

УДК 597.54

DOI: 10.15853/2072-8212.2019.55.107-125

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ *CLUPEA PALLASII* (VAL.) НА ПРИМЕРЕ КОРФО-КАРАГИНСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Н.П. Сергеева



Вед. н. с.; Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («КамчатНИРО») 683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел.: 8 (4152) 41-27-01. E-mail: sergeeva.n.p@kamniro.ru

ТИХООКЕАНСКАЯ СЕЛЬДЬ, СТАДИЯ ЗРЕЛОСТИ, ГОНАДЫ, МАССА, ДЛИНА, ВЫСОТА, ООЦИТЫ, ДИАМЕТР, ФАЗА РАЗВИТИЯ

Выполнен анализ полевых и лабораторных определений стадий зрелости гонад сельди в 1960–2017 гг. Исследована динамика размеров, массы гонад и гонадосоматического индекса по мере созревания. Выявлены размерная структура и состояние ооцитов сельди в яичниках разных стадий зрелости. Рассмотрено сезонное созревание сельди.

MATURATION PATTERNS OF PACIFIC HERRING *CLUPEA PALLASII* (VAL.) IN CASE OF THE CORF-KARAGIN POPULATION

Nadezhda P. Sergeeva

Leading Scientist; Kamchatka Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (“KamchatNIRO”) 683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya Str., 18
Tel.: +7 (4152) 42-57-96. E-mail: sergeeva.n.p@kamniro.ru

PACIFIC HERRING, STAGES OF MATURATION, GONADS, WEIGHT, LENGTH, HEIGHT, OOCYTES, DIAMETER, DEVELOPMENT STAGES

Analysis of field and laboratory identifications stages of gonad maturity was carried out for 1960–2017. The dynamics of the gonad size and weight and of the gonad-somatic index during maturation were studied. The size structure and the condition of herring oocytes in the ovaries of different stages of maturity was figured out. Seasonal maturation was considered.

Основные исследования корфо-карагинской сельди были связаны с изучением динамики численности. Вопросы изменений состояния репродуктивной системы корфо-карагинской сельди рассматривались в некоторых публикациях фрагментарно (Прохоров, 1967, 1968; Качина, Акимова, 1972; Коркош, 1975; Качина, 1981; Науменко, 2001, 2012).

Сведения о сезонной динамике созревания гонад ограничиваются лишь перечислением доминирующих стадий зрелости в разные периоды годового цикла и некоторых показателей, характеризующих физиологическое состояние половозрелых особей (Прохоров, 1967; Калюжная, 1982, 1985). Данные о размерной структуре ооцитов в процессе начального созревания гонад у половозрелых самок приводятся в работе В.В. Коркоша (1975). Возрастная и межгодовая изменчивость среднего диаметра и массы ооцитов в железах V стадии зрелости изучены Н.И. Науменко (2012). Однако цельное представление об изменениях размерной структуры ооцитов

расходного фонда в яичниках разных стадий зрелости не освещено. Не изучался вопрос об особенностях формирования расходного фонда, структуре ооцитов резервного фонда.

По материалам, собранным в 1975 г. в ходе комплексной корфо-карагинской экспедиции, проводились исследования морфологии ооцитов, строения оболочек, диаметра клеток и ядер у неполовозрелых, преднерестовых, нерестовых и нагульных рыб (Отчет., 1976). Однако эти материалы можно найти только в ограниченном числе отчетов экспедиции. Другие исследования с использованием срезов тканей гонад сельди этой популяции не проводились.

Цель работы — выяснение закономерностей развития гонад корфо-карагинской сельди.

Для ее достижения определены задачи: проанализировать данные о темпе полового созревания в современный период; выяснить абсолютные и относительные показатели размеров и массы гонад самцов и самок, их изменение в зависимости от степени зрелости; определить размерную

структуру и состояние ооцитов у сельди разных стадий зрелости; выяснить статус рыб II–III стадии зрелости в осенний период и описать сезонные изменения в соотношении рыб с гонадами разных стадий зрелости.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы результаты полных биологических анализов, массовых промеров со вскрытием, выполненных в 1960–2017 гг. В разное время наблюдения проводились на промысловых, научно-исследовательских судах, рыбокомбинатах и приемных базах. Орудиями лова служили донные и пелагические тралы, дрейфтерные и ставные сети, кошельковые и ставные невода. Распределение использованного материала по месяцам и стадиям зрелости показано в табл. 1, 2.

Длина рыб (по Смитту) измерялась с точностью 0,5 см, иногда — 0,1 см. Взвешивали рыб на чашечных или электронных весах с точностью 5 или 1 г. Стадии зрелости оценивали по 6-балльной шкале, от I до VI (Мейен, 1938; Сакун, Буцкая, 1963), используя переходные (II–III, III–IV, IV–V, VI–II). Возраст определяли по чешуе. Гонады взвешивали на чашечных или электронных весах с точностью 0,1 г (у молоди — 0,001 г). Длину и высоту доли железы измеряли после извлечения из полости тела с точностью 0,1 см. Гонадосоматический индекс (ГСИ) определяли отношением массы гонады к массе рыбы без внутренностей, выраженным в процентах.

Сбор материалов для характеристики размерной структуры ооцитов проводили в 2005, 2012–2017 гг. Для этого небольшой фрагмент яичника массой 1–2 г или целиком (у неполовозрелых) фиксировали в 4%-м растворе формальдегида. В лаборатории пробы отмачивали. Кусочки яичника массой 0,01–0,5 г помещали на предметное стекло, добавляли 2–3 капли воды и, по возможности, равномерно распределяли ооциты на стекле с помощью скальпеля и препаровальной иглы. Затем просматривали под бинокулярным микроскопом Olympus CH-2 (объектив 4×) или бинокулярном Olympus SZX10 с регулируемым увеличением (объектив GWH10X-D). Отмечали наличие клеток, характерных для периодов оогенеза: прозрачные с видимым ядром, прозрачные с желтоватым оттенком, желтковые непрозрачные, овулированные, фолликулярные оболочки. С помощью видеокамеры DCM35 (350K pixels, USB2.0) делали фотографии ооцитов под микроскопом (4×) или бинокулярном (2×). Снимки срезов гонад выполняли при увеличении 4×.

В яичниках всех анализируемых неполовозрелых самок измеряли диаметр трех самых крупных яйцеклеток (объектив 4×) с помощью видеокамеры. У отдельных самок с гонадами разных стадий зрелости измеряли диаметр 50 ооцитов периода малого роста размерами более 20 мкм, периода вителлогенеза, фаз созревания и овуляции. Цену деления шкалы на экране монитора определили с помощью окуляр-микрометра.

Таблица 1. Количество определений стадий зрелости и массы гонад в разные месяцы, экз.
Table 1. The number of the gonad weight measured and stages of maturity analyzed by months, fish

Месяц Month	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Всего The total sample size
Стадия зрелости Maturity stage	60	146	48	300	2981	4734	1795	2041	3086	23 826	68 022	39 656	146 695
Масса гонад Gonad weight	41	145	–	196	1256	100	882	843	873	1084	727	747	6894

Таблица 2. Объем анализированных материалов разных стадий зрелости сельди, экз., и количество измеренных ооцитов, шт.
Table 2. The size of herring maturity stage sample analyzed, fish, and the number of measured oocytes, specs

Показатель The index	Стадия зрелости / Maturity stage									Всего The total sample size
	I, II	II–III	III	III–IV	IV	IV–V	V	VI	VI–II	
Размеры гонад The gonad length	203	21	236	20	228	1	67	6	36	818
Масса гонад The gonad weight	1349	633	1453	703	1277	290	785	30	374	6894
Кол-во ооцитов * The number of the oocytes*	–	–	<u>450</u>	<u>400</u>	<u>750</u>	<u>250</u>	<u>455</u>	–	–	<u>2305</u>
	910	400	250	400	100	–	350	–	100	2510
Кол-во срезов The number of sections	16	6	2	2	2	–	–	–	–	28

*Числитель и знаменатель — периоды вителлогенеза и превителлогенеза / periods of vitellogenesis and previtellogenesis

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 подвергали стандартной обработке (Елисеев, 1959). Материал проводили через спирты возрастающей концентрации, хлороформ, смесь парафина и хлороформа. Срезы гонад толщиной 5–7 мкм помещали на предметное стекло и окрашивали железным гематоксилином по методике Гейденгайна (Волкова, Елецкий, 1982).

С началом первого или повторного полового созревания формируется расходный фонд — совокупность ооцитов, предназначенных к вымету в ближайший нерестовый сезон (Алексеев, Алексеева, 1996). Развитие ооцитов у сельди происходит по прерывистому типу, с синхронным развитием ооцитов в период вителлогенеза. Такой тип развития яйцеклеток характерен для рыб с коротким нерестовым периодом особи и однократным икротетанием (Овен, 1976).

В исследовании использована периодизация оогенеза, принятая в общей эмбриологии рыб, включающая четыре периода в развитии половых клеток (Макеева, 1992; Чмилевский, 2003):

I — оогониальный,

II — малого роста (цитоплазматического, превителлогенеза)

III — большого роста (трофоплазматического, вителлогенеза)

IV — созревания.

Данное исследование затрагивает периоды превителлогенеза, вителлогенеза и созревания.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Закономерности созревания сельди в онтогенезе

Корфо-карагинская сельдь начинает созревать на четвертом году жизни, иногда встречаются созревающие трехлетки (самцы и самки). Последние

примут участие в нересте в возрасте 3 года. Согласно литературным данным, минимальная длина созревающих особей в 1950–60-е годы равнялась 24 см, в 1970-е годы — 23 см (Качина, 1981). В 1990-е годы при длине 23 см встречались созревающие самцы, а половозрелые самки размерами менее 25 см не отмечались (Науменко, 2001). В 2003–2016 гг. начало созревания наблюдалось при длине самцов и самок 23 и 24 см соответственно.

В работах о темпе полового созревания (Качина, 1977, 1981; Науменко, 2001) закономерности его рассматриваются, в целом, для популяции, без разделения по полу, акцентируя внимание на особенностях темпа созревания поколений разной численности и в годы с различным уровнем запаса. Однако, согласно данным Н.И. Науменко (2001), в 1950-е и 1990-е годы среди рекрутов доля созревающих самцов выше, чем самок такой же длины. Анализ данных последних лет показал, что иногда встречались зрелые самцы длиной 22–23 см, тогда как самки такой длины были исключительно неполовозрелы. Доля зрелых рыб в размерных классах среди самцов была всегда выше, вплоть до полного созревания (рис. 1). Тем не менее различия в долях зрелых рыб по размерным группам, рассчитанные по критерию Пирсона ($\chi^2 = 0,103; \{40,1; 47,0; 55,5\}$) (Плохинский, 1961) и Стьюдента ($t = 0,005 < t_{st}$ при $P > 0,001$) (Лакин, 1980), статистически недостоверны.

В 2003–2017 гг. наибольшая часть особей сельди созревала при длине 27–29 см (79% рыб) в возрасте 4+, 5+ лет (76%) (рис. 2).

Зависимость доли зрелых особей в размерных классах изменяется по виду логистической функции (рис. 3) и аппроксимируется уравнением Ферхюльста:

$$Y = A/(1+10^{a+bx}) + C,$$

где Y — доля половозрелых особей в размерном классе (%), x — середина класса (см), $A = 100\%$, $C = 0$, a, b — коэффициенты, равные 9,936 и $-0,358$ соответственно.

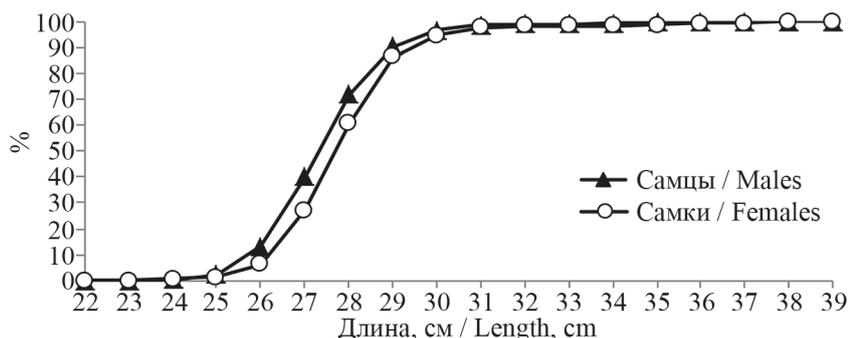


Рис. 1. Доля зрелых рыб по размерным классам корфо-карагинской сельди в 2003–2017 гг. (n = 105 798 экз.)
Fig. 1. The percent of mature Korfo-Karagin herring by size classes for 2003–2017 (n = 105 798 ind.)

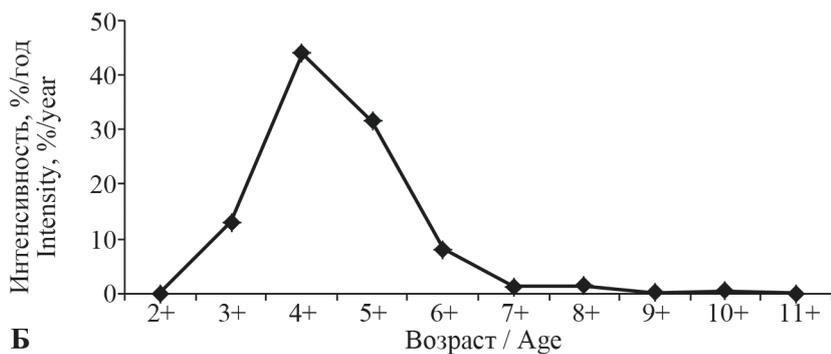
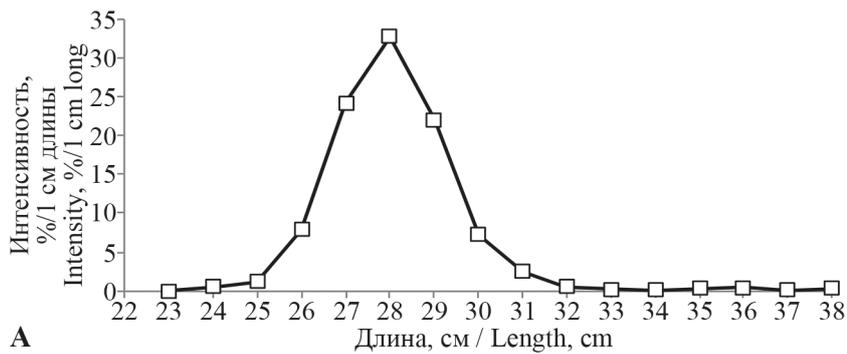


Рис. 2. Интенсивность созревания корфо-карагинской сельди в зависимости от длины (А) и возраста (Б) в 2003–2017 гг.

Fig. 2. The intensity of maturation of Korf-Karagin herring depending on the body length (A) and the age (B) in 2003–2017

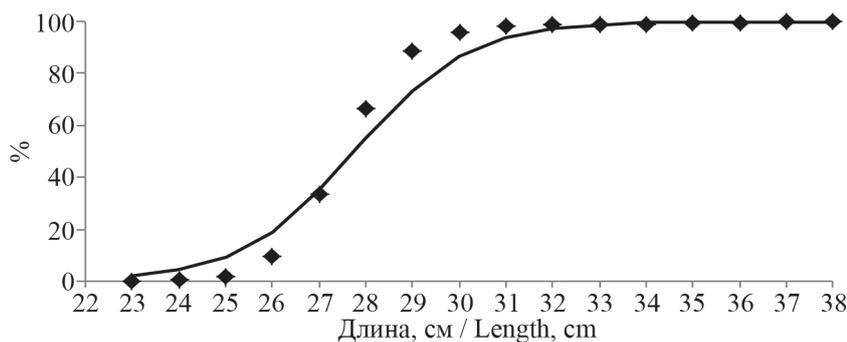


Рис. 3. Среднегодовое относительное количество зрелых рыб по размерным группам

Fig. 3. The average annual relative number of mature fish by size groups

Характеристика гонад сельди разных стадий зрелости

Разные показатели, характеризующие закономерности созревания гонад сельди, рассматривали для четырех групп рыб: неполовозрелых, созревающих, нерестовых и отнерестившихся.

Неполовозрелые рыбы. Особи, стадия зрелости которых определялась как I и II.

Цитологическая дифференцировка пола у сельди предшествует анатомической, поэтому у молоди первого года жизни визуально определить половую принадлежность трудно. Однако с помощью оптики можно обнаружить гонады, содержащие ооциты. Первые признаки анатомической дифференцировки пола наблюдаются у сеголетков сельди в осенний период. Как справедливо отмечал Г.М. Персов (1975, с. 40), «дифференцировка пола может быть установлена лишь с того момента, когда появляются какие-либо показатели развития гонад в женском направлении». Именно так поступают исследователи при выполнении биологи-

ческого анализа молоди не только сельди, а и других видов рыб, в частности минтая и трески (Сергеева и др., 2011; Сергеева, Варкентин, 2016), когда часто возникает ситуация, что у самок гонады можно увидеть, а у самцов железы настолько тонки и незаметны, что наблюдатель в таком случае считает, что анализируется самец.

I, или ювенильная стадия зрелости половых желез обычно определялась у молоди первых двух лет жизни, длиной до 18–19 см. Средняя масса гонад самцов составляла 0,03 г, самок — 0,14 г. Длина гонад самцов изменялась от 1,7 до 3,6 см, у самок колебалась в пределах 1,7–5,9 см. Высота лопасти железы у рыб обоего пола не превышала 0,1 см (табл. 3, 4).

Длина гонад по отношению к длине рыб не показывала направленного изменения и составляла в среднем 17,5% у самцов и 26,5% у самок. ГСИ у самцов изменялся от 0,03 до 0,31, у самок — от 0,06 до 0,63, при средних показателях, соответственно, 0,09 и 0,41%.

Таблица 3. Размеры и масса гонад самцов корфо-карагинской сельди разных стадий зрелости (мин.–макс. (среднее))
Table 3. The size and the weight of the gonads of Korf-Karagin male herring at different stages of maturation (min–max (mean))

Стадия зрелости The stage of maturity	Длина рыб, см The body length, cm	Размеры гонад, см The gonad size, cm		Длина железы / длина рыбы, % The gonad length / the fish length, %	Масса гонад, г The gonad weight, g	ГСИ, % The GSI, %
		Длина The length	Высота The height			
I	14,3–18,0 (16,5)	1,7–3,6 (2,8)	≤ 0,1	10,6–23,6 (17,5)	0,01–0,08 (0,03)	0,1–0,3 (0,09)
II	18,1–30,5 (22,9)	1,7–9,2 (4,9)	0,1–0,4 (0,3)	10,6–30,2 (21,3)	0,4–9,0 (3,1)	0,2–4,4 (1,4)
II–III	25,0–31,0 (28,7)	6,0	0,5	–	1,5–6,0 (3,6)	0,9–2,3 (1,6)
III	25,5–32,0 (28,8)	9,5–21,3 (15,9)	0,9–2,9 (1,6)	33,0–57,1 (51,6)	2,5–96,0 (30,5)	1,0–27,1 (11,5)
III–IV	25,5–33,0 (28,5)	11,8	–	–	8,7–75,0 (27,2)	4,2–26,6 (12,2)
IV ¹	24,5–34,5 (29,3)	12,5–22,0 (17,2)	2,3–4,4 (3,2)	35,7–61,0 (54,2)	13,1–100,0 (43,4)	5,6–36,3 (18,4)
IV ²	25,0–32,5 (29,1)	–	–	–	15,0–90,0 (45,7)	9,4–36,0 (21,3)
IV–V	26,0–31,0 (28,0)	16,5	3,7	54,1	15,0–65,5 (45,9)	15,2–32,8 (23,3)
V	25,0–30,0 (27,9)	14,6–19,8 (17,0)	2,1–4,4 (3,6)	44,2–58,3 (51,4)	25,0–80,0 (45,6)	11,6–35,6 (23,0)
VI	26,5–30,5 (28,3)	14,4–19,0 (16,5)	2,2–3,6 (2,9)	45,0–50,0 (47,5)	2,5–19,0 (11,5)	2,0–10,6 (6,3)
VI–II	24,5–32,5 (28,5)	8,2–16,5 (12,0)	1,0–1,6 (1,2)	31,5–54,1 (37,8)	0,9–8,5 (3,4)	0,5–3,7 (1,6)

IV¹ — Октябрь–декабрь (October–December), IV² — апрель–май (April–May)

Таблица 4. Размеры, масса гонад, ГСИ самок корфо-карагинской сельди разных стадий зрелости (мин.–макс. (среднее))
Table 4. The size, the gonad weight and the GSI of Korf-Karagin herring females at different stages of maturation (min–max (mean))

Стадия зрелости The stage of maturity	Длина рыб, см The fish length, cm	Размеры гонад, см The size of the gonads, cm		Длина железы / длина рыбы, % The gonad length / the fish length, %	Масса гонад, г The gonad weight, g	ГСИ, % The GSI, %
		Длина The length	Высота The height			
I	12,8–18,0 (15,8)	1,7–5,9 (4,2)	≤ 0,1	13,3–37,3 (26,5)	0,02–0,24 (0,14)	0,06–0,63 (0,41)
II	18,0–29,5 (23,2)	1,7–9,2 (6,1)	0,1–0,8 (0,5)	13,3–37,3 (26,7)	0,6–8,0 (3,8)	0,3–3,4 (1,7)
II–III	24,5–33,0 (29,0)	6,9–11,0 (9,0)	0,5–1,3 (0,7)	27,1–35,1 (31,1)	0,7–42,0 (6,2)	0,5–16,0 (2,6)
III	23,5–39,5 (29,6)	6,2–17,5 (12,5)	0,7–2,4 (1,5)	20,3–54,1 (40,6)	2,0–39,5 (13,8)	1,1–21,4 (5,7)
III–IV	24,0–34,5 (29,9)	17,5	1,6–3,2 (2,3)	49,6	3,0–85,0 (22,4)	1,1–34,0 (9,0)
IV ¹	23,0–37,5 (30,2)	10,5–20,4 (16,6)	1,3–3,5 (2,4)	32,3–60,1 (49,3)	10,0–54,0 (26,7)	3,9–18,5 (10,0)
IV ²	24,5–32,5 (29,1)	–	–	–	15,0–90,0 (45,7)	9,4–36,0 (21,3)
IV–V	24,5–32,0 (29,9)	–	–	–	16,7–95,0 (51,7)	10,0–41,4 (24,3)
V	23,0–36,5 (30,1)	15,0–22,2 (17,8)	3,0–5,0 (4,2)	48,4–64,7 (53,9)	30,0–148,0 (68,3)	3,2–42,6 (28,7)
VI	31,5–35,0 (33,4)	15,5–17,8 (16,8)	1,9–4,8 (3,0)	49,1–51,6 (50,3)	1,2–4,6 (4,2)	0,6–5,2 (2,1)
VI–II	24,0–32,0 (28,3)	9,8–14,9 (12,9)	1,0–1,5 (1,2)	30,6–45,2 (40,7)	1,1–9,1 (3,8)	0,7–4,2 (1,9)

IV¹ — Октябрь–декабрь (October–December), IV² — апрель–май (April–May)

II стадия зрелости определялась у двухлеток и молоди более старших возрастных когорт. У самцов масса гонад варьировала от 0,4 до 9,2 г, длина желез достигала 9,2 см и в среднем равнялась 4,9 см, высота — 0,4 см. Колебания массы гонад самок составляли 0,6–8,0 г. Длина желез у самок в среднем больше, чем у самцов. Средние значения относительной длины гонад у самцов и самок — 21,3 и 26,7% соответственно. У рыб этой стадии зрелости заметна разная высота желез: у самцов она составляет в среднем 0,3, у самок — 0,5 см. ГСИ слабо изменяется по мере роста рыб и имеет большие, чем у ювенильных особей, значения: в среднем 1,4% — у самцов, 1,7% — у самок (табл. 3, 4). Наиболее заметное увеличение массы гонад и ГСИ самцов и самок отмечается к октябрю–ноябрю на третьем–четвертом годах жизни.

Размеры лидирующих в развитии яйцеклеток возрастают с увеличением возраста рыб. У сего-

леток диаметр ооцитов достигает 112 мкм, у двухлеток — 127 мкм, у четырехлеток — 291 мкм.

Состояние лидирующих ооцитов у неполовозрелых рыб также меняется по мере роста рыб. Для сеголетков характерно присутствие ооцитов чаще 2-й, иногда 3-й ступени (рис. 4А, Б) периода цитоплазматического роста (по классификации Г.М. Персова (1966)). У двухлеток и трехлеток ооциты достигают 4-й ступени (рис. 4В). При исследованиях ооцитов в мае 1975 г. (Отчет., 1976) у неполовозрелой сельди, наряду с ооцитами с выраженным циркумнуклеарным кольцом, отмечали наличие ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы у рыб старше двух лет (рис. 4Г).

Созревающие. К этой группе относили рыб, стадия зрелости которых в полевых условиях определялась как II–III, III, III–IV, IV.

Рыбы с гонадами II–III стадии зрелости, очевидно, круглогодично присутствуют в скоплениях сельди (в феврале и марте сельдь попадалась в виде при-

лова в очень небольшом количестве, в апреле сборы осуществляли из траловых уловов преднерестовых косяков и из ставных неводов в период подходов сельди для икрометания, и поэтому эта стадия не зафиксирована). В мае в траловых уловах гонады этой стадии зрелости имели 2% самок и 1% самцов. Наибольшая встречаемость наблюдалась в июле (23 и 35%) и августе (42 и 30% среди самок и самцов соответственно). В сентябре доля таких рыб значительно снижается, а в ноябре и декабре остается ничтожно малой: в среднем 1% самок и 0,4% самцов.

В летний период рыб с гонадами II–III стадии зрелости считали половозрелыми и принимавшими участие в прошедшем нересте. По визуальным оценкам, период восстановления гонад после нереста заканчивается к концу июля (Прохоров, 1967). В августе гонады основной части этих рыб достигают III стадии зрелости.

Отдельно следует остановиться на характеристике половых желез, определенных II–III стадией

в осенний период, когда проходит интенсивный промышленный лов сельди.

Как указывалось, доля таких рыб в ноябре–декабре чрезвычайно мала. Размеры особей с гонадами II–III стадии зрелости в это время изменяются от 25 до 33 см, т. е. по размерным характеристикам они представляют группу рекрутов или, в меньшей степени, повторно созревающих особей. Отнесение таких рыб к той или другой группе требует дополнительных исследований с привлечением гистологических методик. Во всяком случае, по устному замечанию Т.Ф. Качиной, такие рыбы не будут нереститься в следующем году. Одно из предположений неучастия в размножении: особи, принимавшие участие в нересте в поздние сроки, не накопили энергетических ресурсов, необходимых для генеративного роста желез, и в них продолжают процессы восстановления репродуктивных свойств. Так, на рисунке 5А показан

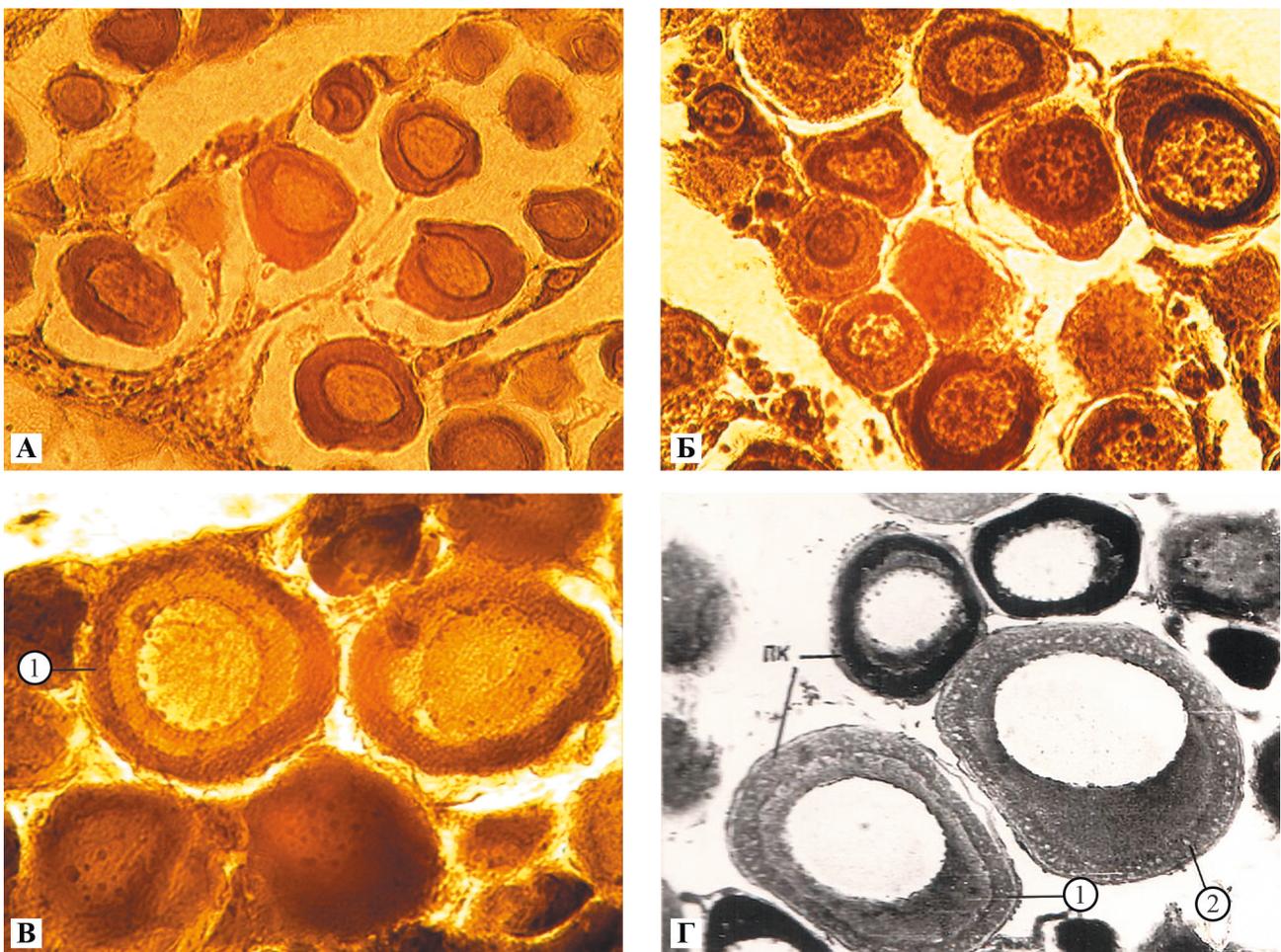


Рис. 4. Срезы яичников молоди сельди разной длины. А — 9,9 см; Б — 11,0 см; В — 18,0 см; Г — 21,5 см (по Отчет..., 1976). 1 — циркумнуклярное кольцо; 2 — ооцит фазы вакуолизации цитоплазмы
Fig. 4. Sections of the ovaries of juvenile herring of different body length. А — 9.9 cm; Б — 11.0 cm; В — 18.0 cm; Г — 21.5 cm (on the Отчет..., 1976). 1 — the circumnuclear ring; 2 — the oocyte in the phase of vacuolization of cytoplasm

срез яичника рыбы длиной 29 см, пойманной в ноябре 2005 г., стадия зрелости которой определена как II–III. Максимальный диаметр фиксированных в растворе формальдегида ооцитов этой рыбы равнялся 250 мкм. Состояние самых крупных ооцитов соответствовало 4-й ступени цитоплазматического роста. Ооциты фазы вакуолизации отсутствовали. На срезе еще видны фолликулярные оболочки.

На другом рисунке (рис. 5Б) показан срез гонады рыбы длиной 26,5 см, также пойманной в ноябре. Старшая генерация ооцитов достигла фазы вакуолизации. На этом этапе развития гонада сохранится до мая–июня.

Надо полагать, что особи, не достигшие в ноябре–декабре III и более зрелых стадий развития гонад, не будут принимать участие в предстоящем нересте. Об этом свидетельствуют показатели

размеров гонад и ооцитов. Максимальный диаметр ооцитов, масса, ГСИ и размерные показатели гонад у самок II и II–III стадий зрелости сходной длины очень близки и отличаются от таковых самок III стадии зрелости (табл. 5, рис. 6). Такое же заключение можно сделать и в отношении самцов (табл. 6).

III стадия. Созревающие впервые и повторно. Самцы с гонадами III стадии зрелости отмечаются в уловах с июля до ноября. За это время среднемесячная масса гонад возрастает с 6,9 до 56,3 г, ГСИ — с 2,8 до 19,8% (табл. 7). Длина желез III стадии развития изменяется от 9,5 до 21,3 см, в среднем составляя 15,9 см, высота желез варьирует от 0,9 до 2,9 (1,6) см. Длина гонад составляет 33,0–57,1 (51,6)% от длины рыбы (см. табл. 3). ГСИ изменяется от 1,0 до 27,1, при среднем показателе 11,5%.

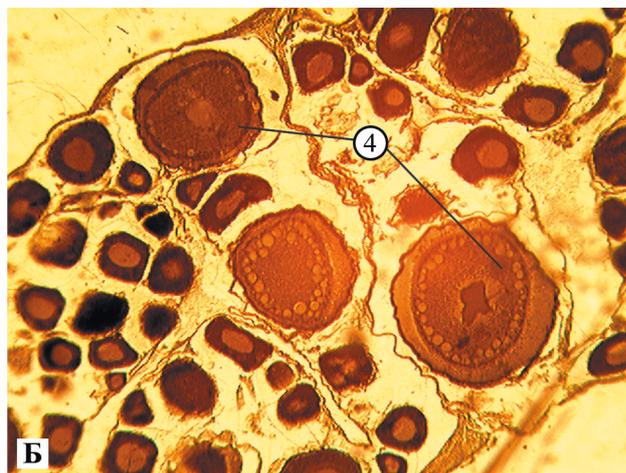


Рис. 5. Срез яичника рыбы длиной 29,0 (А) и 26,5 см (Б) II–III стадии зрелости. 1 — фолликулярная оболочка, 2 — ооциты 2 ступени, 3 — ооциты 3 ступени, 4 — ооциты фазы вакуолизации
 Fig. 5. The section of the ovary of herring individual with the body length 29.0 (A) and 26.5 cm (Б) at the II–III stages of maturation. 1 – the follicular envelope, 2 – the oocytes of the 2nd stage, 3 – the oocytes of the 3rd stage, 4 – the oocytes at the phase of vacuolization

Таблица 5. Некоторые показатели самок II, II–III и III стадий зрелости и их гонад в ноябре–декабре 2005 г. (мин.–макс. (среднее)).
 Table 5. Some of indices for females at the II, II–III and III stages of maturity and their gonads in November–December 2005 (min–max (mean))

Показатели Indices	Стадия зрелости / Stages of maturation		
	II	II–III	III
Длина рыб, см Fish length, cm	25,0–30,0 (27,1)	25,0–30,0 (28,1)	26,0–28,0 (28,8)
Масса гонад, г Gonad weight, g	0,035–1,440 (0,916)	0,659–2,180 (1,553)	3,2–39,5 (13,8)
ГСИ / GSI, %	0,423–0,855 (0,578)	0,499–1,016 (0,782)	1,4–21,4 (5,7)
Длина гонады, см Gonad length, cm	4,6–9,6 (7,6)	6,9–12,4 (9,7)	6,2–17,5 (12,5)
Длина гонады / длина рыбы, % Gonad length / fish length, %	15,6–34,1 (25,9)	27,1–44,3 (35,7)	20,3–54,1(40,6)
Высота гонады, см Gonad height, cm	0,4–0,9 (0,6)	0,5–1,2 (0,7)	0,7–2,4 (1,5)
Макс. диаметр ооцитов, мкм Max oocyte diameter, μm	142,4–325,6 (268,3)	224,8–335,6 (268,3)	491–674 (567)
Кол-во рыб / Number of fish	48	18	27

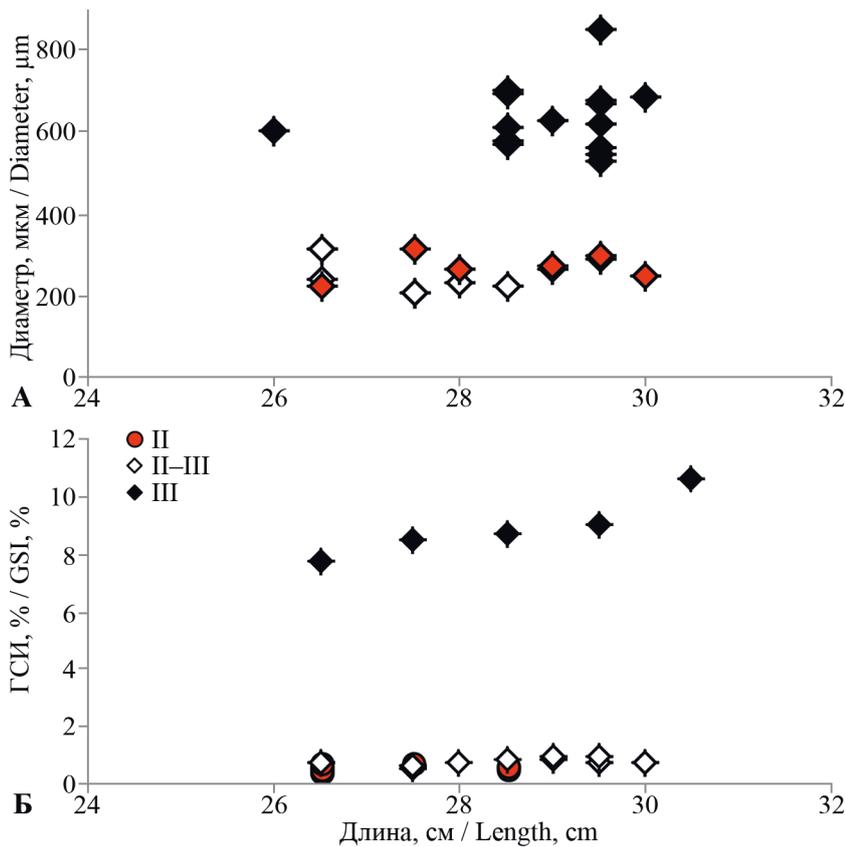


Рис. 6. Диаметр наиболее крупных ооцитов и ГСИ самок II, II–III и III стадий зрелости в ноябре–декабре
Fig. 6. The diameter of the largest oocytes and the gonad-somatic indices of females at the II, II–III and III stages of maturation in November–December

Таблица 6. Некоторые показатели самцов II, II–III и III стадий зрелости и их гонад в ноябре–декабре 2005 г. (мин. – макс. (среднее))
Table 6. Some indices for males at the II, II–III and III stages of gonad maturation in November–December of 2005 (min–max (mean))

Показатели Indices	Стадия зрелости / Stage of maturity		
	II	II–III	III
Длина рыб, см Fish length, cm	24,8–30,5 (27,1)	26,8	26,9–30,0 (29,3)
Масса гонад, г Gonad weight, g	0,009–0,493 (0,130)	0,500	17,0–103,0 (50,2)
ГСИ / GSI, %	0,03–0,32 (0,15)	0,32	7,4–23,4 (19,3)
Длина гонады, см Gonad length, cm	4,4–9,2 (6,5)	6,0	9,5–16,7 (14,3)
Длина гонады / длина рыбы, % Gonad length / fish length, %	17,6	22,4	33,0–56,6 (48,8)
Высота гонады, см Gonad height, cm	0,2–0,7 (0,4)	0,5	0,9–2,9 (1,5)
Кол-во рыб / Number of fish	33	1	22

Самки с яичниками III стадии зрелости встречаются в уловах с июля до января. За это время среднемесячная масса гонад самок возрастает от 4,5 до 15,1 г. Среднемесячный ГСИ увеличивается от 1,9 до 6,3% и в среднем составляет 5,7% (табл. 8, см. табл. 4). Длина гонад у разных особей варьирует от 6,2 до 17,5 см, равняясь, в среднем 12,5 см. Высота желез может составлять 0,7–2,4, в среднем 1,5 см. Длина желез относительно длины рыбы изменяется в диапазоне 20,3–54,1, при среднем показателе 40,6%.

При просмотре под биноклем желтковые ооциты непрозрачны (рис. 7А) и занимают весь ястык. Размеры ооцитов текущего фонда изменя-

ются от 390 до 777 мкм (рис. 8). Средний диаметр ооцитов у разных самок изменяется в пределах 491–674 мкм, равняясь в среднем 569 мкм (табл. 9). Ооциты расходного фонда находятся в фазах начального и интенсивного накопления желтка (рис. 7Б). Содержат много вакуолей, расположенных в периферической части яйцеклетки. Ооциты резервного фонда значительно отличаются по размерам. Их максимальный диаметр у разных особей варьирует от 196 до 316 мкм, составляя в среднем 239 мкм. Наиболее развитые ооциты резервного фонда имеют выраженное циркумнуклеарное кольцо (рис. 7Б).

Таблица 7. Масса гонад, гонадосоматический индекс самцов III, III–IV, IV стадий зрелости в разные месяцы
Table 7. The gonad weight and the gonad-somatic index of males at the III, III–IV, IV stages of maturity in different months

Месяц Month	Стадия зрелости / Stage of maturity					
	III		III–IV		IV	
	Масса гонад, г Gonad weight, g	ГСИ, % GSI, %	Масса гонад, г Gonad weight, g	ГСИ, % GSI, %	Масса гонад, г Gonad weight, g	ГСИ, % GSI, %
Июль / July	4,2–10,4 (6,9)	1,7–4,1 (2,8)	–	–	–	–
Август / August	2,5–47,0 (25,1)	1,0–15,2 (7,2)	8,7–53,7 (30,4)	4,2–19,2 (10,9)	–	–
Сентябрь September	5,0–65,0 (34,7)	2,1–22,0 (13,0)	11,4–68,5 (38,5)	4,4–26,6 (14,9)	15,3–80,0 (49,6)	6,4–28,1 (18,4)
Октябрь October	3,2–41,8 (19,0)	1,9–22,9 (9,3)	11,7–75,0 (40,9)	6,0–26,0 (16,5)	13,1–100,0 (41,2)	6,0–24,7 (17,2)
Ноябрь November	3,9–96,0 (56,3)	1,8–27,1 (19,8)	9,0–58,3 (26,0)	5,1–20,5 (13,1)	15,5–100,0 (53,5)	9,0–31,0 (20,5)
Декабрь December	–	–	17,0–65,0 (33,8)	7,7–21,5 (16,3)	13,7–90,0 (45,0)	5,6–36,3 (19,3)
Январь / January	–	–	–	–	25,0–58,0 (41,5)	14,7–23,1 (18,7)
Февраль February	–	–	17,3–45,5 (36,7)	11,5–20,5 (17,2)	30,0–50,0 (42,6)	14,0–22,2 (19,3)
Март / March	–	–	–	–	19,0–43,0 (26,2)	11,5–19,5 (15,4)
Апрель / April	–	–	–	–	22,0–85,0 (46,6)	13,9–31,5 (22,5)

Таблица 8. Масса гонад, гонадо-соматический индекс самок III, III–IV, IV стадий зрелости в разные месяцы
Table 8. The gonad weight and the gonad-somatic index of females at the III, III–IV, IV stages of maturity in different months

Месяц Month	Стадия зрелости / Stage of maturity					
	III		III–IV		IV	
	Масса гонад, г Gonad weight, g	ГСИ, % GSI, %	Масса гонад, г Gonad weight, g	ГСИ, % GSI, %	Масса гонад, г Gonad weight, g	ГСИ, % GSI, %
Июль / July	2,0–5,8 (4,5)	1,1–3,4 (1,9)	–	–	–	–
Август / August	3,2–15,0 (8,3)	1,6–4,4 (3,0)	–	–	–	–
Сентябрь September	3,6–22,0 (12,3)	2,1–8,4 (4,7)	8,2–25,0 (14,3)	2,5–7,5 (5,2)	–	–
Октябрь October	6,8–20,8 (13,9)	3,8–8,0 (5,4)	3,0–27,9 (18,3)	1,3–9,4 (6,7)	–	–
Ноябрь November	7,6–39,5 (15,1)	3,9–21,4 (6,0)	5,0–36,5 (18,7)	1,1–11,6 (7,5)	10,0–90,0 (38,1)	3,9–17,1 (10,5)
Декабрь December	7,0–23,2 (13,9)	5,0–8,0 (6,3)	13,8–50,0 (29,7)	7,3–19,5 (11,4)	31,0–54,0 (41,2)	10,7–18,5 (14,6)
Январь January	–	–	15,0–85,0 (37,1)	8,6–34,0 (15,2)	33,0–40,0 (36,7)	12,9–15,0 (13,9)
Февраль February	–	–	–	–	30,0–50,0 (40,9)	14,0–20,4 (17,9)
Март / March	–	–	–	–	15,0–37,0 (23,0)	98,4–16,5 (12,6)
Апрель / April	–	–	–	–	15,0–105,0 (56,4)	11,2–40,1 (25,6)

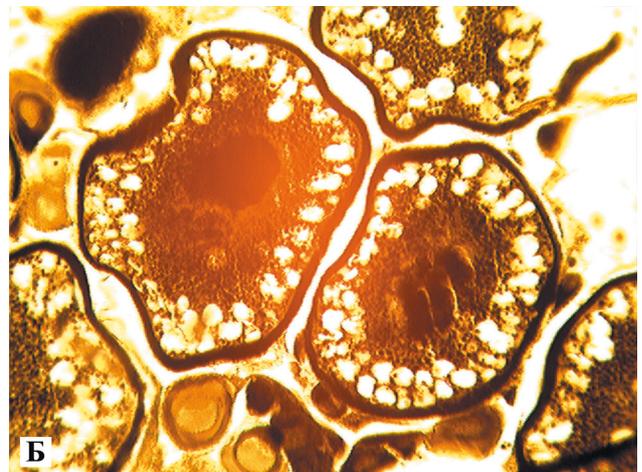
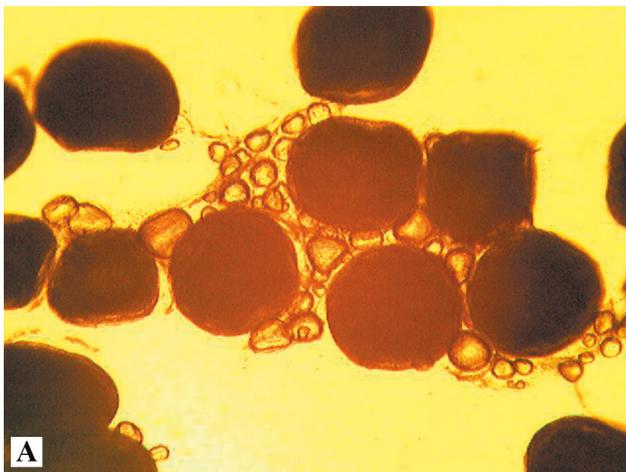


Рис. 7. Ооциты (А) и гистологический срез яичника (Б) сельди длиной 29,5 см III стадии зрелости
Fig. 7. The oocytes (A) and the histological section of the ovary (B) of herring with the body length 29.5 cm at the III stage of maturity

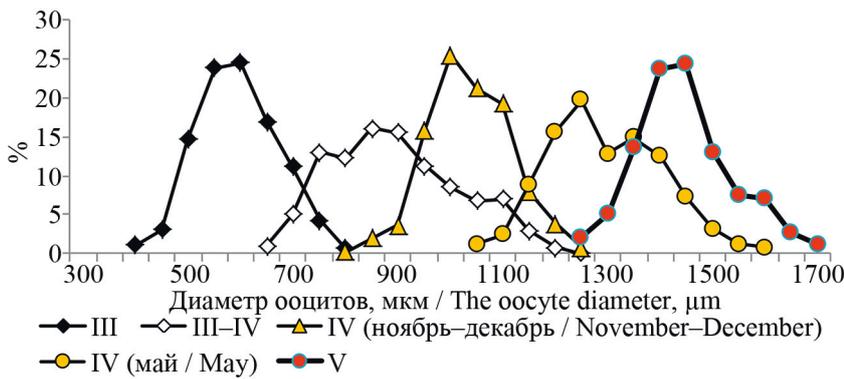


Рис. 8. Размерная структура ооцитов сельди «текущего» фонда разных стадий зрелости гонад
 Fig. 8. The size structure of herring oocytes of “current” pool at different gonad maturity stages

Таблица 9. Диаметр ооцитов корфо-карагинской сельди разных стадий зрелости (мин.–макс. (среднее))
 Table 9. The diameter of the oocyte of Korf-Karagin herring at different stages of maturation (min–max (mean))

Стадия зрелости Stage of maturity	Макс. диаметр ооцитов, мкм The maximal diameter of oocyte, μm		Средний диаметр ооцитов, мкм The average diameter of oocyte, μm
	Резервный фонд Reserve pool	Расходный фонд Current pool	Расходный фонд Current pool
II	142–327 (253)	–	–
II–III	224–336 (270)	352–527 (440)	–
III	196–316 (239)	352–986 (646)	491–674 (569)
III–IV	212–284 (254)	635–1197(1009)	721–1112 (915)
IV (ноябрь–декабрь / November–December)	219–284 (250)	824–1229 (1207)	931–1064 (1012)
IV (май / May)	–	1193–1569 (1357)	1070–1387 (1270)
V	306–350 (330)	1473–1696 (1586)	1364–1524 (1420)
VI	306–398 (352)	–	–
VI–II	248–348 (298)	–	–

Масса гонад самцов и самок с увеличением длины рыб изменяется по виду степенной функции, а ГСИ более соответствует положительному

прямолинейному тренду, однако из-за значительного разброса значений теснота связи невысока (рис. 9, 10).

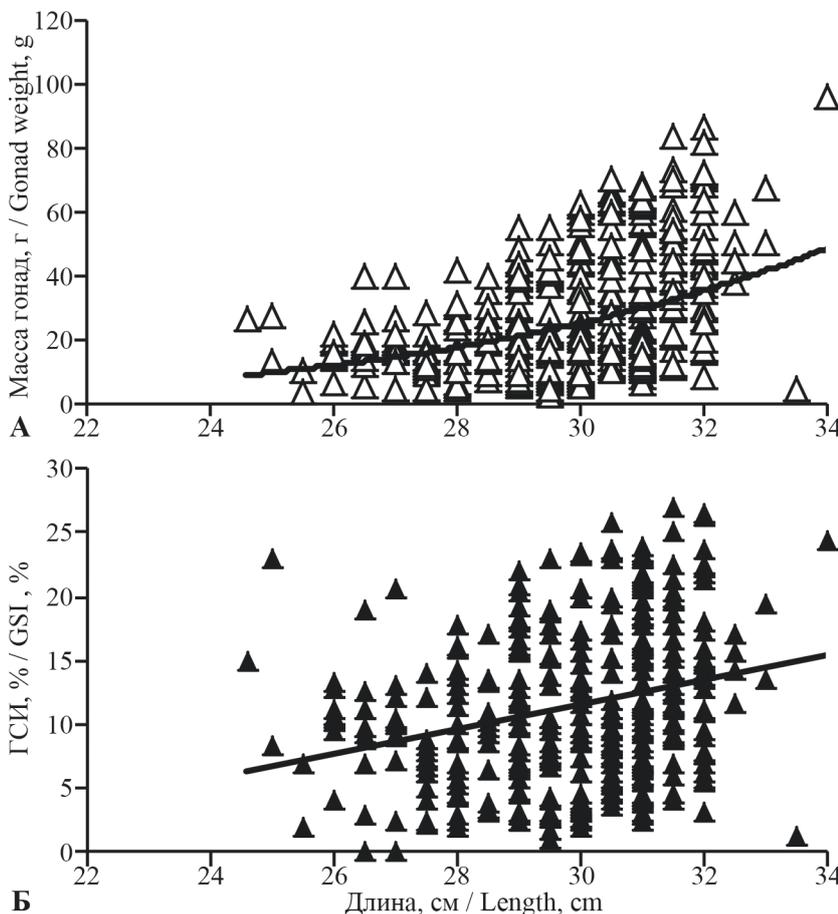


Рис. 9. Изменение массы гонад (А) и ГСИ (Б) самцов сельди III стадии зрелости в сентябре
 Fig. 9. The dynamics of the gonad weight (A) and of the GSI (B) of herring males at the III stage of maturity in September

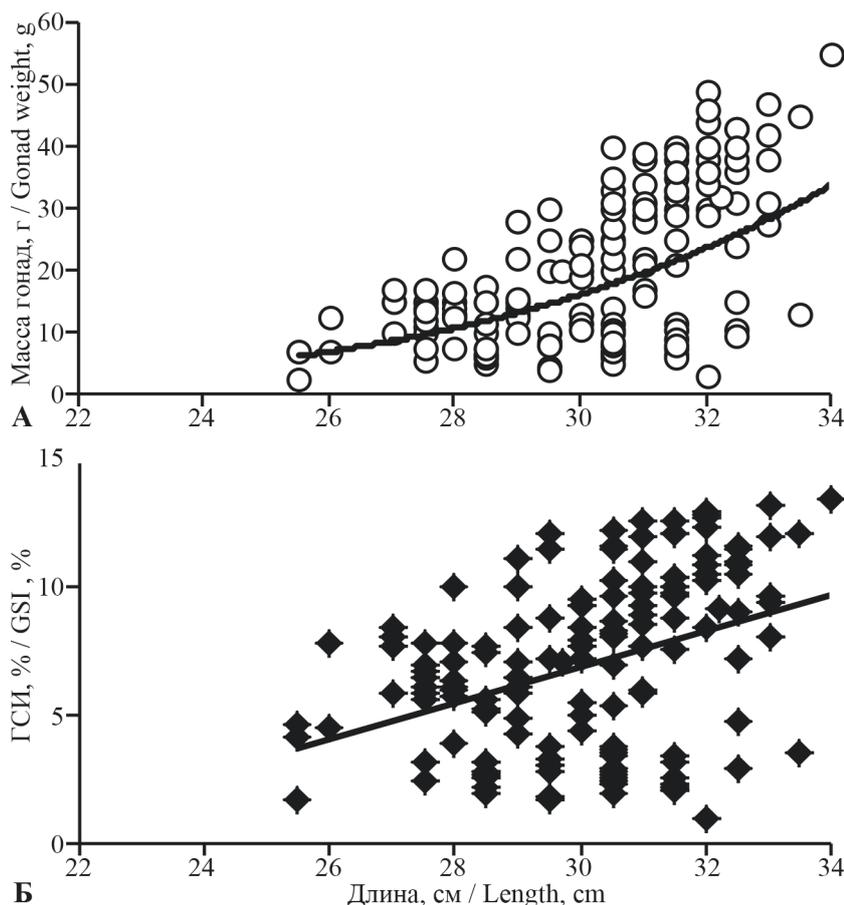


Рис. 10. Изменение массы гонад (А) и ГСИ (Б) самок III стадии зрелости в ноябре
 Fig. 10. The dynamics of the gonad weight (A) and of the GSI (B) of females at the III stage of maturity in November

III–IV стадия. Самцы, зрелость которых определена этой переходной стадией, отмечались в уловах с августа по апрель. Индивидуальные колебания массы гонад составляли 8,7–75,0 г, ГСИ — 4,2–26,6%. Среднемесячная масса семенников изменялась от 30,4 г в августе и к февралю достигала 36,7 г (табл. 7). ГСИ возрастал от 10,9 в августе до 16,3–17,2% в декабре и феврале.

Самки III–IV стадии зрелости регистрировались в августе–марте, наиболее часто отмечались в январе–марте и составляли около половины проанализированных рыб. Индивидуальные колебания массы яичников значительны: от 3,0 до 85,0 г. Среднемесячная масса гонад возрастала от 14,3 до 37,1 г, ГСИ увеличивался от 5,2 до 15,2% (табл. 8). Размеры желтковых ооцитов в ноябре–декабре изменялись от 635 до 1197 мкм, при среднем показателе 915 мкм (рис. 8). У разных самок средний диаметр изменялся в пределах 721–1112 мкм (табл. 9).

Как свойственно рыбам с гонадами переходной стадии, величина ГСИ занимает промежуточное положение, однако в отдельные месяцы отмечено нарушение этой закономерности, что связано с визуальной оценкой стадии наблюдателем.

IV стадия. Самцы с гонадами IV стадии зрелости встречаются с августа до апреля. В сентябре доля их составляет около 10%, в ноябре увеличивается вдвое и остается высокой до апреля. Индивидуальная масса гонад колеблется от 13,1 до 100,0 г, ГСИ — от 5,6 до 36,3%. Показатели ГСИ изменяются по месяцам от 17,2 до 22,5%, при среднем 18,4%. Длина гонад варьирует от 12,5 до 22,0 см и составляет в среднем 54,2% от длины рыбы (см. табл. 3, 7). Высота доли железы изменяется от 2,3 до 4,4 см.

Самки с гонадами этой стадии отмечаются в ноябре–апреле. В ноябре–декабре их доля невысока и равна 10%, затем к апрелю возрастает до 70%. За это время значительно увеличивается масса гонад (в среднем за месяц от 38,1 до 56,4 г) и, соответственно, ГСИ — от 10,5 в ноябре до 25,6% в апреле (табл. 8). Масса желез в ноябре–декабре изменяется от 32,5 до 80,0 г, длина — от 10,5 до 20,4 см, составляя в среднем 16,6 см, или 49,3% от длины рыбы. Высота желез варьирует от 1,3 до 3,5 см и в среднем составляет 2,4 см (см. табл. 4).

Размеры желтковых ооцитов в ноябре изменяются от 752 до 1229, а в мае — от 941 до 1569 мкм (рис. 8). Также отмечается заметное увеличение

средних показателей диаметра ооцитов: от 1012 мкм в ноябре–декабре до 1270 мкм в апреле–мае. В фиксированных пробах, собранных в ноябре–декабре, ооциты непрозрачны, просматривается тонкая студенистая оболочка. Состояние клеток текущего фонда соответствует фазам интенсивного наполнения и заполненного желтком ооцита (рис. 11А, Б).

По визуальным наблюдениям на нерестилищах, в яичниках сельди, определенных IV стадией, желтковые ооциты не овулированы, в фиксированных пробах выглядят непрозрачными либо более светлыми, с видимыми глобулами. Хорошо заметно пространство между желтком и оболочкой ооцита. На срезах просматриваются фолликулярный и студенистый слои. В апреле–мае в ооцитах начинается миграция ядра к анимальному полюсу (Отчет., 1976).

Рыбы с гонадами IV–V стадии зрелости в марте не встречались, а в апреле их доля достигала максимальной величины: 49% среди самцов и 26% — среди самок. В мае доля таких преднерестовых особей уменьшилась втрое. Масса семенников изменялась от 15,0 до 65,5 г, при среднем показателе 45,9 г. ГСИ варьировал от 15,2 до 32,8 (23,3%).

Самки, гонады которых визуальным образом определены IV–V стадией развития, встречались в сетных уловах в апреле и мае. Масса ястыков колебалась в широких пределах (от 16,7 до 95,0 г) и равнялась в среднем 51,7 г. ГСИ этих особей изменялся от 10,1 до 41,4, составляя в среднем 24,3%.

Нерестовые. V стадия. По длительности самая короткая стадия наблюдается во второй половине апреля – мае.

Масса гонад самцов может достигать 105 г. Длина гонад изменяется от 14,6 до 19,8 см и составляет в среднем 51,4% длины рыбы. Высота железы у рыб разной длины варьирует от 2,1 до 4,4 см (см. табл. 3). Часто в уловах встречаются особи с частично выметанными либо выдавленными из-за сжатия половыми продуктами. У готовых к нересту особей ГСИ может достигать 26,4–41,1%, а у частично выметавших половые продукты он снижается до 9,1%.

Масса гонад самок варьирует от 30 до 148 г, равняясь в среднем 68,3 г. Средняя длина желез равна 17,8 см и составляет 53,9% от длины рыбы. Высота гонад, как длина и масса, имеют наибольшие за весь цикл созревания значения — от 3 до 5 см. ГСИ может достигать 42,6%. На этой стадии желточные гранулы сливаются в гомогенную массу, и вскоре ооциты выходят из фолликулов. Со-

держимое ооцита заполнено глобулами. Хорошо видна студенистая оболочка ооцита (рис. 12). Диаметр овулированных ооцитов составляет

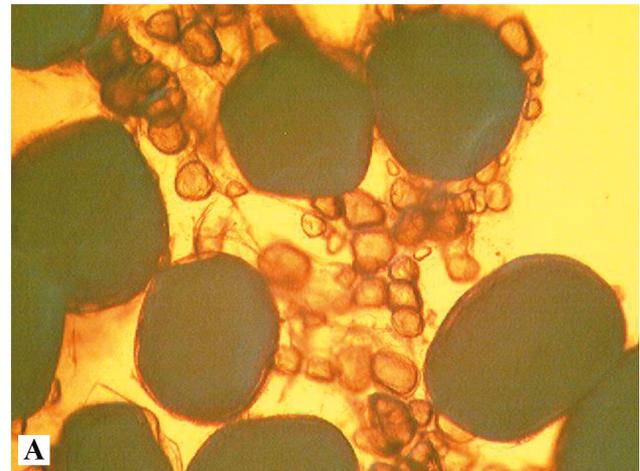


Рис. 11. Ооциты (А) и гистологический срез яичника (Б) сельди длиной 32,5 см IV стадии зрелости в ноябре
Fig. 11. The oocytes (А) and the histological section of the ovary (Б) of herring with the body length 32.5 cm at the IV stage of maturity in November

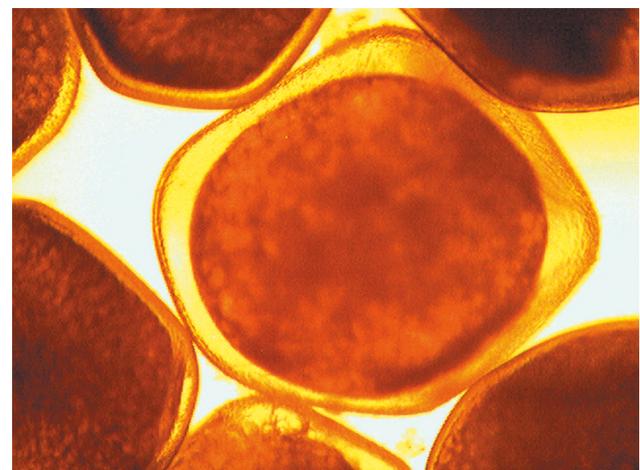


Рис. 12. Овулированный ооцит сельди длиной 32,5 см V стадии зрелости
Fig. 12. Ovulated oocyte of herring with the body length 32.5 cm at the V stage of maturity

1209–1696, в среднем 1420 мкм (см. рис. 8). У разных самок средний диаметр варьировал от 1364 до 1524 мкм (табл. 9). У корфо-карагинской сельди размеры и масса ооцитов закономерно увеличиваются по мере роста самок (Науменко, 2001, 2012).

У корфо-карагинской сельди после фазы миграции ядра и слияния гранул желтка, перед овуляцией, наблюдается процесс созревания яйцеклетки, который сопровождается гидратацией. Однако в отличие, например, от минтая, выметывающего пелагическую икру, он менее выражен. У корфо-карагинской сельди размеры ооцитов при гидратации увеличиваются в среднем на 6%, у минтая — на 27% (Сергеева и др., 2011). Содержание воды в яичниках сельди Британской Колумбии за период овуляции возрастает от 66 до 76% и остается на таком уровне до оплодотворения яиц (Gillis et al., 1990). Особенность небольшого оводнения икринок сельди перед выметом можно считать приспособительным свойством, как и формирование студенистой оболочки.

Отнерестившиеся. VI стадия. Эта стадия определялась у рыб со следами недавнего нереста. Могут встречаться самцы с не полностью выметанными продуктами. Масса гонад самцов колебалась от 2,5 до 19,0 г, в среднем 11,5 г. Длина гонад практически не изменилась по сравнению с таковой у рыб V стадии зрелости, несколько уменьшилась высота желез, в среднем до 2,9 см. ГСИ варьирует в пределах 2,0–10,6, в среднем 6,3% (см. табл. 3).

Средняя масса гонад самок уменьшается до 4,2 г, длина желез — до 16,8 см, ГСИ — до 2,1% (см. табл. 4). В ткани яичника имеется множество фолликулярных мешочков, оставшихся от выметанных ооцитов. Некоторые наиболее крупные ооциты под бинокляром отличаются от основной массы яйцеклеток и выглядят мутноватыми (рис. 13А). Максимальный диаметр ооцитов составляет 306–398 мкм. Фонд половых клеток представлен ооцитами цитоплазматического роста 1–4 ступеней и ооцитами фазы вакуолизации цитоплазмы (рис. 13Б) (Отчет..., 1976). Последние сформируют фонд текущей плодовитости следующего нерестового сезона. Ооциты периода цитоплазматического роста образуют фонд яйцеклеток, который реализуется в ходе последующих икротетаний.

VI–II стадия. Отнерестившиеся рыбы с железами в процессе восстановления. Встречаются с мая по июль, достигая наивысших значений в июле: 59% среди самцов и 70% — среди самок.

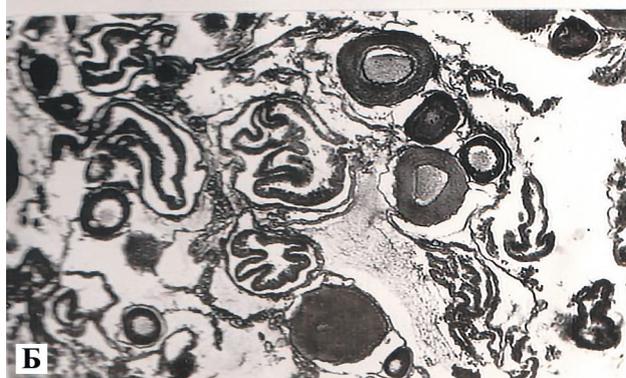
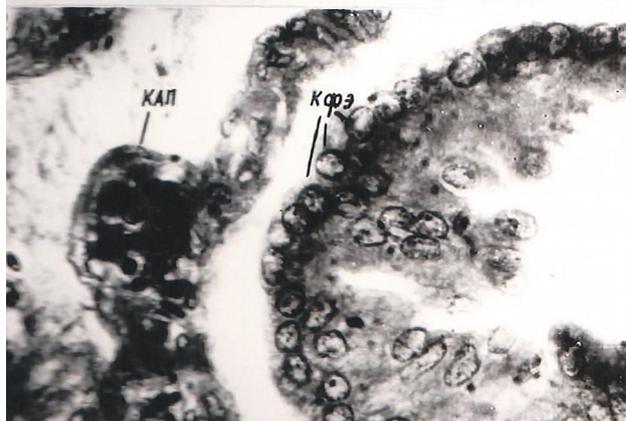
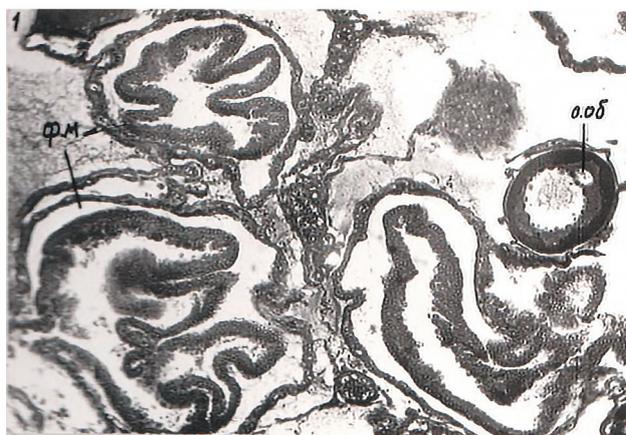
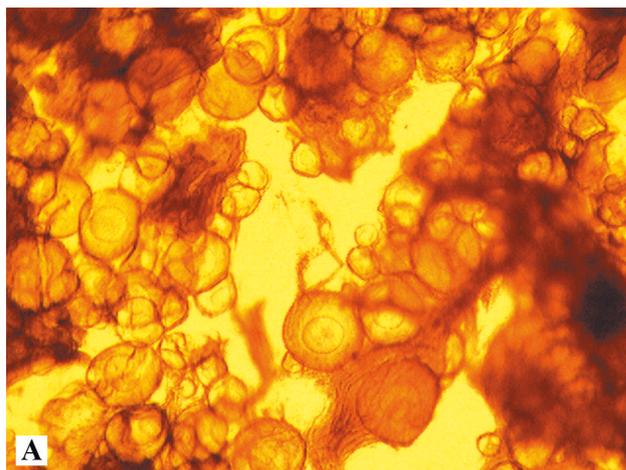


Рис. 13. Ооциты сельди длиной 29,5 см (А) и срез яичника рыбы длиной 31,0 см (Б) (по Отчет..., 1976)
 Fig. 13. The oocytes of herring with the body length 29.5 cm (A) and the cross section of the ovary of herring with the body length 31.0 cm (B) (on the Отчет..., 1976)

Масса гонад самцов изменяется от 0,9 до 8,5 г, составляя в среднем 3,4 г. ГСИ уменьшается до 0,5–3,7%. Длина гонад варьирует от 8,2 до 16,5 см, высота доли уменьшается до 1,0–1,6 см (см. табл. 3). Относительная длина желез колеблется от 31,5 до 54,1 при среднем показателе 37,8%.

Масса гонад самок варьирует от 1,1 до 9,1, в среднем 3,8 г. ГСИ изменяется в диапазоне 0,7–4,2%, при среднем показателе 1,9%. Длина желез уменьшается до 9,8–14,9 см и составляет от 33,6 до 45,2% от длины рыб.

Как и у самцов, масса гонад и ГСИ самок VI и визуально определенной VI–II стадии имеют близкие значения массы и ГСИ.

В яичниках присутствуют оогонии, которые имеются в яичниках на всех этапах жизненного цикла и пополняют фонд ооцитов цитоплазматического роста, и ооциты 1–4 ступеней цитоплазматического роста. Также имеются яйцеклетки фазы вакуолизации и появляются ооциты фазы начала трофоплазматического роста диаметром до 600 мкм. В этих клетках между вакуолями образуются гранулы желтка (Отчет..., 1976). Наличие последних характерно для III стадии зрелости яичников (Сакун, Буцкая, 1963; Алексеев, Алексеева, 1996).

В течение 1,5–2 месяцев после нереста фолликулы резорбируются. Старшая генерация яйцеклеток уже представлена ооцитами начала желточного накопления и заключительной фазы вакуолизации (Отчет..., 1976). Наступает III стадия.

Размерная структура ооцитов резервного фонда

Механизм развития яйцеклеток сельди описан для разных форм беломорских сельдей (Зеленков, 1981). Сразу после икрометания в железах имеется большая доля ооцитов 3 и 4 ступеней периода цитоплазматического роста. Вскоре резко уменьшается количество ооцитов 2, 3 и 4 ступеней, по-

являются ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы. Затем начинает возрастать относительное количество ооцитов 3 и 4 ступеней, и уменьшаться — 1 и 2 ступеней.

У сельди Японского моря перед первым созреванием также наблюдается уменьшение доли ооцитов размерами менее 130 мкм и возрастание более крупных превителлогенных клеток (Коуа et al., 2003).

Видимо, такая схема развития яйцеклеток наблюдается и у корфо-карагинской сельди. В ходе настоящего исследования выяснено, что параллельно с развитием ооцитов расходного фонда у корфо-карагинской сельди происходит изменение состава «резервного». Так, если у неполовозрелых рыб модальную группу представляют ооциты размерами 76–100 мкм, то в яичниках III стадии зрелости относительное количество таких ооцитов уменьшается и незначительно возрастает доля более крупных яйцеклеток (рис. 14). В яичниках IV стадии зрелости еще более возрастает доля клеток диаметром более 150 мкм. В гонадах V стадии зрелости диаметр наиболее крупных превителлогенных ооцитов значительно превышает таковой у самок IV стадии. Очевидно, у преднерестовых самок интенсифицируются процессы, способствующие переходу ооцитов в более зрелое состояние. Так, у текущих особей в гонадах значительно возрастает доля ооцитов диаметром более 200 мкм, ооциты этой генерации у рыб с железами в процессе восстановления после икрометания достигают размеров 300–348 мкм.

У самок с железами в процессе восстановления значительно уменьшается доля ооцитов размерами до 125 мкм и возрастает доля клеток размерами более 175 мкм. Также появляются ооциты размерами более 300 мкм, последние близки к размерам ооцитов расходного фонда у рыб II–III стадии зрелости.

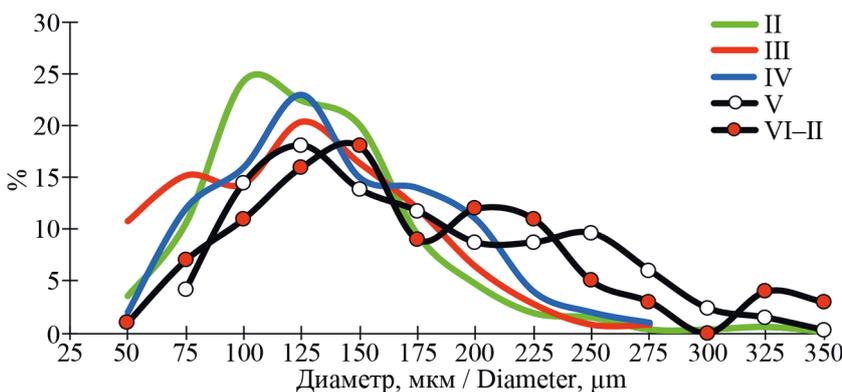


Рис. 14. Размерная структура ооцитов у самок II и VI–II стадий зрелости и резервного фонда — III, IV, V стадий зрелости гонад
Fig. 14. The oocyte size structure in females at the II and VI–II stages of maturity and from the reserve pool — at the III, IV, V gonad maturity stages

Сезонное созревание гонад корфо-карагинской сельди

Годичный цикл корфо-карагинской сельди разделяют на периоды: нерестовый, нагула, зимовки и преднерестовый (Прохоров, 1967; Качина, 1981).

Нерест сельди в бухтах Карагинского залива происходит в зависимости от гидрометеорологических условий года с 1 декады мая по начало июня (Качина, 1981; Науменко, 2001). В мае количество нерестовых особей максимально и в среднемноголетнем аспекте составляло 54 и 35% соответственно для самцов и самок. В крови отмечается повышенное содержание общего гемоглобина (Калюжная, 1982), которое снижается у отнерестовавших рыб.

В период нагула, в июне доля отнерестившихся самцов и самок составляет 29 и 33% соответственно, между тем уже отмечали особей III стадии зрелости (рис. 15). Таким образом, от нереста до развития гонад на III стадии проходит примерно месяц. В это же время в уловах отмечаются особи с гонадами II–III стадии зрелости. Поскольку в яичниках рыб этой стадии зрелости уже имеются яйцеклетки с желточными гранулами (Отчет., 1976), правильнее считать таких рыб достигшими III стадии зрелости. В июле доля рекрутов и рыб с гонадами в процессе «восстановления» максимальна, и к концу месяца заканчивается восстановление половых желез. Этот период характеризуется наибольшей протяженностью миграций и интенсивностью питания. На внутренностях и в мышцах накапливается жир, содержание которого в мясе вдвое превышает таковое у нерестовых

особей (Прохоров, 1967), а содержание гемоглобина вновь увеличивается (Калюжная, 1982).

В яичниках присутствуют, наряду с превителлогенными клетками, ооциты фаз вакуолизации цитоплазмы и начального накопления желтка. Формируется фонд плодовитости. Однако в это время невозможно отделить по размерам превителлогенные ооциты от вителлогенных. Боуверс и Холлидей (Bowers, Hollyday, 1961) отмечают, что в июле и августе у сельди Британской Колумбии созревающие ооциты также невозможно отделить от резервных. Начиная с сентября отделение текущего фонда заметно.

В августе и сентябре продолжается нагул корфо-карагинской сельди, в уловах доминируют рыбы с гонадами II–III и III стадий зрелости (рис. 15). Значения массы гонад и ГСИ значительно возрастают, особенно у самцов (рис. 16). Количество жира в мясе в этот период достигает максимальных значений (Прохоров, 1967), также возрастает содержание липидов и активизируется белковый рост (Калюжная, 1985).

В октябре интенсивность питания сельди снижается, и сельдь постепенно отходит на глубины 80–150 м (Качина, 1981). У основной массы половозрелых особей железы развиваются до III стадии. Ооциты расходного фонда находятся в фазах начального и интенсивного накопления желтка.

Период зимовки длится до марта (Качина, 1981). В ноябре–декабре косяки сельди смещаются на глубины 120–200 м, где рыбы и зимуют. В это время доминируют рыбы с железами III стадии, вторую позицию занимают особи с гонадами IV стадии, доля их среди самцов больше, чем среди

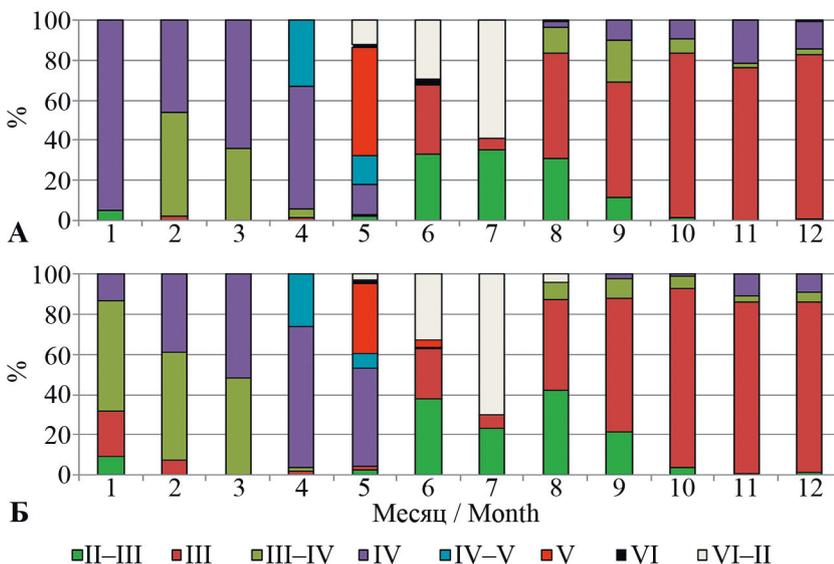


Рис. 15. Соотношение самцов (А) и самок (Б) корфо-карагинской сельди разных стадий зрелости в течение года (по многолетним данным)
 Fig. 15. The ratio between the males (А) and females (Б) of Korf-Karagin herring at different stages of maturity during the a year (longterm data)

самок. В ноябре у самцов отмечаются самые высокие показатели массы желез и ГСИ, которые сохраняются до преднерестового периода. В.Г. Прохоров (1968) полагал, что в зимний период заметных изменений в ястыках не отмечается, а лишь в апреле происходит резкое увеличение массы яичников. Результаты данного исследования показали, что масса гонад и ГСИ самок равномерно возрастают до февраля, возможно до марта.

Преднерестовый период начинается во второй половине марта и заканчивается в конце апреля – середине мая, в зависимости от гидрологических условий (Прохоров, 1967). В апреле практически все рыбы имеют гонады IV и IV–V стадий зрелости (рис. 15). В это время значительно возрастает масса гонад и ГСИ, особенно у самок. Если в периоды нагула и зимовки показатели массы гонад и ГСИ самцов превышали таковые самок, то в преднерестовый период эти значения выше у самок (рис. 16).

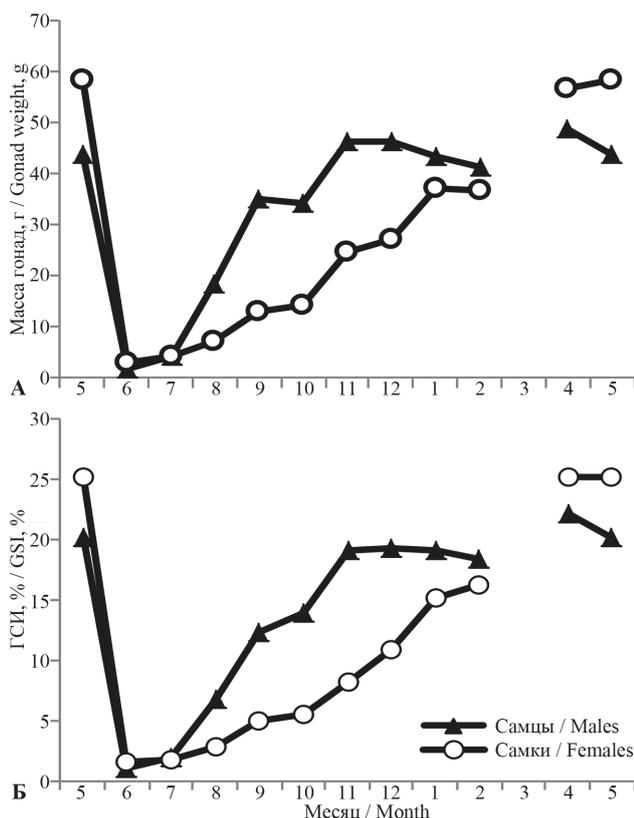


Рис. 16. Изменение массы гонад и ГСИ самцов и самок сельди в течение годового цикла
Fig. 16. The dynamics of the gonad weight and the GSI of herring males and females during one year

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В 2003–2017 гг. наибольшая часть особей корфо-карагинской сельди созревала при длине 27–29 см (79% рыб) в возрасте 4+, 5+ лет (76%).

У неполовозрелых самцов средние показатели относительной длины гонад и ГСИ равнялись 21,3% и 1,4%, у самок эти значения составили 26,7 и 1,7% соответственно.

Относительная длина желез самцов III стадии равняется 51,6%, у нерестовых особей — 51,4, после нереста снижается до 37,8%. ГСИ, соответственно, составляет 11,5, 41,1 и 1,6%.

Длина яичников у самок III стадии равняется 40,6% от длины рыб, высота — 1,5 см. ГСИ варьирует от 1,1 до 21,4%. У готовых к нересту рыб эти показатели возрастают до 53,9% и 4,2 см, а ГСИ может достигать 42,6%. После нереста относительная длина гонад уменьшается до 40,7%, высота желез — до 1,2 см. ГСИ колеблется от 0,7 до 4,2%.

У неполовозрелых особей превителлогенные ооциты достигают 4 степени развития. В осенний период у некоторых особей II–III стадии зрелости старшая генерация ооцитов представлена ооцитами фазы вакуолизации, однако такие рыбы не будут составлять нерестовый запас следующего года.

В железах III стадии ооциты расходного фонда находятся в фазах начального и интенсивного накопления желтка. В гонадах IV стадии яйцеклетки развиваются до фаз интенсивного наполнения и заполненного желтком ооцита. У готовых к нересту самок все ооциты овулированы. После нереста наиболее развитые ооциты достигают фазы вакуолизации. Средний диаметр ооцитов расходного фонда на III стадии развития гонад составляет 569 мкм, на IV стадии увеличивается до 1012–1270 мкм. Размеры овулированных ооцитов достигают 1420 мкм.

По мере развития яичников изменяется структура ооцитов «резервного» фонда, возрастает доля клеток диаметром более 150 мкм и уменьшается доля более мелких.

Рассмотренные изменения показателей массы гонад, ГСИ, длины и высоты желез, средних и максимальных размеров ооцитов, характерных для разных стадий зрелости, вместе с описанием внешнего вида желез будут основой для уточнения и описания шкалы зрелости гонад корфо-карагинской сельди.

ЛИТЕРАТУРА

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. Метод. пособие. Калининград: АтлантНИРО. 76 с.
- Волкова О.В., Елецкий Ю.К. 1982. Основы гистологии с гистологической техникой. М.: Медицина. 304 с.
- Елисеев В.Г. 1959. Основы общей гистологии и гистологическая техника. М.: Наука. 271 с.
- Зеленков В.М. 1981. Оогенез и динамика количества половых клеток беломорской сельди *Clupea pallasii n. maris-albi* Berg // Тр. ПИНРО. Вып. 45. С. 65–73.
- Калюжная Т.И. 1982. Сезонные изменения физиологического состояния половозрелой корфо-карагинской сельди // Биология моря. № 3. С. 46–51.
- Калюжная Т.И. 1985. Физиолого-биохимическая характеристика половозрелой корфо-карагинской сельди // Сб. Сельдевые сев. части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО. С. 50–56.
- Качина Т.Ф. 1977. Закономерности темпа полового созревания тихоокеанской сельди *Clupea Harengus Pallasii* Val. (на примере корфо-карагинского стада) // Вопр. ихтиологии. Т. 17, вып. 2 (103). С. 301–311.
- Качина Т.Ф. 1981. Сельдь западной части Берингова моря. М.: Легкая и пищевая пром-сть. 120 с.
- Качина Т.Ф., Акимова Р.Я. 1972. К биологии сеголетков корфо-карагинской сельди // Изв. ТИНРО. Т. 82. С. 309–320.
- Коркош В.В. 1975. Изменение ооцитов у корфо-карагинской сельди в процессе их развития // Изв. Тихоокеан. НИИ рыбн. хоз-ва и океанографии. Т. 97. С. 15–20.
- Лакин Г.Ф. 1980. Биометрия. 3-е изд. М.: Высшая школа. 294 с.
- Макеева А.П. 1992. Эмбриология рыб. М.: МГУ. 216 с.
- Мейен В.А. 1938. Инструкция по определению пола и степени зрелости половых продуктов у рыб. М.-Л.: Пищепромиздат. 22 с.
- Науменко Н.И. 2001. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатный двор. 330 с.
- Науменко Н.И. 2012. Динамика некоторых качественных характеристик ооцитов корфо-карагинской сельди // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 27. С. 50–55.
- Овен Л.С. 1976. Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб. Киев: Наукова думка. 131 с.
- Отчет о работе комплексной Корфо-Карагинской экспедиции в 1975 г. 1976. Мурманск: ПИНРО–КОТИНРО. Инв. № 3431. Т. 1, 2. 284 с.
- Персов Г.М. 1966. Ранний период гаметогенеза у проходных лососей // Тр. Мурманск. морского биол. ин-та. Вып. 12 (16). С. 7–44.
- Персов Г.М. 1975. Дифференцировка пола у рыб. Л.: ЛГУ. 148 с.
- Плохинский Н.А. 1961. Биометрия. Новосибирск: Сиб. отд. АН СССР. 364 с.
- Прохоров В.Г. 1967. О сезонных циклах в биологии половозрелой сельди западной части Берингова моря // Изв. Тихоокеан. НИИ рыбн. хоз-ва и океанографии. Т. 61. С. 216–223.
- Прохоров В.Г. 1968. О зимнем периоде жизни беринговоморской сельди // Изв. Тихоокеан. НИИ рыбн. хоз-ва и океанографии. Т. 64. С. 329–337.
- Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. 1963. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. М.: Знание. 36 с.
- Сергеева Н.П., Варкентин А.В. 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.
- Сергеева Н.П., Варкентин А.В., 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.
- Чмилевский Д.А. 2003. К вопросу о периодизации оогенеза костистых рыб (обзор) // Вопр. ихтиологии. Т. 41, вып. 3. С. 375–387.
- Bowers A.V., Holliday F.G.T. 1961. Histological changes in the gonad associated with the reproductive cycle of the herring (*Clupea harengus* L.) // Mar. Res. Soc. № 5. 16 p.
- Gillis D., McKeown B., Hay D. 1990. Physiological and histological aspects of late oocyte provisioning, ovulation, and fertilization in Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 47. P. 1505–1512.
- Koya Y., Soyano K., Yamamoto K., Obana H., Matsubara T. 2003. Oocyte development and serum profiles of vitellogenin and steroid hormone levels in captive female Pacific herring *Clupea pallasii* during their first maturational cycle // Fisheries Science. Vol. 69. P. 137–145.

REFERENCE

- 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.
- Volkova O.V., Yeletskiy Y.K. *Osnovy gistologii s gistologicheskoy tekhnikoy* [Basics of histology with a histological technique]. Moscow: Medicine, 1982, 304 p.
- Eliseev V.G. *Osnovy obshchey gistologii i gistologicheskaya tekhnika* [Fundamentals of general histology and histological technique]. Moscow: Nauka, 1959, 271 p.
- Zelenkov V.M. Oogenesis and dynamics of the number of germ cells of the White Sea herring *Clupea pallasii n.maris-albi* Berg. *Trudy PINRO*, 1981, vol. 45, pp. 65–73. (In Russian)
- Kalyuzhnaya T.I. Seasonal changes in the physiological state of the mature Korfo-Karaginsky herring. *Biologiya morya*, 1982. No. 3, pp. 46–51. (In Russian)
- Kalyuzhnaya T.I. Physiological and biochemical characteristics of sexually mature Korfo-Karaginsky herring. *Collection of scientific papers "Herring north parts of the Pacific Ocean"*. Vladivostok: TINRO, 1985, pp. 50–56. (In Russian)
- Kachina T.F. Patterns of pace of puberty in the Pacific herring *Clupea Harengus Pallasii* Val. (on the example of the Korfo-Karaginsky herd). *Voprosy ikhtiologii*, 1977, vol. 17, issue 2 (103), pp. 301–311. (In Russian)
- Kachina T.F. *Seld zapadnoy chasti Beringova morya* [Herring of the western part of the Bering Sea]. Moscow, 1981, 120 p.
- Kachina T.F., Akimova R.Y. On the biology of yearlings of Korfo-Karaginsk herring. *Izvestiya TINRO*, 1972, vol. 82, pp. 309–320. (In Russian)
- Korkosh V.V. Change in oocytes in Korfo-Karaginskaya herring during their development. *Izvestiya TINRO*, 1975, vol. 97, pp. 15–20. (In Russian)
- Lakin G.F. *Biometriya* [Biometrics]. 3rd ed. Moscow: Higher school, 1980, 294 p.
- Makeeva A.P. *Embriologiya ryb* [Embryology of fish]. Moscow: MSU, 1992, 216 p.
- Meyyen V.A. *Instruktsiya po opredeleniyu pola i stepeni zrelosti polovykh produktov u ryb* [Instructions for determining the sex and maturity of sexual products in fish]. Moscow–Leningrad: Pishchepromizdat, 1938, 22 p.
- Naumenko N.I. *Biologiya i promysel morskikh seldyey Dalnego Vostoka* [Biology and fishing of marine herring of the Far East]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatsky Pechatniy Dvor, 2001, 330 p.
- Naumenko N.I. The dynamics of some qualitative characteristics of oocytes for herring of Korfsky and Karaginsky gulfs. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2012, vol. 27, pp. 50–55. (In Russian with English abstract)
- Oven L.S. *Osobennosti oogeneza i kharakter neresta morskikh ryb* [Features of oogenesis and the nature of spawning of marine fish]. Kiev: Naukova Dumka, 1976, 131 p.
- Otchet o rabote kompleksnoy Korfo-Karaginskoy ekspeditsii v 1975 g.* [Report on the work of the integrated Korfo-Karaginsk expedition in 1975]. Murmansk: PINRO–Ko-TINRO, 1976, Inv. No. 3431, vol. 1, 2, 284 p.
- Persov G.M. The early period of gametogenesis in migratory salmon. *Trudy Murmansk. morskogo biol. in-ta*, issue 12 (16), pp. 7–44. (In Russian)
- Persov G.M. *Differentsirovka pola u ryb* [Differentiation of sex in fish]. Leningrad: LGU, 1975, 148 p.
- Plokhinskiy N.A. *Biometriya* [Biometrics]. Novosibirsk: Sib. Dep. USSR Academy of Sciences, 1961, 364 p.
- Prokhorov V.G. On the winter period of life of the Bering Sea herring. *Izvestiya TINRO*, 1968, vol. 64, pp. 329–337. (In Russian)
- Prokhorov V.G. On seasonal cycles in the biology of mature herring in the western part of the Bering Sea. *Izvestiya TINRO*, 1967, vol. 61, pp. 216–223. (In Russian)
- Sakun O.F., Butskaya N.A. *Opredeleniye stadiy zrelosti i izucheniye polovykh tsiklov ryb* [Determining the stages of maturity and studying the sexual cycles of fish]. Moscow: Znaniye, 1963, 36 p.
- Sergeeva N.P., Varkentin A.I. Patterns of maturation, gonad maturity gradation and cycle of maturation of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*). *The researchers 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)
- Sergeeva N.P., Varkentin A.I., Buslov A.V. Naturel maturation, cyclic stages and gonad maturation stage scaling for walleye pollock (*Theragra chalcogramma*). *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific*

Ocean, 2011, vol. 23, pp. 33–69. (In Russian with English abstract)

Chmilevskii D.A. On Periods of Oogenesis in Teleostei (A Review). *Voprosy ikhtiologii*, 2003, vol. 41, issue 3, pp. 375–387. (In Russian)

Bowers A.V., Holliday F.G.T. Histological changes in the gonad associated with the reproductive cycle of the herring (*Clupea harengus* L.) *Mar. Res. Soc.*, 1961, no. 5, 16 p.

Gillis D., McKeown B., Hay D. Physiological and histological aspects of late oocyte provisioning, ovulation, and fertilization in Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1990, vol. 47, pp. 1505–1512.

Koya Y., Soyano K., Yamamoto K., Obana H., Matsubara T. Oocyte development and serum profiles of vitellogenin and steroid hormone levels in captive female Pacific herring *Clupea pallasii* during their first maturational cycle. *Fisheries Science*, 2003, vol. 69. P. 137–145.

Статья поступила в редакцию: 06.02.2019

Статья принята после рецензии: 30.04.2019