы вакуолизации цитоплазмы и отложения желточных гранул, значительно увеличиваясь в размерах. Этот период заканчивается, когда в яичниках ооциты находятся на различных фазах периода созревания. В семенниках сперматогонии развиваются до сперматоцитов, сперматид и сперматозоидов. Рыбы с гонадами III и IV стадий зрелости встречаются с августа по декабрь. Этот период может длиться до 5 месяцев.

Период нереста у авачинской наваги приходится на январь–февраль. В яичниках происходит овуляция ооцитов, навага выметывает

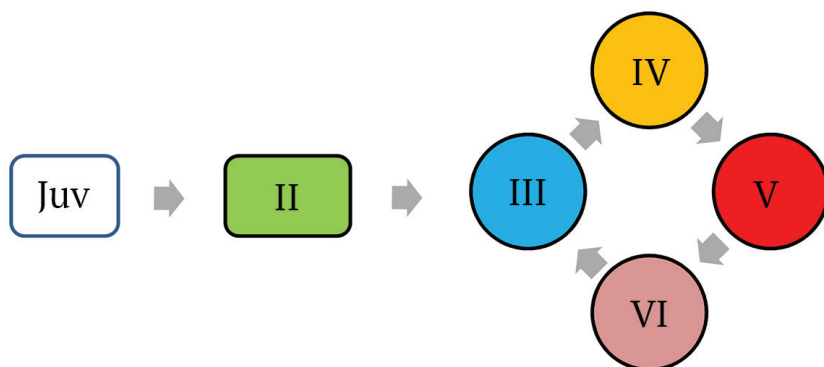


Рис. 12. Схема полового цикла авачинской наваги
Fig. 12. Scheme of the maturity cycle of Avacha saffron cod

икру. В семенниках наблюдается разжижение сперматозоидов и их вымет. Самки выметывают икру одновременно, самцы принимают участие в нересте несколько раз.

Период восстановления гонад длится с января–февраля до марта. В яичниках резорбируются фолликулярные оболочки, оставшиеся неразвитые ооциты и невыметанные икринки. В семенниках начинается размножение сперматогоний, начинается новый половой цикл.

Второй, третий и четвертый периоды у особи протекают несколько раз. Так, по имеющимся неопубликованным данным О.В. Новиковой, встречаются особи авачинской наваги в возрасте 6 лет, следовательно, особи принимают участие в размножении до 5 раз.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Развитие ооцитов у наваги проходит по типу прерывистого оогенеза и синхронного вителлогенеза. В период вителлогенеза и созревания не происходит пополнения ооцитами новых генераций. Созревание ооцитов также синхронное, икрометание единовременное.

У неполовозрелых самок размеры лидирующих в развитии ооцитов увеличиваются по мере роста рыбы. Все ооциты прозрачны. Сквозь оболочку видно ядро. У сеголеток и годовиков старшая генерация ооцитов представлена молодыми ооцитами, в железах более крупных неполовозрелых рыб присутствуют ооциты фазы однослойного фолликула.

Размеры желтковых ооцитов в яичниках III стадии зрелости заметно отличаются от клеток «резервного» фонда. Краевая зона ооцита светлее, чем в середине. Состав яйцеклеток в гонадах III стадии зрелости включает ооциты фаз начального и интенсивного накопления желтка, ооциты периода превителлогенеза (молодые ооциты и ооциты с однослойным фолликулом).

Яичники IV стадии зрелости заполнены ооцитами фаз интенсивного накопления желтка, завершающего рост ооцита. В ооцитах, достигших терминальных размеров, начинается процесс миграции ядра к анимальному полюсу ооцита и образования глобул.

За период вителлогенеза диаметр ооцитов увеличивается с 234,8 до 867,4 мкм.

В яичниках V стадии зрелости ооциты достигают фазы овуляции, средний диаметр таких икринок у особей изменяется от 1104,6 до 1247,3 мкм. Икринки «текучих» рыб упругие, имеют плотную оболочку. В процессе овуляции диаметр икринок увеличивается на 13%.

VI–II стадия зрелости характерна для отнерестившихся особей. Гонады восстанавливаются. Фонд ооцитов представлен яйцеклетками периода превителлогенеза.

За период гаметогенеза ГСИ у самок увеличивается от 1,5 до 35,6%, у самцов — от 6,0 до 40,3%.

Критериями для оценки стадий зрелости самок и самцов тихоокеанской наваги являются: вид и размеры желез, цвет, упругость, текучесть половых продуктов, состояние оболочки железы, величина ГСИ, вид и размерная структура ооцитов. Показано, что следует различать неполовозрелых (II стадия) и половозрелых: созревающих впервые и повторно (III стадия), преднерестовых (IV стадия), нерестовых (V стадия) и отнерестившихся (VI–II стадия) рыб.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

- 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.
- Антонов Н.П., Золотов О.Г. 1987. Особенности размножения восточнокамчатского минтая / Популяц. структура, динамика числ. и экология минтая. Владивосток: ТИНРО. С. 123–132.
- Василец П.М., Доценко В.С. 2003. О некоторых аспектах биологии наваги Авачинской губы в первые два года жизни // Тр. КФ ТИГ ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатный двор. Вып. IV. С. 279–286.
- 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.
- Жукова К.А. 2018. Гамето- и гонадогенез минтая *Theragra chalcogramma*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 24 с.
- Иванков В.Н. 1987. Строение яйцеклеток и систематика рыб. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та. 160 с.
- Казанский Б.Н. 1949. Особенности функции яичника и гипофиза у рыб с порционным икроме-

- танием // Тр. лаборат. основ рыбоводства. Т. 2. С. 121–139.
- Лисовенко Л.А. 2000. Размножение рыб с прерывистым оогенезом и порционным нерестом на примере минтая Западной Камчатки. М.: ВНИРО. 111 с.
- Макеева А.П. 1992. Эмбриология рыб. М.: МГУ. 216 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. 1939. К вопросу о годовом цикле изменений яичников костистых рыб // Изв. АН СССР. Сер. Биол. № 4. С. 389–420.
- Новикова О.В. 2002. Промысел, распределение и некоторые особенности биологии наваги (*Eleginus gracilis* (Tilesius)) прикамчатских вод // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 6. С. 120–130.
- Новикова О.В. 2007. Дальневосточная навага (*Eleginus gracilis* (Til.)) прикамчатских вод: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 23 с.
- Новикова О.В. 2020. Некоторые особенности распределения и биологии тихоокеанской наваги (*Eleginus gracilis* (Tilesius)) Юго-Восточной Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 57. С. 99–116.
- Овен Л.С. 1976. Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб. Киев: Наукова думка. 132 с.
- Покровская Т.Н. 1960. Географическая изменчивость биологии наваги (рода *Eleginus*) // Тр. ИО АН СССР. Т. 31. С. 19–110.
- Полутов В.И., Токранов А.М. 1978. Темп полового созревания и плодовитость трески *Gadus morhua macrocephalus* (Tilesius) восточного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 102. С. 97–101.
- Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. 1963. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. М.: Изд-во «Знание». 36 с.
- Сафронов С.Н. 1986. Тихоокеанская навага / Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 201–212.
- Седова М.А., Микодина Е.В., Смирнов Б.П., Карлышева А.В., Мешикова М.Г. 2003. О некоторых особенностях строения ооцитов сельди, нерестящейся в озере Большой Виллой (Юго-Восточная Камчатка) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука. Вып. 2. С. 460–468.
- Сергеева Н.П. 2020. Динамика массы и индексов печени тресковых рыб Восточной Камчатки в связи с созреванием гонад // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 59. С. 5–26.
- Сергеева Н.П., Варкентин А.И., Буслов А.В. 2011. Закономерности полового созревания, половой цикл и шкала стадий зрелости гонад минтая (*Theragra chalcogramma*) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 23. С. 33–69.
- Сергеева Н.П., Варкентин А.И. 2016. Закономерности полового созревания, половой цикл и шкала стадий зрелости гонад тихоокеанской трески (*Gadus macrocephalus*) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 42. С. 5–31.
- Сорокин В.П. 1957. Оогенез и половой цикл у трески (*Gadus morhua morhua* L.) // Тр. ПИНРО. Вып. 10. С. 125–144.
- Строганов А.Н., Жукова К.А. 2020. Репродуктивная система рыб Белого моря: Учеб. пособие по практическому курсу ихтиологии. М.: Тов-во науч. изданий КМК. 38 с.
- Трофимов И.К. 2008. Динамика размерного состава наваги *Eleginus gracilis* в течение ее репродуктивного цикла в юго-западной части Берингова моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 11. С. 85–94.
- Трофимов И.К. 2009. О репродуктивной биологии наваги *Eleginus gracilis* бухты Оссора (юго-западная часть Берингова моря) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 12. С. 86–91.
- Трофимов И.К. 2014. О распределении сеголеток наваги *Eleginus gracilis*, Tilesius (Gadiformes, Gadidae) на шельфе заливов Карагинский, Корфа и Олюторский Берингова моря // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. № 1. С. 63–71.
- Трофимов И.К., Сергеева Н.П. 2014. О биологии наваги *Eleginus gracilis* Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 33. С. 31–37.
- Широкова М.Я. 1971. Особенности раннего оогенеза балтийской трески // Тр. АтлантиНИРО. Т. 35. С. 114–123.
- Широкова М.Я. 1977. Особенности полового созревания самок балтийской трески *Gadus morhua callarias* L. // Вопр. ихтиологии. Т. 17. № 4 (105). С. 650–658.
- Чмилевский Д.А. 2003. К вопросу о периодизации оогенеза костистых рыб (обзор) // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 375–387.
- Христофоров О.Л. 1978. Гаметогенез и половой цикл сайки (*Boreogadus saida* Lep.) Баренцева моря // Тр. ВНИРО. Т. 130. Ч. II. С. 33–46.

Chan A., Yoshida H., Sacurai Y. 2005. Maturation, reproductive cycle and characteristics of spawning season of saffron cod, *Eleginus gracilis* (Tilesius) in waters of Hokkaido // Japan. Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. Vol. 68. P. 45–64.

Chan A., Yoshida H., Sakurai Y. 2008. Reproductive behavior of saffron cod in captivity // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. Vol. 73. P. 35–44.

REFERENCES

Alekseev F.Y., Alekseeva Y.A. *Opredeleniye stadiy zrelosti gonad i izucheniye polovykh tsiklov, plodovitosti, produktsii ikry i tempa polovogo sozrevaniya u morskikh promyslovykh ryb* [Determination of the stages of gonad maturity and the study of sexual cycles, fertility, caviar production and pace of puberty in marine commercial fish]. Method. allowance. Kaliningrad: AtlantNIRO, 1996, 76 p.

Antonov N.P. *Promyslovye ryby Kamchatskogo kraia: biologiya, zapasy, promysel* [Commercially harvested species of fish of the Kamchatka Region: biology, stocks and fisheries]. Moscow: VNIRO, 2011, 244 p.

Antonov N.P., Zolotov O.G. *Osobennosti vosproizvodstva dalnevostochnogo mintaya* [Population structure, abundance dynamics and ecology of walleye pollock]. Vladivostok: TINRO, 1987, pp. 123–132.

Vasilets P.M., Dotsenko V.S. On some aspects of the biology of navaga of Avacha Bay in the first two years of life. *Trudy KB TIG FEB RAS*, 2003, issue 5, pp. 279–286. (In Russian)

Volkova O.V., Yeletskiy Y.K. *Osnovy gistologii s gistologicheskoy tekhnikoy* [Basics of histology with a histological technique]. Moscow: Medicine, 1982, 304 p.

Drozdov A. L., Ivankov V.N. *Morfologiya gamet zhivotnykh. Znachenie dlya sistematiki i filogenetiki* [Morphology of animal gametes. Significance for systematics and phylogenetics]. Moscow: Krugliy god, 2000, 460 p.

Eliseev V.G. *Osnovy obshchey gistologii i gistologicheskaya tekhnika* [Fundamentals of general histology and histological technique]. Moscow: Nauka, 1959, 271 p.

Zhukova K.A. *Gameto- i gonadogenez mintaya Thera-gra chalcogramma: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Gamete- and gonadogenesis of the pollock *Theragra chalcogramma*: PhD dis. abstract]. Moscow: VNIRO, 2018, 24 p.

Ivankov V.N. *Stroenie yaytsekletok i sistematika ryb* [Oocyte structure and fish systematics]. Vladivostok: Izd-vo Dal'nevostochnogo universiteta, 1987, 160 p.

Kazanskiy B.N. Functional peculiarities of ovary and pituitary gland in fish with batch spawning. *Trudy laborat. osnov rybovodstva*, 1949, vol. 2, pp. 121–139. (In Russian)

Lisovenko L.A. *Razmnozhenie ryb s preryvistym oogenezom i portsiionnym nerestom na primere mintaya Zapadnoi Kamchatki* [Fish reproduction with intermittent oogenesis and batch spawning by the example of the pollock of Western Kamchatka]. Moscow: VNIRO, 2000, 111 p.

Makeeva A.P. *Embriologiya ryb* [Embryology of fish]. Moscow: MSU, 1992, 216 p.

Matishov G.G., Zhuravleva N.G., Ottesen O., Kirillova E.E. Localization of primary germ cells in Barents Sea cod larvae. *Doklady Akademii Nauk SSSR*, 2010, vol. 430, № 6, pp. 841–843. (In Russian)

Meyen V.A. On the annual cycle of ovarian changes in bony fish. *Izvestia SA USSR, Biology*, 1939, № 4, pp. 389–420. (In Russian)

Novikova O.V. Fishery, distribution and some biological features of saffron cod (*Eleginus gracilis* (Tilesius)) in the waters adjacent Kamchatka. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2002, issue 6, pp. 120–130. (In Russian)

Novikova O.V. *Dal'nevostochnaya navaga (Eleginus gracilis (Til.)) prikamchatskikh vod* [Far Eastern saffron cod (*Eleginus gracilis* (Til.)) of the waters adjacent Kamchatka. Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation]. Petropavlovsk-Kamchatskiy, 2007, 24 p.

Novikova O.V. Some peculiarities of distribution and biology of Pacific saffron cod (*Eleginus gracilis* (Tilesius)) of Southeastern Kamchatka. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2020, issue 57, pp. 99–116. (In Russian)

Oven L.S. *Osobennosti oogenezai kharakter neresta morskikh ryb* [Peculiarities of oogenesis and spawning behavior of marine fish]. Kiev: Naukova dumka, 1976, 132 p.

Pokrovskaya T.N. Geographic variability of saffron cod biology. *Proceedings of the Institute of Oceanology of the Academy of Science of the USSR*, 1960, vol. 31, pp. 19–110.

Polutov V.I., Tokranov A.M. Maturation rate and fecundity of cod *Gadus morhua macrocephalus* (Tilesius) of the Eastern Kamchatka coast. *Izvestia TINRO*, 1978, vol. 102, pp. 97–101. (In Russian)

Sakun O.A., Butskaya N.A. *Opredelenie stadiy zrelosti i izuchenie polovykh tsiklov ryb* [Determination of fish maturity stages and study of reproduction cycles]. Moscow: Znanie, 1963, 36 p.

- Safronov S.N. Pacific saffron cod. The biological resources of the Pacific Ocean. Moscow: Nauka, 1986, pp. 201–212.
- Sedova M.A., Mikodina E.V., Smirnov B.P., Karlysheva A.V., Meshkova M.G. Some peculiarities of oocyte structure of spawning herring in Bolshoi Vilyui Lake (Southeastern Kamchatka). *Chteniia pamiati V.Ya. Levanidova*, Vladivostok: Dalnauka, 2003, issue 2, pp. 460–468. (In Russian)
- Sergeeva N.P. Dynamics of body weight and liver indices of cod fish on Eastern Kamchatka in relation to gonad maturation. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2020, issue 59, pp. 5–26. (In Russian)
- Sergeeva N.P., Varkentin A.I., Buslov A.V. *Shkala stadii zrelosti gonad minaya. Metodicheskoe posobie* [Scale of Walleye Pollock Gonad Maturity: Methodological Manual]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2011, 92 p.
- Sergeeva N.P., Varkentin A.I. Patterns of maturation, gonad maturity gradation and cycle of maturation of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*). *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2016, vol. 42, pp. 5–31. (In Russian with English abstract)
- Sorokin V.P. Oogenesis and reproduction cycle in cod (*Gadus morhua morhua* L.). *Trudy PINRO*, 1957, vol. 10, pp. 125–144. (In Russian)
- Stroganov A.N., Zhukova K.A. *Reproductivnaya sistema ryb Belogo morya: Ucheb. posobie po prakticheskomu kursu ikhtiologii* [Reproductive system of fish of the White Sea: Student manual on the fish biology practical course]. Moscow: Tov-vo nauch. izdaniy KMK, 2020, 38 p.
- Trofimov I.K. Dynamics of size composition of saffron cod *Eleginus gracilis* in the course of reproductive cycle in the South-West Part of the Bering Sea. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2008, vol. 11, pp. 85–94. (In Russian)
- Trofimov I.K. On the reproductive biology of saffron cod *Eleginus gracilis* of Ossora Bay (Southwestern Bering Sea). *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2009, issue 12, pp. 86–91. (In Russian)
- Trofimov I.K. Distribution of juvenile saffron cod *Eleginus gracilis*, Tilesius (Gadiformes, Gadidae) on the shelf of Karaginsky, Korfa and Olyutorsky Bays, Bering Sea. *Vestnik Severo-Vostochnogo nauchnogo tsentra DVO RAN*, 2014, № 1, pp. 63–71. (In Russian)
- Trofimov I.K., Sergeeva N.P. On the biology of saffron cod *Eleginus gracilis* in Avacha Bay (Southeastern Kamchatka). *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2014, issue 33, pp. 31–37. (In Russian)
- Shirokova M.Ya. Peculiarities of early oogenesis of Baltic cod. *Trudy AtlantNIRO*, 1971, vol. 35, pp. 114–123.
- Shirokova M.Ya. Peculiarities of sexual maturation of female Baltic cod *Gadus morhua callarias* L. *Problems of Fisheries*, 1977, vol. 17, № 4 (105), pp. 650–658. (In Russian)
- Chmylevskiy D.A. On the issue of periodization of oogenesis of bony fish (review). *Problems of Fisheries*, 2003, vol. 43, № 3, pp. 375–387. (In Russian)
- Khristoforov O.L. Gametogenesis and reproduction cycle of the Barents Sea polar cod (*Boreogadus saida* Lep.). *Trudy VNIRO*, 1978, vol. 130, part II, pp. 33–46. (In Russian)
- Chan A., Yoshida H., Sacurai Y. Maturation, reproductive cycle and characteristics of spawning season of saffron cod, *Eleginus gracilis* (Tilesius) in waters of Hokkaido. *Japan. Sci. Rep. Hokkaido Fish*, 2005, Exp. Stn., vol. 68, pp. 45–64.
- Chan A., Yoshida H., Sakurai Y. Reproductive behavior of saffron cod in captivity. *Sci. Rep. Hokkaido Fish*, 2008, Exp. Stn., vol. 73, pp. 35–44.

Информация об авторах

Н.П. Сергеева — гл. специалист Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)

А.И. Варкентин — канд. биол. наук, зам. руководителя Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)

Information about the authors

Nadezhda P. Sergeeva – Leading specialist (KamchatNIRO)

Alexander I. Varkentin – Ph. D. (Biology), Deputy Director (KamchatNIRO)

Статья поступила в редакцию: 13.09.2022

Одобрена после рецензирования: 17.10.2022

Статья принята к публикации: 18.10.2022