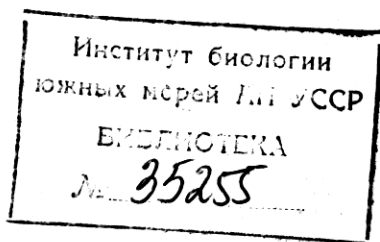


ПРОВ 2010

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЮЖНЫХ МОРЕЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА», КИЕВ, 1974

- Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности состояния рыб в различные периоды годового цикла. Автореф. докт. дис. М., 1969.
- Шульман Г. Е., Попова В. П., Павловская Р. М., Беляевская В. Т. О специфичности йодных чисел азово-черноморских рыб близких видов.— Тр. АзЧерНИРО, 1967, 26.
- Шульман Г. Е., Ревина Н. И., Сафьянова Т. Е. Связь физиологического состояния с особенностями овогенеза пелагических рыб.— Тр. ВНИРО, 1970, 69.
- Щепкин В. Я. Динамика липидного состава скорпены *Scorpaena porcus* L. в связи с созреванием и нерестом.— Вопр. ихтиол., 1971, 11, 2 (67).
- Щепкин В. Я. Сравнительная характеристика липидов печени и мышц ставриды и скорпены.— Биол. науки, 1972, 2.
- Ando K. Biochemical studies on the lipids of Cultured Fishes.— J. of the Tokyo University of Fisheries, 1968, 54, 2.
- Folch J., Ascoli J., Lees M., Meath J. A., Le Baron F. N. Preparation of lipid extracts from brain tissue.— J. Fish. Res. Board of Canada, 1951, 23, 7.

QUANTITATIVE AND QUALITATIVE CHARACTERISTICS
OF LIPIDS IN SPAWNING FEMALES
AND PROGENY DURING EMBRYONIC DEVELOPMENT
OF *GobiUS MELANOSTOMUS PALLAS* FROM THE SEA OF AZOV

A. V. Chepurnov, N. K. Tkachenko

Summary

The fraction composition of lipids in the gonads, muscles and liver was studied in *Gobius melanostomus* Pallas mature females and in embryos at different stages of their development. The mature gonads as compared with the muscles and liver contain the highest amount of lipids which may be considered as a means of high survival rate at the subsequent stages of ontogeny. During embryonic development the plastic material is mainly spent. For the first stages of post-embryonic development the neutral lipids are the main energetic sources.

О МНОГОПОРЦИОННОМ НЕРЕСТЕ МОРСКИХ РЫБ

Л. С. Овен

Известны два типа нереста рыб — единовременный и порционный. В основе их лежит различный характер созревания ооцитов (Heidrich, 1925; Clark, 1931; Reitt, 1933; Мейен, 1927, 1933; Дрягин, 1949; Казанский, 1949; Виноградов и Ткачева, 1950; Смирнов, 1950; Наумов, 1956; Prabhu, 1956; Götting, 1961; Ткачева, 1969, и др.). Продолжительность нерестового периода и характер икрометания тесно связаны с длительностью вегетационного периода. Рыбы с порционным типом нереста преобладают в зонах с теплым и умеренным климатом (Дрягин, 1949, 1952; Qasim, 1956).

На трудности, связанные с изучением порционного типа нереста, неоднократно указывал П. А. Дрягин. Не случайно исследователи при изучении размножения рыб в большинстве случаев ограничиваются констатацией порционности их нереста, а количество порций икры, частота выметов, продолжительность нерестового периода особи, плодовитость остаются неизученными. Указание о вымете каким-либо видом рыб за сезон более трех порций икры вызывает споры. До сих пор, например, нет единого мнения о количестве порций икры у такого хорошо изученного промыслового вида, как шпрот (Heidrich, 1925; Алеев, 1952, 1958; Стоянов, 1953; Асланова, 1954; Возняк, 1956; Петрова, 1960; Шкицкий, 1968; Zavodnik N. a. Zavodnik D., 1969). Противоречивость трактовки фактического материала различными авторами объясняется, по-видимому, несовершенством существующих методов исследования и консервативностью сложившихся представлений о порционном типе нереста (Овен, 1973).

При изучении размножения черноморских рыб было обнаружено явление многопорционного икрометания, при котором каждая самка за нерестовый сезон выметывает значительно больше трех порций икры (от одного до нескольких десятков порций). Впервые такое икрометание обнаружено нами у султанки (*Mullus barbatus ponticus* E s s i p o v) при наблюдениях за ее нерестом в аквариумах. Султанка выметывала икру ежедневно в течение почти всего нерестового сезона. Исходя из необычности такого икрометания, мы предложили назвать его «перманентным» (Овен, 1962), но затем сочли более правильным термин «многопорционный нерест» (Овен, 1965).

Позднее нами были исследованы многие другие виды рыб Черного моря, затем Средиземного и Красного морей, Индийского и Атлантического океанов (Овен, 1967 а; Овен, Салехова, 1970 а, б). В настоящее время мы располагаем собственными данными о характере нереста более 70 видов морских рыб и, принимая во внимание многочисленные литературные сведения, можем говорить о том, что многопорционный нерест чрезвычайно широко представлен у морских рыб, мало изучен и заслуживает пристального внимания ихтиологов.

Выявление и изучение рыб с многопорционным нерестом имеет не только чисто научное, но и большое практическое значение в связи с актуальностью вопросов обогащения ихтиофауны морей путем акклиматизации новых видов и искусственного рыборазведения и бурно развивающимся мировым океаническим промыслом, привлекающим в сферу исследования все новые и новые виды рыб.

Рыбы с многопорционным икрометанием размножаются в течение нескольких месяцев в году, или круглый год. В их яичниках в нерестовый сезон имеются ооциты всех фаз развития и пустые фолликулы. В разгар нереста половые железы самок находятся на одинаковой стадии зрелости — VI_n — II—III—IV. «VI_n» означает, что данная самка выметала часть икры, но количество ик-

рометаний невозможно установить ни по внешнему виду яичников, ни по гистологическим препаратам. Поэтому для рыб с многопорционным нерестом нельзя использовать обозначения $VI_1 \dots, VI_2 \dots$, как для рыб с двух-трехразовым нерестом. Значительно реже в уловах встречаются самки с текущей икрой, т. е. с яичниками VI_n —II—III—V стадии зрелости. Это связано с тем, что переход ооцитов из фазы Е в фазу F (по Мейену, 1927) осуществляется, по-видимому, быстро и приурочен ко времени икрометания. Многие пелагофильные черноморские рыбы нерестятся в вечерние часы (Дехник, 1959). Наиболее часто текущие самки султанки встречаются в уловах с 20 до 22 часов. В Средиземном море нам попадались текущие самки средиземноморско-атлантической ставриды *Trachurus trachurus* только между 16 и 18 часами (Овен, 1972). Рыбы с демерсальной икрой выметывают ее обычно в утренние и дневные часы (черноморские представители сем. Labridae и Blenniidae).

Частота икрометаний различна у разных видов — от нескольких часов до нескольких суток. Так, султанка выметывает отдельные порции икры ежедневно, глосса (*Platichthys flesus luscus*) и морской ерш (*Scorpaena porcus* L.) — через 1—2 суток, морской налим (*Gaidropsarus mediterraneus*) — через 7—10 суток (Овен, 1967, 1968; Дехник, Дука, Калинина и др., 1970). Нерестовый акт, или процесс вымета икры, длится недолго — у султанки он занимает около 30 мин, причем в этот период выделение зрелых яиц происходит отдельными дозами. У других видов процесс икрометания, возможно, более длительный.

Многопорционный нерест наблюдается у рыб с различным характером созревания ооцитов. Мы приняли терминологию типов созревания ооцитов, предложенную Геттингом (Götting, 1961), как наиболее удобную для объяснения многопорционного нереста. Непрерывный тип созревания ооцитов характеризуется наличием промежуточных или переходных размерных групп желтковых ооцитов между резервными и наполненными желтком. В течение почти всего нерестового периода в яичниках имеется непрерывный размерный ряд ооцитов от резервных до зрелых. При прерывистом типе созревания ооцитов отсутствуют промежуточные размерные группы желтковых ооцитов и четко обособляются созревающие ооциты от резервных. Типы созревания ооцитов устанавливаются путем измерения диаметра внутриовариальной икры и построения вариационных кривых.

В результате проведенных нами наблюдений за нерестом рыб в природных и экспериментальных условиях, а также изучения размерного состава ооцитов и гистологического анализа половых желез мы пришли к выводу, что непрерывный тип созревания ооцитов свойствен только рыбам с многопорционным нерестом, а прерывистый наблюдается как у рыб с одновременным, так и с двух-трехпорционным и многопорционным нерестом.

Наиболее ярким примером рыб с непрерывным типом созревания ооцитов и многопорционным нерестом может служить султанка.

Подопытные самки этого вида после вымета 50—60 порций икры в аквариумах имели яичники VI_n—II—III—IV стадии зрелости и коэффициент зрелости 4—7,2%, т. е. такой же, какой наблюдается у султанки в природных условиях на протяжении почти всего нерестового периода (Дехник, Дука и др., 1970; табл. 15). Эта «неисчерпаемость» запаса желтковых ооцитов свидетельствует о созревании на протяжении большей части нерестового периода резервных ооцитов и формировании из них многих порций икры. Созревание резервных ооцитов и создает основную трудность при изучении многопорционного нереста, в частности при определении плодовитости. В каждый конкретный момент нерестового сезона в яичниках рыб имеется количество желтковых ооцитов, соответствующее нескольким порциям икры, а не всем, которые созревают и выметываются каждой самкой за весь период нереста.

Примером рыб с прерывистым типом созревания ооцитов и многопорционным нерестом может служить черноморская глосса. В яичниках половозрелых самок этого вида в преднерестовый сезон группа ооцитов отделяется от резервных и растет синхронно до фазы Е. Затем от общего запаса желтковых ооцитов регулярно отделяются порции ооцитов, созревают и выметываются. У глоссы одновременно созревает в среднем 16 тыс. икринок (Овен, 1967). При прерывистом типе созревания ооцитов, свойственном глоссе, созревание резервных ооцитов в течение нерестового сезона не происходит. Количество наполненных желтком ооцитов соответствует индивидуальной плодовитости глоссы, поэтому определение ее может быть осуществлено путем подсчета всех желтковых ооцитов. Подобный тип созревания и нереста описан у минтая (*Theragra chalcogramma* Pallas) (Горбунова, 1954). Автор назвал нерест минтая растянуто-разовым. Но в связи с тем, что у этого вида обособление порций икры происходит не от массы зрелых ооцитов, а, как у глоссы, от общего запаса наполненных желтком ооцитов, мы считаем более правильным называть нерест минтая многопорционным, а не растянуто-разовым.

К рыбам с прерывистым типом созревания ооцитов и многопорционным нерестом относится, по нашим данным, рыба-ворчун (*Pomadasys hasta* Bloch), обитающая в Индийском океане (Овен, Салехова, 1970).

Изучение размерного состава ооцитов в яичниках половозрелых рыб является необходимым звеном при исследовании размножения рыб. Однако необходимо особо отметить, что по вариационным кривым размерного состава ооцитов у рыб с многопорционным нерестом нельзя определить количество порций икры. Это положение хорошо иллюстрирует вариационные кривые размерного состава ооцитов в яичниках таких рыб (с многопорционным нерестом), как морской налим, глазчатый губан (*Crenilabrus ocellatus* Fors.) и черноголовая собачка (*Tripterygion tripteronotus* Risso) (Овен, 1968, 1971; Гордина, Дука, Овен, 1972).

Таким образом, изучение размерного состава ооцитов и пост-

роение вариационных кривых необходимо прежде всего для установления типа созревания ооцитов, но не для определения количества порций икры.

Гистологический анализ половых желез необходим также при изучении размножения рыб. Он позволяет выявить особенности гаметогенеза различных видов. Но для выявления количества порций икры у рыб с многопорционным икрометанием этот метод непригоден. Как уже указывалось раньше, в разгар нереста в яичниках рыб присутствуют ооциты всех фаз развития и пустые фолликулы. В них много ооцитов переходных фаз развития. В периоде большого роста можно выделить несколько дополнительных фаз развития — D_1 , D_2 и так далее, но и при таком детальном анализе трудно с уверенностью сказать, что данная самка могла бы выметать более четырех порций икры. Однако обработка яичников, выявляющая одну и ту же гистологическую картину на протяжении почти всего нерестового периода, позволяет предположить, что исследуемый вид относится к рыбам с многопорционным нерестом. Таким образом, наличие яичников VI_n —II—III—IV стадии зрелости на протяжении длительного отрезка нерестового периода может рассматриваться как показатель многопорционного нереста.

Для рыб с прерывистым типом созревания ооцитов, как у глоссы, для гистологического анализа необходимо иметь яичники в V или в VI—V стадии зрелости, чтобы обнаружить многопорционный нерест, потому что у таких рыб яичники в IV стадии зрелости на гистологическом срезе выглядят, как яичники рыб с единовременным икрометанием (Овен, 1967; Назаров, Чепурнова, 1969). Определение количества порций икры у рыб с прерывистым типом созревания ооцитов и многопорционным икрометанием несложно — достаточно величину индивидуальной плодовитости (т. е. количество желтковых и зрелых ооцитов) разделить на величину одной порции (количество зрелых икринок).

Наиболее существенным показателем многопорционности нереста можно считать количество зрелых икринок, выраженное в процентах общего числа желтковых и зрелых ооцитов. У рыб с многопорционным нерестом зрелые икринки (одна порция) составляют менее 20%, обычно — 3—12% (таблица). Характерно, что процент зрелых икринок колеблется в таких пределах на протяжении большей части нерестового периода.

Для определения количества икринок в одной порции необходимо иметь текучих самок или самцов с яичниками, содержащими ооциты переходной фазы развития от E к F, которые еще не овулировали, но уже хорошо отличаются величиной и цветом от наполненных желтком ооцитов и могут быть подсчитаны. Количество этих ооцитов и будет соответствовать величине одной порции икры.

Некоторые исследователи (Чигиринский, 1970) допускают ошибку, принимая за величину одной порции икры количество наполненных желтком ооцитов, или еще более ранней фазы развития.

Обычно из наполненных желтком ооцитов формируется несколько порций икры.

Исходя из изложенного, изучение характера нереста морских рыб следует начинать с установления типа созревания ооцитов. Всестороннее изучение размножения рыб с многопорционным нерестом возможно путем наблюдений за их икрометанием в экспериментальных условиях. Но этот метод пригоден для некоторых прибрежных рыб, сравнительно малоподвижных, не совершающих больших миграций, — собачки, зеленушки, бычки, султанка, морской карась, морской ерш и др. Но и из указанных видов рыб

Таблица

Количество икринок в одной порции у рыб с многопорционным нерестом

Вид	Количество		Количество зрелых икринок	
	рыб	желтковых ооцитов и зрелых икринок, шт.	шт.	%
<i>Tripterygion tripteronotus</i> (Risso)	9	510—1922 1055	60—176 111	3,6—16,3 11,7
<i>Atherina hepsetus</i> L.	15	1600—5200 3028	82—400 214	2,7—11,7 8,1
<i>Paracentropristis hepatus</i> (Klunz.)	4	7 400—31 200 19 150	600—2300 1275	5,2—8,1 6,6
<i>Trachurus trachurus</i> (L.)	2	51 000—115 700 83 350	5500—13 100 9300	10,8—11,3 11,0
<i>Diplodus annularis</i> (L.)	1	98 400	12 700	12,9
<i>Platichthys flesus luscus</i> (Pallas)	1	423 970	16 000	3,7

Примечание. В числителе — колебания, в знаменателе — среднее.

часто встречаются особи, которые в неволе не питаются и через несколько суток погибают.

Пелагические рыбы хуже переносят неволю. Нам не удалось наблюдать их нерест в аквариумах, кроме abortивного вымета незрелой икры, после чего некоторые рыбы погибали, а другие продолжали жить, но не нерестились. Поэтому в большинстве случаев для изучения многопорционного нереста рыб приходится применять комплекс различных методов. Для первоначальной оценки имеющегося в руках исследователя материала мы предлагаем в качестве показателей многопорционного нереста использовать процентное содержание зрелых икринок в ястыках и наличие в начале и середине нерестового сезона рыб с яичниками VI_n—II—III—IV стадии зрелости.

На данном этапе наших знаний можно только констатировать существование и широкое распространение морских рыб с многопорционным икрометанием. Особенный интерес представляют рыбы

с многопорционным нерестом, в основе которого лежит непрерывный тип созревания ооцитов. Такие рыбы обладают особенно лабильной воспроизводительной системой. В свете работ Г. М. Персова (1972) такой тип созревания ооцитов и нереста можно рассматривать как один из механизмов обеспечения надежности функционирования воспроизводительной системы рыб, ее способности чутко реагировать на изменения условий среды с максимальной выгодой для вида.

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю. Г. О типе нереста у *Sprattus sprattus phalericus* Risso.— ДАН СССР, 1952, 82, 1.
- Алеев Ю. Г. Обиологии и хозяйственном значении черноморского шпрота — *Sprattus sprattus phalericus* Risso.— Тр. Севаст. биол. ст., 1958, 10.
- Асланова Н. Е.— Шпрот Черного моря — Тр. ВНИРО, 1954, 28.
- Виноградов К. А. и Ткачева К. С. Материалы по плодовитости рыб Черного моря.— Тр. Карадаг. биол. ст., 1950, 9.
- Возняк С. П. Шпрот южной Балтики.— Автореф. канд. дис., М., 1956.
- Горбунова Н. Н. Размножение и развитие минтая — *Theragra chalcogramma* Pallas.— Тр. Ин-та океанол., 1954, 11.
- Гордина А. Д., Дука Л. А., Овен Л. С. Половой диморфизм, питание и размножение черноголовой собачки — *Tripterygion tripteronotus* (Risso) Черного моря.— Вopr. ихтиол., 1972, 12, 3 (74).
- Дехник Т. В. О суточном ритме размножения и стадийности развития некоторых морских рыб.— Тр. Севаст. биол. ст., 1959, 12.
- Дехник Т. В., Дука Л. А. и др. Размножение и экология массовых рыб Черного моря на ранних стадиях онтогенеза. «Наукова думка», К., 1970.
- Дрягин П. А. Половые циклы и нерест рыб.— Изв. ВНИОРХ, 1949, 28.
- Дрягин П. А. О полевых исследованиях размножения рыб.— Изв. ВНИОРХ, 1952, 30.
- Казанский Б. Н. Особенности функции яичника и гипофиза у рыб с порционным икретанием.— Тр. Лабор. основ рыбовод., 1949, 2.
- Казанский Б. Н. Экспериментальный анализ порционного икретания у рыб.— Зоол. журн., 21, 6, 1952.
- Кошелев Б. В. Сезонные особенности созревания икры у рыб с двумя типами икретания.— ДАН СССР, 1961, 136, 1.
- Мейен В. А. Наблюдения над годовичными изменениями яичников у окуня *Perca fluviatilis* L.— Русск. зоол. журн., 1927, 7, 4.
- Наумов В. М. Овогенез и экология полового цикла мурманской сельди.— Тр. ПИНРО, 1966, 9.
- Овен Л. С. Об особенностях полового цикла, порционного икретания и плодовитости черноморской султанки — *Mullus barbatus ponticus* Essirov и некоторых других рыб Черного моря. Автореф. канд. дис. Одесса, 1962.
- Овен Л. С. Особенности порционного икретания черноморских рыб.— Вopr. гидробиол., 1965, 5.
- Овен Л. С. О размножении черноморской глоссы — *Platichthys flesus luscus* (Pallas).— Вopr. ихтиол., 1967, 7, 1 (42).
- Овен Л. С. О характере икретания некоторых рыб Красного моря.— В кн.: Некоторые результаты исследований III Красноморской экспедиции. «Наукова думка», К., 1967.
- Овен Л. С. О характере икретания черноморского налима.— Гидробиол. журн., 1968, 1.
- Овен Л. С. Гаметогенез и половой цикл глазчатого губамана *Crenilabrus ocellatus* Fors в Черном море.— В кн.: Биология моря, 23. «Наукова думка», К., 1971.

- Овен Л. С. О размножении средиземноморско-атлантической ставриды *Trachurus trachurus trachurus* (Linne) в Средиземном море.— В кн.: Биология моря, 25. «Наукова думка», К., 1971.
- Овен Л. С. К вопросу об определении количества порций икры у морских рыб с порционным типом нереста.— В кн.: Биология моря, 29. «Наукова думка», К., 1973.
- Овен Л. С., Салехова Л. П. Рост и размножение некоторых морских тропических рыб.— В кн.: Биология моря, 21. «Наукова думка», К., 1970.
- Овен Л. С., Салехова Л. П. К вопросу о размножении средиземноморских рыб.— В кн.: Экспедиционные исследования в Средиземном море в августе — сентябре 1969 г. «Наукова думка», К., 1970.
- Петрова Е. Г. О плодовитости и созревании балтийского шпрота.— Тр. ВНИРО, 1960, 42.
- Стоянов С. А. Черноморский шпрот *Sprattus sprattus sulinus* (Antip a). Българска Академия на науките (Тр. на Ин-т по зоол.), 1953, 3.
- Чигиринский А. И. Характер овогенеза и плодовитость японской ставриды *Trachurus japonicus* (Temminck et Schlegel).— Вopr. ихтиол., 1970, 10, 6 (65).
- Шкицкий В. А. Особенности созревания овоцитов в связи с порционностью икрометания у балтийского шпрота.— Тр. Калинингр. технического ин-та рыбн. пром. и хоз-ва, 1968, 20.
- Clark R. Y. F. N. Maturity of the California Sardine (*Sardina caerulea*) determined by ova diameter measurements.— Fish. bulletin, 1931, 42.
- Götting K. J. Beiträge zur Kenntnis des Grundlages der Fortpflanzung und Fruchtbarkeitsbestimmung bei marinen Teleosteen.— Wiss. Meeresunt. Helgoland, 1961, 8, 1.
- Heidrich H. Über die Fortpflanzung von *Clupea sprattus* in der Kieler Bucht.— Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel, 1925, 20, 1.
- Qasim B. Y. S. Z. Time and Duration of the Spawning Season in some Marine Teleostes in Relation to their Distribution.— J. du Conseil, 1956, 21, 2.
- Praha M. S. Maturation of intraovarian eggs and spawning periodicities in some fishes.— Indian J. of Fisheries, 1956, 1—2.
- Reitt D. The fecundity of the Haddock.— Fishery Board of Scotland. Sci Invest., 1933, 1.
- Zavodnik N. a. Zavodnik D. Studies on the life history of adriatic sprat.— General Fisheries Council for the Mediterr. Studies and Reviews, 1969, 40.

ON MULTIORTION SPAWNING OF SEA FISHES

L. S. Oven

Summary

The spawning when each female laid from one to some dozens of spawn portions for a season is called multiportion. Such spawning is peculiar to many species of fishes from southern seas. The multiportion spawning is based on different types of oocyte maturation. Special attention is paid to fishes with a continuous type of oocyte maturation when the multiportion character of spawning during the spawning season is ensured by replenishment of yolk oocyte reserve at the expense of reserve ones.

The per cent content of mature oocytes in ovaries in full swing of spawning is considered as one of the indices of multiportion spawning.