

3
А. Ф. Турдаков

ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНАЯ
СИСТЕМА
САМЦОВ
РЫБ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «ИЛИМ»

А. Ф. Турдаков

**ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНАЯ
СИСТЕМА
САМЦОВ
РЫБ**

**Развитие, строение,
функционирование;
свойства спермиев**

ИЗДАТЕЛЬСТВО «ИЛИМ» ФРУНЗЕ 1972



В книге обобщены сведения о развитии, строении и функционировании половой системы самцов рыб. Описывается миграция первичных половых клеток в область закладки гонады, формирование мочеполовой системы, половая дифференцировка, случаи гермафродитизма, естественного и искусственного превращения пола. Основное внимание уделено особенностям строения мочеполовой системы, придаточных половых органов и сперматогенезу у пластиножаберных, цельноголовых, костистых и других групп рыб, характеру влияния внешних факторов и гормональной регуляции циклами гаметогенеза. Приведены сведения о характере формирования и выведения эякулятов, строении и свойствах спермиев.

Рассчитана на ихтиологов, рыбоводов, цитологов, биологов, интересующихся теоретическими основами рыбоводства, преподавателей, студентов и аспирантов биологических и рыбоводных вузов.

The book summarized the data on the development, structure and functioning of the reproductive system of male fishes. It describes migration of primordial germ cells in the region of embryonic gonads, the formation of the urogenital system, sex differentiation, cases of hermaphroditism, natural and artificially induced sex-reversals. Special attention is paid to the peculiarities of the structure of the urogenital system, male accessory organs of reproduction and spermatogenesis in selachians, chimaeras, teleosts and other groups of fish, the nature of the influence of environmental factors and hormonal regulation of the gonadal cycles. It contains data on the nature of the formation and evacuation of ejaculates, the structure and characteristics of spermatozoa.

The book is intended for ichthyologists, pisciculturists, cytologists and biologists who are interested in the theoretical principles of fish-breeding as well as teachers, students and post-graduates of biological and piscicultural colleges.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Положение класса рыб на нижней ступени в ряду позвоночных, особенности их биологии, обусловленные обитанием в водной среде, многообразие приспособлений к размножению—все это привлекает к данной группе животных внимание широкого круга специалистов, занимающихся исследованиями развития, строения и функционирования репродуктивной системы. Важную роль в стимулировании изучения половых циклов рыб сыграло проводимое в широких масштабах искусственное воспроизводство пресноводных и морских видов, которое базируется на результатах всестороннего анализа особенностей их развития и размножения.

В настоящей книге делается попытка обобщить сведения о процессах формирования, типах строения гонад у самцов рыб, характере продуцирования эякулятов, строения и свойствах спермиев; проследить путь, совершаемый половыми клетками от момента их обособления и миграции в область закладки гонад у эмбрионов до формирования и выведения зрелых спермиев у половозрелых особей; а также определить круг факторов, влияющих на скорость и характер протекания половых циклов.

Уже ранние анатомо-гистологические исследования мочеполовой системы помогли выявить относительную «примитивность» ее строения у рыб и охарактеризовать основные направления развития взаимосвязи половой и мочевыделительной систем в филогенезе (Rathke, 1824; Bogsea, 1906; Broek, 1933; Maschkowzeff, 1935). Были изучены многочисленные и разнообразные случаи гермафродитизма и естественного превращения пола (Broek, 1878; Stephan, 1935). Эти работы наряду с исследованиями процесса формирования и дифференцировки гонад, закономерностей наследования признаков пола и искусственного превращения его под влиянием гормональных препаратов позволили сделать вывод об относительной неустойчивости механизма определения пола у рыб и открыли широкое поле деятельности для дальнейшего изучения процес-

сов развития и функционирования воспроизводительной системы.

При описании мочеполовой системы и сперматогенеза в книге основное внимание уделяется внутренней архитектонике гонад, особенностям гаметогенеза у представителей разных систематических и экологических групп рыб, структуре придаточных половых органов, строению и роли копулятивных органов в осуществлении сближения гамет при внутреннем осеменении. Мы стремились возможно полнее осветить результаты интенсивно развивающихся в последние годы исследований эндокринной регуляции репродуктивного цикла у рыб.

В заключительной главе обобщены материалы о процессе формирования и выведения эякулятов, о строении и свойствах спермиев.

В настоящее время сводки, которые охватывали бы круг вопросов, рассматриваемых в книге, отсутствуют. Существенную трудность при составлении такого обзора исследований представляет то, что интересующие нас материалы публикуются в чрезвычайно большом количестве источников самого различного профиля. В известной мере облегчили нашу задачу обзорные работы по вопросам происхождения и миграции первичных половых клеток (Vivien, 1964; Персов, 1969; А. Турдаков, 1969а), дифференцировки пола (Юровицкий, 1966; Кирпичников, 1969; Персов, 1969), гермафродитизму (Салехова, 1965, 1970; Персов, 1969), гормональной регуляции гаметогенеза (Bern, 1967; Lofts, 1968; Oordt, 1968; Ванякина, 1969), строению и свойствам спермиев рыб (Гинзбург, 1968).

Помимо литературных данных, в книгу включены собственные исследования (А. Турдаков, 1962—1971).

В данной монографии из-за ограниченности объема не все вопросы удалось осветить с одинаковой полнотой, однако мы стремились представить достаточно подробный перечень соответствующих исследований до 1970 г. включительно. По этой же причине в списке литературы работы, напечатанные в периодических изданиях и сборниках, приводятся без названия статей.

Пользуясь случаем, приношу глубокую благодарность за помощь, оказанную мне в процессе написания книги, Г. В. Никольскому, С. Г. Соину, А. С. Гинзбург, А. П. Макеевой, В. Д. Спановской, а также сотрудникам лаборатории ихтиологии и гидробиологии и Иссык-Кульской биологической станции (ныне Отдела ихтиологии и гидробиологии Института биологии АН Киргизской ССР), принимавшим участие в проведении опытов, обработке материала и подготовке рукописи к печати.

МОЧЕПОЛОВАЯ СИСТЕМА

I. 1. Формирование гонад
и дифференцировка пола у рыб

Начало изучению «зачатковых» или первичных половых клеток (ППК) у рыб было положено М. Нуссбаумом, который описал возникновение их у эмбрионов форели в области энтодермы и миграцию к месту формирования гонад (Nussbaum, 1880). Он же был первым исследователем, применившим идею раннего обособления ППК и экстрагонадного их происхождения к позвоночным животным.

Процесс возникновения и миграции ППК изучен у многих представителей хрящевых ганоидов (надотряд *Chondrostei*), костных ганоидов (надотряд *Holostei*) и костистых рыб (надотряд *Teleostei*) (Jungersen, 1889; Eigenmann, 1891; Fedorov, 1907; Richards, Thompson, 1921; Foley, 1927; Hann, 1927; Dildine, 1933; Goodrich et al., 1934; Bennington, 1936; Johnston, 1951; Gamo, 1961; Персов, 1964, 1966, 1969, 1970; Belsare, 1966; Nedelea, Steopoe, 1970, и др.).

ППК у рыб, как и у многих животных, крупного размера, диаметр их у фундулюса *Fundulus heteroclitus* равен 9—12,8 мк (Richards, Thompson, 1921), у гуппи *Poecilia (Lebistes) reticulata* — 13—19 (Dildine, 1936), у лосося *Salmo salar* — 10,4—20,8 (Böhi, 1903/1904), у сырты *Vimba vimba* — 20—26 (Сакун, 1959) и у *Channa punctatus* — 9,23—10,24 мк (Belsare, 1966). Для ППК характерны четкие очертания контуров ядра и самих клеток. Ядерно-цитоплазматическое соотношение по сравнению с соматическими клетками резко сдвинуто в пользу цитоплазмы, и в ядре обычно хорошо видны одно — два крупных ядрышка (Johnston, 1951; Gamo, 1961; Vivien, 1964; Belsare, 1966; Персов, 1966). У некоторых рыб эти клетки содержат гранулы желтка, что облегчает их распознавание (Beard, 1902a, b; Allen, 1911; Башмаков, 1917; Wolf, 1931; Maschkowzeff, 1934, 1935; Персов, 1969, 1970).

Чрезвычайно ранняя дифференцировка ППК на стадии пятого дробления протоплазматического диска была описана у *Micrometrus aggregatus* (Eigenmann, 1891). У большинства исследованных рыб появление этих клеток отмечается в период начала гастрულიции и формирования зародышевых листков (Dodds, 1910; Reinhardt, 1924; Goodrich et al., 1934; Dildine, 1936; Machon, Hoar, 1956; Pala, 1968, и др.), у некоторых видов ППК были обнаружены на более поздних стадиях дифференцировки зародышевых листков, образования сомитов, вольфовых протоков и т. д. (Böhi, 1903/1904; Bachmann, 1914; Wolf, 1931; Персов, 1966; Демичева-Грозданова, 1968).

Существуют две теории, связывающие обособление ППК с разными зародышевыми листками: энтодермальная (Allen, 1911; Richards, Thompson, 1921; Hann, 1927) и мезодермальная (Dodds, 1910). Однако не исключена возможность отклонений от этих двух источников возникновения ППК и наличия связи между ними, которая обусловлена сравнительно поздней дифференцировкой мезоэнтодермального зачатка.

Полагают (Gamo, 1961), что локализация ППК в период их обособления влияет на пути миграции этих клеток к месту закладки гонад. Для видов, у которых возникновение ППК связывают с энтодермой, например ильной рыбы *Amia calva*, панцирной щуки *Lepidosteus osseus* (Allen, 1911), фундулюса (Richards, Thompson, 1921), бычка *Cottus bairdii* (Hann, 1927) и медаки *Oryzias latipes* (Gamo, 1961), характерна миграция клеток по нижней стороне эмбриона в боковую пластинку (путь В и В¹, рис. 1). У другой группы рыб, в частности морского чёрта *Lophius piscatorius* (Dodds, 1910), гуппи (Goodrich et al., 1934) и кеты *Oncorhynchus keta* (Mahon, Hoar, 1956), ППК из недифференцированной мезоэнтодермы, минуя энтодерму, мигрируют непосредственно в боковую пластинку (путь А, рис. 1) либо через миотомы в боковую пластинку. У видов, наличие ППК у которых отмечается лишь с момента появления их в боковой пластинке, путь этих клеток лежит вдоль боковых пластинок по спланхноплевре к месту закладки гонад (Böhi, 1903/1904, Bachmann, 1914; Wolf, 1931; Персов, 1966, 1969).

В период обособления и миграции к месту закладки гонад митотических делений ППК не наблюдается (Eigenmann, 1891; Beard, 1902 a, b; Richards, Thompson, 1921; Hann, 1927; Dildine, 1936; Vivien, 1964; Персов, 1966; Вивьен, 1968), увеличение их количества происходит за счет образования новых ППК.

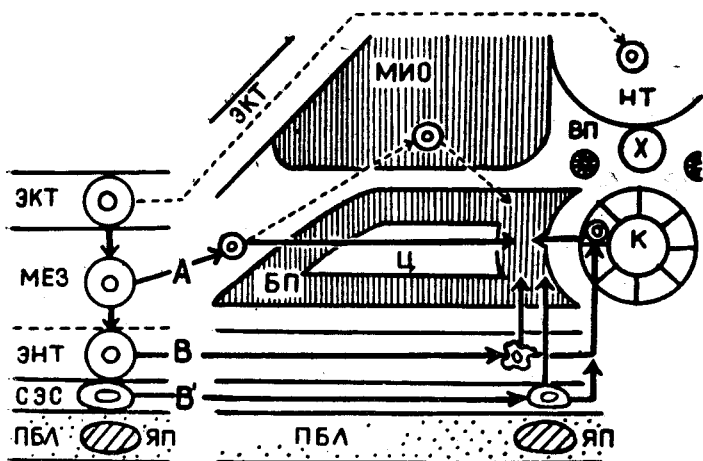


Рис. 1. Схема миграции ППК при энтодермальном и мезодермальном путях их обособления (по Gamo, 1961).

Ц — целом, ЭКТ — эктодерма, ЭНТ — энтодерма, К — кишка, БП — боковая пластинка, МЭЗ — мезодерма, МИО — миотомы, Х — хорда, НТ — нервная трубка, ПБЛ — перибласт, ЯП — ядра перибласта, СЭС — субэнтодермальный слой, ВП — вольфов проток.

Примечание: пунктирной линией обозначены редкие случаи миграции ППК; клетки с неровными краями (путь В) показывают наличие полиморфизма, сплюснутые клетки (путь В¹) — амебOIDное движение; стрелки сходятся в области презумптивного спинного мезентерия, за исключением случая, когда ППК мигрируют вдоль спланхно- или соматоплевры.

Достигнув места расположения будущей гонады, локализованного обычно в строго определенном участке туловища эмбриона (Böhi, 1903/1904; Ostroumoff, 1908; Персов, 1966, 1969), ППК вытягиваются цепочкой под вольфовыми протоками на уровне средней кишки, располагаясь в некоторых случаях асимметрично (Wolf, 1931; Johnston, 1951; Belsare, 1966, и др.)¹. Разрастающийся перитонеальный эпителий образует в этой области половые складки или валики (Böhi,

¹ П. Джонстон (Johnston, 1951) объясняет наблюдаемое иногда неравномерное распределение ППК между правой и левой гонадами неодинаковым снабжением кровью правой и левой половин зародыша, что обуславливает, по ее мнению, различия в интенсивности ранней миграции ППК в этих участках эмбриона.

1903/1904; Hann, 1927; Belsare, 1966; Персов, 1966, 1969; Pala, 1968). ППК обрастают клетками мезенхимы и перитонеального эпителия и вскоре начинают делиться. Образуются гонии первого, второго и последующих порядков (Персов, 1966, 1969).

Первые гониальные митозы наблюдаются у исследованных видов на разных стадиях развития, и этот процесс протекает у них с различной интенсивностью. У стерляди *Acipenser ruthenus*, например, за 7 месяцев после выклёвывания в результате митотических делений количество половых клеток увеличивается с 25 до 20000 (Персов, 1959), у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* к моменту начала дифференцировки пола успевает образоваться около 3000 гоний 5—6-го порядков (Персов, 1966)¹.

Гонадогенез сопровождается соответствующими преобразованиями клеток целомического эпителия, вошедших в состав половой железы и образовавших ее струму. Так, у стерляди к 4—5-месячному возрасту (вес около 11 г) уплотненные эпителиальные клетки становятся округлыми и утрачивают реснички, которыми снабжены окружающие гонаду клетки целомического эпителия (Персов, 1969).

Процесс анатомических преобразований половых желез, развитие выводных протоков и сексуализация гониев знаменуют собой переход гонад в начальную фазу созревания и дифференцировки пола.

Рыбам свойственно значительное многообразие путей развития и наследования признаков пола (Юровицкий, 1966; Ванякина, 1969; Кирпичников, 1969). Об этом свидетельствует генетический анализ закономерностей наследования сцепленных с полом признаков (в основном характера окраски) у представителей отряда карпозубых (*Cyprinodontiformes*) — медаки (Aida, 1921, 1930, 1936), гуппи (Winge 1922, 1923; Бляхер, 1927; Winge, Ditlevsen, 1948) и пецилии *Platyopocilus* sp. (Bellamy, 1922, 1928; Kosswig, 1928; Gordon, 1947), а также работы по определению структуры пола у рыб при различных комбинациях скрещивания производителей, гонады которых подверглись естественной либо вызванной искусственно инверсии (Winge, 1930; Aida, 1930, 1936; Gordon, 1946a, b;

¹ Более подробные сведения о ППК рыб приведены в обзорных статьях (Vivien, 1964; Персов, 1966; А. Турдаков, 1969a). Данные о состоянии проблемы возникновения и развития ППК у животных можно найти в соответствующих работах (Hardisty, 1967; Пожидаев, 1967), а также в сб.: «L'origine de la lignee germinale chez les vertébrés et chez quelques groupes d'invertébrés». Ed. E. Wolf, Paris, 1964 (перевод: «Происхождение и развитие половых клеток в онтогенезе позвоночных и некоторых групп беспозвоночных». Л., «Медицина», 1968.

Winge, Ditlevsen, 1948; Bellamy, Queal, 1951; Gordon, Aronowitz, 1951; Yamamoto, 1953, 1955, 1958; 1959a, b, 1962; Yamamoto, Matsuda, 1963; Zander, 1965).

У гуппи (Winge, 1932, 1934; Winge, Ditlevsen, 1948) генетические факторы, влияющие на определение пола, локализованы как в половых хромосомах, так и в аутосомах. Обычно пол определяется действием гетерохромосомного механизма на основе мужской гетерогаметности, однако экспериментально удается получить линии гуппи, полоопределяющие факторы у которых локализованы в ядре аутосом, а гетерохромосомный механизм становления пола отодвинут на второй план либо вовсе подавляется. При свободном скрещивании экземпляров таких производителей с гуппи нормальных линий гетерохромосомный механизм быстро восстанавливается.

У пецилии *Platyopocilus maculatus* полоопределяющие гены расположены как в половых хромосомах, так и в аутосомах (Gordon, 1951). Более «сильные» гены гетерохромосом, как и в случае с гуппи, могут подавляться несколькими аутосомальными генами, что приводит к нарушению нормального механизма определения пола и, в частности, к появлению комбинации ♂ XX, изученной генетически (Gordon, 1946с, 1947) и гистологически (Gordon, Aronowitz, 1951).

Исследования, проведенные на карпозубых, показывают, что полоопределяющие гены располагаются у них на ограниченном участке У-хромосомы (Kosswig, 1935a, b, 1937; Breider, 1935a, b, 1936), контролирующей ряд признаков окраски и характера «оперения» в целом. Было установлено также (Breider, 1935a, b), что Х-хромосома у *Limia nigrofasciata* не несет генов, определяющих женский пол, а местом их расположения является одна из пар аутосом. Полоопределяющие гены могут отличаться по силе действия не только у разных видов, но и у разных популяций вида (Gordon, 1951).

М. Гордон (Gordon, 1951) выделяет три пути, по которым у исследованных рыб в норме может осуществляться определение пола: под влиянием сильного женского начала, локализованного в W-хромосоме, женского начала в Х-хромосоме, а также мужского начала в У-хромосоме.

Вместе с тем данные о характере определения пола у рыб свидетельствуют, что у них, как и у других низших позвоночных (амфибий), «гетерохромосомный механизм находится на сравнительно низкой ступени эволюционного развития. Повидимому, в сумме факторов, контролирующих онтогенетическое становление признаков пола, генетические детерминанты пола у рыб и амфибий имеют относительно небольшой удельный вес» (цит. по Б. Л. Астаурову, 1966, стр. 108). Подтверж-

дают это многочисленные случаи сравнительно легко осуществляемого процесса естественного и искусственного фенотипического переопределения пола у рыб под влиянием генотипической среды, гормональных и иных воздействий; факты существования разных типов становления пола (на основе мужской и женской гетерогаметности) у различных популяций в пределах одного вида, обнаруженные, в частности у пецилии (Bellamy, 1922, 1928; Kosswig, 1928, 1935a, b; Gordon, 1947a, 1951; Bellamy, Queal, 1951) и тиляпии *Tilapia mossambica* (Hickling, 1960); а также другие особенности механизма определения пола.

Если у гуппи и пецилии нарушение простого механизма определения пола, основанного на действии гетерохромосом (Winge, 1932, 1934; Winge, Ditlevsen, 1948; Gordon, 1951), является исключением, то у меченосца *Xiphophorus helleri*, у *Limia vittata* и *L. caudofasciata* полигенный механизм управления дифференцировкой пола — нормальное явление (Zander, 1965; Kosswig, 1966). При этом можно говорить о действии комплекса равноправных генов (в случае полигенного механизма) либо о системе модификаторов, влияние которых наслаивается на моногенный в норме процесс формирования пола и изменяет его течение (Kosswig, 1966; Kallmar, 1968). В таких условиях, естественно, могут возникать «несбалансированные» комбинации, в которых тенденция к развитию в мужском или женском направлении уравнивается. С подобными явлениями мы, видимо, сталкиваемся в случаях возникновения интерсексуальности и гермафродитизма, широко распространенного у некоторых групп морских рыб.

К признакам, отражающим известную примитивность механизма дифференцировки пола у рыб, следует отнести также отсутствие у многих видов морфологических отличий в строении половых хромосом (Winge, 1922; Iriki, 1932; Makino, 1939; Wickbom, 1941, 1943; Svårdson, Wickbom, 1942; Roberts, 1964; Ohno et al., 1965; Beçak et al., 1966; Ohno, Atkin, 1966; Ojima, Hitotsumachi, 1967; Hitotsumachi, 1969)¹.

В половой дифференцировке гонад у рыб можно выделить два процесса: анатомическую или морфологическую диффе-

¹ Последние сообщения (Nogusa, 1955; Lieder, 1963; Chen, Ebeling, 1966, 1968; Цыцугина, 1969; Chen, Ruddle, 1970) заставляют осторожно относиться к подобному мнению, так как подтверждают данные (Geiser, 1924; Foley, 1926; Vaupel, 1929; Ralston, 1934 a, b; Bennington, 1936; Barigozzi, 1937) о возможности цитологического обнаружения у рыб половых хромосом.

ренцировку мужской и женской гонад и цитологическую дифференцировку и сексуализацию гониев. У большинства исследованных видов первый процесс предшествует второму, однако иногда наблюдается обратная последовательность (Персов, 1966).

У акула *Leptocharias smithii* и морского кота *Scyliorhinus caniculus* направление, по которому пойдет развитие гонады, определяется у эмбрионов вначале по расположению и характеру развития мюллера канала и по степени развития канальцев мезонефроса (Pison, 1962, Thiebold, 1963). Например, у будущих самок морского кота почечные канальцы в передней части мезонефроса развиваются менее интенсивно, чем у будущих самцов, и быстро дегенерируют (Thiebold, 1963).

Наличие ясно выраженного процесса анатомической дифференцировки, предшествующего различной цитологически сексуализации половых клеток, свойственно осетровым (Персов, 1964), лососевым (Jungersen, 1889; Ahsby, 1957; Персов, 1962), карповым (Jungersen, 1889; Stromsten, 1931; В. Ф. и А. И. Натали, 1947; Кузьмин, 1957), карпозубым (Essenberg, 1923; Friess, 1933; Vallove, 1957) и окуневым рыбам (Hann, 1927). В большинстве случаев он выражается в изменении внешнего вида железы, характера прикрепления последней к стенке целомической полости, во взаимном расположении гониев, кровеносных сосудов и клеток стромы в зачатке гонады, а также в строении выводных протоков.

Цитоморфологические исследования развития гонад легли в основу ряда гипотез, объясняющих физиологический механизм, который приводит к реализации генетически обусловленных процессов становления пола у рыб.

На первых этапах изучения процесса дифференцировки пола у рыб на них обычно распространяли идею Е. Витчи (Witschi, 1934, 1950), Р. К. Бонса (Burns, 1938) и у некоторых других авторов об определяющем значении кортико-медулярного антагонизма в становлении пола, разработанную ими для амфибий. Эта гипотеза основывается на наличии в недифференцированной гонаде кортикального (кортекс) и медулярного (медула) слоев соматических клеток. Первый из них образуется из клеток перитонеального эпителия, располагается на периферии гонады и, как полагают, продуцирует «кортексин», влияющий на развитие гониев в женском направлении; второй формируется из клеток интерренальной бластемы, занимает середину зачатка половой железы и продуцирует так называемый «медулярин», стимулирующий развитие гониев в мужском направлении. У будущих самок на определенной стадии развития гонады под влиянием соответствующей гене-

тической информации развивается кортекс и редуцируется медула, что приводит к преобразованию индифферентной железы в яичник. У будущих самцов, напротив, редуцируется кортекс, а медула получает дальнейшее развитие, стимулируя дифференцировку гониев в мужском направлении. При этом считают (Witschi, 1934, и др.), что у «дифференцированных рас» амфибий в норме имеет место генная регуляция кортико-медулярного антагонизма. «Недифференцированным» же расам присущ «примитивный» тип определения пола, когда исход кортико-медулярного антагонизма зависит от внешних условий, в которых протекает этот процесс.

Слой клеток, аналогичные кортексу и матриксу гонад амфибий, происходящие из двух разных источников, были описаны у представителей акулообразных (Chieffi, 1949). Зачаток гонад у них формируется из трех компонентов: ППК; кортекса, образующегося из клеток соматоплевры в районе вольфова протока; медулы, имеющей, видимо, общее с интеренальной тканью происхождение из вентральной мезодермы с включением клеток соматоплевры и спланхноплевры (Chieffi, 1952). Это позволило говорить о существовании у акулообразных физиологического механизма определения пола, основанного, как и у амфибий, на кортико-медулярном антагонизме (Chieffi, 1952).

Иначе происходит развитие соматического субстрата половых желез у костистых. Мнение о двойственном происхождении соматических клеток гонад у этой группы рыб, основанное на изучении развития половых желез гуппи (Dildine, 1936), довольно скоро было опровергнуто. Многочисленные исследования (D'Ancona, 1943, 1945, 1950a, b, 1955, 1956a, b; Johnston, 1951) свидетельствуют о существовании единого источника происхождения соматического субстрата гонад костистых из клеток перитонеального эпителия, а следовательно, об отсутствии у них аналога медулы. Поэтому появилась необходимость в разработке схемы физиологического механизма определения пола у этой группы рыб (D'Ancona, 1945; 1956a, b; В. Ф. и А. И. Натали, 1947; Laskowski, 1953; Персов, 1966).

По мнению В. Ф. и А. И. Натали (1947), исследовавших дифференцировку пола у зеркального карпа *Cyprinus carpio* и золотых рыбок *Carassius auratus*, первичное генотипическое определение пола выражается в анатомической перестройке зачатка гонады, которая происходит под влиянием полоопределяющих веществ, продуцируемых, видимо, самими «гоноцитами» соответственно их генетической структуре». На втором этапе «морфологическая структура мужской или женской гонад образует своего рода поле» (цит. В. Ф. и А. И. Натали,

1947, стр. 28), соматические элементы которого путем секреции веществ, аналогичных кортексину и медулярину, вызывают сексуализацию гониев. После формирования зачатков семенников и яичников дальнейшее их развитие происходит под контролем соответствующих половых гормонов.

Д'Анкуна, на основании результатов изучения процесса дифференцировки пола у угрей и окуневых из семейств *Sparidae*, *Serranidae* и *Centracanthidae*. (D'Ancona, 1940/1941, 1943, 1944, 1949a—d, 1956a, b, 1960; Zei, 1949, 1951; Lozano, 1953), разработал схему физиологического механизма определения пола у рыб, предполагающую наличие в недифференцированной гонаде двух противоборствующих потенций: стремление к развитию в мужском и в женском направлениях. Интерсексуальное состояние зачатка гонады нарушается с момента начала образования ее соматическими клетками полоопределяющих веществ (факторов) — гиногенина или андрогенина, под влиянием которых гонии сексуализируются. Выработка того или иного вещества обусловлена генотипическими факторами, переходящими в процессе эмбриогенеза в соматические элементы гонады.

Результаты исследования процесса дифференцировки пола у лососей родов *Salmo* и *Oncorhynchus* свидетельствуют, по мнению Г. М. Персова, об организующей роли первичных половых клеток в процессе формирования зачатка гонады, однако значение этих клеток в анатомической дифференцировке гонад менее понятно (Персов, 1966).

У тихоокеанских лососей анатомическая дифференцировка происходит, видимо, «под влиянием веществ, вырабатываемых половыми клетками, уже сексуализированными либо в женском, либо в мужском направлении» (цит. Г. М. Персов, 1966, стр. 23), так как у них, в отличие от представителей рода *Salmo*, цитологическая дифференцировка предшествует анатомической. У лососей рода *Salmo* последние два процесса протекают в обратном порядке, поэтому к ним применима гипотеза (В. Ф. и А. И. Натали, 1947; D'Ancona, 1945, 1956 a, b) о сексуализации гониев под влиянием соответствующих веществ, вырабатываемых соматическими элементами гонады (Персов, 1966).

Краткий анализ исследований процесса определения пола у рыб показывает, что о механизме регуляции дифференцировки соматической и генеративной частей гонады, а также по некоторым другим вопросам в настоящее время нет единого мнения. Приводимые ниже сведения о гермафродитизме, естественном и искусственном превращении пола тесно связаны

с обсуждаемой проблемой и в известной степени подчеркивают ее сложность.

Костистые рыбы составляют единственную группу позвоночных животных, у которых функциональный гермафродитизм и превращение пола для некоторых видов — нормальное явление.

Случайный гермафродитизм может быть встречен, видимо, у представителей любой группы рыб, которым в норме свойствен гонохоризм (раздельнополость). Появление таких экземпляров у акул, осетровых, лососевых, сельдевых, карповых и т. д. (Бляхер, 1926; Салехова, 1965; Brøck, 1878; Singh, 1961; King, 1966; Мое, 1966; Gulherz, 1969; Millikan, Pattie, 1970, и др.) вызывается различными нарушениями нормального развития однополой гонады. Однако наибольший интерес представляют виды, для которых гермафродитизм и превращение пола является закономерным процессом.

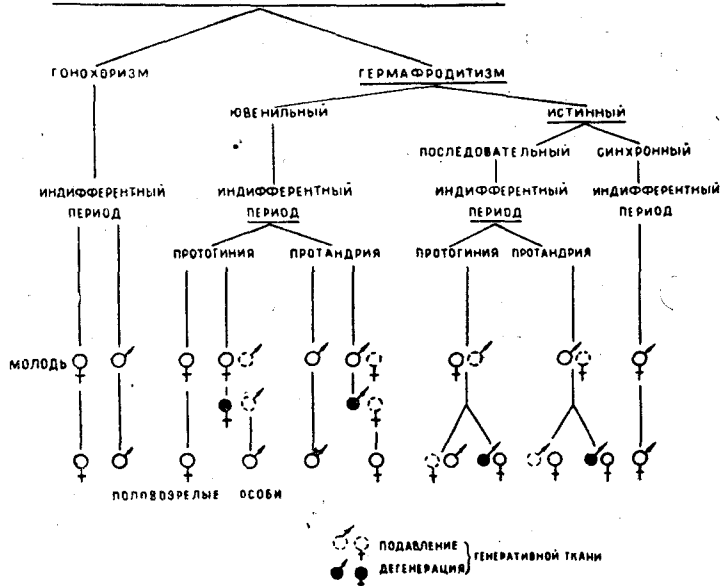
Настоящий закономерный гермафродитизм описан у представителей 10 семейств костистых рыб (Atz, 1963), которые относятся к отрядам *Myctophiformes*, *Cyprinodontiformes*, *Perciformes*, *Synbranchiformes* и являются чаще всего высокоспециализированными филогенетически сравнительно молодыми видами. Это позволяет рассматривать гермафродитизм у рыб как вторичное явление, возникшее на основе эволюционно закрепившегося у большинства из них гонохоризма. Причины вторичного развития гермафродитизма и интерсексуальности кроются, по-видимому, в относительно мало исследованных особенностях экологии и филогении соответствующих групп рыб (Персов, 1969).

В настоящее время не существует единой общепринятой классификации типов гермафродитизма у животных (Goldschmidt, 1931; Мясоедов, 1935) и, в частности, у рыб (Салехова, 1966, 1970; Макеева, Никольский, 1965; Никольский, 1965; Персов, 1969), что обуславливает значительную разноречивость в терминологии и в самих принципах классификации.

Одной из удачных, на наш взгляд, попыток систематизировать случаи гермафродитизма у рыб является схема, предложенная Г. М. Персовым (1969), согласно которой выделяются два основных типа гермафродитизма — **ювенильный** (ювенальный) и **истинный** (см. схему на стр. 17).

Для первого типа характерно наличие у взрослых особей моносексуальной гонады; одновременное присутствие женской и мужской частей в половой железе наблюдается только на ранних стадиях онтогенеза у неполовозрелых рыб в период инверсии пола.

ВОЗМОЖНЫЕ ТИПЫ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ ПОЛА У РЫБ



У второго типа женская и мужская части гонады сохраняются в течение всей жизни, и, следовательно, половые железы у них бисексуальны.

В свою очередь у ювенильных гермафродитов гонады могут развиваться по линии протогинии или протандрии. В первом случае в период дифференцировки пола у всех рыб формируются яичники, после чего у части особей (будущие самцы) яичниковая ткань дегенерирует и замещается семенниковой. Следовательно, у самок наблюдается прямой путь дифференцировки пола, а у самцов — инверсия яичника, например, горбуша, вьюн *Misgurnus fossilis* (Персов, 1966, 1969). При ювенильной протандрии в период половой дифференцировки у всех особей развиваются семенники, впоследствии у будущих самок замещаемые яичниками. Например, *Mylio macrocephalus* (Г. М. Персов, 1969, стр. 32).

Истинные гермафродиты подразделяются на последовательных и синхронных. У первых в мужской и женской частях гонады гаметогенез протекает поочередно. При этом сначала орган функционирует либо как яичник (в случае протогинии), либо как семенник (в случае протандрии). Затем, когда на определенном этапе онтогенеза приобретает активность проти-

воположный по полу участок гонады, бывшие самцы становятся функциональными самками и наоборот. К последовательным протогиническим гермафродитам относятся, в частности, некоторые виды из семейства *Labridae* — *Coris julis* (Bacci, Rozzanti, 1957, 1958; Reinboth, 1961, 1962), *Labrus turdus*, *L. merula*, *L. bimaculatus* (Sordi, 1961/1962, 1964), *Halichoeres poecilopterus* (Okada, 1962, 1964), из отряда *Synbranchiformes* — *Monopterus albus* (Liem, 1963; Chan, Phillips, 1967a; Chan et al., 1967), *M. javanensis* (Liu, 1944), *Fluta alba* (Okada, 1966a), из семейства *Maenidae* — *Pagellus erithrinus* (Zei, Zupranovic, 1961) и др. Последовательная протандрия описана у представителей семейства *Platycephalidae* — *Cociella crocodilia*, *Rogadius asper*, *Suggrundus meerdervoorti* (Atz, 1965), семейства *Sparidae* — *Diplodus sargus*, *Sparus aurata*, *Pagellus mormyrus* (D'Ancona, 1949a), *P. acarne* (Алексеев, 1969), *Diplodus annularis* (Салехова, 1961).

Синхронный истинный гермафродитизм характеризуется одновременной функциональной активностью женской и мужской частей гонады на протяжении всего периода половозрелости особи, например, *Serranus scriba* (Dufossé, 1856; Салехова, 1963), *Seranellus subligarius* (Clark, 1959, 1965), *Prionodes phoebe*, *P. tabacarius*, *P. tigrinus* и *Hypoplectrus unicolor* (Smith, 1959).

Рассмотрение случаев гермафродитизма и естественной инверсии пола в связи с проблемой становления пола у рыб обнаруживает целый ряд неясных вопросов. Большинство работ по инверсии пола у карпозубых (Essenberg, 1923; Winge, 1930; Aida, 1930, 1936, и др.) сделаны в генетическом плане. Физиологическая же сторона проблемы исследована слабо. По гермафродитизму и превращению пола у морских окуневых и некоторых других видов в настоящее время накоплены интересные морфо-физиологические данные, которые легли в основу разработки гипотез о действии механизма определения пола (Mrcik, 1930; Eggert, 1933; Dildine, 1936; Schwier, 1939; Liepori, 1941, 1947, 1959; D'Ancona, 1940/1941—1960; Ashby, 1952; Mozzi, 1955; Vallove, 1957; Reinboth, 1962, 1968, 1970; Персов, 1965а, б в, 1966; Салехова, 1965, 1969, 1970). Вместе с тем в этих исследованиях почти полностью отсутствует генетический анализ, что, видимо, объясняется сложностью лабораторного содержания и постановки соответствующих опытов на морских видах рыб. Все это позволяет делать лишь самые общие предположения относительно генетического механизма определения пола, возникновения гермафродитных гонад и инверсии пола у этой группы рыб. Решение проблемы может облегчить исследование действия на гермафродитных

особей гормональных препаратов. Введение протогиническим видам андрогенов приводит к инверсии пола (Reinboth, 1936b), что свидетельствует, очевидно, о существовании у них гормональной неуравновешенности. Возникновение ее, вероятно, объясняется наличием у таких видов рыб полигенного механизма определения пола либо действием системы генов-модификаторов, обуславливающих лабильность механизма определения и инверсии пола.

На определенном этапе развития интерстициальные клетки гонад эмбрионов животных начинают вырабатывать половые гормоны. Секреция гонад зародыша знаменует собой переход процесса сексуализации особи из-под исключительно генетического контроля под влияние гормональной регуляции. С помощью последней осуществляется морфогенез выводящих протоков и наружных гениталий, а также стимулируется дифференцированная секреция гонадотропинов гипофизом эмбрионов и, следовательно, соответствующее течение гамето-генеза. В связи с этим в исследованиях дифференцировки пола у рыб существенное значение имеют работы по экспериментальному воздействию на половые железы стероидными гормональными препаратами. Подробно с их данными можно познакомиться в соответствующих обзорах старых (Champy, 1924; Regnier, 1938) и более поздних исследований (Chieffi, 1954; Querner, 1956; Ashby, 1957; Макеева, Никольский, 1965; Персов, 1966; Юровицкий, 1966; Ванякина, 1968; Reinboth, 1970).

Наилучшие результаты полного превращения пола были получены в опытах по кормлению гормонизированной пищей личинок медаки (Yamamoto, 1953, 1957, 1959a, b, 1962, 1965, 1968a; Yamamoto, Matsuda, 1963; Hishida, 1965; Yamamoto, Kajishima, 1968; Hishida, Kawamoto, 1970), японского вьюна *Misgurnus anguillicaudatus* (Kubota et al., 1961) и в экспериментах, когда беременных самок гуппи содержали в воде с добавлением метилтестостерона (Dzwillo, 1962). Генетический анализ поведения половых хромосом при скрещивании инвертантов медаки и гуппи с нормальными особями полностью подтвердили возможность фенотипического переопределения пола у этих видов.

Характер действия стероидных гормонов на гонады личинок медаки зависит от свойств препарата и его концентрации в пище (Yamamoto, 1959a, b, 1962, 1965, 1968a). На рис. 2 приведены кривые изменения процента превращенных особей в зависимости от дозы в пищевом рационе трех женских гормональных препаратов (эстрогенов). Силу действия гормонов удобно сравнивать с помощью показателя G_{50} (Yamamoto,

Matsuda, 1963), отражающего дозу препарата, при которой происходит превращение 50% самцов в ХУ-самок. В этом случае исследованные гормоны располагаются в ряд, построенный по принципу убывания от его начала к концу феминизирующего влияния эстрогенов на гонады: эстриол > эстрон > эстрадиол (рис. 2).

Аналогичные результаты получены при действии на личинок медаки промежуточных продуктов биосинтеза мужских половых гормонов (андрогенов). Маскулинизирующая сила исследованных андрогенов (Yamamoto, 1955, 1958, 1968a) убывает следующим образом: метилтестостерон > андротермон, андростендион > гидроксипрогестерон. Последний препарат не оказывает на гонады заметного действия.

В большинстве случаев андрогенные вещества вызывают ускорение развития семенников у самцов рыб. У самок мужской половой гормон ведет к превращению пола и развитию вторичных мужских половых признаков, замедляет овогенез либо не оказывает заметного влияния (Baldwin, Goldin, 1939; Eversole, 1939, 1941; Wens, 1940; Lepori, 1945; Laskowski, 1953; Miyamori, 1961; Suzuki, 1965; Clemens et al., 1966). Анализ соответствующих данных свидетельствует о том, что у рыб, как и у амфибий (Watterson, 1959), введение андрогенов обеспечивает у самцов нормальную дифференцировку половых органов и резорбцию мюллеровых каналов.

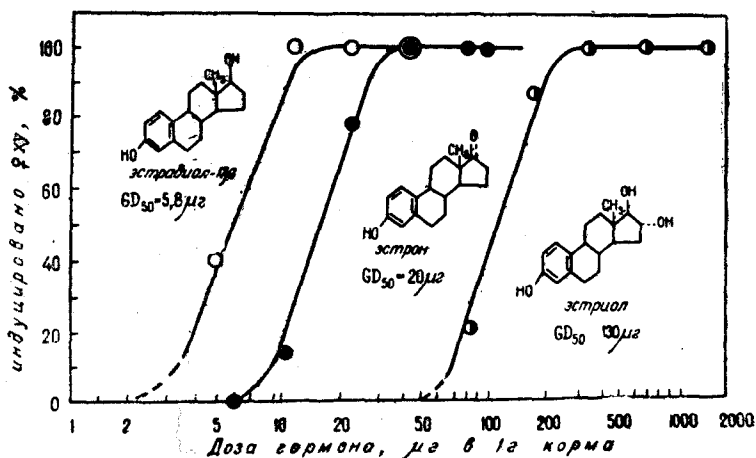


Рис. 2. Сравнение феминизирующего действия эстрадиола, эстрона и эстриола на гонады медаки *O. latipes* (по Yamamoto, 1965).

Эстрогенные вещества оказывают сравнительно меньшее влияние на гонады. У самок они могут замедлять овогенез либо не воздействуют заметно на половую систему, у самцов — замедляют течение процесса сперматогенеза, вызывают развитие гермафродитной железы либо приводят к инверсии пола (Padoa, 1937, 1939a, b; Berkowitz, 1938, 1941; Dantschakoff, 1941; Cohen, 1946; Tavalga, 1949; Thiebold, 1964; Ванякина, 1968).

Результат воздействия гормональных препаратов во многом зависит от способа их применения. В частности, при инъекциях или введении гормонов в пищу (Berkowitz, 1938, 1941; Yamamoto, 1953—1968; Hishida, 1965; Clemens et al., 1966, и др.) превращение пола достигается чаще, чем при добавлении препаратов в окружающую воду (Regnier, 1938, 1939; Cohen, 1946; Tavalga, 1949; Ashby, 1952, 1957; Querner, 1956a, b; Ванякина, 1968).

Как и следовало ожидать, на ранних стадиях развития половые железы более чувствительны к гормонам и легче подвергаются инверсии. Так, при обработке эмбрионов гуппи на стадии внутриутробного развития (Dzwillo, 1962) для превращения пола требуется несравненно более кратковременное воздействие препарата, чем для частичной инверсии гонад у личинок и мальков (Regnier, 1938, 1939; Querner, 1956a, b). Из этого правила, однако, имеются исключения. Например, у взрослых меченосцев (Wens, 1940) удается вызывать инверсию пола, в то время как эмбриональные гонады кумжи *Salmo trutta* не реагируют на добавление в воду стероидных препаратов (Ashby, 1952, 1957). Помимо возможных приводящих моментов, в том числе и методических особенностей постановки опытов, известную роль в реакции гонад эмбрионов и личинок на гормональные препараты играет, видимо, генетическая устойчивость детерминантов признаков пола (Querner, 1956, 1957). Это предположение согласуется с принятым в настоящее время мнением о том, что направление и конечный результат дифференцировки пола в онтогенезе и в эксперименте по инверсии пола у животных зависит от взаимодействия двух факторов: гормонального, т. е. внешнего по отношению к половым клеткам, и генетического, присущего самим гониям. При этом степень консервативности, сопротивляемости генетической конституции половых клеток по отношению к половым индукторам коррелирует с уровнем организации животных. У низших позвоночных, как это было показано для рыб (Yamamoto, 1953—1968a; Dzwillo, 1962; Kubota et al., 1961; Hishida, 1964) и амфибий (Witschi, 1927, 1930; Humphrey, 1929, 1936; Gallien, 1937, 1938), возможно полное фенотипическое превра-

Matsuda, 1963), отражающего дозу препарата, при которой происходит превращение 50% самцов в ХУ-самок. В этом случае исследованные гормоны располагаются в ряд, построенный по принципу убывания от его начала к концу феминизирующего влияния эстрогенов на гонады: эстриол > эстрон > эстрадиол (рис. 2).

Аналогичные результаты получены при действии на личинок медаки промежуточных продуктов биосинтеза мужских половых гормонов (андрогенов). Маскулинизирующая сила исследованных андрогенов (Yamamoto, 1955, 1958, 1968a) убывает следующим образом: метилтестостерон > андротермон, андростендион > гидроксипрогестерон. Последний препарат не оказывает на гонады заметного действия.

В большинстве случаев андрогенные вещества вызывают ускорение развития семенников у самцов рыб. У самок мужской половой гормон ведет к превращению пола и развитию вторичных мужских половых признаков, замедляет овогенез либо не оказывает заметного влияния (Baldwin, Goldin, 1939; Eversole, 1939, 1941; Wens, 1940; Lepori, 1945; Laskowski, 1953; Miyamori, 1961; Suzuki, 1965; Clemens et al., 1966). Анализ соответствующих данных свидетельствует о том, что у рыб, как и у амфибий (Watterson, 1959), введение андрогенов обеспечивает у самцов нормальную дифференцировку половых органов и резорбцию мюллеровых каналов.

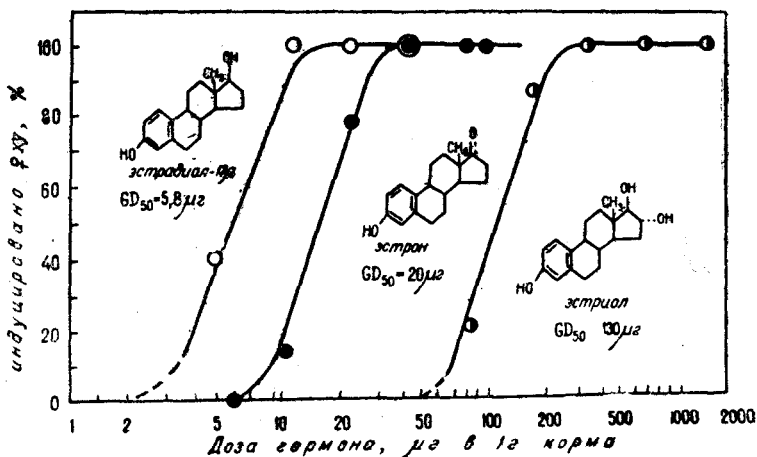


Рис. 2. Сравнение феминизирующего действия эстрадиола, эстрона и эстриола на гонады медаки *O. latipes* (по Yamamoto, 1965).

Эстрогенные вещества оказывают сравнительно меньшее влияние на гонады. У самок они могут замедлять овогенез либо не воздействуют заметно на половую систему, у самцов — замедляют течение процесса сперматогенеза, вызывают развитие гермафродитной железы либо приводят к инверсии пола (Padoa, 1937, 1939a, b; Berkowitz, 1938, 1941; Dantschakoff, 1941; Cohen, 1946; Tavolga, 1949; Thiebold, 1964; Ванякина, 1968).

Результат воздействия гормональных препаратов во многом зависит от способа их применения. В частности, при инъекциях или введении гормонов в пищу (Berkowitz, 1938, 1941; Yamamoto, 1953—1968; Hishida, 1965; Clemens et al., 1966, и др.) превращение пола достигается чаще, чем при добавлении препаратов в окружающую воду (Regnier, 1938, 1939; Cohen, 1946; Tavolga, 1949; Ashby, 1952, 1957; Querner, 1956a, b; Ванякина, 1968).

Как и следовало ожидать, на ранних стадиях развития половые железы более чувствительны к гормонам и легче подвергаются инверсии. Так, при обработке эмбрионов гулли на стадии внутриутробного развития (Dzwillo, 1962) для превращения пола требуется несравненно более кратковременное воздействие препарата, чем для частичной инверсии гонад у личинок и мальков (Regnier, 1938, 1939; Querner, 1956a, b). Из этого правила, однако, имеются исключения. Например, у взрослых меченосцев (Wens, 1940) удается вызывать инверсию пола, в то время как эмбриональные гонады кумжи *Salmo trutta* не реагируют на добавление в воду стероидных препаратов (Ashby, 1952, 1957). Помимо возможных привходящих моментов, в том числе и методических особенностей постановки опытов, известную роль в реакции гонад эмбрионов и личинок на гормональные препараты играет, видимо, генетическая устойчивость детерминантов признаков пола (Querner, 1956, 1957). Это предположение согласуется с принятым в настоящее время мнением о том, что направление и конечный результат дифференцировки пола в онтогенезе и в эксперименте по инверсии пола у животных зависит от взаимодействия двух факторов: гормонального, т. е. внешнего по отношению к половым клеткам, и генетического, присущего самим гониям. При этом степень консервативности, сопротивляемости генетической конституции половых клеток по отношению к половым индукторам коррелирует с уровнем организации животных. У низших позвоночных, как это было показано для рыб (Yamamoto, 1953—1968a; Dzwillo, 1962; Kubota et al., 1961; Hishida, 1964) и амфибий (Witschi, 1927, 1930; Humphrey, 1929, 1936; Gallien, 1937, 1938), возможно полное фенотипическое превра-

щение пола. У «...птиц генетические факторы не препятствуют первым этапам женской дифференциации мужской коры, но они не допускают ее дальнейшей эволюции; у млекопитающих, по крайней мере в некоторых группах, они оказывают сопротивление всякой интерсексуальной трансформации гонад» (Э. Вольф, 1968, стр. 334).

Половые индукторы, выделяемые эмбриональными гонадами на определенной стадии развития, видимо, не отличаются по химической природе и действию от половых гормонов у зрелых животных (Вольф, 1968). Однако высказывается и иная точка зрения (E. Witschi), согласно которой половой индуктор имеет более крупномолекулярное строение и, вероятно, является протеином (см. дискуссию в материалах «*Colloque sur la differentiation sexuelle chez les vertébrés*», 1950). Полагают (Дайнеко, 1967), что вещества, обладающие андрогеноподобной активностью, на ранних стадиях онтогенеза могут иметь несколько иную химическую природу и иные биологические свойства, чем у взрослых животных, и что в этом отношении они сходны по своему действию с организаторами эмбрионального морфогенеза.

Считается установленным, что местом выработки половых гормонов является мозговая зона гонады эмбриона (медула). Таким образом, ставится под сомнение (Вольф, 1968) концепция о существовании в гонаде двух зон синтеза гормональных веществ (Witschi, 1934; Jost, 1946/1947): кортекса, вырабатывающего организатор яичника — кортексин, и медулы, продуцирующей организатор семенника — медулярин.

Кора гонады может в норме полностью дифференцироваться в семенник или яичник только в том случае, если она обладает соответственно мужской или женской генетической конституцией¹.

Вопрос о степени участия половых гормонов в ранних этапах сексуализации гонад у рыб не изучен. Несколько более определенные сведения имеются о времени развития гонадотропной активности гипофиза и об эндокринной ситуации в период инверсии пола у взрослых особей (см. гл. II).

Механизм гормональной регуляции дифференцировкой гонад у рыб довольно подвижен. Этим, вероятно, объясняются случаи сдвига соотношения полов под влиянием различных

¹ Более полные сведения о состоянии исследований гормональной регуляции дифференцировки пола и развития воспроизводительной системы животных можно найти в соответствующих обзорных работах (Мицкевич, 1966; Левина, 1968; Haffep, 1970, и др.), а также в сб.: «Происхождение и развитие половых клеток в онтогенезе позвоночных и некоторых групп беспозвоночных». Л., «Медицина», 1968.

факторов внешней среды. Изменение условий развития и существования рыб могут, видимо, сказываться на характере развития гонад и на соотношении полов в потомстве как через гормональную регуляцию дифференцировкой гонад, так и прямым путем благодаря избирательной элиминации особей одного из полов.

Имеются сведения о влиянии на соотношение полов в потомстве температуры (Winge, 1934; Aida, 1936; Тэриан, 1942; Lindsey, 1942; Harrington, 1968), солёности воды (Lindsey, 1962a), перезревания икры, возраста производителей (Thumm, 1908; Huxley, 1923; Mrcic, 1923; Eberhardt, 1943), голодания самок (Ока, 1931; Egami, 1956), изменения обеспеченности пищей (Макеева, Никольский, 1965) и присутствия особей противоположного пола (Геодакян, Кособутский, 1969; Fishelson, 1970). Существенное воздействие на дифференцировку гонад оказывают лучи Рентгена и радиация (Самохвалова, 1935; Строганов, Телитченко, 1958; Черфас, 1962, и др.).

I. 2. Особенности строения почек, семенников и выводных протоков у самцов разных групп рыб

Параллельное развитие органов воспроизведения и мочеотделения в филогенезе и тесное взаимодействие их в онтогенезе у животных вызывает необходимость совместного рассмотрения их строения и особенностей функционирования.

В процессе эволюции наблюдается последовательная смена и усложнение экскреторных органов — почек: замещение предпочки или головной почки — пронефроса (*pronephros*), являющейся органом выделения у низших позвоночных, первичной или туловищной почкой — мезонефросом (*mesonephros*) и затем — вторичной или тазовой почкой — метанефросом (*metanephros*).

У рыб во взрослом состоянии органом мочеотделения является мезонефрос, хотя, как и у многих других животных, на ранних стадиях развития у них функционирует пронефрическая почка, которая в ряде случаев сохраняется у взрослых особей. Метанефрос у рыб не развивается. Этот тип почки появляется у более высокоорганизованных групп позвоночных.

Вытянутая в длину закладка гонад (половые валики) эмбрионов рыб подразделяется на три участка: передний (*pars progonalis*), средний (*pars gonalis*) и задний (*pars epigonalis*) и прикрепляется к верхней стенке целома при помощи складки брюшины — мезорхия (*mesorchium*) у самцов и мезовария (*mesovarium*) у самок. В дефинитивную гонаду развивается обычно только средняя часть закладки половой железы. Две

другие ее части дегенерируют либо видоизменяются, образуя, например, у пластиножаберных, эпигональный орган (см. ниже).

Закладка гонад имеет вид парного образования, каждое из которых представляет собой непрерывный тяж клеток мезенхимы и целомического эпителия, окружающих первичные половые клетки. Только у пластиножаберных, как и у амфибий, на ранних стадиях развития наблюдается сегментация половых валиков, являющаяся отражением филогенетически более примитивного метамерного типа строения гонад, имеющего место у *Acrania*.

У низших позвоночных (*Acrania*, *Cyclostomata*) половые продукты выпадают в полость тела и выводятся наружу через отверстие атриопора или через генитальные поры. У рыб для этой цели развиваются специальные выводные протоки, которые служат одновременно местом накопления и хранения половых продуктов. Способ образования, строение и связь выводных протоков с экскреторной системой широко варьируют в пределах разных групп рыб.

У самцов низкоорганизованных позвоночных (круглоротые) половые клетки образуют фолликулы, которые у пластиножаберных приобретают вид настоящих пузырьков (Шмальгаузен, 1947). Зрелые фолликулы соединяются при помощи системы канальцев с первичной почкой. У других рыб и позвоночных из семенных пузырьков формируются вытянутые семенные трубочки (*tubuli seminiferi*). Из них спермии попадают в семявыносящие канальцы (*vasa efferentia*), образуемые материалом врастающего в гонады из области расположения мальпигиевых телец первичной почки тяжей целомического эпителия. Дальнейший путь наружу сперма проходит по более или менее обособленному от первичной почки и мочеточника (вольфова протока) семяпроводу (*ductus deferens*).

Связь гонады с мочевыносящими протоками и экскреторной системой в целом («мочеполовая связь») выражается в том, что большее или меньшее число мочевыносящих канальцев принимает на себя функцию проведения зрелых спермиев, а соответствующая часть первичной почки превращается в придаток семенника — эпидидимис (*epididymis*).

Развитие у животных семявыносящих путей способствует, как полагают, снижению процента потерь выводимой по ним наружу спермы по сравнению с выведением зрелых половых клеток в полость тела и последующей эвакуации через генитальные поры во внешнюю среду. Не менее важно и то, что семявыносящие пути в процессе эволюции начинают функционировать как органы накопления и длительного

хранения спермы, чему в значительной степени содействует секреторная деятельность эпителия семяпроводов и ряда добавочных половых желез.

1. 2. 1. Пластиножаберные рыбы (подкласс *Elasmobranchii*)

Исследования мочеполовой системы акул и скатов имеют большую историю (Stannius, 1840; Leydig, 1852; Semper, 1875; Redeke, 1898). Результаты работ раннего периода были обобщены И. Борцеа (Borcea, 1906). Впоследствии различные виды пластиножаберных неоднократно служили объектами исследования анатомии, морфологии (Lickteig, 1913; Redenz, Beloposchkin, 1929; Daniel, 1934; Smith, 1937; Gilbert, 1943; Matthews, 1950; Phillipson, 1955; Libby, Gilbert, 1960), гистохимии (Botte et al., 1962/1963) и развития (Thiebold, 1964, и др.) мочеполовой системы. Полученные сведения послужили материалом для построения схем эволюции мочеполовой системы у рыб (Bridge, 1932; Maschkowzeff, 1934/1935) и вошли во многие сводки и учебники по анатомии, морфологии и физиологии позвоночных.

Пронефрос (головная почка) у эмбрионов пластиножаберных никогда не достигает высокой степени дифференцировки и редуцируется на сравнительно ранних стадиях онтогенеза. К этому времени у эмбрионов образуется мезонефрос. Характер развития системы органов мочеотделения у представителей разных видов пластиножаберных в деталях различен (Borcea, 1906), но в целом приводит к формированию дефинитивной мезонефрической почки, верхний отдел которой принимает на себя функцию обслуживания гонад.

В образовании семенников у пластиножаберных вовлекаются разные по длине участки половых валиков. У большинства акул в этом процессе участвует лишь средняя часть половой складки, в то время как передняя и задняя ее части резорбируются либо происходит (у видов семейства *Scyllidae*, *Carcharidae*, *Trygonidae* и *Rhinobatidae*) преобразование задней доли половой складки (*pars epigonalis*) в эпигональный орган. Из исследованных видов акул только у представителей семейства *Notidanidae* превращение половых валиков в зрелые гонады отмечено по всей их длине.

У взрослых рыб семенники занимают довольно большое место в полости тела. У акул они вытянуты в длину и имеют в поперечном срезе трехгранную форму, у скатов — обычно короткие, широкие и несколько уплощенные. Положение их относительно переднего и заднего краев полости тела и степень асимметрии варьируют у разных видов (Redeke, 1898;

Вогсеа, 1906; Вроек, 1933). Правый семенник обычно превосходит по величине левый. Иногда гонады (например, у видов семейства *Scyllidae*) срastaются на большем или меньшем протяжении по средней линии.

Гонады сочленяются подвижно при помощи длинного мезорхия с придатком семенника и первичной почкой. Снаружи они покрыты слоем клеток кубического эпителия, под которым располагается тонкая прозрачная оболочка семенника (*tunica albuginea*), пронизанная соединительнотканными волокнами и кровеносными сосудами. От нее внутрь гонады отходят тонкие выросты (*septula testis*), составляющие строму семенника.

Сквозь оболочку половой железы просвечивают многочисленные семенные фолликулы или ампулы, заполненные половыми клетками и образующие герминативную часть гонады. Семенные фолликулы располагаются концентрическими рядами, объединяющими группы половых клеток, которые находятся на сходных стадиях развития.

Крупные сперматогонии локализованы в так называемой зародышевой зоне семенника (*Vorkeimfalte*, по С. Semper, 1875, или *germinal zone*, по Н. Р. Stanley, 1966, и др.), простирающейся в виде тонкой шероховатой полосы на гладкой поверхности гонады. Вглубь семенника по направлению к выводным протокам следуют одна за другой зоны фоллику-

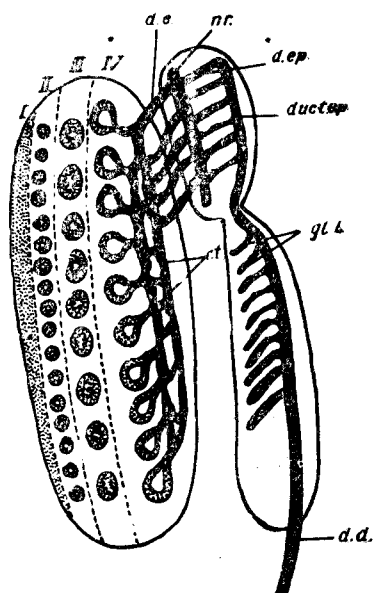


Рис. 3. Схема строения семенника и эпидидимиса у акулы *Scyllium cannicula* (по Вроек, 1933).

I—IV — зоны семенных ампул разной степени зрелости, *d. e.* — *ductuli efferentes*, *nr.* — краевой канал почки *d. ep.* — *ductuli epididymidis*, *gl. L.* — железы Лейдига, *d. d.* — *ductus deferens*, *r. t.* — центральная сеть семенника, *duct. ep.* — *ductus epididymidis*.

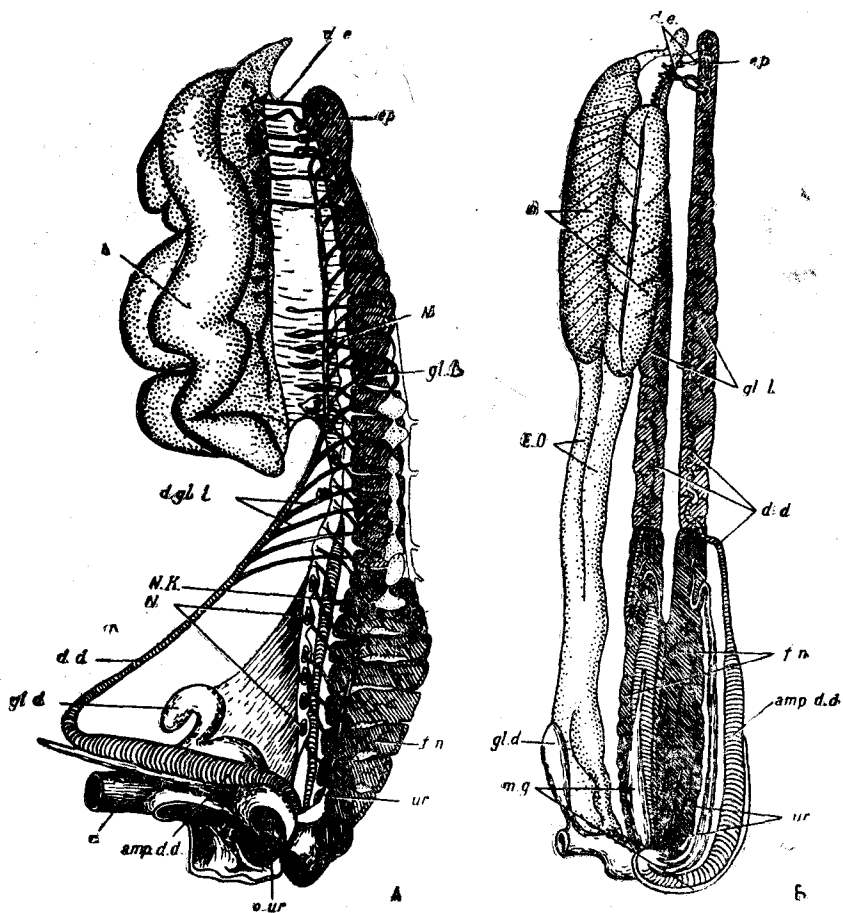


Рис. 4. Строение мочеполовой системы у самцов акул *Squalina angelus* — А и *Galeus canis* — Б (по Ворсеа, 1906, из Broek и а., 1938).

h. — семенник, *d. e.* — ductuli efferentes, *ep.* — эпидидимис, *N.* — нефростомы, *gl. L.* — железы Лейдига, *N. K.* — нефростомальные каналцы, *d. d.* — семяпровод, *gl. d.* — glandula digitiformis, *f. n.* — функционирующая почка, *ur.* — мочеточник, *amp. d. d.* — ампула семяпровода, *o. ur.* — мочеполовое отверстие, *r.* — кишка, *d. gl. L.* — протоки желез Лейдига, *m. g.* — миüllerов канал, *E. O.* — эпигональный орган.

лов, заполненных первичными, вторичными сперматоцитами, сперматидами и, наконец, зона зрелых и дегенерирующих фолликулов (рис. 3).

Стенка зрелых фолликулов прорывается, и через узкий проход спермии изливаются в семенные трубочки, образующие по медиальному краю гонады густую сеть анастомозирующих канальцев — центральную сеть семенника (*rete testis*). Стенки трубочек последней состоят у *Scyliorhinus stellaris* (Botte et al., 1962/1963) из тонкого слоя коллагеновой соединительной ткани и столбчатых эпителиальных клеток, снабженных длинными ресничками. У *S. caniculus* (Semper, 1875) внутренние стенки семенных трубочек сложены из кубических эпителиальных клеток, лишенных ресничек и не проявляющих признаков секреции. Трубочки центральной сети семенника окружены хорошо развитой лимфоидной тканью и заполнены спермиями.

Для самцов пластиножаберных характерно наличие тесной связи гонад с первичной почкой. Передний отдел почки преобразуется у них в придаток семенника — эпидидимис (гомологичный, видимо, придатку семенника млекопитающих) и железы Лейдига. Задний отдел мезонефроса выполняет роль мочеотделительного органа и снабжен самостоятельным мочеточником, который обособливается от протоков переднего отдела почки и открывается через мочеполовой синус в клоаку. Таким образом, у самцов пластиножаберных происходит полное обособление мочевых и половых путей.

Сперма из центральной сети семенника по выводным протокам попадает в верхний отдел эпидидимиса, затем по сильно извитому семяпроводу (вольфову протоку) выводится в клоаку (рис 4. и 5).

В следующий за эпидидимисом отдел семяпровода вливаются протоки желез Лейдига. С продвижением к хвостовому отделу степень извитости семяпровода уменьшается, а диаметр его увеличивается; конечный отдел расширяется, образуя веретенообразную ампулу (*ampula ductus deferens*). Ампула каждого семяпровода открывается в урогенитальный синус раздельно либо объединившись предварительно в один общий проток.

Мюллеровы каналы у самцов редуцируются до небольшого размера отростков (*uterus masculinus*), располагающихся у стенки клоаки (рис. 4). У кошачей акулы *Scyliorhinus caniculus* разделение первичного мочеточника на мюллеров и вольфов каналы начинается, когда эмбрионы достигают около 27 мм длины, и идет по направлению спереди назад. У самок оба канала имеют просвет одинаковой величины. У самцов мюллеров

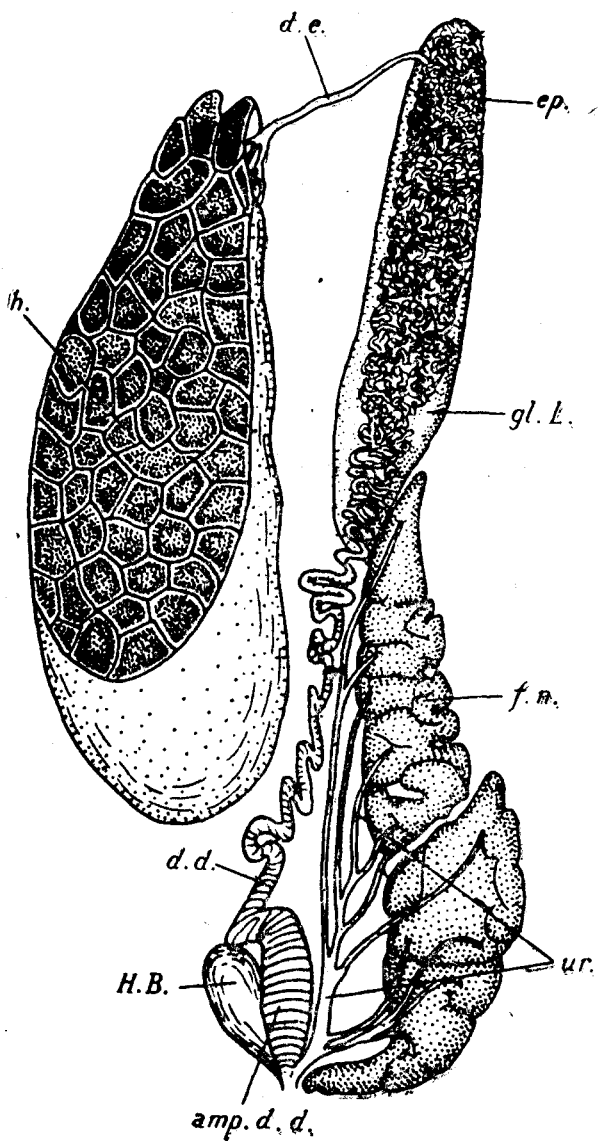


Рис. 5. Мочеполовая система самца ската *Raja clavata* (по Ворсеа, 1906).

H. B. — мочевой пузырь (остальные обозначения те же, что на рис. 4).

канал уже вольфова протока, не простирается далее пятого сегмента мезонефроса и быстро дегенерирует (Thiebold, 1964).

Приведем краткую характеристику отделов половых путей самцов пластиножаберных.

Эпидидимис, составляющий переднюю, головную, часть выводных путей семенников, обычно имеет овальную форму. В результате превращения воронок передних почечных канальцев в замкнутые пузырьки, лежащие у основания половой складки, эти канальцы теряют связь с полостью тела, вырастают в семенник и соединяются с его центральным каналом (Felix, 1906). Таким образом, центральная сеть семенника при помощи выводных протоков (*ductuli efferentes testis*) соединяется с преобразованным в эпидидимис верхним отделом мезонефроса («мочеполовая связь»).

Количество выводных протоков у разных видов варьирует. У более высокоорганизованных пластиножаберных оно закономерно уменьшается (рис. 6). Наибольшее число выводных протоков описано у видов, которые входят в роды *Centrina*—18 (Ворсеа, 1906), *Acanthias* — 10—14 (Redeke, 1898), 5—7 (Вор-

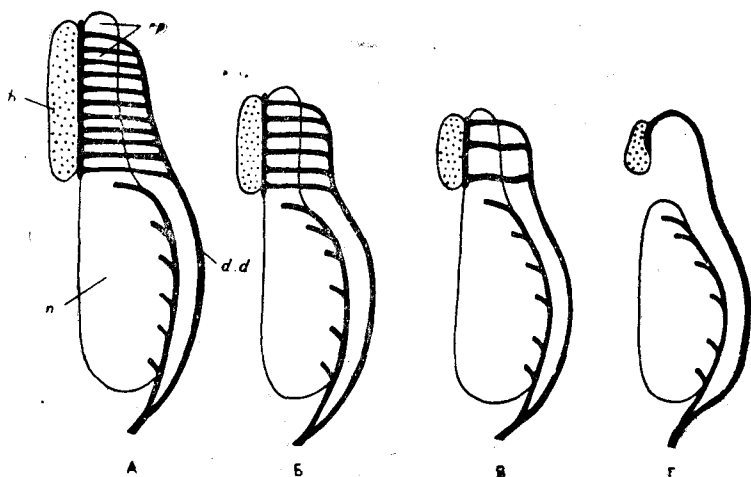


Рис. 6. Схема процесса постепенной редукции связи семенника с почкой у разных видов пластиножаберных рыб:

А — у *Scymnus limia* и *Centrophorus* sp. 8—10 *ductuli efferentes* (d. e.), Б — у *Scyllium canicula* и *Squatina* sp. 6 d. e., В — у *Mustelus* и *Pristiurus* sp. 3 d. e., Г — у *Galeus* и скатов 1 d. e. (из Maschkowzeff, 1935, по данным Semper, 1875, и др.).

h. — семенник, ep. — эпидидимис, d. d. — семяпровод, n. — почка.

сеа, 1906), *Scymnus* — 8—10, *Centrophorus*—9, *Scyllium*—6—8 (Semper, 1875; Redeke, 1898), *Pristiurus* — 7—9 (Rekede, 1898), 3 (Ворсеа, 1906). У видов рода *Squatina* насчитывается около шести выводных протоков, у *Mustelus vulgaris* — два — три, у *Gallus* и у скатов имеется один проток, соединяющий семенник с эпидидимисом (Semper, 1875; Broek, 1933).

Достигнув края эпидидимиса, эти протоки объединяются при помощи продольных выростов, образующих общий краевой почечный канал («*Nierenrandkanal*», по С. Semper, 1875), или продольный канал эпидидимиса («*Longitudinal canal*» of *epididymis*, по J. Ворсеа, 1906), заканчивающийся слепо на каудальном конце (см. рис. 3). Этот канал имеется не у всех видов пластиножаберных. В частности, он отсутствует у скатов *Torpedo marmorata* и *T. torpedo*, у которых эпидидимис вообще развит слабо, а иногда неразличим даже макроскопически (Botte et al., 1962/1963).

Из продольного канала сперма попадает в извитые каналы придатка семенника (*ductuli epididymidis*), которые ни по количеству, ни по расположению не соответствуют *d. efferentes testis* (Broek, 1933) и объединяются вскоре в общий многократно извивающийся проток эпидидимиса (*ductus epididymidis*) (см. рис. 3). Диаметр протока увеличивается по направлению к хвостовому отделу. После выхода из эпидидимиса он продолжается в виде мезонефрического протока (вольфова протока), который у зрелых особей выполняет функцию семяпровода.

Стенки протоков эпидидимиса состоят снаружи из плотной соединительной ткани, лишенной эластических и мускульных волокон. Изнутри стенки покрыты слоем столбчатых эпителиальных клеток, снабженных ресничками. В апикальной части клеток, а также в просвете протоков обнаруживаются капельки секрета (Botte et al., 1962/1963).

Вязкий секрет придатка семенника обладает свойством агглютинировать спермии даже при сильном разбавлении его водой (Redenz, Belonoschkin, 1929). Полагают (Redenz, Belonoschkin, 1929; Broek, 1933), что спермии пластиножаберных, как и у млекопитающих (Милованов, 1962, и др.), с продвижением по придатку семенника под влиянием секрета приобретают стойкость к внешним воздействиям и созревают. Кроме того, с помощью этого органа, видимо, регулируется продвижение спермиев по половому тракту, осуществляется их накопление и длительное хранение.

Железы Лейдига. Семявыносящий канал, который является продолжением эпидидимального протока, в своей верхней половине принимает ряд протоков желез Лейдига.

Лейдиговы железы образуются из нескольких видоизмененных сегментов мезонефроса, следующих за эпидидимисом. Каждому такому сегменту соответствует свернутая в спираль трубочка (видоизмененный почечный каналец), выносящая секрет железы в семяпровод.

Превращение проводящих мочу почечных канальцев в выводные протоки железы у акул происходит только в зрелом возрасте. У скатов железы Лейдига формируются уже у молодых особей, следовательно, период экскреторной деятельности соответствующей части мезонефроса у них практически исключается.

У некоторых акул между *ductuli efferentes* и протоками железы Лейдига имеются почечные канальцы, не утрачивающие связи с целомом и открывающиеся в него при помощи воронки (Schneider, 1895; Redeke, 1898; Vorsea, 1906, и др.). Обычно эти канальцы заканчиваются слепо в сегментально расположенной лимфоидной ткани, перемежающейся с тканью железы Лейдига (см. рис. 4).

О наличии или отсутствии связи этих канальцев с мочеточником и их функциональном значении единого мнения нет. Согласно наблюдениям Э. Блэса (Bles, 1897, цит. по Broek, 1933), такого типа почечные канальцы встречаются обычно у тех видов акул, которые не имеют постоянных абдоминальных пор. Это позволяет предполагать, что канальцы участвуют в процессах выведения из полости тела продуктов обмена.

Количественные сопоставления сегментов мезонефроса, преобразующихся в железу Лейдига, и сегментов, выполняющих во взрослом состоянии роль экскреторного органа (табл. 1), выявили, что у самцов акул и скатов большая часть первичной почки переходит на обслуживание органов воспроизведения в виде придаточных половых желез.

Исследования показали, что у акулы *Scylliorhinus stellaris* и у скатов *Torpedo marmorata* и *T. torpedo* (= *T. ocellata*) секреторную активность проявляет вся ткань железы Лейдига, за исключением узкой ее полосы, непосредственно прилегающей к половому тракту (Botte et al., 1962/1963). Вследствие этого извитые выводящие трубочки железы делятся по длине на два отрезка. Дистальный отрезок выстланный изнутри железистым столбчатым эпителием с базофильными ядрами, составляет общую их часть и проходит по секреторной зоне железы Лейдига. В этой зоне осуществляется интенсивная секреция апокринового и мерокринового типа.

Проксимальные участки трубочек желез Лейдига вблизи впадения их в семяпровод покрыты изнутри несекретирующим

Сопоставление количества сегментов мезонефроса, функционирующих у разных видов пластиножаберных рыб во взрослом состоянии в качестве желез Лейдига и органов мочеотделения (из А. Broek, 1933, по данным J. Ворсеа, 1906)

Вид рыбы	Количество сегментов, шт.			
	у самцов		у самок	
	железа Лейдига	почка	железа Лейдига	почка
<i>Squatina angelus</i>	19	10	16	11
<i>Acanthias vulgaris</i>	22	12	20	12
<i>Galeus canis</i>	21	11	15	9
<i>Mustelus vulgaris</i>	19	12	16	10
<i>Carcharias glaucus</i>	33	17	—	—
<i>Scyllium canicula</i>	17	11	7	11
<i>Scyllium catulus</i>	20	12	8	12
<i>Pristiurus melanostomus</i>	—	—	6	12
<i>Torpedo marmorata</i>	12	13	—	13
<i>Raja clavata</i>	23	11	2	10
<i>Raja asterias</i>	24	13	—	—
<i>Raja naevus</i>	21	7	—	7
<i>Raja mosaica</i>	—	—	4	10
<i>Trygon pastinaca</i>	—	—	5	11

реснитчатым эпителием, а снаружи — соединительнотканной оболочкой.

Обильно выделяемый секрет желез Лейдига, поступая в семяпровод, смешивается со спермиями и способствует склеиванию их в сперматофоры (Matthews, 1950). Процесс образования сперматофоров начинается в верхнем отделе и завершается в его расширенном хвостовом отделе — ампуле.

Семяпровод (*ductus deferens*) в период созревания особи интенсивно растет в длину и приобретает вид сильно извитой трубки. Особенно большое количество петель он делает в области выхода из придатка семенника. С продвижением к хвостовому отделу семяпровод принимает в себя протоки желез Лейдига, степень извитости его постепенно понижается, а диаметр увеличивается.

Стенки семяпровода состоят из наружной соединительнотканной оболочки и внутреннего слоя цилиндрического эпителия. Просвет семяпровода у половозрелых животных заполнен массой отдельно лежащих или объединенных в группы спермиев, а также гранулами секрета. Небольшое количество

мукозы появляется в заднем участке протоков придатка семенника и увеличивается по направлению к хвостовому отделу семяпровода (Botte et al., 1962/1963).

Правый и левый семяпроводы впадают в мочеполовой синус раздельно либо объединившись предварительно в общий проток.

Ампула семяпровода. Задний отдел семяпровода представляет собой расширенную веретенообразную ампулу (*ampula ductus deferens*) (см. рис. 4 и 5), которую некоторые авторы гомологизируют с семенными пузырьками (*vesicula seminalis* или *glandula vesicularis*). Так, Х. Редেকে (Redeke, 1898) говорит о наличии семенных пузырьков у всех исследованных пластиножаберных, за исключением представителей рода *Torpedo*. Большинство исследователей считают, что настоящие семенные пузырьки, представляющие собой в норме боковые выросты конечного отдела семяпровода, у пластиножаберных отсутствуют (Bruch, 1860), а имеются лишь ампулы семяпровода (Vorsee, 1906; Broek, 1933).

По окружности в стенках ампул располагаются мускульные и эластические соединительнотканые волокна. Внутренняя поверхность стенок образует многочисленные выросты и покрыта слоем цилиндрического мерцательного эпителия, обнаруживающего признаки интенсивной секреции мерокринного типа (Botte et al., 1962/1963).

Спермии, смешивающиеся в переднем отделе семяпровода с секретом желез Лейдига, завершают в ампулах семяпровода процесс агрегации, склеивания в сперматофоры перед выводением наружу (Vorsee, 1906; Matthews, 1950, и др.). У взрослых особей гигантской акулы *Cetorhinus maximus* ампулы достигают в длину 2 м и содержат около 25 л спермы.

Кроме названных выше частей полового тракта, у пластиножаберных описывают (Botte et al., 1962/1963) «семенные мешочки» (*spermatoc sac*) — парные вытянутые образования, лежащие на вентральной стороне ампул семяпровода, которые большинством авторов (см. выше) принимаются за остатки мюллеровых каналов. Стенки «семенных мешочков» у *Scylliorhinus stellaris* образованы соединительноткаными и мускульными волокнами и слоем эпителиальных клеток, имеют в длину 3—4 см. Просвет их заполнен неодинаковым у разных особей количеством спермиев и продуктов секреторной деятельности эпителия (Botte et al., 1962/1963).

Эпигональный орган описан лишь у некоторых пластиножаберных (Semper, 1875; Redeke, 1898; Broek, 1933). У ряда видов [*Galeus* (рис. 4, Б), *Zygaena* и *Mustelus*] он

узкий и вытянут в длину, у видов семейства *Trygonidae* — массивный, толстый, у *Scyllidae* — короткий, дольчатый. В некоторых случаях эпигональный орган может присутствовать только у представителей одного пола. Например, он развивается у самок *Pristiurus melanostomus* и отсутствует у самцов. Ткань эпигонального органа состоит из клеток, напоминающих клетки стромы гонады с участками лимфоидной ткани (Broek, 1933). У взрослых самцов скатов *Raja radiata* и *R. clavata* она частично охватывает гонады с боков (Phillipson, 1955), а у акулы *Cetorhinus maximus* гонады полностью включены в эту ткань (Matthews, 1950).

Полагают, что в эпигональном органе осуществляется процесс лимфо- и гемопоэза (Matthews, 1950; Turchini, Gastand, 1968).

1. 2. 2. Цельноголовые рыбы (подкласс *Holocephali*)

Первые сведения о строении мочеполовой системы у химеровых приведены в работах О. Коста (Costa, 1850) и Ф. Лейдига (Leydig, 1851). Ф. Лейдиг описал, в частности, характерную особенность в строении передней части почки, преобразующейся у взрослых химер, как и у пластиножаберных, в придаточную половую железу, названную впоследствии его именем. Как и более поздние исследования мочеполовой системы цельноголовых рыб (Hyrtil, 1854a; Semper, 1875), эти работы были выполнены на *Chimaera monstrosa*. Х. Редке, (Redeke, 1898) пополнил имевшиеся данные сведениями об устройстве мочеполовой системы у *Callorhinchus sp.*

В дальнейшем были изучены системы выводных протоков (Parker, Burlend, 1909; Burlend, 1910; Morgera, 1920; Broek, 1933; Broek и. а., 1938), морфология почечных клубочков (Bargmann, 1933), гистологическое строение семенников (Mazza, 1895), яичников (Giacomini, 1896; Schmidt, 1898; Mallace, 1923) и некоторые детали процесса сперматогенеза (Stephan, 1903; Marshall, Lofts, 1956) у *Ch. monstrosa*, а также строение и развитие семенников и мочеполовой системы у *Hydrolagus colliei* (Stanley, 1963).

Зрелые семенники у химер располагаются в передней части полости тела и имеют бобовидную (рис. 7) или яйцеобразную форму. Короткий мезорхий соединяет их с эпидидимисом.

А. Брок (Broek, 1933) описывает у *Ch. monstrosa* вытянутое в длину хилусоподобное образование на медиальном крае семенника, представляющее собой скопление соединительной ткани, откуда тяжи ее внедряются внутрь гонады, разделяя

семеник на отдельные дольки. Как и у пластиножаберных, спермии у химер созревают в расположенных зонами ампулах.

У только что выклюнувшихся эмбрионов-самцов *Hydrolagus colliei* длиной 41 мм¹ половая складка, занятая гоноцитами,

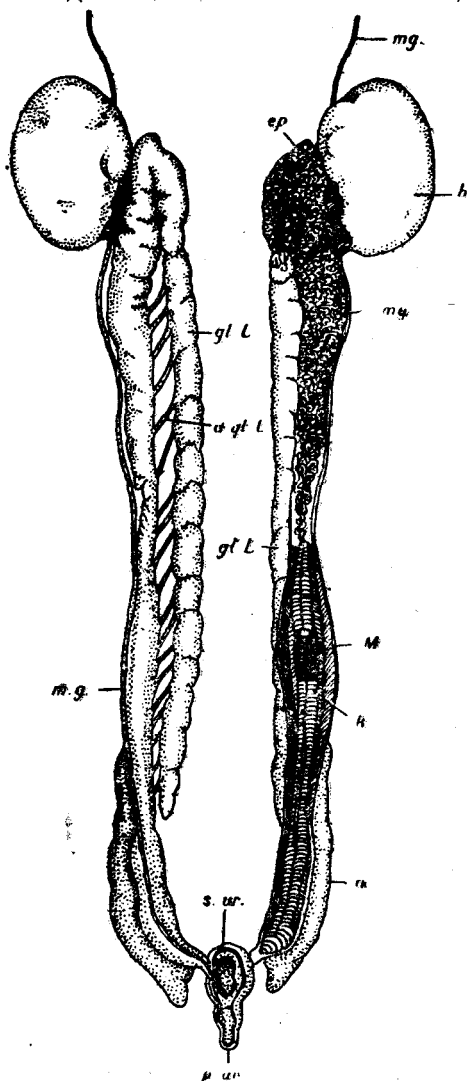


Рис. 7. Мочеполовая система самца химеры *Chimaera monstrosa* (вид с брюшной стороны) (по Disselhorst, 1904).

mg. — мюллеров канал, *gl. L.* — железы Лейдига, *ep.* — эпидидимис, *d. gl. L.* — протоки желез Лейдига, *h.* — семеник, *M.* — вскрытая мускульная стенка ампулы семяпровода, *k.* — камеры ампулы, *n.* — почка, *s. ur.* — мочеполовой синус, *p. ur.* — мочеполовой сосочек.

¹ Здесь и в дальнейшем приводится длина эмбрионов и личинок *H. colliei* от конца рыла до анального отверстия.

несколько изогнута, диаметр ее составляет около 1 мм (Stanley, 1963). Хвостовой участок складки, или герминативный выступ (*germinal projection*), имеет вид уплотненного образования, заполненного тесно сближенными между собой половыми клетками диаметром около 14—17 мк (рис. 8, ГВ). Герминативный выступ сохраняется у рыб на протяжении всего цикла развития семенников и представляет единственный источник, откуда берут начало поколения половых клеток, мигрирующих внутрь семенника и образующих в результате последовательных актов дробления семенные фолликулы. В этом отношении герминативный выступ является, очевидно, аналогом зародышевой зоны семенников пластиножаберных рыб. Длинные прогональная и эпигональная складки тянутся соответственно вперед и назад от зачатка семенника (на рис. 8 они не показаны).

Вблизи медиального края семенника в герминативной ткани образуются 5—6 просветов — коротких канальцев, впадающих в общий центральный канал семенника диаметром около 17—25 мк (рис. 8, I).

У рыб длиной около 88 мм в медиальной части семенника образуется зона дегенерирующих фолликулов (рис. 8, II, ЗД). Стенки центрального канала семенника и непосредственно примыкающих к нему протоков, куда впоследствии начнут поступать спермии из зрелых фолликулов, покрыты изнутри слоем кубических и цилиндрических эпителиальных клеток, каждая из которых снабжена несколькими длинными ресничками.

У рыб, достигающих размеров около 175 мм, округлые семенники имеют 9 мм в длину и 5 мм в ширину. Наиболее крупные фолликулы (диаметр 50—60 мк) располагаются в зоне зрелых (рис. 8, IV, ЗЗ) и дегенерирующих (рис. 8, ЗД) фолликулов. Герминативный выступ перемещается на дорсальную поверхность гонады.

В результате дальнейшего роста гонад у химеры происходит относительное уменьшение зоны дегенерирующих фолликулов и герминативного выступа семенника, основные зоны расположения фолликулов постепенно дифференцируются по степени зрелости (рис. 8, IV).

Исследования мочеполовой системы у *Callorhynchus*, *Chimaera* и *Hydrolagus* (Parker, Burlend, 1909; Broek, 1933; Stanley, 1963) показали, что семенник связан с эпидидимисом при помощи нескольких (у *Ch. monstrosa* их 5—6 шт.) *ductuli efferentes*. В коротком мезорхиуме выводные протоки объединяются в краевой почечный канал, из которого берет начало большое число извитых эпидидимиальных канальцев, впадаю-

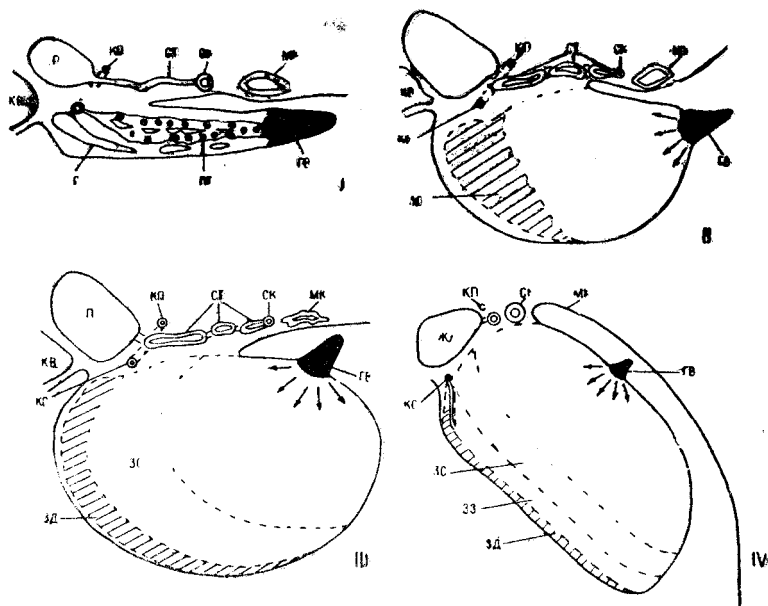


Рис. 8. Схематическое изображение продольного среза семенников химеры *Hydrulagus colliei*: I — у вылупившегося эмбриона длиной (от конца рыла, до анального отверстия) 41 мм; II — у эмбриона длиной 88 мм; III — у эмбриона длиной 175 мм, IV — у эмбриона длиной 200 мм (по Stanley, 1963).

КС — продольный канал семенника, П — почка, С — кровеносный сосуд, КП — продольный канал почки, СГ — сегментная трубка, СК — сегментный канал, МК — мюллеров канал, ГВ — герминативный выступ, ПТ — половой тяж, ЗД — зона дегенерирующих семенных ампул, ЗС — зона созревающих спермиев, ЗС — зона сперматид, ЖЛ — железа Лейдига.

щих в один общий проток эпидидимиса (см. рис. 7). Чрезвычайно мощное развитие этого протока у химер позволяет рассматривать его как резервуар, где накапливается и определенное время хранится сперма.

Проток эпидидимиса переходит в извитый семяпровод. В верхний отдел семяпровода и в его ампульную часть вливаются протоки желез Лейдига, похожие по своему строению на соответствующие протоки у пластиножаберных (Stanley, 1963).

У *Ch. monstrosa* и *Callorhynchus sp.* количество сегментов мезонефроса, преобразующихся в придаточные половые железы (14 шт.), значительно превосходит число сегментов почки

(4—6 шт.), функционирующих в качестве экскреторных органов (Redeke, 1898).

В эмбриональном периоде у химеры *H. colliei*, как и у акул, передние сегменты почки некоторое время участвуют в процессе мочеотделения (Stanley, 1963). Однако в зрелом возрасте у них из 28—30 сегментов мезонефроса продолжают функционировать в качестве экскреторного органа только 6.

Задний отдел семяпровода на значительном протяжении преобразуется в расширенную ампулу, которая состоит из большого числа отдельных камер, объединенных общим центральным каналом (рис. 9). Дифференцировка ампул семяпровода у химер происходит сложнее, чем у пластиножаберных. Наружные стенки ампул состоят из мощных концентрических мускульных тяжей, сокращения которых приводят, по-видимому, к эякуляции спермиев и семенной жидкости во время копуляции. Внутренняя поверхность камер ампулы выстлана слоем эпителиальных клеток толщиной 8—23 мк. Большинство эпителиальных клеток, проявляющих секреторную активность и лишенных ресничек, располагается в задней

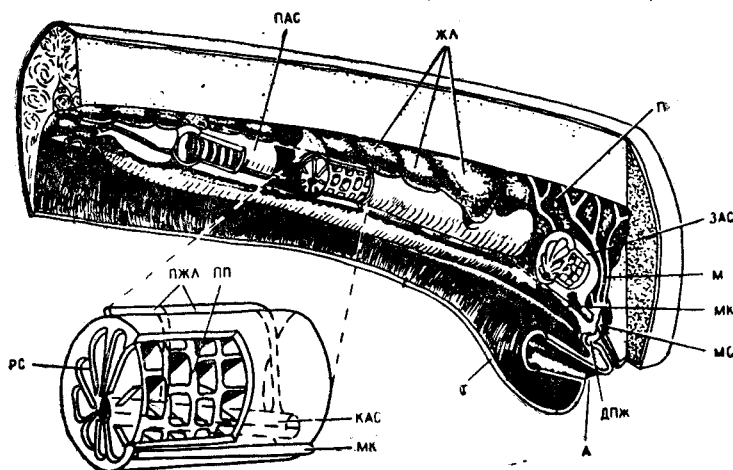


Рис. 9. Задний отдел мочеполовой системы самца химеры *Hydrolagus colliei* (по Stanley, 1963).

А — анус, ДПЖ — придаточная половая железа, ЖЛ — железы Лейдига, ЗАС — задняя часть ампулы семяпровода, КАС — центральный канал ампулы, М — мочеточник, МК — мюллеров канал, МС — мочевой синус, П — почка, ПАС — передняя часть ампулы семяпровода, ПЖЛ — проток железы Лейдига, ПП — поперечная перегородка ампулы семяпровода, РС — радиальная стенка ампулы, Т — стенка тела.

части ампулы. Находящиеся среди них несекреторные эпителиальные клетки снабжены длинными ресничками.

Под воздействием секрета желез Лейдига спермии объединяются в сперматофоры (Parker, Burlend, 1909), формирование которых завершается в камерах ампулы семяпровода. У *H. colliei* образования сперматофоров не наблюдается. Спермии, объединяющиеся в верхней части ампулы в пучки, выводятся вместе с обильным желатинообразным секретом, заполняющим камеры средней части ампулы.

У цельноголовых, как и у пластиножаберных, семяпроводы открываются в мочеполовой синус отдельно от мочеточников.

У зрелых самцов *Ch. monstrosa* и *H. colliei* сохраняются по всей своей длине мюллеровы каналы (Hyrtil, 1854; Broek, 1933; Stanley, 1963), плотно прижатые к эпидидимису и ампуле семяпроводов (см. рис. 7 и 9) и открывающиеся в клоаку (Redeke, 1898; Broek, 1933). У *Callorhynchus* эти каналы атрофируются до небольших, слепо заканчивающихся на дистальном конце рудиментов (Redeke, 1898). *Ostium abdominale* у *Ch. monstrosa* обнаружены не были (Broek, 1933).

На передней стенке уrogenитального синуса у химер, как и пластиножаберных (см. рис. 4), располагается пальцеобразный отросток — *glandula digitiformes* (на рис. 7 он не изображен). У самок этот орган секреторирует вязкую жидкость; у самцов он имеет вид короткого, не проявляющего признаков секреции рудимента, функциональное значение которого не исследовано.

1. 2. 3. Двоякодышащие рыбы (подкласс Dipnoi)

Эта группа когда-то широко распространенных пресноводных рыб в настоящее время представлена видами *Ceratodus* (*Neoceratodus*) *forsteri*, *Lepidosiren paradoxa*, *Protopterus annectens*, *P. aethiopicus* и *P. dolloi*.

Строение мочеоловой системы у двоякодышащих исследовано менее полно, чем у представителей пластиножаберных и цельноголовых рыб (Kerr, 1901, 1919; Semon, 1901; Broek, 1933; Jespersen, 1969).

Мезонефрос закладывается у них на сравнительно поздней стадии вслед за формированием головной почки. У *Lepidosiren* процесс образования канальцев мезонефроса начинается примерно на 10-й день после выклеывания эмбрионов (Kerr, 1901, 1919). У личинок *Ceratodus* длиной 11 мм сегменты почки уже хорошо развиты. У взрослых двоякодышащих рыб мезонефрос имеет вид компактного (у *Protopterus* и *Lepidosiren*) или дольчатого (у *Ceratodus*) образования.

Зрелые семенники у *Ceratodus* вытянуты в длину, заострены спереди (рис. 10) и в поперечном срезе имеют трехгранную форму. Удлиненные семенные ампулы располагаются довольно правильными радиальными рядами. Зрелые спермии попадают в систему анастомозирующих между собой каналов, расположенных по медиальному краю гонады и являющихся, по-видимому (Broek, 1933), центральной сетью семенника, откуда по *ductuli efferentes testis* направляются к хвостовым мезонеф-

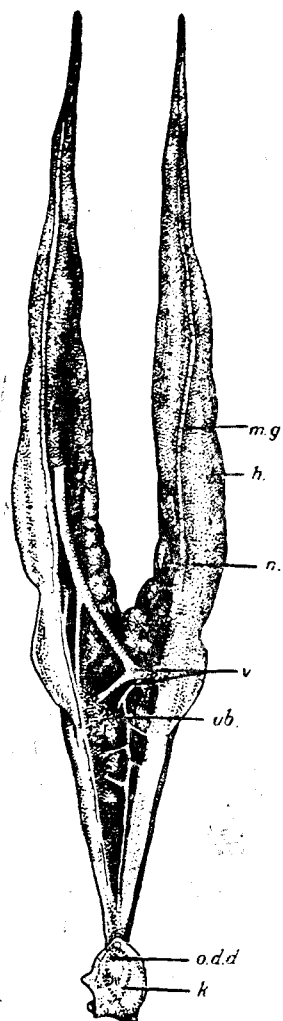


Рис. 10. Мочеполовая система самца *Ceratodus* (по Broek, 1933).

m. g. — мюллеров канал, *h.* — семенник, *n.* — почка, *v.* — кровеносные сосуды, *ub.* — место сращения медиальных краев почек, *o. d. d.* — отверстие семяпровода, *k.* — клоака.

рическим канальцам (Semon, 1901; Broek, 1933). В отличие от пластинжаберных и цельноголовых, у двоякодышащих рыб в придаток семенника (эпидидимис) преобразуется не верхняя, а нижняя часть первичной почки.

У *Ceratodus* 12 выводных протоков (Budget, 1907, цит. по Maschkowzeff, 1934/1935) соединяются с задней частью почки (см. рис. 17, Б) и впадают затем в вольфов проток, который, кроме спермы, проводит поступающую из головных сегментов мезонефроса мочу и, таким образом, является мочесемяпроводом. Правый и левый мочесемяпроводы сливаются в хвостовом отделе в общий проток, открывающийся на вершине мочеполювого сосочка в клоаку (Broek, 1933).

Тонкие мюллеровы каналы сохраняются у *Ceratodus* почти целиком. Они объединяются сзади в общий слепо заканчивающийся у стенки клоаки проток.

Семенники *Lepidosiren* — округлые, вытянутые в длину образования, заключенные в жировую ткань и заполненные радиально расположенными семенными ампулами (Kerr, 1901). Центральная сеть семенника продолжается за гонадой в виде канальцев, тянущихся вдоль темноокрашенной почки (рис. 11). Д. Г. Кэпп (Kerr, 1901) называет эту систему извитых канальцев, покрытых слоем соединительнотканых клеток и плотно прилежащих к мезонефросу, везикулярной частью семенника (*vesicular portion of the testis*). На рис. 11 она изображена в виде белых трубочек. К периоду наступления половозрелости от этих канальцев к хвостовому отделу почки отходит сеть трубочек, образующих, как полагают (Broek, 1933), *ductuli efferentes* и краевой почечный канал.

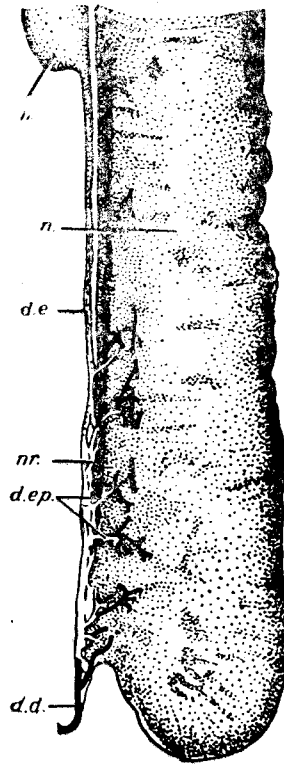
Количество сегментов и канальцев задней части почки (см. рис. 17, В), выполняющих функцию обслуживания семенников, у *Lepidosiren* сокращается до пяти — шести (Kerr, 1901). Гладкий эпителий мальпигиевых телец превращается у них в кубический, просвет почечных канальцев, проводящих сперму, увеличивается. Правый и левый мочесемяпроводы впадают раздельно на вершине сосочка в клоаку.

В период выведения спермы у *Lepidosiren* происходит частичное обособление участка вольфова канала, проводящего сперму, от вышележащей его части, собирающей мочу. Это обособление достигается благодаря закупориванию просвета вольфова канала округлыми тельцами проксимально от места впадения в него первого семявыносящего канальца (Kerr, 1901).

От мюллерова протока у молодых особей *Lepidosiren* остается лишь головная их часть, которая у взрослых особей полностью дегенерирует (Broek, 1933).

Рис. 11. Нижняя часть семенника и выводные протоки *Lepidosiren* (по Керг, 1901).

h. — семенник, *n.* — почка, *d. e.* — *ductuli efferentes*, *nr.* — краевой канал почки, *d. ep.* — *ductuli epididymidis*, *d. d.* — семяпровод.



У *Protopterus* семенники достигают более мощного развития, чем у *Lepidosiren*. Спермии из зрелых ампул по выводным протокам попадают, по-видимому, в центральную сеть семенника, продолжающуюся назад за семенник. Сеть канальцев правого и левого семенников объединяется в одну общую систему канальцев, заканчивающуюся слепо в хвостовом отделе. А. Брок (Broek, 1933) полагает, что эти канальцы составлены из *ductuli efferentes* и краевого почечного канала.

Вольфовы каналы также объединяются в хвостовом отделе в общий проток. В этом месте пронефрос не окрашен пигментом и преобразуется в эпидидимис. Один или несколько канальцев эпидидимиса (Керг, 1901; Broek, 1933), представляющие собой видоизмененные мальпигиевы тельца и почечные канальцы задних сегментов почки, соединяются с вольфовым протоком. Мочесемяпровод открывается на вершине сосочка в клоаку.

О наличии частичного обособления семяпроводящей части вольфова протока от мочепроводящего участка, имеющего место у *Lepidosiren*, данные отсутствуют.

От мюллеровых каналов у взрослых самцов *Protopterus* сохраняются головные участки и слепо заканчивающийся рудимент хвостовых отделов.

1. 2. 4. Кистеперые рыбы (подкласс Teleostomi, надотряд Crossopterygii)

Нам известна лишь одна работа, посвященная исследованию процесса сперматогенеза у *Latimeria chalumnae* (Tuzet, Millot, 1959), из которой можно почерпнуть лишь самые общие сведения о строении семенников у кистеперых.

В период зрелости семенники у латимерии имеют вид удлиненных и закругленных на концах валиков. Правая гонада заметно крупнее левой и имеет около 20 см в длину и 4,5 см в диаметре. Половые железы состоят из многочисленных семенных трубочек, разделенных соединительнотканными перегородками, внутри которых проходят кровеносные сосуды.

Данных о связи семенника с эпидидимисом и о строении соответствующих частей мочеполовой системы латимерии обнаружить не удалось.

1. 2. 5. Многоперы (подкласс Teleostomi, надотряд Brachiopterygii)

Сравнительно немногочисленные исследования мочеполовой системы многоперов *Polypterus* и *Calamoichthys* были посвящены изучению онтогенеза экскреторных органов (Traquair, 1866; Lebedinsky, 1895; Kerr, 1907, 1919) и строения выводных протоков половых желез (Hyrtl, 1854; Budgett, 1901; Broek, 1933).

Семенники *Polypterus* имеют форму вытянутых в длину яйцевидных образований, которые при помощи короткого мезорхия прикрепляются к латеральному краю первичной почки. Задняя их часть представляет собой систему камер, выстланных эпителиальными клетками (Kerr, 1919). В этом отделе и в тянущихся от гонад семявыводящих путях происходит накопление созревших спермиев.

Зрелые семенные ампулы открываются в общий проток, продолжающийся за задним краем гонады в виде длинной сети (Budgett, 1901), которая является, видимо, аналогом центральной сети семенника других рыб (Broek, 1933). Эта сеть семявыносящих протоков размещается на узкой каемке,

которая тянется вдоль первичной почки вплоть до ее хвостового отдела.

Моче- и семявыносящие пути у *Polypterus* разделены. Задние отделы правого и левого мочеточников у самцов срастаются в общий расширенный на конце проток, в каудальную часть которого с обеих сторон вливаются семяпроводы (Budgett, 1901).

1. 2. 6. Хрящевые ганоиды (подкласс Teleostomi, надотряд Chondrostei)

Уже в работах раннего периода, посвященных исследованию мочеполовой системы хрящевых ганоидов, были установлены общие черты связи гонад с экскреторной системой у некоторых видов осетровых (Baer, 1819, цит. по J. Hyrtl, 1854b; Rathke, 1824; Hyrtl, 1854b; Stannius, 1854; Semper, 1875; Müller, 1884; Semon, 1891), стерляди *Acipenser ruthenus* (Заленский, 1881), лопатоноса *Scaphirhynchus platorhynchus* и веслоноса *Polyodon (Spatularia) folium* (Hyrtl, 1854b). Впоследствии изучалось развитие и строение пронефроса и выводных протоков у севрюги *A. stellatus* (Maschkowzeff, 1926) и стерляди (Sawadski, 1926), а также формирование мезонефроса у балтийского осетра *A. sturio* (Jungersen, 1893a, b) и дифференцировка мочеполовой системы в онтогенезе у стерляди (Башмаков, 1917). Наиболее полными следует признать работы А. Машковцева, который подробно описал развитие и строение почек и гонад у некоторых видов осетровых в сравнительно-эволюционном плане (Maschkowzeff, 1926, 1934, 1934/1935, 1935).

В эмбриональном периоде у осетровых, как и у большинства рыб, функционирует головная почка, или пронефрос. У зародышей стерляди она закладывается на стадии трех сомитов и достигает наибольшего развития на стадии 40 мотомов (Sawadsky, 1926). По бокам эмбриона из утолщений мезодермы латерально от сомитов образуются 6 нефростомальных канальцев и общий мочесобирающий канал, который растет по направлению к хвосту и на стадии 22—23 сомитов, достигнув клоаки, выполняет функцию первичного мочеточника.

У выклюнувшихся личинок длиной 6 мм только передний нефростомальный каналец сообщается с целомом, остальные заканчиваются слепо в виде гломерул. Дегенерация частей пронефроса начинается примерно через неделю после выклева при длине личинок около 12 мм и происходит по направлению от хвостового к головному отделу почки.

У эмбрионов севрюги в пронефросе насчитывается 7—8 канальцев (Maschkowzeff, 1926), у американского осетра *A. rubicundus* — около 6 (Fraser, 1924, цит. по А. Broek и. а., 1938) и у балтийского осетра—6 частично анастомозирующих между собой пронефрических канальцев (Jungersen, 1893а, б.).

В отличие от стерляди, у севрюги первичный мочеточник не растет по направлению к клоаке, а образуется из длинной складки соматоплеуры (Maschkowzeff, 1926).

Параллельно с редукцией головной почки у личинок осетровых на сравнительно поздних этапах развития (после выклева) формируется мезонефрос, выполняющий у ганоидов, как и у других рыб, роль definitiva экскреторного органа.

Головная часть мезонефрической почки закладывается на расстоянии нескольких сомитов от конца пронефроса. У севрюги канальцы мезонефроса развиваются из вентрально расположенных выростов миотомов — *Ursegmentstiele* (Maschkowzeff, 1934, 1934/1935). Эти выросты, не теряя связи с боковыми пластинками, постепенно обособливаются от сомитов, растут в длину и образуют по сегментно расположенные закладки нефростомов, дифференцирующиеся затем на следующие части (рис. 12, I, II): воронку—8, канал—7 и нефростомальную бляшку — 6.

У осетровых, по сравнению с пластиножаберными, различные части нефростомов развиваются в неодинаковой степени. Наибольшего развития достигают воронки и бляшки (Maschkowzeff, 1934/1935) (рис. 12, III). Последние вытяги-

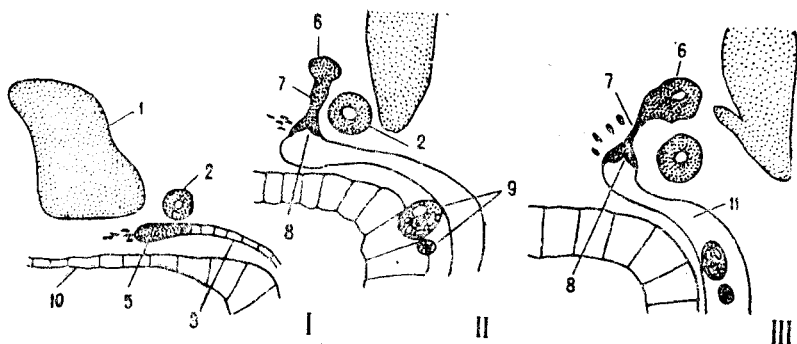


Рис. 12. Полусхематическое изображение процесса развития мезонефрических канальцев у севрюги (по Maschkowzeff, 1934/1935).

1 — миотом, 2 — мочеточник, 3 — боковая пластинка, 5 — вырост миотомы, 6 — нефростомальная бляшка, 7 — нефростомальный каналец, 8 — нефростомальная воронка, 9 — первичная половая клетка, 10 — стенка кишки, 11 — целом.

ваются в длину, соединяются с первичным мочеточником и образуют на конце боуменовы капсулы. Вскоре вблизи них появляются вторичные мезонефрические каналы, затем из шейных отделов вторичных боуменовых капсул формируются третичные каналы мезонефроса.

В заключительной части раздела, касающегося эволюции мочеполовой системы у рыб, мы вернемся к обсуждению роли отдельных элементов почек в формировании выводных путей гонад.

В период зрелости семенники осетровых рыб приобретают вид парных дольчатых образований, заполняющих большую часть полости тела и прикрепленных при помощи короткого мезорхия к дорсальной стенке целома или краю первичной почки. Оболочка гонад (*tunica propria*) состоит из слоя эпителиальных клеток и лежащих под ними мускульных и соединительнотканых волокон, которые образуют выросты внутрь семенника. Между этими выростами, составляющими строу гонады, беспорядочно разбросаны семенные ампулы, объединяющиеся в семенные каналы.

Зрелые спермии собираются в расположенную по краю семенника сеть протоков, образующих у севрюги продольный канал семенника (*Längskanäle des Hodens*), который тянется вдоль места прикрепления к гонаде мезорхия и формируется, как полагают (Maschkowzeff, 1934), за счет сращения частей семенных канальцев, выносящих в него сперму. Отсюда сперма направляется по многочисленным *vasa efferentia* к краевому почечному каналу и далее — к мочеточнику.

У севрюги закладывается два продольных почечных канала: внешний, расположенный в месте прикрепления мезорхия к стенке целома, и внутренний, прилежащий к почке (Maschkowzeff, 1934). Первый образуется, видимо, как и у пластиножабренных (Semper, 1875), из анастомозов окончаний первичных нефростомальных канальцев (Maschkowzeff, 1934). С одной стороны он соединен 18—20 поперечными канальцами с продольным каналом семенника, с другой — при помощи *vasa efferentia* (потерявшими связь с целомом первичными нефростомальными канальцами) сообщается с внутренним почечным каналом.

Из внутреннего продольного почечного канала сперма направляется к боуменовым капсулам мезонефроса и по мочеточнику, который выполняет роль мочесемяпровода, выводится наружу.

В проведении спермы участвует около 1/3 боуменовых капсул мезонефроса (Semon, 1891; Maschkowzeff, 1934). Как и у *Urodela*, в связь с семенником приходят не только первичные

канальцы мезонефроса, но и канальцы второй генерации растущей почки (Maschkowzeff, 1934). Следовательно, у осетровых в проведении спермы участвует большая часть мезонефроса, чем у акулых. Это рассматривают либо как вторичное явление, связанное с мощным развитием у ганойдов семенников (Semon, 1891), либо как показатель относительной примитивности устройства у них мочеполовой связи (Broeck, 1933).

Для осетровых характерно мощное развитие мюллеровых протоков (Stannius, 1854). В этом отношении они являются исключением среди позвоночных животных. У севрюги, например, яйцевод у самцов и самок развит в одинаковой степени и отличается незначительно лишь формой воронки, края которой у самцов разрастаются по поверхности семенника (рис. 13, А). Мощные мюллеровы каналы, видимо, компенсируют отсутствие у взрослых осетровых рыб действующих нефростомов и слабое развитие абдоминальных пор, осуществляя выведение из полости тела целомической жидкости, а у самок, кроме того, еще и зрелых яиц.

У веслоноса *Polyodon folium* мюллеровы каналы короткие, воронкообразные, впадают в нижний отдел мочеточников (Hyrtil, 1854b). Мезонефрос у взрослых особей подразделяется на головной и туловищный отделы. Задние участки правой и левой почки срастаются. Мочеточники образуют на поверхности мезонефроса длинные мешкообразные расширения, которые в хвостовой части переходят в мочеполовой пузырь, открывающийся мочеполовым отверстием рядом с абдоминальными порами за анусом.

1. 2. 7. Костные ганойды (подкласс Teleostomi, надотряд Holostei)

Развитие и строение семенников у этой группы рыб и у хрящевых ганойдов во многом сходны.

Эмбрионы ильной рыбы *Amia calva* на стадии 3—10 сомитов имеют около восьми хорошо развитых пронефрических канальцев и общий мочесобирающий канал. Расположены они примерно так же, как у осетровых (Felix, 1904). Пронефрическая почка сохраняется без изменений у мальков длиной 4,5 см, но полностью дегенерирует у взрослых особей.

У личинок ильной рыбы длиной 10—10,5 мм уже имеются сравнительно хорошо развитые канальцы мезонефроса (Jungersen, 1894). Они начинаются на некотором расстоянии от заднего края головной почки и располагаются строго посегментно. У личинок длиной 11,5—15 мм эти канальцы уже

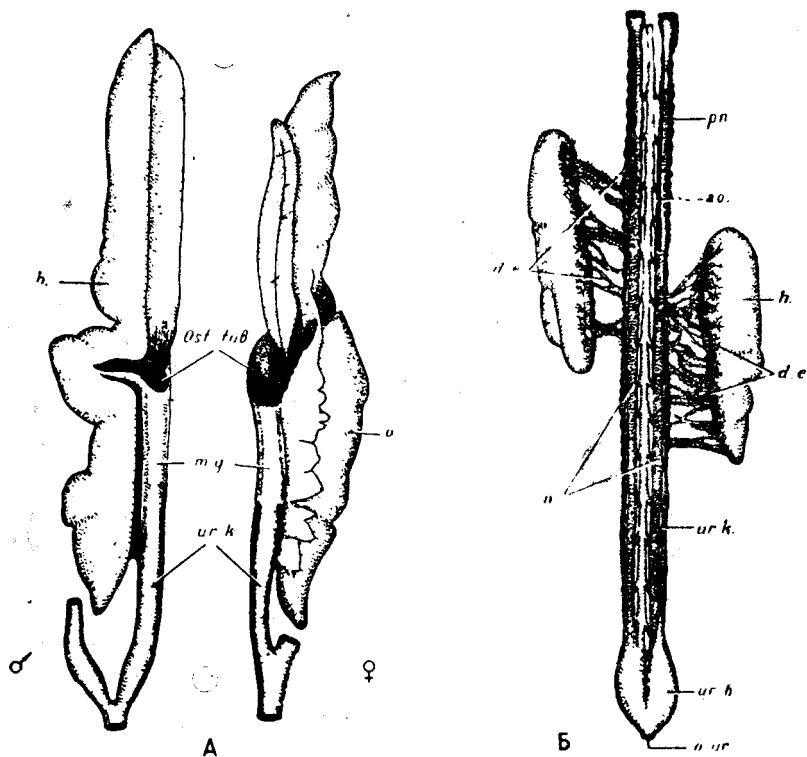


Рис. 13. Мочеполовая система севрюги—А и самца панцирной щуки *Lepidosteus platystomus* — Б (соответственно, по Maschkowzeff, 1934 и Pfeiffer, 1933).

h. — семенник, *v. g.* — мюллеров канал, *Ost. tub.* — отверстие мюллерова канала, *ur. k.* — мочесемяпровод, *pn.* — proneфрос, *ao.* — аорта, *d. e.* — *ductuli efferentes*, *n.* — почка, *ur. b.* — мочеполовой пузырь, *o. ur.* — мочеполовое отверстие, *o.* — яичник.

дифференцированы на трубки, которые впадают в первичный мочеточник, и боуменовы капсулы, развивающиеся на медиальных окончаниях канальцев. Из этих капсул отрастают открывающиеся в целом тонкие трубочки, которые, видимо, соответствуют вторичным канальцам мезонефроса осетровых (Вгоек и а., 1938).

Нефростомы сохраняются у взрослых особей (Jungersen, 1900). Мезонефрос к этому времени разрастается, утрачивает

сегментное строение и срастается в хвостовом отделе (Nutt, 1854; Jungersen, 1900).

Зрелые семенники ильной рыбы занимают около $3/4$ брюшной полости и имеют вид уплощенных или вогнутых на медиальной и округлых на латеральной стороне компактных образований, прикрепленных к краю мезонефроса при помощи длинного мезорхия. Вытянутые в длину семенные ампулы впадают в краевой канал семенника, связанный многочисленными *vasa efferentia* с краевым почечным каналом, из которого сперма через каналцы первичной почки попадает в мочеотвод.

У другого представителя костных ганоидов — панцирной щуки *Lepidosteus osseus* — пронефрос развивается у эмбрионов в виде утолщения края мезодермы, обращенного в сторону эктодермы (Beard, 1889). Вскоре у эмбрионов (как и у севрюги) из складки боковой пластинки формируется первичный мочеточник.

Пронефрос постепенно дегенерирует и превращается у взрослых особей в лимфоидную головную почку, обособленную от мезонефроса и не содержащую мочевыносящих каналцев (Balfour, Parker, 1882; Pfeiffer, 1933).

Канальцы мезонефроса закладываются у эмбрионов *L. osseus* в возрасте 16—18 суток (Beard, 1889). Образование их идет сходно с процессом формирования почечных каналцев у ильной рыбы. Однако ко времени половозрелости довольно большой участок головного отдела мезонефроса у панцирной щуки превращается в лимфоидный орган (Balfour, Parker, 1882).

Зрелые семенники у *Lepidosteus platystomus* имеют форму вытянутого овала (рис. 13, Б). На длинных тонких мезорхиях они подвешиваются к краю мезонефроса. Согласно данным Ф. Бэлфора и В. Паркера (Balfour, Parker, 1882), уточненным впоследствии К. Пфайфером (Pfeiffer, 1933); зрелые спермии выводятся из семенных ампул по 20—30 сообщающимся *ductuli efferentes*. Передние семявыносящие протоки не функционируют, так как они отходят вверх и заканчиваются слепо в головной почке; остальные связывают семенник с мочевыносящими каналцами мезонефроса и через них — с первичным мочеточником (мочеотводом). Продольный почечный канал не образуется (Pfeiffer, 1933).

Хвостовой отдел сросшихся мочеточников формирует урогенитальный пузырь, открывающийся позади ануса мочеполюсным отверстием.

1. 2. 8. Костистые рыбы (подкласс Teleostomi, надотряд Teleostei)

У многих видов костистых рыб пронефрос, закладывающийся в эмбриональном периоде жизни, развивается в компактный орган, функционирующий до тех пор, пока не разовьется мезонефрос (Felix, 1904). Вслед за этим головная почка либо полностью дегенерирует, либо превращается в лимфоидный орган. Однако существуют рыбы, у которых головная почка с одним большим клубочком (*glomerulus*) продолжает функционировать во взрослом состоянии. Это — *Caularchus meandricus*, *Gobiesox cephalus*, *Chorisoichismus dentex*, *Cyciases fasciatus* (Gutiell, 1906), а также виды, входящие в роды *Gobius*, *Cottus*, *Blennius*, *Atherina*, (Gutiell, 1908), *Zoarces*, *Mugil*, *Fieraster* (Emery, 1881, 1885) и некоторые другие (цит. по Вроек и. а., 1938, S. 773).

Для костистых характерно сравнительно позднее развитие мезонефрической почки. У эмбрионов кумжи *Salmo trutta* (Maschkowzeff, 1934/1935) в возрасте 30 дней (длина 3 мм) (рис. 14, I и II) отмечается обособление окончаний (выростов) миотомов — *Ursegmentstiele*, дающих начало частям нефростомов: нефростомальным воронкам, канальцам и бляшкам (рис. 14, III и IV).

У эмбрионов кумжи в отличие от осетровых, у которых все части нефростомов получают полное развитие, происходит постепенная редукция нефростомальных канальцев и отделение воронок от бляшек (рис. 14, V и VI). Разрастающиеся воронки, поставляя клеточный материал для половой железы и выводных протоков, формируют половые валики, а бляшки образуют мезонефрические канальцы и связываются с первичным мочеточником.

У форели (Felix, 1904) последовательно развиваются три генерации канальцев функционирующего мезонефроса: первичные, вторичные и третичные. Часть из них позади места впадения мочеточника в эмбриональную клоаку формирует так называемую хвостовую почку. Разделение мезонефроса на хвостовую и туловищную почку отмечено также и у других костистых. При этом хвостовая почка функционирует обычно только в эмбриональном периоде жизни.

У костистых рыб в зависимости от характера строения definitive мезонефроса можно выделить несколько типов почек. Б. Галлер (Haller, 1908), например, различает два типа. К первому он относит мезонефрос, сохраняющий способность функционировать только в хвостовой своей части (роды *Esox*, *Perca*, *Gasterosteus*, семейство *Salmonidae* и др.);

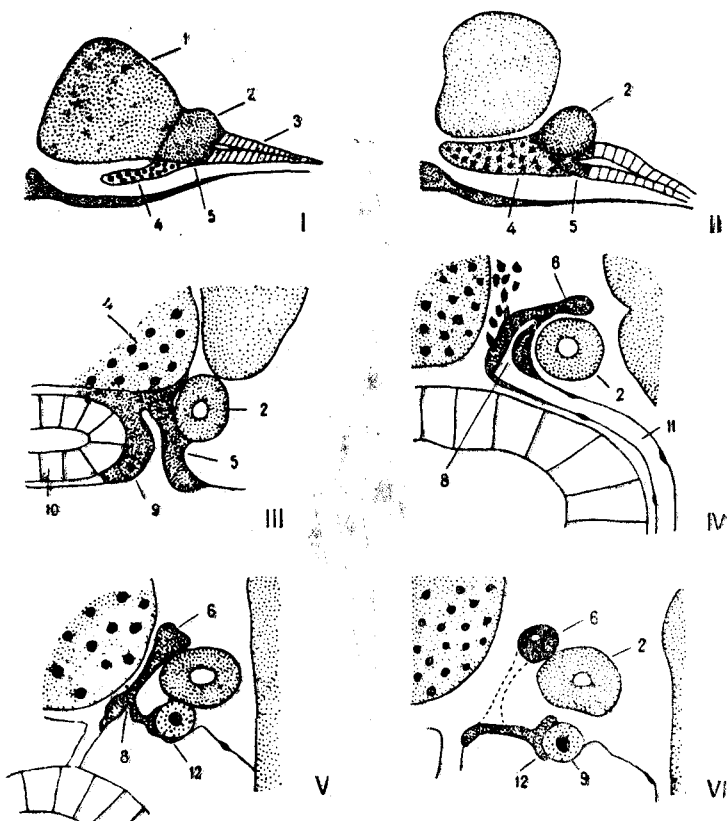


Рис. 14. Полусхематическое изображение процесса развития мезонефрических канальцев у эмбрионов кумжи *Salmo trutta* (по Maschkowzeff, 1934/1935). 4 — закладка венозной системы, 12 — половая складка. Остальные обозначения те же, что на рис. 12.

ко второму — мезонефрос, функционирующий по всей своей длине (*Gadus, Anguilla, Amiurus*).

Иную классификацию приводит И. Одиже (Audige, 1910) Он выделяет четыре типа строения почек у взрослых костистых рыб:

1) функционирующий пронефрос (с мальпигиевыми тельцами); мезонефрос развит в виде туловищной почки; хвостовая почка мезонефроса отсутствует либо развита слабо (например, у видов родов *Gobius, Cottus, Blennius* и др.);

2) лимфоидный пронефрос и туловищная почка; первичный

мочеточник и хвостовая почка отсутствуют (например, у *Barbus fluviatilis*);

3) только туловищная почка (например, у *Lophius piscatorius*);

4) мезонефрос из туловищной и хвостовой почки; пронефрос в виде лимфоидного органа (например, у *Ophidium squatina* и видов родов *Conger*, *Anguilla*, *Muraena*, *Bothus* и др.).

О разнообразии характера строения почек у костистых свидетельствует также наличие у некоторых видов (семейство *Syngnathidae*, *Antennariidae*, *Batrachidae* и др.) агломерулярного мезонефроса без мальпигиевых клубочков (см. Broek u. a., 1938).

Своеобразные изменения наблюдаются в почках самцов колюшки *Gasterosteus aculeatus*. Во время нереста непарная почка увеличивается в размерах и секретирует вязкую жидкость, накапливающуюся в мочевом пузыре и используемую самцом для склеивания растительных остатков при постройке гнезда (Möbius, 1885; Hess, 1918; Ikeda, 1933; Hoar, 1962; Ogawa, 1968; Mourier, 1970). В воде этот секрет быстро затвердевает.

Зрелые семенники костистых рыб занимают довольно большую часть брюшной полости и при помощи мезорхия подвешиваются к верхней стенке целома. Снаружи они покрыты тонкой перитонеальной пленкой, под которой располагается *tunica albuginea*, или *tunica propria*.

Форма семенников варьирует у разных видов от лентовидной, уплощенной до валикообразной или дольчатой (Rathke, 1824; Broek, 1878, и др.). Значительные отличия в форме могут наблюдаться и у разных особей одного вида (Shrivastava, 1967). Кроме того, внешний вид семенников часто в процессе роста сильно изменяется (Sathyanesan, 1959; Rai, 1965, и др.). У дольчатых семенников к моменту достижения ими дефинитивных размеров степень изрезанности поверхности гонад заметно возрастает. На поперечном срезе семенники имеют округлую или трехгранную форму, что в известной степени зависит от взаимного расположения и развития соседних с гонадами органов брюшной полости.

В процессе формирования цвет семенников изменяется. Во время созревания и в посленерестовый период многочисленные капилляры, пронизывающие ткань семенника, придают ему розовый оттенок; зрелые гонады обычно белого, сероватого или желтоватого цвета. У *Gasterosteus aculeatus* ко времени нереста на поверхности семенников появляются меланофоры (Swagup, 1958). Степень развития пигмента и его локализация

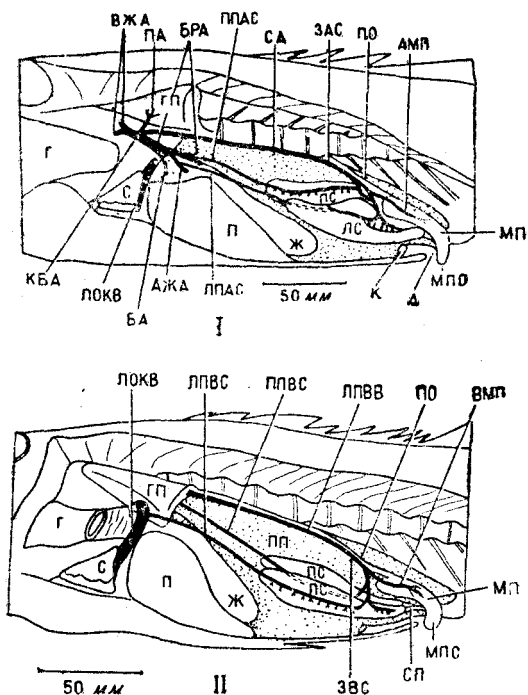


Рис. 15. Артериальная — I и венозная — II системы мочеполовых органов морского окуня *Sebastes paucispinis* (по Moser, 1967).

А — анус, АМП — артерия мочевого пузыря, БА — брюшная артерия, БРА — брыжжеечная артерия, ВЖА — выносящая жаберная артерия, ВМП — вена мочевого пузыря, Г — глотка, ГП — головная почка, Ж — желудок, ЗАС — задняя артерия семенника, ЗВС — задняя вена семенника, К — кишка, КБА — кишечно-брыжжеечная артерия, ЛЖА — левая желудочная артерия, ЛОКВ — левая общая кардинальная вена, ЛПАС — левая передняя артерия семенника, ЛПВВ — левая почечная воротная вена, ЛПВС — левая передняя вена семенника, ЛС — левый семенник, МП — мочевой пузырь, МПО — мочеполовое отверстие, МПС — мочеполовой сосочек, П — печень, ПА — почечная артерия, ПВ — пищевод, ПО — проток опистhoneфроса, ПП — перитонеальная полость, ППАС — правая передняя артерия семенника, ППВС — правая передняя вена семенника, ПС — правый семенник, С — сердце, СА — спинная аорта, СП — семяпровод.

в поверхностном слое семенника варьирует у представителей одной и той же группы рыб, например, у колюшек (Oordt, 1924).

Для многих видов костистых характерно неодинаковое развитие правого и левого семенников (Унаниян, Соин, 1963; Rai, 1965; Dalela, 1967; Argu, 1968). У индийского нотоптеруса *Notopterus notopterus* в левой половине брюшной полости образуется непарный семенник, форма его варьирует от овальной до близкой к треугольной (Shrivastava, 1967).

Парные семенники обычно разделены по всей длине, но у некоторых рыб (например, у окуней, морских собачек и песчанок) они могут срастаться в хвостовом отделе (Broek, 1933). У меченосца *Xiphophorus helleri* (Friess, 1933), у сомовидной рыбы *Glyptosternum pectinopterum* и у индийской угреобразной рыбы *Amphiponus suchia* (Rastogi, 1968с) они срастаются полностью, но семявыносящие протоки у первых двух видов остаются разделенными почти по всей длине.

Гонады пронизаны большим количеством кровеносных сосудов (Rathke, 1824). В месте вхождения кровеносных сосудов в семенник (*hilus*) у меченосца мощно развивается соединительная ткань (Friess, 1933). У гольца *Salvelinus fontinalis*, как и у многих других видов, основной кровеносный сосуд тянется под *tunica albuginea* рядом с семявыносящим протоком по дорсо-медиальному краю семенника (Henderson, 1962).

На рис. 15 приведена схема артериального и венозного кровоснабжения семенников морского окуня *Sebastes paucispinis*.

Созревание спермиев происходит в многочисленных семенных канальцах или трубочках, вероятно, не гомологичных семенным канальцам млекопитающих (Craig-Bennet, 1931).

Подробное описание типов расположения семенных трубочек в гонаде и характеристика ее соматических элементов, проявляющих секреторную активность, будут даны в следующей главе.

Семенные трубочки заканчиваются слепо на периферии гонады и имеют тенденцию ориентироваться в дорсо-вентральном направлении. Из них зрелые спермии по семявыносящим канальцам попадают в общий семявыносящий проток, расположенный на дорсо-медиальном краю семенника и продолжающийся назад за гонаду в виде семяпровода.

Как показали наблюдения над лососем *Salmo salar*, семяпровод образуется из валикообразного продольного утолщения медиальной стенки половой складки (Felix, 1906). Первоначально закладка имеет вид прерывистых участков клеток, находящихся в определенном порядке, затем постепенно формируется непрерывный тяж радиально расположенных

клеток, между которыми образуется просвет семяпровода.

У всех костистых семяпровод обособлен от экскреторных органов. Его строение и характер сообщения с внешней средой у разных видов рыб значительно варьируют.

У одних видов костистых, например у морской собачки *Blennius gattorugine* (Hyrtl, 1850), *B. sanguinolentus*, *Salarias quadricornis*, *S. unicolor*, *S. renatus* (Eggert, 1931), семяпроводы разделены на всем протяжении, у большинства же других они срастаются в хвостовом отделе в общий проток (Brock, 1878; Eggert, 1931; Kamalaveni, 1961; Henderson, 1962).

В некоторых случаях у костистых, например у представителей семейства *Muraenidae*, семяпровод имеет вид простой трубки, но чаще он разделяется на камеры или протоки, отчего на поперечном срезе имеет ноздреватое строение (Felix, 1906; Rai, 1965; Shrivastava, 1967).

У касатки-мистуса *Mystus seenghala* (Sathyanesan, 1959) и усача *Barbus tor* (Rai, 1965), как и у многопёра (Kerr, 1919), весь задний отдел семенника, продолжающийся в семяпровод, состоит из сети полостей, которые отделены друг от друга перегородками, лишёнными половых клеток.

У нерки *Oncorhynchus nerka* (Weisel, 1943) и у индийского нотоптеруса *Notopterus notopterus* (Shrivastava, 1967) (отряд *Clupeiformes*) семяпроводы образуют в задней части семенников разветвления и систему полостей, которые, видимо, являются местом накопления зрелых спермиев, а также секретируемых веществ, входящих в состав спермиальной жидкости и способствующих сохранению спермиев и продвижению их по семявыносящему тракту.

Д. Паркер (Parker, 1943), исследовавший воспроизводительную систему у самцов форели *Salmo fario*, описывает семенниковую часть семяпровода как железистые каналы, продолжающиеся позади гонады в виде нежелезистых толстостенных семяпроводов, которые, по его мнению, играют роль накопителей спермы.

У нотоптеруса семяпроводы к нерестовому периоду утолщаются, и эпителий, выстилающий их внутренние стенки, принимает вид секретирующих цилиндрических клеток.

Процесс интенсивной секреции голокринового типа наблюдается у меченосца *X. helleri* в цилиндрическом эпителии стенок семявыносящих канальцев, проходящих вдоль медиального края семенника и продолжающихся назад за семенник в виде толстого семяпровода, стенки которого окружены снаружи мощным слоем соединительнотканых клеток и тяжёлой гладкой мускулатуры (Friess, 1933).

У некоторых видов бычков из подотряда *Gobioidei* (Eggert,

1931) семяпровод можно разделить на два отдела. Передний отдел выстлан однослойным секретирующим эпителием, задний — эпителием, не проявляющим признаков секреции.

Интенсивная секреция отмечена в клетках эпителия внутренних стенок семяпровода у ерша *Acerina cernua* (Буцкая, 1959). Эти клетки продуцируют спермиальную жидкость, которая разбавляет спермии и способствует их продвижению по половому тракту наружу. Аналогичная картина наблюдается у гуппи *Lebistes reticulatus* (Billard, 1969a). Богатый липидами секрет выделяют также клетки железистого эпителия семяпровода у *Astyanax mexicanus* (Rasquin, Hafter, 1951).

Авторы, исследовавшие это явление, проводят аналогию между процессами образования и накопления секрета в семяпроводах и семенниках у *A. mexicanus* и процессом секреции в простате и семенных пузырьках у млекопитающих.

У гольца *Salvelinus fontinalis* (Henderson, 1962) и исыкульской форели *Salmo ischchan issykogegarkuni* (А. Турдаков, неопубликованные данные) семяпровод во внесеменниковой части имеет вид толстостенного канала. Внутренняя поверхность его выстлана слоем столбчатых эпителиальных клеток, снабженных на свободном конце длинными протоплазматическими выростами. В период нереста семяпровод заполнен спермиями, головки которых тесно контактируют с протоплазматическими выростами эпителиальных клеток. В межнерестовый период эпителий семяпровода заметно дегенерирует. Указанная особенность приводит к мысли о возможной роли эпителия семяпровода у гольца и форели в питании спермиев и сохранении их вплоть до момента зякуляции.

У некоторых видов костистых, например у касатки *Mystus tengara* (Rastogi, 1967), судака *Lucioperca lucioperca*, окуня *Perca fluviatilis* (Буцкая, 1959) и других, эпителий семяпровода не проявляет признаков секреторной активности, что, возможно, зависит от особенностей образования у них спермиальной жидкости, выделяемой «фолликулярным эпителием» в семенных канальцах (Буцкая, 1959).

У видов рыб из подотрядов бычков *Gobioidei*, морских собачек *Blennioidei* (отряд *Perciformes*) и сомовидных *Siluroidei* (отряд *Cypriniiformes*) развиваются специальные железистые органы — добавочные железы семенников, или семенные пузырьки (*seminal vesicles*).

Впервые такого рода образования были описаны у нескольких видов бычков из рода *Gobius* (Rathke, 1824; 1836; Hyrtl, 1850). Отмечено, что семенные пузырьки состоят из видоизмененной семенниковой ткани и достигают наибольшей степени развития в нерестовый сезон. Располагаются они в задней

части гонады и несколькими протоками открываются в семяпроводы.

Впоследствии железистые образования были обнаружены в семенниках у нескольких видов морских собачек из семейства *Blennidae* (Champy, 1921; Champy, Gley, 1922; Eggert, 1931; Chieffi, Botte, 1964), у бычков из подотряда *Gobioidei* (Eggert, 1931; Vivien, 1938; Weisel, 1949; Stanley et al., 1965), у подкаменщика *Cottus bubalis* (Coujard, Champy, 1945) и у ряда сомовидных рыб (Sundararaj, 1958; Nair, 1960, 1965; Nawar, 1960; Sneed, Clemens, 1963; Arai, 1964; Sircar, 1966; Rastogi, 1967, 1969).

У бычков семенные пузырьки развиваются из задних участков семенников в виде нескольких камер (Eggert, 1931), они подвержены циклическим изменениям, которые происходят параллельно с соответствующими преобразованиями в семенниках (Vivien, 1938). Эти образования, видимо, не гомологичны семенным пузырькам высших позвоночных. Согласно наблюдениям Б. Эгерта (Eggert, 1931), добавочные железы у исследованных им рыб формируются из массы плотных тяжей, которые с появлением просветов соединяются между собой и впадают в семяпровод. У млекопитающих же они образуются из частей вольфовых протоков (обычно из придатка семяпровода) во взрослом состоянии.

Степень обособления гонады от железистой ее части варьирует у разных видов бычков. Так, у гиллихтиса *Gillichthys mirabilis* семенники постепенно переходят в семенные пузырьки (Weisel, 1949) и состоят из передней—генеративной, средней—переходной и задней—железистой частей, что отражает процесс постепенного превращения семенных трубочек в дольки добавочной железы.

Сезонные изменения в строении семенных пузырьков у гиллихтиса выражены слабее, чем у некоторых других бычков, что объясняется относительно стабильными условиями среды его обитания.

Добавочные железы бычков продуцируют жидкий прозрачный, не содержащий муцина (Eggert, 1931) или же вязкий, бледно-желтый, богатый белками (Young, Fox, 1937) секрет, перемешивающийся в заднем отделе полового тракта со спермиями.

Высказывалось предположение, что секрет семенных пузырьков способствует продлению жизни спермиев, так как в опытах на *Gobius panizzae* при добавлении содержимого пузырьков к морской воде продолжительность подвижности спермиев возрастает в полтора раза (Eggert, 1931). В опытах с секретом добавочных желез гиллихтиса такой эффект не

был получен (Young, Fox, 1937; Weisel, 1948, 1949). Это послужило поводом для поисков иного объяснения физиологической роли секрета. Предполагают, что он выполняет функцию вещества, обездвигивающего спермии и способствующего их длительному хранению в половом тракте. Следует заметить, что в контакт с секретом семенных пузырьков приходит сравнительно немногочисленная часть спермиев, видимо, случайно попадающих из семяпровода в задние дольки железы. Таким образом, секрет пузырьков не может оказывать сколько-нибудь длительного влияния на спермии.

У морских собачек (семейство *Blennidae*) добавочные железы развиваются по краю внутренней стороны семенника и лежат в общей с гонадой перитонеальной оболочке (Eggert, 1931). Они продуцируют богатый липидами секрет, изливающийся в проходящие через железистую ткань семявыносящие каналы. Секрету приписывают роль фактора, способствующего продлению жизни спермиев (Eggert, 1931). Полагают также, что он служит для усиления клейкости нитей, с помощью которых выметываемые икринки прикрепляются к субстрату (Champy, 1921).

В хвостовом отделе семяпровода у собачек имеются удлиненные простые либо разветвленные слепые отростки. У одних видов (роды *Blennius*, *Petroscirtes*, виды *Salarias biltonensis*, *S. kirkii*) они впадают в хвостовой отдел семяпровода, у других (род *Salarias*) — открываются самостоятельно на поверхности тела. У некоторых видов собачек эпителий этих отростков проявляет секреторную активность, а протоки отростков заполнены жидким секретом (Eggert, 1931).

Железистая ткань у морских собачек и бычков располагается иногда в виде тяжа на поверхности гонады, вдоль мезорхия, или в виде интерстициальных островков в ткани самого семенника (Champy, Gley, 1922; Coujard, 1941a, b; Stanley et al., 1965). Высказывалось предположение (Champy, Gley, 1922), что железистые клетки у морских собачек образуются из герминативной ткани оснований семенных трубочек. Впоследствии эта гипотеза была поставлена под сомнение (Eggert, 1931), так как, по наблюдениям, у бычка *Gobius paganellus* клетки железы имеют независимое от герминативной ткани происхождение.

О характере секреции этих образований также нет единой точки зрения. По мнению одних исследователей, они являются экзокринными железами («семенными пузырьками»), продуцирующими богатый липидами секрет, который, смешиваясь со спермиями, выводится наружу (Champy, Gley, 1922; Coujard, 1941a, b). С другой стороны, исследования железистой

ткани семенников у бычка *G. paganellus* обнаруживают в ней холестерол — положительные липиды и 3 β -гидроксистероиддегидрогеназную активность, что свидетельствует о возможной стероидогенной деятельности этой ткани и, следовательно, о функционировании ее как эндокринной железы (Stanley et al., 1965). В таком случае эта ткань гомологична продуцирующим андрогены интерстициальным клеткам семенников других позвоночных.

Интерстициальные элементы, сходные с клетками Лейдига высших позвоночных, были обнаружены в добавочной железе и в семенниках у четырех видов морских собачек: *Blennius pavo*, *B. tetracularis*, *B. sanguiolentus* и *B. ocellatus* (Chieffii, Botte, 1964). Добавочная железа состоит у них из канальцев, которые находятся между семенными ампулами и семявыносящими протоками. Клетки стенок канальцев содержат в апикальной части мукопротеидное вещество, что указывает на их секреторную активность. В стенках канальцев имеются многочисленные суданофильные капельки, не содержащие ни холестерина, ни фосфолипидов. Между канальцами железы и семенными ампулами располагаются группы интерстициальных клеток, проявляющие Δ^5 -, 3 β -гидроксистероиддегидрогеназную активность. Такого рода активность обнаруживают также и клетки канальцев добавочной железы у двух из четырех исследованных видов морских собачек — у *B. pavo* и *B. tetracularis*.

Эти случаи свидетельствуют, видимо, о том, что добавочная железа может иметь в своем составе как клетки, продуцирующие секрет, который изливается в половой тракт и смешивается со спермиями, так и интерстициальные клетки, проявляющие стероидогенную активность.

Добавочные семенниковые железы сомовидных рыб (подотряд *Siluroidei*) были исследованы сравнительно недавно. У сомиков *Ictalurus furcatus*, *I. punctatus*, *I. nebulosus* и *Pylodictus olivaris* железа занимает заднюю четверть гонады (Sneed, Clemens, 1963). Она, как и семенник, в нерестовый период состоит из многочисленных долек, которые выстланы изнутри секреторирующим столбчатым эпителием.

Парные семенные пузырьки разделены у *Clarias batrachus* на 10—20, а у мешкожаберного сома *Heteropneustes fossilis* на 2—3 дольки (рис. 16), расположенные вдоль заднего отдела семяпровода (Nair, 1965; Sircar, 1966). Как и семенник, они подвержены сезонным изменениям и достигают наибольшего развития в нерестовый сезон.

У зрелых особей *C. batrachus* добавочная железа составляет около 1/3 семенника (рис. 16, III). Семенные трубочки

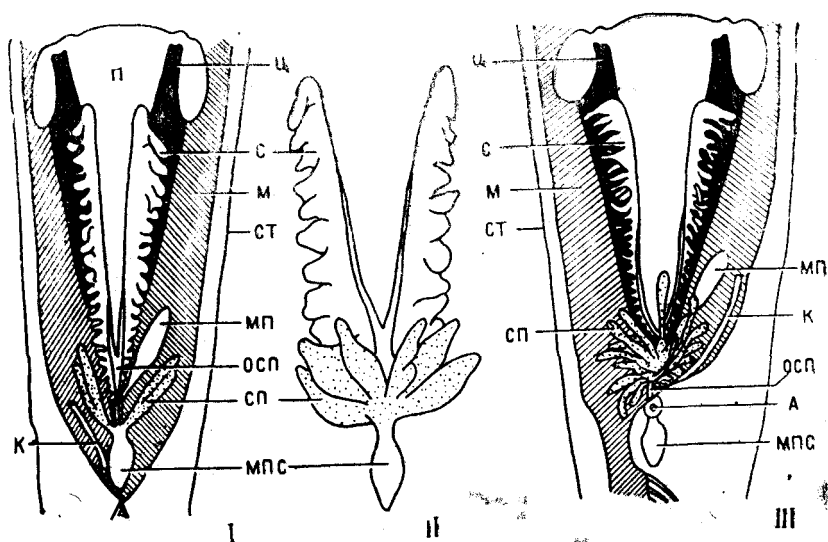


Рис. 16. Мочеполовые органы мешкожаберного сома *Heteropneustes fossilis* в межнерестовый — I и нерестовый — II периоды. Мочеполовая система сома *Clarias batrachus* — III (по Siragar, 1966).

А — анус, К — кишка, М — мышцы, МП — мочевой пузырь, МПС — мочеполовой сосочек, ОСП — общий семяпровод, П — почка, С — семенник, СП — семенные пузырьки, СТ — стенки тела, Ц — целом.

в задней части гонады утрачивают сперматогенную активность (переходная зона) и постепенно превращаются в трубочки железы (Nair, 1965).

Протоки («фолликулы») железы у *C. batrachus* и мешкожаберного сома изнутри покрыты слоем клеток кубического и столбчатого эпителия. В апикальной области цитоплазмы этих клеток располагаются капельки секрета, диффундирующего в просвет фолликула. Голокриновой секреции не наблюдается. Каждый фолликул железы окружен слоем соединительной ткани, сходной с *tunica albuginea* семявыносящих трубочек в гонаде.

У *Clarias lacera* секрет добавочной железы содержит кислый мукополисахарид (Nawar, 1960). У *C. batrachus* и *H. fossilis* он представляет собой вязкую, бесцветную, клейкую жидкость, имеющую слабощелочную реакцию ($\text{pH}=7,5$), и хорошо растворим в воде (Nair, 1965). В составе секрета семенных пузырьков у *H. fossilis* обнаружены следы простых белков (альбуминов, глобулинов и др.), органические и минеральные

фосфаты, гликопротеин, мукопротеины и кислые мукополисахариды (Nauyaar, Sundararaj, 1970b).

Семенные пузырьки, подобно гонадам, реагируют на введение самцам андрогенов, увеличиваясь в размерах и усиливая секреторную активность в межнерестовый сезон у интактных особей и восстанавливая ее у гипофизэктомированных самцов (Pickford, Atz, 1957; Dodd, 1955, 1960; Hoar, 1957; Bern, Nandi, 1964; Nauyaar, Sundararaj, 1969, 1970a).

Кастрация мешкожаберного сома *H. fossilis* приводит к гипертрофии ткани добавочных желез (Sundararaj, Nauyaar, 1969a). Этот процесс сопровождается возрастанием активности базофильных клеток гипофиза и увеличением диаметра ядер интерренальных кортикальных клеток. Воздействие гормональных препаратов на семенные пузырьки кастрированных самцов позволило установить характер связи и взаимодействия придаточных половых желез с гипофизом и интерренальной железистой тканью (Nauyaar, Sundararaj, 1969; Sundararaj, Nauyaar, 1969b). Было показано, что обусловленное гонадоэктомией снижение уровня андрогенов стимулирует гонадотропную деятельность гипофиза. При этом вырабатываемые в избытке гонадотропные гормоны могут, видимо, воздействовать на секреторную активность эпителия семенных пузырьков как через интерлокулярную ткань придаточных половых желез, так и путем стимуляции продуцирования андрогенов надпочечниками.

По мнению П. Нейра (Nair, 1965), постепенное преобразование семенных трубочек в железистые и отсутствие (как он полагает) какой-либо онтогенетической связи желез с вольфовыми протоками доказывает, что добавочные железы рыб не гомологичны ни семенным пузырькам, ни простате млекопитающих.

Вместе с тем продолжается дискуссия о физиологической гомологии добавочных желез сомовидных рыб с семенными пузырьками млекопитающих, у которых последние, как известно, являются местом хранения спермы и вырабатывают секрет, продлевающий срок жизни половых клеток.

У сомов спермии в семенных пузырьках отсутствуют (Sircar, 1966), действие их секрета не сказывается заметно на оплодотворяющей способности спермиев (Sneed, Clemens, 1963), что не позволяет, видимо, сравнивать функции добавочных желез рыб и семенных пузырьков млекопитающих.

С другой стороны, не вызывает сомнения, что мощно развитые в нерестовый период придаточные половые железы рыб должны играть в процессе размножения определенную роль. Например, оперативное удаление семенных пузырьков в период

нереста у *H. fossilis* не препятствует процессу осеменения, но приводит к снижению количества нормально развивающихся эмбрионов в среднем с 84,1 до 30,9% (Sundararaj, Nayyar, 1969a). Полагают, что у сомов секрет желез склеивает спермии в протоке полового сосочка в пакеты перед их выведением наружу (Sircar, 1966). П. Нейр (Nair, 1965) считает, что он принимает участие в образовании клейкого слоя на поверхности икринок при их осеменении. Наконец, у *Trachycorystus sp.* — вида с внутренним осеменением — секрет добавочных желез семенника может, вероятно, служить для закупоривания задних отделов яйцеводов после копуляции (Ihering, 1937).

Решение вопроса о роли добавочных желез рыб следует, по-видимому, отложить до времени, когда свойства секрета семенных пузырьков будут исследованы достаточно полно.

Парный или объединенный в хвостовой части в один канал семяпровод у большинства видов костистых открывается между анальным и мочевым отверстиями непосредственно на поверхности тела либо в небольшом углублении — синусе. Полное разделение трех типов отверстий отмечено у рыб родов *Clupea*, *Monocentris*, *Scarus*, *Gymnotus*, *Trigla* (Hyrtil, 1850), семейства *Salmonidae* (Henderson, 1962, 1967) и др.

У камбал (род *Pleuronectes*), за исключением *P. (Hippoglossus) hippoglossus*, анальное и половое отверстия открываются на краю брюшка, а мочевое — на папилле, на верхней стороне туловища (Disselhorst, 1904).

У некоторых видов муреновых — семейства *Muraenidae* (Brock, 1881) и у четырехглазой рыбы *Anableps tetrophtalmus* из подотряда карпозубых *Cyprinodontoidei* (Hyrtil, 1850) семяпроводы впадают в мочевой пузырь, а у морских собачек, окуня *Perca fluviatilis* (Jungersen, 1889), болотного угря *Amphiphonus cuchia* (Rastogi, 1966), *Cyclopterus lumpus*, *Zoarcetes viviparus*, *Uranoscopus* и других (Hyrtil, 1850) они сообщаются с хвостовым отделом мочеточника. В этих случаях обычно образуется мочеполовой синус, связанный с внешней средой при помощи мочеполового отверстия.

Клоака имеется только у представителей семейства морских игл (*Syngnathidae*), в частности у *Hippocampus hippocampus* (Hyrtil, 1850) и *Nerophis aequoreus* (Суворов, 1948), у которых половые пути открываются в общую полость мочеточника и прямой кишки.

С. Камалавени (Kamalaveni, 1961) называет «клоакой» углубление на поверхности тела, в которое открываются анальное, мочевое и половое отверстия, что вряд ли следует признать верным. На основании исследования мочеполовой системы у 16 видов костистых, принадлежащих к разным

систематическим категориям, он подразделяет их на три группы по следующим признакам:

1) семяпровод открывается независимо от мочеточника в углубление — «клоаку» — *Hilsa ilisha* (отряд сельдеобразных *Clupeiformes*), *Rasbora rasbora*, *Cirrhina mrigata* (отряд карпообразных *Cypriniformes*), *Ophiocephalus gachua*, *O. marulius* и *O. punctatus* (отряд змееголовообразных *Ophiocephaliformes*);

2) семяпровод, объединившись с мочеточником, открывается в виде поры на мочеполовом сосочке — *Clarias batrachus* и другие сомовидные (отряд карпообразных);

3) семяпровод открывается на вершине мочеполового сосочка раздельно от мочеточника — *Wallago attu* (подотряд сомовидных), *Notopterus chitala* и *N. notopterus* (отряд сельдеобразных).

Мочеполовые сосочки, или папиллы, описаны у самцов многих видов костистых рыб, относящихся к разным систематическим категориям: к трескообразным, морским собачкам, сомовидным, бычкам, костнощеким, карповым и т. д. (Rathke, 1824; Eggert, 1931; Egami, 1960; Arai, 1964; Nair, 1965; Hubbs, 1966; Соин, 1968, и др.). Обычно половой сосочек появляется у самца в зрелом возрасте, несколько увеличивается в нерестовый сезон и является одной из характерных черт полового диморфизма (Wiebe, 1968a).

В разделе о копулятивных органах мы вернемся к обсуждению роли мочеполовых сосочков самцов костистых в процессе размножения.

У некоторых видов лососевых (семейство *Salmonidae*) рядом с половым отверстием располагаются парные абдоминальные поры или их рудименты (Weber, 1887; Lickteig, 1913), гомологичные, видимо, абдоминальным порам пластиножаберных, цельноголовых и ганоидов. Функциональное значение этих отверстий, соединяющих полость тела с внешней средой, не исследовано.

В заключение остановимся на некоторых общих вопросах эволюции мочеполовой системы рыб.

Возникшее в процессе филогенетического развития взаимодействие экскреторных и половых органов приводит к развитию непосредственной анатомической и функциональной связи между ними. Связь эта выражается в том, что то или иное количество почечных протоков и соответствующая часть почки принимают на себя функцию проведения спермы и секреции веществ, участвующих в формировании спермиальной жидкости или сперматофоров.

А. Машковцев (Maschkowzef, 1935) считает, что сущность

тесного взаимодействия и совместной эволюции мочевой и половой систем у рыб состоит в том, что выводные протоки и другие части мочеполовых органов развиваются в результате дифференцировки трех типов почечных канальцев: пронефрических, первичных и вторичных мезонефрических. Различные пути видоизменения этих канальцев приводят к образованию трех типов выводных протоков.

Первоначально гонады имеют метамерное строение и связаны с первичными нефростомальными воронками. Половые продукты выпадают в полость тела и выводятся наружу через воронки пронефроса, а также через первичные и вторичные воронки мезонефроса (Maschkowzeff, 1935).

Первая из трех эволюционных ветвей ведет к образованию гомологичных у обоих полов выводных протоков, которые развиваются из сросшегося эпителия первичных нефростомальных воронок мезонефроса (многоперы, костистые рыбы).

Вторая ветвь (хрящевые и костные ганоиды) характеризуется развитием яйцеводов по мезонефрическому типу (посредством сращения воронок вторичных мезонефрических канальцев). Семенники же в этом случае образуют продольный канал из эпителия первичных нефростомов.

Третья ветвь объединяет животных с пронефрическим типом развития выводных протоков (пластиножаберные, цельноголовые, двоякодышащие, амфибии и все *Amniota*). Для выведения яиц у них первоначально служат несколько канальцев пронефроса, затем эту функцию берет на себя один из этих канальцев и яйцевод постепенно обособляется от мочеточника. Развитие же семенников идет у этой группы животных двумя путями:

у пластиножаберных, цельноголовых и амфибий передняя часть мезонефроса превращается в орган, проводящий сперму, а первичный мочеточник разделяется на семяпровод и вторичный мочеточник, в результате достигается разделение экскреторной и половой систем органов;

у двоякодышащих из первичных нефростомов развивается самостоятельный семяпровод и происходит постепенная редукция (от *Ceratodus* к *Protopterus*) связи семенника с хвостовым отделом мезонефроса (рис. 17).

Процесс разделения экскреторной и половой систем, наблюдаемый в филогенезе вслед за установлением тесной связи этих двух систем органов, является характерной особенностью эволюции их у рыб. При этом можно выделить две группы рыб, два пути, по которым проходит обособление мочевых и половых органов.

Одну группу составляют хрящевые и костные ганоиды,

двоякодышащие рыбы и многопёры, у которых наблюдается постепенное смещение связи семенников с почкой в хвостовой отдел последней. Этот процесс сопровождается суживанием области контакта гонад с мезонефросом и постепенным полным обособлением семявыносящих путей от мочеточника (рис. 17).

У ганоидов и двоякодышащих рыб сперма, собирающаяся в центральной сети семенника, через *vasa efferentia* выводится в краевой почечный канал, откуда через мочевыносящие каналцы почки попадает в мочеточник, выполняющий на всем своем протяжении роль мочесемяпровода. У хрящевых ганоидов в проведении спермы участвует около 1/3 почечных каналцев. У представителя костных ганоидов *Lepidosteus* краевого почечного канала не образуется, 20—30 сообщающихся между собой семявыносящих каналцев доставляют сперму в каналцы опистонефроса и далее — в мочесемяпровод. У двоякодышащих рыб наблюдается редукция мочеполовой связи и отодвигание ее в задний отдел опистонефроса. У *Ceratodus* 12 семявыносящих каналцев соединяются с задним отделом мезонефроса, затем — с мочесемяпроводом (рис. 17, Б). У *Lepidosiren* количество семявыносящих протоков уменьшается до 5—6, а у *Protopterus* связь с хвостовым отделом почки осуществляется через единственный проток (рис. 17, В и Г).

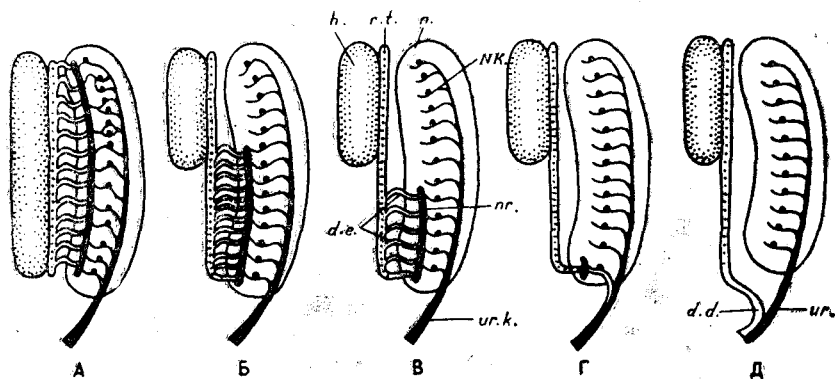


Рис. 17. Схематическое изображение процесса постепенной редукции связи семенника с мезонефросом у хрящевых и костных ганоидов — А, *Ceratodus* — Б, *Lepidosiren* — В, *Protopterus* — Г (Б—Г — двоякодышащие рыбы) и костистых рыб — Д.

h. — семенник, r. t. — центральная сеть семенника, п. — почка, d. e. — *ductuli efferentes*, НК. — нефростомальные каналцы, nr. — краевой канал почки, ur. к. — мочесемяпровод, d. d. — семяпровод, ur. — мочеточник.

У многоперов (*Polypterus*) семенники от почек полностью обособлены. Спермии у них из центральной сети семенника попадают непосредственно в задний отдел мочеточника.

Процесс разделения моче-и семявыносящих путей, наблюдаемый у *Polypterus*, по мнению М. Феликса (Felix, 1904), приводит к развитию у костистых рыб семяпроводов, которые доставляют сперму, минуя почку и мочеточник, непосредственно к поверхности тела рыбы (рис. 17, Д).

Пластиножаберные и цельноголовые составляют группу рыб, у которых процесс разделения экскреторной и половой систем затрагивает головную часть мезонефроса. Как было показано (рис. 6), количество семявыносящих протоков и сегментов почки, связанных с гонадами, у более высокоорганизованных видов этой группы рыб уменьшается. В этом пластиножаберные и цельноголовые сходны с амфибиями (Vroek, 1933). Смещение мочеполовой связи в передний отдел почки и одновременное обособление хвостовых почечных канальцев приводит у позвоночных животных к развитию вторичного мочеточника, постепенному приближению места впадения его в клоаку и, наконец, к полному обособлению половой системы от экскреторной.

I. 3. Копулятивные органы

У подавляющего большинства рыб копулятивные органы отсутствуют. Их развитие у пластиножаберных, цельноголовых и некоторых костистых — явление вторичное и связано с переходом к внутреннему осеменению.

У рыб, как и у других животных (Gerhardt, 1933), можно различить первичные и вторичные, или придаточные, копулятивные органы. Первые описаны у немногих видов и характеризуются тем, что развиваются непосредственно из окружения мочеполового отверстия и для них нельзя найти гомологичных структур у самок; вторые наиболее типичны для самцов рыб, развиваются из отдельных видоизмененных органов и их частей (обычно из плавников), принимающих на себя функцию осеменения. У самок же эти органы не претерпевают таких модификаций и в некоторых случаях вообще не играют существенной роли в процессе совокупления.

I. 3. 1. Пластиножаберные и цельноголовые рыбы

У самцов акул, скатов и химер органы совокупления формируются из соответствующим образом видоизмененных частей брюшных плавников и относятся, следовательно, к разряду вторичных копулятивных органов.

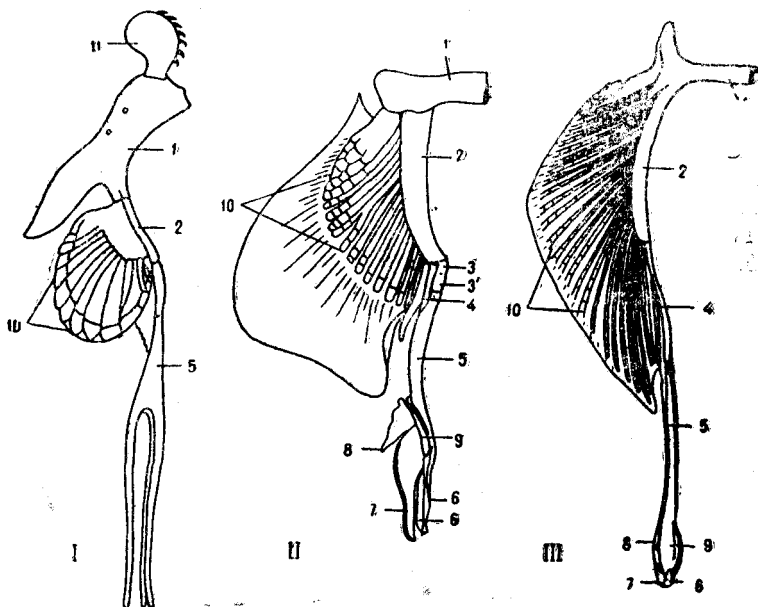


Рис. 18. Скелет брюшного плавника и птеригоподия химеры *Chimaera* sp. — I, акулы *Heterodontus francisci* — II и ската *Rhinobatus productus* — III (I — по Gegenbaur, 1870; II и III — по Daniel, 1934).

1 — тазовый хрящ, 2 — базиптеригий, 3 и 3¹ — промежуточные хрящи, 4 — придаточный хрящ, 5 — осевой, или главный хрящ птеригоподия, 6 и 6¹ — первый и второй дорзальные концевые хрящи, 7 — вентральный концевой хрящ, 8 — добавочный концевой хрящ, 9 — дорзальный маргинальный хрящ, 10 — радиалии, 11 — зубчатая пластинка.

Основу совокупительного органа, называемого обычно птеригоподием (*clasper* — в английских работах), а также миксоптеригием или миксоподием (*pterygopodium*, *mixopterygium*, *mixipodium*), составляют медиальная сторона парных брюшных плавников (базиптеригий — *basipterygium*) и несколько добавочных хрящей, образующих дистальную часть птеригоподия (рис. 18) и снабженных желобком для выведения спермы и секрета птеригоподиальной железы. Основание птеригоподия находится непосредственно у отверстия клоаки. Копулятивный орган покрыт кожей и снабжен хорошо дифференцированной мускулатурой (рис. 19).

Слизь, выделяемая многочисленными железами, расположенными вдоль желобка и в особой мешкообразной полости в основании птеригоподия, делает его поверхность скользкой.

Дистальный конец птеригоподия снабжен нервными окончаниями, которые, видимо, выполняют функцию половой чувствительности во время совокупления.

Исследованию особенностей строения птеригоподия у различных видов акул, скатов и химер посвящено довольно много трудов (Gegenbaur, 1870; Petri, 1878; Jungersen, 1899; Huber, 1901; Gerhardt, 1933; Collenot, 1969, и др.). Наиболее детально анатомия копулятивных органов у пластиножаберных и цельноголовых описана в серии работ Лейг-Шарпе (Leigh-Sharpe, 1920, 1921, 1922, 1924a, b, 1926a—d).

Строение птеригоподия и степень его обособления от брюшного плавника у каждого семейства или рода пластиножаберных и цельноголовых различны.

У *Laemargus* медиальный луч брюшного плавника почти не видоизменен и представляет собой палочковидный орган с неглубоким желобком на дорсальной поверхности. Сравнительно слабое развитие птеригоподия позволило сделать

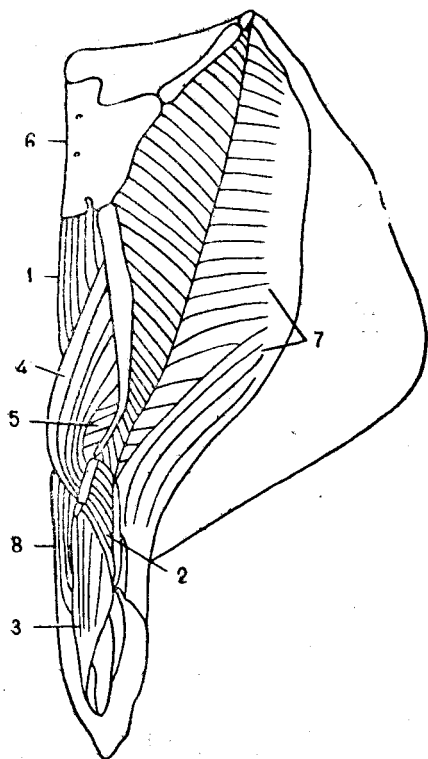


Рис. 19. Мускулатура брюшного плавника и птеригоподия акулы *Hepathus maculatus* (вид со спинной стороны) (по Davidson, 1918).

1 — *adductor* птеригоподия, 2 — *compressor* сифона, 3 — *dilator*, 4 — наружный *flexor*, 5 — внутренний *flexor*, 6 — тазовый хрящ, 7 — мускулы радиалий, 8 — мускулы сифона.

предположение (Gegenbaug, 1870), что он не выполняет у *Laemargus* функции совокупительного органа. У остальных ныне живущих пластиножаберных и цельноголовых птеригоподий хорошо развит и его роль в процессе спаривания и осеменения обычно не вызывает сомнения.

Самое незначительное обособление копулятивного органа от медиального края плавника отмечено у представителей родов *Scymnus* и *Centrium*. У них птеригоподий соединен с плавником практически на всем своем протяжении. У акул родов *Mustelus*, *Lamna*, *Carcharias*, *Scyllium* (*Scyliorhinus*) и других, а также у скатов и химер тело совокупительного органа обособлено на большем или меньшем протяжении от края плавника и значительно удлинено за счет развития соответствующих концевых хрящевых элементов скелета. У некоторых видов родов *Mustelus*, *Heterodontus*, *Centrina* и других окончание птеригоподия снабжено обызвествленными кутикулярными шипами, прорывающими эпидермис и высовывающимися наружу (Gerhardt, 1933).

Высокой степени дифференцировки скелетные элементы копулятивного органа достигают у химер (Gerhardt, 1870; Jungersen, 1899). Конец птеригоподия у них имеет форму трехлучевого отростка (см. рис. 18, I), который выполняет, как полагают, роль расширителя наружных гениталий самки во время спаривания.

У химер (роды *Chimaera*, *Callorhynchus*) на вентральной поверхности таза развита оостеневающая пластинка, снабженная зубчиками (*Sägeplatte*). Она расположена в той же области, что и *os pubis* у более высокоорганизованных позвоночных животных (см. рис. 18, I). В состоянии покоя эта пластинка находится на дне кожного кармана, несколько впереди от анального отверстия. У *Callorhynchus* поверхность кармана-сумки снабжена слоем железок. Зубцы на каудальном краю пластинки, размещенные характерным для каждого вида химер образом, прорывают кожу и могут, как предполагают (Gegenbaug, 1870), играть роль органов механического раздражения наружных гениталий самки во время совокупления.

По обеим сторонам туловища под кожей в основании птеригоподия размещается сифон (*siphon sac*, *clasper sac*) — мешковидное образование, заканчивающееся слепо спереди и открывающееся сзади отверстием в канавку птеригоподия.

Лейг-Шарпе (Leigh-Sharpe, 1926с) разделяет изученных им акул и скатов на пять групп, которые отличаются степенью развития птеригоподия, сифона и расположенных в полости сифона желез:

1. Пластиножаберные без птеригоподия, сифона и желез. Все они относятся к ископаемым формам (Leigh-Sharpe, 1922).

2. Виды с мешкообразной полостью в проксимальной части птеригоподия (подкласс *Holocephali* и род *Chlamydoselachus*).

3. Рыбы, имеющие настоящий абдоминальный сифон в дополнение к полости в проксимальной части птеригоподия (семейство *Cestracionidae*).

4. Виды с сифоном, но без проксимальной полости на птеригоподии (все *Selachioidei*, кроме родов *Cestracion*, *Lamna*, *Rhina* и *Chlamydoselachus*).

5. Виды с развитыми обособленными железистыми телами — птеригоподиальными железами (*claspergland*) в полости сифона (роды *Lamna*, *Rhina* и подотряд *Batoidei*).

Таким образом, в процессе эволюции мускульная полость в проксимальной части птеригоподия у пластиножаберных замещалась, видимо, более совершенным абдоминальным сифоном. Если у животного имеются птеригоподиальная полость и абдоминальный сифон (семейство *Cestracionidae*), стенки полости утрачивают способность сокращаться и орган не функционирует. Дальнейшая ее редукция приводит у ряда видов химер к полному отсутствию полости. Однако у некоторых акул (*Scyliidae*) она может вновь появляться в виде парасифона (Leigh-Sharpe, 1926b).

Сифоны у акул и скатов отличаются не только размерами, местоположением и формой, но и размещением в сифоне железок, вырабатывающих слизь.

У акул железки разбросаны по всей площади складок эпителия внутренней поверхности сифона. Исключение составляет близкая к скатам *Rhina squatina*, у нее функцию железы выполняет компактное тело, прикрепленное к внутренней поверхности сифона (Jungersen, 1899).

У скатов наблюдается дальнейшая дифференцировка частей сифона, и железы объединяются в орган овальной формы — птеригоподиальную железу, которая занимает довольно большую часть полости сифона (рис. 20).

Птеригоподиальная железа состоит из многочисленных трубочек, которые дихотомически разветвляются у периферии железы и радиально сходятся по направлению к выводным протокам. Такая структурная организация железы позволяет увеличить ее рабочую площадь примерно в сто раз по сравнению с площадью внутренних усеянных железками стенок сифона у акул (Petri, 1878).

У ската *Urolophus jamaicensis* птеригоподиальная железа вытянута по направлению к отверстию сифона и выводной

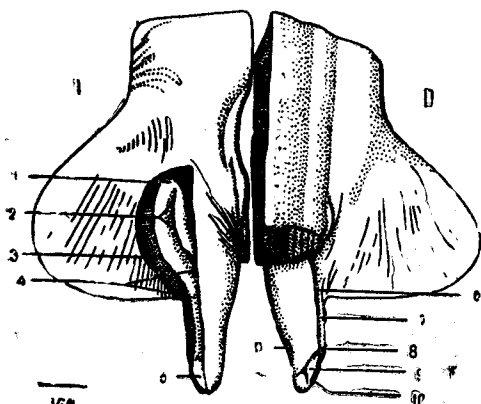


Рис. 20. Внешний вид правого брюшного плавника и птеригоподия ската *Urolophus jamaicensis* (по La Marga, 1964): I — вид с брюшной стороны, II — со спинной стороны (полость сифона вскрыта).

1 — железа перигоподия, 2 — папилла железы, 3 — сифон, 4 и 6 — апопиллярная щель, 5 — вентральный концевой хрящ, 7 — канавка птеригоподия, 8 — щелевидное окончание канавки, 9 — *rhypidion* (угол, образующий окончанием канавки и отверстием первого птеригоподиального мешочка — 10), 11 — второй мешочек птеригоподия.

ной хроматографии не выявляются (Gilbert, Heath, 1955; Gilbert, 1958).

Секрет выводится в канавку птеригоподия в результате сокращения мышечных стенок сифона. Раздражение мускульного покрова сифона током вызывает его сокращение в длину примерно на 85% (Gilbert, 1958). П. Джилберту не удалось обнаружить в полости сифона морскую воду, поэтому он выражает сомнение в том, что она вообще в норме может заполнять полость сифона и играть, как это полагают некоторые авторы (Leigh-Sharp, 1920—1926), существенную роль в перекачивании по желобку птеригоподия спермы.

Исследования химического состава секрета желез у *Mustelus canis* и *Squalus acanthias* позволили выявить «кислый мукополисахарид-мукопротеин» у первого и фенолсодержащий «слизеподобный полисахаридопroteinный комплекс» у второго вида акул (Heath, 1956, 1960).

проток ее открывает-ся на вершине со-сочка непосредствен-но в желобок птери-гоподия (La Marga, 1964).

У акул *Squalus acanthias* и *Mustelus canis* железы пред-ставляют собой большие бокаловид-ные клетки, разбро-санные в эпителии, выстилающем внут-реннюю поверхность сифона. Прозрачный липкий секрет этих железок составляет у *S. acanthias* в норме около 0,2 мл в каж-дом из двух сифонов размером около 6—12% от общей дли-ны тела самца. рН секрета — 5,8. Глю-коза, фруктоза и са-хароза в его составе с помощью бумаж-

Т. Ман (Mann, 1960а, 1964) обнаружил в секрете птеригоподиальных желез *S. acanthias* чрезвычайно высокое содержание 5-гидрокситриптамина (серотонина), составляющего по весу в сухом остатке секрета у половозрелых самцов 5,7—7,7%, а у неполовозрелых — всего 0,017—0,078%.

По аналогии с действием химически сходных веществ (монаминоксидазы и 0-дифенолоксидазы), вырабатываемых придаточными железами у самцов некоторых насекомых (*Rhodeus prolixus* и таракана *Periplaneta americana*) и вызывающих контрактильные движения стенок яйцевода у самок (Davey, 1960). Т. Ман склонен приписать серотонину секрета акул роль агента, который облегчает эякуляцию спермы либо вызывает сокращение стенок полового тракта самки и способствует проникновению спермы в яйцеводы (Mann, Prosser, 1963).

Радиально расположенные в птеригоподиальной железе скатов трубочки секретируют вязкую, беловатую, слегка кислую, коагулирующую в воде и в сыворотке крови жидкость (Friedeman, 1935; La Marca, 1964, и др.). При гистологическом и гистохимическом изучении таких трубочек у *Raja clavata* (Fantin, 1962/1963) в цитоплазме клеток, составляющих их стенки, обнаружены многочисленные эозинофильные гранулы секрета, богатые белком, в том числе серусодержащим белком с изоэлектрической точкой при $pH=6,1$. Кроме того, в клетках выявлены нуклеопротеиды, вещества, окрашивающиеся методом ШИК, и не идентифицированы кислые мукополисахариды.

К. Петри (Petri, 1878), исследовавший под микроскопом свежий секрет железы *Raja schulzii*, нашел в нем большое количество зернистых телец (капелек жира и белковых частиц), остатки клеток веретенообразной и полигональной формы, а также ромбовидные кристаллы.

У ската *U. jamaicensis* большая часть клеток трубочек железы выделяет секрет, содержащий муко- и гликопротеин, а клетки дистальных концов трубочек — липопротеин (La Marca, 1964). В белке идентифицируется тирозин и триптофан.

Таким образом, птеригоподиальные железы у различных видов пластиножаберных выделяют секрет неодинакового химического состава, что характерно и для секрета придаточных половых желез млекопитающих (Милованов, 1962; Mann, 1964).

Как было сказано выше, секрет выводится из сифона в канавку птеригоподия благодаря сокращению мускульных стенок железы и самого сифона. Мускулы птеригоподия иннервируются у *U. jamaicensis* 47—66-й (La Marca, 1964), у

R. clavata — 52—54-й (Leigh-Sharpe, 1922) и у *Raja diaphanes* — 45—54-й парами спинномозговых нервов (Friedeman, 1935).

О роли секрета, особенно обильного у химер, имеется несколько мнений. Первоначально полагали (Jungersen, 1899, и др.), что он служит для смазывания птеригоподия перед введением его в гениталии самки. Результаты, полученные Лейг-Шарпе (Leigh-Sharpe, 1921, 1926d) при изучении развития и строения птеригоподиальных желез, позволили ему гомологизировать их с куперовыми железами млекопитающих, секрет которых, как известно, выполняет разные функции: закупоривает шейку матки при спаривании у свиньи, смазывает мочеполовой канал перед извержением семени у других животных (Милованов, 1962). По данным Лейг-Шарпе, секрет железы птеригоподия у акул, скатов и химер служит для суспендирования спермиев и переноса их по канавке птеригоподия в половые пути самки. Высказывалось мнение, что секрет выполняет двоякую функцию: суспендирует и переносит спермии по канавке птеригоподия, а также смазывает последний (Heath, 1960). Кроме того, он превращает канавку птеригоподия в замкнутую трубку, по которой разбавленные секретом спермии переправляются в тело самки (La Marca, 1964).

Ввиду крайней немногочисленности непосредственных наблюдений за копуляцией у акул, скатов и химер, роль отдельных частей птеригоподия в процессе спаривания у них во многом остается невыясненной.

Х. Болей (цит. по Gerhardt, 1933), наблюдавший копуляцию у *Scyllium canicula*, сообщил, что самец, обвивая самку кольцом, вводит ей в клоаку лишь один из птеригоподиев (рис. 21). Это же подтвердили наблюдения за нерестом *S. canicula* в аквариуме (Gerhardt, 1933).



Рис. 21. Копуляция акул *Scyllium canicula* (из Gerhardt, 1933, по Bolau, 1881).

Закрепляется птеригоподий в теле самки, видимо, при помощи концевых хрящей. Например, у *U. jamaicensis* для этой цели служит дорсальный терминальный хрящ (La Marga, 1964); у других видов пластиножаберных окончание копулятивного органа нередко бывает заострено или загнуто в виде крючка, что, надо полагать, указывает на роль этого отдела в процессе введения и закрепления птеригоподия в теле самки.

Отсутствие в птеригоподии васкулярной ткани (La Marga, 1964) ставит под сомнение предположение (Leigh-Sharpe, 1921) о том, что у скатов имеет место эрекция, которая приводит птеригоподий в рабочее положение и способствует расширению наружных генеталий самки при его введении в клоаку и яйцеводы.

В описании копуляции у скатов имеется довольно много противоречивых данных. У *Raja eglanteria* самец захватывает ртом конец грудного плавника самки и, изогнув хвост под углом в 75° , вводит в клоаку и яйцевод самки один из птеригоподиев (Gilbert, 1960). Захватывание самцом левого грудного плавника самки при коитусе у этого же вида скатов отмечено и другими авторами (Fowler, 1906; Price, 1967), однако, по Фовлеру (Fowler, 1906), самец обвивает самку и вводит в клоаку оба птеригоподия.

Существует также мнение (Meisenheimer, 1921), что птеригоподий лишь расширяет гениталии самки, а сперма при копуляции попадает в клоаку самки непосредственно из уrogenитальной папиллы самца, минуя желобок птеригоподия.

1. 3. 2. Костистые рыбы

Развитие и строение копулятивных органов у самцов этой группы рыб довольно многообразны. Помимо описанных выше мочеполовых сосочков, которые иногда несут функцию, сходную с функцией органов совокупления, у представителей некоторых групп костистых рыб (особенно живородящих) обнаруживаются довольно сложно устроенные вторичные копулятивные органы. Реже у костистых встречается псевдопенис — первичный половой орган.

У многих живородящих и яйцеживородящих представителей подотряда карпозубых (*Cyprinodontoides*), а также у некоторых икремечущих видов (род *Horaichthys*) копулятивный орган развивается из нескольких лучей анального плавника, которые преобразуются для переноса спермы в половые пути или в область наружных генеталий самки. Эти органы совокупления получили название «гоноподий» — *Gonopodium* (Philippi, 1908).

Анальные плавники у молодых неполовозрелых самцов и самок одинаковы по строению (Philippi, 1908). Процесс преобразования нескольких лучей плавника в гоноподий и дифференцировка его частей заканчивается лишь к половозрелому возрасту (Philippi, 1908; Langer, 1913; Kulkarni, 1940; Rosen, Gordon, 1953) и находится под гормональным контролем семенников (Baldwin, Goldin, 1939; Eversole, 1939; Clemens et al., 1966).

Воздействием мужского полового гормона на неполовозрелых гуппи (Eversole, 1939; Clemens et al., 1966) и меченосцев *X. helleri* (Baldwin, Goldin, 1939) у генетических самок удается вызвать более или менее полное развитие гоноподия и вторичных половых признаков самца. С другой стороны, недоразвитие или расстройство функции семенников может привести к нарушению в формировании копулятивного органа у самцов. Так, содержание мальков гуппи в аквариуме, лишенном субстрата и определенного набора водорослей и моллюсков, вызывает у них недоразвитие семенников и, как следствие, — задержку и уродливое развитие гоноподия: удлинение составляющих гоноподий лучей осуществляется не за счет прибавления новых дистальных сегментов, а путем увеличения в размерах каждого лучевого сегмента (Quillier et al., 1965).

Проще, чем у других, устроены копулятивные органы у самцов карпозубых из родов *Zoogeneticus*, *Characodon* и *Goodea* (Meek, 1904; Langer, 1913). Анальный плавник у них состоит обычно из 12 и более лучей (у *Zoogeneticus* — из 18; у *Characodon* — из 19). Первые пять — шесть коротких лучей плавника окостеневают сильнее и несколько обособляются от остальных, образуя слабодифференцированный копулятивный орган, для которого В. Лангер (Langer, 1913) предложил название «сперматоподий» (*Spermatopodium*).

У других живородящих и яйцеживородящих карпозубых, главным образом из семейства *Poeciliidae*, анальный плавник состоит обычно из шести—девяти лучей, из них третий, четвертый и пятый лучи участвуют в формировании удлиненного дифференцированного гоноподия.

На рис. 22 изображен копулятивный орган *Platypoecilus variatus*, состоящий из частей, которые в измененном виде встречаются и у других *Poeciliidae*. Первые два луча анального плавника чаще всего недоразвиты, мощный третий луч вместе с четвертым и пятым образует длинный гоноподий, снабженный по бокам широкими и неглубокими желобами, которые хорошо видны на поперечном срезе копулятивного органа. Окончания третьего, четвертого и пятого лучей несут крючкообразные и шипообразные выросты: зубцы (11), отросток (12),

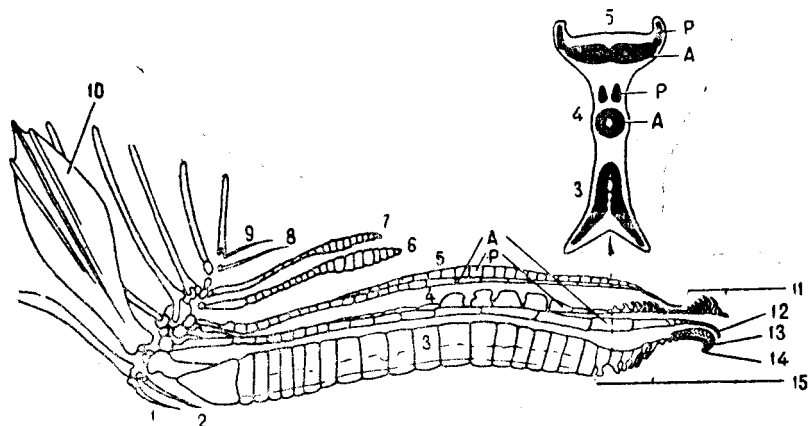


Рис. 22. Скелет анального плавника, гоноподий и поперечный срез гоноподия пецилии *Platypoecilus variatus* (по Gordon, Rosen, 1951).

1—9 — лучи анального плавника (3, 4 и 5-й образуют гоноподий, А и Р — элементы дифференцированных 4 и 5-го лучей, 10 — гонактиний, 11 — зубы, 12 — отросток, 13 — лопасть, 14 — крючок, 15 — колючки.

лопасть (13), крючок (14) и колючки (15), которые играют важную роль в процессе введения и закрепления копулятивного органа в половых путях самки.

Гоноподий снабжен развитой системой кровоснабжения и разветвленной сетью нервных волокон (Rosen, Gordon, 1953). Последние осуществляют, видимо, функцию половой чувствительности при копуляции.

Расположение желоба на гоноподии, характер проведения по нему спермиев, строение и относительное развитие частей гоноподия, в том числе и конечных его члеников, широко варьируют у представителей разных родов семейства *Poeciliidae* и в еще большей степени у разных групп рыб, образующих подотряд *Cyprinodontoidei*.

Сравнительное изучение строения и функционирования гоноподия у представителей 45 родов из семейства *Poeciliidae* (Rosen, Gordon, 1953) показало, что исследованные виды можно разделить на две группы, отличающиеся расположением частей гоноподия. У видов из триб *Xiphophorini*, *Poeciliini*, *Pamphorini*, *Gambusiini*, *Heterandrini*, *Girardinini*, *Cnesterodontini* и подсемейства *Tomeurinae* и *Alfarinae* расположение частей гоноподия билатерально симметричное. Нарушение симметрии наблюдаются у видов, входящих в роды *Poeciliopsis*, *Poecilistes*, *Aulophallus*, *Phallichthys*, *Carlhubbsia* (подсемейство *Poeciliinae*), *Phalloptychus* и *Xenodexia* (подсемей-

ство *Xenodexinae*)¹. Ниже будет показано, как характер симметрии гоноподия отражается на способе копуляции у пецилиевых рыб.

Своеобразно устроен гоноподий у маленькой прозрачной икромечущей рыбки *Horaichthys setnai* (семейство *Horaichthyidae*), населяющей солоноватые воды Индии (Kulkarni, 1940). Он формируется у нее из первых шести лучей анального плавника. Срастание отдельных лучевых сегментов придает гоноподию большую гибкость. С помощью копулятивного органа самец прикрепляет сперматофоры, наполненные спермиями, в область мочеполового отверстия самки. По степени дифференцировки частей и сложности строения концевого отдела копулятивный орган *H. setnai* отличается от сравнительно просто устроенного гоноподия некоторых видов пецилид, хотя последние и рассматриваются обычно в качестве более специализированных видов благодаря развитому у них живорождению.

У родственных *H. setnai* карпозубых *Oryzias melastigma* и *Plancterus kansae* гоноподий формируется за счет иных структурных элементов. У первого он развивается из 8—11-го лучей анального плавника, у второго в этот процесс вовлекаются не только лучи плавника, но и прилежащие к нему участки тела (Gagman, 1895), что приводит к образованию структур гоноподия, для которых у остальных *Poeciliidae* нет гомологичных частей.

Развитие гоноподия приводит к сложным изменениям внутреннего скелета непарного анального плавника — к формированию так называемого «комплекса суспензория» (*complex suspensorium*) (Hubbs, 1950), или «гоноподиального суспензория» (*gonopodial suspensorium*) (Rosen, Gordon, 1953).

Элементы суспензория представлены специализированными интергемалиями (*interhaemalia*), или «гонактиниями» (*gonactinosts*), с помощью которых первые пять — шесть лучей анального плавника сочленяются с сильно видоизмененными гемальными отростками — «гонапофизами» (*gonapophysis*, или *Hämarophysen*) нескольких прихвостовых и хвостовых позвонков (рис. 23).

Видовые особенности строения суспензория касаются степени преобразования, количества и характера элементов скелета, вовлекаемых в формирование этого органа. Так, у *Cnesterodon (Glaridichthys) decemmaculatus* (Philippi, 1908) гонапофизы не развиваются и интергемалии прикрепляются к сильно

¹ Классификация пецилид приведена по работе Rosen, Gordon (1953).

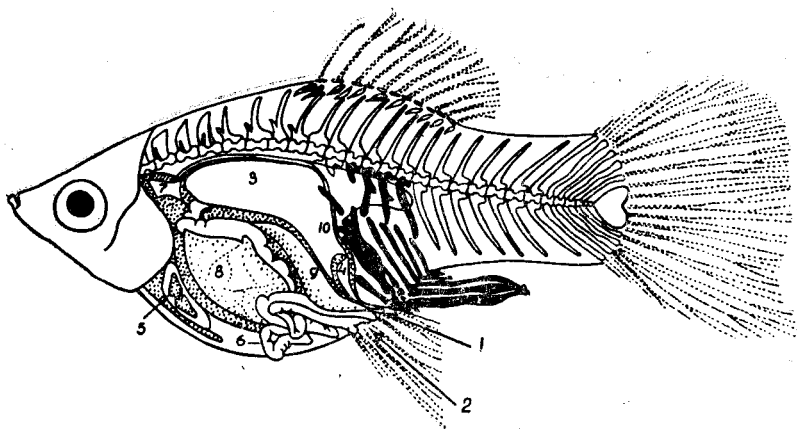


Рис. 23. Гоноподий и комплекс суспензория (окрашены в черный цвет) у *Platypocilus xiphidium* (по Gordon, Rosen, 1951).

1 — мочеполовое отверстие, 2 — анальное отверстие, 3 — плавательный пузырь, 4 — мочевого пузырь, 5 — сердце, 6 — кишечник, 7 — почки, 8 — печень, 9 — семенник, 10 — мочеточник.

удлиненным и уплощенным концам близлежащих ребер. У *Xenodexia ctenolepis*, имеющей в целом типичный для пецилид суспензорий, видоизменены передние пять — шесть интергемалий и, кроме того, задние интергемалии анального плавника удлинены и соединены с позвоночником несколькими изогнутыми или угловатыми остистыми отростками (*body spines*), гомологичными, видимо, гемальным отросткам позвонков. У самок соединения такого рода не наблюдается. Элементы суспензория связывают гоноподий с осевым скелетом и являются важной составной частью механизма, приводящего копулятивный орган в состояние «эрекции»¹ и поддерживающего его в таком положении необходимое время. Этой же цели служит система хорошо дифференцированных мышц, которые позволяют самцу совершать гоноподием довольно сложные движения.

У гамбузии роль такого механизма отводилась *erector analis major* (Collier, 1936). В последствии у пецилиевых рыб была выявлена целая система мускулов (эректоров, депрессоров, ротаторов, инклинаторов и тензоров), прикрепляющихся в основном к гонактиниям и осуществляющих отдельные фазы

¹ Здесь и в дальнейшем термин «эрекция» применяется условно и обозначает поворот гоноподия вперед и в сторону, т. е. приведение его в состояние готовности к копуляции.

поворота копулятивного органа вперед и в сторону и возвращение его в прежнее положение (Rosen, Gordon, 1953).

В настоящее время накопилось довольно много исследований, в которых описывается нерестовое поведение меченосцев (Kosswig, 1936; Noble, Borne, 1938, 1941; Clark et al., 1948, 1949; Schlosberg et al., 1949; Clark, Aronson, 1951), гуппи (Breider, Coates, 1935; Noble, Curtis, 1935; Haskins, Haskins, 1949; Clark, Aronson, 1951) и других видов пецилид (Zolotnizky, 1901; Seal, 1911; Rosen, Gordon, 1953; Rosen, Tucker, 1961, и др.). Ряд работ посвящен исследованию влияния друг на друга партнеров по нересту (Stepanek, 1928; Clark, Aronson, 1951; Clark et al., 1954; Hemens, 1966). Однако основные детали процесса копуляции у карпозубых удалось выяснить лишь сравнительно недавно.

Первые предположения о применении гоноподия в процессе копуляции для переноса спермоцейгм¹ от самца к самке были сделаны в работах Ф. Геральда (Gerald, 1872, цит. по Clark et al., 1954) и Д. Ридера (Ryder, 1885). При этом Д. Ридер, исследовавший нерестовое поведение гамбузии, полагал, что лучи гоноподия являются продолжением семяпровода, открывающегося на его вершине (Ryder, 1885).

В последующих работах (Kuntz, 1914; Ненп, 1916) высказывалось мнение, что спермоцейгмы переносятся в половое отверстие самки по желобу на эректированном гоноподии самца. При этом первому маленькому лучу, расположенному у основания гоноподия, отводилась роль рецептора, с помощью которого определяется время начала выведения спермоцейгмы (Ненп, 1916).

Документированное описание истинного коитуса у гуппи и меченосца *X. maculatus*, во время которого самец вводит на непродолжительное время кончик гоноподия в мочеполовое отверстие самки, по-видимому, впервые встречается у О. Степанека (Stepanek, 1928). Однако отсутствие надежных экспериментальных данных обусловило существование до недавнего времени представления, согласно которому отрицалось наличие физического контакта самца с самкой и коитуса (Fraser—Brunner, 1947) и высказывалось предположение, что самец «выстреливает» спермоцейгмы в область мочеполового отверстия самки, не вводя гоноподий в ее наружные гениталии.

Серия работ американских авторов способствовала пересмотру прежних воззрений на процесс осеменения у пецилие-

¹ «Спермоцейгмы», продуцируемые многими карпозубыми, представляют собой агрегаты спермиев, лишенные в отличие от сперматофоров наружной оболочки (Philippi, 1908) (см. гл. III). Настоящие сперматофоры среди карпозубых описаны только у *Horaichthys setnai* (Kulkarni, 1940).

вых рыб (Gordon, 1947b). По существу впервые экспериментально был доказан факт переноса спермы от самца к самке в результате коитуса (Clark et al., 1948, 1949), а также выяснены основные детали брачного поведения и роль отдельных элементов гоноподия в процессе копуляции (Clark, Aronson, 1951; Clark, Kamrin, 1951; Clark et al., 1954; Rosen, Gordon, 1953; Rosen, Tucker, 1961).

Сопоставление поведения производителей в период ухаживания и непосредственно в момент полового акта у икромечущих (Newman, 1907; Amemiya, Murayama, 1931; Gordon, 1950) и живородящих карпозубых (Clark, Aronson, 1951; Rosen, Gordon, 1953) помогло обнаружить сходство не только в характере движений, но и в способах использования ими соответствующих структур, связанных с половым поведением. Это позволило проследить эволюцию приспособлений к внутреннему осеменению.

Физический контакт и s-образное изгибание тела в момент выведения половых продуктов, описанное у *Fundulus heteroclitus* (Newman, 1907), *Epiplatys chaperti* (Gordon, 1950) и других видов икромечущих карпозубых, применение ими грудных плавников для удержания самки и анального плавника для направления струи спермы (Newman, 1907; Amemiya, Murayama, 1931) — все эти элементы брачного поведения в несколько видоизмененной форме свойственны и живородящим зубатым карпам (Rosen, Gordon, 1953; Rosen, Tucker, 1961).

Переход к внутреннему осеменению сопровождается у карпозубых следующими изменениями: развивается копулятивный орган за счет удлинения третьего, четвертого и пятого лучей анального плавника; этот отдел приобретает функциональную независимость от остальных (задних) лучей плавника; анальный плавник перемещается вперед, в область центра тяжести тела и ближе к центру поля обзора, что позволяет осуществлять сложный контроль за гоноподием в процессе копуляции; формируется внутренний скелет и дифференцируются мышцы, управляющие движениями гоноподия; развиваются билатерально расположенные дополнительные структуры, тактильные органы, а также особого типа окраска самцов, играющая определенную роль в процессе брачных игр и копуляции.

Анализ нерестового поведения гуппи и меченосцев *X. maculatus* и *X. helleri* и сравнение его с поведением других пецилид позволили выделить следующие маневры, к которым прибегает самец в завершающий период сближения с самкой (рис. 24)¹.

¹ Более детально с терминологией и классификацией отдельных элементов брачного поведения у карпозубых можно познакомиться в сводке соответствующих работ (Clark et al., 1954).

Приблизившись к самке сбоку, самец становится под углом к ней, подняв переднюю и чуть опустив хвостовую часть (рис. 24, 1, 2, 5), что является подготовительной позой для более удобного введения эректируемого в этот момент гоноподия. Затем самец быстро поворачивается вокруг продольной оси тела (рис. 24, 3). Этот маневр у видов с коротким гоноподием сопровождается тесным сближением партнеров и создает условия для введения гоноподия в наружные гениталии самки. В следующий момент самец поворачивается вокруг оси, расположенной за его головным отделом (рис. 24, 4), и вводит кончик гоноподия в мочеполовое отверстие самки. Как и у икромечущих карпозубых, последний маневр сопровождается характерным s-образным изгибанием тела за счет движения хвостового плавника (рис. 24, 6—7).

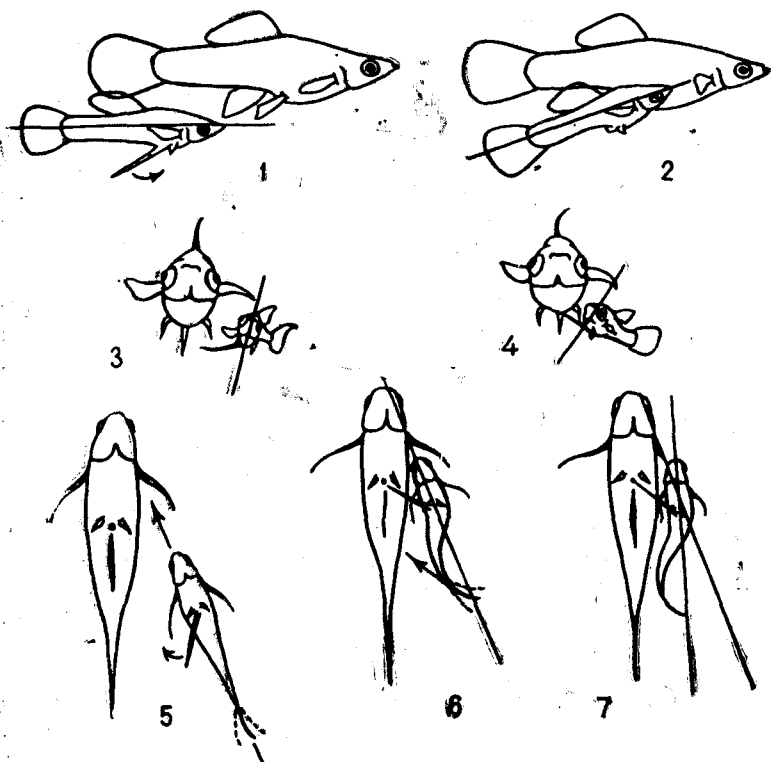


Рис. 24. Взаимное положение самца и самки пецилид на разных этапах сближения и копуляции (по Rosen, Gordon, 1953). Пояснения в тексте.

У видов с билатерально симметричным гоноподием (см. выше) самец может копулировать с самкой, приблизившись к ней как с правой, так и с левой стороны. Механизм поворота гоноподия у таких видов на примере меченосцев и гуппи подробно описан Л. Аронсоном и Е. Кларком (Aronson, Clark, 1952). У видов же с несимметричным гоноподием самцы приближаются к самке с той стороны, в которую может отклоняться у них гоноподий для проведения спермоцейгм.

У некоторых самок половое отверстие расположено асимметрично, что, вероятно, связано со способностью их копулировать с самцом лишь в определенной позиции. У *Anableps tetrapthalmus*, например, асимметричное расположение чешуек в области наружных гениталий позволяет подразделить самок на две группы: 1 — с половым отверстием, сдвинутым на правую сторону, и 2 — с отверстием, находящимся ближе к левой половине брюшка (Garman, 1895). Самцы у этого вида имеют мощно развитый копулятивный орган, покрытый чешуйками (рис. 25, Б), который может поворачиваться у одних самцов вправо, у других — влево. По некоторым данным (Seal, 1911), у самок гамбузии мочеполовое отверстие бывает сдвинуто ближе к правой стороне брюшка, что связывают с особенностями копуляции у этого вида. У большинства самок *Horaicht-hys setnai* оно сдвинуто к левому боку брюшка, гоноподий же у самца отклоняется в правую сторону. Этим достигается необходимый контакт в момент прикрепления спермоцейгм в область мочеполового отверстия (Kulkarni, 1940).

Первоначально существовавшее мнение о том, что каждое, даже кратковременное введение гоноподия в самку сопровождается осеменением, было опровергнуто опытами с гуппи (Stepanek, 1928). Спермоцейгмы у самца гуппи эякулируют лишь в результате нескольких довольно продолжительных копуляций. Опыты на меченосцах продемонстрировали, что успех осеменения возрастает с увеличением количества копуляций и продолжительности периодов введения гоноподия в самку (Clark et al., 1948, 1954). Различают два типа контакта самца с самкой: быстрый укол гоноподием в наружные гениталии самки (*gonopodial thrust*), не приводящий к успешному осеменению, и более продолжительная копуляция, завершающаяся, как правило, эякуляцией спермоцейгм (Clark, Aronson, 1951; Rosen, Gordon, 1953). Длительность каждого отдельного акта копуляции, т. е. задержки кончика гоноподия в теле самки, зависит от видовой принадлежности партнеров и равна в среднем у *X. maculatus* 2,9 сек, а у *X. helleri* — 5,6 сек (Clark et al., 1954).

Эякуляция спермоцейгм происходит в момент, когда гоно-

подий находится в состоянии эрекции, направлен вперед и кончик его приближается к мочеполовому отверстию самки (см. рис. 24, 3 и 6). Сначала спермоцейгма попадает в «чашу», образованную у мочеполового отверстия самца короткими задними лучами анального плавника, затем продвигается по желобу, который образуется в результате продольного складывания гоноподия, сближения краев третьего и пятого его лучей. На рис. 26 на поперечном срезе гоноподия представлен про-

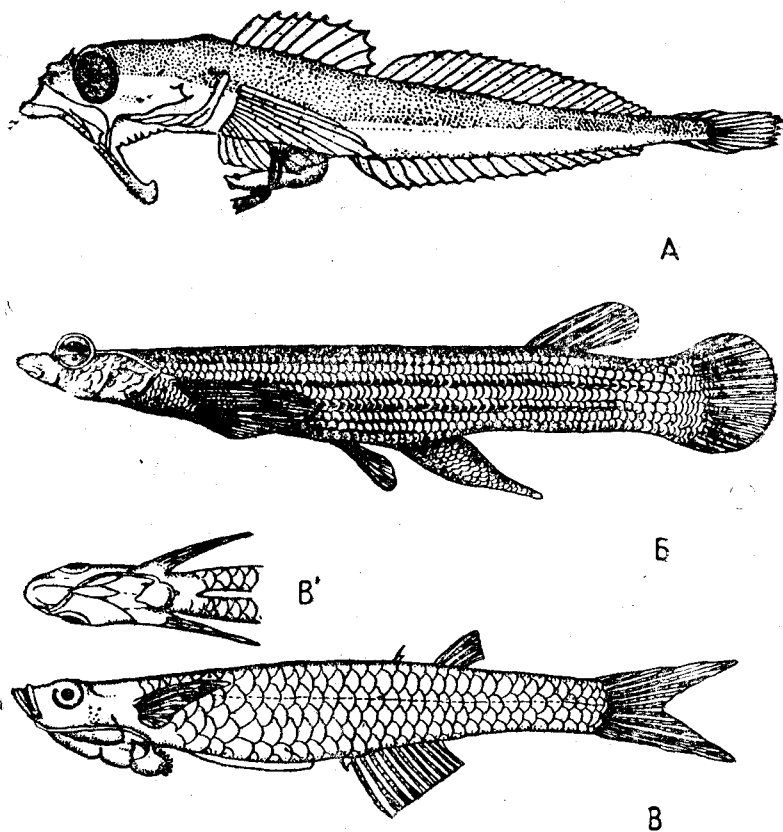


Рис. 25. Копулятивные органы у представителей разных групп костистых рыб: А — морской бычок *Synchirus gilli* (отряд окунеобразных) с псевдопенисом в состоянии эрекции. Нижняя челюсть отведена вниз — положение, в котором происходит копуляция (по Кресжа, 1964); Б — самец четырехглазой рыбы *Anobleps tetrophtaimus* (отряд карпозубых) с гоноподием (из Никольского, 1950); В — самец *Neostethus amaricola* (отряд *Phallostethiformes*) с приапиумом; В¹ — вид приапиума снизу (по Бергу, 1940).

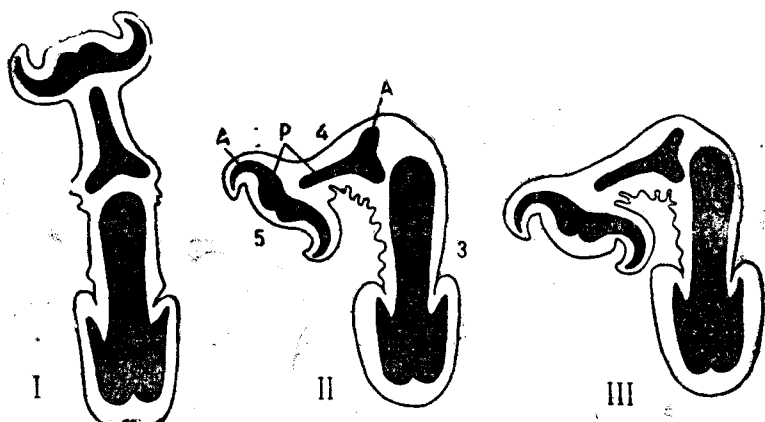


Рис. 26. Последовательные фазы продольного складывания гоноподия у меченосца *Xiphophorus helleri* и образование замкнутой трубки (поперечный срез через гоноподий) (по Rosen, Gordon, 1953).

I — фаза покоя, II — начало изгибания гоноподия вперед, III — состояние «эрекции».

3, 4 и 5 — лучи анального плавника, образующие гоноподий, А и Р — элементы 4 и 5-го лучей.

цесс сближения ребра третьего и пятого его лучей и формирования продольной замкнутой трубки для проведения спермоцейгм. Этот процесс сопровождается довольно сложным взаимным перемещением, скольжением гоноподиальных лучей (Rosen, Gordon, 1953).

В результате продольного складывания гоноподия замкнутая трубка образуется лишь в дистальной его части, в области же, прилегающей к мочеполовому отверстию, края третьего и пятого лучей, естественно, полностью сомкнуться не могут. В роли дополнительного элемента, покрывающего канавку гоноподия в этой части, выступает грудной плавник, движения которого согласуются с процессом эрекции гоноподия. В связи с этим у ряда пецилид (роды *Poecilia*, *Moelenisia*, *Limia*, *Xiphophorus*) грудные плавники самцов несут некоторые черты специализации, выражающиеся в развитии пальцеобразных выростов первого и второго лучей (Henn, 1916; Clark et al., 1954).

Замечательная структура, формирующаяся из верхней части основания правого грудного плавника, была описана у представителя семейства *Poeciliidae* — *Xenodexia ctenolepis* (Hubbs, Hubbs, 1945; Hubbs, 1950). Самцы этой рыбки обла-

дают длинным (45% от длины тела) гоноподием (рис. 27), состоящим из тех же элементов, что и у других пецилид, но в отличие от большинства из них снабженным продольной замкнутой трубкой.

В результате преобразования скелета грудного пояса в основании правого грудного плавника у самца *X. stenolepis* развивается комплекс крючкообразных отростков, утолщений и подушечек, обозначенных на рис. 27, III буквами *a, b, c, e, g, h, i, f, k*. Этот комплекс, как полагают (Hubbs, 1950), удерживает эректированный копулятивный орган в переднем положении. Кончик гоноподия захватывается, видимо, отростком *a* (рис. 27, III) и попадает в своеобразный карман. Самка приближается к самцу таким образом, что анальный плавник ее

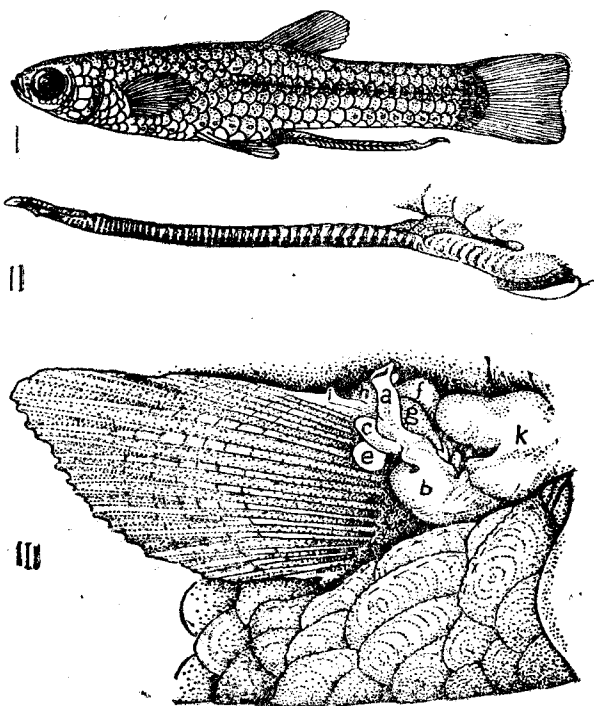


Рис. 27. Половозрелый самец *Xenodexia stenolepis* — I, вид гоноподия с правой стороны — II и сбоку правого грудного плавничка — III (по Hubbs, 1955). Пояснения в тексте.

оказывается в области основания правого грудного плавника самца. В результате верхушка гоноподия приходит в контакт с областью полового отверстия, приспособленного для приема гоноподия и контакта с элементами основания грудного плавника.

У большинства пецилид строение и функция грудных плавников в процессе копуляции проще. При повороте гоноподия вправо или влево соответствующий грудной плавник поворачивается вперед, навстречу эректированному гоноподию. При этом он поддерживает гоноподий, направленный вперед и чуть в сторону, покрывает желоб в основании гоноподия, создавая замкнутый путь для спермоцейгм, и выполняет роль дополнительной части механизма эякуляции.

Опыты с двумя видами меченосцев показали, что удаление обоих грудных плавничков приводит к нарушению процесса копуляции и делает невозможным осеменение (Clark et al., 1954).

Перемещение лучей гоноподия в процессе его поворота и образования желоба для спермоцейгм ведет к изменениям в расположении элементов кончика копулятивного органа: зубцов, отростка, лопасти, крючка и колючек (Rosen, Gordon, 1953), способствующих проникновению и закреплению гоноподия в теле самки. Изучение фотограмм акта копуляции у гуппи и меченосцев *X. helleri* и *X. maculatus* (Rosen, Gordon, 1953; Clark et al., 1954) показало, что в самку вводится только кончик гоноподия. У меченосцев он состоит из терминальных элементов передней и задней ветви четвертого луча, у гуппи и у других представителей трибы *Poeciliini* содержит элементы всех трех лучей, участвующих в формировании копулятивного органа. У видов из родов *Heterandria* и *Pseudoxiphophorus* в наружные гениталии самки вводится, по-видимому, лишь единственный хорошо развитый концевой членик передней ветви четвертого луча.

Закрепление гоноподия в гениталиях самки осуществляется у разных видов пецилид с помощью комплекса крючкообразных и шипообразных структур. Эксперименты по ампутации кончика гоноподия и отдельных его элементов у меченосца *X. maculatus* (Clark et al., 1954) и гуппи (Sengün, 1949; Clark, Agonson, 1951) свидетельствуют о неодинаковой роли составных частей аппарата закрепления гоноподия в гениталиях самки у исследованных видов. Для нормальной копуляции меченосцу необходимо наличие как зубцов, так и крючка (см. обозначения на рис. 22). Ампутация того или иного элемента делает копуляцию невозможной, хотя половая активность самцов возрастает: удлиняются акты сближения и уве-

личивается число попыток копулировать. Удаление зубцов на кончике гоноподия у гуппи не препятствует успешной копуляции. Следует отметить, что у многих видов трибы *Poeciliini*, к которым относится и гуппи, зубцы на гоноподии могут в норме вообще отсутствовать (Clark et al., 1954).

Утраченные дистальные элементы гоноподия способны, хотя и в несколько уродливой форме, регенерировать за счет разрастания составляющих его лучей. В результате нормальное функционирование копулятивного органа восстанавливается (Sengün, 1949).

С помощью аппарата закрепления осуществляется довольно прочный контакт копулирующих партнеров, о чем свидетельствуют случаи кровотечений в области полового отверстия у некоторых самок после высвобождения гоноподия в результате явного усилия (рывка) самца в момент прерывания акта копуляции (Clark et al., 1954). Это же подтверждают и прямые исследования повреждений, которые остаются на стенках мочеполювого синуса у самок меченосца (Peters, Mäner, 1964).

Ряд работ посвящен исследованию изменений, которые происходят в наружных гениталиях самки в результате коитуса. Некоторые авторы (Philippi, 1908; Clark et al., 1954) полагают, что дистальный конец яйцевода открывается самопроизвольно с наступлением половозрелости самки. Однако имеются сведения, что половое отверстие в норме зарастает, закрывается соединительнотканной пленкой, которая прорывается кончиком гоноподия в момент копуляции (Langer, 1913; Weishaupt, 1925; Friess, 1933; Peters, Mäner, 1964), затем вновь зарубцовывается и прорывается в момент рождения эмбрионов. Так, у самок меченосца *X. helleri* (Peters, Mäner, 1964) окончание яйцевода закрыто двумя слоями ткани полового сосочка. При копуляции кончик гоноподия вводится примерно на 1,2 мм в мочеполювой синус и прорывает отверстие в яйцевод. Концевые сегменты гоноподия (зубцы и крючок) закрепляются в задней части стенки урогенитального синуса самки, в результате чего достигается прочный контакт копулирующих партнеров. Через проделанное гоноподием отверстие спермоцейгма попадает непосредственно в дистальный отдел яйцевода, распадаясь здесь на отдельные спермии. В течение последующих девяти суток после копуляции окончание яйцевода вновь зарастает.

Относительная длина гоноподия у представителей разных групп пецилид значительно варьирует. К. Реган (Regan, 1913a) полагал, что она каким-то образом зависит от характера нереста и возрастает у видов, самки которых проявляют большую строптивость и менее доступны для преследующих их

самцов. Эта точка зрения вызвала возражения у некоторых исследователей (Rosen, Gordon, 1953). Не было также установлено и какой-либо закономерной связи между длиной гоноподия и общей конституцией самца. С другой стороны, изученные виды пецилид удалось разделить на две группы. К первой отнесены виды, которые составляют естественную в систематическом отношении совокупность, ко второй — виды, находящиеся в разной степени родства (Rosen, Gordon, 1953). Первая группа объединяет трибы *Xiphophorini*, *Paphorini*, *Poeciliini* и подсемейство *Alfarinae*. Длина гоноподия у них равна, примерно, 25% длины тела самца. Вторая группа включает виды из подсемейств *Gambusiinae*, *Poeciliopsinae*, *Xenodexiinae*, *Tomeurinae*. Гоноподий у них составляет около 50—70% от длины тела. Увеличение длины гоноподия сопровождается обычно уменьшением относительного размера грудных плавников (Rosen, Gordon, 1953).

Как показали исследования (Rosen, Gordon, 1961), у пецилид с коротким гоноподием он в большинстве случаев билатерально симметричен и может поворачиваться вправо и влево, образуя частично или полностью замкнутую трубку. У этих видов эволюция приспособлений к успешной копуляции сопровождалась развитием дополнительных билатерально расположенных структур и тактильных органов, помогающих стабилизировать эректированный гоноподий в нужном положении. Копуляция у них осуществляется обычно с неподвижной самкой и сопровождается тесным сближением партнеров. Сигнальной системой, останавливающей самку в момент копуляции, может служить особым образом локализованная вторичная половая окраска самца.

У видов с длинным гоноподием наблюдается склонность к формированию на одной из его сторон постоянного желоба. Это приводит к образованию эффективной системы проведения сперматофоров по замкнутому каналу копулятивного органа и к развитию способности у таких видов пецилид копулировать с самкой, приблизившись к ней только с одной определенной стороны. Эволюция органов совокупления в сторону их удлинения приводит к тому, что самцы приобретают возможность в период копуляции осуществлять эффективный визуальный контроль за гоноподием. Это позволяет им осеменить самку, находящуюся в движении.

Чрезвычайно своеобразно устроен совокупительный орган у самцов мелких солоноватоводных и пресноводных икромечущих рыбок из отряда *Phallostethiformes*, обитающих в Юго-Восточной Азии и на Индо-Малайском архипелаге. О систематическом положении этих рыб среди отрядов костистых до

сих пор нет единого мнения (Regan, 1916; Берг, 1940, 1955; Hubbs, 1950; Никольский, 1950). Копулятивные органы расположены у них на груди, с нижней стороны головы (см. рис. 25, В), и образованы модифицированными элементами скелета плечевого пояса и первой пары ребер.

Впервые анатомическое строение, мускулатуру и скелет копулятивного органа — приапиа (*priapium*) у представителей родов *Phallostethus* и *Neostethus* описал К. Риган (Regan, 1913b, 1916). Эти и последующие исследования (Bailey, 1936; Берг, 1940, 1955) показали, что, несмотря на общность элементов, составляющих приапиа у видов *Phallostethiformes*, вариации в его строении у представителей разных видов этих рыбок шире, чем различия в строении птеригоподия у видов из подклассов пластиножаберных и цельноголовых.

У *Phallostethus smithi* (рис. 28) осевая кость (3) приапиа поддерживается спереди *cleithrum* плечевого пояса, а сзади — приапиальными ребрами (6) и *antepleural cartilago*. Сзади за осевой косточкой расположены ктенактиний (12) и несколько добавочных косточек (9, 10, 15). У *Neostethus lankesteri* ктенактиний вытянут в длину, хорошо подвижен и доходит вперед до вертикали глаза. Добавочные косточки связаны железистой бороздкой, проходящей по приапиауму, и поддерживают половой сосочек. В передней части приапиаума находится длинный изогнутый токсактиний (1), отсутствующий у *Neostethus*.

К. Риган (Regan, 1916) полагает, что у *Phallostethus* длинный токсактиний служит для удержания самки при спаривании либо захватывается последней в рот, а заостренное окончание ктенактиния способствует закреплению приапиаума в области полового отверстия самки, которое располагается, как и у самца, на груди. Таким образом, половой сосочек самца оказывается в непосредственной близости от полового отверстия самки. Система мускулов служит для поворота вперед окончания приапиаума.

Из-за отсутствия непосредственных наблюдений за нерестом роль отдельных элементов приапиаума остается неисследованной. Полагают (Regan, 1916), что у *Phallostethiformes* коитуса может вообще не быть. Спермацейгмы, выводимые по железистой канавке и эякулируемые через выводную канавку, могут прилипать к телу самки в области полового отверстия и засасываться в яйцеводы в момент расслабления мускулатуры и раскрытия отверстия. Не исключено также, что, как и у *Horaichthys setnai* (Kulkarni, 1940) (см. выше), осеменение икры осуществляется спермиями из прикрепившихся в области полового отверстия самки спермоцейгм в момент откладывания яиц.

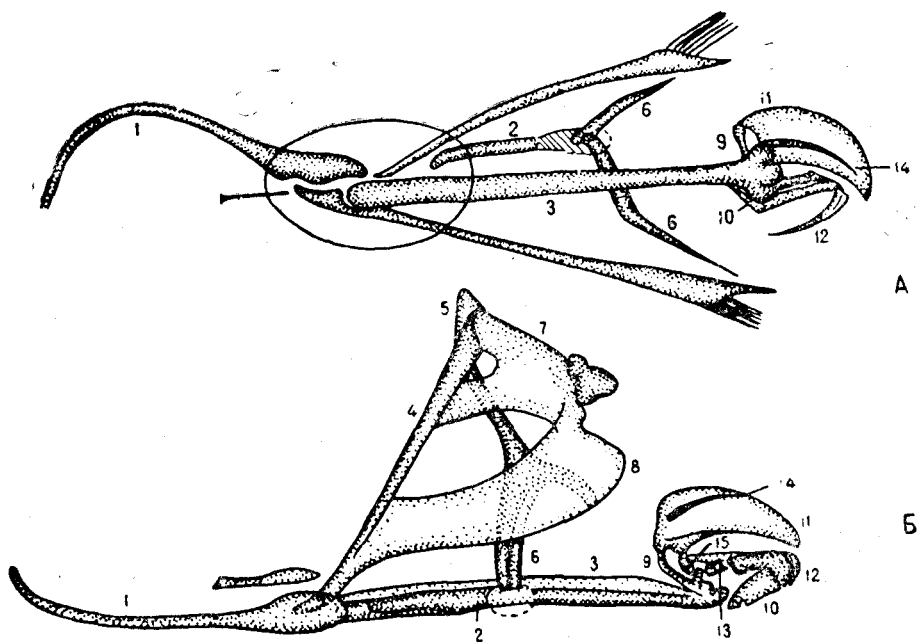


Рис. 28. Скелет приапиума *Phenacostethus smithi* (по Bailey, 1936).
 А — вид сбоку, Б — вид с брюшной стороны.
 1 — токсактиний, 2 — антеплевральная кость, 3 — осевая кость, 4 — cleithrum, 5 — supracleithrum, 6 — приапилльные ребра, 7 — лопатка, 8 — кораконд, 9 — basipenial, 10 — anterior infrasulcar, 11 — папиллярная кость, 12 — ктенактиний, 13 — крючковидный отросток, 14 — пениальная кость, 15 — приапиллярная кость.

Как и у некоторых карпозубых, у самок *Phallostethiformes* половое отверстие может быть расположено ближе к правой или левой половине туловища. Следовательно, нерест у них возможен лишь с самцом, половой сосочек у которого повернут соответственно в правую или левую сторону.

В отличие от К. Ригана (Regan, 1916), который относил ряд элементов приапиума к новообразованиям, Аурих (Aurich, 1937) считает, что они являются преобразованными частями брюшных плавничков, отсутствующих у самок, но имеющих у неполовозрелых самцов *Phallostethiformes*. Это, очевидно, сближает приапиум с птеригоподием пластиножаберных и цельноголовых.

У представителей семейства *Goodeidae* из группы карпозубых вместо гоноподия у самцов развивается особое мускуль-

ное образование — псевдопенис (*pseudo-penis*) (Mohsen, 1965). Мускулистое тело псевдопениса охватывает окончание мочеточника и расширенного в этом отделе семяпровода, стенки которого снабжены многочисленными ворсинками. Вероятно, у рыб с такими копулятивными органами может иметь место настоящая эрекция.

Б. Эгерт (Eggert, 1931) полагает, что у яйцекладущих представителей рода *Boleophthalmus* и живородящих видов рода *Periophthalmus* (семейство бычков-прыгунов *Periophthalmidae*) половые сосочки играют роль копулятивных органов, способных приходить в состояние эрекции в результате заполнения кровью полостей в их соединительнотканном покрове.

Очень разнообразны по величине и форме половые сосочки у многочисленных представителей подотряда *Cottoidei*. У этих рыб отмечены широкие вариации в способах размножения — от внешнего осеменения икры, например у *Cottus bairdii*, *C. asper* (Savage, 1963), *Leptocottus armatus* (Jones, 1962), до яйцеживорождения у *Clinocottus analis*, *C. recalvus* (Hubbs, 1966) и живорождения у байкальских голомянок (семейство *Comphoridae*) и некоторых морских окуней (Сорокин, 1958, 1964; Moser, 1967а, и др.).

Доказать применение мочеполовых сосочков в качестве копулятивного органа при внутреннем осеменении удалось сравнительно недавно на примере морских бычков *Clinocottus recalvus* и *Olygocottus snyderi* (Morris, 1952, 1956). Имеется также описание копуляции у бычка *Synchirus gilla* (Kresja, 1964), самцы которого обладают развитым псевдопенисом (см. рис. 25, А). При копуляции самец, изгибаясь вокруг самки, удерживает ее с помощью нижней челюсти и вводит эректированный копулятивный орган в мочеполовое отверстие.

Удлиненным мочеполовым сосочком обладают самцы голомянок (Коряков, 1964) и многих видов морских бычков (Hubbs, 1966). Однако внутреннее осеменение свойственно, видимо, и некоторым видам с небольшими половыми сосочками, например *Orthonpias triakis*. От изолированных самок этого вида удалось получать оплодотворенную икру (Volin, 1941).

Группа *Cottoidei*, как и многие карпозубые, несомненно, представляет большой интерес для исследователей, изучающих эволюцию приспособлений, связанных с переходом от наружного осеменения к внутреннему, в том числе и эволюцию органов совокупления.

СПЕРМАТОГЕНЕЗ

Исследования тонкого строения семенников и процесса сперматогенеза у рыб охватывают широкий круг проблем от происхождения новых генераций половых клеток и цикличности гаметогенеза до влияния внешних и внутренних (гормональных) факторов на этот процесс.

Уже в ранних работах по сперматогенезу у пластиножаберных, (Hermann, 1882; Jensen, 1883; Swaen, Masquelin, 1883; Moore, 1895; Rawitz, 1899; Stephan, 1904), цельноголовых (Stephan, 1903) и костистых (Rathke, 1824; Brock, 1878; Jungersen, 1889; Felix, 1906) были установлены основные особенности внутреннего строения семенников рыб и исследованы некоторые специальные стороны процесса формирования мужских половых клеток и морфологии соматических элементов гонады.

Х. Ратке (Rathke, 1824), проанализировав особенности гистологического строения семенников у нескольких десятков видов рыб, впервые попытался дать схему развития семяпроизводящих частей гонады. Эта схема, безусловно, требует дальнейшей разработки и уточнения, вместе с тем она свидетельствует о том, что рыбы относятся к группе животных, на которой можно проследить многие особенности эволюции внутренней архитектоники мужских гонад от образований «фолликулярного» типа до семенников, снабженных примитивно устроенными семенными трубочками — прототипами семенных канальцев высших позвоночных.

Для костистых и некоторых других групп рыб принято деление семенников на два типа (Brock, 1878): ацинозный, или циприноидный, который впервые описан для карповых, и радиальный, или перкоидный, впервые обнаруженный у окуневых (рис. 29).

К циприноидному типу относятся семенники карповых (семейство *Cyprinidae*), осетровых (семейство *Acipenseridae*), лососевых (семейство *Salmonidae*), сельдевых (семейство *Clupeidae*), щуковых (семейство *Esocidae*) и сомовых (семейство *Siluridae*). Семенные каналцы у них берут начало у поверхности гонады. Многократно ветвясь и извиваясь, они направляются к общему выводному протоку, расположенному на медиальном краю семенника. На поперечном срезе такие гонады имеют обычно вид округлых образований, которые состоят из многочисленных попавших на срез участков извитых каналцев разной длины и формы (рис. 29, I).

Перкоидный тип семенников распространен менее широко и описан у окунеобразных (отряд *Perciformes*), колюшковых (семейство *Gasterosteidae*) и некоторых других видов. Гонады этих рыб имеют на поперечном срезе трехгранную форму. Слабо извитые каналцы радиально сходятся от периферии гонады к выводному протоку, расположенному в глубине половой железы, ближе к ее дорсальной поверхности (рис. 29, II).

Структурные образования, внутри которых происходит созревание семенных клеток и по которым они затем излива-

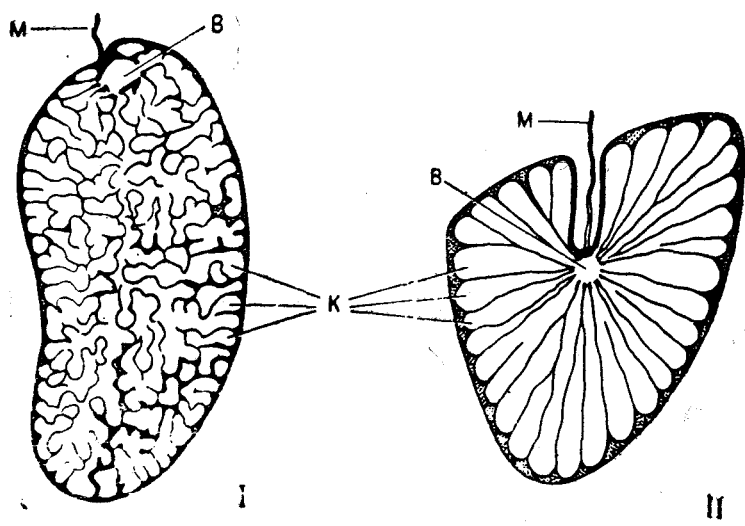


Рис. 29. Типы строения семенников у костистых рыб (по Сакун, Буцкой, 1963).

I — циприноидный, II — перкоидный тип.

M — мезорхий, K — семенные каналцы, B — общий выводной проток.

ются в общий выводной проток, в разных работах названы по-разному: *lobules* — у американского окуня *Perca flavescens* (Turner, 1919), *tubules* — у бычка *Cottus bairdii* (Hann, 1927), *canals* — у девятиглазой колюшки *Pungitius pungitius* (Oordt, 1923), *crypts* — у лосося *Salmo salar* (Jones, 1940). В отечественных работах их обычно называют лопастями, семенными ампулами, дольками или канальцами (Кулаев, 1927, 1939; Буцкая, 1966, и др.). Оболочка семенника, стенки семенных канальцев и межканальцевая ткань состоят из негерминативных элементов, образующих строуму гонады. Как и половые клетки, большинство из этих элементов претерпевают изменения на протяжении полового цикла. Каждый такой цикл или волна сперматогенеза начинается с размножения половых клеток, составляющих исходный фонд для образования зрелых спермиев.

II. 1. Происхождение генераций половых клеток

Проблема происхождения фонда зачатковых клеток, размножение которых приводит к формированию зрелых яиц и спермиев, распадается на две взаимосвязанные части. Первая включает вопросы преемственности между заселяющими половые валики эмбрионов рыб гонocyтами и дефинитивными половыми клетками. Для полициклических видов, кроме того, возникает необходимость установить источник периодически повторяющихся волн гаметогенеза.

Мнению о полной преемственности между первичными, мигрирующими в область формирующейся гонады, и дефинитивными половыми клетками (Beard, 1902b; Woods, 1902; Dodds, 1910; Allen, 1911; Bachmann, 1914; Richards, Thompson, 1921; Hann, 1927; Bennington, 1936; Dildine, 1936; Moore, 1937; Johnston, 1951; Mahon, Hoar, 1956; Gamo, 1961; Vivien, 1964; Вивьен, 1968) противопоставляется точка зрения о частичной или полной резорбции первых в эмбриональной гонаде у рыб и замещении их половыми клетками, которые берут начало от элементов строумы развивающейся железы и окружающих клеток перитонеального эпителия (Kolesnikow, 1878; Ihering, 1883; Hoffmann, 1886; Rabl, 1896; Fedorow, 1907; Essenberg, 1923; Foley, 1927; Wolf, 1931; Иванов, 1953, Ashby, 1957; Персов, 1964, и др.).

При изучении более высокоорганизованных животных (Minz, 1960; Zuckerman, 1960; Пожидаев, 1967, и др.) большинство исследователей отмечают наличие прямой связи первичных половых клеток и половых клеток последующих генераций в развивающейся гонаде (Пожидаев, 1967; Светлов,

1968; Фалин, 1968). Что касается рыб, то здесь не удается прийти к однозначному решению проблемы. Предполагают, что у некоторых видов накопление фонда половых клеток в гонаде в период, предшествующий дифференцировке пола, идет за счет двух источников: первичных половых клеток и преобразующихся клеток герминативного эпителия. Так, Г. М. Персов (1969), например, определенно указывает на наличие обоих путей возникновения зачатковых клеток у осетровых, полагая, однако, что включение второго источника не является, видимо, обязательным и может вызываться исключительными обстоятельствами. Об этом свидетельствуют, в частности, неудачные попытки обнаружить признаки трансформации клеток герминативного эпителия в половые клетки недифференцированной в сексуальном отношении гонады у нескольких изученных им видов проходных лососей из родов *Salmo* и *Oncorhynchus*. Г. М. Персов расценивает второй путь накопления фонда половых клеток «как эволюционное приобретение, расширяющее лабильность процесса развития воспроизводительной системы» (Персов, 1969, стр. 41).

Пополнение запасов половых клеток у половозрелых самцов на протяжении соответствующего цикла гаметогенеза в большинстве случаев описывается как интенсивный процесс митотических делений покоящихся клеток, которые постоянно присутствуют в стенках семенных трубочек, являются прямыми потомками первичных половых клеток и в определенный период активируются к дальнейшему развитию. Их называют покоящимися — *dormant germ-cells* (Hann, 1927), резервными — *reserve germ-cells* (Suzuki, 1939), остаточными — *resting germ-cells* (Jones, 1940; Weisel, 1943), остаточными зачатковыми семенными — *resting sperm mother cells* (Lehri, 1967; Rai, 1967) или зачатковыми (Кулаев, 1928, и др.). Каждое из названий характеризует одно из свойств этих клеток, которые являются одновременно и зачатковыми, и покоящимися, и остаточными, и резервными.

У бычка *Cottus bairdii* (Hann, 1927) бойцовой рыбки *Betta splendens* (Bennington, 1936), голяна *Phoxinus laevis* (Bullough, 1942), нерки *Oncorhynchus nerka* (Weisel, 1943), кефали *Mugil cephalus* (Stenger, 1959), речного окуня *Perca fluviatilis* (Кулаев, 1927), сома *Silurus glanis* (Кулаев, 1944) и у самцов некоторых других видов (Кулаев, 1939; Сакун, 1954а; Belsare, 1963; Shrivastava, 1967, и др.) зачатковые клетки находятся в стенках долек семенника или между ними и в соответствующий период сперматогенеза путем митотических делений формируют цисты.

У американского окуня *Perca flavescens* миграция зачат-

ковых клеток в гонаду происходит в период начала очередного цикла сперматогенеза из тяжа половых клеток (*cord of germ cells*), расположенного, видимо, вне семенника (Turner, 1919).

Миграция зачатковых клеток в дольки семенника в посленерестовый период описана для евдошки *Umbra limi* (Foley, 1926) и щуки (Lofts, Marshall, 1957). Для щуки локализация источника пополнения половых клеток не была установлена. У евдошки, как полагают (Foley, 1926), половые клетки мигрируют в семенник из области, расположенной вне гонады.

Во многих работах говорится о возможном происхождении половых клеток, если не первых, то, во всяком случае, последующих волн гаметогенеза за счет трансформации элементов «герминативного эпителия» в клетки, полностью или частично замещающие первичную линию половых клеток.

Так, Растоги (Rastogi, 1968с) считает, что у пресноводной угревидной рыбы *Amphipnous cuchia* зачатковые половые клетки формируются из интерстициальных, которые преобразуются из клеток стромы гонады.

У пластиножаберных (Fratini, 1953, и др.) и осетровых (Персов, 1947а) в некоторых случаях половые клетки и клетки Сертоли связывают единым происхождением, однако эта точка зрения опровергается другими исследованиями (Stanley, 1966).

Существовала теория о происхождении половых клеток у акул из гонотомов (Ruckert, 1892; Wijhe, 1899). Но чаще всего дополнительным, а то и единственным источником происхождения дефинитивных половых клеток в подобных случаях называют герминативный, или зародышевый, эпителий, т. е. покрывающий гонаду перитонеальный эпителий (MacLeod, 1881; Moore, 1895; Rawitz, 1899; Böhi, 1903/1904; Wolf, 1931; Bullough, 1939; Казанский, 1951, 1956; Кузьмин, 1957; Саун, 1959, и др.). Например, С. И. Кулаев (1927) у речного окуня наряду с генерацией половых клеток, берущих начало от покоящихся первичных сперматогоний, описывает линию клеток, которые происходят из элементов перитонеального эпителия, мигрирующих через толщу *tunica propria* в семенные дольки. Дуализм в происхождении дефинитивных половых клеток отмечается также у самок сырты *Vimba vimba* (Саун, 1959). Интересно, что у самцов этого вида, имеющих в течение всего полового цикла в стенках ампул большое количество сперматогоний различных генераций, образования половых клеток из соматических не наблюдается (Саун, 1954, 1959).

Учитывая принципиальную важность вопроса о возможности трансформации соматических клеток в половые, следует с большим вниманием отнестись к случаям положительного

решения этого вопроса и исследовать их методами, которые исключают возможность разного толкования получаемых результатов.

II. 2. Циклические изменения и стадии зрелости семенников

Большинство видов рыб размножается несколько раз в течение своей жизни. При этом у обитающих в умеренных и низких широтах наблюдается ясно выраженная сезонная цикличность в продуцировании зрелых половых клеток.

Развитие мужских половых клеток проходит через несколько стадий, которые охватывают период от начала размножения первичных половых клеток до формирования зрелых спермиев.

На первой стадии (размножения) происходит интенсивное митотическое деление крупных первичных сперматогониев, расположенных в стенах семенных канальцев или разбросанных среди фолликулярных клеток и клеток стромы семенника. Этот процесс приводит к образованию большого числа более мелких сперматогониев.

На определенном этапе развития сперматогонии вступают в стадию роста и с этого момента называются сперматоцитами I порядка. В это время в ядре сперматоцита происходят сложные преобразования, связанные с подготовкой к делениям созревания и придающие сперматоцитам I порядка черты, позволяющие легко отличить их от половых клеток других стадий (см. рис. 34, 2).

С наступлением стадии созревания каждый сперматоцит делится на два сперматоцита II порядка, а они, в свою очередь, производят по две сперматиды, которые вскоре вступают в стадию формирования и преобразуются в зрелые спермии.

II. 2. 1. Пластиножаберные рыбы

Из многочисленных работ по сперматогенезу у пластиножаберных, в которых рассматриваются вопросы формирования половых клеток, редукции хроматина и строения зрелых спермиев, в этом разделе будут освещены лишь те, которые затрагивают общие особенности строения и созревания элементов семенных фолликулов (Hallmann, 1840; Stannius, 1840; Hermann, 1882; Sabatier, 1895, 1896; Rawitz, 1899; Matthews, 1950; Fratini, 1953; Phillipson, 1955; Mellinger, 1965; Stanley, 1966; Hollstein, 1969). Строению и функционированию соматических элементов гонады отведен специальный раздел, а

особенности формирования и строения отдельных частей спермиев пластиножаберных и других групп рыб рассматриваются в последней главе.

С ростом рыбы увеличиваются размеры семенников. Процесс этот сопровождается их внутренней дифференцировкой, приводящей к образованию в гонаде у пластиножаберных зон семенных ампул или фолликулов, в которых сперматогониальные клетки проходят соответствующие фазы развития.

Внешне созревание семенных фолликулов выражается в постепенном увеличении их размеров. Так, у морского кота *Scyliorhinus caniculus* диаметр фолликулов на протяжении цикла сперматогенеза увеличивается с 40 до 340 мк (Mellinger, 1965).

Созревание массы спермиев совпадает по времени с периодом начала спаривания, после чего гонады вступают в фазу относительного покоя и дегенерации неуспевших созреть сперматоцитов. У *S. caniculus* процесс дегенерации длится 3—4 месяца, а весь цикл сперматогенеза — в течение года (Simpson, Wardle, 1967).

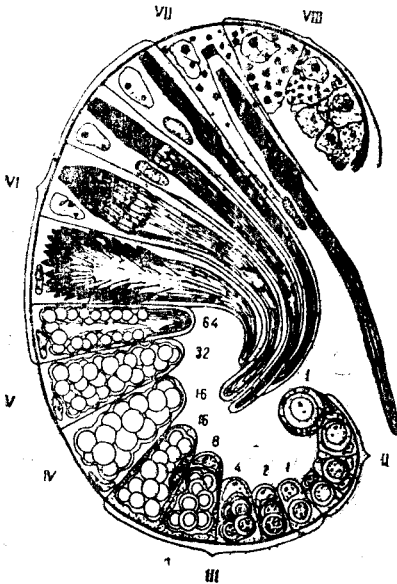
Сперматогониальные клетки образуют внутри каждого фолликула цисты. Половые клетки цисты происходят от одного единственного сперматогония, который окружается фолликулярной клеткой и претерпевает ряд последовательных делений, формируя клан из 64 сперматид (Swaen, Masquelein, 1883).

Ранее существовавшее мнение о том, что для формирования цисты сперматогоний объединяется с несколькими фолликулярными клетками (La Valette, 1878; Jensen, 1883), оказалось неверным. Исследования на *S. caniculus* и скате *Torpedo marmorata* (Stanley, 1966) показали, что семенной фолликул на ранних стадиях развития содержит комплект обособленных друг от друга фолликулярных клеток и сперматогониев. После периода митотических делений каждая фолликулярная клетка окружает один сперматогоний, образуя так называемую сперматоцисту, или сперматогемму. Сформированная новая субединица сохраняет целостность на протяжении шести последовательных делений половых клеток и образования сперматид, представляющих собой единый клан (рис. 30).

У пластиножаберных фолликулярные клетки гомологизируют с клетками Сертоли семенных трубочек высших позвоночных. Полагают, что они, как и у млекопитающих, формируют синцитий, или симпласт (Semper, 1875; Balbiani, 1879; Hermann, 1882; Sabatier, 1895, 1896; Stephan, 1902; Matthews, 1950; Fratini, 1953), т. е. сливаются в единый многоядерный слой.

Рис. 30. Схематическое изображение процесса развития отдельной сперматоцисты у акулы *Scyliorhinus caniculus* (по Stanley, 1966).

I — молодой сформированный семенной фолликул; II — период раздельной пролиферации сперматогония и фолликулярной клетки; III — период митотического деления сперматогония, окруженного фолликулярной клеткой (арабские цифры указывают число половых клеток внутри сперматоцисты); IV — стадия формирования 16 сперматозидов первого порядка; V — стадия образования 32 сперматозидов второго порядка; VI — последовательные этапы преобразования сперматид в спермии; VII — момент высвобождения клана спермиев из сперматоцисты; VIII — дегенерация соматических элементов опустевшего фолликула.



Х. Станлей (Stanley, 1966) не обнаружил признаков образования синцития клетками Сертоли у исследованных им *S. caniculus* и *T. marmorata*. Он указывает также и на другие отличия клеток Сертоли пластиножаберных от гомологичных им образований у высших позвоночных. В частности, у пластиножаберных клетки Сертоли вступают в тесный контакт с половыми на сравнительно поздних этапах сперматогенеза. Каждая из них взаимодействует только с одним поколением сперматогониальных клеток и дегенерирует после выхода зрелых спермиев из фолликула в просвет семенного канала.

Клетки Сертоли являются проводниками питательных веществ из кровяного русла к дифференцирующимся внутри сперматоцисты половым клеткам. У видов пластиножаберных, не имеющих в интерстициуме клеток Лейдига, они, видимо, в определенный период сперматогониального цикла принимают функцию секреции стероидных гормонов (Holstein, 1969).

Между половыми клетками внутри сперматоцисты у *S. caniculus*, *T. marmorata* (Stanley, 1966) и у колючей акулы *Squalus acanthias* (Holstein, 1969) формируются цитоплазматические тяжи, аналогичные межклеточным мостикам, найденным в семенниках у некоторых групп животных (Fawcett et al., 1959; Gordos, Zamboni, 1969; Longo, Anderson, 1969; Bruslé,

1970; Ruby et al., 1970; Zemjanis, 1970). Полагают, что с помощью этих образований выводятся продукты обмена и осуществляется равномерное распределение поступающих в сперматоцисту питательных веществ между расположенными в ней сперматогонияльными клетками.

II. 2. 2. Цельноголовые рыбы

Сравнительно немногочисленные гистологические исследования семенников (Mazza, 1895) и описания строения мочеполовой системы у химер (Costa, 1850; Leydig, 1851; Stanley, 1963) позволяют лишь в самых общих чертах представить картину сперматогенеза у этой группы рыб.

После ряда митотических делений гонияльные и сертолиево-клетки начинают группироваться, образуя вблизи герминативного выступа семенника (см. рис. 8. II—IV) зону молодых ампул или фолликулов (Stanley, 1963). На рис. 8 стрелками показаны пути постепенного перемещения созревающих ампул в зону сперматид (ЗС), созревающих спермиев (ЗЗ) и далее — в зону дегенерирующих ампул (ЗД).

Мелкие ядра клеток Сертоли формируют слой вокруг просвета молодой ампулы, а более крупные ядра гониев — на ее периферии. Количество тех и других клеток примерно одинаковое. Вслед за этим начинается интенсивное митотическое деление сперматогоний, и толщина составляемого ими слоя увеличивается в три-четыре раза. Одновременно ядра клеток Сертоли, мигрируя между ядрами сперматогоний, занимают свое окончательное положение на периферии ампулы, стенки которой одеваются тонким слоем коллагеновой ткани.

Редукционное и следующее за ним эквационное деление сперматоцитов происходит синхронно внутри каждой ампулы. Образующиеся сперматиды лежат в них группами, каждая из которых представляет, видимо, собрание потомков одного единственного сперматогония, окружена сильно разросшейся клеткой Сертоли и образует сперматоцисту.

Формирующиеся спермии тесно сближены друг с другом внутри сперматоцисты и ориентированы удлиненными спирально закрученными головками к периферии, а хвостами — к просвету ампулы.

II. 2. 3. Двоякодышащие рыбы

У протоптеруса *Protopterus annectens* сперматоциты I порядка имеют размеры 22—25 мк (ядро 7—20 мк) (Boisson, 1963; Boisson et al., 1967a). В цитоплазме находятся много-

численные палочковидные митохондрии длиной 2—3 мк и шириной 0,2—0,35 мк. Они группируются вокруг комплекса, образуемого аппаратом Гольджи и центросомой.

Сперматоциты II порядка отличаются большим количеством цитоплазматических трубочек и менее осмиофильной цитоплазмой.

Сперматиды относительно крупные: диаметр оболочки равен 10—12 мк (Boisson, 1963), 12—15 мк (Boisson et al., 1967a), ядра — 6,5—9 мк.

Процесс преобразования сперматид сопровождается дифференцировкой отдельных органоидов половых клеток (Parker, 1888; Boisson, 1963; Boisson, Mattei, 1965; Boisson et al., 1967a) и приводит к формированию спермиев с длинной копьевидной головкой, снабженной акросомным комплексом и двумя хвостовыми жгутиками.

У *Lepidosiren paradoxa* в результате последовательных митотических делений сперматогониев ядра их уменьшаются в среднем с 30 до 17 мк. В этот период нередко образуются полиморфные ядра. Отмечается заметный рост сперматоцитов I порядка, вследствие чего дефинитивные размеры их в среднем в три раза превышают размеры сперматогониев последних делений (Agar, 1911, 1912). Фаза покоя между двумя делениями созревания не выражена.

В цитируемых работах по сперматогенезу у *L. paradoxa* детально описано поведение хромосом на всех этапах полового цикла.

II. 2. 4. Кистеперые рыбы

Сперматогенез у *Latimeria chalumnae* имеет много общего с аналогичным процессом у пластиножаберных (Tuzet, Millot, 1959).

Зрелый семенник состоит у латимерии из многочисленных плотно прижатых друг к другу семенных канальцев. Сперматогонии имеют размеры 10—10,5 мк и снабжены крупными ядрами диаметром около 7 мк. Сперматоциты I порядка несколько мельче сперматогоний. Диаметр их равен в среднем около 8 мк. Шаровидное ядро (5,5—6 мк) содержит плотную сеть хроматина. Ядра сперматоцитов II порядка в период покоя имеют размеры около 4 мк.

На протяжении всего развития сперматоциты группируются вокруг клеток Сертоли, осуществляющих, видимо, функцию питания размножающихся и дифференцирующихся половых клеток.

В процессе преобразования сперматид в сперматозоиды пучки созревающих половых клеток внедряются акросомной частью своих удлинённых головок в протоплазму сертолиевых клеток (рис. 31, *м*), которые к этому времени заметно увеличиваются в размерах, достигая 40 $\mu\text{к}$ в диаметре, и содержат крупное (15—16 $\mu\text{к}$) неправильной формы ядро, окруженное светлой протоплазмой. Клетки Сертоли с прикрепленными к ним пучками сперматид располагаются в центральной части просвета семенных канальцев. Близкие к стадии полного превращения в сперматозоиды сперматиды отрываются от клеток Сертоли и завершающий период созревания проходят в семяпроводе, куда выносятся и сертолиевы клетки, видимо, подвергаясь здесь деструкции.

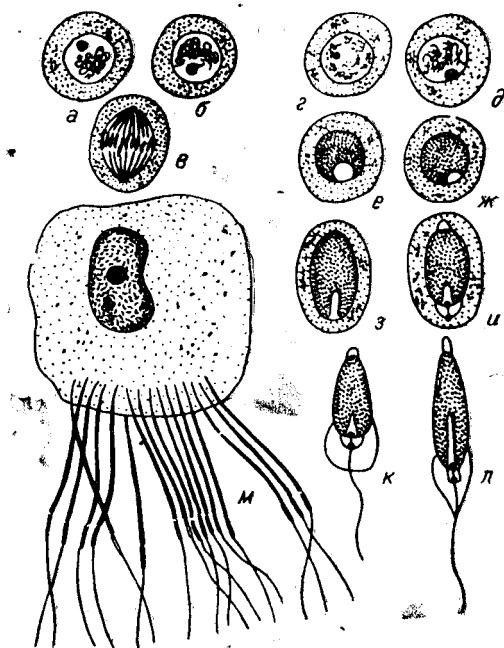


Рис. 31. Сперматогенез у латимерии *Latimeria chalumnae* (по Tuzet, Millot, 1959).

а и *б* — сперматоциты второго порядка; *в* — метафаза второго деления созревания; *г*, *д*, *е*, *ж*, *з*, *и*, *к*, *л* — последовательные стадии преобразования сперматиды; *м* — сперматиды, связанные с клеткой Сертоли.

11. 2. 5. Хрящевые ганоиды

У осетровых семенные канальцы образуются посредством слияния многочисленных семенных ампул, в которых сперматогонияльные клетки проходят развитие вплоть до формирования спермиев, и семенники их относятся к ацинозному типу (Башмаков, 1917; Ольшванг, 1936; Персов, 1947 а, б; Вотинов, 1963; Шилов, 1964; Caloianu-Jordachel, 1967; Леманова, Нусенбаум, 1969).

В стенках ампул присутствуют крупные слабоокрашивающиеся клетки Сертоли с неясными очертаниями оболочка. В пристенном слое располагаются покоящиеся сперматогонии, которые составляют запасной фонд половых клеток, а также «догоняющие стадии» в виде делящихся сперматоцитов.

У сибирского осетра *Acipenser baeri* гонады четырехлетних самцов внешне еще не отличаются от яичников одновозрастных самок (Вотинов, 1963) и состоят из мощно развитой соединительной ткани и сравнительно небольшой герминативной части, занимающей место непосредственно под эпителием на латеральной стороне семенника. В этой части гонады располагаются лежащие поодиночке или группами из трех-пяти клеток сперматогонии. Диаметр их — около 9—10 мк, диаметр ядра — 7—8 мк. Постепенно группы сперматогониев и плотно прилежащие к ним клетки Сертоли формируют ампулы, которые объединяются затем в анастомозирующие между собой клеточные тяжи — семенные канальцы.

Начало очередной волны сперматогенеза характеризуется многократным митотическим делением сперматогониев, перемещением их в область просвета канальцев и превращением в сперматоциты I порядка. Последние отличаются от сперматогониев более крупными ядрами.

У сибирского осетра наблюдается значительная асинхронность сперматогенеза даже в цистах, входящих в состав одной ампулы, в то время как в каждой из цист половые клетки находятся на одинаковой стадии развития. Это, очевидно, связано с общностью их происхождения.

В процессе сперматогенеза диаметр канальцев увеличивается в несколько раз и интерстициальная ткань почти полностью вытесняется. На стадии образования спермиев стенки ампул лопаются и зрелые половые клетки изливаются в просвет канальцев.

Самцы севрюги и белуги заходят на нерест в реки со зрелыми или близкими к зрелости гонадами (Персов, 1947б;

Coloianu-Jordachel, 1965)¹. Сперма выводится порциями. Опустошение семенных канальцев сопровождается опадением, сжатием их стенок и усиленным развитием межуточной ткани.

Клетки Сертоли в этот период увеличиваются в размерах и принимают активное участие в резорбции остаточных спермиев. Одновременно в семенниках возникает новая волна сперматогенеза и формируются новые ампулы, содержащие сперматогонии генерации следующего нерестового сезона (Персов, 1947а).

В связи с тем, что осетровые затрачивают большое количество энергетических ресурсов на миграцию и нерест, у них широко распространено явление неежегодного нереста (Russow, 1957; Вотиннов, 1963; Будниченко, 1965; Кривобок, Тарковская, 1966). Время наступления повторного созревания зависит от длительности и характера нерестовых миграций. У белуги и осетра, которые в поисках нерестилищ совершают далекие миграции из моря в реки, перерыв между нерестами больший, чем у стерляди, мигрирующей только в пределах реки.

Перерыв между двумя нерестами возрастает с продвижением вида в низкие широты (Russow, 1957; Magnin, 1966), что, видимо, связано с укорочением периода вегетации у северных популяций (Kennedy, 1953).

У самцов перерыв между нерестами обычно короче, чем у самок. Это объясняется тем, что они затрачивают меньше энергетических веществ и воспроизводительная система у них быстрее восстанавливается к новому циклу (Magnin, 1966; Павлов, Елизаров, 1970, и др.). Например, у волжского осетра перерыв между нерестами у самок в среднем составляет 5—8, а у самцов — 4—6 лет (Будниченко, 1965). У обского осетра повторное включение в нерестовое стадо наблюдается у самок через 4, а у самцов — через 3 года (Вотиннов, 1963).

II. 2. 6. Костные ганоиды

Сведения о развитии гонад и сперматогенезе у костных ганоидов весьма ограничены (D'Ancona, 1955; Cartier, Magnin, 1967). По одним данным (D'Ancona, 1955), у ильной рыбы *Atia calva* половая принадлежность цитологически становится хорошо различимой при длине самок 145 мм и самцов—240 мм, по другим (Cartier, Magnin, 1967) — соответственно при 221 и

¹ Обычно для осетровых применяют шестибальную шкалу стадий зрелости гонад (Трусов, 1964; Вотиннов, 1963), во многом сходную со шкалой, принятой для оценки степени зрелости половых желез у ряда костистых рыб.

236 мм. Половозрелости самцы достигают в среднем на год раньше самок, т. е. в возрасте четырех лет (Cartier, Magnin, 1967), после чего у них происходит циклические изменения гонад, связанные с ежегодным нерестом.

В период размножения (в мае — июне) наблюдается выведение спермы и освобождение ампул семенников. У отнерестившихся самцов стенки опустевших ампул содержат крупные сперматогиональные клетки. В июле и августе отмечается новая волна гаметогенеза, которая сопровождается интенсивным митотическим делением сперматогониев. К началу осени семенники содержат половые клетки на всех стадиях развития, включая небольшое количество сформированных спермиев. На протяжении конца лета и первых месяцев осени вес гонад постепенно возрастает и достигает максимума в октябре (Cartier, Magnin, 1967).

II. 2. 7. Костистые рыбы

Семенники костистых рыб не содержат перманентного эпителия, составляющие их семенные каналы, как и у других рыб, не гомологичны каналам млекопитающих (Craig-Bennet, 1931; Dodd, 1960; Zuckerman, 1962; Rai, 1965). У большинства из них каналы или дольки являются постоянными, хотя и сильно видоизменяющимися на протяжении полового цикла компонентами семенников. У сома *Silurus glanis* (Кулаев, 1944) и волжско-каспийских сельдей из рода *Caspialosa* (Иванов, Додзина, 1957) созревание спермиев происходит в разбросанных в толще семенника ампулах, которые образуют между собой временные связи (каналы) лишь в период выхода из них зрелых спермиев.

Размножающиеся сперматогонии формируют в стенках каналов цисты, или сперматогеммы. В пределах каждой цисты половые клетки находятся на одинаковой стадии развития, так как являются потомками одной сперматогиональной клетки (Jungersen, 1889; Friess, 1933; Henderson, 1962; Саун, Буцкая, 1963; Stanley et al., 1965; Ahsan, 1966a) и образуют как бы единый клан, семью.

Количество половых клеток, составляющих цисту, зависит от интенсивности митотических делений первичных сперматогоний. У разных видов костистых число последовательных делений сперматогоний, приводящих к образованию сперматоцитов I порядка различно: у американского окуня *Perca flavescens* — 5—6 (Turner, 1919), у гамбузии *Gambusia holbrooki* — 10—12 (Geiser, 1924), у евдошки *Umbra limi* и морского окуня *Sebastes paucispinis* — около 6 (Foley, 1926; Moser, 1967).

Размеры цист и канальцев, или ампул, на протяжении цикла сперматогенеза постепенно изменяются. Так, у гольца *Salvelinus fontinalis* диаметр канальцев увеличивается с 50—80 мк на стадии начала волны сперматогенеза (деления сперматогоний и формирования сперматоцитов I порядка) до 200 мк в период достижения самцом функциональной зрелости (Henderson, 1962). У серебряного карася *Carassius auratus*, кроме того, с возрастом производителей изменяется средний размер и форма семенных ампул (Статова, 1966).

Разрушение стенок цист начинается на стадии образования сперматоцитов II порядка (Swagup, 1959) или сперматид (Shrivastava, 1967). Сформированные спермии постепенно вытесняются в просвет канальцев и находятся здесь вплоть до начала их выведения.

Первичные сперматогонии, являющиеся прямыми потомками размножающихся первичных половых клеток, обычно несколько мельче последних (табл. 2), размер их у разных видов колеблется в пределах от 9 до 26 мк (ядро 7—14 мк).

Быстро следующие одно за другим митотические деления приводят к заметному измельчению сперматогоний и их ядер. У американского окуня размеры сперматогоний уменьшаются примерно в 3 раза (Turner, 1919), у гамбузии — в 8 (Geiser, 1924), у евдошки — в 3—6 (Foley, 1926), у бычка *Gobius pagannellus* — в 3 (Stanley et al., 1965), у плотвы — в 1,3 (Кулаев, 1939), у сырты — в 2—3 раза (Саун, 1959). У морского окуня (см. табл. 2) ядро сперматогониев уменьшается в 1,7 раза (Moser, 1967).

Интенсивное деление первичных половых клеток у эмбрионов и сперматогониев у взрослых рыб часто сопровождается широкой изменчивостью конфигурации их ядер, появлением «фрагментированных» (Böhi, 1903/1904), «лопастных» (Essenberg, 1923; Goodrich et al., 1934) или «полиморфных» (Персов, 1959, 1966; Саун, 1959, 1964) ядер. Полагают (Персов, 1959, 1966, 1969), что увеличение поверхности полиморфных ядер связано с интенсификацией обменных процессов в период бурного размножения половых клеток. Так, среди исследованных проходных лососевых рыб наибольший процент гониев с полиморфными ядрами наблюдался у семги *Salmo salar*, наименьший — у горбуши *Oncorhynchus gorbusha*. Это можно объяснить более активным течением гаметогенеза у семги в период пребывания ее молоди в реке и на последующих этапах онтогенеза (Персов, 1966).

Полиморфия ядер связана, видимо, с наличием у половых клеток особого способа деления (Nussbaum, 1880; Саун, 1964). У сырты *Vimba vimba* вспышка полиморфии ядер на-

Размеры половых клеток костистых рыб на различных стадиях сперматогониального цикла

Таблица 2

Отряд	Вид	Русское название	Диаметр, мк							Автор	
			первичных половых клеток	первичных сперматогоний	дефинитивных сперматогоний	сперматоцитов I порядка	сперматоцитов II порядка	сперматид	спермиев (головки)		
Clupeiformes	Salmo salar Coregonus peled	Лосось Пелядь	10,4—20,8	11—12 Ядро 9					2—2,5	1—1,5	Böhi, 1903/1904 Кузьмин, 1967; Shrivastava, 1967
Esociformes	Notopterus notopterus Esox lucius	Нотоптерус Щука		18—30 15							
Cypriniformes	Vimba vimba Cyprinus carpio Cyprinus carpio Rutilus rutilus	Сырть Карп Сазан Плотва	20—26 Ядро до 14	Ядро 10 14 Ядро 8	Ядро 4	6*		3	2	1,5—2,2 1,5	Lofts, Marshall, 1957; Lindroth, 1946 Сакун, 1959
				14 12,8 Ядро 9,6	9,6 Ядро 4,8—6,4	~3			~2	1,5—2 1,5 1,6	Кузьмин, 1957 Сакун, Буцкая, 1963 Кулаев, 1939
Cyprinodontiformes	Couesius plumbeus Fundulus heteroclitus	Ручьевой голавль Фундулюс	Ядро 7,2 9—12,8	Ядро 5,2	Ядро 4,5			3,5	2,7		
	Poecilia reticulata	Гуппи	13—19								Ahsan, 1966a Richards, Thompson, 1921
Perciformes	Sebastodes paucispinis Gobius paganellus	Морской окузь Бычок		13—15 Ядро 5—7 8,5—9,5	Ядро 3,5	2,5—3,5				1,3—4,2 1,5—2×2,5	Dildine, 1936; Гинзбург, 1968 Moser, 1967
Pleuronectiformes Gasterosteiformes	Pleuronectes platessa Gasterosteus aculeatus	Морская камбала Трехиглая колюшка		Ядро 6,0—7,3 Ядро 7					3,0	1,0×1,5	Stanley et al., 1965
					6 Ядро 4	6 12 Ядро 7				1,5	Barr, 1963 Craig-Bennet, 1931

* Для сперматоцитов I порядка и последующих стадий развития половых клеток приведены размеры ядра.

блюдается у ранних сперматогоний в посленерестовый период, когда фигуры митозов в половых клетках отсутствуют. Это позволило высказать мнение (Сакун, 1964), что плазмотомия является завершением amitotического деления сперматогоний, играющего, возможно, определенную роль в процессе быстрого восстановления генеративной ткани семенника. При этом вопрос о полноценности клеток, возникающих в результате такого деления, остается открытым.

Следующий период формирования сперматоцитов I порядка не всегда сопровождается увеличением размеров половых клеток. Например, у американского и морского окуней величина сперматоцитов практически не изменяется, а у плотвы и ручьевого голавля ядра сперматоцитов I порядка заметно мельче ядер сперматогониев (см. табл. 2). С другой стороны, у некоторых видов наблюдается ясно выраженная картина роста сперматоцитов I порядка, что оправдывает название этого этапа сперматогенеза («стадия роста»). У евдошки в этот период ядро становится больше на 15—20% (Foley, 1926). У трехиглой колюшки диаметр клеток увеличивается в 2, а ядра в 1,7 раза (Craig-Bennet, 1931), у бычка *G. paganellus* размеры клеток становятся больше в 2,5—3 раза (Stanley et al., 1965). У сырты диаметр ядра увеличивается в 1,5 раза (Сакун, 1959).

Наличие или отсутствие эффекта роста сперматоцитов I порядка зависит, вероятно, от продолжительности периода между образованием дефинитивных сперматогониев и превращением их в сперматоциты I порядка. Подготовка сперматоцитов I порядка к мейотическому делению связана с характерными преобразованиями структуры хроматиновых нитей в ядре половых клеток.

У гамбузии были выявлены лептотена, синаптена и пахитена в сперматоцитах I порядка, но не был обнаружен синизезис (Geiser, 1924). Тетрады у гамбузии имеют вид «открытых колец». У *Cottus bairdii* стадия синизезиса выявляется очень легко, но не обнаруживаются остальные стадии, найденные у гамбузии (Hann, 1927).

Наиболее подробно ядерные преобразования в сперматогониях, сперматоцитах и сперматиде исследованы у евдошки (Foley, 1926). На рис. 32 приведены основные стадии перестройки и поведения хромосом в процессе превращения сперматогонимальной клетки в спермий.

Общие закономерности прохождения половых циклов у самцов костистых рыб изучены достаточно хорошо. Вслед за работой Г. Юнгерсена (Jungersen, 1889), в которой были описаны некоторые стороны цикломорфоза половых клеток у ряда

костистых, появились исследования, в той или иной степени освещающие сезонные изменения строения гонад у представителей отрядов сельдеобразных (Jones, 1940; Weisel, 1943; Иванов, Додзина, 1957; Swarup, 1959; Henderson, 1962; Iles, 1964; Кузьмин, 1967; Shrivastava, 1967), шукообразных (Foley, 1926,

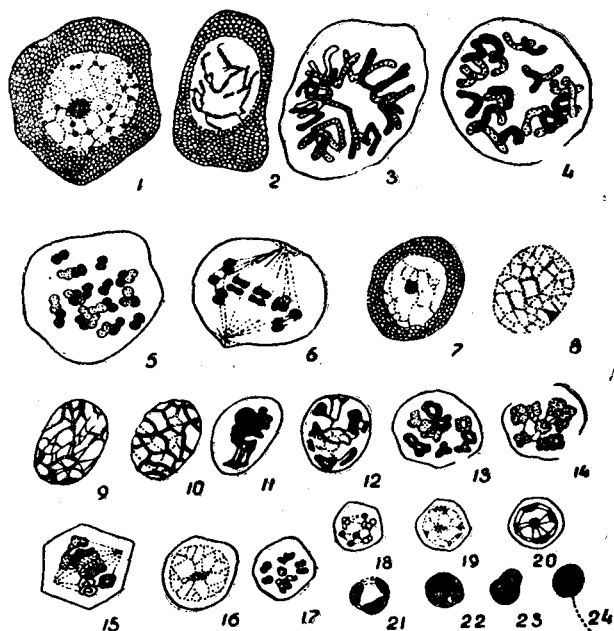


Рис. 32. Ядерные преобразования в сперматогониях клеток евдошки *Umbra limi* (по Foley, 1926).

1 — покоящийся сперматогоний с 21 хроматиновым тельцем, 2 — средняя спирема сперматогонияльной профаза (хроматин образует спирему в виде бус), 3 — сперматогонияльная метафаза, 4—5 — последовательные фазы трансверсального сжатия 22 хромосом в сперматогонияльной метафазе, 6 — ранняя сперматогонияльная анафаза, 7 — покоящийся сперматогоний после окончания митотических делений, 8 — лептотена, 9 — зиготена, 10 — пахитена, 11 — окончание синизиса и начало диакинеза, 12 — окончание распада синизиса и начало диакинеза и сжатие колец, 13 — диакинез и сжатие колец, 14 — метафаза сперматоцита I порядка (видны тетрады хромосом), 15 — ранняя анафаза сперматоцита I порядка, 16 — сперматоцит II порядка в покоящемся состоянии, 17 — ранняя метафаза сперматоцита II порядка (показано только 6 хромосом), 18 — анафаза сперматоцита II порядка (показано 11 унивалентных хромосом), 19 — покоящаяся сперматид, 20—24 — последовательные стадии преобразования сперматиды в спермий.

1927; Зайцев, 1955, 1964; Lofts, Marshall, 1957), карпообразных (Кулаев, 1928, 1939, 1944; Грязева, 1936; Bullough, 1939; Frederick, 1941; Ghosh, Kar, 1952; Кузьмин, 1957; Sathyanesan, 1959; Swarup, 1962/1963; Dragotoiu, 1963; Зайцев, 1964; Горбач, 1965; Rai, 1965; Khanna, Pant, 1966; Статова, 1966; Галактионова, 1967; Lehri, 1967), угреобразных (Rastogi, 1968a, c), карпозубых (Geiser, 1922; Oordt, 1925; Matthews, 1938; Turner, 1938; Billard, 1969a, b; De Felice, Rasch, 1969), трескообразных (Gokhale, 1957; Сорокин, 1960; Сорокин, Григорьев, 1968), окунеобразных (Turner, 1919; Hann, 1927; Кулаев, 1927; James, 1946; Weisel, 1949; Magnusson, 1953; Сорокин, 1958, 1964, 1967; Moser, 1967; Лисовенко, 1969), камбалообразных (Honma, Tamura, 1962; Barr, 1963), колюшкообразных (Oordt, 1924; Craig-Bennet, 1931; Swarup, 1958; Ruby, Mc Millan, 1970), кефалеобразных (Stenger, 1959) и некоторых других.

У большинства костистых годово́й цикл сперматогенеза довольно отчетливо разделяется на стадии или этапы. Предлагаемые в различных работах «шкалы зрелости», основанные на попытке связать периодичность процесса сперматогенеза с изменениями внешнего вида гонад, в значительной мере отличаются друг от друга. Это объясняется не только видовыми особенностями гаметогенеза у исследуемых объектов, но и различием в признаках, которые принимаются их составителями в качестве показателей перехода от одной стадии зрелости к другой. Более подробные сведения по этим вопросам можно найти в работах С. И. Кулаева (1927, 1939) и П. А. Дрягина (1952), где приводится список соответствующей литературы.

В случаях, когда отдельные фазы сперматогенеза у костистых четко разграничены и не происходит взаимного наложения фаз, весь цикл подразделяют обычно на шесть стадий. О. Ф. Сакун и Н. А. Буцкая (1963) характеризуют эти стадии следующим образом.

I стадия свойственна неполовозрелым рыбам. Гонады имеют вид тонких бесцветных или бледно-розовых тяжей. Герминативная часть их представлена крупными сперматогониями.

II стадия (рис. 33) отличается интенсивным размножением сперматогониев. В результате семенники несколько утолщаются и теряют прозрачность. У таких видов, как проходные сельди и лососи, в гонадах особенно мощно развивается сеть кровеносных сосудов, отчего семенники приобретают красноватый оттенок.

III стадия характеризуется быстрым увеличением объема половых желез. Просветы канальцев все еще очень узкие. В этот период в гонадах можно встретить половые клетки всех

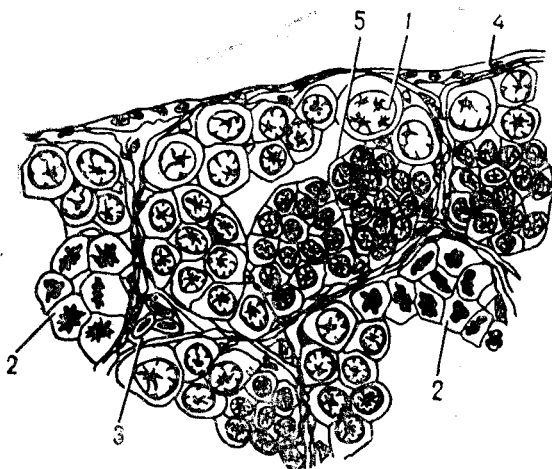


Рис. 33. Участок семенника костистой рыбы во II стадии зрелости (по Сакун, Буцкой, 1963).
 1 — первичный сперматогоний, 2 — делящийся сперматогоний, 3 — кровеносный сосуд с эритроцитами, 4 — оболочка семенника, 5 — циста с мелкими сперматогониями.

стадий сперматогенеза: роста, созревания и формирования. Кроме постоянно присутствующих в семенниках сперматогониев, появляются цисты со сперматоцитами I и II порядков, сперматидами, а к концу III стадии — цисты со сформированными спермиями (рис. 34).

IV стадия (рис. 35) завершает сперматогенез. Просвет семенных канальцев целиком заполняется массой сформированных, покинувших цисты спермиев. В пристенном слое канальцев сохраняются единичные крупные сперматогонии, которые составляют резервный фонд половых клеток.

Объем семенников достигает максимальной величины, и гонады приобретают белый или сероватый оттенок. При надавливании на брюшко у самца из полового отверстия выделяется капля густой спермы.

V стадия. Переход к этой стадии связан с наступлением функциональной зрелости. Семенники теряют упругость, становятся мягкими. Образующаяся в этот период спермиальная жидкость способствует разжижению и облегчает выведение зрелых спермиев наружу.

VI стадия (рис. 36), называемая обычно стадией выбоя, характеризует посленерестовое состояние семенника. Стенки

опустевших семенных канальцев спадаются, происходит процесс резорбции остаточных спермиев. Кровеносные сосуды придают гонадам розовый оттенок.

Фагоцитоз остаточных спермиев осуществляется клетками Сертоли (Кулаев, 1927) или, как их обычно называют, фолли-

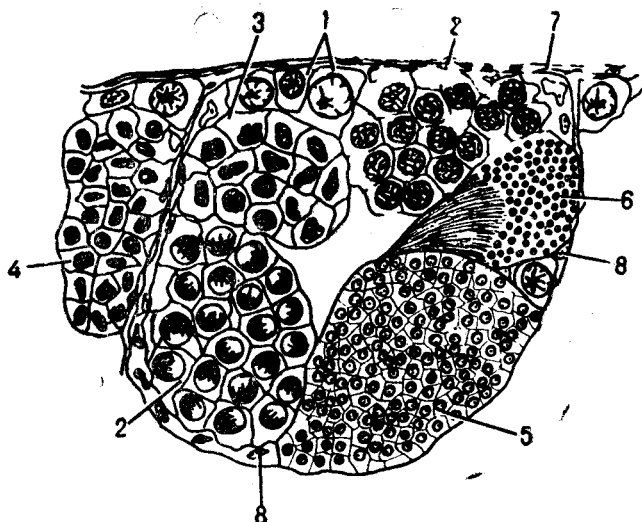


Рис. 34. Участок семенника костистой рыбы в III стадии зрелости (по Сакун, Буцкой, 1963).

1 — сперматогоний, 2 — циста со сперматоцитами I порядка, 3 — циста с делящимися сперматоцитами I порядка, 4 — циста с делящимися сперматоцитами II порядка, 5 — циста со сперматидами, 6 — циста со сформированными спермиями, 7 — оболочка семенника, 8 — фолликулярный эпителий.

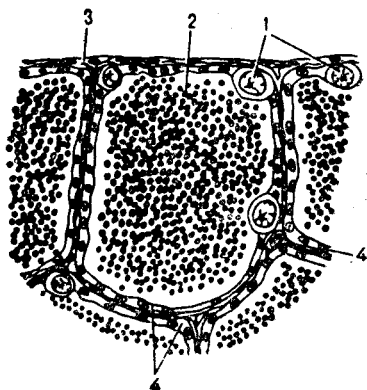
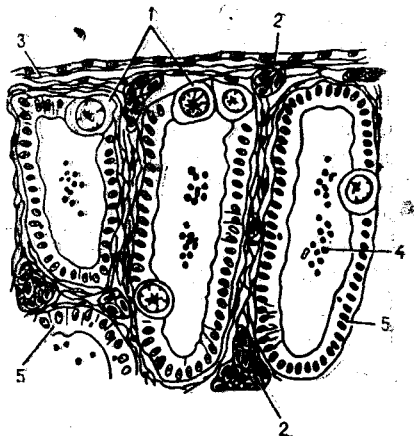


Рис. 35. Участок семенника костистой рыбы в IV стадии зрелости (по Сакун, Буцкой, 1963).

1 — сперматогоний, 2 — спермии, 3 — оболочка семенника, 4 — фолликулярный эпителий.

Рис. 36. Участок семенника костистой рыбы в VI стадии зрелости (по Сакун, Буцкой, 1963).

1 — сперматогонии, 2 — кровеносный сосуд с эритроцитами, 3 — оболочка семенника, 4 — остаточные спермии, 5 — фолликулярный эпителий.



кулярными клетками семенных канальцев (Сакун, 19546, 1959; Зайцев, 1955, и др.), а также появляющимися в этот период в просвете семенных долек фагоцитарными клетками типа гистиоцитов (Сакун, 19546, 1959; Henderson, 1962). Вероятно, в этом процессе принимает участие и эпителий, выстилающий выводные протоки (Сакун, 19546; Сорокин, 1956; Hayashi, 1969).

Вслед за VI стадией в семеннике вновь начинается волна размножения сперматогониев и гонады переходят во вторую стадию зрелости.

Одним из показателей, который обычно хорошо отражает степень зрелости половых желез у рыб, является коэффициент зрелости, или гонадосоматический индекс.

Изменения коэффициента зрелости в онтогенезе и в пределах каждого отдельного полового цикла носят специфический характер и отражают видовые и индивидуальные особенности динамики соотношения роста тела и гонад.

Изменения среднего значения коэффициента зрелости зависят от возраста, размеров и веса производителей. У серебряного карася в возрасте одного года он составляет 1,4—3,2, а у двухлеток—6% (Статова, 1966). У щуки коэффициент зрелости повышается с 9,5 до 16,3% с увеличением размеров самцов от 41—45 до 71—75 см и веса тела с 832 до 4510 г (Ефимова, 1949). У аральской шемаи *Chalcalburnus chalcoides* коэффициент зрелости у самцов длиной от 19 до 23 см увеличивается в среднем с 5,3 до 7% (Маркун, 1935). Такие же изменения относительного веса гонад, сопровождающие рост самцов в длину и прибавку в весе, отмечены у некоторых черноморских костистых рыб (Виноградов, Ткачева, 1950).

С другой стороны, существуют виды, коэффициент зрелости у которых претерпевает обратную эволюцию, т. е. понижается с возрастом производителей. Например, у самцов чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* средняя величина гонадосоматического индекса падает с 9,62% у двухлеток до 7,47% у трехлеток и 5,65% у четырехлеток (Gunstrom, 1968). У иссыккульской форели *Salmo ischchan issykogegarkuni* коэффициент зрелости понижается в среднем с 3,34—4,15% у самцов весом 500—1500 г до 2,97% — у самцов весом 3500—5000 г. Аналогичная картина наблюдается у чебака *Leuciscus schmidtii* (А. Турдаков, неопубликованные данные).

Весовые группы самцов, г	100	150	200	250	300
Средний вес исследованных самцов, г					
Вес гонад, г	125±1,4	174±2	216	295	
Коэффициент зрелости, %	2,86±0,15	3,38±0,22	3,80±0,19	4,98	
Количество исследованных особей	2,15±0,13	1,97±0,10	1,63±0,12	1,66	
	31	22	18	8	

В некоторых случаях наблюдаются более сложные изменения коэффициента зрелости: постепенное увеличение его у средневозрастных производителей и падение у старых особей. Это, видимо, связано с расцветом воспроизводительной способности у самцов определенного среднего возраста и затуханием ее к старости, что характерно для многих полициклических видов животных (Ф. Турдаков, 1969). Так, у самцов карпа в четырех-пятилетнем возрасте отмечается самый высокий гонадосоматический индекс, с возрастом он постепенно уменьшается (Bogatu, Selin, 1966). Резкое падение коэффициента зрелости (с 6% до 2,5%) происходит у старых особей речной форели (Dyk, 1956), в связи с чем при искусственном воспроизводстве такие производители выбраковываются. Постепенное увеличение коэффициента зрелости с последующим его падением нами отмечено у разноразмерных особей иссыккульского чебачка *Leuciscus bergi* (А. Турдаков, неопубликованные данные) — вида с коротким жизненным циклом:

Размерные группы самцов, см	13,5	14,0	14,5	15,0	15,5	16,0
Вес гонад, мг	285	350±20	413±22	407±12	439±22	
Коэффициент зрелости, %	1,42	1,68±0,10	1,83±0,05	1,62±0,06	1,56±0,05	
Количество исследованных особей	3	21	29	40	25	

Исследования колебаний коэффициента зрелости на протяжении полового цикла (Кулаев, 1927, 1939; James, 1946; Дрягин, 1949; Khanna, Pant, 1966; Shrivastava, 1967, и др.) показывают, что кривая изменения гонадосоматического индекса по месяцам обычно хорошо отражает процессы увеличения относительного веса семенников в период размножения сперматогоний (II стадия зрелости), образования сперматоцитов, сперматид и спермиев (III—IV стадии), достижения максимального развития гонад в период потенциальной (IV стадия) и функциональной (V стадия) зрелости, а также быстрого падения относительного веса семенников в период выведения спермы и резорбции остаточных спермиев (VI стадия зрелости).

В ряде случаев коэффициент зрелости семенников несколько снижается в период, предшествующий началу размножения. Такая особенность была отмечена, в частности, у американского окуня (Tugner, 1919), плотвы (Кулаев, 1939) и беломорской сельди *Clupea harengus maris-albi* (Чепракова, 1966). У окуня коэффициент зрелости падает с 5,88% в ноябре (IV стадия зрелости) до 4,16% в апреле (V стадия зрелости) перед началом нереста, у плотвы — с 7,4% в середине апреля до 6,0% в конце апреля — первых числах мая (начало нереста в середине мая). Это объясняется, вероятно, потерей части спермы при продвижении самцов к нерестилищу и в ожидании нереста. Случаи самопроизвольного выделения спермы зрелыми самцами иссыкульской форели в отсутствии самок (А. Турдаков, 1968а) делают такого рода предположение вполне допустимым.

Кривые изменения коэффициента зрелости у самцов и самок имеют определенное сходство. Исключение составляют живородящие виды костистых, у которых сезон спаривания не совпадает по времени с периодом оплодотворения яиц. Например, у морского окуня *Sebastes marinus* семенники достигают наибольших размеров в период спаривания (август — сентябрь), максимальное развитие яичников у самок — в марте — апреле (Сорокин, 1956). Именно в это время спермии, введенные несколько месяцев назад в яйцеводы, активируются и оплодотворяют овулировавшие икринки. Вымет личинок самками морского окуня происходит в апреле — мае.

У большинства исследованных видов в период максимального развития гонад у самцов коэффициент зрелости в несколько раз ниже, чем у самок (табл. 3). Это, видимо, обусловлено особенностями строения яиц. Последние содержат значительное количество запасных веществ, достигают порой размеров в 1—5 мм и превращают яичник в массивный орган,

занимающий у зрелой самки значительную часть полости тела.

Исключение составляют налим *Lota lota* и навага *Eleginus gracilis* (отряд трескообразных), семенники у которых в 1,5—2 раза крупнее яичников (табл. 3). Мощнее по сравнению с яичниками развиты семенники у морского карася *Diplodus annularis*. У производителей длиной 12 см вес гонад колеблется от 4,8 до 6,3 у самцов и от 2,8 до 5,0 г у самок. Это, видимо, объясняется сложными условиями осеменения пелагических икринок (Салехова, 1966).

Абсолютная величина коэффициента зрелости в период максимального развития семенников у разных видов варьирует в широких пределах: от 0,35% у сома *Clarias batrachus* и 0,38% у *Notopterus notopterus* до 12,9—13,9% у налима и наваги и 13,7% у перепелки *Crenilabrus quinque maculatus* (табл. 3). Причины таких различий можно установить лишь при условии сопоставления комплекса приспособлений производителей того или другого вида к участию в нересте и успешному осеменению яиц. Основными факторами, определяющими величину гонадосоматического индекса у самцов, являются, вероятно, характер гаметогенеза (наличие или отсутствие дополнительных волн сперматогенеза в семенниках в период нереста), особенности нерестового поведения, структуры стада и нерестовой группировки (соотношение самцов и самок), а также способ оплодотворения (наружное или внутреннее).

Попытки выявить какую-либо закономерность в зависимости коэффициента зрелости от одного из перечисленных признаков не дали положительных результатов. Так, у видов с кратким нерестом и единовременным созреванием половых желез (семга, щука, плотва, судак, окунь) и у видов с растянутым нерестом и дополнительными волнами сперматогенеза в период размножения (лещ, шемая, сазан, сом) величина коэффициента зрелости варьирует примерно в одинаковых пределах (табл. 3), хотя во втором случае самцы имеют возможность продуцировать эквивалентное количество спермы при относительно более слабом развитии половой железы.

Мнение о том, что сравнительно низкий коэффициент зрелости у самцов таких видов, как морской окунь (1,2%), объясняется возможностью экономного расходования спермы при внутреннем осеменении (Сорокин, 1956), справедливо лишь отчасти, так как у некоторых видов с внешним осеменением (судак, сом) мы обнаруживаем еще более низкую степень относительного развития семенников (табл. 3).

Наконец, можно привести немало фактов, противоречащих тому, что относительный вес семенников возрастает у видов, в нерестовом стаде которых самцы по отношению к самкам

состоят в численном меньшинстве (Виноградов, Ткачева, 1950) и, следовательно, несут повышенную нагрузку при размножении.

Исследования воспроизводительной способности самцов иссыккульских рыб (А. Турдаков, 1962, 1965, 1968а, б, и неопубликованные данные) показали, что степень относительного развития гонад зависит у них от сочетания ряда особенностей биологии размножения.

Сравнительно мощное развитие гонад у самцов форели и османа (коэффициент зрелости соответственно равен в среднем 3,47 и 4,48%) сочетается с парным нерестом производителей, длительным, особенно у форели, пребыванием самцов на нерестилище и повторным участием в размножении с несколькими самками. У форели самцы находятся в нерестовом стаде в численном меньшинстве (Ф. Турдаков и др., 1966; А. Турдаков, 1968а), а у османа соотношение полов на нерестилище равно примерно 1 : 1. Относительно слабое развитие семенников у чебачка (коэффициент зрелости 1,67%) компенсируется, видимо, значительным численным преобладанием самцов на нерестилище (8 : 1), преимуществами стайного нереста и другими приспособлениями в процессе созревания и размножения.

В табл. 3 для некоторых видов, кроме максимального значения коэффициента зрелости, приведена его величина в посленерестовый период. Как следует из этих данных, кратность уменьшения относительного веса гонад у самцов варьирует в широких пределах: от двух у сома до 45—49 у речного и американского окуней.

У сома невысокое значение относительного уменьшения коэффициента зрелости семенников на протяжении года обусловлено тем, что период функциональной зрелости и период регенерации гонад накладываются друг на друга (Кулаев, 1944).

Анализ особенностей половых циклов у костистых обнаруживает ряд приспособлений к достижению успешного нереста и осеменения самцами выметываемых яиц. Так, для самцов многих видов характерна более ранняя, по сравнению с самками, миграция к нерестилищам и сравнительно быстрое достижение состояния функциональной зрелости («текучести»).

Иногда разница во времени созревания самцов и самок довольно велика. Например, у гольца *Salvelinus fontinalis* самцы становятся «текучими» на несколько недель раньше самок (Henderson, 1962). П. А. Дрягин (1949) склонен считать, что в пределах вида у костистых самцы, видимо, достигают половой зрелости при температуре воды ниже той, которая

Коэффициент зрелости у производителей костистых рыб в период наибольшей и наименьшей степени развития гонад

Отряд	Вид	Русское название	Коэффициент зрелости, %						Автор
			у самцов			у самок			
			максимальный	минимальный	кратность уменьшения	максимальный	минимальный	кратность уменьшения	
Clupeiformes	<i>Salmo salar</i>	Семга	2,9—6,7	0,2	24	22—30,8	0,87	30	Мельникова, 1959 А. Турдаков, 1968а, б, и неопубл. данные Gunstrom, 1968 Shrivastava, 1967
	<i>Salmo ischchan issykogegarkuni</i>	Иссыккульская форель	3,47	0,45	7,7				
	<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	Чавыча	6,73						
	<i>Notopterus notopterus</i>	Нотоптерус	0,384	0,064	6				
	<i>Osmerus eperlanus dentex</i>	Азиатская корюшка	3,3			19,8			
Esociformes	<i>Esox lucius</i>	Щука	2,02	0,06	34	11,5	0,29	38	Из Дрягина, 1949 Ефимова, 1949 Кулаев, 1944
	<i>Cypriniformes</i>	<i>Rutilus rutilus</i>	7,45	0,24	30				
Cypriniformes	<i>Rutilus rutilus caspicus</i>	Вобла	7,29	0,34	21				Кулаев, 1944 и Дрягин, 1939 Кулаев, 1944 Дрягин, 1939 > Маркун, 1935 А. Турдаков, 1965 а, б, 1968б и неопубл. данные > > Горбач, 1965 Кулаев, 1944 Khanna, Pant, 1966* Lehri, 1967 Swarup, 1962/1963* Rai, 1965* Rickford, 1953 Дрягин, 1949 Макарова, Пробатов, 1946 Кулаев, 1944 Turner, 1919 Кулаев, 1944 Сорокин, 1956 По данным Виноградова, Ткачевой, 1950 > > > James, 1946 Barr, 1963
	<i>Abramis brama</i>	Лещ	2,55	0,25	10	11,4			
	<i>Cyprinus carpio</i>	Сазан	9,70	0,71	14				
	<i>Blicca bjorkna</i>	Густера	7,3			13,8			
	<i>Alburnus alburnus</i>	Уклея	6,8			13,9			
	<i>Chalcalburnus chalcoides</i>	Шемая	6,4			12,6			
	<i>Leuciscus schmidti</i>	Чebak	1,98	0,4	5	20,0	0,5	40	
	<i>Leuciscus bergi</i>	Чebaчок	1,68	0,5	3,4	18,6—20,6	0,5	37—42	
	<i>Diptychus dybowskii</i>	Голый осман	4,48	1,1	4	11,3	0,8	14	
	<i>Ctenopharyngodon idella</i>	Белый амур	2,14—2,62	0,04—0,12	30	11—13	0,42	28	
	<i>Silurus glanis</i>	Сом	0,60	0,30	2				
	<i>Glyptosternum pectinopterus</i>	Сомик	4,7	0,3	16				
	<i>Clarias batrachus</i>	Сом	0,35	0,07	5				
	<i>Barbus stigma</i>	Усач	13—14	0,5	27	41	2	20	
	<i>Barbus tor</i>	Усач	5,3	0,8	7				
<i>Fundulus heteroclitus</i>	Фундулюс	5,84	0,72	8					
<i>Gadiformes</i>	<i>Lota lota</i>	Налим	12,9			7,8			
Perciformes	<i>Eleginus gracilis</i>	Навага	13,9			6,8			
	<i>Perca fluviatilis</i>	Речной окунь	9,38	0,21	45				
	<i>Perca flavescens</i>	Американский окунь	5,88	0,12	49				
	<i>Lucioperca lucioperca</i>	Судак	0,67	0,04	17				
	<i>Sebastes marinus</i>	Морской окунь	1,2	0,2	6	11,3	0,5	23	
	<i>Trachurus trachurus</i>	Ставрида	8,11						
	<i>Crenilabrus quinque maculatus</i>	Перепелка	13,7						
	<i>Crenilabrus tinca</i>	Зеленуха	4,1						
	<i>Crenilabrus ocellatus</i>	Зеленушка	12,1						
	<i>Lepomis macrochirus</i>	Ушастый окунь	1,0	0,09	11				
<i>Pleuronectiformes</i>	<i>Pleuronectes platessa</i>	Морская камбала	5,5	0,2	28				

* Цифровые значения коэффициента зрелости у этих видов рыб определены по графикам годового цикла изменения гонадосоматического индекса, приведенным в соответствующих работах.

является характерной для самок (имеются в виду весенне-и летнерестующие виды).

Быстрый и сравнительно более ранний переход самцов в состояние функциональной зрелости объясняется присущей многим видам способностью к быстрому завершению сперматогенеза в посленерестовый период, а также существованием видов, у которых гонады практически круглый год находятся в стадии потенциальной зрелости (IV стадия зрелости).

К первой категории относятся, в частности, щука, карась, судак и ерш. Сперматогенез у них завершается осенью, и самцы уходят на зимовку с гонадами в IV стадии зрелости (Сақун, Буцкая, 1963; Зайцев, 1964; Статова, 1966). Во вторую группу входят самцы трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Swarup, 1958), сома (Кулаев, 1944) и сазана (Сақун, Буцкая, 1963; Зайцев, 1964). В семенниках у них круглый год содержатся зрелые спермии, а следующие друг за другом волны сперматогенеза приводят к тому, что гонады практически никогда не бывают в состоянии полного выбоя (VI стадии зрелости).

У некоторых видов, например у плотвы (Кулаев, 1939), самцы и самки в нерестовой популяции достигают функциональной зрелости практически синхронно.

Исследование механизма сравнительно более быстрого созревания самцов у различных популяций океанической сельди *Clupea harengus* (Ples, 1964) показало, что процесс гаметогенеза у обоих полов начинается одновременно, но у самцов он протекает быстрее, особенно на ранних стадиях. В среднем в популяции нордшильдских сельдей самцы бывают готовы к нересту через 86, а самки — через 112 дней. У сельдей разного возраста процесс созревания идет с одинаковой скоростью, но у более крупных рыб он начинается раньше. У популяций сельдей, нерестящихся в разные сезоны года, скорость созревания в пределах III—V стадий зрелости сходна, поэтому полагают, что сезон нереста у них в значительной мере определяется длительностью ранних (до II стадии) этапов гаметогенеза.

Неполная корреляция характера созревания самцов и самок выражается и в том, что период продуцирования спермы затягивается иногда на срок, превышающий период нереста самок. Об этом свидетельствуют частые случаи поимки самцов с текучими половыми продуктами уже после окончания нерестового периода (Дрягин, 1949). У волжского и уральского леща самки нерестятся единовременно и в сжатые сроки, у самцов же период сперматогенеза и выведения спермы затягивается на 1—1,5 месяца. Это приводит к тому, что самцы

продолжают продуцировать молоки после окончания нереста и утраты брачного наряда.

Таким образом, характер созревания и нереста самцов обнаруживает тенденцию к «избыточному функционированию».

Самцам костистых рыб свойствен растянутый и прерывистый процесс выведения спермы. Независимо от типа икрометания самок (единовременный вымет или созревание и выведение яиц порциями на протяжении нерестового периода), самцы выводят молоки порционно (см. стр. 157).

П. А. Дрягин (1949) по характеру продуцирования самцами спермы подразделяет костистых на две группы: 1) со сравнительно коротким, хотя и прерывистым (порционным) выведением молок и соответственно сравнительно кратким и дружным нерестом; 2) с растянутым нерестом и длительным (в течение нескольких недель, месяцев, а у некоторых тропических видов круглогодично) порционным выделением молок.

Первая группа самцов объединяет виды, самкам которых свойственно единовременное икрометание, а вторая соответствует порционно икрометущим самкам.

У самцов с кратким нерестом стадии сперматогенеза обычно хорошо выражены и чередуются в определенном порядке. У второй группы самцов половой цикл усложняется тем, что одна стадия как бы накладывается на другую.

С. И. Кулаев (1944) полагает, что можно говорить о параллельных рядах развития и усложнения цикла сперматогенеза у костистых рыб, когда каждый ряд органичен семейством. Например, у карповых: плотва, лещ, сазан; у окуневых: окунь, судак, ерш (Кулаев, 1927, 1939, 1944). Все специфические черты цикла сперматогенеза (краткость или растянутость нереста, порционность и т. д.) зависят, по его мнению, исключительно от видовых особенностей поведения первичных сперматогоний, расположенных в пристенном слое ампул, характер и ритмика митотической активности которых обуславливает в конечном счете частоту образования зрелых эякулятов.

Впоследствии, однако, было показано, что различия в функционировании гонад у рыб с разными типами нереста в значительной мере определяются не только видовыми особенностями начальных этапов сперматогенеза, но и характером этого процесса на более поздних стадиях (Сакун, 1954а, б; Буцкая, 1955; Зайцев, 1955, 1964; Сакун, Буцкая, 1963), в том числе и спецификой механизма образования спермиальной жидкости, разжижающей спермии непосредственно в период достижения самцами функциональной зрелости (Буцкая, 1959).

На рис. 37, взятом из работы О. Ф. Сакун и Н. А. Буцкой (1963), приведена схема, показывающая изменения в семенни-

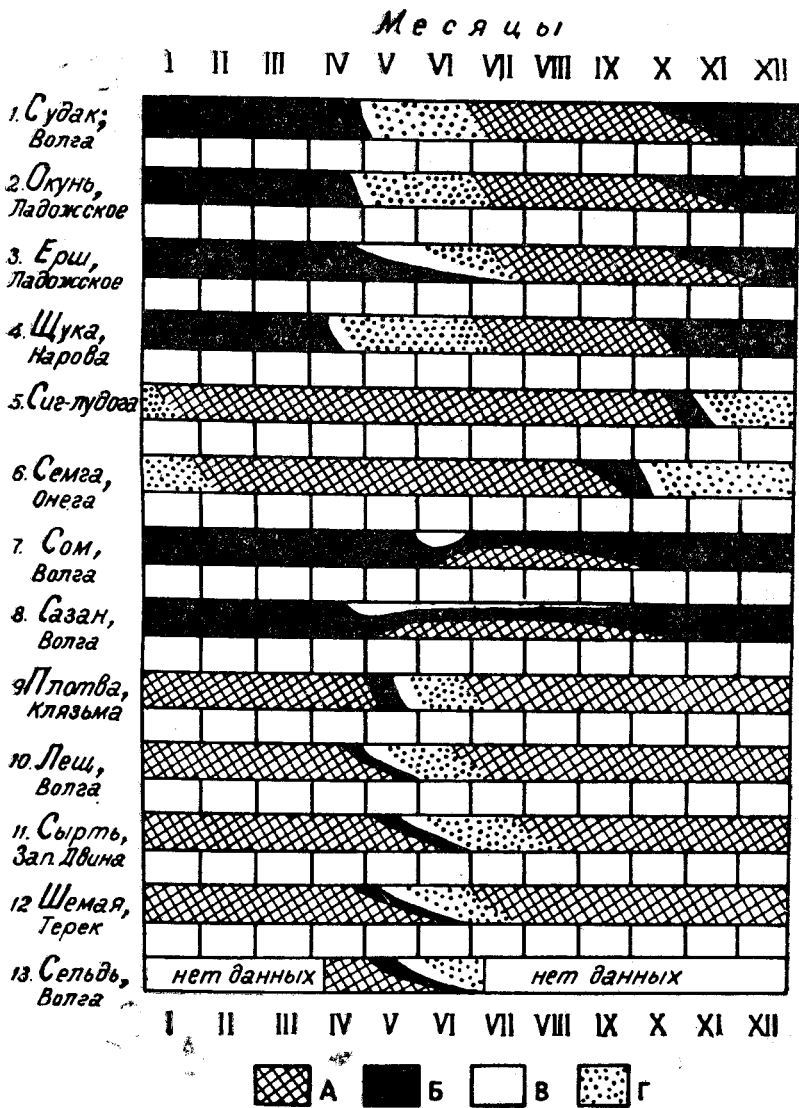


Рис. 37. Типы годичных половых циклов семенников у рыб с различной экологией нереста.

1, 2, 4 и 9 — виды с кратким весенним нерестом; 5 и 6 — виды с кратким осенним нерестом; 3, 8, 10, 11, 12 и 13 — виды с растянутым весенне-летним нерестом.

А — состояние сперматогенеза, к которому отнесено все развитие половых клеток от начала размножения сперматогониев до начала образования сперматозоидов, т. е. II и III стадии зрелости семенников; Б — IV стадия зрелости; В — V стадия зрелости; Г — VI стадия зрелости.

ках у нескольких видов рыб с разными типами нереста.

Самцы судака, окуня, ерша, щуки и плотвы (1, 2, 4-й и 9-й ряды на рис. 37) входят в группу рыб с кратким весенним нерестом, а сиг-лудога *Coregonus lavaretus ludoga* и сёмга *Salmo salar* (5-й и 6-й ряды) — с кратким осенним нерестом. Им присуще четкое чередование стадий зрелости, полное завершение сперматогенеза к преднерестовому периоду, быстрая отдача спермы, переход в состояние выбоя (VI стадия зрелости) и возникновение вслед за этим новой волны сперматогенеза (II стадия зрелости). У видов, нерестящихся весной, сперматогенез может завершаться уже осенью (судак, окунь, щука), тогда они зимуют с гонадами в IV стадии зрелости (Кулаев, 1927; Сакун, Буцкая, 1963; Зайцев, 1964). У плотвы сперматогенез завершается только весной, непосредственно перед началом периода размножения, и самцы зимуют с гонадами во II—III стадиях зрелости (Кулаев, 1927, 1939).

Для видов с растянутым нерестом О. Ф. Сакун и Н. А. Буцкая (1963) указывают, по крайней мере, три способа длительного продуцирования самцами спермы.

Первый способ характерен для ерша (3-й ряд на рис. 37). Картина сперматогенеза у него сходна с картиной сперматогониального цикла у судака и окуня. Более продолжительному продуцированию спермы самцами ерша способствуют небольшая волна сперматогенеза и сравнительно медленное выведение спермы в период нереста (Буцкая, 1959; Сакун, Буцкая, 1963). Последняя особенность вызвана тем, что у ерша отсутствует характерный для окуня процесс интенсивного разжижения масс сформированных спермиев в семенных дольках секретом фолликулярного эпителия канальцев. Не наблюдается у него и свойственного судаку быстрого разжижения масс спермиев жидкостью, образующейся за счет протекающих в семенниках эксудативных процессов. Спермиальная жидкость у ерша образуется только в семяпроводе, в результате чего опустошение семенных канальцев происходит медленно.

Второй способ достижения растянутого нереста показан на примере сома и сазана (7-й и 8-й ряды на рис. 37). У них, как и у видов с кратким нерестом, размножающихся весной, гонады в преднерестовый период находятся в IV стадии зрелости. Однако одновременно с переходом в состояние текучести в гонадах у сома и сазана начинается новая волна сперматогенеза. У сазана она приводит к образованию новых порций спермы в течение всего лета (Зайцев, 1964; Сакун, Буцкая, 1963). Эта особенность в сочетании с медленным расходом молок обуславливает длительный нерест самцов сазана.

У сома период функциональной зрелости несколько короче (Кулаев, 1944). Так как процессы, характерные для II и III стадий зрелости, у сазана и сома протекают в период функциональной зрелости (V стадия), гонады у них никогда не переходят в состояние полного выбоя (VI стадия), а размеры семенников не подвергаются столь сильным изменениям, как у некоторых других видов.

Третий способ обеспечения растянутости нереста свойствен лещу, сырти, шемае и волжской сельди (10, 11, 12-й и 13-й ряды на рис. 37). Как и плотва, эти виды рыб зимуют с гонадами в состоянии незавершенного сперматогенеза. Весной перед нерестом у них созревает лишь часть цист, остальные дозревают в процессе размножения, что приводит к удлинению периода функциональной зрелости (Сакун, 1954а, б; Буцкая, 1955). В конце нереста семенники переходят в состояние выбоя. Процесс восстановления запаса половых клеток для нереста в следующем году начинается летом и, как уже говорилось, не успевает завершиться к зиме.

У полициклических видов костистых некоторые особи принимают участие в размножении неежегодно. Так, пропуск нереста наблюдается у микижи *Salmo mykiss* (Максимов, 1971) и белого амура (Горбач, 1965). У сигов вида *Coregonus lavaretus*, населяющих озера Кольского полуострова, часть особей после первого нереста не успевает восстановить энергетические ресурсы и пропускает очередной период размножения (Решетников, 1967, 1968). Гонады у таких производителей в течение длительного времени остаются во II стадии зрелости. Это явление чаще наблюдается у молодых, менее упитанных, особей. У самок сигов, которые в течение нереста почти полностью расходуют жировые запасы, неежегодное размножение встречается чаще, чем у самцов. Как и у осетровых (см. стр. 105), у сигов частота пропуска нереста и интервал между двумя очередными периодами размножения зависят от характера и длительности нерестовых миграций, а также от особенностей питания и жиронакопления у разных экологических групп сигов.

У старых особей некоторых видов костистых отмечается период яловости, угасания половой функции (Терещенко, 1917; Woodhead, Ellett, 1969; Weisel, 1969, и др.). У леща прекращение половой деятельности наблюдается с шестилетнего возраста, и количество рыб в стаде с дегенерирующими половыми железами с каждым годом увеличивается (Терещенко, 1917). У воблы угасание половой функции происходит в возрасте 9—10 лет (Киселевич, 1926, цит. по Суворову, 1948), а у гуппи — с 13,5-месячного возраста (Woodhead, Ellett, 1969).

Процесс старения гонад в виде инфильтрации соединительной ткани и формирования конкреций в дольках семенника и в семяпроводах был описан у старых особей *Astyanax mexicanus* (Rasquin, Hafter, 1951). Он напоминает картину дегенерации в простате у млекопитающих. У старых самцов иссыкульской форели семенные каналы заметно дегенерируют, герминативная ткань частично замещается соединительной, развивается стромальный фиброз (А. Турдаков, неопубликованные данные).

II. 3. Гормональная регуляция и действие внешних факторов на сперматогенез

Гаметогенез, как и многие другие процессы, протекающие в организме, регулируется системой эндокринных органов, которые в свою очередь находятся под контролем центральной нервной системы. Несмотря на известную автономность комплекса взаимодействия репродуктивной, эндокринной и нервной систем, он испытывает постоянное воздействие разнообразных факторов внешней среды. Обзор соответствующих работ по эндокринологии (Barr, 1965; Bern, 1967; Gilbert et al., 1967; Baggerman, 1968; Dodd, Wiebe, 1968; Lofts, 1968; Hoar, Randall, 1969) показывает, что мы далеки еще от конкретного решения многих проблем, связанных с установлением степени влияния внешних раздражителей и характера взаимодействия эндокринной и репродуктивной систем у рыб.

Механизм связи эндокринных желез с нервной системой может быть представлен в виде следующей схемы.

Изменения во внешней среде воспринимаются рецепторами, которые передают соответствующие сигналы в центральную нервную систему. В ядрах промежуточного мозга (гипоталамуса) эти сигналы трансформируются в деятельность нейросекреторных клеток, секрет которых доставляется в переднюю долю гипофиза и индуцирует выделение в нем тропных гормонов.

Эколого-гистофизиологические исследования ясно свидетельствуют о наличии у рыб функциональной корреляции между активностью нейросекреторного центра латерального ядра серого бугра гипоталамуса (*nucleus lateralis tuberis*) и гонадотропной активностью соответствующего отдела аденогипофиза (Поленов, 1950, 1957, 1968; Stahl, 1953, 1954, 1957; Зайцев, 1955; Korn, 1960; Szabó, Molnar, 1964; Honma, Tamura, 1965; Jorgensen, 1968; Моисеева, 1968; Samuelsson et al., 1968; Гарлов, 1969a, 1970; Sathyanesan, 1969b; Sathyanesan, Haider, 1969; Blanc, Abraham, 1970; Моисеева, 19076). Существование

контроля со стороны латерального ядра гипоталамуса у рыб над гонадотропной активностью гипофиза доказано в последнее время экспериментально путем введения в гипоталамус карася *Carassius auratus* электродов и избирательного повреждения определенных участков промежуточного мозга (Peter, 1970). У исследованных видов костистых (Stahl, 1957; Öztan, 1963; Billenstein et al., 1963; Peter, 1970) этот контроль, вероятно, осуществляется при помощи гонадотропинвырабатывающего фактора, секретируемого в гипоталамусе, и сходен с системой контроля у представителей других классов позвоночных животных. Вместе с тем строение гипоталамуса и его нейросекреторных элементов, особенности секреции и система передачи нейросекрета в переднюю долю гипофиза варьируют у разных видов и систематических групп рыб (Stahl, 1957; Billenstein et al., 1963; Öztan, 1963; Jorgensen, 1968; Vu-Tân-Tûe, 1968; Polenov, 1968; Поленов, 1968; Farnholm, Olsson, 1969; Гарлов, 1969а, б, 1970; Henderson, 1969; Sathyanesan, 1969а, б; Sathyanesan, Haider, 1969; Acher et al., 1970; Follenius, 1970; Jasinski, Kilariski, 1970), и гипоталамо-гипофизарная система имеет у них ряд признаков относительной примитивности, свойственной низшим позвоночным (Поленов, 1968).

Гормоны, выделяемые железистой частью гипофиза (аденогипофизом), в свою очередь регулируют деятельность многих эндокринных органов, в том числе и желез, связанных с процессом созревания половых продуктов и размножением. Существует и обратная связь — действие желез внутренней секреции на гипофиз.

В ходе эволюции позвоночных зависимость эндокринных органов от центральной нервной системы возрастает и совершенствуется связь между ними (Лейбсон, 1967). Одновременно с этим происходят известные изменения в строении и характере функционирования отдельных эндокринных желез и железистых образований, принимающих участие в регуляции репродуктивного цикла. Гипофиз составляет центральное звено в этой системе.

II. 3. 1. Гонадотропная функция гипофиза

Гипофиз у костистых рыб состоит из двух отделов: аденогипофиза (железистый отдел) и нейрогипофиза. В аденогипофизе большинство исследователей (Pickford, Atz, 1957; Leatherland et al., 1966; Matteij, 1970; Моисеева, 1970а; Яковлева, 1970) различают три части: проаденогипофиз — дистальная, или роstralная, мезоаденогипофиз — средняя, метааденогипофиз — промежуточная часть (рис. 38, А). У усача *Barbus tor* (Raï, 1966), кефалей *Mugil capito* и *M. cephalus* (Blanc-Livni,

Abraham, 1970), трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Leatherland, 1970a, b) и некоторых видов карпозубых рыб (Olivereau, Ball, 1964; Aoki, Umeura, 1970) проаденогипофиз подразделяется на роstralную и проксимальную области.

Нейрогипофиз образован окончаниями нервных волокон, соединяющих железу с промежуточным мозгом. У *Channa punctatus* он построен из нервных волокон, соединительной ткани, клеток нейроглии и посредством «волоконистого контакта» связан с преоптическим ядром промежуточного мозга (Belsare, 1967). У угря *Anguilla anguilla* гипоталамо-гипофизи-

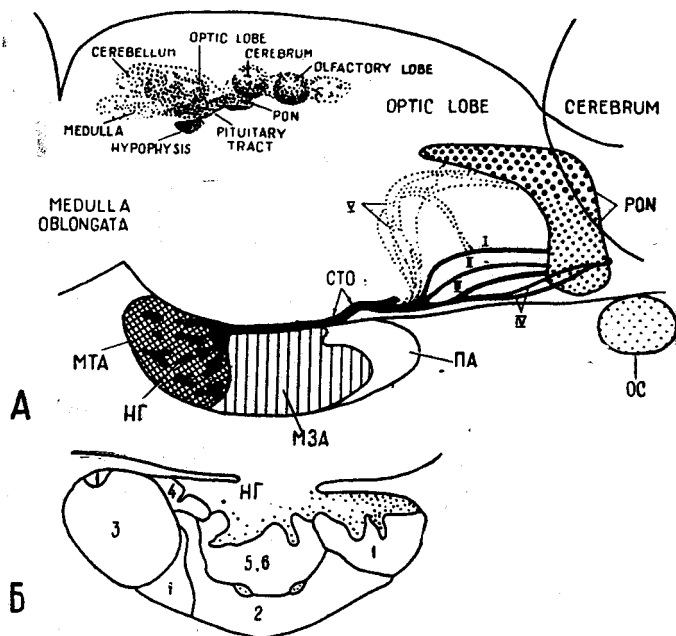


Рис. 38. Строение гипофиза костистых рыб.

А — гипоталамо-гипофизарная система угря (по Leatherland et al., 1966).

PON — преоптическое ядро (*preoptic nucleus*) гипоталамуса; I—V — нервные тракты; СТО — субтерминальная область; НГ — нейрогипофиз; МТА — метааденогипофиз; МЗА — мезоаденогипофиз; ПА — проаденогипофиз; ОС — *optic chiasma*.

Б — расположение клеточных ассоциаций в аденогипофизе группы (по Sage, Bromage, 1970a).

1 — ШИК-положительные клетки; 2 — гонадотропные, 3 — пролактинобразующие, 4 — адренокортикотропные, 5 — соматотропные и 6 — тиреотропные клетки.

зарная связь осуществляется пятью самостоятельными нервными трактами, которые берут начало в соответствующих частях преоптического ядра (Leatherland et al., 1966), некоторые из них заканчиваются в «субтерминальной области» гипоталамуса, другие достигают метааденогипофиза (рис. 38, А).

Железистая часть гипофиза рыб образована несколькими типами секреторных клеток (см. ниже), в том числе клетками, вырабатывающими гонадотропный фактор (рис. 38, Б).

Первые попытки искусственного стимулирования созревания половых желез у рыб введением гонадотропных препаратов относятся к началу 30-х годов. После удачных опытов на угре с применением гравидана (Boucher, Fontaine, 1932, цит. по Гербельскому, 1947) появляются работы, в которых описываются случаи ускорения созревания гонад у костистых рыб в результате инъекирования им суспензии гипофиза (Halser et al., 1939, и др.).

В Советском Союзе зрелые половые продукты от производителей ряда искусственно разводимых видов (осетра, севрюги, белорыбицы, леща, судака) путем введения препаратов гипофиза впервые были получены в лаборатории Н. Л. Гербельского (Гербельский, 1938, а, б, 1940, 1947, и др.). В настоящее время этот способ широко применяется в рыбоводстве, особенно когда необходимо ускорить протекание завершающих стадий созревания либо преодолеть тормозящее действие на сперматогенез условий содержания производителей в неволе (Havelka et al., 1956; Anwand, 1963; Badami, David, 1964; Needham, 1965; Schmidt et al., 1965; Aganovic et al., 1966; Гербельский, 1966; Ibrahim, Chandhuri, 1966; Clemens, Reed, 1967; Meske u. a., 1968; Bhowmick, Chaudhuri, 1968; Баранникова, 1969; Боев, Травкин, 1969; Дробкина, 1969, и др.).

Работы по оперативному удалению и химической инактивации гипофиза у рыб подтверждают важную роль этой железы в нормальном осуществлении гаметогенеза и, в частности, сперматогенеза. Опыты, проведенные на бычке *Gobius paganelus* (Vivien, 1938, 1939, 1941), угре *Anguilla anguilla* (Regnier, 1938; Olivereau, 1954), фундулюсе *Fundulus heteroclitus* (Matthews, 1939a; Burger, 1941, 1942; Pickford, 1953; Pickford, Grant, 1968), горчаке *Rhodeus amarus* (Bretschneider, de Wit, 1947), меченосце *Xiphophorus helleri* (Vivien, 1952a, b), гуппии *Poecilia (Lebistes) reticulata* (Billard, 1969b; Martin, Bromage, 1970; Pandey, 1970), камбале *Pleuronectes platessa* (Barr, 1963), акуле *Scyliorhinus caniculus* (Dodd et al., 1960) и на некоторых других видах (Tavolga, 1955; Yamazaki, 1961; Belsare 1965a; Ahsan, 1966b; Sundararaj, Nayyar, 1967; Yamazaki, Donaldson, 1968a; Leatherland, 1969, и др.), показали, что

у гипофизэктомированных самцов происходит задержка сперматогенеза на стадии деления сперматогониев и превращения их в сперматоциты, сопровождаемая дегенерацией гонад. Введение таким самцам препаратов гипофиза и очищенных гонадотропных гормонов восстанавливает процесс сперматогенеза. Подобные опыты позволяют идентифицировать гонадотропины и исследовать механизм их действия.

У камбалы *P. platessa* критическим периодом сперматогенеза, для преодоления которого необходимо присутствие гонадотропных гормонов, является мейотическое деление сперматоцитов I порядка (Вагг, 1963). Гипофизэктомия приводит к подавлению размножения сперматогониев, хотя отдельные митозы удается обнаружить в течение года после операции.

Опыты по гипофизэктомии позволили установить критическую стадию в сперматогенезе у акулы *S. caniculus* (Dodd et al., 1960). В. А. Барр (Вагг, 1963) полагает, что она соответствует у *S. caniculus* профазе первого мейотического деления. У гуппи же профаз мейотического деления может осуществляться без участия гипофиза, и наличие гонадотропной активности необходимо, вероятно, на стадии преобразования сперматид (Billard, 1969b).

5. Завершающие этапы сперматогенеза у рыб меньше зависят от секреторной активности гипофиза. У камбалы *P. platessa* (Вагг, 1960) и ручьевого голавля *Couesius plumbeus* (Ahsan, 1964, цит. по Ноаг, 1965) процесс выведения спермы, как полагают, не контролируется гонадотропными гормонами. Вместе с тем имеются данные (см. стр. 157), что гипофиз регулирует процесс оводнения семенников при переходе самцов костистых в состояние физиологической зрелости.

Наконец, существует еще одна группа работ, в которых важная роль гипофиза в регуляции процесса сперматогенеза устанавливается на основании тесной корреляции между циклическими процессами, происходящими в семенниках, и соответствующими изменениями в гипофизе у рыб (Гербильский, 1940, 1947; Баранникова, 1949; Зайцев, 1964; Mester, Cristian, 1965; Zoric, 1967; Blanc, Mordechai, 1968; Wiebe, 1968a; Cuchi, 1969; Khanna, Pant, 1969; Marmorino et al., 1969; Leatherland, 1970a, b; Lehri, 1970). Например, у усача *Tor (Barbus) tor* фазы активного накопления и выведения секреторного материала из аденогипофиза совпадают с наибольшей интенсивностью сперматогенеза и продуцирования зрелых эякулятов спермы (Rai, 1966). Отчетливые сезонные изменения, коррелирующие с активными фазами сперматогониального цикла, наблюдаются в дистальной части аденогипофиза, в нейрогипофизе и в преоптическом ядре у *Channa (Ophiocephalus)*

punctatus (Belsare, 1967). Количество базофильных клеток, вырабатывающих гонадотропины, начинает увеличиваться у самцов в феврале и достигает максимума к началу нерестового сезона (май — июнь). В это время они составляют около 75% от всей массы клеток аденогипофиза. В декабре, в период замирания сперматогенеза, в дистальном отделе аденогипофиза преобладают ацидофильные клетки (63%).

У большинства исследованных видов рыб, как и у многих других позвоночных, клетки, производящие гонадотропные гормоны, в известной степени перемешаны в аденогипофизе с клетками другого рода (Ноар, 1965)¹. У пластиножаберных секреторные клетки строго локализованы в вентральной зоне аденогипофиза (Dodd et al., 1960; Della Corte, 1961; Della Corte, Chieffi, 1961a, b; Chieffi, 1962a, b; Te Winkel, 1969). Это значительно облегчает проведение экспериментальных работ, связанных с удалением соответствующих частей гипофиза при определении их участия в выработке гормонов. Не исключено, что особенности морфологического строения гипофиза и дифференцировки отдельных его частей у пластиножаберных (Dodd et al., 1960), хрящевых ганоидов (Баранникова, 1949; Jasinski, 1961; Lagios, 1968; Яковлева, 1970, и др.), костных ганоидов (Kerr, 1949) и костистых рыб (Hagen, 1936; Гербильский, 1947; Зайцев, 1964; Daftari, Das, 1966; Rai, 1966; Belsare, 1967; Prasada, 1969, и др.) могут сказываться на некоторых сторонах процесса выработки гонадотропинов и характера их действия на гонады (Mellinger, 1965). Однако этот вопрос остается пока малоизученным.

У костистых выработку гонадотропных гормонов некоторые исследователи (Гербильский, 1938, а, б, 1940, 1947; Казанский, 1948; Казанский, Персов, 1948; Баранникова, 1949, и др.) связывают с деятельностью клеток промежуточной доли аденогипофиза. Полагают (Гербильский, 1947), что этим костистые отличаются от осетровых рыб, у которых гонадотропины продуцируются передней долей аденогипофиза. Эта особенность рассматривается как пример физиологической субституции (Гербильский, 1947). Имеются данные о локализации клеток, секретирующих гонадотропины в мезоаденогипофизе

¹ В аденогипофизе у разных видов рыб описывают шесть (Olivegault, 1962, 1963, 1969; Leatherland et al., 1966; Leatherland, 1970a, b; Моисеева, 1970a), семь (Oordt, 1968; Matteij, 1970) или восемь (Aoki, Umeura, 1970) типов клеток. В последнем случае различают пролактинобразующие, аденокортикотропные, гонадотропные, тиреотропные, соматотропные, хромофобные, меланотропные и клетки неизвестной природы, характеризующиеся предположительно как молодые недифференцированные образования, развивающиеся в клетки других типов.

(Belsare, 1963; Leatherland, 1969; Моисеева, 1970а, и др.). Однако в большинстве работ (Зайцев, 1964; Rai, 1966; Belsare, 1967; Olivegeau, 1969; Aoki, Umeura, 1970; Leatherland, 1970а, b; Lehri, 1970) местом продуцирования гонадотропных гормонов у костистых считают *pars distalis*, которая гомологична передней доле аденогипофиза высших позвоночных. Поэтому авторы не выделяют костистых рыб из общего ряда позвоночных.

А. В. Зайцев (1964) отмечает, что разногласия в определении локализации гонадотропинпродуцирующих клеток в гипофизе у рыб в ряде случаев объясняются неверным обозначением отдельных зон гипофиза авторами (Гербильский, 1947, и др.), которые принимают *pars distalis* (проаденогипофиз) у костистых рыб за промежуточную долю железы (метааденогипофиз).

К сожалению, до сих пор не известно, в каком возрасте у рыб гонадотропные гормоны включаются в круговорот и оказывают действие на гонады. В онтогенезе у млекопитающих интенсивность секреции гонадотропинов постепенно возрастает вплоть до момента достижения животными половозрелости. Затем процесс выработки гормонов приобретает циклический характер, периодичность его в большинстве случаев связана с годовым солнечным циклом.

У зародышей кошачьей акулы *S. caniculus* в возрасте 190—210 дней (длина 80—85 мм) на стадии, близкой к выклеыванию из оболочки, гипоталамо-гипофизарный комплекс не проявляет еще признаков заметной активности (Alluchon-Gérard, 1970а, b).

У осетровых гипофиз начинает функционировать, видимо, довольно поздно. Например, анатомическая и гистологическая дифференцировка его у осетра на 26-й день постэмбрионального периода далека от завершения, в то время как щитовидная железа уже хорошо развита и проявляет признаки функциональной активности (Яковлева, 1949).

Сравнительно ранняя активность секреторных клеток гипофиза описана у трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Vock, 1928). У другого представителя костистых рыб—*Channa punctatus* — клетки, которые предположительно можно отнести к секретирующим гонадотропины (Belsare, 1963), появляются в мезоаденогипофизе через два месяца после выклева эмбрионов из оболочки. Однако доказательств, что в этот период секрет клеток гипофиза включается в кровоток и воздействует на развивающиеся гонады, нет.

У молодых млекопитающих гипофиз индифферентен в половом отношении и может развиваться как в женском, так и в мужском направлении. У взрослых самок он обычно крупней.

Обоим полам свойственно продуцирование одних и тех же гормонов. С наступлением же зрелости возникают половые различия в цикличности и характере выработки гипофизом гонадотропинов.

У рыб также отмечаются половые различия в количестве продуцируемых гонадотропных гормонов, характере их выведения (Казанский, 1948; Баранникова, 1949; Моисеева, 1969), а в некоторых случаях и в деталях строения гипофиза (Mellinger, 1969). У самок севрюги, например, накопление коллоидного гонадотропина в передней доле гипофиза происходит раньше и в большем количестве, чем у самцов. Экскреция гормонов у самок осуществляется одновременно, у самцов же они выводятся постепенно. Это связано с более растянутым, прерывистым выведением половых продуктов самцами севрюги (Баранникова, 1949). У одновременно нерестящихся самок щуки в отличие от самцов гонадотропный гормон вырабатывается интенсивно и очень «синхронно» (Казанский, 1948). Имеются сведения о более высоком одновременном содержании гонадотропинов в гипофизе самок карпа (Mester, Cristian, 1965; Blanc, Mordechai, 1968).

Наблюдаются также и значительные видовые различия в продуцировании рыбами гонадотропных гормонов. У видов с тотальным нерестом выведение секрета происходит заметно быстрее, чем у рыб с асинхронным созреванием и прерывистым выметыванием половых продуктов (Гербильский, 1947; Зайцев, 1964). Характер накопления, хранения и выведения гормонов гипофиза тесно связан с типом нереста (осенним или весенне-летним) (Гербильский, 1940, 1947). Функциональная пластичность гипофиза костистых рыб, выражающаяся в способности к быстрому накоплению секрета и выведению его осенью либо к задержке (депонированию) гонадотропинов в аденогипофизе до весны, рассматривается как существенная предпосылка эволюционной пластичности рыб к переходу от осеннего типа нереста к весеннему, и наоборот (Гербильский, 1947).

Важным представляется вопрос о природе гонадотропных гормонов, вырабатываемых гипофизом рыб.

У *Tetrapoda* бледные базофильные клетки дистальной части аденогипофиза продуцируют два гормона гликопротеидной природы: фолликулинстимулирующий (ФСГ) и лутеинизирующий (ЛГ). Первый вызывает рост фолликулов в яичнике у самок и способствует сперматогенезу у самцов, второй — стимулирует интерстициальные клетки (ГСМК), обладает широкими меж- и внутривидовыми вариациями молекулярного веса и способствует выработке гонадами эстрогенов и андрогенов (Prosser, Brown, 1962).

Действие экстрактов, получаемых из гипофизов рыб, на гонады более высокоорганизованных позвоночных позволяет в ряде случаев предполагать наличие в них ФСГ- и ЛГ-подобных компонентов. В опытах Е. Витши (Witschi, 1955) экстракты гипофизов пластиножаберных, костных ганоидов и костистых рыб при тестировании на птицах и крысах обнаружили высокое содержание ЛГ-подобного фактора и сравнительно низкое — компонента, действующего аналогично ФСГ млекопитающих. Наличие в гипофизе у костистых рыб обоих типов гормонов было подтверждено и другими исследованиями (Otsuka, 1956a, b; Ball, 1960; Licht, Donaldson, 1969; Hyder, 1970) по стимуляции соответствующих реакций у животных разных групп *Tetrapoda*. Вместе с тем в некоторых работах по химическому фракционированию экстрактов гипофизов карпа *Cyprinus carpio* (Fontaine, Gérard, 1963; Burzawa-Gérard, Fontaine, 1965, 1966; Burzawa-Gérard, 1969) и чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* (Yamazaki, Donaldson, 1968a, b) удается идентифицировать не более одного типа гонадотропных гормонов.

Гистохимические и гистофизиологические методы исследования локализации секрета гипофиза и его действия на гонады также не позволяют прийти к единому мнению о количестве гонадотропных гормонов, вырабатываемых в дистальной доле аденогипофиза костистых (Oordt, 1968). В некоторых случаях у рыб, как и у млекопитающих (Purves, 1966), описывают два типа клеток, секретирующих гонадотропины. Такие сведения были получены в опытах, проведенных на угре (Olivereau, 1960, 1963; Olivereau, Herlant, 1960; Knowles, Vollrath, 1966), золотом карасе (Olivereau, 1962; Chavin et al., 1962), представителях рода *Oncorhynchus* (Olivereau, Ridgway, 1962), пецилиевых рыбах (Olivereau, Ball, 1964), кефалях (Stahl et al., 1960; Stahl, 1963), а также других видах костистых (Honma, Tamura, 1963; Leray, 1965; Öztan, 1966). Однако в ряде работ берется под сомнение возможность цитохимического способа определения в аденогипофизе двух типов клеток, продуцирующих ФСГ- и ЛГ-подобные вещества (Rai, 1966). Авторы их полагают, что у рыб, как и у *Anura* (Kemenade, 1969; Oordt, Kort, 1969), гипофиз содержит один тип гонадотропных клеток.

К этому следует добавить, что очищенные препараты ФСГ млекопитающих в отличие от препаратов ЛГ в большинстве случаев не стимулируют гаметогенез рыб (Ramaswami, 1962; Ahsan, Hoar, 1963; Ahsan, 1966b, и др.) или несколько усиливают ясно выраженное сперматогенное действие ЛГ (Sundagaraj, Nauyar, 1967). Так, введение гонадозктомированным

самцам ручьевого голавля *Couesius plumbeus* ФСГ млекопитающих не влияет на регрессированные семенники, в то время как препараты фракционированных гонадотропинов зрелых лососей (чавычи *O. tshawytscha* и кижуча *O. kisutch*), экстракт гипофиза лосося и ЛГ млекопитающих стимулируют деятельность интерстициальных клеток семенников и приводят к восстановлению сперматогенеза (Ahsan, 1966b).

Разноречивые мнения о наличии и функциональном значении ФСГ-подобного компонента в гипофизе рыб свидетельствуют, видимо, о том, что рыбы относятся к животным, у которых ФСГ, появляющийся в процессе эволюции позвоночных, еще не играет существенной роли в механизме стимуляции гаметогенеза. Обнаружение признаков присутствия ФСГ у амфибий (Pizagno, Burgos, 1963; Hoar, 1964), а также многочисленные факты активного участия этого гормона в репродуктивном процессе у более высокоорганизованных *Tetrapoda* (Eik-Nes, 1964, и др.) позволяют думать, что ФСГ приобретает существенное физиологическое значение в механизме регуляции половым циклом в филогенезе позвоночных лишь с выходом их на сушу (Hoar, 1965).

Определенную роль в репродуктивном цикле играет пролактин. Пролактин, или лютеотропный гормон, продуцируется у млекопитающих ацидофильными клетками дистальной части аденогипофиза. У самок он стимулирует выработку желтым телом прогестерона, наряду с половыми гормонами принимает участие в регуляции роста и функционирования молочных желез, а также контролирует процессы, связанные с проявлением материнского инстинкта и поведения (Prosser, Brown, 1962). У самцов пролактин совместно с половыми гормонами и гонадотропинами оказывает, видимо, влияние на развитие предстательной железы (Chase et al., 1957).

У рыб этот гормон (Bern, 1967; Lam, Leatherland, 1969; Leatherland, Lam, 1969; Mayer, 1970) обнаруживает чрезвычайно разнообразное и широкое действие на ткани и различные физиологические реакции (осморегуляцию, пигментацию и т. д.). Как и у млекопитающих, он вырабатывается в передней доле аденогипофиза (Blanc-Livni, Abraham, 1970; Matteij, 1970), в частности в роstralной ее области (Olivereau, 1969; Aoki, Umeuga, 1970; Leatherland, 1970a). Методами люминесцентного мечения антител и культивирования ткани гипофиза фундулюса *in vitro* (Emmart, Mossakowski, 1967, 1970; Emmart et al., 1966) было показано, что пролактин секретируется так называемыми «эта»-клетками роstralной области передней доли аденогипофиза.

Имеются данные об участии пролактина в процессах, свя-

занных с созреванием и размножением (Hoar, 1964; Sundaragaj, Goswami, 1965). Видимо, этот гормон совместно с андрогенами стимулирует выделение секрета семенными пузырьками у сома *Heteropneustes fossilis* (Sundaragaj, Goswami, 1965), контролирует развитие вторичных половых признаков у морского конька *Hippocampus hippocampus* и у *Symphysodon discus* (Egami, Ishii, 1962; Blum, Fiedler, 1964; Boisseau, 1969), а также обуславливает реакцию родительского поведения у зеленушки *Crenilabrus ocellatus* и *Symphysodon aequifasciata axelrodi* (Fiedler, 1962; Blum, Fiedler, 1964).

II. 3. 2. Роль секреции щитовидной железы, интерренальной ткани и телец Станниуса в репродуктивном процессе

В регуляции цикла созревания половых желез, процесса выведения половых продуктов и нереста, помимо гипофиза, принимают участие и другие железы внутренней секреции.

У многих видов рыб в преднерестовый и нерестовый период активизируется секреторная деятельность щитовидной железы (Hagen, 1936; Buchmann, 1940; Гербильский, 1947; Конрадт, 1949; Кузнецова, 1949; Рубан, 1951; Swift, 1955, 1959; Зайцев, 1964, и др.). Это свойственно в основном видам, нерестящимся при низкой температуре осенью, зимой и ранней весной (Гербильский, 1947; Иванова, 1954; Pickford, Atz, 1957; Зайцев, 1964). У весенне- и летненерестящихся рыб нужный уровень обмена веществ может, видимо, обеспечиваться повышением температуры воды без участия щитовидной железы. Иногда щитовидная железа в период нереста может проявлять все признаки активности и все-таки не участвовать в регуляции процесса перехода рыб в нерестовое состояние (Иванова, 1954; Rizkalla, 1970). Например, у зрелых производителей осетра и севрюги фолликулы железы переполнены коллоидным секретом, который из них в это время не выводится (Иванова, 1954).

Об участии щитовидной железы в репродуктивном цикле у рыб свидетельствует частичное подавление процесса сексуализации особей при действии на них веществами, снижающими или полностью угнетающими секрецию железы. У помещенных в 0,033—0,67%-ные растворы тиомочевины пецилии *Platyrocellus maculatus*, меченосцев *Xiphophorus helleri* и их гибридов задерживаются половая дифференцировка, половое созревание и появление вторичных половых признаков (Goldsmith et al., 1974). Аналогичные результаты были получены в опытах с ювенильными и половозрелыми гуппи *Poecilia (Lebistes) reticulata* (Дормидонтов, 1949; Pandey, Leatherland, 1970).

У особей *Channa punctatus* действие тиомочевины сказывается на развитии семенников и яичников спустя 60 дней; через 98 суток семенники гипертрофируются, полностью прекращается деление сперматогониев и сперматоцитов (Belsare, 1965b).

Деятельность щитовидной железы регулируется тиреотропным гормоном, выделяемым клетками промежуточной доли гипофиза (Гербильский, 1947; Дормидонтов, 1949; Зайцев, 1964; Leatherland, 1969; Mattheij, 1970; Моисеева, 1970), активность которых находится под контролем гипоталамуса (Peter, 1970).

В большинстве работ, проведенных на костистых, отмечается ясно выраженный процесс регрессии и перехода щитовидной железы в неактивное состояние после удаления у рыб гипофиза (Vivien, 1941; Matthews, Smith, 1948; Fontaine, 1953; Pickford, 1953; Chavin, 1956a, b; Ball et al., 1963; Belsare, 1965a; Pickford, Grant, 1968, и др.). У особей *Astyanax mexicanus*, которые в результате длительного содержания в темноте подверглись «физиологической гипофизэктомии», происходит атрофия ткани щитовидной железы (Rasquin, Rosenbloom, 1954). У карасей с удаленным гипофизом резко уменьшается интенсивность поглощения радиоактивного йода, необходимого компонента в цепи биосинтеза секрета щитовидной железы — тироксина (Chavin, 1956b). Аналогичные результаты получены в опытах с другими видами рыб (Albert, Lorenz, 1951; Fontaine, 1953). У гипофизэктомированных особей фундулюса функцию регрессированных семенников удается восстановить введением препарата бычьего гетеротиреотропного фактора или стандартного препарата бычьего тиреотропного гормона (Pickford, Grant, 1968).

Если существование функциональной связи гипофиза со щитовидной железой и щитовидной железой с гонадами не вызывает сомнений, то сведения об обратной связи гонад со щитовидной железой гораздо менее определены. Известно, например, что гонадоэктомия у сома *Clarias batrachus*, заметно подавляющая секрецию гипофиза, практически не отражается на функционировании щитовидной железы (Lehri, 1966). Вместе с тем имеются данные, которые позволяют с достоверностью говорить о наличии двусторонней функциональной связи гонад и щитовидной железы у гуппи (Sage, Bromage, 1970b).

В гормональной регуляции процесса созревания и размножения рыб, видимо, участвуют еще два типа железистых клеточных ассоциаций. К ним относятся клетки интерренальной ткани — гомолога кортекса надпочечников млекопитающих (Bagg, 1965) — и так называемые тельца Станниуса, расположенные в задней части почек костистых рыб.

У лососевых в преднерестовый период увеличение объема гонад сопровождается гиперплазией интерренальной ткани (Robertson, Wexler, 1959; Mc Bride, Overbeeke, 1969; Yadov et al., 1970). Кроме специфических гормонов, участвующих в различных процессах обмена, клетки интерренальной ткани продуцируют, видимо, стероиды: 11-кетотестостерон и 1 α -гидроксикортикостерон (Idler et al., 1961; Idler, Truscott, 1966, 1967; Idler, Mac Nab, 1967, и др.). Об этом свидетельствуют случаи обнаружения в интерренальной ткани у ряда видов хрящевых ганойдов и костистых рыб (Буцкая, 1966) липидов, дающих реакцию на стероиды, а также наличие 3 β -гидроксистероиддегидрогеназной активности в ткани головной почки у осетра *Acipenser oxyrhynchus* (Idler, O'Halloran, 1970) и у карповой рыбы *Acanthobrama terrae* (Yaron, 1966).

Приведенные данные говорят о том, что гормоны интерренальной ткани рыб, подобно стероидным гормонам коры надпочечников млекопитающих (Prosser, Brown, 1962), могут, видимо, принимать участие в стимулировании гаметогенеза и сексуального поведения (Bagg, 1965; Bern, 1967). Как и у млекопитающих, гипофиз-интерренальная система взаимодействия обнаруживает у исследованных видов костистых рыб признаки обратной связи (Rasquin, 1951; Pickford, 1953; Chavin, 1956; Basu et al., 1965; Olivereau, 1965; Butler et al., 1969).

Тельца Станниуса развиваются из элементов пронефрических протоков эмбрионов и представляют собой у взрослых особей скопления эпителиоидных клеток в задней части почек (Bern, 1967). Эти железистые образования встречаются только у рыб и то, видимо, не во всех группах (Krishnamurthy, Bern, 1969).

О возможности осуществления в тельцах Станниуса процессов синтеза и накопления стероидов свидетельствуют случаи обнаружения в них методами хроматографии продуктов биосинтеза половых гормонов, а также опыты по инкубации телец Станниуса и установлению возможности протекания в культуре ткани цикла биосинтеза стероидов.

Тельца Станниуса у атлантического лосося содержат эстрогены (преимущественно эстриол) и андрогены (17-кетостероиды) (Cédard, Fontaine, 1963). У самцов в тельцах количество андрогенов ниже, а эстрогенов выше, чем в гонадах. В период нерестовой миграции в реке концентрация андрогенов в тельцах у самцов многократно возрастает.

Опыты по инкубации телец Станниуса трески *Gadus morhua* в присутствии веществ, участвующих в цикле биосинтеза половых гормонов (Idler, Freeman, 1966), выявили способность телец к превращению меченого прегненолона в прогестерон и

затем в 11-дезоксикортикостерон, что свидетельствует о наличии в них 3 β -гидроксистероиддегидрогеназы, Δ^5 , -3-кетосоме-разы и 21-гидроксилазы.

Дезоксикортикостерон был найден в тельцах Станниуса у золотого карася (Ogawa, 1963) и лосося (Bern, 1967). У некоторых видов рыб в тельцах Станниуса стероиды и продукты их биосинтеза обнаруживаются гистохимически (Fontaine, Lepour-Hatey, 1959; Cédard, Fontaine, 1963; Chieffi, Botte, 1963; Botte et al., 1964).

У проходных лососевых рыб секреторную активность телец Станниуса связывают с процессом осморегуляции и в меньшей мере с циклом развития гонад (Hyrtil, 1970). Вместе с юстагломерулярными клетками, расположенными на афферентных артериях, они образуют ренино-ангио-тензино-адреналовую систему и, вероятно, гомологичны клубочковой зоне надпочечников млекопитающих (Krishnamurthy, Bern, 1969).

II. 3. 3. Секреция половых гормонов соматическими элементами семенника

Процесс размножения, созревания и выведения спермиев обслуживается комплексом клеток, которые выполняют роль опорных элементов гонады, снабжают половые клетки питательными веществами, осуществляя посредничество между системой кровоснабжения и сперматогониальными клетками в семенных цистах, а также продуцируют спермиальную жидкость, участвуют в резорбции остаточных спермиев и секретируют стероидные гормоны. По сравнению с другими позвоночными животными, у рыб опорнотрофические структуры половых желез в целом развиты относительно слабо (Краснова, Мазунин, 1966).

Продуцирование стероидных гормонов в гонадах рыб связывают обычно с деятельностью интерстициальных клеток, которые напоминают клетки Лейдига семенников высших позвоночных и претерпевают определенные циклические изменения в строении и секреторной активности на протяжении сперматогониального цикла.

У пластиножаберных размеры и количество клеток Лейдига подвержены видовым и индивидуальным колебаниям (Chieffi et al., 1961/1962; Chieffi, 1962, 1967) и обнаруживаются не у всех видов (Stephan, 1902a, b; Kolmer, Scheminsky, 1922; Holstein, 1969).

У скатов рода *Torpedo* они имеют в диаметре около 20 мк (ядро 9 мк), у *Scyliorhinus stellaris*, *Scyliorhinus canicula*, *Mustelus laevis* и *Prionace glauca* — около 6 мк (ядро 2,5—

4 мк). Располагаются эти клетки относительно равномерно в интерстициуме гонады, в зоне же зрелых фолликулов образуют более плотные скопления.

Присутствующие в семенниках и в сперме пластиножаберных стероидные гормоны, а также участвующие в их биосинтезе ферменты аналогичны соответствующим веществам гонад млекопитающих (Fletcher et al., 1969, и др.).

Из семенников *S. stellaris* были выделены прогестерон, андростенедион, тестостерон, 17α -оксипрегненолон и 17β -эстрадиол (Chieffi, Lupo, 1961; Gottfried, Chieffi, 1967). Была выявлена способность гомогената семенников и спермы *Squalus acanthias* превращать 4- C^{14} -прегненолон. Из этих компонентов удалось выделить и идентифицировать 17α -гидроксилазу, 21 -гидроксилазу, 20β -гидроксистероиддегидрогеназу и прегне- C_{17} — C_{20} -лиазу (Simpson et al., 1964a, b). В сперме *S. acanthias* присутствуют 11 -дезоксикортикостерон (500 мг/100 г), прогестерон (8 мг/100 г), андростенедион (2 мг/100 г), дегидроэпиандростерон (2 мг/100 г), прегненолон (13 мг/100 г) и андростерон (<5 мг/100 г) (Simpson et al., 1963a). Однако исследования, проведенные на *S. canicula*, *Galeus vulgaris*, *Raja batis*, *Lamna cornubica* (Simpson et al., 1963), показали, что 11 -дезоксикортикостерон не является обязательным компонентом спермы у пластиножаберных.

Как известно, синтез железистой тканию стероидных гормонов из молекул холестерина предполагает наличие в ее клетках цепи ферментов, способных индуцировать специфическую последовательность модификаций в молекулах холестерина. При этом важно, чтобы на первой стадии превращений присутствовала 3β -гидроксистероиддегидрогеназа.

У неполовозрелых экземпляров *S. canicula* 3β -гидроксистероиддегидрогеназа в семенниках отсутствует (Collenot, Ozon, 1964/1965). У половозрелых особей 3β -гидроксистероиддегидрогеназную активность проявляют цисты, содержащие сперматиды и спермии, клетки Сертоли и в меньшей мере — интерстициальные клетки. Ткань печени и почек дает отрицательную реакцию. 3β -гидроксистероиддегидрогеназная активность свойственна также клеткам Лейдига интерстициума у *S. stellaris* и *Torpedo marmorata* (Della Corte et al., 1961). У *S. acanthias* 3β -гидроксистероиддегидрогеназа обнаруживается в просветах семенных ампул, в сперме, взятой из ампулы семяпровода, и в цитоплазме клеток Сертоли (Simpson, Wardle, 1967), но отсутствует в клетках Лейдига.

Стероидные вещества выделены из гомогената семенников и из крови половозрелых костистых рыб: кеты *Oncorhynchus keta* (Potter, Hoag, 1954), нерки *O. nerka* (Grajcer, Idler, 1963),

гермафродитного вида — морского окуня *Serranus scriba* (Lupo, Chieffi, 1965), угря *Anguilla anguilla* (Colombo, 1965/1966) и других (Idler et al., 1960, 1961; Schmidt, Idler, 1962; Lupo, Chieffi, 1963; Gottfried, Mullem, 1967; Bara, 1969; Hyder, Kirschner, 1969; Lupo et al., 1970). По своему составу эти вещества весьма близки к половым гормонам и ферментам, идентифицируемым в семенниках у пластиножаберных и млекопитающих.

Например, из семенников трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* удалось выделить андростенедион, дегидроэпиандростерон, тестостерон и прогестерон (Gottfried, Mullem, 1967). Этих компонентов в гонадах «доминантных» самцов с хорошо развитыми клетками Лейдига в интерстициуме и нормально протекавшим процессом сперматогенеза в 5—7 раз больше, чем у самцов с несколько регрессированными семенниками, содержащими мелкие немногочисленные интерстициальные клетки.

Исследования превращения прогестерона в 17α -гидроксипрогестерон и андростенедион в семенниках у *Tribolodon hacoensis* (Arai et al., 1964), образования тестостерона из прегненолона у кефали *Mugil cephalus* (Eckstein, Eylath, 1968) и тестостерона из прогестерона у форели *Salmo gairdneri* (Arai, Tomaoki, 1967) обнаруживают сходство в схеме превращения стероидных гормонов у костистых и млекопитающих.

Так, при инкубации гомогената семенников форели (Arai, Tomaoki, 1967) с прогестероном-4- C^{14} и андрост-4-ен-3,17-дионом-4- C^{14} было установлено наличие в гонадах 17α -гидроксилазы, 20β -оксистероиддегидрогеназы, 17α -оксипрогестерон- C_{17} - C_{20} -лиазы, 17β -оксистероиддегидрогеназы и некоторых других ферментов, участвующих в цикле превращения половых гормонов.

При общем сходстве процесса биосинтеза тестостерона из прогестерона у форели и у млекопитающих в нем имеются некоторые отличия. В частности, у форели цепь соответствующих реакций приводит к образованию 11-кетотестостерона из андрост-4-ен-3,17-диона. Промежуточными продуктами являются тестостерон и 11β -окситестостерон, чего не наблюдается в норме у млекопитающих.

Опыты по скармливанию личинкам, малькам и взрослым экземплярам медаки *Oryzias latipes* тестостерон-4- C^{14} -пропионата путем добавления его в пищу продемонстрировали ясно выраженную избирательную аккумуляцию радиоактивной метки гонадами половозрелых особей. Фракционирование ткани половых желез показало, что более интенсивно включение радиоактивной метки происходит во фракцию митохондрий и в надосадочную жидкость, содержащую микросомы. Видимо,

эти органоиды клетки принимают активное участие в метаболизме андрогенов (Hishida, 1962).

Имеются и другие работы, в которых отмечено присутствие андрогенов у костистых рыб и подчеркивается их существенная роль в процессах, связанных с воспроизводством. В некоторых из них рассматривается значение эндокринных андрогенов в стимуляции сперматогенеза (Eversole, 1941; Dodd, 1960; Idler et al., 1961; Nayyar, Sundararaj, 1970b). Необходимость участия половых гормонов в цикле гаметогенеза была доказана в опытах по восстановлению сперматогенеза у гипофизэктомированных производителей после инъекции тестостерон пропионата самцам сома *Heteropneustes fossilis* (Sundararaj, Nayyar, 1967), особенно, в опытах по введению более активного метилтестостерона регрессированным самцам *Fundulus heteroclitus* (Lofts et al., 1966).

Другие исследования посвящены изучению характера возникновения вторичных половых признаков, развитие которых, как известно, контролируется андрогенами (Pandey, 1969; Smith, 1969).

Для ряда костистых рыб была установлена связь между максимальным развитием интерстициальных клеток в семеннике и периодом появления у них хорошо выраженных вторичных половых признаков (Courrier, 1921a; Craig-Bennet, 1931; Schneider, 1969). Впоследствии были получены и экспериментальные данные, свидетельствующие о стимулировании андрогенами млекопитающих (Pickford, Atz, 1957; Dodd, 1960; Reisman, 1968; Hishida, Kawamoto, 1970) и рыб (Arai, 1967) развития вторичных мужских половых признаков у самцов и самок и, напротив, о подавлении их проявления при воздействии на самцов рыб эстрогенами (Idler et al., 1961; Story, 1967; Takeuchi, 1968).

Опыты показали, что добавление в воду, где содержатся половозрелые самки медаки, 11-кетотестостерона из крови лососевых рыб и тестостерона млекопитающих приводит к развитию у самок вторичных половых признаков самца. Степень их проявления увеличивается пропорционально концентрации гормона. Активность 11-кетотестостерона оказалась в 10 раз выше активности тестостерона (Takeuchi, 1968).

Процесс нормального развития копулятивных органов у пластиножаберных (Collenot, 1969) и костистых рыб (Turner, 1947; Grobstein, 1947; Hopper, 1949a, b; Hopper, Wallace, 1970) тоже тесно связан с гормональной активностью гонад. Ингибирование гормональной деятельности семенников в эксперименте приводит к регрессии копулятивных органов.

Несмотря на многочисленные данные о происходящей в

семенниках у костистых рыб выработке андрогенов до настоящего времени остается спорным вопрос о морфологических структурах, которые непосредственно связаны с синтезом половых гормонов, и о присутствии в семенниках костистых элементов типа клеток Лейдига млекопитающих. Причина таких разногласий кроется, очевидно, в использовании многими исследователями малоспецифических гистохимических методов выявления андрогенной активности тканей семенника и различивом толковании получаемых результатов.

Существовавшее прежде мнение (Kolmer, Scheminzky, 1922; Oordt, 1925, и др.), что у костистых интерстициальные клетки, аналогичные клеткам Лейдига высших позвоночных, отсутствуют, опровергнуто многочисленными случаями нахождения таких структур в интерстициуме у видов различных систематических категорий. Интерстициальные клетки были обнаружены в семенниках у шпрота *Clupea (Sprattus) sprattus* (Marshall, Lofts, 1956), форели *Salmo irideus* (Oota, Yamamoto, 1966), кеты *Oncorhynchus keta* (Potter, Hoar, 1954), болотного угря *Amphiphonus cuchia* (Rastogi, 1968b), *Cymatogaster aggregata* (Wiebe, 1968, 1969a, b), *Monopterus albus* (Chan, Phillips, 1967b, 1969), линя *Tinca tinca* (Delrio et al., 1965; Capmartin et al., 1967/1968), сомов — *Clarias batrachus* (Lehri, 1967) и *Heteropneustes fossilis* (Sundararaj, Nayyar, 1967, 1970b), гуппи *Lebistes reticulatus* (Follenius, 1953, 1964), фундулюса *Fundulus heteroclitus* (Matthews, 1938; Lofts et al., 1966), саргана *Belone belone* (Delrio et al., 1965), *Tilapia sp.* (Marshall, Lofts, 1956), трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Craig-Bennet, 1931; Gottfried, Mullem, 1967; Follenius, 1968), морской колюшки *Spinachia vulgaris* (Oordt, 1923; Craig-Bennet, 1931) и других рыб (Courcier, 1921a-c, 1922a, b; Remacle, 1970).

Располагаются они поодиночке или группами в межканальцевом пространстве. В предыдущей главе были описаны случаи, когда железистые интерстициальные клетки, проявляющие признаки стероидогенной активности, образуют у некоторых морских собачек и бычков (подотряды *Blennioidei*, *Gobioidei*) тяжи у поверхности гонады или крупные островки во внутренних частях семенника. Таким образованиям приписывают функцию эндокринных либо экзокринных желез. При этом вопрос о происхождении железистых клеток решается по-разному.

У морских собачек генезис этих клеток связывают с герминативной тканью, преобразующейся вблизи основания семенных канальцев в клетки экзокринной железы (Champy, Gley, 1922). В работах, проведенных на бычках (Eggert, 1931;

Sperotti, 1940), железистым образованиям отводится роль эндокринной железы, которая развивается, как полагают, независимо от герминативной ткани.

В большинстве случаев интерстициальные клетки у костистых описываются как временные компоненты межтканочной ткани семенника, которые развиваются в период завершения очередного сперматогониального цикла из части соединительнотканых клеток, выполняющих функцию накопления и секреции липидов, а возможно, и стероидных веществ (Courrier, 1921a; Craig-Bennet, 1931; Marshall, Lofts, 1956; Lofts, Marshall, 1957; Robertson, 1958; Delrio et al., 1965; Carmartin et al., 1967/1968; Rastogi, 1968b, c). Это объединяет рыб с другими сравнительно низкоорганизованными позвоночными (Marshall, 1969), у которых также часть фибробластов интерстициума постепенно преобразуется в клетки Лейдига.

У трехиглой колюшки интерстициальные клетки развиваются весной из недифференцированных перикапиллярных соединительнотканых клеток (Follenius, 1968). При автордиографических исследованиях интерстициальных клеток после введения самцам урацил-5-Н³ обнаружено, что функциональная активность их ядер по сравнению с активностью ядер окружающих соматических клеток в этот период заметно увеличивается. Активация ядер сопровождается специфическими изменениями в строении и расположении органоидов цитоплазмы. Окончание нереста совпадает с проявлениями деструктивных процессов в интерстициальных клетках.

С другой стороны, имеются сведения о чрезвычайно раннем развитии и, видимо, постоянном наличии интерстициальных компонентов типа клеток Лейдига в семенниках у форели (Oota, Yamamoto, 1966). Как и у млекопитающих, в семенниках неполовозрелых самцов форели были отмечены ясно различимые клетки Лейдига, которые локализованы в междольчатой ткани и отличаются от остальных соматических элементов интерстициума своеобразным строением, сходным со строением незрелых клеток Лейдига высших позвоночных. Они обладают хорошо развитым эндоплазматическим ретикулумом, внутренние мембраны митохондрий имеют характерную трубчатую или пузырчатую структуру.

Дальнейшие исследования ранней дифференцировки соматических структур гонады, деятельность которых может быть связана с продуцированием половых гормонов, чрезвычайно важны. Они помогут изучить механизм секреторной деятельности эмбриональных гонад, который, как полагают, играет у животных существенную роль в процессе дифференцировки пола.

Интерстициальные клетки семенников рыб периодически накапливают и выводят холестеролположительные липиды (Marshall, Lofts, 1956; Lofts, Marshall, 1957, и др.), чем напоминают липоидсодержащие клетки гонад других позвоночных (Hooker, 1948; Marshall, 1949, 1951; Lofts, Boswell, 1960; Oordt, Lofts, 1963; Yokoe, Hall, 1970), с которыми связывают продукцию андрогенов. Во всяком случае, циклические количественные изменения липидов в семенниках, происходящие параллельно с процессом созревания и выведения спермиев, являются, видимо, важным элементом в комплексе физиологических реакций размножения самцов рыб и других животных (Chan, Phillips, 1967b).

Существуют виды рыб, у которых интерстициальные клетки в семенниках отсутствуют. Полагают (Marshall, Lofts, 1956; Lofts, Marshall, 1957), что в этих случаях функцию их выполняют так называемые «пограничные клетки долек» (*lobule boundary cells*), которые располагаются в стенках семенных канальцев и проявляют, подобно интерстициальным клеткам других видов рыб, циклические изменения в накоплении и выведении липидов.

Пограничные клетки долек были описаны у щуки *Esox lucius*, гольцов *Salvelinus willughbii*, *S. fontinalis*, атлантического лосося *Salmo salar* (O'Halloran, Idler, 1970) и у вида *Labeo sp.* (Marshall, Lofts, 1956; Lofts, Marshall, 1957; Henderson, 1962). Правда, Н. Хендерсон (Henderson, 1962) не смог обнаружить признаков секреторной активности этих клеток у *S. fontinalis* и предположил, что роль железы внутренней секреции у гольца может играть характерное образование, прилежащее к передней части семяпровода.

У некоторых видов рыб в семенниках одновременно присутствуют как интерстициальные, так и пограничные клетки долек (Robertson, 1958; Rai, 1965; Khanna, Pant, 1966; Yaron, 1966; Rastogi, 1968a).

У тилапии *Tilapia mossambica* (отряд окунеобразных) энзимы, участвующие в биосинтезе стероидов, обнаруживаются и в интерстициальных элементах типа клеток Лейдига и в пограничных клетках долек (Yaron, 1966), причем в первых их заметно больше. Интересно, что такая же особенность выявлена в опытах на крысах (Christensen, Mason, 1965), у которых интерстициальные клетки обладают более высокой способностью к превращению прогестерона в андрогены, чем элементы стенок семенных трубочек, сравнимых по расположению в гонаде с пограничными клетками долек рыб.

Образования, подобные пограничным клеткам долек, некоторые авторы характеризуют как гомологи клеток Сертоли

высших позвоночных (Stanley et al., 1965; Буцкая, 1966). Н. А. Буцкая (1966) полагает, что они — не что иное, как клетки «фолликулярного эпителия», которые образуют внутреннюю выстилку канальцев, присутствуют в семеннике у всех изученных видов рыб и известны со времени самых ранних исследований строения семенников у костистых (Jungersep, 1889).

Высказывается мнение (Stanley et al., 1965; Moser, 1967), что клетки Сертоли у рыб, как и у других позвоночных (Melampy, Cavazon, 1954; Ласу, 1967), наряду с питающей функцией выполняют роль продуцентов половых стероидов. Вместе с тем, по некоторым данным, признаков секреции стероидных гормонов в образованиях типа клеток Сертоли у рыб не обнаруживается. Так, у изученных Н. А. Буцкой (1966) одиннадцати видов карповых, окуневых, лососевых, щуковых и осетровых липиды, накапливающиеся в клетках фолликулярного эпителия в преднерестовый период, не дали реакции на стероиды.

Наблюдая изменения, которые происходят в секреции липидов клетками фолликулярного эпителия на протяжении сперматогониального цикла, Н. А. Буцкая пришла к выводу, что эта секреция относится к экзокринному типу и что, как полагают некоторые исследователи (Stanley et al., 1965; Billard, 1969a, b, 1970a), отложение липидов в фолликулярных клетках связано прежде всего с питающей функцией этих образований.

Основанием для таких высказываний послужило то, что циклические изменения содержания липидов в клетках фолликулярного эпителия, выполняющих роль клеток Сертоли, могут быть интерпретированы как показатель посредничества последних в процессе переноса питательных веществ из кровяного русла к семенным клеткам. В период размножения, роста и созревания половых клеток питательные вещества, в том числе и липиды, не задерживаясь в клетках Сертоли, переходят, видимо, в герминативную ткань. С завершением сперматогенеза избыток липидов откладывается в клетках фолликулярного эпителия, что и приводит к описанной выше цикличности в накоплении соответствующими соматическими элементами семенника липидных веществ¹.

Полагают, что липиды, изливающиеся в период нереста из клеток Сертоли в просвет долек, могут использоваться в каче-

¹ Следует отметить, что в некоторых старых работах (Oordt, 1923; Craig-Bennet, 1931) вопрос о накоплении липидов в интерстициальных клетках типа лейдиговых также рассматривается с позиции возможного участия их в доставке питательных веществ к половым клеткам.

стве питательных веществ элементами соматической ткани и активно делящимися в этот период первичными сперматогониями (Stanley et al., 1965). Однако более приемлемым кажется мнение Н. А. Буцкой (1959) о том, что липиды, секретиремые клетками фолликулярного эпителия в просвет канальцев, подвергаясь быстрому распаду, образуют в конечном счете вещества, которые участвуют в образовании спермиальной жидкости и облегчают продвижение масс спермиев по выводным протокам.

Дальнейшие исследования, очевидно, внесут большую ясность в наши представления о месте выработки, механизме синтеза андрогенов и о характере взаимодействия отдельных элементов гонады. Одинаковое действие на сперматогенез гонадотропинов (ЛГ) и андрогенов говорит о сходстве механизма осуществления регуляции циклом гаметогенеза у рыб и других позвоночных. Роль гонадотропных гормонов сводится к активированию секреторной деятельности интерстициальных клеток семенника и других клеточных ассоциаций, вырабатывающих под влиянием секрета гипофиза андрогены. Последние стимулируют развитие половых клеток и некоторые другие процессы, связанные с репродуктивным циклом.

Взаимодействие гипофиза и гонад, как и согласованная работа остальных желез внутренней секреции, обнаруживает элементы обратной связи. Об этом, в частности, свидетельствует прекращение секреции гонадотропинов в гипофизе у гонадэктомированных рыб (Lehri, 1966).

Имеющиеся в настоящее время данные позволяют обнаружить у рыб черты некоторой сравнительной примитивности в системе эндокринной регуляции репродуктивного цикла (Hoar, 1965; Верп, 1967).

Одним из проявлений специфических особенностей функционирования системы эндокринных органов у рыб, обусловленных, в частности, их пойкилотермностью, является высокая зависимость развития и функционирования эндокринных желез от изменений абиотических факторов окружающей среды. Такая зависимость характерна и для желез, связанных с регуляцией сперматогониального цикла (Hoar, 1959; John, 1963; Singh, 1967, 1968).

II. 3. 4. Влияние на сперматогенез факторов внешней среды

У некоторых позвоночных имеется врожденный ритм полового созревания, который не зависит от изменений факторов окружающей среды, если они не выходят за рамки адаптационных возможностей вида. Однако большинству животных

свойственна довольно высокая чувствительность к отдельным внешним раздражителям, способным воздействовать на характер и скорость протекания половых циклов.

Для некоторых видов рыб эффективными раздражителями, влияющими на гаметогенез, являются: течение (Державин, 1947; Кузьмин, Чуватова, 1970) и изменение уровня воды (Hoar, 1959; John, 1963; Hyder, 1969), условия питания, насыщение воды кислородом (Строганов, 1952; Clemens, Reed, 1967), присутствие особей противоположного пола (Фалеева, 1958; Egami, 1959; Апоуриг, 1964) и др. Особенно заметно на развитие воспроизводительной системы влияют температура и свет (Hyder, 1969; Nomura, 1969; Schneider, Immelmann, 1969; Schneider, 1969; Wiebe, 1969b). Степень воздействия каждого из перечисленных факторов зависит от особенностей биологии вида, а также физиологического состояния особи в момент воздействия, стадии ее развития или этапа гаметогенеза и т. д. Важную роль играет определенное сочетание, комплексное действие многих раздражителей, приводящее к реализации механизма управления половым циклом (Поликарпова, 1942; Строганов, 1962, и др.).

Если для воспроизводительной системы большинства теплокровных позвоночных свойственна высокая зависимость ее развития от условий освещения (Burger, 1949; Bullough, 1951; Hoar, 1951; Prosser, Brown, 1962; Everett, 1970; Hoffmann, 1970; Mc Inerney, 1970), то для рыб значительно более эффективным раздражителем является температурный фактор, о чем свидетельствуют факты тесной приуроченности отдельных этапов сперматогенеза к определенным сезонам года. Свет оказывает заметное действие на гаметогенез у сравнительно небольшого числа исследованных видов костистых рыб (Craig-Bennet, 1931; Dildine, 1936; Hoover, Hubbard, 1937; Bullough, 1939, 1940; Burger, 1939; Matthews, 1939; Merriman, Schedl, 1941; Eekhoud, 1947; Harrington, 1950, 1956, 1957, 1959; Hazzard, Eddy, 1951; Medlen, 1951; Rasquin, Rosenblom, 1954; Ahsan, Hoar, 1963; Clemens, Reed, 1967; Wiebe, 1968b, 1969b; Schneider, 1969).

У гольяна *Phoxinus laevis*, например, искусственное увеличение продолжительности светового дня до 17 ч не влияет на сперматогенез, если температура достаточно высока (Bullough, 1939, 1940); при понижении же температуры избыток света ускоряет протекание поздних стадий сперматогенеза и завершение созревания гонад.

В сперматогенезе *Enneacanthus obesus* (семейство *Centrarchitac*) (Harrington, 1956), гольца *Sulvelinus fontinalis* (Henderson, 1963a, b) и некоторых других видов костистых (Har-

rington, 1959) освещенность играет существенную роль. Так, у самцов медаки *Oryzias latipes* при дополнительном освещении семенники достигают состояния зрелости намного раньше, чем в обычных условиях (Yoshioka, 1962).

Следует отметить, что при изучении влияния фотопериодичности на сперматогенез разными исследователями для одних и тех же видов рыб (Harrington, 1959) получены противоречивые результаты. В целом изменения освещенности, видимо, имеют важное значение в основном для обитателей северных водоемов (Hoover, 1937; Hoover, Hubbard, 1937; Harrington, 1956, 1957, 1959; Baggerman, 1957; Farner, 1961; Henderson, 1963a, b).

Роль регулятора процесса гаметогенеза в условиях изменения режима освещения отводят пинеальному органу, или эпифизу, который, видимо, является у рыб не просто светочувствительным рецептором нервной системы (Omura, Oguri, 1970), но, подобно эпифизу у более высокоорганизованных животных, выполняет роль эндокринного секреторного органа (Friederick-Freska, 1932; Pflugfelder, 1953, 1954; Rüderberg, 1968; Fenwick, 1970).

Экзогенный мелатонин, присутствующий в пинеальном органе рыб, вероятно, ингибирует выработку гипоталамусом веществ, стимулирующих гонадотропную активность гипофиза. Увеличение продолжительности светового дня тормозит продуцирование мелатонина и, следовательно, ведет к физиологической пинеоэктомии. В результате тормозящее действие этого вещества на процесс секреции гонадотропинов снижается.

В период полового созревания количество мелатонина в пинеальном органе чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* снижается в шесть раз, что, как полагают (Fenwick, 1970), свидетельствует о его регулирующей роли в половом цикле. С другой стороны, введение мелатонина в брюшную полость золотым рыбкам *Carassius auratus* заметно тормозит у них развитие семенников даже при значительном увеличении продолжительности светового дня.

В опытах с четырехиглой колюшкой *Apeltes quadracus* (Merriman, Schedl, 1941) выявлено, что самцы и самки по-разному реагируют на изменение условий освещения и температуры: свет является малоэффективным раздражителем для самцов и важным фактором, способствующим созреванию овоцитов у самок; пониженная температура, напротив, мало влияет на сперматогенез, но заметно подавляет овогенез.

У карповой рыбы *Couesius plumbeus* в преднерестовый период повышение температуры воды с 9 до 19°C приводит к быстрому уменьшению относительного веса семенников, подав-

лению мейотического деления сперматоцитов и к активации митотического деления половых клеток (Ahsan, 1966c). При 9°C вес семенников остается постоянным. Продолжительность светового дня не сказывается заметно на развитии гонад. В посленерестовый период низкие температуры вызывают активную пролиферацию первичных сперматогониев, повышенные, напротив, подавляют митотическую активность сперматогониев и приводят к снижению веса семенников. Как и на предыдущей стадии, увеличение светового периода не вызывает существенных изменений в сперматогенезе, но несколько стимулирует мейотические деления и процесс формирования спермиев.

У фундулюса световой фактор, видимо, не влияет на сперматогенез. Основным раздражителем, определяющим скорость и характер протекания полового цикла, является температура. Понижение ее до 7—4° тормозит созревание семенников (Burger, 1939; Matthews, 1936b). Температурный порог, вызывающий стимуляцию митотической активности сперматогониев, близок к 10° (Burger, 1939), а оптимальная температура для развития гонад равна 21°C (Matthews, 1939b).

У гуппи сперматогенез наиболее успешно протекает в диапазоне температур от 20 до 30°. Период от стадии лептотены до полного формирования спермиев равен при 30° 12 дням, при 25° — 14, при 20° он составляет более 20 дней (Billard, 1968). Повышение температуры до 34,5° тормозит сперматогенез на стадии удлинения сперматид, а снижение до 15° задерживает его на стадии образования сперматоцитов I порядка. Оптимальное соотношение скорости осуществления сперматогенеза и дегенерационных процессов в семеннике наблюдается при 25°. Характерно, что этот показатель соответствует зоне предпочитаемой температуры при помещении самцов гуппи в условия температурного градиента.

Эксперименты по инъекированию самцам медаки меченого тимидина, быстро проникающего в ядра сперматогониев и сперматоцитов в прелептотеновой стадии, позволили определить характер изменения скорости протекания отдельных стадий сперматогониального цикла в зависимости от температурных условий (Egami, Hyodo-Taguchi, 1967). Время от интенсивного синтеза сперматоцитами ДНК до образования сперматид при температуре 25 и 15° составляет соответственно 5 и 12 суток. Преобразование сперматид в спермии при температуре 25° происходит за 7 суток, при 15° — за 8. В обоих случаях этот период у медаки короче, чем у млекопитающих (Heller, Clermont, 1963; Monesi, 1962), и продолжительнее, чем у дрозофилы и морских ежей (Holland, Giese, 1965).

У угря *Anguilla anguilla* в условиях эксперимента сперматогенез нормально протекает в пределах от 10 до 26°C. Оптимальной является температура около 20°. Свет и соленость воды на процесс развития семенников влияют слабо (Voëtius, Voëtius, 1967).

Содержание молоди карпа (начальный вес 10 г) в аквариумах при постоянной температуре 23° сокращает время наступления полового созревания в два раза по сравнению с обычными условиями (Meske и. а., 1967).

Ихтиологическая литература располагает большим количеством примеров, свидетельствующих об ускорении темпов полового созревания у рыб с продвижением популяций вида с севера на юг (Дрягин, 1949; Кузьмин, 1957, 1967, и др.), что сопровождается иногда коренными изменениями в самом характере полового цикла.

Питание в регуляции цикла гаметогенеза у разных видов рыб играет неодинаковую роль. У угря *Anguilla anguilla*, например, протекание сперматогенеза не зависит от условий питания. Самцы его нормально созревают даже после трехлетнего периода голодания (Voëtius, Voëtius, 1967). Золотой карась, напротив, быстро реагирует на недостаток пищи (Clemens, Reed, 1967). В течение четырех месяцев ограниченного кормления в период, соответствующий естественному нересту, относительный вес семенников падает у него в десять раз. Сперматогенез удается восстановить введением препаратов гипофиза в сочетании с повышением суточного рациона.

Ихтиологам и рыбоведам хорошо известно, как тонко отвечает воспроизводительная система рыб на изменение обеспеченности производителей пищей, плотности посадки и других условий обитания в дикой природе и при искусственном выращивании. Характер реакции, очевидно, во многом зависит от видовых особенностей обмена веществ на разных этапах полового цикла. Однако мы не имеем возможности подробно рассмотреть эту весьма интересную сторону проблемы.

Глубокое влияние оказывают на гаметогенез различные виды излучений. Семенники гуппи довольно быстро реагируют на облучение. Уже через 6 ч после воздействия на самцов мягкими х-лучами (7500 γ) наблюдается поражение элементов эндоплазматического ретикулума в мейотически делящихся сперматоцитах, что приводит к нарушению протекания завершающих этапов превращения сперматид и развитию аномалий в строении оболочки их ядер (Follenius, 1964).

Доза облучения 500—1000 p не отражается на росте, половом поведении производителей и качестве потомства гуппи.

Увеличение ее до 1000—2000 *p* вызывает гибель части самцов и снижение их воспроизводительной способности, а 4000 *p* и выше делают всех самцов стерильными, и часть их в течение трех недель с момента облучения погибает (Purdom, 1966).

Скрещивание производителей гуппи, подвергшихся действию х-лучей, позволяет выявить характер и частоту мутаций в облученных вторичных сперматогониях, сперматоцитах и сперматидях (Schgröder, 1969). По количеству видимых рецессивных мутаций, индуцируемых в сперматогониях х-лучами, гуппи в четыре-пять раз менее мутабельны, чем мыши. В отношении частоты возникновения видимых мутаций определенных локусов они в целом, по-видимому, менее мутабельны, чем мыши, и несколько более мутабельны, чем дрозофила.

Облучение рентгеновскими лучами самцов медаки в дозе 100—2000 *p* приводит к уменьшению в семенниках количества сперматогониев и сформированных спермиев. В период восстановления сперматогенеза в гонадах наблюдается появление ооцитоподобных клеток. 2000 *p* не снижают половой активности медаки, но сказываются на оплодотворяющей способности продуцируемых ею спермиев (Каппо, Egami, 1966). Количество и процент оплодотворенных яиц, откладываемых самкой, в течение первых двух недель опыта не изменяется. В последующие четыре недели процент оплодотворенных яиц резко падает и только через шесть недель после облучения начинает вновь возрастать, а через восемь достигает первоначального уровня.

В гонадах медаки, помещенной в воду, содержащую от 1 до 10 мккюри Sr^{85} , происходит быстрое накопление изотопа. Пребывание в такой среде в течение двух-четырех недель в нерестовый период вызывает у самцов медаки серьезные нарушения сперматогенеза. Наиболее чувствительны к облучению сперматогонии и сперматоциты (Yoshimura et al., 1969).

Повышенная чувствительность мужских половых клеток ранних фаз развития к действию рентгеновских лучей свойственна многим видам животных от дрозофилы (Ватти, 1965, 1966; Sobels, 1966) до млекопитающих (Wang et al., 1960). Различия в степени радиочувствительности присущи не только половым клеткам разных стадий развития, но и различным типам или поколениям сперматогоний (Кашенко и др. 1960; Mandl, 1964; Бакулина, 1970), что, вероятно, обусловлено возрастом степени сексуализации половых клеток в ходе гаметогенеза. Реакция половых клеток на рентгеновское облучение у будущих самок и самцов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* обнаруживает определенные различия еще до начала у них видимого процесса дифференцировки пола (Персов, 1969).

Предполагается, что облучение зародышей и личинок вызывает известный сдвиг в механизме регуляции перехода половых клеток от митотического к мейотическому циклу развития вследствие временного угнетения («дезинтеграции») эндокринных органов, осуществляющих в норме гормональный контроль над этим процессом (Персов, 1967, 1969).

Так как на различных этапах годовых циклов и онтогенеза воспроизводительная система и ее связи с эндокринными органами претерпевают существенные изменения, естественно также ожидать определенных изменений в радиочувствительности половой системы и отдельных ее частей. Например, у самцов медаки реакция гонад на воздействие х-лучей зависит от стадии эмбриогенеза (Egami, Hyodo-Taguchi, 1969).

Мощным внешним раздражителем, действующим на развитие воспроизводительной системы, особенно на завершающих стадиях формирования половых клеток и перехода рыб в нерестовое состояние, является специфическое поведение особей противоположного пола (Поликарпова, 1942; Фалеева, 1958, 1965; Amouiq, 1964, 1965, 1967; А. Турдаков, 1968а, и др.).

Созревание самцов макропода *Macropodus viridi — auratus* значительно ускоряется в присутствии самки, готовой к нересту либо уже нерестящейся с другим самцом (Фалеева, 1958). У зрелых самцов иссыкульской форели *Salmo ischchan issykogegarkuni* в присутствии самок увеличивается скорость формирования эякулятов и их средний объем (А. Турдаков, 1968а).

Самцы и самки оказывают друг на друга стимулирующее действие в результате зрительного восприятия особи противоположного пола (Фалеева, 1958, 1965; Протасов и др., 1966), механического контакта во время брачного ритуала (Tinbergen, 1955; Фалеева, 1965), а также, возможно, благодаря выделению зрелыми производителями в воду веществ, активизирующих половое поведение и созревание партнеров по нересту (Amouiq, 1964, 1965, 1967; Mainardi, Rossi, 1968).

На протяжении различных этапов подготовки к размножению значение отдельных факторов взаимного влияния производителей (Tinbergen, 1955) изменяется и зависит от видовых особенностей экологии нереста (Фалеева, 1965).

В период ранних фаз нерестового ритуала у колюшки роль основного раздражителя играет взаимное зрительное восприятие партнеров, в то время как для осуществления акта выметывания икры достаточно механического контакта самки с самцом либо заменяющим его раздражителем (Tinbergen, 1955).

Существенную роль играет зрение в процессе брачных игр, созревания и выметывания половых продуктов у медаки (Egami, 1959). Однако и ослепленные рыбы могут находить друг друга с помощью органов чувств системы боковой линии, проявлять сексуальное поведение и нереститься.

Таким образом, сперматогониальный цикл и переход особей в нерестовое состояние регулируется у рыб сложным комплексом взаимодействия органов чувств, на которые влияют разнообразные внешние раздражители, с нервной и эндокринной системой организма. На ранних этапах созревания гонад важное значение имеют температура, свет и другие факторы окружающей среды. С переходом рыб в состояние, близкое к нерестовому, повышается роль взаимного контакта особей противоположного пола и различных раздражителей, связанных с особенностями среды, в которой осуществляется нерест, а также брачных игр и т. д. (Baggerman, 1968; Протасов, Дарков, 1970).

СПЕРМА И СПЕРМАТОЗОИДЫ

III. 1. Производство спермы

III. 1. 1. Формирование эякулята

Спермии, находящиеся в семенниках зрелых самцов рыб и не вовлеченные в процесс формирования эякулята, способны активироваться в воде и оплодотворять икринки (Dyk, 1953; Dyk, Luský, 1954; Havelka et al., 1956, 1959; А. Турдаков, 1971а). Аналогичное явление наблюдается у многих животных. Спермии насекомых (Anderson, 1950), птиц (Munro, 1938), млекопитающих животных (Young, 1929; Bishop, 1958; Милованов, 1962) и человека (Adel, Makris, 1951) приобретают способность двигаться, а в ряде случаев и оплодотворять яйца задолго до выхода из семенников. У японского жука *Popilla japonica* мужские половые клетки обладают способностью к ритмичным ундулирующим движениям уже на самых ранних стадиях сперматогониального цикла (Anderson, 1950). В сперматиде крысы осевые нити жгутика приобретают подвижность задолго до освобождения от окружающей их цитоплазмы и окончательного формирования соответствующих частей спермия (Austin, Sapsford, 1952). Вместе с тем спермии рыб, взятые непосредственно из гонады зрелого самца, не тождественны спермиям из эякулята.

У чебачка *Leuciscus bergi*, османа *Diptychus dybowski* и исыккульской форели *Salmo ischchan issykogegarkuni* находящиеся в семеннике спермии обладают пониженной подвижностью и скоростью поступательного движения. Процент нормально активирующихся спермиев с продвижением от хвостового к головному отделу семенника уменьшается (А. Турдаков, 1971а).

У радужной форели *Salmo irideus*, щуки *Esox lucius*, карпа *Cyprinus carpio* и подуста *Chondrostoma nasus* полноценные спермии обнаруживаются только в хвостовом отделе семенника, а в среднем и головном отделах они плохо активируются и

отличаются низкой оплодотворяющей способностью (Дук, 1953; Дук, Lucký, 1954; Havelka et al., 1959).

О причине пониженной подвижности спермиев, взятых из семенника, можно высказать лишь некоторые предположения. Известную помощь при этом могут оказать исследования, проведенные на спермиях млекопитающих.

У млекопитающих процесс созревания спермиев подразделяется на три периода: 1 — формирование их в семеннике, где половые клетки приобретают способность активироваться, а в ряде случаев и оплодотворять яйца (Милованов, 1962; Шергин, 1967), 2 — продвижение спермиев по придатку семенника, где они приобретают устойчивость к внешним воздействиям (Redenz, 1924, 1925; Селиванова, 1934; Blandau, Rumery, 1964; Bedford, 1966, 1967; Fawcett, Phillips, 1969), и 3 — «дозревание» в половых путях самки, или капацитация (*capacitation*), в результате которой оплодотворяющая способность спермиев достигает максимальной величины¹.

У большинства рыб, которым свойственно внешнее осеменение и сравнительно просто устроенный половой аппарат, состоящий из удлинённой формы семенников и проходящих по медиальному краю семяпроводов, весь цикл формирования спермиев, приобретения ими нормального уровня физиологической зрелости и оплодотворяющей способности ограничен пределами самого семенника.

Процесс сперматогенеза протекает в разных частях гонады с неодинаковой интенсивностью, что приводит к дифференцировке участков семенника по степени зрелости находящихся в них половых клеток. Такое разделение вызвано прежде всего особенностями анатомического строения гонады.

В гонадах пластиножаберных ясно различаются зоны, занимаемые семенными ампулами разной степени зрелости (см. рис. 3). У некоторых костистых степень зрелости половых клеток увеличивается по направлению от периферии дорсо-вентральной части семенника к его медиальной области, к *hilus*, где проходит общий семявыносящий проток и главная артерия, дающая ответвления вглубь гонады. Это обусловлено наличием лучших условий кровоснабжения, а следовательно, и питания для цист, расположенных в области прохождения крупных кровеносных сосудов вблизи семяпровода. Например, Н. А. Буцкая (1959) отмечает характерную для многих костистых

¹ Механизм действия капацитирующего фактора является в настоящее время предметом многочисленных исследований (Ducelow et al., 1966; Bedford, 1967; Austin, 1969; Hunter, 1969; Эдвардс, 1970; Yanagimachi, 1970, и др.).

стных картину более раннего созревания сперматозоидов в завершающий период сперматогенеза в дорсо-медиальном участке гонады, прилежащем к месту прохождения главной артерии семенника. Близостью крупных кровеносных сосудов, по ее мнению, объясняется и более интенсивная секреция фолликулярного эпителия у окуня *Perca fluviatilis* в нижних участках семенных трубочек, граничащих с общим выводящим протоком.

У аральского усача *Barbus brachycephalus* процесс сперматогенеза начинается в области крупных кровеносных сосудов и постепенно распространяется на периферию гонады, где даже в разгар нерестового сезона можно обнаружить цисты со всем комплексом половых клеток на ранних стадиях развития (Галактионова, 1967).

В одном и том же отделе семенника иссыкульской форели (головном, среднем, хвостовом) наиболее высокой степенью зрелости, которая выражается в способности к нормальному поступательному движению, обладают спермии, расположенные вблизи основной артерии и семявыносящего протока гонады (А. Турдаков, 1971а).

Наличием градиента зрелости, направленного от периферии гонады к *hilus* следует, видимо, объяснить возникновение процесса дифференцировки семенника, описываемого иногда (Matthews, 1938; Weisel, 1943; Shrivastava, 1967; Rastogi, 1968b), как разделение гонады на кортекс — наружную и матрикс — внутреннюю зоны.

Появление другого градиента зрелости, направленного от головного отдела семенника к хвостовому, связано с характером выведения зрелых эякулятов в период нереста, так как этот процесс, иногда довольно продолжительный, затрагивает разные отделы семенника в определенной последовательности.

У волжской сельди *Caspialosa volgensis* и черноспинки *Caspialosa kessleri* первыми созревают ампулы в дорсо-каудальном отделе семенника, последними — в вентрально-головном его участке (Иванов, Додзина, 1957). У белого амура *Stenopharyngodon idella* спермии выводятся сначала из хвостового отдела семенника, затем этот процесс постепенно распространяется к головному отделу гонады (Горбач, 1965).

Интенсивность процесса образования спермиальной жидкости, разжижающей спермии, возрастает по направлению от головного отдела семенника к хвостовому, что выражается в изменении плотности расположения спермиев в этих отделах (табл. 4).

Об этом же свидетельствует уменьшение сухого остатка в пробах, взятых из различных участков семенника некоторых

Плотность расположения спермиев в семеннике
у некоторых костистых рыб (А. Турдаков, 1971а)

Вид	Русское название	Концентрация спермиев, тыс. шт. в 1 мм ³				кол-во исследован. рыб
		в эякуляте	в хвостовом отделе семенника	в среднем отделе семенника	в головном отделе семенника	
<i>Salmo ischchan issykogegarkuni</i>	Иссыккульская форель	8700	26400	33920	40430	10
<i>Diptychus dybowskii</i>	Осман	15940	26080	27600	32580	37
<i>Leuciscus schmidti</i>	Чебак	8800	13750	15650	16070	22
<i>Leuciscus bergi</i>	Чебачок	8240	9830	9950	12090	10

видов рыб: у ручьевой форели *Salmo trutta m. fario* с 29,26% в головном участке до 27,76 — в среднем и 16,85% — в хвостовом; у радужной форели — соответственно с 28,99—34,46% до 20,53—32,99 и до 14,59—25,93% (Scheuring, 1928).

Таким образом, в процессе довольно длительного пребывания в семеннике, а также продвижения по выносящим протокам и вовлечения в формирование эякулята в заднем отделе гонады спермии рыб приобретают комплекс свойств, присущих зрелым половым клеткам. Как и у млекопитающих (Redenz, 1924, 1925; Селиванова, 1934, и др.), у рыб определенную роль в процессе созревания спермиев в семеннике играет, по-видимому, повышение устойчивости поверхностного слоя спермиев под влиянием веществ спермиальной жидкости, продуцируемой в разных участках полового тракта. На спермии могут оказывать влияние выделения секреторных клеток, составляющих стенки семенных долек, а также секрет эпителиальных клеток, выстилающих внутреннюю поверхность семявыносящих протоков (см. стр. 56). Известную роль в этом процессе, возможно, играют выделения добавочных половых желез, которыми обладают некоторые виды костистых рыб (Rathke, 1836; Eggert, 1931; Nair, 1960, 1965; Stanley et al., 1965; Rastogi, 1967, и др.).

Половой аппарат пластиножаберных, цельноголовых и других групп рыб дифференцирован на ряд отделов, которые отсутствуют у костистых. Определенное влияние на спермии у них, вероятно, оказывает секрет придаточных желез (железы Лейдига) и отдельных участков полового тракта (эпидидими-

са, семяпроводов, ампул семяпроводов и др.). Так, эпителий эпидидимиса у пластиножаберных выделяет вязкий секрет, обладающий свойством агглютинировать спермии даже при сильном разбавлении его водой (Redenz, Belonoschkin, 1929). Полагают (Redenz, Belonoschkin, 1929; Broek, 1933), что, как и у млекопитающих, спермии пластиножаберных с продвижением по придатку семенника под влиянием секрета эпидидимиса приобретают стойкость к внешним воздействиям и дозревают.

У акулообразных и у других рыб с внутренним осеменением, возможно, имеет место процесс, аналогичный капацитации спермиев млекопитающих в половых путях самки, тем более что они принадлежат к сравнительно ограниченному кругу видов, спермии которых снабжены акросомой, претерпевающей у млекопитающих определенные изменения в процессе капацитации.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что образование эякулята у рыб сопровождается двумя основными процессами: секрецией спермиальной жидкости, способствующей продвижению половых клеток по семявыносящим протокам, и завершением созревания спермиев¹.

Спермиогенез контролируется системой эндокринных органов. Гипофизэктомия затормаживает спермиогенез у карася (Yamazaki, Donaldson, 1969) и вызывает снижение β -гидроксистероиддегидрогеназной активности интерстициальных клеток семенника. Вместе с тем продуцирование спермы возможно при очень малых или даже неуловимых уровнях β -гидроксистероиддегидрогеназной активности.

Введение гипофизэктомированным самцам карася хориогонина человека или гонадотропина чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* сопровождается гипертрофией интерстициальных клеток и восстановлением нормального процесса спермиогенеза (Yamamoto, Yamazaki, 1967; Yamazaki, Donaldson, 1968b).

Было показано, что гонадотропины гипофиза влияют не

¹ Химический состав и свойства спермиальной жидкости изучены недостаточно. У видов с добавочными половыми железами в ее состав входит вязкий секрет этих желез, богатый белками и липидами (см. стр. 59). У исследованных видов лососевых рода *Salmo* эта жидкость близка по составу к физиологическому раствору (Scheuring, 1928) и содержит чрезвычайно небольшое количество органических веществ (Miescher, 1896). Свойства ее зависят от качества эякулята. Так, pH спермиальной жидкости колеблется у радужной форели *Salmo irideus* в пределах от 7,0 до 7,8, повышаясь с увеличением густоты молок (Scheuring, 1928). Аналогичным образом варьирует величина депрессии спермиальной жидкости: от 0,056° у водянистых молок до 0,38° у густых эякулятов форели.

только на дифференцировку и созревание сперматогониальных клеток, они контролируют процесс гидротации гонад и содержание в них электролитов в период перехода самцов в состояние физиологической зрелости и на всем протяжении нереста. Введение препарата гипофиза самцам карпа, карася *Carassius auratus* и форели *Salmo gairdneri* повышает у них содержание воды в гонадах и в спермиальной жидкости (Clemens, Grant, 1964, 1965; Clemens, Waynon, 1964). Активное начало, вероятно, локализовано в мезоаденогипофизе и представляет собой белок с молекулярным весом около 50 тыс. По теплоустойчивости, растворимости и молекулярному весу это вещество напоминает гонадотропин млекопитающих, но не идентично ему, так как инъекции карпу гонадотропина млекопитающих практически не отражаются на процессе гидротации семенников (Clemens et al., 1964).

Реакция гонад карася на введение производителям экстракта гипофизов разных видов рыб (из девяти семейств и четырех отрядов), а также экстрактов гипофиза лягушки, черепахи, курицы и крысы обнаруживает известную видоспецифичность фактора, стимулирующего оводнение ткани семенников (Clemens, Grant, 1964; Clemens, Waynon, 1964). Наилучшее действие оказывает гипофиз своего вида. Эффективность максимальных доз экстрактов гипофиза, полученных от разных видов рыб, в целом коррелирует со степенью филогенетического родства донора и реципиента. Препараты гипофизов более высокоорганизованных классов животных не стимулируют процесс гидротации гонад. Это свойство гонадотропного фактора, вызывающего набухание семенников, свидетельствует, видимо, что он не идентичен ЛГ-подобному компоненту аденогипофиза, стимулирующего сперматогенез, так как последний обладает универсальным действием на гонады разных групп животных (см. стр. 131—132).

III. 1. 2. Выведение зякулята и его характеристика

У большинства исследованных видов костистых рыб эвакуация спермы из семенников происходит порционно (Персов, 1947а; Дрягин, 1949; Смирнов, 1954, 1963; Матисен, 1963; Burchard, 1965; А. Турдаков, 1968а, б, в, и др.). Очевидно, это связано с длительным участием самцов в нересте и особенностями механизма обеспечения полноценного осеменения икры. Данные последних лет показывают, что не только самцам свойственны длительное участие в нересте и порционное выделение молок. Самки, в том числе и те, которых относят к единовременно нерестующим (форели, сига, щука, судак и

др.), выметывают икру небольшими порциями в течение довольно длительного срока (Лещинская, 1950; Садов, 1957; Романьчева, 1966; Fabrizio, 1950, 1951, 1953, 1959; Fabrizio, Gustafson, 1958; Barlow, 1962; А. Турдаков, 1968а; Детлаф, Гинзбург, 1969; De Roche, 1969, и др.). В сочетании с другими особенностями нерестового поведения и синхронного выметывания икры и спермы порционное выведение половых продуктов является, видимо, приспособлением к повышению эффективности оплодотворения икры в специфических условиях внешнего осеменения.

Зрелые спермии выводятся в виде отдельных эякулятов из заднего участка гонады. Это позволяет на протяжении нерестового периода определять у некоторых видов рыб степень опустошения семенников по характеру удлинения выводных протоков и укорачиванию половых желез (Киселевич, 1923; Персов, 1947а; А. Турдаков, 1968а). Задний отдел семенника у некоторых рыб превращается в место накопления и хранения спермиев перед выведением их наружу и претерпевает определенные структурные преобразования (Parker, 1943; Weisel, 1943; Sathyanesan, 1959; Rai, 1966; Shrivastava, 1967; Nielsen et al., 1968) (см. стр. 56).

Степень разбавления спермиев спермиальной жидкостью при образовании зрелого эякулята специфична для каждого вида, о чем свидетельствует, в частности, неодинаковая концентрация спермиев в молоках разных видов рыб (табл. 5). Это, видимо, обусловлено различиями в строении гонад (в том числе плотности расположения в них зрелых спермиев), а также в степени гидратации гонад, сопровождающей образование спермиальной жидкости (Clemens, Grant, 1964, 1965), что, в свою очередь, сказывается на длительности нереста, характере выведения и концентрации зрелых эякулятов.

Степень разбавления спермиев семенной плазмой при образовании зрелого эякулята, вычисляемая по отношению средней концентрации спермиев в семеннике к средней концентрации их в эякуляте, у исыккульской форели равна 4,26, у чебачка — 1,17, у чебака — 1,70 и у османа — 1,80 (А. Турдаков, 1968 а, б).

У рыб концентрация спермиев в единице объема эякулята в основном выше, чем у животных с внутренним оплодотворением, например у млекопитающих (табл. 5). Исключение составляют виды семейства осетровых (*Acipenseridae*), продуцирующие одновременно большое количество сравнительно жидких молок. А. С. Гинзбург (1968) отмечает, что в связи с этой особенностью у осетровых сперма хорошего качества

имеет консистенцию цельного молока, а у лососевых и карповых похожа на густые сливки.

Повышение концентрации спермиев в единице объема эякулята у рыб является, видимо, одним из приспособлений к достижению успешного оплодотворения в сложных условиях внешнего осеменения (рассеивание икры, быстрое снижение оплодотворяющей способности спермиев и оплодотворяемости икринок).

У чебачка концентрация спермиев в эякуляте практически не зависит от размеров производителей (А. Турдаков, 1965а). У белого амура *Stenopharyngodon idella* пустота молок не связана с упитанностью самцов и не отличается в первой и последующих порциях спермы, получаемых в результате гипофизарной инъекции (Попова, 1968). Вместе с тем для него характерно увеличение количества спермиев в единице объема эякулята с возрастом самцов. Так, у четырехлетних самцов концентрация молок составляет 21,1 млрд/см³, а у семилетних — 66,8 млрд/см³.

Широкие вариации в величине одновременно продуцируемых эякулятов (табл. 5), их количестве и общей воспроизводительной способности самцов рыб обусловлены различиями в степени полигамности и механизма обеспечения полноценного осеменения икры во время нереста.

В ряде работ (А. Турдаков, 1962; Смирнов, 1963а) отмечается существование определенной корреляции между воспроизводительной способностью и характером продуцирования спермы, с одной стороны, и обеспеченностью самцами (соотношение полов в нерестовом стаде) — с другой.

Объем одновременно продуцируемой порции молок зависит, вероятно, от условий нереста и структуры нерестовой группировки (Смирнов, 1963а). Так, у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*, кижуча *O. kisutch* и сима *O. masu*, размножающихся на быстром течении, средний объем эякулята выше, чем у нерки *O. nerka*, нерест которой проходит в местах с относительно слабым течением. Горбуша *O. gorbuscha* мечет икру в местах с быстрым течением, и небольшой средний объем одновременно продуцируемого ее самцами эякулята компенсируется особенностями структуры нерестовой группировки: одна самка и пять-восемь самцов (Смирнов, 1963а). Кроме того, эффективность осеменения икры у рыб обеспечивается некоторыми особенностями общей картины нерестового хода: порядком миграции производителей к месту нереста, характером созревания, очередностью вступления в нерестовую группировку и т. д. (А. Турдаков, 1968а).

Класс, отряд	Вид	Русское название	Объем эякулята, см ³			Концентрация спермиев, млрд/см ³			Автор		
			минимальный	максимальный	средний	минимальная	максимальная	средняя			
Pisces Selachiformes Acipenseriformes	<i>Cetorhinus maximus</i>	Гигантская акула			~ 18000				Matthews, 1950 Свирский, 1966		
	<i>Huso dauricus</i> <i>Huso huso</i>	Калуга Белуга		800—1000							
	<i>Acipenser ruthenus</i> <i>Acipenser güldenstädti</i> <i>Acipenser güldenstädti colchicus</i>	Стерлядь Русский осётр Черноморско-азовский осётр				0,58 0,59 1,07	6,40 2,41 3,16	2,51	Персов, 1953 Персов, 1953		
	<i>Acipenser stellatus</i>	Севиога	25	500	166,8	0,14	7,55	2,56			
Clupeiformes	<i>Caspialosa kessleri</i> <i>Clupea harengus pallasi</i> <i>Oncorhynchus keta</i> <i>in fsp. autumnalis</i> <i>Oncorhynchus gorbusha</i>	Сельдь черноспинка Тихоокеанская сельдь Осенняя кета Горбуша	25	200	110,8	0,12	7,30	2,89	Гинзбург, 1968 Гинзбург, 1968		
	<i>Oncorhynchus masu</i> <i>Oncorhynchus nerka</i> <i>Oncorhynchus kisutch</i>	Сельдь черноспинка Тихоокеанская сельдь Кижуч				80	100	73,2			
	<i>Salmo trutta m. lacustris</i> <i>Salmo irideus</i> <i>Salmo ischchan issykogegarkuni</i>	Озерная форель Радужная форель Иссыккульская форель	3,6	17,9	9,2	5,6	32,4	24,12	Yanagimachi, 1957a		
	<i>Coregonus nasus</i> <i>Esocx lucius</i>	Чир Щука	0,5 1,4 0,3	21,7 52,0 28,0	6,5 12,8 9,9	8,32 16,8 4,02	29,04 36,8 18,22	17,94 21,23 10,56			
	Esociformes Cypriniformes	<i>Rutilus rutilus caspicus</i> <i>Leuciscus bergi</i> <i>Leuciscus schmidti</i> <i>Schizothorax issykkuli</i> <i>Diptychus dybowskii</i> <i>Cyprinus carpio</i> <i>Rutilus rutilus heckeli</i> <i>Ctenopharyngodon idella</i> <i>Mylopharyngodon piceus</i> <i>Hyporhamlichthys molitrix</i> <i>Aristichthys nobilis</i> <i>Misgurnus fossilis</i>	Вобла Чебачок Чебак Маринка Осман Карп Тарань Белый амур Черный амур Белый толстолобик Пестрый толстолобик Вьюн	0,5 0,5 0,5 1,0 1,8	90,5 4 0,21 1,40 5 9,0 3,44	19,9 0,053 0,39 3 3,1 2,90	6,34 7,6 3,12 6,6 10,81 9,76 23,8 1,7	32,75 12,8 14,16 15,6 21,92 27,6 25,6 12,3	17,34 9,36 7,67 8,8 15,06 15,94 27,7 4,4	Смирнов, 1963a	
		<i>Lucioperca lucioperca</i>	Судак				22,7	56,8	33,1		
		Perciformes	<i>Gallus sp.</i> <i>Anas platyrhyncha</i>	Петух Селезень	0,2 0,1	1,5 0,6	0,8 0,3	0,05 1,0	6,0 9,0	3,5 3,5	Clemens, Grant, 1965 A. Турдаков, 1968a, б Кузьмин, Чуватова, 1970 Lindroth, 1946
			<i>Lucioperca lucioperca</i>	Судак				20,3	23,0	6,33	
		Aves Galli Anseres	<i>Oryctolagus cuniculus</i> <i>Cavia porcellus</i>	Кролик Морская свинка	2 0,01	4 0,21		7,6 3,12	12,8 14,16	9,36 7,67	Терещенко, 1913 A. Турдаков, 1962, 1968б
			<i>Leuciscus bergi</i> <i>Leuciscus schmidti</i> <i>Schizothorax issykkuli</i> <i>Diptychus dybowskii</i> <i>Cyprinus carpio</i> <i>Rutilus rutilus heckeli</i> <i>Ctenopharyngodon idella</i> <i>Mylopharyngodon piceus</i> <i>Hyporhamlichthys molitrix</i> <i>Aristichthys nobilis</i> <i>Misgurnus fossilis</i>	Чебачок Чебак Маринка Осман Карп Тарань Белый амур Черный амур Белый толстолобик Пестрый толстолобик Вьюн	0,15 2 1,0 2,36	1,40 5 9,0 3,44	0,39 3 3,1 2,90	6,6 10,81 9,76 23,8	15,6 21,92 27,6 25,6	8,8 15,06 15,94 27,7	
Mammalia Rodentia		<i>Rutilus rutilus caspicus</i> <i>Leuciscus bergi</i> <i>Leuciscus schmidti</i> <i>Schizothorax issykkuli</i> <i>Diptychus dybowskii</i> <i>Cyprinus carpio</i> <i>Rutilus rutilus heckeli</i> <i>Ctenopharyngodon idella</i> <i>Mylopharyngodon piceus</i> <i>Hyporhamlichthys molitrix</i> <i>Aristichthys nobilis</i> <i>Misgurnus fossilis</i>	Вобла Чебачок Чебак Маринка Осман Карп Тарань Белый амур Черный амур Белый толстолобик Пестрый толстолобик Вьюн	2 0,01 0,15 2 1,0 2,36	4 0,21 1,40 5 9,0 3,44		7,6 3,12 6,6 10,81 9,76 23,8	12,8 14,16 15,6 21,92 27,6 25,6	9,36 7,67 8,8 15,06 15,94 27,7	Clemens, Grant, 1965 Жукинский, 1965	
		<i>Lucioperca lucioperca</i>	Судак				22,7	56,8	33,1		
Artiodactyla Perissodactyla		<i>Gallus sp.</i> <i>Anas platyrhyncha</i>	Петух Селезень	0,2 0,1	1,5 0,6	0,8 0,3	0,05 1,0	6,0 9,0	3,5 3,5	Clemens, Grant, 1965 Жукинский, 1965	
		<i>Oryctolagus cuniculus</i> <i>Cavia porcellus</i> <i>Ovis sp.</i> <i>Equus sp.</i> <i>Homo sapiens</i>	Кролик Морская свинка Баран Жеребец Человек	0,4 0,4 0,7 30 2,0	6,0 0,8 2,0 300 6,0	1,0 1,0 1,0 70 3,5	0,05 0,005 2,0 0,003 0,005	0,35 0,017 5,0 0,8 0,15	0,15 0,01 3,0 0,12 0,10		
	<i>Lucioperca lucioperca</i>	Судак				26,16	33,36	4,4	Попова, 1968		
	<i>Gallus sp.</i> <i>Anas platyrhyncha</i>	Петух Селезень	0,2 0,1	1,5 0,6	0,8 0,3	0,05 1,0	6,0 9,0	3,5 3,5	Персов, 1953a Персов, 1953a A. Турдаков, неопубл. данные		
	<i>Oryctolagus cuniculus</i> <i>Cavia porcellus</i> <i>Ovis sp.</i> <i>Equus sp.</i> <i>Homo sapiens</i>	Кролик Морская свинка Баран Жеребец Человек	0,4 0,4 0,7 30 2,0	6,0 0,8 2,0 300 6,0	1,0 1,0 1,0 70 3,5	0,05 0,005 2,0 0,003 0,005	0,35 0,017 5,0 0,8 0,15	0,15 0,01 3,0 0,12 0,10	по Мапп, 1964		

В работе О. А. Матисена (1963) приводятся интересные сведения о чрезвычайно высокой воспроизводительной способности и приспособлениях к успешному осеменению икры в условиях варьирования соотношения на нерестилище количества самцов и самок нерки. Успешное осеменение икры в эксперименте наблюдается вплоть до пятнадцатикратного преобладания самок над самцами. В этом случае гибель отложенной икры не превышает 5% по сравнению с вариантом, где соотношение полов 1 : 1. При тридцатикратном преобладании самок смертность икринок увеличивается в среднем до 30%. Наблюдаются изменения и в характере нерестового поведения самцов: при равном соотношении полов самец обычно не отходит от самки, пока она не отложит всю икру; с увеличением количества самок самец он лишь на короткое время присоединяется к очередной партнёрше для участия в брачном ритуале и осеменения икры, а затем переходит к следующей.

Объем эякулята зависит от индивидуальных особенностей производителя и увеличивается с нарастанием длины, веса, возраста и упитанности самцов. Такого рода закономерность была установлена для чебачка (А. Турдаков, 1965а), тарани *Rutilus rutilus heckeli* (Жукинский, 1965), исыккульской форели (А. Турдаков, 1968 а, б, в), белого толстолобика (Попова, 1968) и сига *Coregonus lavaretus maraena* (Hochman,

Репаз, 1970). Однако в пределах каждой размерной, возрастной или весовой группы объем единовременно продуцируемого эякулята колеблется в широких пределах. Например, у самцов исыккульской форели одинакового размера он может различаться в 5—10 раз.

Если у разных самцов исыккульской форели объем и концентрация эякулятов существенно отличаются, то у каждого отдельного самца они относительно стабильны на протяжении отдельных отрезков периода спермиогенеза (А. Турдаков, 1968а). Вместе с тем имеются некоторые косвенные данные, которые позволяют думать, что к концу нерестового сезона качество продуцируемых самцами эякулятов снижается, соответственно изменяются и их свойства (Scheuring, 1928; Строганов, 1938; А. Турдаков, 1965а; Лебедев, Ионова, 1970).

Для видов, в семенниках которых после наступления функциональной зрелости и вплоть до окончания нереста не наблюдается дополнительных волн сперматогенеза, была предложена формула, позволяющая рассчитать общий объем продуцируемой самцом спермы: $\frac{K_э \cdot Q_э}{K_э \cdot d_э}$ или $P \cdot V_э$ (А. Турдаков, 1968а), где $K_э$ — концентрация спермиев в единице

объема эякулята, K_c — в единице объема семенника, Q_c — вес семенников, d — их удельный вес, P — степень разбавления спермиев семенной плазмой при переходе из семенников в эякулят ($P = \frac{K_c}{K_s}$), V_c — объем семенников.

Сопоставление теоретически рассчитанных величин общей «плодовитости» и количества возможных эякуляций для иссыккульской форели с опытными показателями подтвердило, что такие расчеты достаточно близко характеризуют воспроизводительную способность самцов.

Общее количество спермы, продуцируемое самцами в течение нерестового периода, у чебачка составляет 0,45 мл; у чебака—1,91—6,09, в среднем 5,23 мл; у османа—10,2—40,3, в среднем 17,0 мл; у иссыккульской форели—105—530, в среднем 235 мл. Таким образом, на 1 кг веса производителей в целом продуцируется: чебачком 18,8 мл (средний вес самцов, $Q=24$ г), чебаком 28,2 мл ($Q=185$ г), османом 70,8 мл ($Q=240$ г) и форелью 138 мл ($Q=2017$ г) спермы. Среднее число эякуляций, рассчитываемое как отношение общего количества молок к среднему объему одновременно продуцируемого эякулята, составило для чебачка около 8, для чебака — 13, османа — 5,5 и форели — 40.

Общий объем спермы и число эякуляций у чебачка и форели возрастают с увеличением среднего веса производителей. Количество спермы, продуцируемой на единицу веса самца, у чебачка возрастает, а у форели уменьшается с увеличением веса производителей (А. Турдаков, 1968а, б).

При благоприятных условиях содержания формирование очередного эякулята у иссыккульской форели завершается в течение двух-трех суток (А. Турдаков, 1968а) и, если рядом нет самок, оканчивается произвольной эякуляцией. Аналогичная картина наблюдается и у самок некоторых видов рыб (Лещинская, 1950; Морозова, 1957; Матисен 1963; А. Турдаков, 1968а).

В присутствии зрелых самок у самцов иссыккульской форели ускоряется образование эякулята и возрастает его объем. Особи противоположного пола оказывают, видимо, стимулирующее действие как через зрительное восприятие и контакт производителей при совместном содержании (Wickler, 1962; Nelson, 1964; Фалеева, 1965; Протасов и др., 1966), так, возможно, и благодаря выделению зрелыми самками в воду веществ, активизирующих половое поведение самцов (Amouriq, 1964, 1965, 1967; Gandolfi, 1969; Losey, 1969; Rossi, 1969).

Условия содержания в неволе по-разному отражаются на процессе спермиогенеза. У видов рода *Oncorhynchus* (Смирнов, 1958, 1963а) и у иссыкульской форели (А. Турдаков, 1968а) формирование эякулятов не претерпевает существенных изменений, тогда как у некоторых карповых (чебака и османа) спермиогенез быстро затормаживается и вскоре прекращается (А. Турдаков, неопубликованные данные). У чира *Coregonus nasus* нарушение нормальных условий (отсутствие проточности, повышение температуры воды) приводит к развитию дегенеративных процессов в гонаде и продуцированию спермы пониженного качества (Кузьмин, Чуватова, 1970).

III. 1. 3. Некоторые особенности спермы рыб с внутренним осеменением

У видов, перешедших к внутреннему оплодотворению (акулообразные, цельноголовые, некоторые костистые), процесс формирования эякулята сопровождается объединением спермиев в плотные агрегаты, что, видимо, уменьшает их потери при переносе в половые пути самки в водной среде.

Впервые агрегаты спермиев были описаны у некоторых видов головоногих моллюсков класса *Cephalopoda* (Swammerdam, 1738; Needham, 1745, цит. по Nielsen et al., 1968) и получили наименование «сперматофоров» (Edwards, 1842). Впоследствии Балловиц (Ballowitz, 1890), исследовавший сперму насекомых, устанавливает два типа агрегатов: сперматофоры—образования, снабженные плотной оболочкой, и сперматоцейгмы (*Spermatozeugma*) — комки спермиев, лишенные общей оболочки, для которых позднее он предложил (Ballowitz, 1895) термин «спермоцейгмы» (*Spermozeugma*). Этим термином пользуется Филиппи (Philippi, 1908) при описании агрегатов спермиев у карпозубых (отряд *Cyprinodontiformes*).

Истинные сперматофоры, снабженные плотной оболочкой, одевающей пакеты спермиев, имеются у акулообразных и цельноголовых рыб (Parker, 1893; Matthews, 1950). Объединение в сперматофоры происходит у них во время продвижения спермиев по выводным протокам мочеполовой системы. Этот процесс начинается у гигантской акулы *Citorhinus maximus* в верхнем отделе семяпровода, кудападают протоки желез Лейдига. Секрет желез склеивает спермии в пучки, которые, опускаясь в камеры ампулы семяпровода, медленно вращаются при помощи ресничек эпителия, выстилающего внутренние стенки камер, и постепенно обволакиваются снаружи концентрически расположенными слоями студенистой жидко-

сти — секрета клеток эпителия ампул семяпровода (Matthews, 1950).

У гигантской акулы сперматофоры состоят из плотной массы спермиев диаметром до 1 см, окруженной толстым слоем полупрозрачного гиалинового вещества. Они представляют собой неправильной формы тельца диаметром 2—3 и более сантиметров и взвешены в спермиальной плазме, к которой при эякуляции добавляется вязкий секрет желез сифона.

Гистохимическое исследование сперматофоров показало, что наружная их оболочка состоит из крупных капель липида, растворимого в органических растворителях. Некоторое количество таких капель находится в верхнем отделе семяпровода, но большая их часть заполняет просвет ампул (Botte et al., 1962/1963).

В половых путях самки оболочка сперматофоров размягчается, спермии высвобождаются и длительное время сохраняются в складках слизистой оболочки яйцеводов (Metten, 1953) и эпителии яичников (Kohlbrugge, 1913). У акулы *Scyllium sp.* и ската *Torpedo sp.* спермии в яичнике у самок обнаруживаются в любое время года, хотя спаривание у них происходит один раз в год (Kohlbrugge, 1913). Сохранению спермиев способствует их тесный контакт с клетками эпителия яичника, выполняющими, по-видимому, трофическую функцию.

У цельноголовых рыб спермии не всегда объединяются в сперматофоры. Так, у *Hydrolagus (Chimaera) colliei* образующиеся в верхней части ампулы семяпровода пучки спермиев не покрываются капсулой и выводятся вместе с обильным желатинообразным секретом, который заполняет камеры средней части ампулы (Stanley, 1963). У *Chimaera monstrosa* образуются типичные сперматофоры (Parker, Bugland, 1909). Объединение спермиев в пучки и формирование сперматофоров происходит под влиянием секрета желез Лейдига, выпадающих в верхний отрезок семяпровода. Завершается этот процесс в камерах ампулы семяпровода. Зрелые сперматофоры имеют овальную форму и снабжены плотной оболочкой, одевающей пучки спермиев, склеенных между собой студенистым веществом (Parker, Haswell, 1938).

У другого представителя цельноголовых — химеры *Callorhynchus antarcticus* сперматофоры одеты нежной мембраной и имеют в диаметре около 1 мм (Parker, 1893). Спермии в капсуле ориентированы головками в одном направлении. Формирование сперматофоров начинается, как полагают, в хвостовом отделе эпидидимиса.

Истинные сперматофоры встречаются у некоторых кос-

тистых: у одного вида карпозубых — *Horaichthys setnai* (Kul-karni, 1940) и нескольких видов морских глубоководных рыб из отряда *Perciformes* (Nielsen et al., 1968).

Самец *H. setnai* продуцирует от 250 до 280 сперматозоидов грушевидной формы ($0,1 \times 0,6$ мм), снабженных на заостренном конце несколькими рядами зубчиков (рис. 39). При помощи этих зубчиков самец быстрым движением гоноподия прикрепляет сперматозоид к брюшку самки в непосредственной близости от полового отверстия. В верхней части сперматозоида образуется заполняемое массой спермиев небольшое вздутие, стенка которого лопается; активированные водой спермии проникают в яйцеводы и накапливаются в складках их стенок. Здесь они сохраняют оплодотворяющую способность в течение нескольких суток. Удастся получить оплодотворенную икру через 14 суток после изолирования самок от самцов. Овулирующие яйцеклетки осеменяются в момент выведения их наружу в период икротетания.

Сравнительно недавно сперматозоиды были обнаружены (Nielsen et al., 1968) у 11 из 12 исследованных живородящих видов морских глубоководных рыб семейства *Brotulidae* и

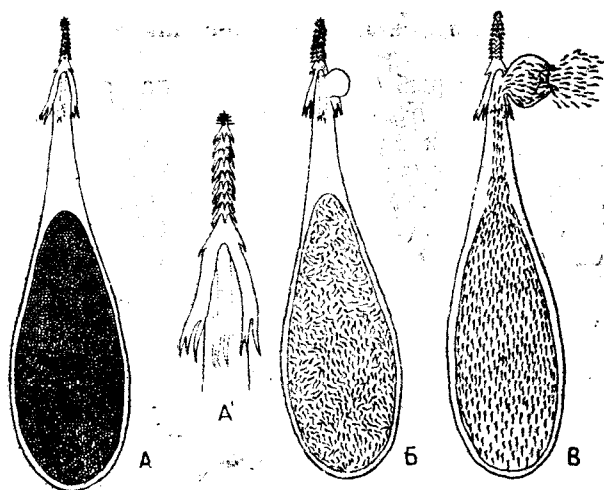


Рис. 39. Сперматозоиды *Horaichthys setnai* (по Kul-karni, 1940).

А — зрелый сперматозоид, А1 — вооруженный конец, Б — появление вздутия, В — выход спермиев из сперматозоида.

Aphyonidae (отряд *Perciformes*). У них, в отличие от акулообразных и цельноголовых, у которых группы спермиев одеваются оболочкой при продвижении по выводным путям мочеполовой системы, капсула сперматофора образуется непосредственно в семеннике вокруг групп созревших спермиев. Структура капсулы сходна у большинства рыб, за исключением вида *Aphyonus* sp., у которого она развита относительно слабо. У *Olygorus diagrammus* гомогенная капсула имеет толщину около 0,8 мк и состоит из двух мембран, (разделенных слабоокрашивающимся бесструктурным материалом; у *Aphyonus* sp. большая часть капсулы состоит из единственной мембраны толщиной 0,3—0,4 мк. Способ образования капсул в семеннике не ясен.

Сперматофоры имеют удлиненную форму, размеры их обычно не превышают 100 мк в длину; наиболее крупные (около 170 мк в длину) отмечены у *O. diagrammus* и *O. ater*. Спермии внутри капсулы ориентированы в основном головками в одном направлении.

Примерно у половины исследованных видов сперматофоры находятся по всей длине семяпроводов, в том числе и в расширенных отделах их хвостового участка, играющих роль накопителей спермы. У *O. ater* длина этих отделов составляет около 1/3 общей длины семенников.

Сперматофоры переносятся в половые пути самки в процессе копуляции. В яичниках удается обнаружить как целые сперматофоры, так и освободившиеся из капсулы спермии. У *Barathronus bicolor* спермии погружаются в слой эпителиальных клеток яичника, что, видимо, способствует выживанию их на протяжении ряда последовательных актов овуляции и выметывания икринок. Это, как полагают (Nielsen et al., 1968), обеспечивает успешное оплодотворение икринок в специфических условиях обитания исследованных видов: разреженность популяции, слабая миграционная способность, круглогодичный нерест и др.

У живородящих карпозубых из семейства *Poeciliidae* спермии объединяются в спермоцейгмы, располагаются в них радиально головками наружу и сцементированы особым клейким веществом. Форма спермоцейгм варьирует у разных видов: от эллипсоидной или арахисовидной у гуппи *Poecilia (Lebistes) reticulata* (Гинзбург, 1968) до каплевидной у *Poecilia (Limia) melanogaster* (Philippi, 1908; Zander, 1961), округлой или яйцевидной у других представителей пецилид. В среднем у меченосца *Xiphophorus helleri* размеры спермоцейгм равны 64×79 мк, у гуппи — 84×190 мк (Гинзбург, 1968) и у *Cneste-*

*rodon (Glaridichthys) decemmaculatus*¹ — 107×220 мк (Philippi, 1908).

Количество таких агрегатов, одновременно продуцируемых самцом, отличается у разных видов пецилид. При искусственном получении спермы количество их в одном эякуляте достигает у меченосца 3000, у *P. melanogaster* — 2000, у гуппи — 350 и у *Heterandria formosa* — 20 (Zander, 1961). В каждой спермоцейгме насчитывается у меченосца от 14 до 17 тыс., а у гуппи от 4 до 5,5 тыс. спермиев.

У гуппи сперма накапливается и хранится в семяпроводе (Billard, 1969с). Скорость выведения спермоцейгм связана с частотой эякуляций и температурой окружающей среды. В среднем самец продуцирует 36 спермоцейгм в сутки, или 15·10⁷ спермиев на 1 г веса семенника. Возраст спермиев, составляющих эякулят, варьирует в широких пределах, так как время от момента формирования спермоцейгмы до ее эякуляции составляет от двух—трех до 60 суток.

В первой главе (см. стр. 83) был подробно описан способ переноса спермоцейгм в половые пути самки при копуляции у карпозубых рыб. Распад этих агрегатов на отдельные спермии и активация последних происходит, по-видимому (Peters, Mäner, 1964), в яйцеводах самки под действием овариальной жидкости, окружающей икринки (Philippi, 1908; Henn, 1916). По Розену и Гадену (Rosen, Gordon, 1953), высвобождение спермиев из спермоцейгм происходит иначе. Авторы полагают, что в момент введения гоноподия в наружные гениталии самки овариальная жидкость устремляется в трубку, образуемую сложным в продольном направлении гоноподием и грудным плавничком, навстречу спермоцейгмам, взвешенным в семенной плазме. Она снижает вязкость семенной плазмы и высвобождает спермии из спермоцейгм. Под действием капиллярных сил спермии, видимо, перекачиваются в половые пути самки. Это предположение вряд ли справедливо, так как для осуществления распада спермоцейгм в овариальной жидкости требуется более длительное время, чем то, в течение которого осуществляется копуляция и продвижение спермоцейгм по каналу гоноподия. Известно, например, что для разрушения спермоцейгм и высвобождения спермиев в присутствии веществ овариальной жидкости требуется у *Phalloceros caudimaculatus* и *Cnesterodon decemmaculatus* несколько минут (Philippi, 1908), в то время как копуляция у пецилид длится всего несколько секунд (Clark et al., 1954; см. стр. 83).

¹ В работе Филиппи (Philippi, 1908) этот вид ошибочно называется *Glaridichthys januaris* (см. Henn, 1916).

У меченосца и гуппи за 3—4 ч после копуляции спермии заполняют просвет яйцеводов (Генин, 1956), через 12—24 ч они мигрируют в полость яичника и приходят в контакт с эпителием яйценосных пластинок. Многие спермии внедряются в цитоплазму клеток. На 29—30-й день после осеменения и за один—два дня до рождения очередной партии мальков спермии концентрируются в одном из отделов полости яичника, выполняющего роль семяприемника и хранителя спермиев. Этот отдел располагается в антеро-дорсальном участке гонады и выстлан эпителиальными клетками (Friess, 1933; Генин, 1956; Jalabert, Billard, 1969). У пецилии он образован несколькими слепо оканчивающимися камерами, разделенными складками эпителия на ряд альвеол, в которых находятся пучки спермиев. Головки спермиев внедряются в апикальную цитоплазму эпителиальных клеток, которые, как показало электронномикроскопическое исследование (Jalabert, Billard, 1969), отделены от стромы яичника базальной мембраной с многочисленными кровеносными капиллярами. Ядро расположено в базальной части клетки и имеет многолопастную форму. Апикальная цитоплазма после внедрения в нее головок спермиев приобретает сетевидное строение. Высвобождение спермиев происходит в результате дегенерации и слущивания в полость яичника эпителиальных клеток, содержимое которых вакуолизируется и разжижается.

Благоприятные условия пребывания в половых путях и полости яичника самки позволяют спермиям сохранять оплодотворяющую способность в течение многих недель и даже месяцев (В. Ф. и А. И. Натали, 1931; Генин, 1956; Petzold, 1967; Jalabert, Billard, 1969; Ploye, 1969). Изолированные после осеменения самки гамбузии *Gambusia affinis* продолжают давать до пяти (Hildebrand, 1917), а самки гуппи до 5—11 пометов (Petzold, 1967). Воспроизводство новых поколений у изолированных самок гуппи может происходить на протяжении шести (Генин, 1956), а иногда 12—14 месяцев (В. Ф. и А. И. Натали, 1931). Мальки первого и третьего пометов изолированной самки гуппи морфологически не отличаются друг от друга. Это доказывает, как полагают (Ploye, 1969), что длительное пребывание спермиев в теле самки не влияет на генетический аппарат половых клеток.

Длительное пребывание спермиев в теле самки свойственно также некоторым видам живородящих окунеобразных (отряд *Perciformes*), у которых спаривание происходит намного раньше созревания яичников у самок (Сорокин, 1956; Moser, 1967b). У морских окуней — золотистого *Sebastes marinus* и

клювача *Sebastes mentella* — созревание самцов и спаривание происходит в августе—сентябре. Спермии, попавшие в яичник, сохраняются здесь в латентном состоянии в течение шести месяцев. В это время происходит созревание и овуляция овоцитов. Спермии активируются, вероятно, в результате изменения рН окружающей среды с 6,5 до 7,0 (Сорокин, 1956).

Исследования процесса внутреннего осеменения у морского бычка *Clinocottus analis* показали, что сперма, вводимая в мочеполовое отверстие самки при копуляции, собирается в мускульном мешочке на переднем конце спинной поверхности яйцевода и сохраняет способность к оплодотворению около двух месяцев при температуре 16—18°C (Hubbs, 1969). Яйца оплодотворяются в яичниках, но развитие начинается после выметывания икринок в воду.

III. 2. Строение спермиев

Спермии рыб имеют те же основные отделы, что и мужские половые клетки других животных: головку, среднюю часть и хвост. Головка является вместилищем структур — носителей наследственной информации, средняя часть и хвост — комплексом, позволяющим спермию приблизиться и проникнуть в яйцо.

III. 2. 1. Головка

Головка спермия представляет собой преобразованное в процессе гаметогенеза ядро сперматогонимальной клетки и состоит в основном из дезоксирибонуклеопотеида (ДНП). У черноморско-азовского осетра *Acipenser güldenstädti colchicus* в спермиях на долю ДНП приходится 90,5%, а у лосося *Salmo salar* — 98,1% вещества головки (Георгиев и др., 1960; Збарский, Ермолаева, 1961; Ермолаева, 1964). Здесь содержится материал гаплоидного набора хромосом, в силу чего абсолютное количество ДНК в головке спермия вдвое ниже, чем в ядрах соматических клеток (Mirsky, Ris, 1949, и др.).

В процессе сперматогенеза материал ядра претерпевает определенные структурные и биохимические преобразования: он сильно уплотняется и принимает форму, удобную для переноса в яйцо при осеменении. В результате средний размер ядер (табл. 4) постепенно уменьшается и повышается концентрация веществ, остающихся в составе головки спермия. Об этом свидетельствует, в частности, более высокая концентрация ДНК в головках спермиев рыб (38—48%) по сравнению с ядрами соматических клеток (15—30%) (Mirsky, Ris,

1949; Георгиев и др., 1960), что обуславливает сильную базофилию ядерного материала головок и интенсивную положительную реакцию по Фэльтгену.

У многих исследованных видов лососевых (семейство *Salmonidae*) биохимические преобразования ядерного материала в процессе сперматогенеза выражаются в замене гистонов в ДНК головок спермиев на протамины (Miescher, 1874, 1896; Alfert, 1956; Felix et al., 1958; Felix, 1960), содержащие большое количество основной аминокислоты — аргинина. У трески *Gadus morhua*, налима *Lota lota* и *Centrophorus granulosus* подобной замены, по-видимому, не происходит, головки зрелых спермиев у них состоят из нуклеогистонов (Kossel, 1929). Полагают (Гинзбург, 1968), что в таких случаях нуклеогистоны зрелых спермиев обогащаются аргинином, как и у ряда видов беспозвоночных, амфибий и млекопитающих животных (Seshachar, Bagga, 1963; Monesi, 1965; Gledhill et al., 1966; Rocchi, 1970; Picherai, 1970; Zirkin, 1970).

Накопление аргинина в головках спермиев приводит к значительному усилению способности ядерных белков ингибировать синтетические реакции и на определенное время инактивирует ядро головки. Следовательно, биологический смысл биохимических преобразований материала головки спермия состоит в выключении синтетических процессов в ядре и преобретении способности находиться в инактивированном состоянии в течение довольно длительного периода, от момента формирования до выведения спермиев в процессе осеменения.

Хромосомные нити (основные структурные элементы хромосом) располагаются в ранних сперматидах беспорядочно и свернуты в виде клубков. Полагают (Ris, 1959, 1961, 1966), что в процессе замены гистонов на протамины, который заканчивается у рыб в сравнительно короткий период преобразования сперматид (Alfert, 1956; Felix et al., 1958; Felix, 1960), макромолекулы ДНП, соединенные до этого попарно, расходятся и просматриваются под электронным микроскопом в виде микрофибрилл.

Поведение микрофибрилл в процессе уплотнения ядерного материала зависит от конфигурации головок спермиев. В округлых головках костистых рыб они располагаются беспорядочно и постепенно сливаются в плотную массу (Patri, 1932; Wilkins, Randall, 1953; Ris, 1959), в удлинённых палочковидных головках пецилиевых рыб (семейство *Poeciliidae*), видимо, более упорядоченно. Об этом свидетельствуют увеличение анизотропии ядра в процессе удлинения сперматид и наличие интенсивного собственного двойного лучепреломления материала головок зрелых спермиев (Patri, 1932).

У спермиев пластиножаберных и цельноголовых рыб, обладающих сильно вытянутыми в длину спиралевидно закрученными головками, расположение микрофибрилл не исследовалось. Однако, принимая во внимание сведения о структуре материала в головках такой же формы у других видов животных (Wilkins, 1951; Zirmer et al., 1970), можно предположить, что в процессе превращения сперматид у акул, скатов и химер микрофибриллы деспирализуются и ориентируются в направлении продольной оси головки спермия (Гинзбург, 1968).

Наиболее крупные головки, как и спермии в целом, отмечены у пластиножаберных. Так, длина головки спермия у морского кота *Scyliorhinus caniculus* составляет 30 мк (Metten,

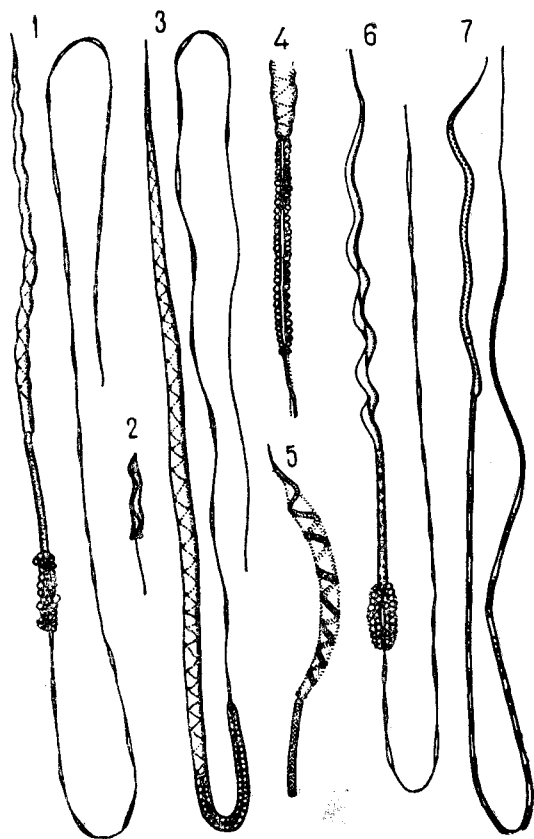


Рис. 40. Спермии пластиножаберных и цельноголовых рыб: 1, 2 — колючей акулы *Squalus acanthias*; 3, 4 — акулы *Spinax niger*; 5, 6 — шиповатого ската *Raja clavata*; 7 — обыкновенной химеры *Chimaera monstrosa* (по Retzius, 1909, из Гинзбург, 1968).

1, 3, 6 и 7 — неизменные спермии; 2 — изолированная средняя часть спермия с интенсивно окрашенным осевым стержнем и кольцевой центриолою; 4 — средняя часть спермия с осевым стержнем, одетым зернистым митохондриальным чехлом; 5 — набухшая головка с четко различимым скелетным волокном

1939), у гигантской акулы *Cetorhinus maximus* — 40 мк (Matthews, 1950), у морской лисицы *Raja clavata* — 50 мк (Waldeyer, 1906) при средней ширине около 0,5 мк. Головка имеет цилиндрическую форму, заострена на конце и закручена в спираль (Mattei, 1969), количество витков которой варьирует у разных видов (рис. 40). Опорное или скелетное волокно, являющееся производным проксимальной центриоли (Grasse, Tuzet, 1932; Tuzet, Cabanis, 1959; Tuzet, 1950, 1958), повторяет изгибы головки, обвивая ее по всей длине.

Аналогичным образом устроены спермии у цельноголовых (Stephan, 1903; Retzius, 1909) и кистеперых рыб (Tuzet, Millot, 1959). Например, у латимерии *Latimeria chalumnae* цилиндрическая головка спермия имеет около 29 мк в длину и пронизана внутренним опорным волокном (Tuzet, Millot, 1959).

У спермиев представителя двоякодышащих рыб — протоптеруса *Protopterus annectens* головка также вытянута в длину (35—40 мк) и заострена на конце (рис. 41), но в отличие от спермиев пластиножаберных, цельноголовых и кистеперых рыб лишена опорного волокна и не делает спиральных изгибов (Parker, 1888, 1892; Boisson, 1963).

Головки спермиев исследованных видов хрящевых ганоидов из родов *Huso* и *Acipenser* значительно меньше (Ballowitz, 1890; Детлаф, Гинзбург, 1963; Гинзбург, 1968). У осетра *Acipenser güldenstädti* они имеют 8,9 мк в длину и 1,9 мк в ширину, а у белуги *Huso huso* — соответственно 7,4 и 1,1 мк (Детлаф, Гинзбург, 1954).

Самые маленькие спермии у костных ганоидов и костистых рыб (рис. 42). У последних диаметр округлых головок варьирует в пределах от 2 до 4,5 мк, что, вероятно, связано с видовыми различиями в количестве и размерах хромосом, а также с плотностью упаковки ядерного материала в головках зрелых спермиев. Строгое постоянство указанных параметров в пределах вида, а также отсутствие в головках спермиев запасных питательных веществ обуславливают единообразие их объема у разных производителей. В частности, у иссыккульской форели *Salmo ischchan issykogegarkuni* средняя величина головок спермиев ($3,35 \times 2,46$ мк) остается постоянной как у карликовых (жилых), так и у проходных самцов, размеры которых колеблются соответственно в пределах от 14 до 27 и от 45 до 85 см (А. Турдаков, неопубликованные данные).

Ядерная часть головки спермия одета собственной мембраной и покрыта снаружи цитоплазматической оболочкой, непрерывно продолжающейся на среднюю часть и хвостовой от-

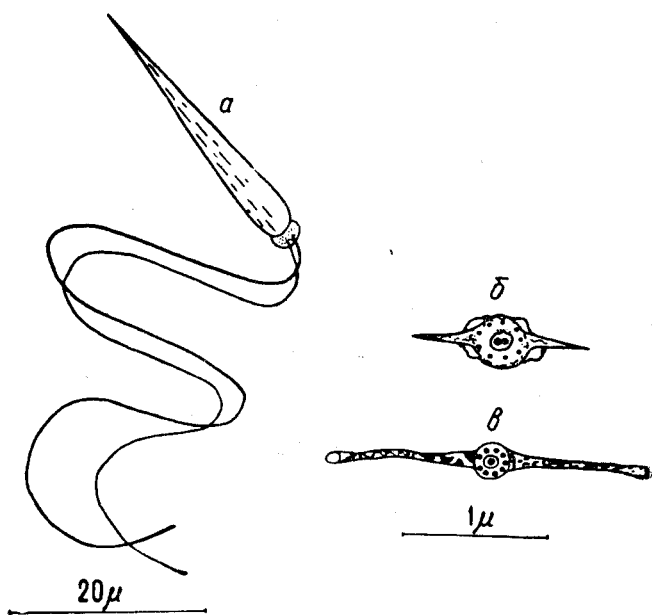


Рис. 41. Спермий протоптеруса (по Boisson, 1963, из Гинзбург, 1968).

а — общий вид, *б* — поперечный разрез хвостового отдела у основания жгута, *в* — то же — каудальнее.

дел спермия. Оболочка головки довольно эластична (рис. 42, 11—13) и при помещении спермиев в гипотоническую среду способна растягиваться (Swaen, Masquelin, 1883; Retzius, 1909; Кольцов, 1909).

У османа *Diptychus dybowskii* скорость и величина набухания головки спермия зависит от температуры суспензии и концентрации солей в растворе (А. Турдаков, неопубликованные данные). Предельный размер головок в пресной воде — 6,0 мк. Объем их увеличивается в 4,5 раза по сравнению с интактными спермиями. Дальнейшее поступление воды под оболочку приводит к разрушению последней.

Важной составной частью головки спермия является **акросома**, способствующая преодолению оболочки яйца при оплодотворении. У рыб, как и у других животных, в образовании акросомы принимает участие аппарат Гольджи. Сте-

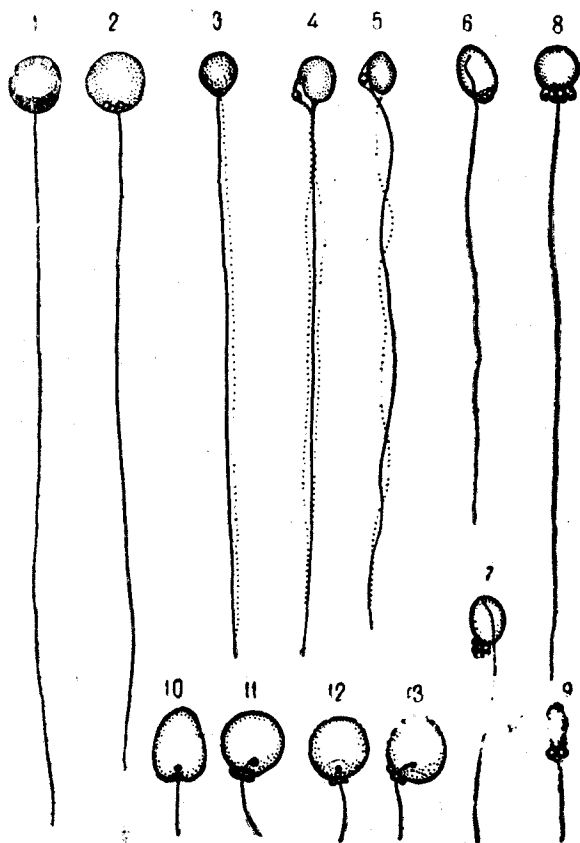


Рис. 42. Спермии ильной рыбы — 1 и костистых рыб: карася — 2, щуки — 3, окуня — 4, 5, бычка *Gobius niger* — 6, 7, бельдюги — 8, 9 и ручьевой форели — 10, 11, 12, 13 (10 — неизменная головка, 11—13 — набухшие головки, окрашенные генциановым фиолетовым); 1—9 — по Retzius, 1905; 10—13 — по Ballowitz, 1915b (из Гинзбург, 1968).

пень и характер этого участия у разных видов рыб, по-видимому, различны и во многом пока не выяснены (Гинзбург, 1968; Mattei, 1969).

У спермиев пластиножаберных (Grasse, Tuzet, 1932; Vasisht, 1953, 1954), цельноголовых (Stephan, 1903; Retzius, 1909), двоякодышащих (Boisson et al., 1967a) и кистеперых

(Tuzet, Millot, 1959) акросома имеет вид конического выроста, а у хрящевых ганоидов (осетра и севрюги) — плоского колпачка, плотно прилежащего к передней части головки.

У большинства изученных костистых рыб акросома отсутствует (Fischer et al., 1952; Lowman, 1953; Fink, Haydon, 1960; Гинзбург, 1963а, б, 1968; Stanley, 1956b). Исключение составляют спермии угря *Anguilla anguilla*, на переднем конце головки которых образуется копьевидный вырост, напоминающий акросому (Tuzet, Fontaine, 1937; Tuzet, 1950, 1958).

Отсутствие акросомы у спермиев является характерной чертой костистых и отличает их от большинства спермиев примитивного типа (см. ниже). Как полагают (Гинзбург, 1968), редукция акросомы у костистых стала возможной благодаря тому, что спермий у них при оплодотворении вступает в непосредственный контакт с поверхностью ооцитоплазмы в глубине микропилярного канала. В результате отпадает необходимость в существовании аппарата, с помощью которого спермий у других видов животных преодолевает барьер — проницаемую для него цитоплазматическую оболочку яйца.

III. 2. 2. Средняя часть

Средняя часть спермиев состоит из комплекса митохондриальных телец и двух центриолей. Как и в других клетках, митохондрии спермия являются генераторами энергии, обеспечивающими функционирование аппарата движения.

В наибольшей степени митохондриальный чехол развит у спермиев рыб с внутренним осеменением, особенно у пластиножаберных и цельноголовых (рис. 40). Иногда у зрелого спермия плотно упакованные округлые митохондриальные тельца средней части хорошо различимы в световом микроскопе (см. рис. 40, 3—4).

Дистальная центриоль располагается на границе средней части с хвостовым отделом и имеет форму кольца (Suzuki, 1899; Retzius, 1902, 1909; Grasse, Tuzet, 1932), от которого отрастает пучок фибрилл осевой нити хвоста.

Местоположение проксимальной центриоли, по-видимому, варьирует у разных видов пластиножаберных и цельноголовых (Гинзбург, 1968; Mattei, 1969). Помимо опорного волокна головки (см. выше) к производным проксимальной центриоли относится осевая стержень, соединяющий ее с дистальной центриолью (Stephan, 1904; Vasisht, 1953, 1954; Stanley, 1964, 1965a).

В некоторых случаях на границе средней части и хвостово-

го отдела у спермиев пластиножаберных и цельноголовых удается обнаружить муфту, образованную вакуолизированной протоплазмой (см. рис. 40, 1, 6), назначение которой до сих пор не изучено. В большинстве случаев при обработке спермиев фиксаторами и красителями цитоплазматическая муфта утрачивается (см. рис. 40, 3, 4, 7).

Средняя часть спермия у латимерии (подкласс кистеперых) имеет много общего со средней частью у пластиножаберных и цельноголовых (Tuzet, Millot, 1959). У протоптеруса (подкласс двоякодышащих рыб) митохондриальный комплекс в виде сравнительно небольшого шаровидного образования плотно прилежит к заднему отделу головки спермия (см. рис. 41, а), у хрящевых ганоидов (осетра, белуги, севрюги) равномерно окружает участок осевого стержня, ограниченный спереди проксимальной центриолой, а сзади дистальным центриолярным кольцом (Ballowitz, 1890; Детлаф, Гинзбург, 1954, 1963; Гинзбург, 1968). У ильной рыбы *Amia calva* (подкласс костных ганоидов) средняя часть имеет хорошо выраженную зернистую структуру и полусферой охватывает заднюю часть головки спермия (рис. 42, 1).

Большинство видов костистых рыб с внешним осеменением имеют спермии с довольно слабо развитой средней частью, которая состоит из нескольких шаровидных митохондриальных телец и двух центриолей. Количество митохондриальных телец варьирует у разных видов от 1 у окуня (рис. 42, 4—5) до 20 и более у золотой орфы *Idus melanotus*, однако, их число обычно не превышает 4—5 (Retzius, 1905, 1910; Ballowitz, 1915b, 1916; Hugh et al., 1953; Fujimura et al., 1956; Furieri, 1962; Fribourgh et al., 1970).

У исследованных видов лососевых митохондриальный комплекс располагается в углублении заднего отдела головки (Ballowitz, 1915b; Furieri, 1962; Гинзбург, 1968). Чаще всего это округлое образование, названное первоначально «хвостовым шариком» (Кольцов, 1909), плотно прилежит к заднему отделу головки спермия (Ballowitz, 1890, 1915b; Retzius, 1905; Кольцов, 1909).

Митохондриальный комплекс покрыт цитоплазматической мембраной. У спермиев карася *Carassius auratus* она образует складку, отделяющую митохондрии от участка осевой нити хвоста, к которому они прилежат. Поэтому митохондриальные тельца не имеют непосредственного контакта с фибриллярным комплексом осевой нити (Fribourgh et al., 1970).

Взаимное расположение проксимальной и дистальной центриолей исследовано недостаточно. У ручьевой форели

(рис. 42, 12—13) обе центриоли находятся рядом в заднем отделе набухшей головки спермия (Ballowitz, 1915b). У кумжи *Salmo trutta* на срезах, исследуемых под электронным микроскопом, они обнаруживаются на дне углубления задней части головки, в которую также погружен и передний отдел хвостовой нити (Fugieri, 1962). В некоторых случаях центриольное тельце, от которого отходит хвостовая нить, помещается на боковой (рис. 42, 3—4) или даже передней поверхности головки (рис. 42, 6—7).

У костистых рыб с внутренним осеменением средняя часть спермия развивается более мощно. У исследованных видов пецилиевых рыб она состоит из видоизмененных округлых митохондрий, которые располагаются концентрическими кругами вдоль участка осевой нити хвоста, прилежащего к головке (Sotelo, Trujillo-Cenóz, 1958; Porte, Follenius, 1960; Гинзбург, 1968). Митохондриальные тельца, по-видимому, не имеют непосредственного контакта с осевой нитью хвоста. Так, у гуппи *Poecilia (Lebistes) reticulata* (Porte, Follenius, 1960) и у меченосца *Xiphophorus helleri* (Гинзбург, 1968) они отделены от хвостовой нити глубокой складкой, образованной протоплазматической мембраной и достигающей основания осевой нити хвоста.

Как показали исследования, вытягивание ядра сперматиды у гуппи (Porte, Follenius, 1960; Mattei, Boisson, 1966; Billard, 1970b) и у *Cnesterodon decemmaculatus* (Sotelo, Trujillo-Cenóz, 1958) сопровождается образованием на его поверхности углубления, в которое мигрируют проксимальная и дистальная центриоли. Постепенно это углубление превращается в узкий канал. У гуппи он пронизывает головку спермия от ее основания до вершины. Центриоли, расположенные одна над другой, разделены межцентриольным образованием, которое состоит у гуппи из нескольких осмиофильных дисков, а у *Cnesterodon decemmaculatus* из тонких фибрилл, отрастающих от дистальной центриоли.

III. 2. 3. Хвост

Хвостовой отдел начинается сразу же за средней частью спермия и состоит из осевой нити и покрывающего ее чехла. Осевая нить берет начало от дистальной центриоли.

Уже в ранних исследованиях методом мацерации хвостов спермиев в воде было установлено (Ballowitz, 1890; Retzius, 1902), что осевая нить образована тонкими фибриллами. Электронномикроскопические исследования спермиев пластинножаберных, цельноголовых (Stephan, 1965a), двоякодыша-

щих (Boisson, 1963), хрящевых ганоидов (Гинзбург, 1968) и костистых рыб (Lowman, 1953; Yasuzumi, 1956; Furieri, 1962; Mattei et al., 1967a; Fribourgh et al., 1970) показали, что фибриллярный комплекс хвоста построен у них по общей схеме и состоит из двух одинарных сравнительно более мощно развитых нитей (М-фибриллы) и окружающих их в виде кольца девяти двойных нитей (L-фибриллы) (см. рис. 43, 3).

Фибриллярная формула $9+2$ является универсальной не только для хвостов спермиев животных, но и для сходных с ними сократительных систем — ресничек мерцательного эпителия и жгутиков простейших (Bishop, 1962; Rothschild, 1962a, b; Поглазов, 1965; Metz, Monroy, 1967; Ebert, 1968).

У некоторых групп животных, в частности у млекопитающих, птиц, брюхоногих моллюсков и насекомых, развивается дополнительный комплекс периферических фибрилл $9+9+2$, что, по-видимому, обусловлено особенностями функционирования аппарата движения спермия в условиях внутреннего осеменения (Fawcett, 1970). Интересно отметить наличие двух добавочных тяжей, расположенных по бокам от осевого фибриллярного комплекса, у спермиев пластиножаберных и цельноголовых (Jensen, 1879, 1883; Retzius, 1902, 1909). Тяжи отходят от кольцеобразного тела, окружающего дистальную центриоль, и имеют форму цилиндров, внутри каждого из которых проходит усеянная пранулами нить (Stanley, 1965a). Полагают, что развитие дополнительных структур в фибриллярном комплексе спермиев пластиножаберных и цельноголовых связано с внутренним оплодотворением и особенностями встречи гамет в половых путях самки.

Отклонения от фибриллярной формулы $9+2$ у спермиев животных довольно редки. В частности, у некоторых видов плоских червей встречается формула $9+0$ (Bondsdorff, Telkkä, 1965), а у представителей ряда групп насекомых — $9+3$ (Vacetti et al., 1970), $9+9+0$ (Vacetti et al., 1969a; Phillips, 1969), $9+9+1$ (Breland et al., 1966), $9+7$ (Phillips, 1969) или $18+4$ (Vacetti et al., 1969b).

Отклонение от общего типа строения осевой нити хвоста описано у представителей муреновых рыб (семейство *Muraenidae*) *Lycodontis afer*, спермии которого имеют фибриллярную формулу $9+0$ (Boisson et al., 1967b).

В функциональном отношении фибриллы хвостовой нити спермиев животных, как и аналогичные структуры ресничек эпителия и жгутиков простейших и бактерий, имеют много общего с сократительными элементами поперечнополосатых мышц (Поглазов, 1965). В связи с этим при исследовании

свойств элементарных сократительных структур особое внимание было уделено взаимодействию белкового компонента жгутиков с аденозинтрифосфорной кислотой (АТФ), которое играет важную роль в механизме сокращения миофибрилл. Удалось установить, что выделенный из спермиев белок, как и миозин мышц, способен расщеплять АТФ (Энгельгардт, 1945; Lardy et al., 1945) и что АТФ-азная активность сосредоточена в хвостовой части спермия (Nelson, 1954; Энгельгардт, Бурнашева, 1957), т. е. в его двигательном аппарате.

АТФ-азную активность обнаруживают цитоплазматическая фракция и изолированные хвосты спермиев костистых рыб (Felix et al., 1951; Tibbs, 1957, 1958, 1959, 1962; Mohri, 1964).

При оптимальной концентрации Mg^{++} , равной $2,5 \cdot 10^{-3}$ М, АТФ-аза изолированных хвостов спермиев окуня проявляет активность в два раза более высокую, чем в присутствии Ca^{++} (Tibbs, 1958, 1959). Оптимум ферментативной активности лежит при $pH=8,2$ в присутствии Mg^{++} и при $pH=7,4$ в присутствии Ca^{++} в растворе, что, по-видимому, указывает (Tibbs, 1959) на возможность формирования в фибриллах спермиев комплекса «АТФ—катион», сравнимого с аналогичным комплексом (АТФ— Mg^{++}) в миофибриллярной сократительной системе (Perry, Gray, 1956). Специфическая активность неэкстрагированных флагелл соответствует такому уровню процесса дефосфорилирования ($Q_p=88-116$), при котором энергия переноса эквивалентна примерно $1,5 \cdot 10^{-7}$ эрг на один спермий в секунду (Tibbs, 1959). Эта цифра чрезвычайно близка к данным, полученным при определении уровня энергетических затрат на движение спермиев морских ежей и быка, рассчитанных теоретически на основании гидродинамических параметров спермиев (Carlson, 1959) и путем прямого калориметрического определения количества тепла, выделяемого спермиями при движении (Clarke, Rothschild, 1957).

Роль отдельных элементов фибриллярного комплекса в процессе изгибания ресничек и жгутиков изучена далеко не полно (Bishop, 1962; Поглазов, 1965). Ряд исследований указывает на то, что сократительными элементами, видимо, являются девять двойных периферических структур, а более мощно развитая центральная пара придает системе необходимую жесткость и направляет движение жгутика (Nelson, 1958; Bishop, 1962). Это подтверждается, в частности, данными о преимущественной локализации АТФ-азной и сукциндегидрогеназной активности в девяти периферических фибриллах спермиев млекопитающих (Nelson, 1954, 1958, 1959). В этих структурах сосредоточено и основное количество SH-групп

(Nelson, 1960), что свидетельствует о локализации в них сократительного белка.

Составляющие осевую нить хвоста фибриллы могут проходить по всей его длине, например, у спермиев леща *Abra-mis brama* (Гинзбург, 1968). В этом случае хвост на всем протяжении имеет одинаковую толщину. У большинства же видов рыб (щука, гуппи, меченосец) отдельные фибриллы прерываются, не достигая окончания хвостового отдела, вследствие чего происходит постепенное утончение хвоста (Гинзбург, 1968), либо (осетр, сельдь *Caspialosa tanaica*, кижуч *Onco-rhynchus kisutch* и др.) образуется хорошо выраженная концевая часть (Lowman, 1953; Гинзбург, 1968).

Иногда хвостовая нить спермия снабжена боковыми выростами или мембраной. Так, у протоптеруса протоплазматический чехол хвоста образует два расширяющихся к концу хвостового отдела боковых выроста (см. рис. 41 б, в). Спермии латимерии снабжены короткой ундулирующей мембраной, которая тянется вдоль переднего отдела хвоста (Tuzet, Millot, 1959). Более мощно она развита (см. рис. 42, 3—5) у некоторых видов костистых рыб: щуки, ерша, окуня (Ballo-witz, 1890; Retzius, 1905; Rötheli et al., 1950; Гинзбург, 1968).

К чрезвычайно редким явлениям следует отнести наличие двух хвостовых нитей у спермиев протоптеруса — представителя двоякодышащих (см. рис. 41), а также продуцирование безжгутиковых спермиев самцами костистой рыбы *Gym-narchus niloticus* (семейство *Gymnarchidae*) (Mattei et al., 1967b).

III. 2. 4. Основные типы строения спермиев рыб

Спермии животных разделяются по типу строения на два класса (Franzén, 1956; André, 1962; Rothschild, 1962a): примитивные мужские половые клетки видов с внешним осеменением и более сложно устроенные спермии животных с внутренним осеменением¹.

Спермии рыб с внешним осеменением (двоякодышащие, хрящевые и костные ганоиды, большинство костистых) имеют много общего со жгутиконосными мужскими половыми клетками «примитивного типа» (Bradfield, 1955; Гинзбург, 1968; Fawcett, 1970). Как правило, у них округлая головка, слабо развитая средняя часть, состоящая из нескольких плот-

¹ Существует также классификация спермиев по характеру симметрии (Милованов, 1962, стр. 204), однако она не получила широкого распространения.

но прижатых к головке митохондриальных телец, и сравнительно длинный (до 50 мк) хвост обычно с хорошо выраженным концевым отделом. Наряду с общими для примитивного типа чертами строения спермии костистых рыб имеют некото-

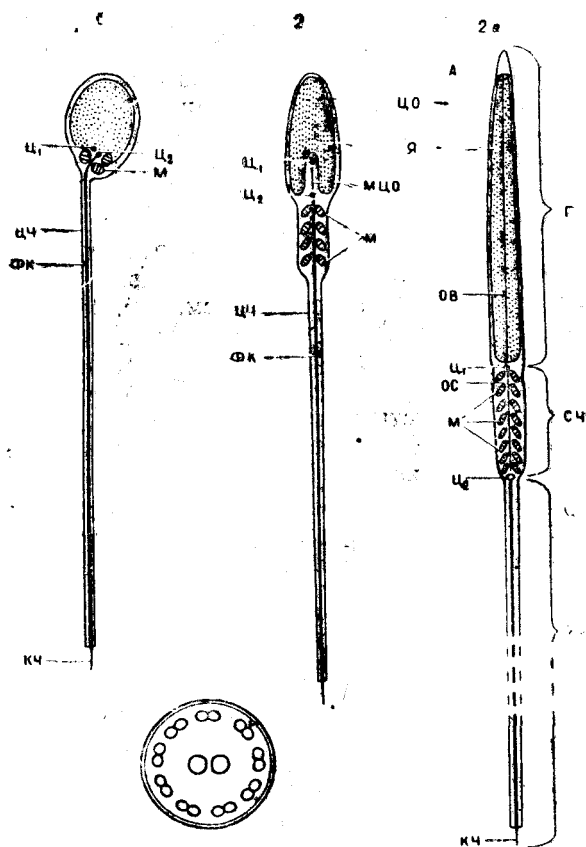


Рис. 43. Схематическое изображение типов спермиев рыб.

1 — «примитивный тип» спермиев костистых рыб с внешним осеменением; 2, 2а — спермии видов рыб с внутренним осеменением (2 — костистые, 2а — прочие рыбы); 3 — поперечный разрез через хвостовой отдел.

А — акросома, Г — головка, КЧ — концевая часть, М — митохондрии, МЦО — межцентриолярное образование, ОВ — опорное волокно, ОС — осевой стержень, СЧ — средняя часть, ФК — фибриллярный комплекс, ХО — хвостовой отдел, Ц₁ — проксимальная центриоль, Ц₂ — дистальная центриоль, ЦО — цитоплазматическая оболочка, ЦЧ — цитоплазматический чехол, Я — ядро.

рые особенности (Гинзбург, 1968): редукцию акросомы, неупорядоченность в расположении митохондриальных телец относительно осевой нити хвоста, вследствие чего осевая нить проходит через среднюю часть эксцентрически (рис. 43, 1).

У видов рыб, перешедших к внутреннему осеменению, строение спермиев усложняется: головка приобретает удлиненную форму; значительно сильнее развивается средняя часть, образующая вокруг осевой нити хвоста мощный митохондриальный чехол; в большинстве случаев сохраняется копьевидная акросома (рис. 43, 2, 2а). Это связано, по-видимому, со специфическими условиями встречи гамет в половых путях самки.

Спермии видов рыб с внутренним осеменением можно условно разбить на два подкласса или группы, которые отличаются по степени развития признаков, связанных с переходом к внутреннему оплодотворению, а также некоторым другим характерными особенностями строения.

Первую группу составляют костистые, спермии которых имеют относительно слабо вытянутую в длину головку, лишенную акросомы, и хорошо развитый средний отдел с упорядоченно расположенными в нем митохондриальными тельцами (рис. 43, 2). Центриоли находятся обычно впереди митохондриального комплекса и погружены в углубление в основании головки, которое принимает иногда вид канала, достигающего переднего отдела головки.

Во вторую группу входят пластиножаберные и цельноголовые. В строении спермиев этих рыб особенно четко проявляются изменения, связанные с переходом к внутреннему осеменению (рис. 43, 2а): длина головки спермия во много раз превышает ее ширину; на переднем конце головки имеется копьевидная акросома; средняя часть спермия претерпевает дальнейшие изменения, входящие в ее состав митохондриальные тельца сливаются в единое спиралевидное образование. Для половых клеток этой группы характерно наличие опорного волокна, которое является производным проксимальной центриоли и проходит снаружи или внутри головки от ее основания до акросомы. Положение дистальной и проксимальной центриолей варьирует, но чаще всего они располагаются соответственно в переднем и заднем отделах средней части спермия.

III. 3. Свойства спермиев

III. 3.1. Характер движения и оплодотворяющая способность

Ак т и в а ц и я. Спермии рыб, неподвижные в эякуляте, приходят в активное движение при контакте с водой. Природа

активирующего агента остается невыясненной. В отличие от спермиев морских ежей (Rothschild, 1948a) и млекопитающих (Walton, 1956), где главным фактором, ограничивающим их подвижность в половых путях или спермиальной жидкости, является дефицит кислорода, спермии лосося *Salmo salar* не удается активировать повышением парциального давления кислорода в эякуляте (Rothschild, 1951).

Имеются данные (Runnström et al., 1944; Rothschild, 1951), свидетельствующие, что сперма лосося содержит биологически активное вещество (андрогамон I), иммобилизирующее спермии. Действие этого вещества нейтрализуется добавлением определенного количества воды. Андрогамон I был найден в сперме и в спермиальной плазме нескольких видов костистых рыб (см. табл. 13).

Химическая природа фактора, инактивирующего спермии, остается малоизученной. Известно, что это вещество не является белком, так как не разрушается трипсином, и способно оказывать соответствующее влияние на спермии другого вида, отряда и типа животных (Runnström et al., 1944; Hartmann et al., 1947a; Medem et al., 1949; Roth et al., 1950; Rothschild, 1951).

Интересные результаты получены в опытах по замене у радужной форели *Salmo irideus* спермиальной жидкости раствором с аналогичным соотношением неорганических компонентов (Schlenk, Kahmann, 1938). Спермии остаются неподвижными в искусственном растворе, но активируются при замене хлористого калия, входящего в его состав, хлористым натрием. Следовательно, можно предположить, что агентом, инактивирующим спермии в спермиальной плазме форели, является калий, снижение концентрации которого при разбавлении спермы водой вызывает активацию спермиев.

Шленк (Schlenk, 1933) полагал, что причиной активации спермиев радужной форели при разбавлении их водой является изменение рН окружающей среды. Согласно данным этого автора, спермии форели активируются в среде, рН которой превышает 7,8. Именно такая концентрация водородных ионов достигается при разбавлении спермы (рН=7,2—7,4) пресной водой (рН=8,0). Однако это мнение не получило признания, так как оно противоречит данным о способности спермиев рыб активироваться в среде с самыми различными значениями рН (табл. 12), включая и концентрации водородных ионов, которые свойственны спермиальной плазме.

Интересные сведения дали наблюдения за спермиями тихоокеанской сельди *Clupea harengus pallasii*. В морской воде

они остаются почти неподвижными (Крыжановский, 1955, 1956; Yanagimachi, 1956). Активация происходит лишь в непосредственной близости от микропилярного отверстия икринки под влиянием вещества (гиногамона I), локализованного в оболочке, в районе микропилярной области, и диффундирующего в окружающую среду. Обязательное условие осуществления активации спермиев — присутствие в воде ионов кальция (Yanagimachi, Kanoh, 1954; Yanagimachi, 1957b, c).

Х а р а к т е р д в и ж е н и я. Путь большинства спермиев при свободном движении в пространстве представляет собой у рыб кривую, приближающуюся к спирали (Adolph, 1906a; Schlenk, Kahmann, 1935; Yanagimachi, 1957b).

Вращательное движение, как и движение по спиралевидной траектории, у спермиев животных вызывается различными причинами: скошенной конфигурацией головки, особенностями прохождения волн сокращения вдоль хвостовой нити и др. (Bishop, 1962). У морских ежей движение их в пространстве складывается из поступательного движения вперед, вращения вокруг продольной оси и отклонения в сторону (Gibbons, 1962). Из-за отсутствия специальных наблюдений над спермиями рыб трудно судить о причинах, обуславливающих их движение по спирали. Вероятно, известную роль в этом может играть характерное для костистых эксцентричное прохождение хвостовой нити через среднюю часть и прикрепление к ее головке спермии сбоку, а не по центру.

Наряду с половыми клетками, совершающими криволинейное вращательное движение, часть спермиев в суспензии движется по прямой либо совершает судорожные движения из стороны в сторону, некоторые спермии обнаруживают слабые колебательные движения на месте. Характер движения спермиев изменяется в зависимости от времени пребывания их в суспензии и обусловлен присутствием в одном эякуляте половых клеток различного возраста (степени зрелости).

З а р я д с п е р м и я. При разбавлении небольшим количеством воды масса активированных спермиев создает характерную картину «вихревого движения», что, видимо, объясняется действием электростатических сил взаимного отталкивания одноименно заряженных половых клеток. Чаще всего зрелые спермии животных несут отрицательный заряд (Lillie, Gray, 1915; Redenz, 1925; Keller, 1933; Маховка, 1939a)¹.

¹ Величина заряда, или дзета-потенциал, определяется по скорости электрофореза спермиев в суспензии с помощью уравнения Гельмгольца-Лэмба (Рубинштейн, 1947, стр. 58; Шредер, 1965, стр. 14).

Отрицательный поверхностный заряд спермиев установлен у красноперки *Scardinius erythrophthalmus*, плотвы *Rutilus rutilus*, вьюна *Misgurnus fossilis* и окуня *Perca fluviatilis* (Маховка, 1939а).

Полагали, что возникновение заряда обусловлено особенностями химического состава половых клеток. В частности, сопоставление литературных данных о химическом составе икры и спермиев океанической сельди *Clupea harengus* позволило высказать предположение, что различия в заряде (общий положительный заряд яйцеклетки и отрицательный заряд спермия) вызваны неодинаковым соотношением химических веществ, содержащихся в половых клетках (Keller, 1933). Современные сведения о биохимическом составе спермиев рыб и других животных вряд ли позволяют считать это предположение справедливым.

Основную роль в образовании отрицательного дзета-потенциала, по-видимому, играет электроотрицательный характер коллоидов наружного покрова спермиев (Милованов, 1962, стр. 236). В этом они не отличаются от электрически заряженных образований малого размера, поверхностный заряд которых не связан с их внутренним содержимым (Дорфман, 1963, стр. 32).

Полупроницаемая цитоплазматическая мембрана спермиев животных, несущая электрический заряд, образует гидратную оболочку из связанных молекул воды. Оболочка осуществляет функцию избирательности проницаемости цитоплазматической мембраны и препятствует агглютинации спермиев в физико-химических и иммунно-биологических реакциях (Осташко, Чумаков, 1969).

Существенную роль в формировании дзета-потенциала играет, видимо, процесс созревания спермиев при продвижении по придатку семенника, в частности, образование в этот период липопротеидного покрова.

Химический состав и свойства протоплазматической оболочки головки и хвоста спермиев рыб практически не исследованы, что затрудняет рассуждения о путях возникновения и природе дзета-потенциала этих клеток.

Существование в суспензии одноименно заряженных спермиев, несомненно, имеет важное биологическое значение. Возникающие в этих условиях электростатические силы отталкивания препятствуют их склеиванию. Не исключено также, что наличие электрического заряда на поверхности спермия играет определенную роль в процессе сближения гамет при осеменении (проявление гальванотаксиса).

Величина и знак заряда спермиев меняется в зависимости от состава окружающей среды (разбавителя), особенно с изменением рН раствора. Нарушение стабильности суспензии в результате исчезновения заряда спермиев при определенном критическом значении реакции среды приводит обычно к агглютинации половых клеток. Подобные явления наблюдаются, в частности, при воздействии на спермии рыб растворами электролитов (стр. 227).

К сожалению, данных об изоэлектрической точке растворов электролитов для спермиев рыб нет. У большинства исследованных видов животных она находится в зоне относительно низких значений рН. Так, полная утрата отрицательного дзета-потенциала (изоэлектрическая точка) спермиями кролика и быка наблюдается при $\text{pH}=3,4\pm 0,05$ (Nevo et al., 1961), морского ежа *Echinus miliaris* — при $\text{pH}=3,0$ (Walton, 1924). Нейтрализация дзета-потенциала сопровождается снижением или полной потерей активности и оплодотворяющей способности спермиев.

Таксисы. Сперматозоиды некоторых видов растений и животных проявляют способность ориентироваться определенным образом при движении в потоке жидкости (реотаксис), градиенте химических веществ (хемотаксис), электрическом поле (гальванотаксис) или вблизи поверхности твердого тела (стереотаксис).

Ориентация вытянутых в длину тел в потоке жидкости, как известно, обусловлена действием на них градиента скорости движущейся жидкости, возникающего в результате уменьшения скорости течения от центра к периферии потока. С этой позиции легко назвать причины, которые заставляют спермии ориентироваться в потоке жидкости своей продольной осью в направлении течения. Однако исследования таксисов у спермиев позволяют в ряде случаев допустить наличие механизма ориентации и движения в пространстве, которое нельзя объяснить лишь действием элементарных законов физики.

Несмотря на то, что способность спермиев позвоночных животных и человека к направленному движению против тока жидкости была описана сравнительно давно (Roth, 1904; Adolphi, 1905, 1906a, b; Yamane, Ito, 1932; Маховка, 1939a, и др.), до сих пор существование у них положительного реотаксиса не считается твердо установленным фактом. На увеличение средней скорости движения спермиев может влиять видимо, явление упорядочения их движения в потоке жидкости и уменьшения количества спермиев, движущихся в случайных направлениях. Существуют и другие причины, вызывающие

сомнение в правильности толкования результатов некоторых исследований реотаксиса у спермиев животных (Walton, 1952; Bretherton, Rothschild, 1961; Roberts, 1970). Успешно, на наш взгляд, такие сомнения решены Ф. Бречертонем и Л. Ротшильдом, продемонстрировавшими наличие выраженного положительного реотаксиса у спермиев быка и человека (Bretherton, Rothschild, 1961).

В ранних исследованиях (Adolphi, 1906a) отрицалась способность спермиев рыб ориентироваться против тока жидкости. Однако впоследствии положительный реотаксис был описан для спермиев четырех видов костистых рыб: красноперки, плотвы, окуня и вьюна (Маховка, 1939a).

Полагают, что реакция положительного реотаксиса у животных с внутренним осеменением способствует продвижению спермиев по половым путям навстречу овулировавшей яйцеклетке против тока жидкости, направленного от яичников к матке, в фаллопиевых трубах. Однако современные данные о наличии разной направленности тока жидкостей в половом тракте самок позвоночных (Милованов, 1962), а также о зависимости сокращений отдельных участков тракта (Wood, 1966) и характера секреции жидкости от активности эндокринных желез и других факторов (Милованов, 1962; Mann, 1964) затрудняют решение вопроса о роли реотаксиса в продвижении спермиев к яйцу и требуют его дальнейшей разработки.

Хемотаксис, или предпочтительное движение спермиев из области низкой концентрации в область с повышенным содержанием растворенных в воде химических веществ, интересен прежде всего в связи с исследованием механизма привлечения спермиев яйцом в процессе осеменения.

Явление хемотаксиса, обнаруженное впервые у спермиев папоротников (Pfeiffer, 1884), широко распространено среди растений (Machlis, Rawitscher-Kunkel, 1963). У орляка *Pteridium aquilium* привлекающим спермии агентом является выделяемая архегониями *l*-яблочная кислота, у мхов — сахараза (Pfeiffer, 1884), а у некоторых морских водорослей — вещество яйцеклеток, химическая природа которого не определена (Cook, Elvidge, 1951; Wilkie, 1954). Остается открытым и вопрос о природе «органов чувств», при помощи которых спермии улавливают различия в концентрации привлекающего вещества в окружающей яйцеклетку среде. Возможно, таким органом является один из нескольких жгутиков спермиев растений (Rothschild, 1962b).

Хемотаксис, по-видимому, свойствен спермиям немногих

видов животных. Наиболее убедительные данные о наличии такого явления имеются для представителей кишечнорастных *Spirocodon saltatrix* (Dan, 1950) и *Tubularia crocea* (Miller, Brokaw, 1970), а также для ряда видов клопов (отряд *Hemiptera*) и пиявок (класс *Hirudinea*) (Rothschild, 1956a).

Исследование поведения спермиев нескольких видов позвоночных животных (амфибий, птиц, млекопитающих), в том числе четырех видов костистых рыб (красноперки, плотвы, окуня и вьюна), в растворах различных органических кислот, яичной воде и экстрактах яйцеклеток не обнаружило у них хемотаксиса (Маховка, 1939a). В литературе, однако, имеются сведения о привлекающем действии веществ икры и полостной жидкости, окружающей овулировавшие яйцеклетки, на спермии радужной форели *Salmo irideus* (Hartmann et al., 1947), которые скапливаются у отверстия капилляра, заполненного активирующим веществом. Наибольшей активностью обладает β -каротин. Астаксантин оказывает на спермии менее сильное влияние. Предполагают, что активирующее и хемотактическое действие веществ икры играет существенную роль в реакции взаимодействия гамет при оплодотворении.

Движение спермиев тихоокеанской сельди, активирующихся при контакте с поверхностью яйцеклетки, становится в области микропиллярной воронки упорядоченным (Yanagimachi, 1957b). Большинство спермиев совершает спиралевидные движения по направлению часовой стрелки и на большой скорости (150—200 мк/сек, $t=10^{\circ}\text{C}$) врывается в микропиллярный канал. Это, по мнению Янагимачи, указывает если не на наличие хемотаксиса, то, во всяком случае, на определенную «организующую» роль веществ икры, приводящих к упорядоченному движению спермиев вблизи микропиле.

При трактовке результатов опытов, поставленных с целью обнаружить хемотаксис у спермиев животных, нельзя забывать о возможности проявления «механизма ловушки» (Rothschild, 1951, 1956 a; Tyler, 1955), который приводит к скоплению спермиев внутри капилляров, заполненных зрелыми яйцами или продуктами их секреции. Это обычно принимается исследователями за доказательство их хемотактического влияния на спермии.

Стереотаксис, или контактная реакция, была изучена А. А. Маховкой (1939a) на спермиях рыб (красноперка, плотва, окунь, вьюн), амфибий (озерная и травяная лягушки), птиц (петух) и млекопитающих (кролик, человек). По ее мнению, контактная реакция не зависит от характера и формы поверхности тела и возникает только, если на поверхно-

сти тела имеются вещества, агглютинирующие спермии. Интенсивность склеивания обуславливается физиологическими особенностями спермиев и свойствами агглютинирующих веществ.

Таким образом, спермии животных, видимо, не обладают стереотаксисом, а наблюдаемое в опытах скапливание их у поверхности предметного стекла или стеклянного шарика вызвано загрязнением поверхности веществами, приводящими к агглютинации спермиев.

Отрицательный дзета-потенциал спермиев способствует их миграции в электрическом поле к аноду. Ясно выраженный положительный гальванотаксис описан для спермиев четырех видов костистых рыб: красноперки, плотвы, окуня и вьюна (Маховка, 1939а). Аналогичным образом ведут себя при электрофорезе в нейтральной среде и спермии большинства исследованных видов животных (Рубинштейн, 1947; Милованов, 1962, и др.). Естественное неупорядоченное движение под действием постоянного электрического поля у спермиев морских ежей, амфибий (Lillie, Grey, 1915; Walton 1924), млекопитающих животных (Redenz, 1925; Маховка, 1939а) и человека (Маховка, 1939а; Joël et al., 1951) преобразуется в направленное к аноду активное или пассивное движение. Оно может быть нарушено лишь под воздействием определенных физико-химических условий окружающей среды, приводящих к уменьшению или изменению поверхностного заряда половых клеток.

В. Н. Шредер (1932, 1936, 1940, 1965) пишет о наличии у млекопитающих двух сортов спермиев, которые различаются величиной или знаком заряда и движутся в электрическом поле достаточно высокого напряжения к катоду и к аноду. Была предпринята попытка искусственной регуляции пола путем осеменения яиц «анодными и катодными» спермиями, которые, как полагают, определяют соответственно женский и мужской пол. Однако некоторые соображения ставят под сомнение как возможность присутствия в эякуляте разнозаряженных половых клеток, так и объяснение причин расхождения спермиев к аноду и к катоду при электрофорезе (Рубинштейн, 1947; Милованов, 1962, и др.). Наличие в эякуляте спермиев с различными по знаку зарядами неизбежно привело бы к немедленной их агглютинации и нейтрализации зарядов. С другой стороны, расхождение спермиев к разным полюсам может быть объяснено различиями не в знаке заряда, а в степени подвижности половых клеток в суспензии. Как известно, при определенных условиях спермии ориентируются в электрическом поле головками по направлению к катоду

(Mudd et al., 1929; Bangham, 1961), что, видимо, связано с более высоким дзета-потенциалом хвоста. Следовательно, наиболее подвижные спермии, способные преодолеть силу пассивного переноса их в сторону анода, направляются к катоду, образуя здесь «катодную фракцию».

О роли гальванотаксиса в процессе сближения гамет при оплодотворении трудно сказать что-либо определенное.

Зрелые яйца, как и спермии, имеют, видимо, отрицательный поверхностный заряд¹. Если данные о более высоком дзета-потенциале хвостов у спермиев беспозвоночных справедливы (Mudd et al., 1929) и их можно распространить на другие виды, то, вероятно, электростатические силы отталкивания, действующие у поверхности яйца, в известных условиях способны ориентировать окружающие его спермии головками к яйцу, так как несущие повышенный отрицательный заряд хвосты должны испытывать относительно большую электростатическую силу отталкивания.

Скорость и продолжительность движения. Активированные водой спермии быстро набирают максимальную скорость (А. Турдаков, 1971в): у исьякульской форели *Salmo ischchan issykogegarkuni* — через 8—9 сек ($t^{\circ}=2,5^{\circ}$), у османа *Diptychus dybowskii* — через 6—7 сек ($t^{\circ}=15^{\circ}$). Максимальная скорость движения варьирует у разных рыб в среднем в пределах от 33—38 мк/сек — язь *Leuciscus idus* (Adolphi, 1906a) и чебачок (А. Турдаков, 1971a) — до 184—300 мк/сек — осман и маринка *Schizothorax issykkuli* (А. Турдаков, 1968, 1971в). Абсолютные значения скорости движения спермиев рыб соответствуют в целом ее значениям у других животных (Bishop, 1962; Гинзбург, 1968, и др.).

Величина максимальной скорости движения у исследованных видов не зависит от длины хвостовой нити спермия и обусловлена, по-видимому, различиями в частоте сократительных движений хвоста (табл. 6).

По достижении максимальной величины скорость движения спермиев быстро снижается. Характер ее изменения на графике (рис. 44) соответствует неравноплечной кривой с ясно очерченным пиком.

Причина такого снижения объясняется ограниченностью

¹ По отклонению траектории падающей клетки от вертикали в горизонтально направленном электрическом поле был рассчитан дзета-потенциал (Dan, 1933, 1934; Успенская, 1935; Рубинштейн, 1935) и определен заряд яйца беспозвоночных (морских ежей, червя *Nereis limbata* и моллюска *Cumingia* sp.). Во всех случаях, в том числе в морской воде с высокой концентрацией солей, половые клетки обнаруживали устойчивый отрицательный дзета-потенциал в несколько десятков милливольт.

Сопоставление размеров спермиев и скорости их движения
(по А. Турдакову, 1971в)

Вид	Русское название	Размеры спермиев, мк (n=100)			Максимальная скорость движения, мк/сек при		
		головка		хвост	5°	10°	15°
		длина	ширина				
<i>Salmo ischchan issykogegarkuni</i>	Иссык-кульская форель	3,35	2,46	33,87	125,0	146,5	200,0
<i>Diptychus dybowskii</i>	Осман	4,04	2,97	80,35	127,1	149,2	180,1
<i>Leuciscus bergi</i>	Чебачок	3,74	2,96	31,63	35,0	38,2	46,5

энергетических ресурсов спермиев рыб и неблагоприятным влиянием на половые клетки условий окружающей среды: в пресной воде цитоплазматический чехол хвостового отдела быстро набухает и разрушается (Hug et al., 1953), хвосты скручиваются и аппарат движения спермия перестает функционировать (Hug et al., 1953; А. Турдаков, 1970а; 1971в).

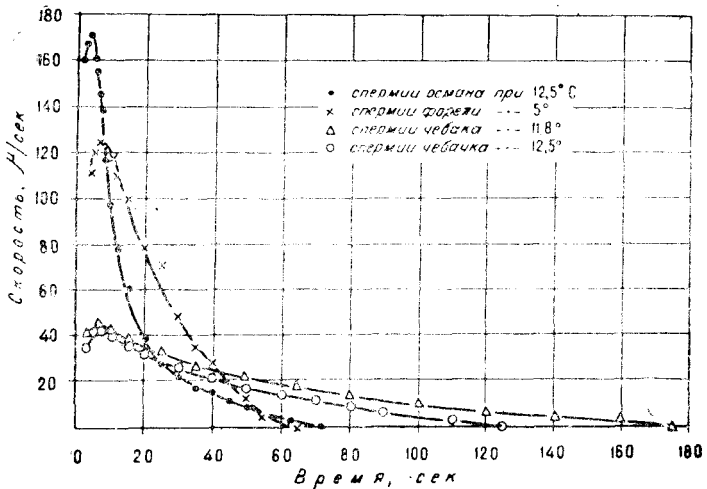


Рис. 44. Изменение скорости движения спермиев четырех видов костистых рыб в пресной воде при нерестовых температурах (по А. Турдакову, неопубликованные данные). Разведение спермы водой в отношении 1 : 250.

В среде, оказывающей на спермии протективное действие (например, в растворах полостной жидкости), период движения спермиев с постоянной максимальной скоростью увеличивается, падение скорости во второй фазе движения замедляется (А. Турдаков, 1971б). Протективное влияние полостной жидкости и ее растворов обусловлено, видимо, повышенной вязкостью, благоприятным осмотическим давлением и химическим составом среды. По мере снижения концентрации веществ полостной жидкости, как и при уменьшении осмотического давления в искусственных солевых средах и растворах морской воды ниже определенной границы (Ellis, Jones, 1939; Weisel, 1948; А. Турдаков, 1962, 1970б, и др.), протективное действие раствора на спермии уменьшается и одновременно увеличивается стимулирующее влияние его на движение спермиев (рис. 45). Таким образом, удлинение периода поступа-

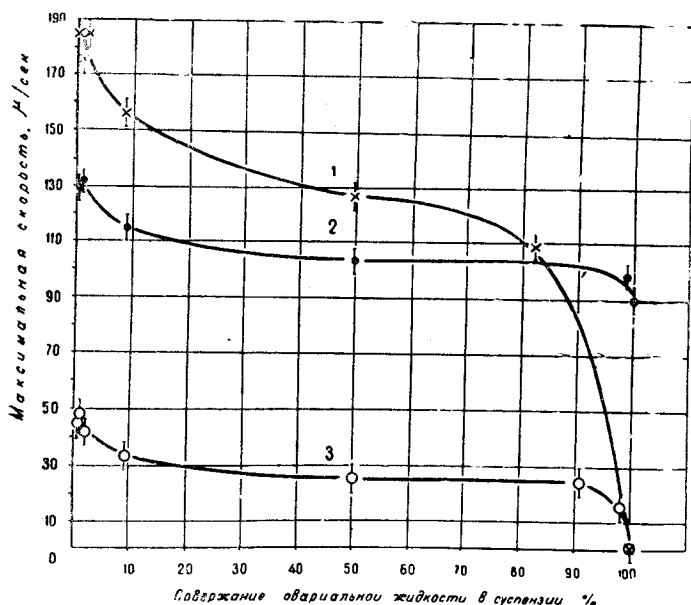


Рис. 45. Изменение максимальной скорости движения спермиев в растворах полостной жидкости разной концентрации (по А. Турдакову, 1971б).

1 — спермии османа в гомологичной полостной жидкости ($t^{\circ}=14,0^{\circ}$), 2 — спермии исыккульской форели в гомологичной полостной жидкости ($t^{\circ}=5,9^{\circ}$), 3 — спермии чебачка в полостной жидкости османа ($t^{\circ}=14,0^{\circ}$). Разведение спермы растворами в среднем в отношении 1 : 250.

тельного движения сочетается с уменьшением скорости движения спермиев, т. е. с более экономным расходом ими энергетических запасов.

Одним из факторов, замедляющих движение спермиев при увеличении в суспензии полостной жидкости, является, видимо, повышение вязкости раствора. Влияние этого фактора на скорость изгибания жгутиков и интенсивность движения спермиев хорошо показано на примере некоторых видов позвоночных и беспозвоночных животных (Rikmenspoel, 1957; Bishop, Hoffmann-Berling, 1959; Sleight, 1962; Brokaw, 1966). В неразбавленной полостной жидкости османа, обладающей высокой степенью вязкости, подвижность спермиев полностью подавляется, а при незначительном разбавлении ее водой отмечается замедление прохождения волн сокращения вдоль хвостовой нити спермиев. Полостная жидкость иссыкульской форели имеет вдвое меньшую вязкость, и помещенные в нее спермии значительно меньше проявляют признаки, характерные для движения в вязкой среде (А. Турдаков, 1971б).

Влияет на скорость движения спермиев и осмотическое давление. В растворах Рингера соленостью 3, 5, 7 и 15% максимальная их скорость у иссыкульской форели при температуре 5,5° уменьшается соответственно со $121,2 \pm 0,9$ до $118,0 \pm 0,9$ и $106,1 \pm 0,7$ мк/сек (А. Турдаков, 1970а). Наибольшей величины ($125,2 \pm 1,0$ мк/сек) она достигает при движении спермиев в пресной воде. Следовательно, для рыб, нерестящихся в пресной воде, последняя является, очевидно, чрезвычайно мощным раздражителем, стимулирующим работу двигательного аппарата спермия.

У видов, размножающихся в солоноватой воде, наблюдается иная картина. Так, если поместить спермии чебачка в озерную иссыкульскую воду (5,8%), обладающую оригинальным соотношением ионов (А. Турдаков, 1962), то продолжительность жизнедеятельности и средняя максимальная скорость движения половых клеток по сравнению с пресной водой возрастает (рис. 4б).

Скорость и продолжительность движения спермиев одного эякулята значительно варьируют (Scheuring, 1924; Строганов, 1938; Турдаков, 1965а; Гинзбург, 1968, и др.), часть их при контакте с водой не активизируется либо совершает слабые, быстро прекращающиеся колебательные движения. У чебачка количество таких спермиев составляет от 5 до 50%, а иногда до 90% (А. Турдаков, 1965а, б). Качество спермы у него снижается к концу нерестового сезона, что, видимо, связано с повышением на нерестилищах температуры воды и увеличе-

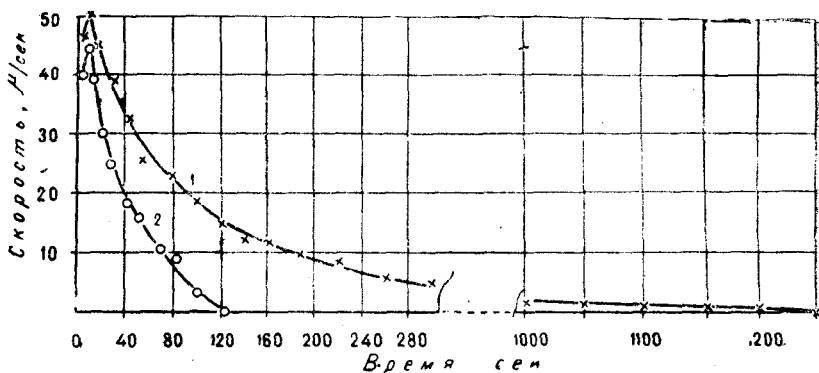


Рис. 46. Изменение скорости движения спермиев чебачка.

1 — в солоноватой (5,8‰) озерной, 2 — в пресной воде (А. Турдаков, неопубликованные данные). $t^{\circ}=12,5^{\circ}$, разведение спермы водой в отношении 1 : 250.

нием процента самцов с семенниками, близкими к стадии полного выбоя. Снижение качества спермы к концу нерестового сезона отмечено у волжской сельди *Caspialosa volgensis* (Строганов, 1938), чира *Coregonus nasus* (Кузьмин, Чуватова, 1970) и леща *Abramis brama* (Лебедев, Ионова, 1970).

Имеются сведения о случаях полного отсутствия движения спермиев у тайменя *Hucho hucho* (Scheuring, 1928), волжской сельди (Строганов, 1936), американской палии *Salvelinus fontinalis* (Allison, 1961), озерной форели *Salmo trutta m. lacustris*, белого амура *Stenopharyngodon idella* (А. Турдаков, неопубликованные данные) и у некоторых видов осетровых (Гинзбург, 1968; Гинзбург, Детлаф, 1969).

Количество физиологически полноценных спермиев в эякуляте зависит от коэффициента зрелости нерестующих самцов (А. Турдаков, 1965а), густоты (концентрации) молок (А. Турдаков, 1965а; Кузьмин, Чуватова, 1970), размеров, упитанности и возраста производителей (Scheuring, 1924; Володин, 1961; Жукинский, 1965; А. Турдаков, 1965а; Bogatu, Selip, 1966). По данным Шейринга (Scheuring, 1928), наиболее высокой средней продолжительностью движения обладают спермии у радужной *S. irideus* и ручьевой *S. trutta m. fario* форелей среднего возраста. У тарани *Rutilus rutilus heckeli* такая закономерность отсутствует. Однако метод окрашивания мазков спермы тарани 5%-ным раствором эозина натрия, вызывающего быстрое разрушение неполноценных («ослабленных») половых клеток, позволил установить определенную зависимость количества таких спермиев от возраста самцов (Жукинский, 1965). Процент «ослабленных» спермиев у

средневозрастных самцов ниже (20,6), чем у молодых (28,3) и старых (31,7), что не может не сказаться на результатах оплодотворения икры спермой разновозрастных производителей.

Кривые, характеризующие сокращение количества подвижных спермиев в суспензии в зависимости от времени, у разных видов рыб сходны (рис. 47). Они дают представление о характере движения основной массы спермиев. Вместе с тем в некоторых случаях движение единичных спермиев во много раз превосходит продолжительность активности основной массы половых клеток (Scheuring, 1924; Строганов, 1938; Гинзбург, 1963а, б, и др.). Поэтому иногда говорят о наличии в эякуляте двух типов спермиев: движущихся короткое и долгое время (Scheuring, 1924, 1928; Гинзбург, 1968).

Проведенные нами наблюдения (А. Турдаков, неопубликованные данные) показывают, что некоторое количество долгоживущих спермиев встречается обычно в относительно концентрированных суспензиях, а также в случаях, когда в каче-

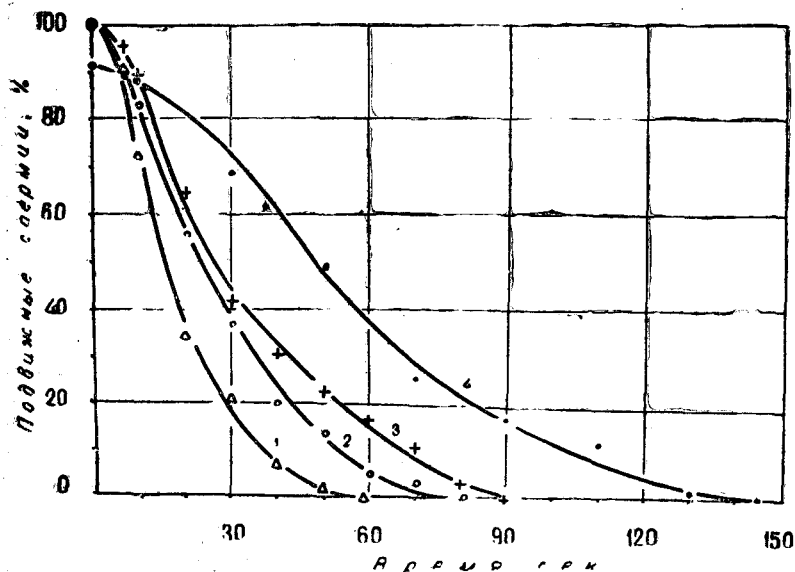


Рис. 47. Изменение количества спермиев, совершающих поступательное движение в пресной воде (А. Турдаков, неопубликованные данные).

1 — чебачок ($t^{\circ}=10,0^{\circ}$); 2 — осман ($t^{\circ}=10,0^{\circ}$); 3 — судак ($t^{\circ}=13,5^{\circ}$); 4 — исыккульская форель ($t^{\circ}=5,0^{\circ}$). Разведение спермы водой в отношении 1 : 250.

стве разбавителя применяются растворы, оказывающие на половые клетки протективное действие. В подобных условиях, особенно при недостаточно тщательном перемешивании спермы, отдельные спермии активируются позже других и, следовательно, в более поздний срок прекращают движение. Определенное количество спермиев, видимо, из-за повреждения у них аппарата движения с самого начала совершают слабые, чередующиеся с остановками движения. Замедленное расходование энергетических ресурсов приводит к значительному увеличению продолжительности их подвижности. При высоком же уровне разбавления спермы и тщательном перемешивании суспензии отмирание половых клеток происходит равномерно.

Наиболее длительное время сохраняют подвижность спермии у рыб, размножающихся в солоноватой и соленой воде. В солоноватой воде, оказывающей на половые клетки протективное действие, спермии остаются активными при нерестовых температурах в течение 15—25 мин (Гостеева, 1957; А. Турдаков, 1962; Дорошев, Горелов, 1964, и др.). Более продолжительное время сохраняют подвижность спермии иссыккульского чебачка, нерестящегося в воде соленостью 5,8‰ (Ф. Турдаков, А. Турдаков, 1959; А. Турдаков, 1962, 1965а). Невысокая скорость, а также чередование периодов поступательного движения с временными замедлениями и остановками приводят к увеличению периода жизнедеятельности его спермиев на срок до нескольких часов. У двух других видов иссыккульских рыб—османа и маринки—спермии в солоноватой озерной воде приходят в гораздо более активное движение, быстро расходуют энергию и прекращают поступательное движение уже через 5—25 мин (А. Турдаков, 1962, и неопубликованные данные). Такая разница у спермиев иссыккульских рыб, размножающихся в сходных условиях, объясняется, вероятно, особенностями их нереста. Чебачок размножается большими стадами на ограниченных участках нерестилища, и присутствие в воде спермиев, длительное время сохраняющих подвижность и оплодотворяющую способность, содействует, очевидно, успешному осеменению выметываемой икры. Осман и маринка не образуют в период нереста больших скоплений. Нерестовая группировка у них состоит из самки и одного или нескольких самцов. В этих условиях целесообразно активное движение спермиев в течение сравнительно короткого времени, сочетающееся с единовременным продуцированием большого количества спермы (см. табл. 5).

У рыб, размножающихся в соленой воде, продолжительность подвижности спермиев также подвержена широким ви-

довым вариациям. В среднем активность спермиев прекращается у бычка *Gobius panizzae* через 30—35 мин (Eggert, 1931) и у подкаменщика *Cottus bubalis euphasen* примерно через 14 мин (Thomopoulos, Bauchot, 1957). Спермии тихоокеанской сельди *Clupea harengus pallasi* совершают в морской воде в основном слабые колебательные движения либо остаются неподвижными (Крыжановский, 1955, 1956; Галкина, 1957) и активируются лишь в непосредственной близости от микропилярной области яйца (Yanagitachi, 1957b, c). Находясь в состоянии пониженной активности, они сохраняют оплодотворяющую способность около одних—двух суток (Крыжановский, 1956; Галкина, 1963). Спермии атлантической сельди *Clupea harengus harengus*, суспензированные в морской воде, оплодотворяют яйца на протяжении семи и более суток (Blaxter, 1955).

Процесс икротетания у атлантической и тихоокеанской сельдей проходит в условиях высокой концентрации производителей на нерестилище. Вода в районе нерестилища приобретает молочный оттенок от массы выделяемых самцами молок. В условиях концентрированного нереста длительное сохранение жизнеспособности спермиями обуславливает, очевидно, увеличение оплодотворяемости выметываемой самками икры (Крыжановский, 1956).

У лососевых, карповых, окуневых и других видов, нерестящихся в пресной воде, продолжительность поступательного движения спермиев в большинстве случаев не превышает 2—3 мин (Гинзбург, 1968). Исключение составляют осетровые и вьюн *Misgurnus fossilis*, спермии которых сохраняют подвижность в воде: у белуги *Huso huso* — 13 мин (Гинзбург, 1968), у русского осетра *Acipenser güldenstädti* — 3,5—5 мин (Драбкина, 1961), у черноморско-азовского осетра *Acipenser güldenstädti colchicus* — от 5 мин до 3 ч 15 мин (Гинзбург, 1968), у стерляди *Acipenser ruthenus* — 5—6 ч (Шмидтов, 1936) и у вьюна — более 3 ч (Беляев, 1957).

Непродолжительная активность спермиев у большинства видов пресноводных рыб объясняется, по-видимому, специфическими условиями осеменения икры, при которых контакт гамет ограничен коротким промежутком времени. Успех процесса осеменения обеспечивается комплексом приспособлений, способствующих сближению производителей и синхронному выведению половых продуктов.

О совершенстве механизма осеменения икры свидетельствует высокий процент оплодотворения, наблюдаемый в естественных условиях. Так, у видов дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus* (Кузнецов, 1928; Матисен, 1963; Стрекалова,

1963) и благородного лосося *Salmo salar* (Виролайнен, 1946; Новиков, 1949), а также у донской сельди *Caspialosa pontica* (Тонких, 1937) оплодотворение икры при нормальных условиях нереста достигает 100%. У нерестящихся весной и летом карповых рыб — густеры *Blicca bjoerkna*, плотвы *Rutilus rutilus*, леща *Abramis brama*, язя *Leuciscus idus* и карпа *Cyprinus carpio* оплодотворяется от 75 до 97% икринок (Тихий, 1939; Sych, 1955).

При нерестовых температурах продолжительность движения спермиев в воде у разных видов имеет весьма близкие значения и колеблется в пределах от 43—58 сек у *Salmothymus obtusirostris oxyrhynchus* до 105 сек у щуки и чебачка (табл. 7). Однако, если сравнить продолжительность активности спермиев при одинаковых температурах, то можно заметить определенную закономерность: у рыб, размножающихся в холодной воде, она короче, чем у нерестящихся при более высокой температуре весной и летом (Lindroth, 1947) (табл. 7).

Следует сказать, что виды, размножающиеся в холодной воде, в большинстве являются реофилами (форель, кумжа, лосось, *Salmothymus obtusirostris oxyrhynchus*, налим). На течении нерестятся плотва и усач, спермии их в одинаковых температурных условиях обладают сравнительно невысокой продолжительностью движения (табл. 7). Приведенные данные подтверждают мнение о пониженной жизнедеятельности спермиев у видов, нерестящихся на быстром течении, по сравнению с размножающимися в стоячей воде или спокойном потоке (Наемпел, 1913). Такую закономерность объясняют тем, что у последних возможен более длительный контакт спермы с икрой (Наемпел, 1913; Никольский, 1963).

Это правило не является всеобщим. Исключение составляют, в частности, осетровые (Гинзбург, 1968), спермии которых, несмотря на то, что нерест проходит на быстром течении, длительное время сохраняют подвижность в воде. Нам кажется, что течение не является универсальным фактором, существенно сокращающим продолжительность периода контакта икры и спермы при выведении их во внешнюю среду. Реофилы, видимо, умело используют направление и характер потока. С другой стороны, многие виды, размножающиеся в спокойной воде, искусственно создают вихревые движения во время брачных игр, выметывания икры и рассеивания ее в воде. Поэтому причину пониженной (при одинаковых условиях) жизнеспособности спермиев у реофилов (форель, налим, лосось и кумжа) следует, вероятно, искать в меньшей теплоустойчивости половых клеток, так как эти виды обитают и

Продолжительность поступательного движения спермиев в воде*

Вид	Русское название	Нерестовая температура, °C	Продолжительность движения (сек) при температуре					Характер нереста	Автор
			нерестовой	5°	10°	15°	20°		
<i>Salmo ischchan issykegarkuni</i>	Иссык-кульская форель	0—5	60—70(0,3—5°)	62	45	32	28	На быстром течении	А. Турдаков, 1971в Vukovic, Kosoric, 1968 Lindroth, 1946, 1947**
<i>Salmothymus obtusirostris oxyrhynchus</i>	Налим	<10	43—58(4—10°)	50	43	37	26	»	
<i>Lota lota</i>		0—3	90(2,5°)	65	45	30	20	»	
<i>Salmo trutta</i>	Кумжа	~ 5	50(5°)	50	40	30	25	»	
<i>Salmo salar</i>	Лосось	0—6	95(3°)	90	65	45	35	»	
<i>Esox lucius</i>	Щука	5—10	105(7,5°)	120	95	60	50	В стоячей воде и на медленном течении	
<i>Rutilus rubilio</i>	Плотва	5—15	66(10°)	65	66	52	54	На среднем течении	Kosoric, Vukovic, 1966
<i>Barbus meridionalis pelenyi</i>	Усач	10	76(10°)	65	76	58	59	На быстром течении	Kosoric, Vukovic, 1968
<i>Diptychus dybowskii</i>	Осман	8—16	85(10,5°)	100	85	56	46	В стоячей воде и на быстром течении	А. Турдаков, 1971в

<i>Leuciscus bergi</i>	Чебачок	9—16,2	105 (15°)	220	145	105	63	В стоячей воде	А. Турдаков, 1971в Lindroth, 1947**
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	Красноперка	>10	60 (15°)	150	110	70	50	В стоячей воде и на медленном течении	
<i>Blicca (Abramis) bjoerkna</i>	Густера	>15	45 (20°)	95	75	60	50	В стоячей воде	
<i>Abramis brama</i>	Лещ	13—20	90 (15°)	170	130	90	65	»	
<i>Tinca tinca</i>	Линь	19—20	80 (20°)	240	170	120	90	»	
<i>Carassius carassius</i>	Карась	18—20	90 (20°)	300	210	140	08	»	
<i>Cyprinus carpio</i>	Карп	18—20	70—84 (20°)	97—100	95—150	73—87	70—84	»	Dyk, Lucký, 1956

* Данные о характере нереста и нерестовых температурах приведены по Дрягину (1949), Никольскому (1950), Ф. Турдакову (1963), Конурбаеву (1966) и материалам статей, использованных при составлении таблицы.

** Показатели из работы Линдрота (Lindroth, 1947) сняты с графиков.

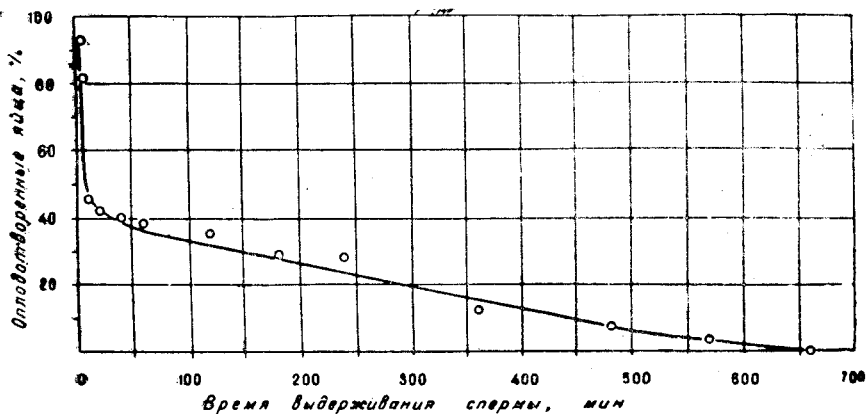


Рис. 48. Изменение оплодотворяющей способности суспензии спермиев чебачка в солоноватой (5,8‰) озерной воде (А. Турдаков, неопубликованные данные). $t^{\circ}=19,0^{\circ}$, разведение спермы водой в отношении 1:500.

размножаются при сравнительно более низких температурах (см. стр. 217).

Продолжительность движения спермиев, очевидно, тесно связана с многообразными и сравнительно малоисследован-

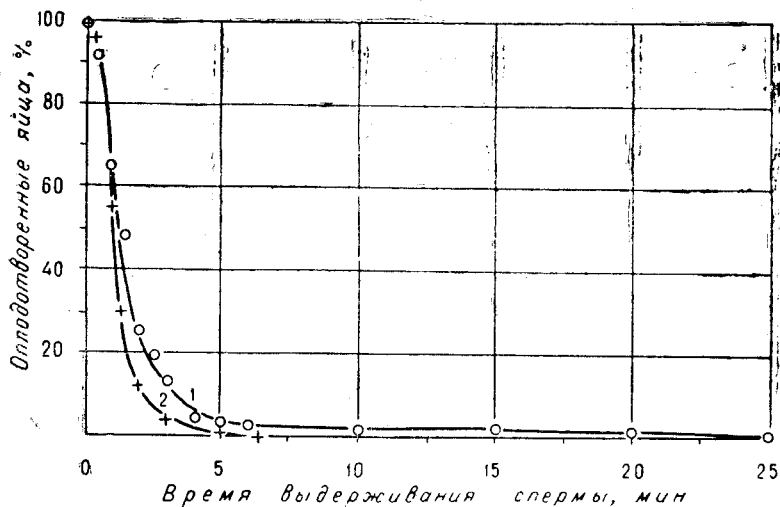


Рис. 49. Изменение оплодотворяющей способности суспензии спермиев маринки — 1 и османа — 2 в солоноватой (5,8‰) озерной воде (А. Турдаков, неопубликованные данные). $t^{\circ}=17,3^{\circ}$, разведение спермы водой в отношении 1:250.

ными видовыми особенностями процесса созревания, выведения половых продуктов и осеменения икры (Lindroth, 1947). Такие особенности, видимо, могут в некоторых случаях влиять на продолжительность жизнедеятельности спермиев более существенно, чем факторы, с которыми обычно связывают это свойство половых клеток.

Оплодотворяющая способность суспензии спермиев и характер ее снижения у каждого вида рыб специфичны. Спермии чебачка в солоноватой озерной воде сохраняют оплодотворяющую способность в течение нескольких часов (рис. 48). У османа и маринки в сходных условиях процент оплодотворения яиц быстро падает уже в первые 2—3 мин и достигает нулевого значения у османа через 6—7 мин и у маринки в среднем через 25 мин (рис. 49). Время, за которое спермии при одинаковых условиях утрачивают оплодотворяющую способность, зависит от индивидуальных особенностей эякулята (рис. 50).

Оплодотворяющая способность суспензии утрачивается одновременно с прекращением поступательного движения спермиев. Половые клетки, перешедшие к колебательным движениям на месте, не способны, видимо, проникать в микропилярный канал и оплодотворять яйцо. Убедиться в этом можно, сравнив показатели продолжительности движения и сохранения спермиями оплодотворяющей способности у озерной форели, чебачка, османа и других видов (см. табл. 8). Исключение составляют некоторые морские виды рыб, спермии которых, находясь в неактивном состоянии или совершая

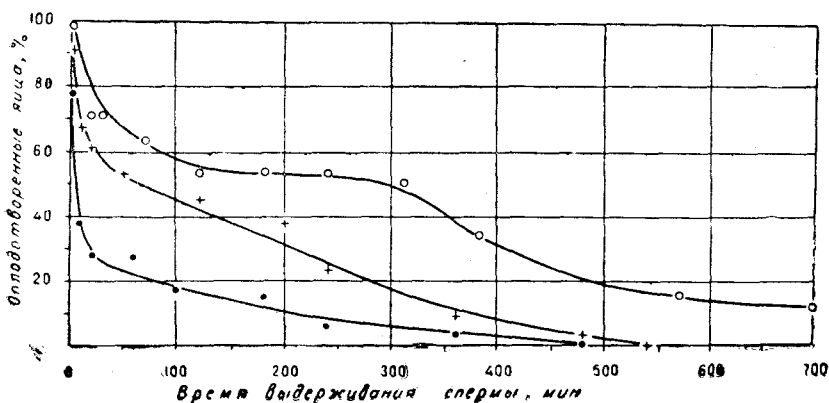


Рис. 50. Изменение оплодотворяющей способности суспензии спермиев трех самцов чебачка в солоноватой (5,8‰) озерной воде (А. Турдаков, неопубликованные данные), $t^{\circ} = 19,0^{\circ}$, разведение спермы водой в отношении 1:500.

слабые колебательные движения, сохраняют оплодотворяющую способность (стр. 196).

В ряде случаев обнаруживается некоторое несоответствие кривых падения скорости и оплодотворяющей способности спермиев (Schlenk, Kahmann, 1935; Турдаков, 1971в и неопубликованные данные): небольшое количество икринок продолжает оплодотворяться уже после того, как основная часть спермиев прекращает поступательное движение. Для османа (рис. 51) наблюдаемое несоответствие объясняется тем, что кривая падения скорости спермиев османа построена по средним данным снижения интенсивности их движения, не отражающих, естественно, наличие в суспензии небольшого количества половых клеток, которые теряют активность в более поздний срок и, следовательно, дольше сохраняют оплодотворяющую способность.

В определенных условиях наблюдается обратная картина: оплодотворяющая способность суспензии падает до нуля раньше, чем прекращается поступательное движение спермиев. У чебачка кривые изменения оплодотворяющей способности спермиев при температуре 5—15° в целом соответствуют кривым скорости движения. Таким образом, в данном диапазоне температур способность к оплодотворению тесно коррелирует с подвижностью спермиев. С повышением температуры до 25° оплодотворяющая способность суспензии резко снижается,

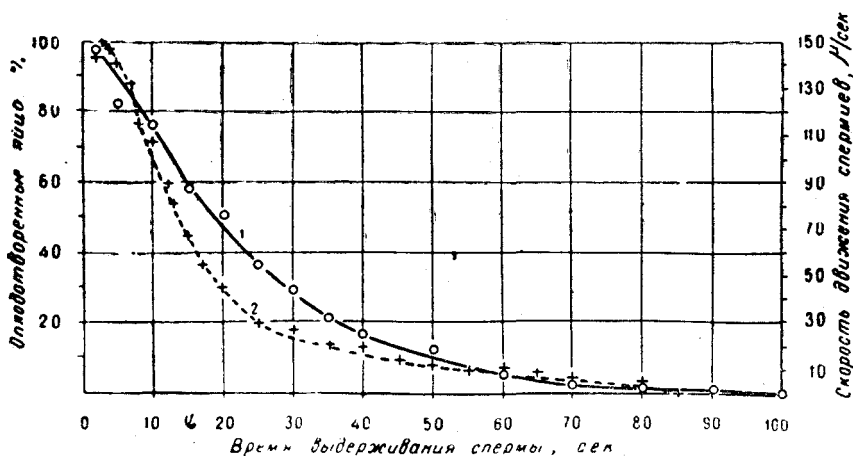


Рис. 51. Изменение оплодотворяющей способности — 1 и скорости движения — 2 спермиев османа в пресной воде (А. Турдаков, неопубликованные данные). $t^{\circ}=10,5^{\circ}$, разведение спермы водой в отношении 1:250.

при этом полная ее утрата наблюдается значительно раньше момента прекращения поступательного движения (рис. 52). Это происходит потому, что при высокой температуре (25—30°) у спермиев наблюдается быстрое разрушение хвоста

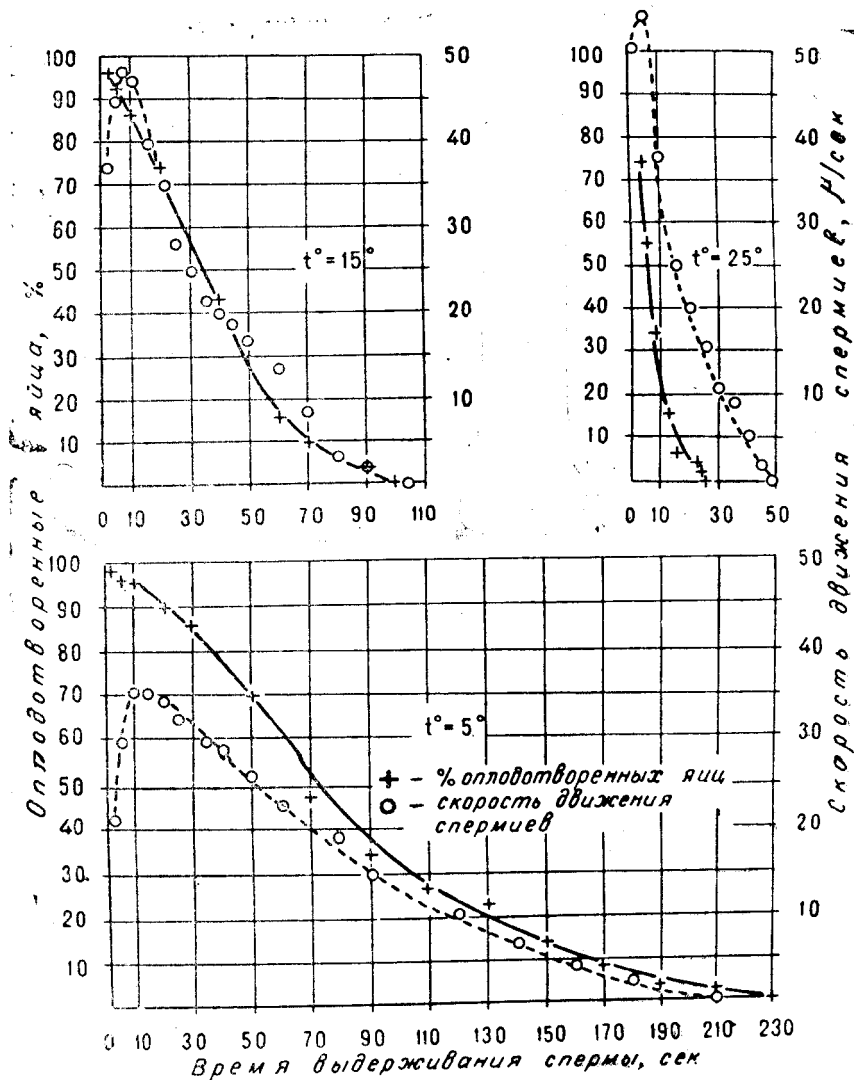


Рис. 52. Оплодотворяющая способность и скорость движения спермиев чебачка в пресной воде при разных температурах (по А. Турдакову, 1971в). Разведение спермы водой в отношении 1 : 250.

товой нити и последний отрезок пути они проплывают, двигаясь по инерции (А. Турдаков, 1971в). Следовательно, утрата спермиями оплодотворяющей способности при сохранении в течение некоторого времени поступательного движения объясняется, видимо, сравнительно ранним прекращением при высокой температуре активного движения, без чего проникновение спермия через микропиле в икринку становится невозможным.

На уровень оплодотворяющей способности суспензии влияют в основном те же факторы, что и на подвижность спермиев: температура (Schlenk, Kahmann, 1935; Lindroth, 1946; Смирнова, Кузьмина, 1966; Гинзбург, 1968; А. Турдаков, 1971в) (рис. 53), присутствие в воде веществ, оказывающих на спермии протективное действие (Werner, 1934; Гинзбург, 1963а, в; А. Турдаков, неопубликованные данные), ионизирующая радиация (Бакулина и др., 1962, см. стр. 237) и др.

Характер падения оплодотворяющей способности во многом зависит от концентрации спермиев в суспензии. При увеличении разбавления эякулята водой активность спермиев усиливается. Явление это получило название «эффекта разбавления» — *dilution effect* (Gray, 1928; Rothschild, 1948b). В

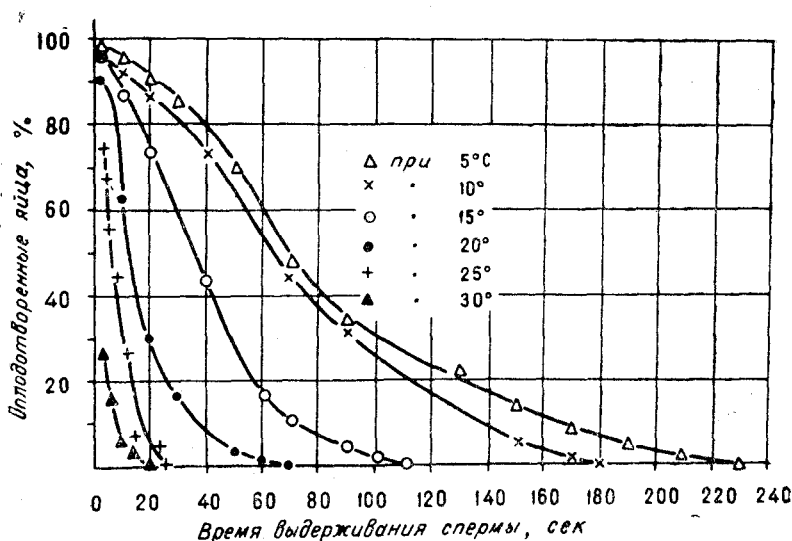


Рис. 53. Оплодотворяющая способность спермиев чебачка в пресной воде при разной температуре (по А. Турдакову, 1971в). Разбавление спермы водой в отношении 1 : 250.

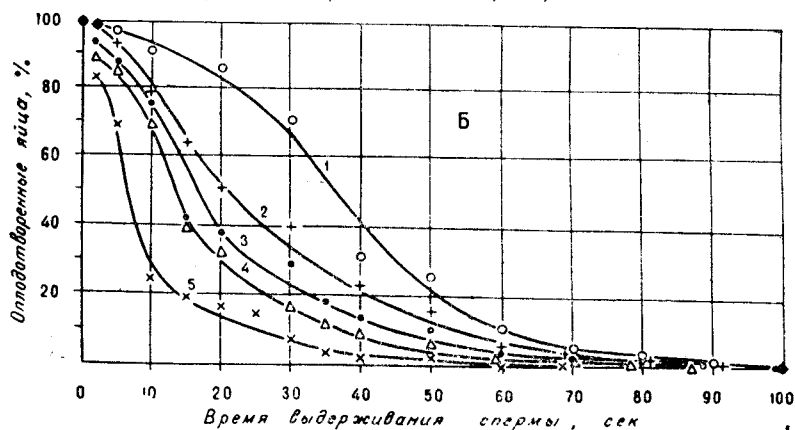
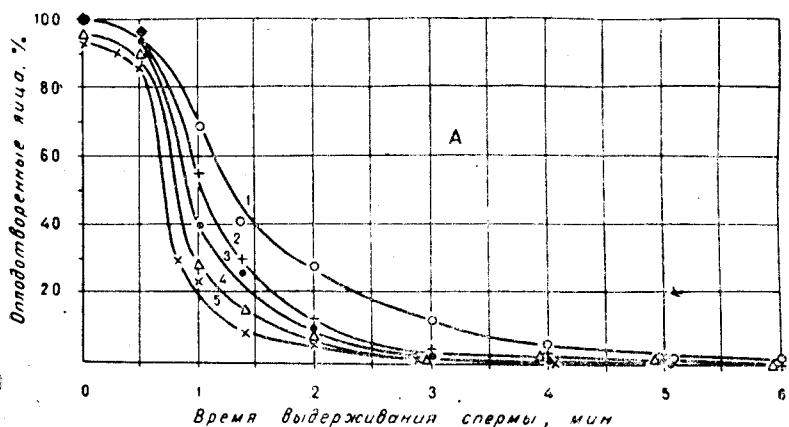


Рис. 54. Изменение оплодотворяющей способности спермиев османа при разном разведении спермы: А — солоноватой (5,8‰) озерной водой при $t^{\circ}=12^{\circ}$ и Б — пресной водой при $t^{\circ}=11^{\circ}$ (по А. Турдакову, неопубликованные данные).

- 1 — 1: 100 (95,2—102,2 тыс. спермиев в 1 мм³ суспензии);
- 2 — 1: 250 (38,1—40,9 тыс. спермиев в 1 мм³ суспензии);
- 3 — 1: 500 (16,0—20,4 тыс. спермиев в 1 мм³ суспензии);
- 4 — 1: 1000 (8,0—10,2 тыс. спермиев в 1 мм³ суспензии);
- 5 — 1: 2000 (4,0—5,1 тыс. спермиев в 1 мм³ суспензии).

густой суспензии, видимо, под влиянием быстрого накопления углекислоты, снижения содержания кислорода и соответствующего изменения реакции среды движение спермиев быстро затормаживается. Это иногда приводит к падению оплодотворяющей способности спермиев по сравнению с суспензией, в которой на единицу объема приходится меньшее количество половых клеток (Гинзбург, 1968). В других случаях снижение активности спермиев рыб при малых разбавлениях и увеличенном содержании их в единице объема суспензии приводит к противоположному результату — повышению срока сохранения спермиями оплодотворяющей способности (рис. 54). Аналогичное явление наблюдается у млекопитающих и беспозвоночных животных (Rothschild, 1948b; Blackshaw, 1958; White, 1953). Увеличение разбавления интенсифицирует процесс утраты спермиями некоторых важных компонентов клетки (Emmens, Swyer, 1948; Blackshaw, 1953) и изменяет

респираторный механизм спермия (Rothschild, 1956b, c).

Результаты опытов с суспензиями спермиев османа свидетельствуют, что характер проявления эффекта разбавления зависит от свойств среды (рис. 54). В солоноватой воде (5,8‰), которая оказывает на спермии протективное действие, отличия оплодотворяющей способности суспензий разной степени разбавления выражены менее резко, чем в пресной.

Определение оптимальной концентрации спермиев является важным условием успешного проведения искусственного осеменения. Недостаточное или чрезмерное количество спермы значительно снижает результаты оплодотворения и инкуба-

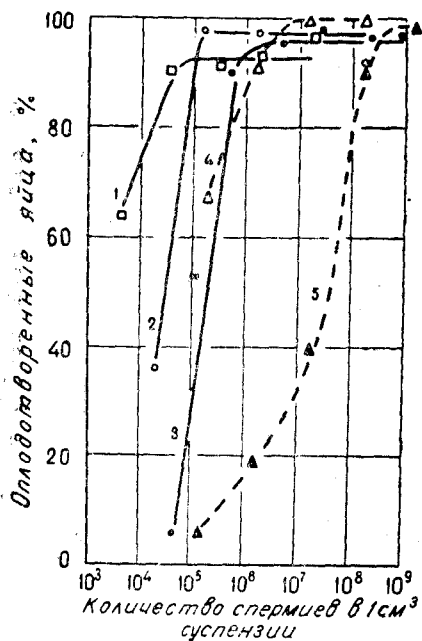


Рис. 55. Концентрация спермиев, обеспечивающая максимальный процент оплодотворения: 1 — у черноморско-азовского осетра, 2 — у белуги, 3 — у севрюги и 4, 5 — у озерной форели (по Гинзбург, 1968).

дии икры (Персов, 1953; Гинзбург, 1963в; Гинзбург и др., 1963). Концентрация спермиев, обеспечивающая максимальный процент оплодотворения, варьирует у разных видов рыб (рис. 55).

III. 3. 2. Влияние температуры на скорость и продолжительность движения спермиев

Скорость реакций, лежащих в основе механизма обмена и движения спермиев животных, находится в прямой зависимости от температурных условий. Эту особенность используют, в частности, при длительном хранении эякулятов спермы в условиях низких температур¹. Одновременно с температурой меняется характер, скорость и продолжительность движения спермиев (Rikmenspoel, 1962; Dujin, Liepor, 1966; Dujin, 1967; Branham, 1969, и др.).

У исследованных морских животных кривая зависимости интенсивности движения хвостов у спермиев от температуры сходна с соответствующими кривыми, полученными для других групп организмов. Это доказывает общность реакций, которые лежат в основе механизма движения спермиев животных. Однако реакция спермиев морских пойкилотермных животных на изменение температуры окружающей среды имеет свои особенности. Как показали исследования прохождения волн сокращения вдоль хвостовой нити у спермиев морских ежей и некоторых других морских организмов (Holwill, 1969), нарушение линейной зависимости частоты биения жгутиков наблюдается у них при более низкой температуре, чем у реснитчатого эпителия и хвостовых нитей спермиев гомойотермных животных (Holwill, Silvester, 1967). Нарушение нормального хода кривой связано, видимо, с денатурацией энзима, который участвует в реакции, поставляющей энергию для процесса изгибания хвостовых нитей.

Сведения о влиянии температурных условий окружающей среды на скорость движения спермиев рыб довольно ограничены (табл. 8). Используя метод кино съемки суспензии, В. Шленк и Х. Каман (Schlenk, Kahmann, 1937) получили

¹ Сведения о хранении спермиев рыб можно найти в работах, выполненных на осетровых (Шмидтов, 1936; Персов, 1947а), сельдевых (Blaxter, 1955), лососевых (Лебединцев, Недошивин, 1912; Scheuring, 1928; Smith, Quistorff, 1943; Buther, 1944; Rücker, 1949; Борисов, Крыжановский, 1955; Withler, Humphreys, 1967; Hoyle, Ilder, 1968; Truscott et al., 1968; Withler, Morley, 1968; Graybill, Horton, 1969; А. Турдаков, 1969б), щуковых (Lindroth, 1946), карповых (Евтюхин, 1933; Мусселиус, 1951; Sneed, Clemens, 1956; Bogatu, 1961; Habecovic, Fijan, 1962; Попова, 1968; А. Турдаков, 1969б), тресковых (Mounib et al., 1968) и окуневых (Евтюхин, 1933), а также в соответствующих обзорах (Гинзбург, 1968; А. Турдаков, 1969б).

кривые изменения скорости движения спермиев ручьевой форели *Salmo trutta m. fario* в зависимости от времени пребывания их в пресной воде при температурах 2,25°, 6°, 9°, 12,5° и 16°. Экспоненциальная форма кривых падения скорости движений спермиев свидетельствует, по мнению авторов, что в основе механизма движения спермиев лежат процессы, подчиняющиеся закономерностям течения «простых мономолекулярных обратимых реакций». Применявшаяся методика измерения скорости не позволила определить характер движения спермиев в первые секунды контакта их с водой, время достижения ими максимальной скорости и величину последней.

Это удалось сделать при помощи фотографирования суспензии спермиев в темном поле микроскопа на высокочувствительную киноплёнку. Скорость движения спермиев определялась по длине следов, оставляемых на плёнке светящимися головками (А. Турдаков, 1971б, в). Было показано, что время от момента контакта спермиев с водой до достижения ими максимальной скорости сокращается с повышением температуры суспензии. Соответственно растёт средняя величина положительного ускорения и максимальной скорости движения. Среди исследованных трех видов костистых рыб наиболее высоким положительным ускорением обладают спермии османа *Diptychus dybowskii* (26,5 мк/сек² при 5,5°; 50,3 — при 10,5°; 61,2 — при 15,5° и 80 мк/сек² при 20,0°). Спермии иссykkульской форели *Salmo ischchan issykkogegarkuni* набирают скорость несколько дольше, но при одинаковых условиях движутся с максимальной скоростью, близкой к скорости движения спермиев османа. Для спермиев чебачка *Leuciscus bergi* характерен длительный период движения с положительным ускорением и невысокая скорость (см. рис. 44, табл. 8).

Изменение максимальной скорости движения спермиев у исследованных видов с увеличением температуры в определенной области температур носит характер логарифмической зависимости (рис. 56). Аналогична и зависимость изменения скорости от времени пребывания спермиев в суспензии в период движения их с отрицательным ускорением (А. Турдаков, 1971в). С возрастанием температуры увеличивается угол наклона прямых на графике (см. рис. 57), что свидетельствует об интенсификации процесса падения скорости.

Для спермиев иссykkульской форели удалось установить и температурную границу (20—25°), за пределами которой линейная зависимость изменения максимальной скорости движения от температуры нарушается (рис. 56). Эти данные близки к результатам опытов со спермиями морских ежей и

Зависимость продолжительности, скорости движения и оплодотворяющей способности спермиев в пресной воде от температуры

Семейство	Вид	Русское название	Температура, °C	Продолжительность движения, сек		Максимальная скорость, мк/сек	Верхняя температурная граница активации, °C	Время сохранения оплодотворяющей способности, сек	Автор
				поступательного	общая				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Salmonidae</i>	<i>Salmo salar</i>	Лосось	5	85					Lindroth, 1947*
			23	27					
			2,25	56					
					6	50			
					9	40			
	16	30							
	<i>Salmo trutta m. fario</i>	Ручьевая форель	2,25	56					Schlenk, Kahmann, 1937
			6	50					
			9	40					
	<i>Salmo trutta m. lacustris</i>	Озерная форель	3	63	203			40—60	Гинзбург, 1963а, б, 1968
			9	40	125				
			10—12,5					30	
<i>Salmo ischchan issykogegarkuni</i>	Иссык-кульская форель	0,3	68,4 ± 0,8	119,5 ± 3,92	109,4 ± 0,92			А. Турдаков, 1971в	
		5	62,14 ± 0,47	92,6 ± 2,88	125 ± 0,82				
		10	45,0 ± 0,85	57,1 ± 1,63	146,5 ± 1,07				
		15	32,4 ± 0,59	37,4 ± 1,36	200 ± 1,13				
		20	28,25 ± 0,79	28,25 ± 0,79	210,1 ± 1,20				
		25	19,8 ± 0,65	19,8 ± 0,65	180,2 ± 1,22				
30	13,0 ± 0,26	13,0 ± 0,26							

* Цифровые данные из этой работы взяты с графиков.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	<i>Salmo irideus</i>	Радужная форель	1—2 5 10 15 20 25 30 35 40 45 53		29,2 27,55 21,99 19 18,55 17,44 15,94 14,11 13,10 11,38 2,5		~55		Hamor, 1966
Salmonidae	<i>Salmo- mus obtu- sirostris oxyrhy- chus</i>		4 6 8 10 15 20 25 30 35 40	58 43 48 43 37 26 30 25 26 0	112 65 78 69 110 39 43 35 36 26		~45		Vukovic, Kosoric, 1968
Esocidae	<i>Esox lu- cius</i>	Щука	3,5 5 15 8,5 13,5	150 120 60				120 75	Lindroth, 1946
Cyprinidae	<i>Cyprinus carpio</i>	Карп	5 10	97—100 96—150	114—130 135—180		>60		Dyk, Lucký, 1956

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10				
<i>Cyprinidae</i>	<i>Cyprinus carpio</i>	Карп	15	73—87	88—112				Dyk, Lucký, 1956				
			20	70—84	87—119								
			25	62—81	83—106								
			30	62—72	76—97								
			35	49—58	75—81								
			40	50—58	60—74								
			45	34—47	42—55								
			50	32—46	38—51								
			55	36—45	43—60								
			60	20—32	25—37								
	<i>Rutilus rubilio</i>	Плотва	3	77	111,5			60	Kosoric, Vukovic, 1966				
			5	64,5	139,5								
			10	66	145,5								
			15	52,5	97								
			20	54,5	105,5								
			25	47,5	76								
			30	43,5	89,5								
			35	46,0	93								
			40	37,0	67,5								
			45	35,0	64								
			50	43,0	92								
			55	0	35								
			<i>Barbus meridionalis petenyi</i>	Усач	3	65	131					60	Kosoric, Vukovic, 1968
					5	65	146						
					10	76	174						
	13	58			104								
	20	59			167								
	25	60			100								
	30	39			83								

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Cyprinidae	<i>Barbus meridionalis petenji</i>	Усач	35	36		82			Kosoric, Vučovic, 1968	
			40	33		68				
			45	24		55				
			50	0		50				
			55			36				
	<i>Leuciscus bergi</i>	Чебачок	5	220,1±1,6			35,0±0,4	35,3	230	А. Турдаков, 1971в, и неопубл. данные
			10	144,8±1,2			38,2±0,4		180	
			15	105,0±1,2			46,5±0,5		110	
			20	62,8±0,9			50,1±0,5		70	
			25	48,1±1,0			53,5±0,5		25	
			30	30,0±0,7			54,9±0,6		20	
	<i>Diptychus dybowskii</i>	Осман	35	9,2±0,2				>39		»
			2,5				105,5±0,9			
			5,5	100,2±1,6		170,0±2,0	132,7±0,9			
			10,5	84,9±1,2		139,9±2,0	151,0±1,0			
			15,5	56,0±1,2		80,2±1,6	183,5±1,1			
			20,0	46,1±1,0		53,3±1,3	198,9±1,2			
			25	31,8±0,9		37,0±1,0	161,0±1,1			
	<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	Красноперка	30	19,1±0,7		19,1±0,7				Lindroth, 1947
35			15,0±0,2		15,0±0,2					
7,6					128					
<i>Tinca tinca</i>	Линь	19			58				»	
		7,2		210						
<i>Abramis brama</i>	Лещ	19		90					»	
		7,2		150						
<i>Blicca bjoerkna</i>	Густера	19		75					»	
		5		97						
			21	45						

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Cyprinidae</i>	<i>Carassus auratus</i>	Карась	7,5 19	240 98					Lindroth, 1947
	<i>Stenopharyngodon idella</i>	Белый амур	17,5 29	53 15					Попова, 1968
<i>Gadidae</i>	<i>Lota lota</i>	Налим	5 9	70 50					Lindroth, 1947
<i>Percidae</i>	<i>Acerina cernua</i>	Ерш	20 5 21	18 63 28					«
	<i>Perca fluviatilis</i>	Окунь	7 11 17	59 47 38					«

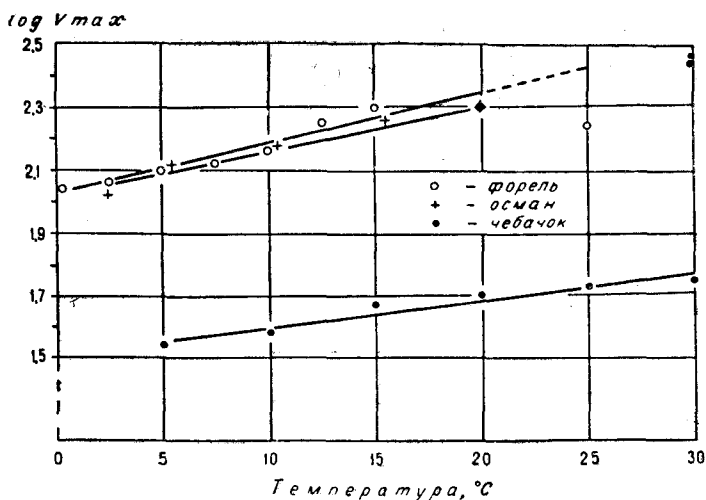


Рис. 56. Зависимость величины максимальной скорости движения спермиев форели, османа и чебачка в пресной воде от температуры (по А. Турдакову, 1971в).

некоторых других морских организмов (Holwill, Silvester, 1967; Holwill, 1969). Так, при построении полулогарифмического графика частота биения жгутиков у спермиев морского ежа *Lutechinus pictus* линейно повышается в пределах 5—21°. Выше 21° такая зависимость нарушается, что соответствует кривой изменения активности энзима и его денатурации при превышении определенной пороговой температуры.

Видовые различия в величине температурного порога, за пределами которого нарушается нормальное функционирование аппарата движения спермиев, особенно ярко выраженные при сравнении спермиев пойкилотермных и гомойотермных животных, могут быть объяснены по-разному (Holwill, 1969). Во-первых, у разных организмов возможно наличие вариаций в структуре энзима, количестве и типе связей, повреждающихся при тепловой денатурации его молекул. Во-вторых, энзим у исследованных видов животных может быть идентичен, и различия в границах температур, при которых наблюдается его денатурация, вероятно, обусловлены несходством окружающих условий (рН, концентрация ионов и др.).

Значения Q_{10} , рассчитанные по коэффициенту регрессии скорости спермиев иссыкульской форели, османа и чебачка в период движения их с отрицательным ускорением, в разных областях температур колеблются от 1,39 до 2,82, что харак-

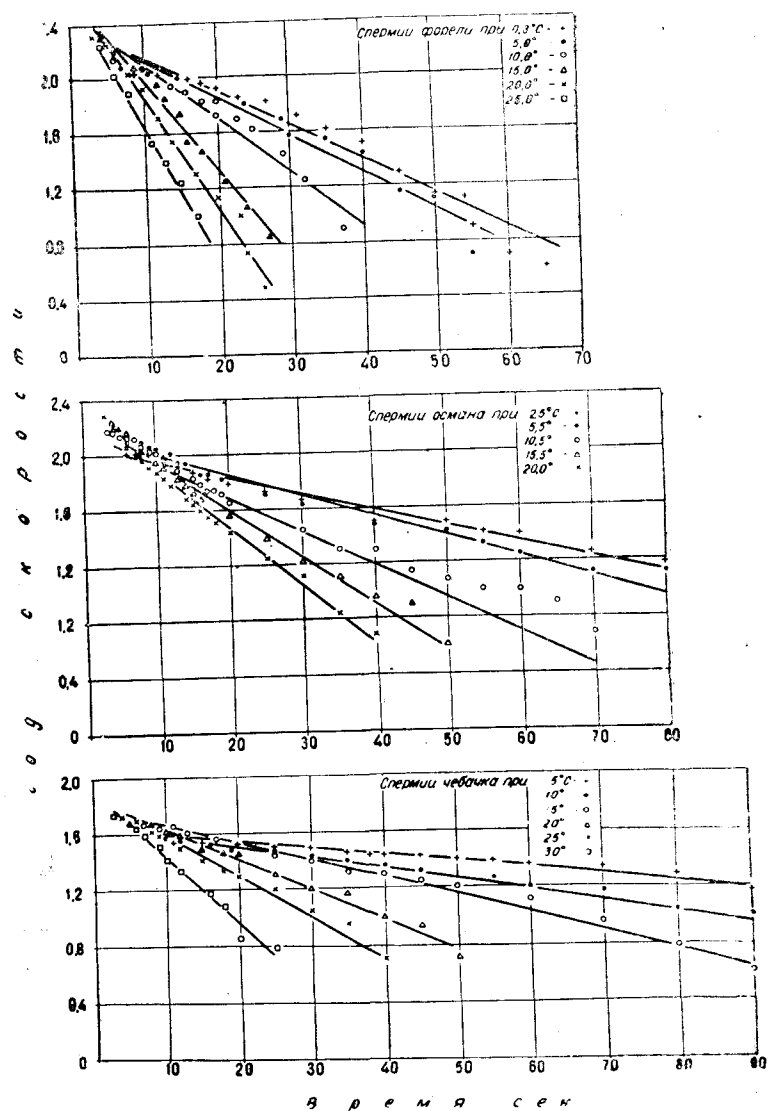


Рис. 57. Изменение скорости спермиев в пресной воде при движении их с отрицательным ускорением (по А. Турдакову, 1971в). Разведение спермы водой 1 : 250.

терно для реакций с относительно высокой чувствительностью к изменениям температурных условий (А. Турдаков, 1971в). Величина Q_{10} у спермиев форели и османа несколько возрастает с повышением температуры до 10—15° и затем вновь падает. Уменьшение величины Q_{10} за пределами области определенных оптимальных температур свидетельствует о снижении чувствительности реакции и о близости границы, за которой следует, видимо, ожидать нарушения в структурной и функциональной целостности аппарата движения спермиев. Аналогично изменяется Q_{10} у спермиев ручьевой форели (Schlenk, Kahmann, 1937). Величина коэффициента у них сначала повышается с 1,10 до 4,02 в диапазоне температур от 2,25 до 12,5°, а затем падает до 1,31 в диапазоне температур от 12,5 до 16°.

Интенсификация подвижности спермиев под влиянием повышения температуры окружающей среды приводит к ускоренному расходованию ими энергии и сокращению периода движения. Зависимость продолжительности движения спермиев от температуры изучалась на лососевых (Schlenk, Kahmann, 1937; Lindroth, 1947; Hamor, 1966; Гинзбург, 1963а, б; Vukovic, Kosoric, 1968; А. Турдаков, 1971в), щуковых (Lindroth, 1946), карповых (Lindroth, 1947; Dyk, Lucký, 1956; Kosoric, Vukovic, 1966, 1968; Попова, 1968; А. Турдаков, 1971в), тресковых и окуневых рыбах (Lindroth, 1947). Результаты показали (табл. 8), что эта зависимость носит логарифмический характер (Lindroth, 1946, 1947; А. Турдаков, 1971в). Для спермиев исыккульской форели, османа и чебачка она выражается формулой $y = a + v_{y/x} \cdot x$, где y — десятичный логарифм искомой продолжительности движения данного вида спермиев, a — логарифм продолжительности движения их при 0° (константа), $v_{y/x}$ — коэффициент регрессии (константа) и x — температура суспензии. Для спермиев форели $a = 2,088$, $v_{y/x} = -0,032$; для османа $a = 2,480$, $v_{y/x} = -0,038$; для чебачка $a = 2,695$, $v_{y/x} = -0,048$. А. Линдрот приводит для щуки *Esox lucius* следующую формулу, связывающую продолжительность движения спермиев с температурой окружающей среды: $S \cdot 10^{at} = k$, где S — время движения в секундах, t — температура, $a = 0,027$ и $k = 181,5$ — константы (Lindroth, 1946).

У пойкилотермных животных (амфибий, моллюсков и др.) температурные границы активации и уровень теплоустойчивости спермиев являются определенной видовой характеристикой и, подобно теплоустойчивости соматических клеток и клеточных белков, в известной мере скоррелированы с температурными условиями обитания, т. е. со степенью теплолюбивости вида (Свинкин, 1959, 1961; Андронников, 1963, 1964).

У исследованных рыб нижняя температурная граница активации спермиев близка к 0°C (А. Турдаков, 1971в). У иссыкульской форели спермии при низких температурах (0—5°) активируются быстрее и в большем количестве, чем у сравнительно более теплолюбивых османа и чебачка. Большинству спермиев в таких условиях первоначально свойственно круговое движение. Головки у них колеблются из стороны в сторону. Набрав максимальную скорость, спермии переходят к прямолинейному движению, интенсивность которого постепенно ослабевает. У спермиев форели и османа, как и у многих других видов, на смену поступательному приходит период колебательных движений на месте. Спермии чебачка движутся поступательно вплоть до полного прекращения сократительных движений хвостовых нитей. В результате у них выпадает период колебаний на месте. С повышением температуры суспензии у спермиев иссыкульской форели и османа из-за интенсификации процесса скручивания и разрушения хвостов период колебательных движений сокращается (рис. 58). При температуре 15—20° у форели и при 25—30° у османа разрушение хвостовых нитей спермиев происходит до прекращения поступательного движения. Активированные спермии с разрушенными хвостами проплывают последний отрезок пути по инерции и без колебательных движений (рис. 58).

Теплоустойчивость спермиев рыб хорошо согласуется с особенностями экологии исследованных видов (табл. 9). Для трех видов дальневосточных лососей (нерка *Oncorhynchus nerka*, кеты *O. keta* и кижуча *O. kisutch*) установлена тесная корреляция между теплоустойчивостью спермы и температурой воды во время преднерестовых миграций (Бушуев, 1971). Этот период характеризуется наиболее интенсивным процессом роста и созревания гонад.

Зона повреждающих температур для половых, соматических клеток (мышц, мерцательного эпителия) и их сократительных моделей у пойкилотермных животных лежит в пределах 32—48° (Андронников, 1964; Ушаков и др., 1968), что соответствует показателям, полученным для спермиев большинства исследованных видов рыб (Vukovic, Kosoric, 1968; А. Турдаков, 1971в, см. табл. 9). В некоторых работах даются более высокие значения теплоустойчивости спермиев: для радужной форели *Salmo irideus* — около 55° (Hamor, 1966), карпа *Cyprinus carpio* — более 60° (Dyk, Lucký, 1965), усача *Barbus meridionalis petenyi* — около 60° (Kosoric, Vukovic, 1968) и плотвы *Rutilus rutilus* — около 60° (Kosoric, Vukovic, 1966) (см. табл. 8). Не исключено, что указанные расхожде-

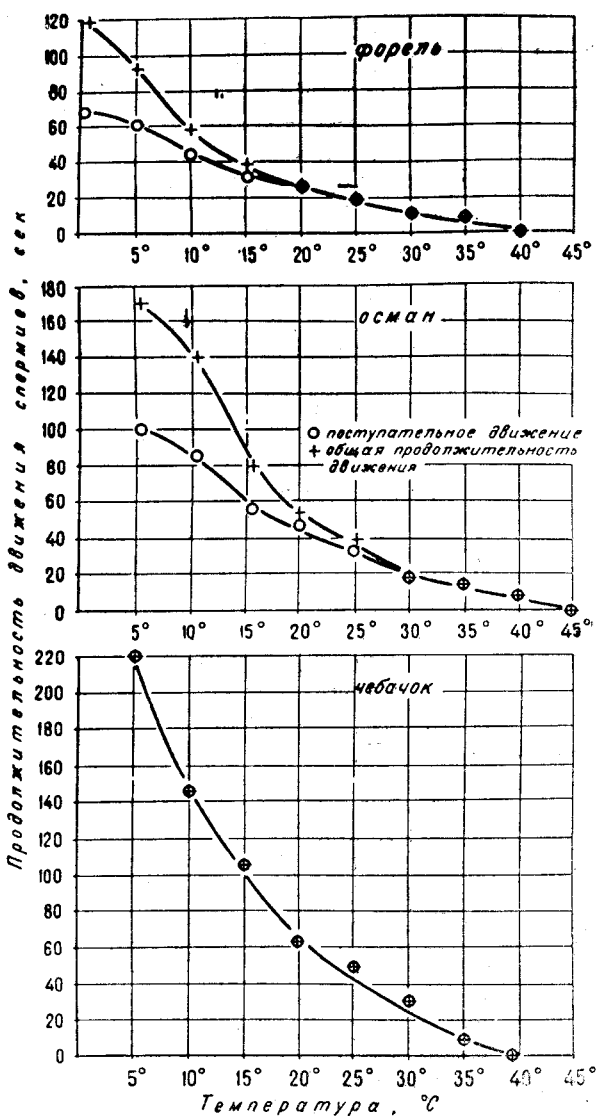


Рис. 58. Изменение продолжительности поступательного и колебательного движения спермиев в пресной воде при разной температуре (по А. Турдакову, 1971в). Разведение спермы водой 1 : 200—1 : 400.

Теплоустойчивость спермиев рыб (по А. Турдакову и Н. Аминовой, неопубликованные данные)

Вид	Русское название	Нерестовая температура, °С	Теплоустойчивость спермиев, °С	
			T ₁ *	T ₂ **
<i>Leuciscus schmidti</i>	Чебак	7,5—11,5	33,76±0,11	29,73±0,15
<i>Leuciscus bergi</i>	Чебачок	9—16,2	34,90±0,15	32,0±0,2
<i>Ditychus dybowskii</i>	Осман	8—16	40,0±0,28	38,0±0,3
<i>Lucioperca lucioperca</i>	Судак	11—16	44,2±0,2	39,2±0,5
<i>Cyprinus carpio</i>	Карп	18—20	49,0±0,25	44,2±0,3
<i>Stenopharyngodon idella</i>	Белый амур	20—22		45,5±0,2

* T₁ — температура, при которой спермии активируются в пресной воде на 5 сек.

** T₂ — температура, при которой спермии эякулята, помещенного в термостат, погибают в течение 2 мин.

ния обусловлены методическими особенностями проведения опытов.

В настоящее время накопилось много фактов, свидетельствующих о высокой подвижности реакции целых организмов, отдельных клеток и ферментов на изменение условий окружающей среды и прежде всего температурных (Ушаков, 1963; Ивлева, 1964; Глушанкова и др., 1967; Конев, Бурцева, 1970; Чичерин, 1970; Шкорбатов и др., 1970). Существенная роль в реализации сопряженных изменений уровня теплоустойчивости белков в организме принадлежит, вероятно, деятельности комплекса желез внутренней секреции (Пашкова, 1962; Кусякина, 1963). В частности, были получены данные, позволяющие думать, что наблюдаемые сезонные изменения уровня теплоустойчивости спермиев травяной лягушки *Rana temporaria* обусловлены циклическими изменениями функции эндокринной системы (Вайнман, 1966).

Удобными объектами для исследования сезонных изменений уровня теплоустойчивости половых клеток и реакции на изменение условий окружающей среды могли бы служить виды рыб с растянутым нерестовым периодом, популяции, обитающие в различных экологических условиях, а также виды, переселяемые из одного климатического пояса в другой.

III. 3. 3. Подвижность спермиев в солевых растворах

Осмотическое давление. Пределы осмотического давления, при которых спермии сохраняют подвижность и оплодотворяющую способность, у разных видов животных существенно отличаются. В целом у животных с внешним осеменением спермии обладают более высокой устойчивостью к изменениям солености окружающей среды (Bishop, 1961; Милованов, 1962), что является, как полагают, следствием приспособления к значительным колебаниям внешних условий при осеменении.

Подвижность и оплодотворяющая способность спермиев рыб широко варьирует с изменением концентрации солевых растворов, применяемых для приготовления суспензии. При этом наиболее продолжительный период активности наблюдается обычно при давлении, значительно отличающемся от давления среды, в которой происходит нерест данного вида (Ellis, Jones, 1939; Weisel, 1948; Танасийчук, Воноков, 1955, 1956; Горелов, 1966; Карпевич, 1966). В первую очередь это относится к рыбам, нерестящимся в пресной воде, спермии которых, как было показано выше, в естественной среде сохраняют подвижность лишь несколько десятков секунд.

Наиболее благоприятной для движения спермиев осетра *Acipenser güldenstädti* из р. Куры является вода соленостью 2‰ (Драбкина, 1961, 1962). В такой среде они движутся дольше, чем в пресной воде, и обладают высокой оплодотворяющей способностью. Растворы соленостью 4 и 6‰ (в опытах использовали разбавленную воду из Каспийского моря) снижают подвижность и оплодотворяющую способность половых клеток, а при солености 8‰ спермии осетра полностью инактивируются.

Помещение спермиев волжской сельди *Caspialosa volgensis* в растворы Рингера, Локка и в физиологический раствор показало, что половые клетки ее активируются в интервале осмотического давления от десятых долей до 10 атм (Строганов, 1938).

У лосося *Salmo salar* наиболее продолжительное движение спермиев наблюдается в 20%-ном растворе морской воды соленостью около 7‰ и в растворе сахарозы, соответствующем по осмотическому давлению 25%-ному раствору морской воды. Предельная соленость раствора морской воды, вызывающая слабую активацию спермиев лосося, равна 14‰ (Ellis, Jones, 1939).

У другого представителя лососевых — исыккульской форели *Salmo ischchan issykogegarkuni* период активности спер-

миев достигает наибольшей величины в растворе Рингера соленостью 7‰ (А. Турдаков, 1970а). Общая продолжительность движения спермиев (поступательное движение + колебания на месте) в такой среде в 13,7 раза больше, чем в пресной воде. Увеличение продолжительности подвижности спермиев происходит главным образом за счет удлинения периода колебательных движений (рис. 59). В растворах Рингера соленостью 3,5—10,5‰, как и в пресной воде, основной запас энергии половые клетки расходуют в течение сравнительно короткого времени. Разница заключается в том, что в растворах остаток энергетических ресурсов, которых хватает только на колебательные движения на месте, расходуется спермиями медленнее, чем в воде. Предельная концентрация раствора, приводящая половые клетки форели в движение, — 28‰.

Большое количество опытов проведено с карповыми рыбами, нерестящимися в пресной воде, солоноватоводных водоемах, а также в опресненных участках морей (Ивлев, 1940; Танасийчук, Воноков, 1956; Беляев, 1957; Гостеева, 1957; А. Турдаков, 1962; Nabekovic, Fijan, 1962; Дорошев, Горелов, 1964;

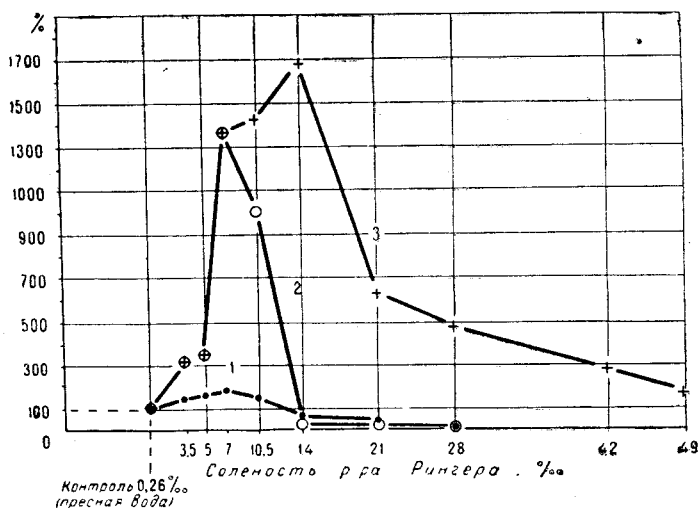


Рис. 59. Продолжительность поступательного движения — 1, общая продолжительность движения — 2 и время сохранения спермиями исыккульской форели способности к реактивации — 3 в растворах Рингера разной концентрации (по А. Турдакову, 1970а). $t^{\circ}=5,5^{\circ}$, разбавление спермы раствором 1 : 500—1 : 700.

Рыкова, 1964; Горелов, 1965, 1966; Карпевич, 1966; Kosoric, Vukovic, 1966).

Оптimum солёности для движения спермиев в растворах NaCl у плотвы *Rutilus rubilio* равен 6—7‰ (Kosoric, Vukovic, 1966), а у сазана *Cyprinus carpio* — 5—6‰ (Habekovic, Fijan, 1962). Предельная концентрация раствора, при которой спермии активируются к движению, для обоих видов несколько превышает 10‰.

У спермиев воibly *Rutilus rutilus caspicus* и леща *Abramis brama* северного Каспия продолжительность поступательного и колебательного движения достигает наибольшей величины при солёности 5‰. Предельная концентрация солей, при которой происходит активация спермиев, равна 13‰ (Танасийчук, Воноков, 1956). В таких условиях икра все еще сохраняет способность оплодотворяться. Сходные цифры приводятся для аральского леща, нерестящегося в опресненных участках моря (Дорошев, 1964). Максимум продолжительность движения спермиев леща достигает в разбавленной аральской воде при 6—8‰ и в азовской — при 4—6‰. Предельная солёность азовской и аральской воды, при которой происходит активация спермиев, равна 14‰. Оплодотворение икры возможно в воде солёностью до 12‰.

Для спермиев популяций аральского леща, сазана, шемаи *Chalcalburnus chalcoides aralensis*, нерестящихся в опресненных участках моря, и реофильных видов — белого амура *Stenopharyngodon idella* и голавля *Leuciscus cephalus* оптимальная концентрация разбавленной аральской и черноморской воды равна в среднем 4,5—6,0‰ ($\Delta = -0,3 - 0,4^\circ\text{C}$). Солёность 9‰ черноморской и 11—12‰ аральской воды является, как полагают (Горелов, 1965, 1966), летальной для спермиев исследованных видов рыб ($\Delta = -0,7^\circ$).

Сравнительное изучение популяций сазана и шемаи из бассейнов Аральского и Азовского морей показало, что солеустойчивость спермиев у аральских популяций выше, чем у азовских (Дорошев, Горелов, 1964). Эти различия объясняются, видимо, более высоким внутриклеточным осмотическим давлением спермиев аральских сазана и шемаи, у которых сперматогенез в отличие от азовских видов протекает целиком в морской воде. Такое предположение подтверждается хорошо известными фактами изменений внутриклеточной осмотической концентрации у рыб при переходе их из пресной воды в солёную (Liu, 1969; Rae, 1969, и др.). Однако определение уровня осмотического давления внутренней среды спермиев, проведенное в растворах концентрацией от 2 до 20‰ методом измерения диаметра головок не обнаружило достоверных раз-

личий между двумя исследованными расами шемаи. Осмотическое давление внутренней среды спермиев азовской шемаи соответствует раствору с депрессией $-0,46^\circ$, а аральской шемаи $-0,48^\circ$ (Дорошев, 1967а).

Уровень солеустойчивости спермиев может существенно варьировать у рыб, обитающих в сходных условиях. Это, вероятно, обусловлено неодинаковой проницаемостью поверхностных структур спермиев для воды и солей у различных видов рыб. Значительные отклонения в реакции спермиев на изменение осмотического давления окружающей среды имеют место у османа *Diptychus dybowskii*, маринки *Schizothorax issykkuli* и чебачка *Leuciscus bergi*, живущих и размножающихся в солоноватой (5,8%) воде оз. Иссык-Куль (А. Турдаков, 1962). Для этих видов карповых была определена не только подвижность в растворах разной концентрации, но и «продолжительность жизни», т. е. способность неподвижных в гипертонических растворах спермиев реактивироваться при добавлении к суспензии дистиллированной воды¹.

У чебачка по сравнению с маринкой и османом спермии способны активироваться в гораздо более широких пределах колебаний осмотического давления. Предельная концентрация, при которой спермии приходят в непродолжительное движение, у чебачка в растворах Рингера равна 28%, а в искусственной морской воде — 11,7%; у маринки в растворах Рингера она составляет 9,5%, а у османа в искусственной морской воде — 7,8%. У чебачка по сравнению с османом и маринкой спермии более стойко переносят высокое осмотическое давление и утрачивают способность реактивироваться при более высоких концентрациях солей. Спермии османа гибнут мгновенно в морской воде соленостью 35%, при концентрации 23% гибнут через несколько минут. У чебачка же они сохраняют способность реактивироваться в этих растворах продолжительное время: при солености 35,0% — несколько минут; при 23% — более 2 ч. Раствор Рингера является губительным для спермиев маринки при концентрации, близкой к 28%, а

¹ В гипотонических солевых растворах продолжительность жизни спермиев равна общей продолжительности движения, так как остановившиеся спермии не способны реактивироваться в этих средах; в гипертонических растворах она соответствует времени, в течение которого спермии сохраняют способность реактивироваться. Условность термина «продолжительность жизни» в том, что остановившиеся и неспособные к реактивации спермии — это не всегда мертвые клетки. При известных условиях они могут пополнять энергетические ресурсы и вновь приобретать способность к движению (Schlenk, Kahmann, 1938; Гинзбург, 1963а, б).

спермии чебачка в этом же растворе сохраняют способность к реактивации около 55 мин.

Таким образом, область солености окружающей среды (без учета химического состава растворов), в которой спермии пресноводных и солоноватоводных видов рыб обладают наиболее продолжительным периодом движения, лежит в пределах 4—8‰ (табл. 10). Исключение представляют спермии осетра, для которых оптимальной является соленость 2‰.

Предельная концентрация, при которой спермии активируются к движению у большинства исследованных видов рыб находится в пределах 8—15‰ (табл. 10). Граница предельной солености для спермиев чебачка и исыккульской форели отодвинута в область 28‰. Причина расхождения между данными для спермиев исыккульской форели и результатами опытов со спермиями других лососевых рыб кроется, видимо, в различиях методики исследования. Например, активация спермиев форели изучалась методом, позволяющим регистрировать реакцию их хвостов в момент контакта половых клеток с раствором (А. Турдаков, 1970а). Обычно на размешивание спермы в капле раствора и наведение микроскопа на резкость затрачивается 2—5 сек. Именно на такой срок активируются спермии исыккульской форели в 21 и 28‰-ных растворах Рингера. С помощью обычных способов наблюдения уловить подвижность спермиев в этих растворах не удается.

Сравнительно немногочисленные данные по морским рыбам (Галкина, 1957; Weisel, 1948; Yamamoto, 1951) свидетельствуют о том, что в реакции их спермиев на изменение осмотического давления среды по сравнению с пресноводными видами имеются существенные отличия (табл. 10).

У морского бычка-гиллихтиса *Gillichthys mirabilis* спермии активируются в чрезвычайно широких пределах колебаний концентрации морской воды: от 17 до 200‰ (Weisel, 1948), т. е. от 6 до 68‰ солености. В растворах морской воды, концентрация которых находится за пределами указанного диапазона, спермии гиллихтиса остаются неподвижными. Наиболее продолжительный период (около 40 ч при температуре 23—26°) активности наблюдается в 25%-ном растворе морской воды (соленость 8,5‰, величина депрессии —0,48°). С понижением температуры до 2—4° спермии в таком растворе живут до двух недель.

В растворах сахарозы и глюкозы оптимум для движения спермиев достигается при более высоких концентрациях, соответствующих осмотическому давлению 50%-ной морской воды (соленость 17‰, величина депрессии —0,96°).

Спермии камбалы *Limanda schrenki* хорошо активируются

ся в морской воде и в искусственных солевых растворах концентрацией от 15 до 35‰, но остаются неподвижными в растворах соленостью 4‰ и ниже (Yamamoto, 1951).

У спермиев дальневосточной сельди *Clupea harengus patlasi* отмечается снижение активности поступательного и колебательного движения при уменьшении солености морской воды с 33 до 4—16‰ и чрезвычайно слабая активация к колебательному движению в пресной воде (Галкина, 1957).

Таким образом, реакция спермиев морских видов рыб на изменение осмотического давления окружающей среды отличается от реакции спермиев пресноводных рыб. Первые не способны активироваться в гипотонических растворах соленостью ниже 4—6‰ и обладают более высокой стойкостью к повышению солености среды. Наиболее благоприятной средой для движения спермиев обеих групп рыб являются солевые растворы, осмотическое давление которых заметно ниже осмотического давления их внутренней среды (табл. 11).

Вместе с тем, опыты, проведенные на чебачке, османе и иссыкульской форели (А. Турдаков, 1962, 1970а), показали, что значение оптимальной солености для движения спермиев не совпадает с величиной оптимальной солености для переживания половых клеток (сохранения способности реактивироваться). Второй оптимум по отношению к первому сдвинут у чебачки и османа на 2—3‰, а у форели на 7‰ в область большей солености и соответствует, по-видимому, растворам изотоничным или близким по осмотическому давлению внутренней среды организма рыб.

Известную роль в увеличении продолжительности движения спермиев рыб в определенной области осмотического давления солевых растворов играет, вероятно, снижение энергетических затрат половыми клетками на осмотическую работу (А. Турдаков, 1962). Существенное значение имеет протективное действие этих растворов на спермии (Гинзбург, 1968). В таких средах разрушение хвостов и головок у спермиев происходит значительно медленнее, чем в пресной воде (А. Турдаков, 1970а). Сохранение структурной целостности аппарата движения позволяет утратившим подвижность и оплодотворяющую способность спермиям при определенных условиях постепенно восстанавливать энергетические запасы и приобретать способность к повторной активации и оплодотворению икринок (Гинзбург, 1963а, б, 1968) (рис. 60).

Продолжительность движения и времени переживания спермиев в гипертонических растворах сокращается, видимо, в результате снижения протективных свойств среды, обезвоживания спермиев и повреждения их двигательного аппарата.

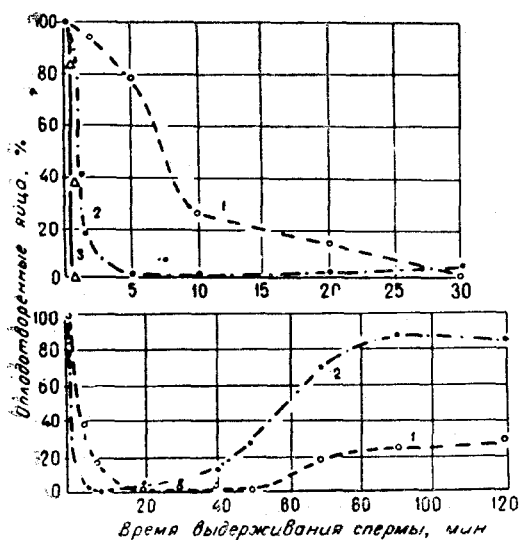


Рис. 60. Изменение оплодотворяющей способности спермиев озерной форели при выдерживании ее в смеси с полостной жидкостью — 1, с раствором Рингера — 2 и с водой — 3 (по Гинзбург, 1963а).

Наблюдения за спермиями иссыкульской форели, османа и чебачка, помещенными в гипертонические растворы (А. Турдаков, 1970а, и неопубликованные данные), показывают, что половые клетки, утратившие способность двигаться и реактивироваться, в отличие от спермиев, находящихся в гипотонических растворах, внешне могут не проявлять признаков значительных нарушений структурной целостности хвостов и головок.

В растворах неэлектролитов (глюкозы и сахарозы) по сравнению с растворами электролитов оптимум для движения спермиев несколько сдвинут в область с меньшим значением величины депрессии и соответственно более высокой солёности (табл. 11). Это можно объяснить меньшей проницаемостью оболочки спермиев для глюкозы и сахарозы (Weisel, 1948).

Зависимость подвижности спермиев от величины осмотического давления в растворах электролитов и неэлектролитов (Ellis, Jones, 1939; Горелов, 1966; Дорошев, 1967а) носит в целом сходный характер и позволяет заключить, что осмоти-

ческий фактор является одним из ведущих в определении продолжительности движения и характера активации спермиев рыб. При этом, как полагают (Горелов, 1966), активность спермиев связана не столько с соленостью среды (весовым содержанием солей в 1 л воды), сколько с величиной ее депрессии (понижением точки замерзания — Δ°), зависящей от общего количества присутствующих в растворе ионов.

Наконец, большое количество данных свидетельствует о значительной роли химического состава раствора (соотношения в нем солей) в определении характера подвижности спермиев (Турдаков, 1962; Дорошев, 1964; Дорошев, Горелов, 1964).

Ионный состав среды. Реакция спермиев рыб на присутствие в суспензии тех или иных ионов специфична. Работы, проводимые в этом направлении, связаны в основном с определением степени повреждающего либо протективного действия растворов отдельных солей на мужские половые клетки, а также с изучением характера антагонизма ионов в растворах разной степени сложности (Scheuring, 1924; Gaschott, 1925; Строганов, 1938; А. Турдаков, 1962, 1970б; Дорошев, 1967б).

Л. Шейринг (Scheuring, 1924), исследовавший продолжительность подвижности, характер активации и интенсивность агглютинации спермиев радужной форели *Salmo irideus* в растворах солей натрия, приводит следующий ряд анионов, которые располагаются в порядке уменьшения протективного действия их на спермии: HPO_4 , $\text{CO}_3 > \text{S}_2\text{O}_3 > > \text{SO}_4 > \text{NO}_3$, $\text{Br} > \text{Cl} = \text{тартрат}$, $(\text{CN}) > > \text{SO}_3$, $\text{ClO}_3 > \text{F}$, $(\text{CO}_2)_2 > \text{ацетат} > \text{J}$.

В первую группу ряда (HPO_4 , CO_3) входят соли, растворы которых имеют щелочную реакцию. Продолжительность периода подвижности спермиев в них по сравнению с пресной водой значительно возрастает и не сопровождается агглютинацией. Анион S_2O_3 действует сходно с анионами первой группы, однако в его присутствии наблюдается агглютинация спермиев. Анионы второй группы (SO_4 , NO_3 , Br , Cl , тартрат и CN) несколько увеличивают активность и продолжительность движения спермиев, но одновременно вызывают их агглютинацию. В растворах с анионами третьей группы (SO_3 , ClO_3 , F , $(\text{CO}_2)_2$, ацетат и J) продолжительность движения спермиев резко сокращается и сильная агглютинация приводит к быстрому разрушению спермиев.

О. Гашот (Gaschott, 1925) уточнил положение анионов в ряду солей натрия, исследовав более широкий круг их концентраций. Составленный им ряд анионов имеет следующий

Реакция спермиев рыб на изменение осмотического давления окружающей среды

Семейство	Вид	Русское название	Соленость, ‰		Среда	Автор
			оптимальная для движения спермиев	предельная для активации спермиев		
1	2	3	4	5	6	7
<i>Рыбы, нерестающие в пресной воде</i>						
<i>Acipenseridae</i>	<i>Acipenser guldenstädti</i>	Русский осетр	2	8	Разбавленная вода из Каспийского моря	Драбкина, 1961, 1962
<i>Salmonidae</i>	<i>Salmo salar</i>	Лосось	7	14	Разбавленная морская вода	Ellis, Jones, 1939
	<i>Salmo ischchan issykogegarkuni</i>	Иссыккульская форель	8,5		Раствор сахарозы	»
	<i>Salmo irideus</i>	Радужная форель	7	28	Раствор Рингера	А. Турдаков, 1970а
<i>Esocidae</i>	<i>Esox lucius</i>	Щука	6	12	Физиологический раствор	Gaschott, 1925
			4—7	15—20	Разбавленная морская вода	Lindroth, 1946
<i>Cyprinidae</i>	<i>Rutilus rutilus caspicus</i>	Вобла	5	13	Разбавленная вода из Каспийского моря	Танасийчук, Вонюков, 1956
	<i>Rutilus rubilio</i>	Плотва	6—7	10	Физиологический раствор	Kosoric, Vukovic, 1966
	<i>Leuciscus cephalus</i>	Голавль	4,5—6,0	9	Разбавленная вода из Черного моря	Горелов, 1966
	<i>Ctenopharyngodon idella</i>	Белый амур	4,5—6,0	11—12	Разбавленная вода из Аральского моря	»

1	2	3	4	5	6	7
<i>Cyprinidae</i>	<i>Ctenopharyngodon idella</i>	Белый амур	6,3	7,6	Разбавленная вода из Черного моря	Каревич, 1966
	<i>Cyprinus carpio</i>	Сазан	5—6	10	Физиологический раствор	Habekovic, Fijan, 1962
<i>Percidae</i>	<i>Lucioperca lucioperca</i>	Судак	5	10	Разбавленная вода из Каспийского моря	Танасийчук, Воноков, 1955
<i>Рыбы, нерестящиеся в солоноватой воде</i>						
<i>Cyprinidae</i>	<i>Abramis brama</i>	Лещ	6—8	14	Разбавленная вода из Аральского моря	Дорошев, 1964; Горелов, 1966
			4—6	14	Разбавленная вода из Азовского моря	«
			4,5—6,0	9	Разбавленная вода из Черного моря	«
			4,5—6,0	11—12	Разбавленная вода из Аральского моря	«
	<i>Chalcalburnus chalcoides aralensis</i>	Шемая аральская	6	10,5—12	Разбавленная вода из Азовского моря	Дорошев, 1964, 1966; Дорошев, Горелов, 1964
			8	16	Разбавленная вода из Аральского моря	»
	<i>Chalcalburnus chalcoides schischkovi</i>	Шемая азово-черноморская	4,5	9	Разбавленная вода из Азовского моря	»
			5,5	11,5	Разбавленная вода из Аральского моря	«
	<i>Cyprinus carpio</i>	Сазан (из Аральского моря)	4,5—6,0	9	Разбавленная вода из Черного моря	Горелов, 1966

1	2	3	4	5	6	7
<i>Cyprinidae</i>	<i>Cyprinus carpio</i>	Сазан (из Аральского моря)	4,5—6,0	11—12	Разбавленная вода из Аральского моря	Горелов, 1966
	<i>Cyprinus carpio</i>	Сазан (из Азово-черноморского бассейна)	4,0	—	Разбавленная вода из Азовского моря	Дорошев, 1964; Дорошев, Горелов, 1964
			7,5	12,5	Разбавленная вода из Аральского моря	»
	<i>Leuciscus bergi</i>	Чебачок	7,0—9,5	28	Раствор Рингера	А. Турдаков, 1962
			5,8	11,7	Раствор искусственной морской воды	
<i>Diptychus dybowskii</i>	Осман	5,8	7,8	То же	»	
<i>Schizothorax issykkuli</i>	Маринка	4,7	9,5	Раствор Рингера	»	
<i>Рыбы, нерестящиеся в соленой воде</i>						
<i>Gobiidae</i>	<i>Gillichthys mirabilis</i>	Гиллихтис	8,5	6**; 68*	Разбавленная морская вода	Weisel, 1948
			17		Раствор глюкозы и сахарозы	
<i>Pleuronectidae</i>	<i>Limanda schrenki</i>	Камбала		5**; >35*		» Yamamoto, 1951

Примечание: * — верхняя, ** — нижняя границы активации спермиев.

Соотношение между величиной депрессии внутренней среды рыб и депрессией солевых растворов, способствующих наиболее продолжительному движению спермиев

Вид	Русское название	Величина депрессии, °C		Наименование раствора	Автор
		солевого раствора	крови		
<i>Abramis brama</i>	Лещ	-0,3—0,4	-0,42—0,60*	Разбавленная вода из Аральского и Азовского морей	Горелов, 1966
<i>Chalcalburnus chalcoides aralensis</i>	Аральская щемая				
<i>Cyprinus carpio</i>	Сазан				
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	Белый амур				
<i>Leuciscus cephalus</i>	Голавль				
<i>Abramis brama</i>	Лещ	-0,2—0,3	-0,42—0,60*	То же	Дорошев, 1967а
<i>Chalcalburnus chalcoides aralensis</i>	Аральская щемая				
<i>Chalcalburnus chalcoides schischkovi</i>	Азово-черноморская щемая				
<i>Cyprinus carpio</i>	Сазан				
<i>Salmo salar</i>	Лосось	-0,38	-0,60	Разбавленная морская вода	Ellis, Jones, 1939; Weisel, 1948
		-0,48	-0,60	Сахароза	1948
<i>Gillichthys mirabilis</i>	Гиллихтис	-0,48	-0,84	Разбавленная морская вода	Weisel, 1948
		-0,96	-0,84	Глюкоза, сахароза	» »

* Колебания величины депрессии (Δ°) крови пресноводных рыб приведены по Н. С. Строганову (1962, стр. 69),

вид: $\text{HPO}_4\text{—SO}_4 > \text{Br—CO}_3 > \text{PO}_4 > \text{S}_2\text{O}_3 > \text{NO}_3\text{—Cl} > > \text{CN} > > \text{C}_2\text{O}_4\text{—ClO}_2 > \text{J—F}$.

Оба приведенные ряда значительно отличаются от аналогичных рядов, полученных для спермиев травяной *Rana temporaria* и прудовой *Rana esculenta* лягушек (Gellhorn, 1920), а также для реснитчатого эпителия моллюска *Mytilus edulis* (Lillie, 1906). Это, по-видимому, объясняется (Scheuring, 1924) тем, что анионы слабее влияют на спермии, чем катионы, соответствующие ряды которых у разных видов животных обнаруживают сравнительно большее сходство. Это предположение согласуется с общепринятым в настоящее время мнением о доминирующей роли катионов в различных биологических реакциях, что позволяет говорить об известном сходстве основных закономерностей взаимодействия катионов и анионов в неорганических и органических системах (Рубинштейн, 1947, стр. 175).

Ряд катионов, построенный по результатам анализа действия на спермии радужной форели солей щелочноземельных металлов, имеет следующий вид: $\text{Mg} > \text{Ca} > > \text{Sr} > \text{Ba}$ (Scheuring, 1924).

По характеру действия на спермии радужной форели N/10 растворов сульфатов и хлоридов катионы располагаются в ряд $\text{Na} > > > \text{Li} > > \text{Cs} > \text{NH}_4 > > > \text{K}$ (Scheuring, 1924; Gaschott, 1925), который несколько отличается от рядов, приводимых для спермиев травяной ($\text{Li} \cong \text{Cs} > \text{Na} > > > \text{NH}_4 > \text{K} \cong \text{Rb}$), прудовой лягушки ($\text{Li} \cong \text{Cs} > \text{K} \cong \text{Rb} > > \text{Na} > \text{NH}_4$) (Gellhorn, 1920, 1922) и крысы ($\text{K} \cong \text{Na} > \text{NH}_4, \text{Li}$) (Hirokawa, 1909). Вместе с тем порядок катионов в нем полностью совпадает с рядами, полученными при анализе действия растворов солей щелочноземельных металлов на миофибриллы, протоплазму, нервные волокна и пигментные клетки. Так, катионы по активизирующему действию их на сократимость мускульных волокон, обработанных раствором тростникового сахара, располагаются в следующем порядке: $\text{Na} > \text{Li} > \text{Cs} > \text{NH}_4 > \text{Rb} > \text{K}$ (Abderhalden, 1931). Такой же ряд был получен и для реакции сокращения пигментных клеток в солевых растворах у фундулюса *Fundulus heteroclitus*: $\text{Na} > \text{Li} > \text{Cs} > \text{NH}_4 > \text{Rb}, \text{K}$ (Spaeth, 1913).

Общий ряд катионов, по Шейрингу (Scheuring, 1924), для спермиев радужной форели имеет следующий вид: $\text{Na} > > > \text{Li}, \text{Mg}, \text{Ca}, \text{Mn} > \text{Sr} > \text{Ba} > \text{Cs} > \text{NH}_4 > > > \text{K} > \text{Cu}, \text{Al}$. Место в нем некоторых элементов может меняться в зависимости от того, какие критерии взяты в основу определения степени повреждающего действия растворов солей на спермии.

Аналогичным образом располагаются соответствующие

катионы в ряду, полученном в опытах со спермиями волжской сельди *Caspialosa volgensis*, помещенными в растворы сульфитов: $\text{Na} > \text{Ca} > \text{K}$ (Строганов, 1938). Несколько иное размещение катионов получено в опытах, поставленных с целью изучить действие растворов хлоридов на спермии двух видов карповых рыб — чебачка *Leuciscus bergi* и османа *Diptychus dybowskii*: $\text{Na} \gg \text{K} > \text{Mg} > \text{Ca}$ (А. Турдаков, 1970б). Полученный ряд отличается от приводимых для спермиев других видов рыб местоположением K^+ . На спермии волжской сельди и радужной форели присутствие в суспензии этого элемента сказывается очень неблагоприятно, K^+ в соответствующих рядах стоит на последнем месте относительно Na^+ , Mg^{++} и Ca^{++} . На спермии же чебачка и османа раствор KCl оказывает хорошо выраженное протективное действие, и реакция спермиев на присутствие в суспензии K^+ мало отличается от реакции на Na^+ .

Вариации в местоположении катионов в ряду, обусловленные видовыми особенностями свойств спермиев, характерны не только для рыб. Как видно из приводимой Шейрингом (Scheuring, 1924) сводки соответствующих работ, подобные ряды у спермиев различных видов лягушек также отличаются по взаимному расположению в них катионов.

Особо следует отметить двоякое действие на биологические процессы растворов KCl . Чрезвычайно ядовитое влияние этой и некоторых других солей калия на спермии форели (Scheuring, 1924; Gaschott, 1925) и волжской сельди (Строганов, 1938) аналогично действию их на спермии травяной лягушки, а также на сокращение мускульных волокон (Hirokawa, 1909; Gellhorn, 1920; Abderhalden, Gellhorn, 1923; Höber, 1924). С другой стороны, благоприятному действию KCl на спермии чебачка и османа (А. Турдаков, 1970б) можно найти аналогию в реакции на растворы этой соли спермиев прудовой лягушки, морского ежа *Echinus miliaris*, спермиев теплокровных животных — морской свинки, крысы и быка (Hirokawa, 1909; Gellhorn, 1920; Селиванова, 1934), мерцательного эпителия моллюска *Planorbis planorbis* и глотки лягушки (Weinland, 1894), ресничек кольцеца *Arenicola sp.* (Lillie, 1902) и др.

Исследования, проведенные с целью выявить действие растворов тринадцати различных солей натрия на спермии радужной форели (Gaschott, 1925), показали, что активация спермиев начинается при относительно высоких и сходных для разных солей концентрациях: от $\text{N}/3$ (для Na_2SO_4) до $\text{N}/5$ (для $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$). В растворе NaCl движение наблюдается при концентрации $\text{N}/4$, что соответствует примерно 1,5%-ному раствору. Продолжительность поступательного движения, ко-

личество активизирующихся спермиев и интенсивность движения быстро возрастают с уменьшением концентрации растворов, достигая оптимального значения в пределах от N/8 до N/10, иногда при N/6 (для Na_2HPO_4) или N/5 (для Na_2CO_3 , Na_3PO_4). Дальнейшее уменьшение концентрации приводит к медленному падению продолжительности движения спермиев, при концентрации N/100 оно сходно с движением спермиев в пресной воде.

Границы активирующего действия, а также оптимальная для движения спермиев концентрация растворов зависят от специфических свойств присутствующих в суспензии катионов, а также от видовых особенностей спермиев (А. Турдаков, 1970б).

Существенный интерес представляет взаимодействие ионов в растворе разной степени сложности. Реакция спермиев радужной форели на N/10 растворы солей показала, что повреждающее действие лития заметно снижается в присутствии солей натрия (Scheuring, 1924). Благоприятное влияние последних начинает проявляться с соотношения растворов в смеси $\text{Li} : \text{Na} = 1 : 1$. Вместе с тем смеси $\text{Li} + \text{Na}$ в любых количественных комбинациях не образуют среду, действующую на спермии более благоприятно, чем чистые растворы солей натрия.

Аналогичный результат дает натрий в смесях с растворами солей цезия. Он заметно подавляет ядовитое действие ионов цезия, но идеального эффекта антагонизма и в этих смесях не наблюдается. Оптимальным в смесях $\text{Cs} + \text{Na}$ является соотношение 1 : 5 для хлоридов и 1 : 1 для сульфатов этих элементов.

Эффект антагонизма ионов в смесях $\text{K} + \text{Na}$ зависит от присутствующих в смеси анионов. Полное подавление ядовитого действия K^+ наблюдается при соотношении $\text{K} : \text{Na} = 1 : 9$ для сульфатов, 1 : 14 для хлоридов и 1 : 12 для карбонатов.

Щелочноземельные катионы по степени проявления антагонизма в смеси с NaCl располагаются следующим образом: $\text{Ca}, \text{Mg} > \text{Sr} > \text{Ba}$. Этот ряд полностью совпадает с аналогичным рядом катионов для спермиев травяной лягушки (Gel'hojn, 1922).

Эффект антагонизма ионов в смеси сульфата и хлорида калия с солями щелочноземельных элементов практически не выражен (Scheuring, 1924).

Особый интерес представляют исследования антагонизма ионов в смеси солей щелочноземельных металлов, так как они участвуют во многих биологических реакциях и способны замещать друг друга в процессах сокращения мышц, опло-

дотворения и поверхностной проницаемости (Delezene, 1905; Dreyer, 1925; Детлаф, Турпаева, 1957, и др.). Суммарный эффект действия смеси хлоридов щелочноземельных элементов на спермии радужной форели зависит от свойств преобладающего в ней катиона. Продолжительность движения спермиев и степень их агглютинации по сравнению с чистыми растворами заметно не изменяется.

Антагонизм между анионами различных солей натрия, судя по действию их смесей на спермии форели, выражен слабо. В большинстве смесей он лучше всего проявляется при соотношении компонентов 1 : 1 (Scheuring, 1924).

III. 3. 4. Значение реакции среды (рН)

Спермии рыб активируются в довольно широком диапазоне рН (табл. 12). В кислой среде они обычно неподвижны, быстро агглютинируют и разрушаются. Пороговая концентрация водородных ионов, при которой спермии приходят в движение, варьируют у исследованных видов рыб в пределах от 5,0 до 7,0. С повышением щелочности среды вплоть до крайних исследованных значений (рН=12—13) наблюдается увеличение активности и продолжительности подвижности половых клеток.

Реакция спермиев на изменение рН окружающей среды у рыб, нерестящихся в пресной воде, сходна с реакцией спермиев и ресничек других исследованных животных (табл. 12).

Спермии морских видов рыб, по-видимому, также способны активироваться в широких пределах изменения концентрации водородных ионов. Имеются, в частности, сведения, что продолжительность подвижности спермиев гиллихтиса *Gillichthys mirabilis* в 50%-ном растворе морской воды не претерпевает заметных изменений при колебаниях рН от 4,8 до 10,13 (Weisel, 1948).

Реакция спермиев ручьевой и радужной форелей на изменение рН в растворах солей натрия с добавлением фосфатного буфера определенным образом зависит от специфического действия присутствующих в растворе анионов (Gaschott, 1925). В частности, «нормальный уровень подвижности», соответствующий продолжительности движения в пресной воде, достигается спермиями в исследованных растворах при различных уровнях рН: в NaCl при 7—7,5, в Na₂SO₄ при 6—6,5, в NaNO₃ при 5—6,5 и т. д. Возрастание рН не только увеличивает продолжительность движения, но и усиливает благоприятное действие анионов, положительно влияющих в норме на подвижность спермиев.

Влияние реакции окружающей среды (рН)

Тип, класс, отряд	Вид	Русское название
<i>Mollusca</i> , <i>Bivalvia</i> , <i>Filibranchia</i>	<i>Mytilus edulis</i>	Мидия
<i>Echinodermata</i> , <i>Echinoidea</i> , <i>Centrechinoida</i>	<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	Морской еж
<i>Chordata</i> , <i>Pisces</i> , <i>Clupeiformes</i>	<i>Salmo irideus</i> , <i>Salmo trutta m. fario</i> <i>Salmo trutta</i> , <i>Cyprinus carpio</i>	Радужная и ручьевая форели Кумжа Карп
<i>Cypriniiformes</i> <i>Mammalia</i> <i>Glires</i>	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	Кролик

Существует и иная точка зрения, согласно которой характер и продолжительность движения спермиев определяется исключительно величиной рН раствора и не зависит от входящих в него химических компонентов (Schlenk, 1933). По данным Шленка, спермии радужной форели активируются в фосфатном и лимоннокислом буферных растворах, а также в растворах гликокола при одинаковых значениях рН=8. На основании полученных результатов он высказал предположение о ведущей роли реакции среды в активировании спермиев при контакте их с водой (см. стр. 182). Однако это мнение противоречит результатам большинства опытов, в которых отмечается заметно более низкое предельное значение рН, вызывающее активную реакцию спермиев рыб и других животных (табл. 12). Не подлежат сомнению и факты, свидетельствующие о зависимости реакции жгутиков и ресничек в градиенте рН среды от специфических свойств химических веществ и, прежде всего, кислот, содержащихся в растворе (Gray, 1922; Haywood, 1925; Jucci, 1928; Nomura, 1932; Tomita, 1935; Милованов, 1934, 1962).

III. 3. 5. Влияние на спермии ионизирующей радиации.

Ионизирующая радиация вызывает повреждение ядра и двигательного аппарата спермия. Показано, что аноксия, добавление в эякулят этилового спирта (Шехтман и др., 1964;

на подвижность спермиев и ресничек

Исследованная реакция	Крайние значения рН, вызывающие активную реакцию		Автор
	нижняя граница	верхняя граница	
Колебания жаберных ресничек	5,5—6,0	>9,2	Gray, 1920
Скорость изгибания интактных и глицирицизированных хвостов спермиев	5,5—6,0	9,5—9,8	Holwill, 1969
Подвижность спермиев	5,0—6,5	>12	Gaschott, 1925*
»	7,0	>13	Winge, Ditlevsen, 1937
»	~ 6,5	>9,5	Dyk, Lucký, 1956
Скорость движения спермиев	4,9	>10	Branham, 1969

* Данные по этой работе сняты с графика.

Виноградова, Шехтман, 1968) и цистеамина (Alexander, Stacey, 1959; Бак, Александер, 1963; Граевский и др., 1966; Виноградова, 1968) снижают чувствительность спермиев рыб к радиационному воздействию. Так, применение цистеамина до или непосредственно после облучения спермиев вьюна *Misgurnus fossilis* в дозах 1000 и 1500 p полностью предотвращает радиационное повреждение спермиев (Граевский и др., 1966). Противолучевой эффект обусловлен, как полагают, инактивацией сульфгидрильными веществами типа цистеамина продуктов радиолитиза и возвращением в нативное состояние биомакромолекул клетки.

Радиочувствительность зрелых спермиев рыб изучена на нескольких видах. Уже в первой работе на эту тему (Orregmaпп, 1913) было показано, что выживаемость эмбрионов ручьевой форели *Salmo trutta m. fario*, полученных путем осеменения икры спермой, облученной препаратами радия и мезотория, падает с увеличением дозы облучения до известного предела. Дальнейшее увеличение дозы приводит к заметному повышению выживаемости эмбрионов (эффект Гертвига). Аналогичные результаты были получены при облучении спермы вьюна, карпа *Cyprinus carpio* (Нейфах, 1956, 1959; Баку-

лина и др., 1962; Ромашов и др., 1960; Ромашов, Беляева, 1964) и лосося *Salmo gairdneri* (Newcombe, Mc Gregor, 1967).

Имеются сведения о том, что у медаки *Oryzias latipes* и фундулюса *Fundulus heteroclitus* мужские гаметы более чувствительны к облучению, чем женские (Solberg, 1938a, b).

Ядерный аппарат спермия обнаруживает большую по сравнению со структурами, ответственными за движение, радиочувствительность. Спермии выюна сохраняют способность к движению и оплодотворению в широком диапазоне доз рентгеновского облучения — от 100 *p* до 1000 *кр*. Падение оплодотворяющей способности наблюдается лишь при дозе 200 *кр*. Даже при облучении 1000 *кр* около 1% спермиев сохраняют способность оплодотворять яйцеклетки (Бакулина и др., 1962), в то время как 100 *p* уже вызывает заметное повышение числа хромосомных нарушений, учитываемых на стадии гастрюляции, и снижает жизнеспособность эмбрионов. Осеменение икры спермой, облученной в дозе 2—5 *кр*, вызывает максимальную гибель зародышей (рис. 61). Дальнейшее повышение дозы облучения приводит ко все большему повреждению хромосомного аппарата спермия и, в конечном итоге, — к полной инактивации ядра. Степень повреждения зигот при этом резко понижается (эффект Гертвига) (рис. 61). Развивающиеся эмбрионы в большинстве своем представлены гаплоидными уродами.

У спермиев выюна доза облучения, приводящая к полной

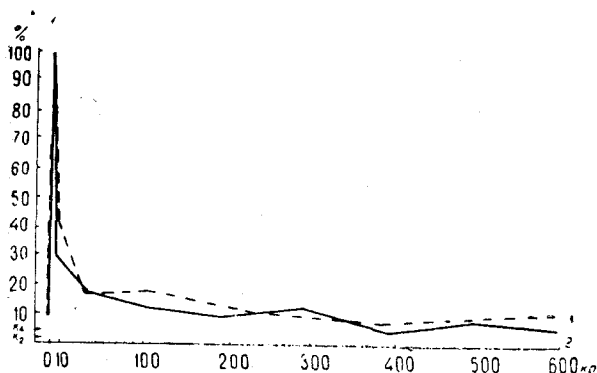


Рис. 61. Радиочувствительность спермиев выюна (по Бакулиной и др., 1962).

По оси абсцисс — дозы в *кр*; по оси ординат — проценты: 1 — анафаз и телофаз с мостами на стадии гастрюлы, 2 — гибель эмбрионов с момента оплодотворения до выклева.

инактивации ядра, подавлению его морфогенетической функции, равна примерно 40 кр (Нейфах, 1956, 1959, 1960, 1961; Нейфах, Донцова, 1962). У фундулюса 100—200 кр не уменьшают подвижность и оплодотворяющую способность спермиев, но, очевидно, полностью инактивируют ядро. Из осеменной облученными спермиями икры развиваются уродливые эмбрионы, которые обычно погибают на близкой к выклеву стадии и являются, видимо, гаплоидными зародышами (Rough, 1954; Rough, Clugston, 1955).

Разработка способа инактивации генетического аппарата спермиев путем воздействия на них рентгеновскими лучами в дозах 100—200 кр дала возможность изыскать пути получения жизнеспособного диплоидного гиногенетического потомства у рыб (Ромашов и др., 1960, 1963; Головинская и др., 1963; Ромашов, Беляева, 1965а; Головинская, 1969, и др.). Воздействием температуры на икру перед ее осеменением облученными спермиями удалось добиться значительного увеличения выхода диплоидного потомства у некоторых видов осетровых и карповых рыб (Ромашов и др., 1960, 1963). Восстановление диплоидности под воздействием холодового шока при радиационном гиногенезе у вьюна происходит за счет сохранения в яйцеклетке гаплоидного набора хромосом, отходящего в норме в период второго деления созревания во второе правильное тельце (Ромашов, Беляева, 1964, 1965а, б). Следовательно, механизм диплоидизации при искусственном гиногенезе отличается от механизма, обеспечивающего сохранение нормального набора хромосом при естественном гиногенезе у серебряного карася *Carassius auratus gibelio*, где диплоидизация женского ядра связана с нарушением первого деления мейоза и созреванием яйцеклетки по типу амейотического партеногенеза (Головинская, 1965, 1969; Черфас, 1966, 1969).

Глубокое влияние на спермии оказывают и ультрафиолетовые лучи. Монохроматический ультрафиолет с длиной волны $\gamma = 254, 256$ и 280 мкм полностью инактивирует хромосомный аппарат спермиев вьюна, что приводит к развитию из икры гиногенетических гаплоидов (Котомин, Донцова, 1969).

III. 3. 6. Действие на спермии веществ полостной жидкости

Овулировавшие икринки окружены полостной жидкостью, количество, состав и происхождение которой варьирует у разных видов рыб (Гинзбург, 1968). У лососевых (семейство *Salmonidae*) она довольно жидкая, прозрачная или слегка мутноватая. Ее вязкость у иссыкульской форели *Salmo ischchan issykogegarkuni* в 1,9 раза превосходит вязкость

пресной воды, а реакция близка к нейтральной (А. Турдаков, 1971б). У радужной форели *Salmo irideus* рН полостной жидкости — 7,9—8,0 (Scheuring, 1924). В большинстве случаев полостная жидкость лососевых несколько гипотонична по сравнению с плазмой крови и содержащим зрелых яиц (Гинзбург, 1968). У лосося *Salmo salar* соотношение катионов в сухом остатке жидкости, который составляет 1,3% от ее веса, соответствует соотношению катионов в морской воде и плазме крови (Hayes et al., 1946).

У осетровых (семейство *Acipenseridae*), османа *Diptychus dybowskii* и некоторых других видов полостная жидкость вязкая (А. Турдаков, 1965в; Гинзбург, 1968). У османа вязкость ее вдвое выше, чем у исыккульской форели, рН — около 7,5 (А. Турдаков, 1971б). В составе полостной жидкости севрюги *Acipenser stellatus* отмечено присутствие активного протеолитического фермента, а также высокое содержание лейкоцитов, преимущественно моноцитов (Пучков, 1958).

Выводимая вместе с икрой полостная жидкость благотворно влияет на спермии при осеменении во внешней среде (Маховка, 1939б). Особенно это относится к видам, размножающимся в спокойной воде либо откладывающим икру компактной массой (кладкой). У рыб с внутренним осеменением полостная жидкость является непосредственно той средой, в которой происходит встреча спермиев с яйцом. Наконец, при искусственном осеменении вещества жидкости играют существенную роль в процессе соединения гамет. Поэтому при разработке рациональных способов осеменения серьезное внимание обращается на исследование специфики взаимодействия спермиев с полостной жидкостью (Medem et al., 1949; Roth et al., 1950; Гинзбург, 1963в, 1968; Гинзбург и др., 1963; А. Турдаков, 1965б, г, 1966; Гинзбург, Детлаф, 1969).

По характеру влияния веществ полостной жидкости на спермии исследованные виды рыб можно разделить на три группы (А. Турдаков, 1965в, 1966; Гинзбург, 1968).

К первой относятся виды, у которых спермии, помещенные в неувлажненную полостную жидкость, остаются неподвижными: осетр *Acipenser güldenstädti*, стерлядь *Acipenser ruthenus*, белуга *Huso huso* (Детлаф, Гинзбург, 1954; Гинзбург, 1968; Гинзбург, Детлаф, 1969), волжская сельдь *Caspialosa volgensis* (Строганов, 1938), осман, маринка *Schizothorax issykkuli* (А. Турдаков, 1965а, в), вьюн *Misgurnus fossilis* (Беляев, 1957; Гинзбург, 1968), кутум *Rutilus frisii kutum* (Смирнова, 1965, цит. по Гинзбург, 1968), рыбец *Vimba vimba* (Смирнова, Кузьмина, 1966), судак *Lucioperca lucioperca*

(А. Турдаков, неопубликованные данные). У осетровых половые клетки не только остаются неподвижными в полостной жидкости, но присутствие ее значительно затрудняет активацию спермиев водой (Гинзбург, 1968). Разбавленная в несколько раз водой полостная жидкость османа и кутума вызывает активное и продолжительное движение спермиев. У османа по мере увеличения степени разбавления полостной жидкости скорость движения спермиев возрастает, а продолжительность движения соответственно падает (А. Турдаков, 1971б).

Фактором, иммобилизующим спермии в полостной жидкости, является, видимо, ее высокая вязкость (Medem et al., 1949; А. Турдаков, 1971б). Сдвиг рН и ионного равновесия не вызывает активацию спермиев в неразбавленной жидкости османа и маринки (А. Турдаков, 1965в). Вместе с тем у маринки и выюна снижение онкотического давления после коагуляции белков полостной жидкости нагреванием приводит к слабой активации в ней спермиев (Беляев, 1957; А. Турдаков, 1965в).

Вторую группу составляют сиг *Coregonus lavaretus* (Medem et al., 1949) и щука *Esox lucius* (Lindroth, 1946; Roth et al., 1950), в полостной жидкости у которых активизируется лишь некоторая часть спермиев. Небольшое разбавление жидкости пресной водой (1 : 1) вызывает активное движение всех спермиев, сопровождающееся значительным удлинением их жизнедеятельности по сравнению с подвижностью в воде. Удлинение продолжительности периода движения спермиев в полостной жидкости и ее растворах в воде у видов рыб, входящих в первую и вторую группу, обычно не сопровождается усилением интенсивности движения (Medem et al., 1949; Rötheli et al., 1950).

К третьей группе относится большинство исследованных лососевидных (подотряд *Salmonoidei*): кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Rücker et al., 1960), лосось *Salmo salar* (Ellis, Jones, 1939), форели (Scheuring, 1924; Hartmann et al., 1947b; Medem et al., 1949; Гинзбург, 1963а, б; А. Турдаков, 1971б, и др.), хариус *Thymallus vulgaris* (Roth et al., 1950), муксун *Coregonus muksun* (Бахарева, 1934), а также представитель карповых (отряд *Cypriniformes*) — чебачок *Leuciscus bergi* (А. Турдаков, 1965а, в). Полостная жидкость у них усиливает подвижность и увеличивает срок жизнедеятельности спермиев. В этом отношении ее влияние на спермии сходно с действием веществ, которые содержатся в яичной воде (яичном настое), получаемой путем выдерживания неоплодотворенных яиц в небольшом количестве воды (Tyler, 1948; Rothschild, 1956а; Гинзбург, 1968).

В увеличении продолжительности движения спермиев в полостной жидкости определенную роль, видимо, играет протективное действие на половые клетки присутствующих в ней веществ (стр. 191).

Полостная жидкость содержит биологически активные вещества, способствующие сближению и соединению гамет в процессе осеменения. Эти вещества, или «гамоны» (гормоны гамет) (Hartmann, Schartau, 1939), являются продуктом секреции яйцеклетки. Различают гиногамоны и андрогамоны — вещества, содержащиеся соответственно в икринках и спермиях. Гиногамоны локализованы в разных частях яйца и не всегда переходят в полостную жидкость (табл. 13).

Гамоны костистых рыб [из Гинзбург (1968) с некоторыми добавлениями]

Действующий агент	Биологическое действие	Локализация	Химическая характеристика
1	2	3	4
<p><i>Гиногамон I</i> — вещество, вызывающее усиление движения спермиев</p> <p><i>Гиногамон II</i> (изоагглютинин) — вещество, вызывающее агглютинацию спермиев</p>	<p>Усиливает подвижность спермиев и продлевает период их движения; антагонист андрогамона I</p> <p>Вызывает агглютинацию спермиев</p>	<p>У <i>Salmo irideus</i> и <i>S. trutta m. fario</i> в яйце, переходит в полостную жидкость и яичную воду (Hartmann, 1944; Hartmann et al., 1947a, б).</p> <p>У <i>Coregonus lavaretus</i> (Medem et al., 1949), <i>Thymallus vulgaris</i>, <i>Esox lucius</i> (Roth et al., 1950), <i>Salmo ischchan issykogegarkuni</i>, <i>Diptychus dybowskii</i> (А. Турдаков, 1971в) обнаружен в полостной жидкости.</p> <p>У <i>Acheilognathus lanceolata</i>, <i>A. tabira</i>, <i>Rhodeus ocellatus</i> (Suzuki, 1958, 1959; 1961 a, б) и <i>Clupea harengus pallasii</i> (Yanagimachi, Kanoh, 1953; Yanagimachi, 1957 б, d) в яичных оболочках в области микропиле (в яйце отсутствует).</p> <p>В яйце. У <i>Salmo irideus</i> (Hartmann et al., 1947, б), <i>Thymallus vulgaris</i> (Roth et al., 1950), <i>Leuciscus bergi</i>, <i>Diptychus dybowskii</i> (А. Турдаков, 1965а, б) переходит в полостную жидкость; у <i>S. irideus</i>, <i>L. bergi</i>, <i>D. diptychus</i>, кроме</p>	<p>У <i>Salmo</i> обладает значительной термостабильностью, разрушается на свету; предположительно каротиноид атаксантин (Hartmann et al., 1947a).</p> <p>У <i>Acheilognathus</i> — термостабильное вещество небелковой природы (Suzuki, 1960, 1961b)</p> <p>У <i>Clupea</i> термолабильный белок (Yanagimachi, 1957с, d).</p> <p>У <i>Salmo irideus</i> — протеид, состоящий из белка типа глобулина и фосфатида. Термолабилен.</p>

		<p>того, и в яичную воду. <i>S. trutta m. fario</i>, <i>Coregonus lavaretus</i>, <i>Esox lucius</i> неоплодотворенными яйцами не выделяется (Medem et al., 1949; Roth et al., 1950; Rötheli et al., 1950).</p> <p>У <i>Salmo trutta m. lacustris</i>, видимо, заключен в кортикальных альвеолах, переходит в перивителлиновое пространство (Гинзбург, 1960, 1968).</p>	
<p><i>Андрогамон I</i> — вещество, подавляющее подвижность спермиев</p> <p><i>Андрогамон II</i> — вещество, инактивирующее агглютинирующий агент</p>	<p>Иммобилизует спермии; антагонист гиногамона I</p> <p>Вызывает помутнение хорнона яиц (Hartmann et al., 1947); осаждает гель студенистой оболочки яиц морского ежа (Runnström et al., 1944); антагонист гиногамона II (Hartmann et al., 1947a, b; Medem et al., 1949)</p>	<p>В спермиях <i>Salmo salar</i> (Runnström et al., 1944; Rothschild, 1951).</p> <p>В спермиальной жидкости <i>Salmo irideus</i>, <i>Coregonus lavaretus</i>, <i>Thymallus vulgaris</i> (Hartmann et al., 1947a, b; Medem et al., 1949; Roth et al., 1950).</p> <p>В спермиях <i>Salmo salar</i> (Runnström et al., 1944), <i>Salmo irideus</i> (Hartmann et al., 1947); в спермиальной жидкости <i>Salmo irideus</i>, <i>Coregonus lavaretus</i>, <i>Esox lucius</i>, <i>Thymallus vulgaris</i> (Medem et al., 1949; Roth et al., 1950).</p>	<p>Низкомолекулярное, термостабильное вещество, растворимое в метаноле и не инактивирующееся трипсином (Runnström et al., 1944).</p> <p>У <i>Salmo salar</i> и <i>Salmo irideus</i> относительно термостабильный белок, не растворим в метаноле (Runnström et al., 1944).</p>

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Ф. Е. 1969. Тр. Атлантич. н.-и. ин-та рыбного хоз. и океаногр., вып. 22.
- Андроников В. Б. 1963. В сб.: Проблемы цитозологии животных. М.—Л., Изд-во АН СССР, 145—157.
- Андроников В. Б. 1964. В сб.: Клетка и температура среды. Тр. междунар. симпоз. по цитозол. животных. М.—Л., «Наука», 265—268.
- Андроников В. Б. 1965. В сб.: Теплоустойчивость клеток животных. М.—Л., «Наука», 125—139.
- Бак З. М., Александер П. 1963. В сб.: Первичные и начальные процессы биол. действия радиации. М., Изд-во АН СССР, 224—233.
- Бакулина Э. Д. 1970. «Онтогенез», 1, 373—379.
- Бакулина Э. Д., Покровская Г. Л., Ромашов Д. Д. 1962. «Радиобиология», 2, 92—100.
- Баранникова И. А. 1949. Докл. АН СССР, 68, 1147—1150.
- Баранникова И. А. 1969. В сб.: Современное состояние метода гипофизарных инъекций. Астрахань, 5—21.
- Башмаков В. 1917. Русск. зоол. журн., ч. 1, вып. 11—12, 337—342.
- Беляев Э. В. 1957. Тр. Моск. технол. ин-та рыбн. пром. и с. х., вып. 8, 271—277.
- Берг Л. С. 1940. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, V, вып. 2, 87—517.
- Берг Л. С. 1955. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Бляхер Л. Я. 1926. Тр. Лабор. эксперим. биол. Моск. зоопарка, 1, 81—95.
- Бляхер Л. Я. 1927. Там же, 3, 139—150.
- Боев А. А., Травкин Б. Г. 1969. В сб.: Современное состояние метода гипофизарных инъекций. Астрахань, 34—38.
- Борисов П. Г., Крыжановский С. Г. 1955. Тр. Моск. технол. ин-та рыбн. пром., вып. 7, 25—35.
- Будниченко В. А. 1965. «Вопр. ихтиол.», 5, 657—661.
- Буцкая Н. А. 1955. Докл. АН СССР, 100, 809—812.
- Буцкая Н. А. 1959. «Зоол. журн.», 38, 1844—1854.
- Буцкая Н. А. 1966. Архив анат., гистол. и эмбриол., 51, 81—86.
- Бушуев В. П. 1971. «Вопр. ихтиол.», 11, 479—483.
- Ванякина Е. Д. 1968. Докл. АН СССР, 181, 1506—1509.
- Ванякина Е. Д. 1969. В сб.: Генетика, селекция и гибридизация рыб. М., «Наука», 29—44.
- Ватти К. В. 1965. «Генетика», № 4, 94—99.
- Ватти К. В. 1966. Там же, № 3, 98—105.
- Вайнман Г. М. 1966. «Цитология», 8, 398—401.

- Вивьен Ж. 1968. В сб.: Происхождение и развитие половых клеток в онтогенезе позвоночных и некоторых групп беспозвоночных. Л., «Медицина», Ленингр. отд., 255—273.
- Виноградов К. А., Ткачева К. С. 1950. Тр. Карадагской биол. станции, вып. 9, 3—63.
- Виноградова И. Д., Фалеева З. Н., Шехтман Я. Л. 1968. «Радиобиология», 8, 34—37.
- Виноградова И. Д., Шехтман Я. Л. 1968. Там же, 8, 811—815.
- Виролайнен М. П. 1946. Тр. Карело-финск. отд. ВНИОРХ, 2, 351—352.
- Володин В. М. 1961. Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР, № 11, 28—32.
- Вотинов Н. П. 1963. Тр. Обь-Тазовского отд. ГосНИОРХ, нов. серия, 3, 5—102.
- Галактионова Е. Л. 1967. В сб.: Биол. основы рыбн. хоз. республик Ср. Азии и Казахстана. Балхаш, 89—91.
- Галкина Л. А. 1957. Изв. Тихоокеанск. н.-и. ин-та рыбн. хоз. и океаногр., 45, 37—50.
- Галкина Л. А. 1963. «Вопр. ихтиол.», 3, 563.
- Гарлов П. Е. 1969а. Докл. АН СССР, 188, 245—248.
- Гарлов П. Е. 1969б. Там же, 189, 1374—1377.
- Гарлов П. Е. 1970. Тр. Ленингр. о-ва анат., гистол. и эмбриол., вып. 2, 25—31.
- Генин Д. И. 1956. «Журн. общ. биол.», 17, 473—478.
- Геодакян В. А., Кособутский В. И. 1969. В сб.: «Генетика, селекция и гибридизация рыб», М., «Наука», 128—138.
- Георгиев Г. П., Ермолаева Л. П., Збарский И. Б. 1960. «Биохимия», 25, 319—322.
- Гербильский Н. Л. 1938а. Докл. АН СССР, 19, 329—332.
- Гербильский Н. Л. 1938б. Бюлл. эксперим., биол. и мед., 5, 446—448.
- Гербильский Н. Л. 1940. Докл. АН СССР, 28, 571—573.
- Гербильский Н. Л. 1947. Тр. Лабор. основ рыбоводства, 1, 25—95.
- Гербильский Н. Л. 1966. В сб.: Мат-лы VII сессии смешан. комис. по применению соглаш. о рыболовстве в водах Дуная. Киев, «Наукова думка», 88—98.
- Гинзбург А. С. 1960. «Журн. общ. биол.», 21, 419—429.
- Гинзбург А. С. 1963а. Там же, 24, 106—119.
- Гинзбург А. С. 1963б. Ginsburg A. S. 1963. J. Embryol. exp. Morph., 11, 13—33.
- Гинзбург А. С. 1963в. Инструкция по искусственному осеменению икры осетровых рыб. Главрыбвод. Гос. комитета по рыбн. хоз. при СНХ СССР, М.
- Гинзбург А. С. 1968. Оплодотворение у рыб и проблема полиспермии. М., «Наука».
- Гинзбург А. С., Детлаф Т. А. 1969. Развитие осетровых рыб. Созревание яиц, оплодотворение и эмбриогенез. М., «Наука».
- Гинзбург А. С., Зубова С. Э., Филатова Л. А. 1963. В сб.: Осетровое хоз. в водоемах СССР. М., Изд-во АН СССР, 47—55.
- Глушанкова М. А., Дрегольская И. Н., Кусакина А. А., Пашкова И. М. 1967. В сб.: Изменчивость теплоустойчивости клеток животн. в онто- и филогенезе. Л., «Наука», Ленингр. отд., 99—106.
- Головинская К. А. 1965. В сб.: Теоретич. основы рыбоводства. М., «Наука», 106—108.
- Головинская К. А. 1969. В сб.: Генетика, селекция и гибридизация рыб. М., «Наука», 79—84.

- Головинская К. А., Ромашов Д. Д., Черфас Н. Б. 1963. Тр. Всесоюз. н.-и. ин-та прудов. рыbn. хоз., 12, 149—168.
- Горбач Э. И. 1965. «Вопр. ихтиол.», 5, 426—441.
- Горелов В. К. 1965. В сб.: Физиол. основы экологии водных животных. Тезисы докл. на науч. совещ. Севастополь, 29.
- Горелов В. К. 1966. В сб.: Биол. основы рыbn. хоз. на водоемах Ср. Азии и Казахстана. Алма-Ата, изд-во «Наука», 211—213.
- Гостеева М. Н. 1957. Тр. Ин-та морфол. животн., вып. 20, 121—146.
- Граевский Э. Я., Фалеева З. Н., Флерова Н. К. 1966. «Радиобиология», 6, 886—890.
- Грязева Е. Д. 1936. Изв. Биол. н.-и. ин-та при Пермском гос. ун-те, 10, 285—304.
- Дайнеко Л. Н. 1967. В сб.: Эмбриология. Итоги науки, серия биол. М., Изд-во ВИНТИ, 95—130.
- Детлаф Т. А., Гинзбург А. С. 1954. Зародышевое развитие осетровых рыб (севрюги, осетра и белуги) в связи с вопросами их разведения. М., Изд-во АН СССР.
- Детлаф Т. А., Гинзбург А. С. 1963. Докл. АН СССР, 153, 1461—1464.
- Детлаф Т. А., Турпаев Т. М. 1957. Изв. АН СССР, серия биол., № 5, 572—577.
- Димчева-Грозданова Л. 1968. Годишник Софийского ун-та. Биол. фак., 60, 167—182.
- Дормидонтов А. С. 1949. Тр. Лабор. основ рыбоводства, 2, 195—200.
- Дорошев С. И. 1964. Тр. ВНИРО, 55, 97—107.
- Дорошев С. И. 1966. Отношение к солености воды некоторых видов сем. *Cyprinidae* Азовского и Аральского морей на ранних этапах онтогенеза. Канд. дисс., М.
- Дорошев С. И. 1967а. Автореф. канд. дисс., М.
- Дорошев С. И. 1967б. Докл. АН СССР, 172, 1238—1240.
- Дорошев С. И., Горелов В. К. 1964. Там же, 159, 1402—1404.
- Дорфман В. А. 1963. Физико-химические основы оплодотворения. М., Изд-во АН СССР.
- Драбкина Б. М. 1961. Докл. АН СССР, 138, 492—495.
- Драбкина Б. М. В сб.: Вопросы экологии, 5. М., «Выш. школа», 54—55.
- Драбкина Б. М. 1969. В сб.: Современное состояние метода гипофизарных инъекций. Астрахань, 45—52.
- Дрягин П. А. 1939. Изв. ВНИОРХ, 21, 81—119.
- Дрягин П. А. 1949. Там же, 28, 3—113.
- Дрягин П. А. 1952. Там же, 30, 3—67.
- Евтюхин А. Б. 1933. Искусственное разведение карповых, окуневых, осетровых и лососевых рыб. М.—Л., Изд-во ВКОИЗ.
- Ермолаева Л. П. 1964. Характеристика некоторых белков и нуклеопротеидов ядер нормальных и опухолевых клеток. Автореф. канд. дисс., М.
- Ефимова А. И. 1949. Изв. ВНИОРХ, 28, 114—174.
- Жуковский В. Н. 1965. В сб.: Влияние качества производителей на потомство у рыб. Киев, «Наукова думка», 94—122.
- Зайцев А. В. 1955. Докл. АН СССР, 101, 185—187.
- Зайцев А. В. 1964. В сб.: Проблемы современ. эмбриол. М., Изд-во МГУ, 304—310.
- Заленский В. 1881. Тр. О-ва естествоиспыт. природы при Импер. Казанском ун-те, 10, 227—545.
- Збарский И. Б., Ермолаева Л. П. 1961. Докл. АН СССР, 140, 240—243.
- Иванов М. Ф. 1953. Вестн. Ленингр. ун-та, № 10, 52—76.

- Иванов М. Ф., Додзина Ф. И. 1957. Уч. зап. ЛГУ, серия биол. наук, вып. 44, 155—180.
- Иванова А. Д. 1954. Докл. АН СССР, 48, 693—696.
- Ивлев В. С. 1940. «Зоол. журн.», 19, 471—478.
- Ивлева И. В. 1964. В сб.: Клетка и температура среды. Тр. междунар. симпоз. по цитозкол. М.—Л., «Наука», 158—162.
- Ильенко А. И. 1969. «Вопр. ихтиол.», 9, 324—337.
- Казанский Б. Н. 1949. Тр. Лабор. основ. рыбоводства, 2, 64—120.
- Казанский Б. Н. 1951. Докл. АН СССР, 81, 681—684.
- Казанский Б. Н. 1956. Овогенез и адаптации, связанные с размножением у рыб. Автореф. докт. дисс. Л.
- Казанский Б. Н., Персов Г. М. 1948. Докл. АН СССР, 61, 169—172.
- Карпевич А. Ф. 1966. В сб.: Рыбохозяйственное освоение растительно-ядных рыб. М., «Наука», 89—94.
- Кашенко Л. А., Островская-Зарович П. И., Шмидт Н. К. 1960. «Вопр. радиобиол.», 3, 311—317.
- Кирпичников В. С. 1969. В сб.: Генетика, селекция и гибридизация рыб. М., «Наука», 9—29.
- Киселевич К. А. 1923. Тр. Астраханской ихтиол. лабор., 5, 17—55.
- Кольцов Н. К. 1909. Koltzoff N. K. 1909. Arch. Zellforsch., 2, 1—65.
- Кольцов Н. К. В кн.: Организация клетки. Биомедгиз, 208—262.
- Конрадт А. Г. 1949. Тр. Лабор. основ. рыбоводства, 2, 148—161.
- Конев А. Д., Бурцева В. М. 1970. «Экология», № 6, 80—88.
- Конурбаев А. О. 1966. Биология размножения, развития и искусственного разведения исыккульского голого османа. Фрунзе, изд-во «Илим».
- Коряков Е. А., 1964. В сб.: Исследования по ихтиофауне Байкала. Тр. лимнологич. ин-та, 2 (22), ч. 3. М.—Л., «Наука», 3—75.
- Котомин А. В., Донцова Г. В. 1969. «Генетика», № 5, 33—37.
- Краснова М. В., Мазунин Н. А. 1966. В сб.: Биол. основы рыбн. хоз. на водоемах Ср. Азии и Казахстана. Алма-Ата, изд-во «Наука», 217—219.
- Кривобок М. Н., Тарковская О. А. 1966. Тезисы докл. Всесоюз. совещ. по экол. физиол. рыб. М., 25—27.
- Крыжановский С. Г. 1955. «Вопр. ихтиол.», вып. 5, 34—38.
- Крыжановский С. Г. 1956. Тр. Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 17, 3—254.
- Кузнецов И. И. 1928. Изв. Тихоокеанск. науч.-промышл. станции, 2, 1—196.
- Кузнецова В. М. 1947. Тр. Лабор. основ. рыбоводства, 1, 121—130.
- Кузьмин А. Н. 1957. Изв. ВНИОРХ, 43, вып. 1, 3—64.
- Кузьмин А. Н. 1967. Изв. ГосНИОРХ, 63, 9—40.
- Кузьмин А. Н., Чуватова А. М. 1970. «Вопр. ихтиол.», 10, 69—82.
- Кулаев С. И. 1927. «Русск. зоол. журн.», 7, вып. 3, 15—53.
- Кулаев С. И. 1928. Там же, 8, вып. 3, 99—126.
- Кулаев С. И. 1939. Зап. Болшевской биол. станции, вып. 2, 3—58.
- Кулаев С. И. 1944. «Зоол. журн.», 23, 330—340.
- Кусакина А. А. 1963. «Цитология», 5, 88—91.
- Лебедев Н. В., Ионова В. А. 1970. Науч. докл. Высш. школы. Биол. науки, № 11, 21—22.
- Лебединцев А., Недошивин А. 1912. Вестн. рыбопромышл., № 6, 84—85.
- Левина С. Е. 1968. «Усп. соврем. биол.», 66, 439—452.
- Лейбсон Л. Г. 1967. «Журн. эволюц. биохим. и физиол.», 3, 532—544.

- Леманова Н. А., Нусенбаум Л. М. 1969. «Вопр. ихтиол.», 9, 818—827.
- Лещинская А. С. 1950. Тр. Севанской гидробиол. станции, 11, 93—171.
- Лисовенко Л. А. 1969. В сб.: Всесоюзн. конф. молодых ученых. Полярн. н.-и. ин-т морск. рыбн. хоз. и океаногр. Мурманск, 72—80.
- Макарова Т. И., Пробатов А. Н. 1946. «Рыбн. хоз.», № 2—3, 35—38.
- Макеева А. П., Никольский Г. В. 1965. В сб.: Теорет. основы рыб-ководства. М., «Наука», 53—68.
- Максимов В. А. 1971. «Вопр. ихтиол.», 11, 49—57.
- Маркун М. И. 1935. Тр. Аральского отд. ВНИРО, 4, 1—74.
- Матисен О. А. 1963. «Вопр. ихтиол.», 3, 51—66.
- Маховка В. В. 1939а. Бюлл. эксперим. биол. и мед., 7, вып. 2—3, 248—253.
- Маховка В. В. 1939б. Там же, 8, вып. 1, 12—16.
- Мельникова М. Н. 1959. Изв. ВНИОРХ, 48, 80—93.
- Милованов В. К. 1934. Основы искусственного осеменения. М., Сельхозгиз.
- Милованов В. К. 1962. Биология воспроизведения и искусственное осеменение животных. М., Изд-во с.-х. лит., журн. и плакатов.
- Мицкевич М. С. 1957. Железы внутренней секреции в зародышевом развитии птиц и млекопитающих. М., Изд-во АН СССР.
- Мицкевич М. С. 1966. В сб.: Становление эндокринных функций в зародышевом развитии. М., «Наука», 7—25.
- Моисеева Е. Б. 1968. Докл. АН СССР, 183, 1468—1470.
- Моисеева Е. Б. 1969. Архив анат., гистол. и эмбриол., 56, 89—96.
- Моисеева Е. Б. 1970а. «Вопр. ихтиол.», 10, 420—433.
- Моисеева Е. Б. 1970б. Докл. АН СССР, 194, 977—980.
- Морозова Т. Е. 1957. Докл. АН СССР, 112, 1129—1132.
- Мусселиус В. А. 1951. «Рыбн. хоз.», № 8, 51—53.
- Мясоедов С. В. 1935. Явления размножения и пола в органическом мире. Томск, изд-во «Сибирск. науч. мысль».
- Натали В. Ф., Натали А. И. 1947. Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина, кафедра зоол., 40, вып. 3, 3—63.
- Нейфах А. А. 1956. Докл. АН СССР, 111, 585—588.
- Нейфах А. А. 1959. Тр. Ин-та морфологии животн. АН СССР, вып. 24, 135—159.
- Нейфах А. А. 1960. «Биохимия», 25, 658—668.
- Нейфах А. А. 1961. «Журн. общ. биол.», 21, 42—57.
- Нейфах А. А., Донцова Г. В. 1962. «Биохимия», 27, 339—348.
- Никольский Г. В. 1950. Частная ихтиология. М., изд-во «Сов. наука».
- Никольский Г. В. 1963. Экология рыб. М., «Высш. школа».
- Никольский Г. В. 1965. Теория динамики стада рыб. М., «Наука».
- Новиков П. И. 1949. Докл. АН СССР, 68, 1129—1130.
- Нусенбаум Л. М. 1947. «Естествозн. в школе», № 1, 28—36.
- Ольшванг Н. А. 1936. Изв. Биол. н.-и. ин-та при Пермск. гос. ун-те, 10, 363—383.
- Осташко Ф. И., Чумаков Н. Я. 1969. В сб.: Иммунология сперматозоидов и оплодотворение. София, 59—64.
- Павлов А. В., Елизаров Г. А. 1970. Тр. Центр. н.-и. ин-та осетров. хоз., 2, 52—56.
- Пашкова И. М. 1962. «Журн. общ. биол.», 23, 314—318.
- Персов Г. М. 1947а. Половая функция самцов осетровых. Канд. дисс., Л.
- Персов Г. М. 1947б. Тр. Лабор. основ рыбководства, 1, 177—185.
- Персов Г. М. 1953. «Рыбн. хоз.», № 12, 48—52.

- Персов Г. М. 1957. Тезисы докл. Второго совещ. эмбриол. СССР. М., Изд-во МГУ, 134—135.
- Персов Г. М. 1959. В сб.: Биол. основы рыбн. хоз. Томск, Изд-во Томск. ун-та, 56—63.
- Персов Г. М. 1962. Уч. зап. Ленингр. ун-та, серия биол., вып. 48, № 311, 74—92.
- Персов Г. М. 1965а. Науч. докл. Высш. школы. Биол. науки, № 1, 26—30.
- Персов Г. М. 1965б. В сб.: Мат-лы рыбохоз. исслед. Сев. бассейна, вып. 5, Мурманск, 128—136.
- Персов Г. М. 1965в. В сб.: Акклиматизация дальневост. лососей в басс. Баренцева и Белого морей. Тр. Мурманск. морск. биол. ин-та, вып. 9 (13), 95—105.
- Персов Г. М. 1966. Там же, вып. 12 (16), 7—44.
- Персов Г. М. 1967. Вестн. Акад. мед. наук, № 12, 45—53.
- Персов Г. М. 1969. Дифференцировка пола и становление индивидуальной плодовитости у рыб. Автореф. докт. дисс. Л.
- Персов Г. М. 1970. Тр. Центр. н.-и. ин-та осетров, хоз., 2, 20—27.
- Поглазов Б. Ф. 1965. Структура и функции сократительных белков. М., «Наука».
- Пожидаев Е. А. 1967. Оогенез млекопитающих (его значение для эмбрионального развития в норме и патологии). Л., изд-во «Медицина», Ленингр. отд.
- Поленов А. Л. 1950. Докл. АН СССР, 73, 1025—1028.
- Поленов А. Л. 1957. Архив. анат., гистол. и эмбриол., 34, 72—78.
- Поленов А. Л. 1968. Гипоталамическая нейросекреция. Л., «Наука», Ленингр. отд.
- Поликарпов Е. Ф. 1942. Изв. АН СССР, серия биол., № 1—2, 7—16.
- Попова Г. В. 1968. В сб.: Нов. исслед. по экол. и развед. растительно-ядных рыб. М., «Наука», 180—186.
- Протасов В. Р., Дарков А. А. 1970. В сб.: Биол. основы управления поведением рыб. М., «Наука», 161—190.
- Протасов В. Р., Дарков А. А., Малинин Л. К. 1966. Изв. АН СССР, серия биол., № 1, 59—75.
- Пучков Н. В. 1958. В сб.: Тр. совещ. по физиол. рыб. М., Изд-во АН СССР, 186—196.
- Решетников Ю. С. 1967. «Вопр. ихтиол.», 7, 1019—1031.
- Решетников Ю. С. 1968. Тр. Карельск. отд. ГосНИОРХ, 5, № 2, 112—116.
- Романыхова О. Д. 1966. «Вопр. ихтиол.», 3, 566—567.
- Ромашов Д. Д., Беляева В. Н. 1964. Докл. АН СССР, 157, 964—967.
- Ромашов Д. Д., Беляева В. Н. 1965а. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол., 70, вып. 5, 93—109.
- Ромашов Д. Д., Беляева В. Н. 1965б. «Цитология», 7, 607—615.
- Ромашов Д. Д., Головинская К. А., Беляева В. Н., Бакулина Э. Д., Покровская Г. Л., Черфас Н. Б. 1960. «Биофизика», 5, 461—467.
- Ромашов Д. Д., Николюкин Н. И., Беляева В. Н., Тимофеева Н. А. 1963. «Радиобиология», 3, 104—110.
- Рубан Н. А. 1951. Тр. Карело-Финск. отд. ВНИОРХ, 3, 43—57.
- Рубинштейн Д. Л. 1935. В сб.: Исслед. по физ.-хим. клеток. М. (Цит. по Рубинштейн, 1947).
- Рубинштейн Д. Л. 1947. Общая физиология. М., Гос. издат. мед. лит.
- Рыкова Т. И. 1964. Тр. ВНИРО, 55, 195—196.

- Садов И. А. 1954. Тр. совещ. по рыбоводству. М., Изд-во АН СССР, 150—159.
- Сакун О. Ф. 1954а. Докл. АН СССР, 48, 505—507.
- Сакун О. Ф. 1954б. Там же, 48, 657—659.
- Сакун О. Ф. 1959. Половые клетки и функция половых желез у сырты (*Vimba vimba* L.) в норме и при нарушении условий размножения. Автореф. канд. дисс., Л.
- Сакун О. Ф. 1964. В сб.: Проблемы совр. эмбриол. М., Изд-во МГУ, 295—297.
- Сакун О. Ф., Вуцкая Н. А. 1963. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. М., изд-во «Рыбн. хоз.».
- Салехова Л. П. 1961. Тр. Севастопольской биол. станции, 14, 254—268.
- Салехова Л. П. 1963. «Вопр. ихтиол.», 3, 275—287.
- Салехова Л. П. 1965. Инверсия пола, размножение и развитие морского карася *Diplodus annularis* (Linné). Канд. дисс., Севастополь.
- Салехова Л. П. 1966. В сб.: Эколого-морфол. исслед. нектонных животных. Киев, «Наукова думка», 121—128.
- Салехова Л. П. 1966. Там же, 129—135.
- Салехова Л. П. 1969. «Вопр. ихтиол.», 9, 184—187.
- Салехова Л. П. 1970. В кн.: Размножение и экология массовых рыб Черного моря на ранних стадиях онтогенеза. Киев, «Наукова думка», 12—34.
- Самохвалова Г. В. 1935. Тр. по динамике развития, 10, 213—228.
- Светлов П. Г. 1968. В сб.: Происхожд. и разв. половых клеток в онтогенезе позвоночных и некоторых групп беспозвоночных. Л., изд-во «Медицина», Ленингр. отд., 5—11.
- Свинкин В. Б. 1959. «Цитология», 1, 580—586.
- Свинкин В. Б. 1961. Докл. АН СССР, 139, 1227—1230.
- Свирский В. Г. 1966. Науч. отчет. Рукоп. Владивосток. (Цит. по Гинзбург, 1968).
- Селиванова О. А. 1934. «Биол. журн.», 3, 630—637.
- Селиванова О. А. 1937. «Усп. зоотехн. наук», 6, вып. 1, 67—85.
- Смирнов А. И. 1954. Изв. ТИНРО, 42, 159—164.
- Смирнов А. И. 1958. Инструкция по искусственному разведению тихоокеанских лососей. М., изд-во «Рыбн. хоз.».
- Смирнов А. И. 1963. «Вопр. ихтиол.», 3, 84—98.
- Смирнова Е. Н., Кузьмина С. С. 1966. «Рыбн. хоз.», № 11, 24—26.
- Соин С. Г. 1968. «Вопр. ихтиол.», 8, 283—293.
- Сорокин В. П. 1958. Тр. совещ. по физиол. рыб. М., Изд-во АН СССР, 158—170.
- Сорокин В. П. 1960. Тр. ПИНРО, вып. 12, 71—88.
- Сорокин В. П. 1964. В сб.: Мат-лы рыбохоз. исслед. Сев. бассейна, вып. 4, Мурманск, 42—44.
- Сорокин В. П. 1967. Тр. Полярн. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океаногр., вып. 20, 304—315.
- Сорокин В. П., Григорьев Г. В. 1968. Там же, вып. 23, 413—424.
- Статова М. П. 1966. Бул. Акад. Штинцие РСС Молд., Изв. АН Молд. ССР, серия биол. и хим. наук, № 1, 35—38.
- Стрекалова И. И. 1963. «Вопр. ихтиол.», 3, 256—265.
- Строганов Н. С. 1938. «Зоол. журн.», 17, 316—336.
- Строганов Н. С. 1952. Докл. АН СССР, 87, 317—320.
- Строганов Н. С. 1962. Экологическая физиология рыб. М., Изд-во МГУ.
- Строганов Н. С., Телитченко М. М. 1958. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол., 63, 154.
- Суховерхов Е. К. 1948. Основы ихтиологии. Л., изд-во «Сов. наука».

- Танасийчук В. С., Воноков И. К. 1955. «Вопр. ихтиол.», вып. 5, 39—47.
- Танасийчук В. С., Воноков И. К. 1956. Тр. ВНИРО, 32, 284—292.
- Терещенко К. К. 1913. Тр. Астраханской ихтиол. лабор., 3, № 2, 1—27.
- Терещенко К. К. 1917. Там же, 4, № 2, 1—159.
- Тихий М. М. 1939. Изв. ВНИОРХ, 21, 65—80.
- Тонких И. В. 1937. Работы Доно-Кубанск. науч.-рыбохоз. станции Ростов-на-Дону, вып. 5, 84—124.
- Трусов В. З. 1964. Тр. ВНИРО, 56, 69—78.
- Турдаков А. Ф. 1962. «Вопр. ихтиол.», 2, 275—282.
- Турдаков А. Ф. 1965а. Размножение и развитие исыккульского чебачка. Фрунзе, изд-во «Илим».
- Турдаков А. Ф. 1965б. В сб.: Биол. исслед. на оз. Исык-Куль. Фрунзе, изд-во «Илим», 76—94.
- Турдаков А. Ф. 1965в. «Вопр. ихтиол.», 5, 302—314.
- Турдаков А. Ф. 1966. В сб.: Биол. основы рыбн. хоз. на водоемах Ср. Азии и Казахстана. Алма-Ата, изд-во «Наука», 208—211.
- Турдаков А. Ф. 1968а. «Вопр. ихтиол.», 8, 253—265.
- Турдаков А. Ф. 1968б. Тезисы докл. конф. по вопр. рыбн. хоз. республик Ср. Азии и Казахстана. Фрунзе, изд-во «Илим», 150—152.
- Турдаков А. Ф. 1968в. В сб.: Ихтиол. и гидробиол. исслед. в Киргизии. Фрунзе, изд-во «Илим», 83—101.
- Турдаков А. Ф. 1969а. Изв. АН Киргиз. ССР, № 4, 61—67.
- Турдаков А. Ф. 1969б. В сб.: Ихтиол. и гидробиол. исслед. в Киргизии. Фрунзе, изд-во «Илим», 71—90.
- Турдаков А. Ф. 1970а. Науч. докл. Высш. школы. Биол. науки, № 2, 20—24.
- Турдаков А. Ф. 1970б. Изв. АН Киргиз. ССР, № 4, 57—62.
- Турдаков А. Ф. 1971а. В сб.: Ихтиол. и гидробиол. исслед. в Киргизии. Фрунзе, изд-во «Илим», в печати.
- Турдаков А. Ф. 1971б. «Онтогенез», 2, 287—294.
- Турдаков А. Ф. 1971в. «Вопр. ихтиол.», 11, 258—270.
- Турдаков А. Ф., Конурбаев А. О. 1966. Искусственное разведение исыккульской форели гегаркуни. Фрунзе, изд-во «Илим».
- Турдаков Ф. А. 1963. Рыбы Киргизии. Фрунзе, Изд-во АН Киргиз. ССР.
- Турдаков Ф. А. 1969. Воспроизведение и отбор. Фрунзе, изд-во «Илим».
- Турдаков Ф. А., Гончаров А. И. 1965. В сб.: Биол. исслед. на оз. Исык-Куль. Фрунзе, изд-во «Илим», 3—26.
- Турдаков Ф. А., Турдаков А. Ф. 1959. Изв. АН Киргиз. ССР, серия биол., 1, № 4, 3—44.
- Тэриан Т. Г. 1942. Бюлл. эксперим. биол. и мед., 14, вып. 3, 82—86.
- Унанян Ю. М., Соин С. Г. 1963. Вестн. Моск. ун-та, серия б. Биол., почвовед., № 4, 25—37.
- Успенская В. 1935. В сб.: Исследования по физ-хим. клетки. М., 87—107.
- Ушаков Б. П. 1963. В сб.: Проблемы цитозкол. животн. М.—Л., 51—61.
- Ушаков Б. П., Амосова И. С., Пашкова И. М., Чернокожева И. С. 1968. «Цитология», 10, 64—75.
- Фалеева Т. И. 1958. Тр. совещ. по физиол. рыб. М., Изд-во АН СССР, 153—157.
- Фалеева Т. И. 1965. В сб.: Биол. значение и функц. детерминация миграц. поведения животных. М.—Л., «Наука», 60—66.
- Фалин Л. И. 1968. Архив анат., гистол и эмбриол., 54, № 2, 3—29.

- Фриц-Ниггли Х. 1961. Радиобиология, ее основы и достижения. М., Гос. изд-во в обл. атомн. науки и техники.
- Чепракова Ю. И. 1966. В сб.: Закономерности динамики численности рыб. М., «Наука», 57—74.
- Цыцугина В. Г. 1969. «Цитолгия», 11, 626—631.
- Черфас Н. Б. 1962. «Вопр. ихтиол.», 2, 104—115.
- Черфас Н. Б. 1966. Тр. ВНИПРХ, 14, 63—82.
- Черфас Н. Б. 1969. В сб.: Генетика, селекция и гибридизация рыб. М., «Наука», 85—98.
- Чичерин Д. С. 1970. «Экология», № 6, 100—101.
- Шергин Н. П. 1967. Биохимия сперматозоидов с.-х. животных. М., «Колос».
- Шилов В. И. 1964. Тр. ВНИРО, 56, 79—104.
- Шкорбатов Г. Л., Гуревич Ж. А., Дейнеко Л. Г. 1970. «Гидро-биол. журн.», 6, 97—101.
- Шмальгаузен И. И. 1947. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. М., изд-во «Сов. наука».
- Шмидтов А. И. 1936. Докл. АН СССР, 3 (12), 89—91.
- Шредер В. Н. 1932. «Биол. журн.», 1, вып. 5—6, 24—29.
- Шредер В. Н. 1936. Там же, 5, вып. 4, 657—689.
- Шредер В. Н. 1940. Изв. АН СССР. Отд. биол. наук, № 3, 426—447.
- Шредер В. Н. 1965. Физиология и биохимия возникновения и регуляция пола у животных. М., «Наука».
- Эдвардс Р. 1970. «Онтогенез», 1, 176—181.
- Энгельгардт В. А. 1945. Изв. АН СССР. Серия биол., № 2, 182—195.
- Энгельгардт В. А., Бурнашева С. А. 1957. «Биохимия», 22, 513—518.
- Юровицкий Ю. Г. «Усп. совр. биол.», 62, 148—160.
- Яковлева И. В. 1949. Тр. Лабор. основ рыбоводства, 2, 167—181.
- Яковлева И. В. 1970. «Журн. эволюц. биохим. и физиол.», 6, 288—294.
- Abderhalden E. 1931. Lehrbuch der physiologischen Chemie. VI-te Aufl., Berlin-Wien, Urban&Schwarzenberg, 852 S.
- Abderhalden E., Gellhorn E. 1923. Pflüger's Arch. Physiol., 199, 437—456.
- Acher R., Chauvet J., Chauvet M. T. 1970. Nature (London), 227, 186—187.
- Adell L., Makris A. 1951. Fertility a. sterility, 2, 459—460.
- Adolphi H. 1905. Anat. Anz., 26, 549—559.
- Adolphi H. 1906a. Anat. Anz., 28, 138—149.
- Adolphi H. 1906b. Anat. Anz., 29, 148—151.
- Aganović M., Vuković T., Kapetanović N. 1966. Ribar. Jugosl., 21, 118—124.
- Agar W. E. 1911. Quart. J. micr. sci., 57, 1—44.
- Agar W. E. 1912. Quart. J. micr. sci., 58, 285—298.
- Ahsan S. N. 1966a. Canad. J. Zool., 44, 149—159.
- Ahsan S. N. 1966b. Canad. J. Zool., 44, 703—717.
- Ahsan S. N. 1966c. Canad. J. Zool., 44, 161—171.
- Ahsan S. N., Hoar W. S. 1963. Canad. J. Zool., 41, 1045—1053.
- Aida T. 1921. Genetics, 6, 554—573.
- Aida T. 1930. Genetics, 15, 1—16.
- Aida T. 1936. Genetics, 21, 136—153.
- Albert A., Lorenz N. 1951. Proc. Soc. exp. Med., N.-Y., 77, 204—205.
- Alexander P., Stacey K. A. 1959. Nature (London), 184, 958—960.
- Alfert M. 1956. J. biophys. biochem. Cytol., 2, 109—114.
- Allen B. M. 1911. J. Morphol., 22, 1—36.

- Alluchon-Gérard M.-J. 1970a. C. r. Acad. sci., **D271**, 1195—1198.
 Alluchon-Gérard M.-J. 1970b. Ann. Univ. et ARERS, 8, N. 2, 39—47.
 Amemiya J., Murayama S. 1931. Proc. Imper. Acad. Japan., **7**, 176—178.
 Amouriq L. 1964. C. r. Acad. sci., **259**, 2701—2702.
 Amouriq L. 1965. C. r. Acad. sci., **260**, 2334—2335.
 Amouriq L. 1967. Rev. compar. Anim., No 4, 83—86.
 Anderson J. M. 1950. Physiol. Zool., **23**, 308—316.
 André J. 1962. J. Ultrastruct. Res., Suppl. 3, 1185.
 Anwand K. 1963. Deutsch. Fisch. Ztg., **10**, 202—207.
 Aoki K., Umeura H. 1970. Endocrinol. jap., **17**, 45—55.
 Arai R. 1964. Bull. Nat. sci. Museum, Tokio, **7**, 295—306.
 Arai R. 1967. Annot. zool. japon., **40**, 1—5.
 Arai R., Shikita M., Tamaoki B. 1964. Gen. compar. Endocrinol., **4**, 68—73.
 Arai R., Tamaoki B. 1967. Gen. compar. Endocrinol., **8**, 305—313.
 Arens. 1924. Fisch. Ztg., **27**, 598. Цит. по Scheuring, 1928.
 Aronson L. R., Clark E. 1952. Amer. Nat., **86**, 161—171.
 Arru A. 1968. Boll. zool., **35**, 421.
 Ashby K. R. 1952. Riv. Biol., **44**, 3—19.
 Ashby K. R. 1957. J. Embriol. exp. Morphol., **5**, 225—250.
 Atz J. M. 1963. Americ. Zool., **3**, 494.
 Atz J. M. 1965. Science, **150**, 789—793.
 Audige I. 1910. Arch. zool. exp. gén., **5**, 275—624.
 Aurich. 1937. Internat. Rev. gesamt. Hydrobiol. u. Hydrograph., **34**, 263—286.
 Austin C. R. 1952. J. Roy. Microscop. Soc., **71**, 397—406.
 Austin C. R. 1969. New Scientist, **43**, 232—234.
 Baccetti B., Dallai R., Giusti F. 1969a. J. Ultrastruct. Res., **29**, 343—349.
 Baccetti B., Dallai R., Rosati F. 1969b. J. Microsc., **8**, 249.
 Baccetti B., Dallai R., Rosati F. 1970. J. Cell. Biol., **44**, 681—682.
 Bacci G., Razzauti A. 1957. Rend. Accad. Naz. Lincei, Cl. sc. fis. mat. nat., Ser. 8, **23**, 181—189.
 Bacci G., Razzauti A. 1958. Nature (London), **181**, 432—433.
 Bachmann F. M. 1914. Biol. Bull. Woods Hole, **26**, 351—366.
 Badami V. C., David A. 1964. Current. Sci., **33**, 310—312.
 Baggerman B. 1957. Arch. Neerl. Zool., **12**, 105—308.
 Baggerman B. 1968. In «Perspectives in endocrinology. Hormones in the Lives of lower Vertebrates». 351—404.
 Bailey R. J. 1936. J. Morphol., **59**, 453—483.
 Balbiani E. G. 1879. Leçons sur la génération des vertébrés. Paris, Rev., Doin, 279 p.
 Baldwin F. M., Goldin H. S. 1939. Proc. Soc. exp. Biol., N.-Y., **42**, 813—819.
 Balfour F. M., Parker W. N. 1882. Phil. Trans Roy. Soc. London, **173**, 359—442.
 Ballowitz E. 1890. Arch. mikrosk. Anat., **36**, 225—290.
 Ballowitz E. 1895. Z. wiss. Zool., **60**, 458—499.
 Ballowitz E. 1915a. Arch. Zellforsch., **14**, 177—184.
 Ballowitz E. 1915b. Arch. Zellforsch., **14**, 185—192.
 Ballowitz E. 1916. Arch. Zellforsch., **14**, 355—358.
 Ball J. N. 1960. In «Hormones in fish». Symp. Zool. Soc. London, **1**, 105—135.

- Ball J. N., Olivereau M., Kallman K. D. 1963. *Nature* (London), **199**, 618—620.
- Bangham A. D. 1961. *Proc. Roy. Soc. London*, **B 155**, 292—305.
- Bara G. 1969. *Gen. comp. endocrinol.*, **13**, 189—200.
- Bargmann W. 1933. *Z. wiss. Biol., Abt. B, Z. Zellforsch. u. mikrosk. Anat.* **18**, 166—191.
- Barigozzi C. 1937. *Atti Soc. Ital., Milano*, **76**, 88—104.
- Barlow G. W. 1962. *Copeia*, No 2, 346—360.
- Barr W. A. 1963. *Gen. compar. Endocrinol.*, **3**, 216—225.
- Barr W. A. 1965. *Oceanography a. mar. Biol. Ann. Rev.*, **3**, 257—298.
- Basu J., Nandi J., Bern H. A. 1965. *J. expl. Zool.*, **59**, 347—353.
- Battaglia F. 1925. *Riv. Biol.*, **7**, 283—296.
- Beard J. 1889. *Proc. Roy. Soc. London*, **46**, 108—118.
- Beard J. 1902a. *Anat. Anz.*, **21**, 50—60.
- Beard J. 1902b. *Anat. Anz.*, **21**, 189—200.
- Beçak W., Beçak M. L., Ohno S. 1966. *Cytogenetics*, **5**, 313—320.
- Bedford J. M. 1966. *J. exp. Zool.*, **163**, 319—329.
- Bedford J. M. 1967. *Nature* (London), **213**, 1097—1099.
- Bellamy A. W. 1922. *Anat. Rec.*, **24**, 419—420.
- Bellamy A. W. 1928. **13**, 226—232.
- Bellamy A. W., Queal M. L. 1951. **36**, 93—107.
- Belsare D. K. 1963. *J. Morphol.*, **113**, 151—160.
- Belsare D. K. 1965a. *J. exp. Zool.*, **158**, 1—7.
- Belsare D. K. 1965b. *Zool. polon.*, **15**, 231—242.
- Belsare D. K. 1966. *J. Morphol.*, **119**, 467—475.
- Belsare D. K. 1967. *Zool. polon.*, **17**, 273—286.
- Bennington N. L. 1936. *J. Morphol.*, **60**, 103—125.
- Berkowitz P. 1938. *Anat. Rec.* **71**, 161—175.
- Berkowitz P. 1941. *J. exp. Zool.*, **87**, 233—240.
- Bern H. A. 1967. *Science*, **158**, 455—462.
- Bern H. A., Nandi J. 1964. In «The Hormones». N.-Y., Acad. Press, **4**, 199—298.
- Bhowmick R. M., Chaudhuri H. 1968. *J. Zool. Soc. India*, **20**, 48—53.
- Billard R. 1968. *C. r. Acad. sci.*, **D 266**, 2287—2290.
- Billard R. 1969a. *Ann. biol. anim., biochim., biophys.*, **9**, 251—271.
- Billard R. 1969b. *C. r. Acad. sci.*, **D 268**, 1856—1859.
- Billard R. 1969c. *Ann. biol. anim., biochim., biophys.*, **9**, 307—313.
- Billard R. 1970a. *Ann. biol. anim., biochim., biophys.*, **10**, 37—50.
- Billard R. 1970b. *Ann. biol. anim., biochim., biophys.*, **10**, 493—510.
- Billenstein D. C. 1963. *Z. Zellforsch.*, **59**, 507—512.
- Bishop D. W. 1958. *Bios* (Mt. Vernon, Iowa), **29**, 73—81.
- Bishop D. W. 1961. In «Sex and internal secretion». Baltimore, Williams & Wilkins Co., 707—796.
- Bishop D. W. 1962. *Physiol. Rev.*, **42**, 1—59.
- Bishop D. W., Hoffmann-Berling H. 1959. *J. cell. comp. Physiol.*, **53**, 445—466.
- Blackshaw A. W. 1953. *J. gen. Physiol.*, **36**, 449—462.
- Blanc N., Abraham M. 1968. *C. r. Acad. sci.*, **D 267**, 958—961.
- Blanc N., Abraham M. 1970. *Gen. compar. Endocrinol.*, **14**, 184—197.
- Blandau R. I., Rumery R. E. 1964. *Fertility a. Sterility*, **15**, 570—571.
- Blaxter J. H. 1955. *Mar. Res. Scot.*, No 3, 1—12.
- Bles E. J. 1897. *Proc. Roy. Soc. London*, **B 62**. Цит. по Broek, 1933.
- Blüm V., Fiedler K. 1964. *Naturwissenschaften*, **51**, H. 6, 149—150.
- Bock F. 1928. *Z. wiss. Zool.*, **131**, 645—710.
- Boëtius I., Boëtius J. 1967. *Medd. Danmarks Fisk.—og Havundersog*, **4**, 339—405.

- Bogatu D, 1961. Bul. Inst. cercetari si proiect. piscic., 20, N 4, 37—42.
- Bogatu D., Selin M. 1966. Lucrari stiint. Inst. politechn. Galati, 2, 399—403.
- Böhi U. 1903/1904. Morphol. Jahrb., 32, 505—586.
- Boisseau J. P. 1969. Colloq. internat. Centre nat. rech., sci., No 177, 205—214.
- Boisson C. 1963. Annals Fac. Sci. Dakar, 10, 43—72.
- Boisson C., Mattei X. 1965 (1966). C. r. soc. Biol., 159, 2247—2249.
- Boisson C., Mattei C., Mattei X. 1967a. Bull. Inst. fondam. Afrique Noire, Ser. A, No 3, 1097—1121.
- Boisson C., Mattei X., Mattei C. 1967b. C. r. Acad. sci., Paris, D 264, 2909—2912.
- Bolin R. L. 1941. Stanford Ichthyol. Bull., 2, 73—82.
- Bonsdorff C.-H., Telkkä A. 1965. Z. Zellforsch., 66, 643—648.
- Borcea I. 1906. Archs Zool. expér. gén., IV-e Sér., 4, 199—484.
- Botte V., Buonano C., Chieffi G. 1964. Instituto Zool. Anatom. comparata, 31, 461—470.
- Botte V., Chieffi G., Stanley H. P. 1962/1963. Pubbl. Staz. zool. Napoli, 33, 224—242.
- Bradfield J. R. 1955. Symp. Soc. exp. Biol., 9, 306—334.
- Branham J. M. 1969. J. reproduct. a. Fertility, 18, 97—105.
- Breider H. 1935a. Z. induct. Abstamm.—u. Vererb. Lehre, 68, 265—299.
- Breider H. 1935b. Z. wissenschaft. Zool., 146, 383—416.
- Breider H. 1936. Zool. Anz., 114, 113—119.
- Breider C. M., Coates C. W. 1935. Zoologica, 19, 187—207.
- Breland O. P., Gassner G., Riess R. W., Biesele J. J. 1966. Canad. J. Genet. Cytol., 8, 759.
- Bretherton F. R., Rothschild L. 1961. Proc. Roy. Soc. London, 153, 490—502.
- Bretschneider L. H., de Wit J. J. D. 1947. Sexual endocrinology of non-mammalian vertebrates. N.-Y., Elsevier publ. Co., 146 p.
- Bridge T. W. 1932. Cambridge natural history. London, Macmillan & Co., 7, 397—420. Цит. по Камалавени, 1961.
- Brock J. 1878. Gegenbauer's Morphol. Jahrb., 4, 505—572.
- Brock J. 1881. Mitt. zool. Stat. Neapel., 2, 425—494.
- Broek A. J. van der. 1933. Urogenitalsystem. Zweiter Teil: Geschlechtsorgane. I. Gonaden und Ausführungsgänge. In «Handb. vergl. Anat. der Wirbeltiere», v. Bolk-Lubosch, VI, Berlin-Wien, Urban & Schwarzenberg, 1—154.
- Broek A. J. P. van der, Oordt G. J. van, Hirsch G. C. 1938. In. «Handb. vergl. Anatomie» v. Bolk-Lubosch. Berlin-Wien, Urban & Schwarzenberg, V, 683—854.
- Brokaw C. J. 1966. J. exp. Biol., 45, 113—139.
- Bruch E. 1860. Etude sur l'appareil de la génération chez les Sélaciens. Inaugural-Diss., Strasbourg, Цит. по Broek, 1933.
- Bruslé J. 1970. Symbioses, 2, 189—200.
- Buchmann H. 1940. Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog. d. Tiere, 66, 191—262.
- Budgett J. S. 1901. Trans. Zool. Soc. London, 15, 323—338.
- Bullough W. S. 1939. Proc. Zool. Soc. London, A 109, 79—102.
- Bullough W. S. 1940. Proc. Zool. Soc. London, A 110, 149—157.
- Bullough W. S. 1942. J. Endocrin., 3, 211—219.
- Bullough W. S. 1951. Vertebrate sexual cycles. London—N.-Y., Methuen & Co., Wiley & Sons, 117 p.
- Burchard J. E. 1965. Z. Tierpsychol., 22, 150—162.
- Burger J. W. 1939. Biol. Bull. Woods Hole, 77, 96—103.
- Burger J. W. 1941. Biol. Bull. Woods Hole, 80, 31—36.

- Burger J. W. 1942. Biol. Bull. Woods Hole, **82**, 233—243.
- Burger J. W. 1949. The Wilson Bull., **61**, 211—230.
- Burlend T. H. 1910. Proc. Zool. Soc. London, 510—534.
- Burzawa-Gérard E. 1969. Colloq. internat. Centre nat. rech. sci., No 177, 351—355.
- Burzawa-Gérard E., Fontaine Y. A. 1965. Gen. and Comp. Endocrinol., **5**, 87—95.
- Burzawa-Gérard E., Fontaine Y. A. 1966. Ann. Endocrinol. (Paris), Suppl., 305—309.
- Buther A. D. 1944. Austral. J. Sci., **7**, 23—25.
- Butler D. G., Donaldson E. M., Clarke W. C. 1969. Gen. compar. Endocrinol., **12**, 173—176.
- Caloianu-Iordachel M. 1965. Studii si cercet. biol., Ser. zool., **17**, 129—133.
- Capmartin J. C., Quillier R., Secondat M. 1968. C. r. soc. biol., **161**, 1449—1452.
- Carlson F. D. 1959. In: «Proc. of the First Nat. Biophys. Conf. The Biophys. Soc. Columbus, Ohio», 443—449.
- Cartier D. M. 1967. Naturaliste Canad., **94**, No 4, 381—387.
- Cavolini P. 1792. Abhandlung über die Erzeugung der Fische und der Krebse. Berlin, 192 S. Цит. по Reinboth, 1962.
- Cédard L., Fontaine M. 1963. C. r. Acad. sci., **257**, 3095—3097.
- Champy C. 1921. C. r. Ass. Anat., Paris, **16**, 165—170.
- Champy C. 1924. Caractères sexuels considérés phénomènes de développement et dans leurs rapports avec l'hormone sexuelle. Libr. Octave Doin, Caston doin Edit., Paris. Цит. по Кулаев, 1927.
- Champy C., Gley P. 1922. Bull. Soc. Zool. Fran., **47**, 199—208. Цит. по Stanlev et al., 1965.
- Chan S. T., Phillips J. G. 1967a. J. Zool., **151**, 129—141.
- Chan S. T., Phillips J. G. 1967b. J. Zool., **152**, 31—41.
- Chan S. T., Phillips J. G. 1969. Gen. compar. Endocrinol., **12**, 619—636.
- Chan S. T., Wright A., Phillips J. G. 1967. J. Zool., **153**, 527—539.
- Chase M. D., Geschwind I. I., Bern H. A. 1957. Proc. Soc. exp. Biol. Med., **94**, 680—683.
- Chavin W. 1956a. J. exp. Zool., **133**, 1—45.
- Chavin W. 1956b. J. exp. Zool., **133**, 259—279.
- Chavin W., Olivereau M., Bouwman B. N. 1962. Amer. Zool., **2**, 512.
- Chen T. R., Ebeling A. W. 1966. Chromosoma, **18**, 88—96.
- Chen T. R., Ebeling A. W. 1968. Copeia, No 1, 70—75.
- Chen T. R., Ruddle F. H. 1970. Chromosoma, **29**, 255—267.
- Chieffi G. 1949. Pubbl. Staz. Zool., Napoli, **22**, 57—78.
- Chieffi G. 1952. Pubbl. Staz. Zool., Napoli, **23**, 186—200.
- Chieffi G. 1954. Pubbl. Staz. Zool., Napoli, **25**, 477—498.
- Chieffi G. 1962a. Boll. Zool., **29**, 149—196.
- Chieffi G. 1962b. Gen. and Compar. Endocrinol., Suppl., **1**, 275—285.
- Chieffi G. 1967. In: «Sharks, Skates and Rays». Ed. by Gilbert P. W., R. F. Matthewson, D. P. Rall, Baltimore, Maryland. The J. Hopkins Press.
- Chieffi G., Botte V. 1963. Nature (London), **200**, 793—794.
- Chieffi G., Botte V. 1964. Boll. zool., **31**, 471—475.
- Chieffi G., Della Corte F., Botte V. 1961/1962. Boll. zool., **28**, 211—217.
- Chieffi G., Lupo C. 1961. Nature (London), **190**, 169—170.
- Christensen A. K., Mason N. R. 1965. Endocrinology, **76**, 646—656.
- Clark E. 1959. Science, **129**, 215—216.

- Clark E. 1965. *Natur. History*, **74**, No 6, 23—25.
- Clark E., Aronson L. R. 1951. *Zoologica*, **36**, 44—46.
- Clark E., Aronson L. R., Gordon M. 1948. *Anat. Rec.*, **101**, 692.
- Clark E., Aronson L. R., Gordon M. 1949. *Anat. Rec.*, **105**, 26—27.
- Clark E., Aronson L. R., Gordon M. 1954. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **103**, Art. 2, 141—225.
- Clark E., Kamrin R. P. 1951. *Amer. Mus. Novitates*, No 1509, 1—14. Цит. по Clark et al., 1954.
- Clarke E. W., Rothschild L. 1957. *Proc. Roy. Soc., London*, **B 143**, 316—331.
- Clemens H. P., Ciereszko L. S., Shoemaker J. D., Grant F. B. 1964. *Gen. compar. Endocrinol.*, **4**, 503—507.
- Clemens H. P., Grant F. B. 1964. *Zoologia (USA)*, **49**, No 4, 193—210.
- Clemens H. P., Grant F. B. 1965. *Copeia*, No 2, 174—177.
- Clemens H. P., Hill L. G. 1969. *Progressiv Fish-Culturist*, **31**, 26.
- Clemens H. P., McDermitt C., Inslee T. 1966. *Copeia*, No 2, 280—284.
- Clemens H. P., Reed C. A. 1967. *J. Morphol.*, **122**, 131—137.
- Clemens H. P., Waynon J. W. 1964. *Copeia*, No 2, 389—398.
- Cohen H. 1946. *Zoologica*, **31**, Pt. 3, 121—127.
- Collenot G., Ozon R. 1964/1965. *Bull. Soc. zool. France*, **89**, 577—587.
- Collenot G. 1969a. *Cahiers biol. marine*, **10**, 309—323.
- Collenot G. 1969b. *Ann. embryol. et morphogen.*, **2**, 461—477.
- Collier A. 1936. *Copeia*, No 1, 45—53.
- Colloque sur la différenciation sexuelle chez les vertébrés. 1950. *Arch. Anat. Micr.*, **39**, 179—644.
- Colombo L. 1965/1966. *Biol. Zool.*, **32**, 1163—1173.
- Cook A. H., Elvidge J. A. 1951. *Proc. Roy. Soc. London*, **B 138**, 97—114.
- Costa O. G. 1850. *Chimaeridei*. In O. G. Costa «Fauna del regno di Napoli». Napoli, Azzolino, 21—30. Цит. по Stanley, 1963.
- Coujard R. 1941a. *C. r. soc. biol.*, **135**, 371—373.
- Coujard R. 1941b. *C. r. soc. biol.*, **135**, 570—574.
- Coujard R., Champy C. 1945. *C. r. soc. biol. Paris*, **135**, 681—683.
- Courrier R. 1921a. *C. r. soc. biol. Paris*, **85**, 486—488.
- Courrier R. 1921b. *C. r. soc. biol. Paris*, **85**, 939—941.
- Courrier R. 1921c. *C. r. Acad. sci., Paris*, **172**, 1316.
- Courrier R. 1922a. *Arch. Anat., Hist. Embryol., Strassb.*, **2**, 115.
- Courrier R. 1922b. *C. r. Acad. sci., Paris*, **174**, 70—72.
- Craig-Bennett A. 1931. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, **B 219**, 197—280.
- Cucchi C. 1969. *Ann. Univ. Ferrara, Sez. 13*, **2**, N 9, 65—70.
- Daftari S., Das S. M. 1966. *Ichthyologica*, **5**, 5—28.
- Dalela R. C. 1967. *Vestn. Cescosl. spolec. zool.*, **31**, 15—21.
- Dan J. C. 1950. *Biol. Bull. Woods Hole*, **99**, 399—411.
- Dan K. 1933. *J. Cell. compar. Physiol.*, **3**, 477—492.
- Dan K. 1934. *Biol. Bull. Woods Hole*, **66**, 247—256.
- D'Ancona U. 1940/1941. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **18**, 313—336.
- D'Ancona U. 1943. *Arch. Oceanogr. Limnol.*, **3**, 159—269.
- D'Ancona U. 1944. *Atti. R. Ist. Veneto, Sci. Lett.*, **103**, 457. Цит. по Салеховой, 1965.
- D'Ancona U. 1945. *Nature (London)*, **156**, 603—604.
- D'Ancona U. 1948. *Boll. Zool.*, **15**, 65—69.
- D'Ancona U. 1949a. *Arch. Oceanogr. Limnol.*, **6**, 97—163.
- D'Ancona U. 1949b. *Boll. Soc. Ital. Biol. Sperim.*, **25**, 654—655.
- D'Ancona U. 1949c. *Experientia*, **5**, 381—389.

- D'Ancona U. 1949d. *Nova Thalassia*, Venezia, 1, 3—15.
- D'Ancona U. 1950a. *Arch. anat. Micr.*, 39, 274—294.
- D'Ancona U. 1950b. *Arch. Oceanogr. Limnol.*, 6, 97.
- D'Ancona U. 1955. *Arch. Ital. Anat. embr.*, 60, 184—200.
- D'Ancona U. 1956a. *Bull. Soc. Zool. France*, 81, 219—229.
- D'Ancona U. 1956b. *L'année Biol.*, 32, 89—99.
- D'Ancona U. 1956c. *Proc. 14 Internat. Congr. Zool., Copenhagen, 1953.*
Copenhagen, Danish sci. Press, 237—239.
- D'Ancona U. 1957. *Arch. Oceanogr. Limnol.*, 11, 69—111.
- D'Ancona U. 1960. *Revista de Biol.*, 53. Цит. по Перцову, 1966.
- Daniel J. F. 1934. *The elasmobranch fishes.* 3rd ed. California, Berkeley, 332p.
- Dantschakoff V. 1935. *C. r. Acad. sci., Paris*, 200, 1983—1985.
- Dantschakoff V. 1941. *Der Aufbau des Geschlechtes beim höheren Wirbeltiere.* Jena. Цит. по Салеховой, 1965.
- Davey K. G. 1960. *Canad. J. Zool.*, 38, 39—45.
- Davidson P. 1918. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 18, 151—170.
- De Felice D. A., Rasch E. M. 1969. *J. exp. Zool.*, 171, 191—207.
- Delezenne C. 1905. *Compt. rend. soc. biol.*, 59, 478—480.
- Della Corte F. 1961. *Arch. Zool.*, 46, 227—271.
- Della Corte F., Botte V., Chieffi G. 1961. *Atti soc. pelorit. sci. fis. mat. nat.*, 7, 393—397.
- Della Corte F., Chieffi G. 1961a. *Boll. Zool.*, 28, 219—225.
- Della Corte F., Chieffi G. 1961b. *Arch. Ital. Anat. Embriol.*, 66, 313—339.
- Delrio G., Botte V., Chieffi G. 1965. *Boll. zool.*, 32, 199—205.
- De Roche S. E. 1969. *Progress. Fish-Culturist*, 31, 109—113.
- Dildine G. C. 1936. *J. Morphol.*, 60, 261—277.
- Disselhorst R. 1904. In Oppel A. «Lehrbuch der vergleichenden mikroskop. Anat. der Wirbeltiere». Jena, G. Fischer, 1—432.
- Dodd J. M. 1955. *Mem. Soc. Endocrinol.*, 4, 166—187.
- Dodd J. M. 1960. In Marshall's «Physiology of reproduction». London, Longmans Green, 147—582.
- Dodd J. M., Evannett P. J., Goddard C. K. 1960. *Sympos. Zool. Soc. London*, No 1, 77—103.
- Dodd J. M., Wiebe J. P. 1968. *Arch. Anat., Histol. Embryol.*, 51, 155—174.
- Dodds G. S. 1910. *J. Morphol.*, 21, 563—611.
- Dragotoiu C. 1963. *Trav. Muséum Hist. nat. «Gr. Antipa»*, 4, 325—338.
- Dreyer N. B. 1925. *Naunyn-Schmiedeberg's Arch. exper. Pathol. Pharmacol.* 105, 54—57.
- Duesberg J. 1918. *Amer. J. Anat.*, 23, 133—153.
- Duffosse A. 1856. *Ann. sci. nat., Paris, sér.* 4. *Zool.*, 5, 295—332.
- Duijn C. van. 1967. *Ann. biol. anim., biochim., biophys.*, 7, 331—342.
- Duijn C. van, Liepor J. H. van. 1966. *Nature (London)*, 211, 1313—1315.
- Dukelow W. R., Chenroff H. N., Williams W. L. 1966. *Proc. Soc. exp. Biol. a. Med.*, 121, 396—398.
- Dyk V. 1953. *Sb. Vysoké školy zeměd. a lesnické fak. Brno, CSR*, 1—5.
- Dyk V. 1956. *Veterin. časop. Vydav. Slovenskej Akad. vied, Rocn.* 5, c. 1, 59—60.
- Dyk V., Lucký Z. 1954. *Sb. Českosl. Akad. zeměd. ved.*, 27, c. 2—3.
- Dyk V., Lucký Z. 1956. *Sb. Českosl. Akad. zeměd. ved.*, 29, c. 4, 283—290.
- Dzwilllo M. 1962. *Verhandl. Deutsch. zool. Ges.*, 152—159.
- Eberhardt K. 1943. *Z. induct. Abstamm. Vererb.-lere*, 81. Цит. по Макеевой и Никольскому, 1965.

- Ebert J. D. 1965. *Interacting systems in development*. N.-Y.—London, Holt, Rinehart a. Winston. Перевод: Дж. Иберг. Взаимодействующие системы в развитии. М., изд-во «Мир», 1968, 192.
- Eckstein B., Eylath U. 1968. *Compar. Biochem. a. Physiol.*, **25**, 207—212.
- Edwards H. M. 1842. *Ann. sci. nat.*, **18**, 321—350.
- Eeckhoudt J. P. van den. 1947. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, **77**, 83—89.
- Egami N. 1956. *Ann. Zool. japon.*, **29**. Цит. по Юровицкому, 1966.
- Egami N. 1959. *J. Fac. sci. Univ. Tokyo*, Ser. 4, **8**, 521—538.
- Egami N. 1960. *J. Fac. sci. Univ. Tokyo*, Ser. 4, **9**, 67—100.
- Egami N., Hyodo-Taguchi Y. 1967. *Exp. Cell. Res.*, **47**, 665—667.
- Egami N., Hyodo-Taguchi Y. 1969. *Copeia*, No 1, 195—196.
- Egami N., Ishii S. 1962. *Gen. compar. Endocrinol.*, Suppl. **1**, 248—253.
- Eggert B. 1931. *Z. wiss. Zool.*, **139**, 249—258.
- Eggert B. 1933. *Z. wiss. Zool.*, **144**, 402—420.
- Eigenmann C. H. 1891. *J. Morphol.*, **5**, 481—492.
- Eik-Nes K. B. 1964. *Physiol. Rev.*, **44**, 609—630.
- Ellis W. G. Jones J. W. 1939. *J. exp. Biol.*, **16**, 530—534.
- Emmart E. W., Mossakowski M. J. 1967. *Gen. a. compar. Endocrinol.*, **9**, 391—400.
- Emmart E. W., Mossakowski M. J. 1970. *Gen. a. compar. Endocrinol.*, **14**, 517—523.
- Emmart E. W., Pickford G. E., Wilhelmi A. E. 1966. *Gen. compar. Endocrinol.*, **7**, 571—583.
- Emmens C. W., Swyer G. I. M. 1948. *J. gen. Physiol.*, **32**, 121—138.
- Essenberg J. M. 1923. *Biol. Bull. Woods Hole*, **45**, 46—96.
- Everett J. W. 1970. *Colloq. Internat. CNRS*, N. 172, 387—403.
- Eversole W. J. 1939. *Endocrinol.*, **25**, 328—330.
- Eversole W. J. 1941. *Endocrinol.*, **28**, 603—610.
- Fabricius E. 1950. *Inst. Fresh-water Res. Drottningholm*, Ann. Rept, f. 1949, 57—99.
- Fabricius E. 1951. *Inst. Fresh-water Res. Drottningholm*, Ann. Rept, f. 1950, 43—48.
- Fabricius E. 1953. *Inst. Fresh-water Res. Drottningholm*, Ann. Rept, No 34, 14—48.
- Fabricius E. 1959. *Zoologisk Revy*, **21**, 17—26.
- Fabricius E., Gustafson K.-J. 1955. *Inst. Fresh-water Res. Drottningholm*, Rept, No 36, 76—103.
- Fabricius E., Gustafson K.-J. 1958. *Inst. Fresh-water Res. Drottningholm*, Rept, No 39, 23—54.
- Fantin A. M. 1962/1963. *Monit. zool. Ital.*, **70—71**, 301—312.
- Farner D. S. 1961. *Ann. Rev. Physiol.*, **23**, 71—96.
- Fawcett D. W. 1970. *Biol. Reprod.*, Suppl. **2**, 90—127.
- Fawcett D. W., Ito S., Slaughterback S. 1959. *J. Biophys. bioch. Cytol.*, **5**, 453—460.
- Fawcett D. W., Phillips D. M. 1969. *J. Reproduct. a. Fertility*, Suppl. **6**, 405—418.
- Fedorow V. 1907. *Anat. Anz.*, **31**, 219—223.
- Felix K. 1955. *Amer. Sci.*, **43**, 431—449.
- Felix K. 1960. *Adv. protein. Chemistry*, **15**, 1—56.
- Felix K., Fischer H., Krekels A., Mohr R. 1951. *Hoppe-Seyler's Z. physiol. Chem.*, **289**, 10—19.
- Felix K., Krekels A., Lehmann H. 1958. *Hoppe-seyler's. Z. physiol. Chem.*, **312**, 57—67.

- Felix M. 1904. In Oskar Hertwig's «Handb. d. vergleich. u. exp. Entwicklungsgeschichte d. Wirbeltiere». Цит. по Broek u. a., 1938.
- Felix M. 1906. In «Handb. d. vergl. u. exp. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere». 3, Jena, 706 S.
- Fenwick J. C. 1970. Gen. compar. Endocrinol., 14, 86—97.
- Fernholm B., Olsson R. 1969. Gen. compar. Endocrinol., 13, 336—356.
- Fiedler K. 1962. Zool. Jahrb., Abt. allg. Zoöl. u. Physiol. d. Tiere, 69, 609—620.
- Fink B. D., Haydon G. B. 1960. Copeia, No 4, 319—322.
- Fischer H., Hug A., Lippert W. 1952. Chromosoma, 5, 69—80.
- Fishelson L. 1970. Nature (London), 227, 90—91.
- Fletcher G. L., Hardy D. C., Idler D. R. 1969. Endocrinology, 85, 552—560.
- Foley J. O. 1926. Biol. Bull. Woods Hole, 50, 117—147.
- Foley J. O. 1927. Anat. Rec., 35, 379—399.
- Follenius E. 1953. Bull. Biol., 87, 68—91.
- Follenius E. 1964a. In «Electron Microscopy 1964. Vol. B». Prague, Czechosl. Acad. sci., 259—260.
- Follenius E. 1964b. C. r. Acad. sci., Paris, 259, 228—230.
- Follenius E. 1968. Gen. a. compar. Endocrinol., 11, 198—219.
- Follenius E. 1970. Z. Zellforsch., 106, 61—68.
- Fontaine M. 1953. Bull. Biol., 87, 68—91.
- Fontaine M., Leloup-Hatey J. 1959. J. Physiol., 51, 468—469.
- Fontaine Y., Gerard E. 1963. C. r. Acad. Sci., Paris, 256, 5634—5637.
- Fowler H. W. 1906. Ann. Rep. N. J. State Mus., 1905, pt. 2, 35—477.
- Franzén A. 1956. Zool. Bidr. Uppsala, 31, 355—482.
- Fraser-Brunner A. 1947. The guppy. An «Aquarist» Booklet. Engl. Buckley Press, Ltd., 14 p.
- Fratini L. 1953. Pubbl. Staz. zool. Napoli, 24, 201—216.
- Frederick J. N. 1941. Ann. Rec., 81, Suppl., 27.
- Frighbourgh J. H., McClendon D. E., Soloff B. L. 1970. Copeia, No 2, 874—279.
- Friderick-Freska H. 1932. Z. wiss. Zool., Abt. A, 141, 52—142.
- Friedman M. H. 1935. J. Biol. Board Canad., 1, 261.
- Friess E. 1933. Roux Arch. Entwickl.-mech. Organismen, 129, 255—355.
- Fujimura W., Harutsugu M., Nishiki T., Ito K. 1956. J. Nara Med. Assoc., 7, 122—124.
- Furieri P. 1962. Boll. soc. Ital. biol. sperim., 38, 1030—1032.
- Gallien L. 1937. C. r. Acad. sci., Paris, 205, 375—377.
- Gallien L. 1938. Bull. Biol., 70, 270—296.
- Gamo H. 1961. Japan J. Zool., 13, 101—116.
- Gandolfi G. 1969. Monit. zool. Ital., 3, 89—98.
- Garman S. 1895. Amer Naturalist, 29, 1012—1014.
- Gaschott O. 1925. Arch. Hydrobiol., Suppl. 4, 441—478.
- Gegenbaur C. 1870. Jenaische Z. Med. u. Naturwiss., 5, 448—456.
- Geiser S. W. 1922. Anat. Rec., 23, 104—105.
- Geiser S. W. 1924. Biol. Bull. Woods Hole, 47, 175—212.
- Gellhorn E. 1920. Pflüger's Arch., 185. Цит. по Scheuring, 1924.
- Gellhorn E. 1922. Pflüger's Arch., 199. Цит. по Scheuring, 1924.
- Gerchardt U. 1933. In Bolk-Lubosch's «Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere». 6. Berlin, Wien, Urban & Schwarzenberg, 563—684.
- Ghosh A., Kar A. B. 1952. Proc. Zool. Soc. Bengal, 5, 29—51.
- Giacomini E. 1896. Ric. Labor. anat. norm. Univ. Roma, 5, 221—274. Цит. по Stanley, 1963.

- Gibbons I. R. 1962. «In «Electron microscopy». Fifth internat. Congr. electron microsc. in Philadelphia. Acad. Press, 2, M-2.
- Gilbert P. W. 1943. *J. Morphol.*, **73**, 507—528.
- Gilbert P. W. 1958. *Anat. Rec.*, **130**, 411.
- Gilbert P. W., Heath G. W. 1955. *Anat. Rec.*, **121**, 433.
- Gilbert P. W., Matthews J. W. P., Ralf D. P. 1967. *Sharks, skates and rays*. Baltimore, J. Hopkins Press, 624 p.
- Gledhill B. L., Gledhill M. P., Rigler R. J., Ringertz N. R. 1966. *Exp. Cell Res.*, **41**, 652—665.
- Goldschmidt R. 1931. *Die sexuellen Zwischenstufen*. Berlin, J. Springer Verl., 528 S.
- Goldsmith E. D., Nigrell F., Gordon A. S., Charipper H. A., Gordon M. 1944. *Endocrinology*, **35**, 132—134.
- Gokhale S. V. 1957. *Indian J. Fish.*, **4**, 92—122.
- Gondos B., Zamboni L. 1969. *Fertility a. Sterility*, **20**, 176—189.
- Gondos B., Zemanis R. 1970. *J. Morphol.*, **131**, 431—446.
- Goodrich H. B., Dee J. E., Flynn C. M., Mercer R. M. 1934. *Biol. Bull. Woods Hole*, **67**, 83—96.
- Gordon M. 1946a. *Anat. Rec.*, **94**, 348.
- Gordon M. 1946b. *J. Hered.*, **37**, 307—320.
- Gordon M. 1946c. *Rec. Genetic Soc. Amer.*, **15**, 51—52.
- Gordon M. 1947. *Genetics*, **32**, 8—17.
- Gordon M. 1950. In Farris's «Care a. breeding of laboratory anim.», N.-Y., J. Wiley a. Sons, 345—449.
- Gordon M. 1951. *Zoologica*, **36**, 127—134.
- Gordon M., Aronowitz O. 1951. *Zoologica*, **36**, 147—152.
- Gottfried H., Chieffi G. 1967. *J. Endocrinol.*, **37**, 99—100.
- Gottfried H., Mülle P. J. van. 1967. *Acta Encrinol.*, **56**, 1—15.
- Grajcer D., Idler D. R. 1963. *Canad. J. Biochem. Physiol.*, **41**, 23—30.
- Grasse P.-P., Tuzet O. 1932. *C. r. Soc. Biol., Paris*, **3**, 279—282.
- Gray J. 1920. *Quart. J. Microsc. Sci.*, **64**, 345—371.
- Gray J. 1922. *Proc. Roy. Soc. London*, **93**, 104—121.
- Gray J. 1928. *Brit. J. exp. Biol.*, **5**, 337—344.
- Graybill J. R., Harton H. F. 1969. *J. Fish. Res. Board Canada*, **26**, 1400—1404.
- Grobstein C. 1947. *J. exper. Zool.*, **106**, 331—344.
- Gunstrom G. K. 1968. *Progress. Fish-Culturist*, **30**, 23—25.
- Gutherz E. J. 1969. *Copeia*, No 2, 352—356.
- Habekovic D., Fijan N. 1962. *Ribar. Jugosl.*, No 1, 12—15.
- Haempel O. 1913. In M. Herzheimer's «Handb. d. Biologie d. Wirbeltiere». Stuttgart.
- Haffe K. 1970. *Adv. Morphogenesis. Vol. 8*. N.-Y.—London, 285—306.
- Hagen F. 1936. *Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontogen. d. Tiere*, **61**, 467—538.
- Haller B. 1908. *Jenaische Z. Naturwiss.*, **43**, 729—801.
- Hallmann E. 1840. *Arch. Anat. Physiol. wiss. Med.*, 1840, 467—474.
- Halser A. D., Meyer R. K., Field H. M. 1939. *Endocrinology*, **25**, 978—983.
- Hámor T. 1966. *Allatt. közl.*, **53**, 63—68.
- Hann H. W. 1927. *J. Morphol. Physiol.*, **43**, 427—498.
- Hann H. W. 1930. *J. Morphol. Physiol.*, **50**, 393—411.
- Hardisty M. W. 1967. *Biol. Revs Cambridge Philos. Soc.*, **42**, 265—283.
- Harrington R. W. 1950. *Copeia*, No 4, 304—311.
- Harrington R. W. 1956. *J. exp. Zool.*, **131**, 203—223.
- Harrington R. W. 1957. *J. exp. Zool.*, **135**, 529—556.
- Harrington R. W. 1959. In ed. by R. B. Withrow «Photoperiodism a.

- related phenom. in plants a. animals». Washington, Amer. Ass. Adv. Sci. Publ., 651—667.
- Harrington R. W. 1968. *Physiol. Zoöl.*, **41**, 447—460.
- Harrington R. W., Kallman K. D. 1968. *Amer. Naturalist*, **102**, 337—343.
- Hartmann M., Medem F., Kuhn R. von, Bielig H.-J. 1947a. *Z. Naturforsch.* **2**, H. 9/10, 330—349.
- Hartmann M., Medem F., Kuhn R. von, Bielig H.-J. 1947b. *Naturwissenschaften*, **34**, 25—26.
- Hartmann M., Schartau O. 1939. *Biol. Zbl.*, **59**, 571—587.
- Haskins C. P., Haskins E. F. 1949. *Evolution*, **3**, 160—169.
- Havelka S., Janovsky V., Hanzal J. 1956. *Sb. Ceskosl. Akad. zemed. ved. Rada zivoc pyroba*, 4. Перевод: Хавелка С., Яновский В., Ханзел И. 1959. *Рыбн. пром. за рубежом*. М., изд-во «Рыб. хоз.», 1—16.
- Hayashi I. 1969. *Jap. J. Ichthyol.*, **16**, 68—73.
- Haywood C. 1925. *J. gen. Physiol.*, **7**, 693—697.
- Hayes F. R., Darcy D. A., Sullivan C. M. 1946. *J. biol. Chem.*, **163**, 621—631.
- Hazzard T. P., Eddy R. E. 1951. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, **80**, 158—162.
- Heath G. W. 1956. *Anat. Rec.*, **135**, 562 Abstr.
- Heath G. W. 1960. *Cornell. Univ. Diss. Abstr.*, 21. Цит. по Botte et al. 1962/1963.
- Heller C. G., Clermont Y. 1963. *Science*, **140**, 184—185.
- Hemens J. 1966. *Behaviour*, **27**, 290—315.
- Henderson N. E. 1962. *Canad. J. Zool.*, **40**, 631—642.
- Henderson N. E. 1963a. *J. Fish. Res. Board Canada*, **20**, 859—897.
- Henderson N. E. 1963b. *J. Fish. Res. Board Canada*, **20**, 899—908.
- Henderson N. E. 1967. *J. Fish. Res. Board Canada*, **24**, 447—449.
- Henderson N. E. 1969. *Gen. compar. Endocrinol.*, **12**, 148—153.
- Henn A. W. 1916. *Ann. Carnegie Mus.*, **10**, 93—142.
- Hermann G. 1882. *J. Anat. Physiol.*, **18**, 373—432. Цит. по Stanley, 1966.
- Hess W. N. 1918. *Anat. Rec.*, **14**. Цит. по Broek u. a., 1938.
- Heyl H. L. 1970. *Gen. compar. Endocrinol.*, **14**, 43—52.
- Hickling C. F. 1960. *J. Genetics*, **57**, 1—10.
- Hirokawa W. 1909. *Biochem. Z.*, **19**, 291—309.
- Hishida T.-O. 1964. *Embriologia*, **8**, 234—246.
- Hishida T.-O. 1965. *Gen. compar. Endocrinol.*, **5**, 137—144.
- Hishida T.-O., Kawamoto N. 1970. *J. exp. Zool.*, **173**, 279—283.
- Hitotsumachi S., Sasaki M., Ojima Y. 1969. *Zool.*, **44**, 157—161.
- Hoar W. S. 1951. In Hoar's et al. «Some aspects of the physiology of fish». Toronto Univ. Publ. Ont. Fish. Res. Lab., **71**, ser. 59, Biol., 1—51.
- Hoar W. S. 1957. In ed. by M. E. Brown «The Physiology of fishes». N.-Y., Acad. Press, V. 1, 245—285.
- Hoar W. S. 1959. In ed. by A. Gorbman «Comparat. endocrinol.», N.-Y., London, J. Wiley & Sons, 1—127.
- Hoar W. S. 1962. *Anim. behaviour*, **10**, 247.
- Hoar W. S. 1965. «An. Rev. Physiol. Vol. 27», Palo Alto California, Ann. Revs, 51—70.
- Hoar W. S. 1966. In ed. by Harris G. W. a. Donovan T. B. «The pituitary gland». Vol. 1 — Anterior pituitary». London, Butterworths, 242—294.
- Höber R. 1924. «Die physikalische Chemie d. Zelle u. d. Dewebe». 5 Aufl., Leipzig—Berlin.
- Hochman L., Penaz M. 1970. *Zool. listy*, **19**, 281—292.
- Hoffmann C. K. 1886. *Z. wiss. Zool.*, **44**, 570—643.
- Hoffmann J. C. 1970. *Biol. Reprod.*, **2**, 255—261.

- Holland N. D., Giese A. C. 1965. *Biol. Bull. Woods Hole*, **128**, 241—258.
- Holstein A.-F. 1969. *Z. Zellforsch.*, **93**, 265—281.
- Holwill M. E. 1969. *J. exp. Biol.*, **50**, 203—222.
- Holwill M. E., Silvester N. R. 1967. *J. exp. Biol.*, **47**, 249—265.
- Honma Y., Tamura E. 1962. *Jap. J. Ichthyol.*, 136—152.
- Honma Y., Tamura E. 1963. *Zoologica*, **48**, 25—32.
- Honma Y., Tamura E. 1965. *Bull. Jap. soc. sci. Fish.*, **31**, 878—887.
- Hooker C. W. 1948. *Recent Progr. Hormon. Res.*, **3**, 173.
- Hopper A. F. 1949a. *J. exper. Zool.*, **110**, 299—315.
- Hopper A. F. 1949b. *J. exper. Zool.*, **111**, 393—414.
- Hopper A. F., Wallace E. 1970. *J. exper. Zool.*, **173**, 251—259.
- Hoover E. E. 1937. *Science*, **86**, 425—426.
- Hoover E. E., Hubbard H. E. 1937. *Copeia*, No 4, 206—210.
- Hoyle R. J., Idler D. R. 1968. *J. Fish. Res. Board Canada*, **25**, 1295—1297.
- Hubbs C. L. 1950. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan*, **78**, 1—28.
- Hubbs C. L. 1966. *Copeia*, No 1, 29—42.
- Hubbs C. L., Hubbs L. C. 1945. *Pap. Michigan Acad.*, **30**, 299—300.
- Huber O. von. 1901. *Z. wiss. Zool.*, **70**, 592—674.
- Hug O., Lippert W., Fischer H. 1953. *Protoplasma*, **42**, 94—99.
- Humphrey R. R. 1929. *J. exp. Zool.*, **53**, 171—220.
- Humphrey R. R. 1936. *J. exp. Zool.*, **73**, 1—21.
- Hunter R. H. 1969. *J. Reproduct. a. Fertility*, **20**, 223—237.
- Huxley J. S. 1923. *Science*, **58**, 291—292.
- Hyder M. 1969. *Nature (London)*, **224**, 1112.
- Hyder M. 1970. *Gen. compar. Endocrinol.*, **14**, 198—211.
- Hyder M., Kirschner M. A. 1969. *J. Endocrinol.*, **44**, 281—282.
- Hyrtil J. 1850. *Denksch. Kaiserl. Akad. d. Wissensch. Wien., Kl. math.-naturwiss.*, **1**, 391—340. Цит. по Sircar, 1966.
- Hyrtil J. 1854a. *Sitzber. Akad. Wiss. Wien.*, **11**, 1078—1087. Цит. по Stanley, 1963.
- Hyrtil J. 1854b. *Denksch. Kaiserl. Akad. d. Wissensch. Wien., Kl. mathemat.-naturwiss.*, 65—72.
- Ibrahim K. H., Chandhuri H. 1966. *Indian J. exp. Biol.*, **4**, 249—259.
- Idler D. R., Freeman H. C. 1966. *J. Fish. Res. Board Canada*, **23**, 1249—1255.
- Idler D. R., MacNab H. C. 1967. *Canad. J. Biochem.*, **45**, 581—589.
- Idler D. R., O'Halloran M. J. 1970. *J. Endocrinol.*, **48**, 621—626.
- Idler D. R., Schmidt P. J., Biely J. 1961. *Canad. J. Biochem. Physiol.*, **39**, 317—320.
- Idler D. R., Schmidt P. J., Ronald A. P. 1960. *Canad. J. Biochem. Physiol.*, **38**, 1053—1057.
- Idler D. R., Truscott B. 1966. *J. Fish. Res. Board Canada*, **23**, 615—619.
- Idler D. R., Truscott B. 1967. *Steroids*, **9**, 457—477.
- Ihering H. 1883. *Z. wiss. Zool.*, **38**, 468—490.
- Ihering R. von. 1937. *Copeia*, No 2, 201—205.
- Ikedo K. 1933. *Jap. J. Zool.*, **5**, 135—157.
- Iles T. D. 1964. *J. Conseil perman. internat. explorat. mer.*, **29**, No 2, 166—188.
- Iriki S. 1932. *Proc. Imp. Acad. Tokyo*, **8**, 662—663.
- Ivanovic B. 1968. *Ribar. Jugosl.*, **23**, 137—139.
- Jalabert B., Billard R. 1969. *Ann. biol. anim., biochim. biophys.*, **9**, 273—280.
- James M. F. 1946. *J. Morphol.*, **79**, 63—91.
- Jasinski A. 1961. *Acta. Biol. Cracoviensia, Ser. Zool.*, **4**, 79—88.

- Jasinski A., Kilarski W. 1970. *Z. Zellforsch.*, **105**, 259—275.
- Jensen O. S. 1879. Die Struktur der Samenfäden. Bergen, J. D. Beyer, 38 S.
- Jensen O. S. 1883. *Arch. Biol.*, **4**, f. 1, 1—94, f. 4, 669—747.
- Jespersen A. 1969. *Biol. skr. Kgl. danske vid. selskab*, **16**, No 5, 19 p.
- Joël C. A., Katchalsky A., Kedem O., Sternberg N. 1951. *Experientia*, **7**, 274—275.
- John K. R. 1963. *Copeia*, No 2, 286—291.
- Johnston P. M. 1951. *J. Morphol.*, **88**, 471—542.
- Jones A. C. 1962. *Univ. Californ. Publ. Zool.*, **67**, 321—368.
- Jones J. W. 1940. *Proc. Roy. Soc. London*, **B 128**, 499—509.
- Jorgensen C. B. 1968. In «Perspectives in endocrinology. Hormones in lower vertebrates». 469—541.
- Jost A. 1946/1947. *Arch. anat. micr. Morphol. exp.*, **36**, 271—315.
- Jucci C. 1928. *Arch. sci. biol., Napoli*, **12**, 623—639.
- Jungersen H. 1889. *Arb. Zool.-Zoot. Inst. Wurzburg*, **9**, 89—219.
- Jungersen H. 1893a. *Zool. Anz.*, **16**, 464—467.
- Jungersen H. 1893b. *Videnskab. Medd. Naturhist. For. j. Kjobenhavn*, **5**. Цит. по Broek u. a., 1938.
- Jungersen H. 1894. *Zool. Anz.*, **17**, 246—252.
- Jungersen H. 1899. On the appendices genitales in the Greenland shark *Somniosus microcephalus* (Bl. Schn.), a. other Selachians. *Danisch Ingolf.-Exped.*, pt. 2. Copenhagen, B. Lupo (F. Dreyer) pr., 88 ♀
- Jungersen H. 1900. *Zool. Anz.*, **23**, 328—334.
- Kallman K. D. 1968. *Genetics*, **60**, 811—828.
- Kamalaveni S. 1961 (1963). *Rec. Indian Mus.*, **59**, 83—118.
- Kanno K., Egami N. 1966. *Annot. Zool. japon.*, **39**, 63—70.
- Keller R. 1933. *Biochem. Z.*, **257**, 86—88.
- Kemenade J. A. M. van. 1969. *Z. Zellforsch.*, **96**, 466—477.
- Kennedy W. A. 1953. *J. Fish. Res. Board Canada*, **10**, 413—441.
- Kerr J. 1901. *Proc. Zool. Soc. London*, **2**, 484—498.
- Kerr J. 1907. *Budgett memorial vol.*, Cambridge Univ. Press. Цит. по Broek u. a., 1938.
- Kerr J. 1919. In «Textbook of embriol.», V. 2. London, MacMillan & Co. Цит. по Broek u. a., 1938.
- Kerr T. 1949. *Proc. Zool. Soc. London*, **118**, 973—983.
- Khanna S. S., Pant M. C. 1966. *Jap. J. Ichthyol.*, **14**, 110—119.
- Khanna S. S., Pant M. C. 1969. *Acta Anat.*, **72**, 148—157.
- King A. D. 1966. *J. Zool.*, **148**, 312—314.
- Knowles F., Vollrath L. 1966. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, **B 250**, 329—342.
- Kohlbrugge I. 1913. *Arch. Entw.-Mech.*, **35**, 165—188.
- Kolessnikow N. 1878. *Arch. mikrosk. Anat.*, **15**, 382—414.
- Kolmer W., Scheminzky F. 1922. *Pflüger's Arch. ges. Physiol.*, **194**, 352—361.
- Korn H. 1960. *Z. Zellforsch.*, **52**, 45—59.
- Kosoric D., Vukovic T. 1966. *Ribar. Jugosl.*, **21**, 125—128.
- Kosoric D., Vukovic T. 1968. *Veterinaria*, **17**, 91—98.
- Kossel A. 1929. *Protamine und Histone*. Leipzig—Wien, Franz Denticke.
- Kosswig C. 1928. *Z. induct. Abstamm.—u. Vererb.—Lehre*, **47**, 150—159.
- Kosswig C. 1931. *Z. induct. Abstamm.—u. Vererb.—Lehre*, **57**, 226—305.
- Kosswig C. 1935a. *Züchter*, **7**, H 2, 40—48.
- Kosswig C. 1935b. *Wilhelm Roux's Arch. Entwicklungsmech. Organism.*, **133**, 118—139.

- Kosswig C. 1935c. Wilhelm Roux's Arch. Entwicklungsmech. Organism., **133**, 140—152.
- Kosswig C. 1936. Zool. Anz., **114**, 195—206.
- *Kosswig C. 1937. Biol. Zbl., **57**, 38—47.
- Kosswig C. 1966. Abhandl. u. Verhandl. Naturwiss. Ver. Hamburg. (1965). **10**, 13—39.
- Kresja R. J. 1964. Copeia, No 2, 448—450.
- Kubota Z., Masui I., Nishikawa S., Sekiya T. 1961. J. Shimonoseki Coll. Fish., **11**, 287—295.
- Kulkarni C. V. 1940. Rec. Ind. Mus., **42**, 379—421.
- Kuntz A. 1914. Bull. U. S. Bur. Fish., **33**, 177—190.
- Lacky D. 1967. Endeavour, **26**, 101—108.
- Lagios M. D. 1968. Copeia, No 2, 401—404.
- Lam T. J., Leatherland J. F. 1969. Gen. compar. Endocrinol., **12**, 385—387.
- La Marca M. 1964. J. Morphol., **114**, 303—323.
- Langer W. F. 1913. Morph. Jahrb., **47**, 193—307.
- Lardy H. A., Hansen R. G., Phillips P. H. 1945. Arch. Biochem. a. Biophys., **6**, 41—51.
- Laskowski W. 1953. Roux's Arch. Entwicklungsmech. Organismen, **146**, 137—182.
- La Valette S. G. von. 1878. De spermatosomatum evolutione in plagiostomis. Bonn. Цит. по Stanley, 1966.
- Leatherland J. F. 1969. Z. Zellforsch., **98**, 122—134.
- Leatherland J. F. 1970a. Z. Zellforsch., **104**, 301—317.
- Leatherland J. F. 1970b. Z. Zellforsch., **104**, 318—336.
- Leatherland J. F., Budtz P. E., Dodd J. M. 1966. Gen. compar. Endocrinol., **7**, 234—244.
- Leatherland J. F., Lam T. J. 1969. Canad. J. Zool., **47**, 787—792.
- Lebedinsky J. 1895. Arch. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch., **44**, 216—228.
- Lehri G. K. 1966. Naturwissenschaften, **53**, 390.
- Lehri G. K. 1967. Acta. Anat., **67**, 135—154.
- Lehri G. K. 1970. Mikroskopie, **26**, 50—56.
- Leigh-Sharpe W. H. 1920. J. Morphol., **34**, 245—265.
- Leigh-Sharpe W. H. 1921. J. Morphol., **35**, 359—380.
- Leigh-Sharpe W. H. 1922. J. Morphol., **36**, 191—243.
- Leigh-Sharpe W. H. 1924. J. Morphol., **39**, a — 553—566, b — 567—577.
- Leigh-Sharpe W. H. 1926. J. Morphol., **42**, a — 307—320, b — 321—334, c — 335—348, d — 349—358.
- Lepori N. G. 1941. Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., **49**. Цит. по Reinboth, 1962.
- Lepori N. G. 1945. Riv. Biol., **37**, 67—89.
- Lepori N. G. 1947. Boll. pesca., pisc. idrobiol., Ann., **23**, **2**, 206—222.
- Lepori N. G. 1959. Boll. pesca., piscic. idrobiol., Ann., **35**, **14**, 155—163.
- Leray C. 1965. C. R. Acad. Sci. (Paris), **260**, 1271—1273.
- Leydig F. 1851. Arch. Anat. Physiol. Wiss. Med., **10**, 241—272.
- Leydig F. 1852. Beitrage zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig, W. Engelmann, 125 S.
- Libby E. L., Gilbert P. W. 1960. Anat. Rec., **138**, 365.
- Licht P., Donaldson E. M. 1969. Biol. Reprod., **1**, 307—314.
- Lickteig A. 1913. Z. wiss. Zool., **106**, 228—288.
- Lieder U. 1963. Biol. Zbl., **82**, 297—302.
- Liem K. F. 1963. Copeia, No 2, 303—312.
- Lilleland K. 1965. Z. Morphol. u. Ökol. Tiere, **55**, 410—424.

- Lillie F. R. 1902. *Amer. J. Physiol.*, **7**, 25—55.
 Lillie F. R. 1906. *Amer. J. Physiol.*, **17**, 89—141.
 Lillie F. R., Grey J. 1915. *Biol. Bull. Woods Hole*, **28**, 229—251.
 Lindroth A. 1946. *Meddn. St. Unders. Försöks. Sötvtattens-fisket*, **24**, 1—173.
 Lindroth A. 1947. *Zool. Bidr. Uppsala*, **25**, 165—168.
 Lindsey C. C. 1962a. *Canad. J. Zool.*, **40**, 271—312.
 Lindsey C. C. 1962b. *Canad. J. Zool.*, **40**, 1237—1247.
 Liu C. K. 1944. *Sinensia*, **15**, 1—8.
 Lofts B. 1968. In «*Perspectives in endocrinology. Hormones in lower vertebrates*». 239—304.
 Lofts B., Bowell C. A. 1960. *Nature (London)*, **187**, 708—709.
 Lofts B., Marshall A. J. 1957. *Quart. J. Micros. Sci.*, **98**, 79—88.
 Lofts B., Pickford G. E., Atz J. W. 1966. *Gen. compar. Endocrinol.*, **6**, 74—88.
 Longø F. J., Anderson E. 1969. *J. Ultrastruct. Res.*, **27**, 486—509.
 Losey G. S. 1969. *Science*, **163**, 181—183.
 Lowman F. G. 1953. *Exp. Cell. Res.*, **5**, 335—360.
 Lui L. C. 1969. *Austral. J. marine a. freshwat. Res.*, **20**, 157—162.
 Lupo C., Chieffi G. 1963. *Atti Acad. naz. Lincei. Rend. Cl. sci. fish., mat. e natur.*, **34**, 443—446.
 Lupo C., Chieffi G. 1965. *Gen. compar. Endocrinol.*, **5**, 698—699.
 Lupo C., Materazzi G., Chieffi G. 1970. *Gen. compar. Endocrinol.*, **14**, 595—598.
 Machlis L., Rawitscher-Kunkel. 1967. In ed. by Metz C. B. a. Monroy A. «*Fertilization. Compar. morphol., biochem. a. immunology. Vol. 1. N.-Y.—London, Acad. Press.*, 117—161.
 MacLeod G. 1881. *Arch. Biol.*, **2**, 497—532.
 Magnússon J. 1953. *Z. Zellforsch.*, **43**, 121—167.
 Magnin E. 1966. *Verh. Int. Ver. theoret. u. angew. Limnol.*, **16**, N 2, 1018—1024.
 Mahon E. F., Hoar W. S. 1956. *J. Morphol.*, **98**, 1—48.
 Mainardi D., Rossi A. C. 1968. *Rend. Ist. lombardo. Accad. sci. e Lettere*, **B 102**, 23—28.
 Makino S. 1939. *Cytologia*, **9**, 430—440.
 Mandl A. M. 1964. *Biol. Rev. Cambr. Philos. Soc.*, **9**, 288—371.
 Mann T. 1960a. *Nature (London)*, **188**, 941—942.
 Mann T. 1960b. *Biol. Bull. Woods Hole*, **119**, 354.
 Mann T. 1964. *The biochemistry of semen and of the male reproductive tract. London—N.-Y., Methue & Co LTD*, 493 p.
 Mann T., Prosser L. C. 1963. *Biol. Bull. Woods Hole*, **125**, 384—385.
 Marmorino C., Botte V., Delrio G., Chieffi G. 1969. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **37**, 227—235.
 Marshall A. I. 1949. *Quart. J. microscop. Sci.*, **90**, 16.
 Marshall A. J. 1951. *Wilson Bull.*, **63**, 238—261.
 Marshall A. J. 1960. *Symp. Zool. Soc. London*, No 1, 137—151.
 Marshall A. J., Lofts B. 1956. *Nature (London)*, **177**, 704—705.
 Martin P., Bromage N. R. 1970. *J. fish. biol.*, **2**, 47—51.
 Maschkowzeff A. 1926. *Zool. Jahrb.*, **48**, 201—272.
 Maschkowzeff A. 1934. *Zool. Jahrb., Abt. Anat. Ontog. d. Tiere*, **58**, 397—414.
 Maschkowzeff A. 1934/1935. *Zool. Jahrb.*, **59**, 1—68.
 Maschkowzeff A. 1935. *Zool. Jahrb.*, **59**, 201—276.
 Mattei X. 1969. *Thèse doct. sci. natur. Fac. sci. Univ. Montpellier*, 148 pp.
 Mattei X., Boisson C. 1966. *C. r. Acad. sci. Paris*, **D 262**, 2620—2622.

- Mattei X., Mattei C., Boisson C. 1967a. *C. r. soc. biol.*, **161**, 884—887.
- Mattei X., Boisson C., Mattei C., Reizer C. 1967b. *C. r. Acad. sci. Paris*, **D 265**, 2010—2012.
- Mattheij J. A. 1970. *Z. Zellforsch.*, **105**, 91—106.
- Matthews L. U. 1950. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, **B 234**, 247—316.
- Matthews S. A. 1938. *Biol. Bull. Woods Hole*, **75**, 66—75.
- Matthews S. A. 1939a. *Biol. Bull. Woods Hole*, **76**, 241—250.
- Matthews S. A. 1939b. *Biol. Bull. Woods Hole*, **77**, 92—95.
- Matthews S. A., Smith D. S. 1948. *Amer. J. Physiol.*, **153**, 222—225.
- Mayer N. 1970. *Bull. informs sci et techn. CEA*, **N. 146**, 45—75.
- Mazza F. 1895. *Atti Soc. Lig. sci. nat.*, **6**, 301—315.
- Mc Bride J. R., Overbeeke A. P. van. 1969. *J. Fish. Res. Board Canada*, **26**, 2975—2985.
- Mc Erlean A. J., Smith C. L. 1964. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, **93**, 301—302.
- Mc Inerney J. E., Evans D. O. 1970. *J. Fish. Res. Board Canada*, **27**, 749—763.
- Medem F., Rötheli A., Roth H. 1949. *Schweiz. Z. Hydrol.*, **11**, 361—377.
- Medlen A. B. 1951. *Copeia*, No 2, 148—152.
- Meck S. E. 1904. *The freshwater fishes of Mexico, North of the Isthmus of Tehuantepec*. In «*Fild Columbian Mus. Publ.*» 63. *Zool. ser.* Vol. 5, 252 p.
- Meisenheimer J. 1921. *Geschlechter im Tierreich*. Jena, Fiescher, 857 p.
- Melampy R. M., Cavazos L. F. 1954. *Proc. Soc. exp. Biol. (N.-Y.)*, **87**, 297—303.
- Mellinger J. 1965. *Z. Zellforsch.*, **67**, 653—673.
- Mellinger J. 1969. *Ann. Univ. et Assoc. rég. etude et rech. sci.*, **7**, n. 2, 33—48.
- Merriman D., Schedl H. P. 1941. *J. exp. Zool.*, **88**, 413—446.
- Meske C., Lühr B., Szablewski W. 1967. *Naturwissenschaften*, **54**, 291.
- Meske C., Woynárovich E., Kausch H., Lühr B., Szablewski W. 1968. **38**, 47—51.
- Mester R., Cristian A. 1965. *Bul. Inst. cercetari si proiect. piscic.*, **24**, No 3—4, 85—93.
- Metten H. 1939. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, **B 230**, 217—238.
- Metz Ch. B., Monroy A. (Eds). 1967. *Fertilization. Comparative morphology, biochemistry and immunology*. Vol. 1. *Acad. Press*, N.-Y.—London, 489 pp.
- Miescher F. 1874. *Berl. dtsh. chem. Ges.*, **7**, 376—379.
- Miescher F. 1896. *Arch. exper. Pathol. Pharmak.*, **37**, 100—155.
- Miller R. L., Brokaw C. J. 1970. *J. exper. Biol.*, **52**, 699—706.
- Millikan A. E., Pattie B. H. 1970. *J. Fish. Res. Board Canada*, **27**, 409—410.
- Mintz B. 1960. *J. Cell. compar. Physiol.*, **56**, Suppl. 1, 31—44.
- Mirsky A. E., Ris H. 1949. *Nature (London)*, **163**, 666—667.
- Miyamori H. 1961. *Zool. Mag.*, **70**, 310—315.
- Miyamori H. 1964. *J. Biol. Osaka City Univ.*, **5**, 1—22.
- Möbius K. 1885. *Arch. mikroskop. Anat.*, **25**, 554—563.
- Moe M. A., Jr. 1966. *Quart. J. Fla. Acad., Sci.*, **29**, 111—116.
- Mohri H. 1964. *Biol. Bull., Wood's Hole*, **127**, 381.
- Mohsen T. 1965. *Nature (London)*, **205**, 1127.
- Monesi V. M. 1962. *J. Cell Biol.*, **14**, 1—18.

- Monesi V. M. 1965. *Exper. Cell Res.*, **39**, 197—224.
- Moore G. A. 1937. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, **56**, 105—112.
- Moore J. E. 1895. *Quart. J. micr. Sci.*, **38**, 275—313.
- Morgera A. 1920. *Boll. soc. nat. Napoli*, **32**, 51—56.
- Morris R. W. 1952. *Pac. Sci.*, **6**, 256—258.
- Morris R. W. 1956. *Pac. Sci.*, **10**, 314—317.
- Moser H. G. 1967a. *Copeia*, No 4, 773—797.
- Moser H. G. 1967b. *J. Morphol.*, **123**, 329—353.
- Mounib M. S., Hwang P. C., Idler D. R. 1968. *J. Fish. Res. Board Canada*, **25**, 2623—2632.
- Mourier J. P. 1970. *Z. Zellforsch.*, **106**, 232—250.
- Mozzi C. 1955. *Boll. Zool.*, **21**, 531—539.
- Mrsic W. 1923. *Arch. mikroskop. Anat. u. Entw.-Mech.*, **98**, 129—209.
- Mrsic W. 1930. *Arch. Entwickl. Organ.*, **123**, 301—332.
- Mudd E. B., Mudd S., Kelch A. K. 1929. *Proc. Soc. exp. Biol. Med.*, **26**, 392—394.
- Müller J. 1884. *Über den Bau und Grenzen der Ganoiden*. In «*Abh. K. Akad. Wiss., Berlin*, 117 S. Цит. по Kamalaveni, 1961.
- Munro S. S. 1938. *J. exp. Zool.*, **79**, 71—92.
- Nair P. V. 1960. *Proc. Indian sci. Congr.*, **47 (3)**, 471—473.
- Nair P. V. 1965. *Indian J. Zootomy*, **4**, 40 p.
- Nawar G. 1960. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **2**, 444—448.
- Nayyar S. K., Sundararaj B. I. 1969. *J. exp. Zool.*, **172**, 385—396.
- Nayyar S. K., Sundararaj B. I. 1970a. *J. Fish. Biol.*, **2**, 69—78.
- Nayyar S. K., Sundararaj B. I. 1970b. *J. Morphol.*, **130**, 207—225.
- Nedelea M., Steopoe I. 1970. *Anat. Anz.*, **127**, 338—346.
- Needham R. G. 1965. *Progress. Fish-Culturist*, **27**, 13—19.
- Nelson K. 1964. «*Evolution*», **18**, 526—540.
- Nelson L. 1954. *Biochim. Biophys. Acta*, **14**, 312—320.
- Nelson L. 1958. *Biochim. Biophys. Acta*, **27**, 634—641.
- Nelson L. 1959. *Exper. Cell Res.*, **16**, 403—410.
- Nelson L. 1960. *J. Ultrastruct. Res.*, **4**, 182—190.
- Nevo A. C., Michaeli I., Schidler H. 1961. *Exp. Cell Res.*, **23**, 69—83.
- Newcombe H. B., Mc Gregor J. F. 1967. *Mutat. Res.*, **4**, 663—673.
- Newman H. H. 1907. *Biol. Bull.*, **12**, 314—348.
- Nielsen J. G., Jespersen A., Munk O. 1968. *Galathea Rep.*, **9**, 239—254.
- Noble G. K., Borne R. 1938. *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, **19**, 14.
- Noble G. K., Borne R. 1941. *Anat. Rec.*, **79**, Suppl. 2, 49.
- Noble G. K., Curtis B. 1935. *Anat. Rec.*, Suppl. 1, 84—85.
- Nogusa S. 1955. *Cytologia (Tokyo)*, **20**, 11—18.
- Nomura M. 1969. «*Сёмэй гаккай дзасси*», *J. Illum. Engug Inst. Japan*, **53**, 102—104.
- Nomura S. 1932. *Sci Rep. Tohoku Univ.*, Sec. 4, 7, 15—42.
- Nussbaum M. 1880. *Arch. mikrosk. Anat.*, **18**, 1—121.
- Ogawa M. 1963. *Sci. Rep. Saitama Univ.*, **B4**, 181—192.
- Ogawa M. 1968. *Sci Rep., Saitma Univ.*, **B5**, 117—123.
- O'Halloran M. J., Idler D. R. 1970. *Gen. and Compar. Endocrinol.*, **15**, 361—364.
- Ohno S., Atkin N. B. 1966. *Chromosoma (Berlin)*, **18**, 455—466.
- Ohno S., Stenius E. F., Zenzes M. T. 1965. *Cytogenetics*, **4**, 117—129.
- Ojima Y., Hitotsumachi S. 1967. *Japan. J. Genetics*, **42**, 163—167.
- Oka T. B. 1931. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo*, Sec. 4, 2, 219—224.

- Okada Y. K. 1962. Proc. Japan. Acad., **38**, 508—513.
- Okada Y. K. 1964. Proc. Japan. Acad., **40**, 533—536.
- Okada Y. K. 1965a. Proc. Japan. Acad., **41**, 294—299.
- Okada Y. K. 1965b. Proc. Japan. Acad., **41**, 300—304.
- Okada Y. K. 1965c. Proc. Japan. Acad., **41**, 741—745.
- Okada Y. K. 1966. Proc. Japan. Acad., **42**, 491—496.
- OliverEAU M. 1954. Ann. Inst. Océanogr. Monaco, **29**, 95—296.
- OliverEAU M. 1960. J. Physiol., Paris, **52**, 181—182.
- OliverEAU M. 1962. C. r. Acad. sci., **255**, 2007—2009.
- OliverEAU M. 1963. Gen. compar. Endocrinol., **3**, 312—332.
- OliverEAU M. 1965. Gen. compar. Endocrinol., **5**, 109—128.
- OliverEAU M. 1969. Gen. compar. Endocrinol., **12**, 378—384.
- OliverEAU M., Ball J. N. 1964. Gen. compar. Endocrinol., **4**, 523—532.
- OliverEAU M., Herlant M. 1960. C. r. soc. biol., Paris, **154**, 706—709.
- OliverEAU M., Ridgway G. F. 1962. C. r. Acad. sci., **254**, 7537—7555.
- Omura Y., Oguri M. 1969. Нихон суйсан гаккайси, Bull. Japan. Soc. sci. Fish., **35**, 991—1000.
- Oordt G. F. van. 1923. Proc. Koninkl. Acad. Wetensch., Amsterdam, **26**, 310—314.
- Oordt G. F. van. 1924. Arch. mikrosk. Anat., **102**, 379—405.
- Oordt G. F. van. 1925. Proc. Acad. Sci., Amsterdam, **26**, 470—474.
- Oordt P. G. van. 1968. In «Perspectives in Endocrinology. Hormones in the lives of lower vertebrates», 405—467.
- Oordt P. G. van, Kort E. J. M. de. 1960. In «La spécificité zoologique des hormones et leurs activités». Coll. Intern. CNRS (Paris), **177**, 345—350.
- Oordt P. G. van, Lofts B. 1963. J. Endocrinol., **27**, 137.
- Oota I. 1966. Annot. Zool. Japon., **39**, 142—148.
- Oppermann K. 1913. Arch. mikrosk. Anat., **83**, 141—190.
- Ostroumoff A. A. 1908. Zool. Anz., **33**, 504—507.
- Otsuka S. 1956a. Endocrinol. Japon., **3**, 127—128.
- Otsuka S. 1956b. Endocrinol. Japon., **3**, 272—279.
- Overbeeke A. P. van, McBride J. R. 1967. J. Fish. Res. Board Canada, **24**, 1791—1810.
- Öztan N. 1963. Gen. Compar. Endocrinol., **3**, 1—14.
- Öztan N. 1966. Z. Zellforsch., **69**, 699—718.
- Padoa E. 1937. Monit. Zool. Ital., **48**, 195—203.
- Padoa E. 1939a. Biomorphosis, **1**, 337—354.
- Padoa E. 1939b. Monit. Zool. Ital., **50**, 129—132.
- Pala M. 1968. Boll. zool., **35**, 435—436.
- Pandey S. 1969. Biol. Reprod., **1**, 272—281.
- Pandey S. 1970. Biol. Reprod., **2**, 239—244.
- Pandey S., Leatherland J. F. 1970. Canad. J. Zool., **48**, 445—450.
- Parker J. B. 1943. Copeia, No 2, 90—91.
- Parker T. J. 1893. Proc. Austr. Ass. Adv. Sci., **4**, 401—403.
- Parker T. J., Haswell W. A. 1938. A text-book of zoology. V. 2. Macmillan a. Co., L.
- Parker W. N. 1888. Zur anatomie und Physiologie von Protopterus annectens. Freiburg i. B., I. C. B. Mohr, 26 S.
- Parker W. N. 1892. Trans. Roy. Irish. Acad., **30**, 109—230.
- Parker W. N., Burland T. H. 1909. Anat. Anz., **34**, 331—336.
- Parry S. V., Grey T. C. 1956. Biochem. J., **64**, 184—192.
- Patri H. O. 1932. Z. Zellforsch., **16**, 723—744.
- Peter R. E. 1970. Gen. compar. Endocrinol., **14**, 334—356.
- Peters G., Mäner B. 1964. Zool. Anz., **173**, 243—257.

- Petri K. R. 1878. Z. wissenschaftl. Zool., 30, 288—335.
- Petzold H.-G. 1967. Der Guppy (Poecilia (Lebistes) reticulata). Wittenberg Lutherstadt, A. Ziemsen Verl., 142 S.
- Pfeiffer C. A. 1933. J. Morphol., 54, 459—472.
- Pfeiffer W. 1884. Unt. Bot. Inst. Tübingen, 1, 363—481.
- Pflugfelder O. 1953. Arch. Entwicklungsmech. Organ., 146, 115—136.
- Pflugfelder O. 1954. Arch. Entwicklungsmech. Organ., 147, 42—60.
- Philippi E. 1908. Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontogenie, 27, 1—94.
- Phillips D. M. 1969. J. Cell. Biol., 40, 28—43.
- Phillipson J. 1955. Proc. Univ. Durham Phil. Soc., 12, 63—72.
- Picherat B. 1970. Histochemie, 23, 189—206.
- Pickford G. E. 1953. Bull. Bingham. Oceanogr. Coll., 14, 5—41.
- Pickford G. E., Atz J.W. 1957. The physiology of the pituitary gland of fishes. N.-Y., N.-Y. Zool. Soc., 613 p.
- Pickford G. E., Grant F. B. 1968. Gen. compar. Endocrinol., 10, 1—7.
- Picon R. 1962. Arch. anat. micr. et morphol., 51, 541—576.
- Pizarro N. Z., Burgos M. H. 1963. Gen. compar. Endocrinol., 3, 644—648.
- Ploye H. 1969. Ann. biol. anim., biochim., biophys., 9, 83—89.
- Polenov A. L. 1968. Arch. Anat., Histol. et Embryol., 51, 551—561.
- Porte A., Follenius E. 1960. Bull. Soc. Zool. France, 85, 82—88.
- Potter G. D., Hoar W. S. 1954. J. Fish. Res. Board Canada, 11, 63—68.
- Prasada R. P. 1969. Acta Anat., 73, 281—303.
- Price K. S. 1967. Copeia, No 4, 854—855.
- Prosser C. L., Brown F. A. 1962. Comparative animal physiology. 2 ed., Philadelphia—London, W. B. Saunders Co. Перевод: Прохорев Л., Браун Ф. 1957. Сравнительная физиология животных. М., изд-во «Мир», 761 стр.
- Purdom C. E. 1966. In: «Disposal radioactive wastes seas, oceans a. surface waters». Vienna, 861—867.
- Purves H. D. 1966. In: «The pituitary gland». Eds G. W. Harris, B. T. Donovan, London, Butterworth Co, Vol. 1, 147—232.
- Querner H. 1956a. Biol. Zbl., 75, 28—51.
- Querner H. 1956b. Verh. Dtsch. Zool. Geselsch. Hamburg., 194—197. Цит. по Dzwillo, 1962.
- Querner H. 1957. Zool. Anz., 20, Suppl., 194—197.
- Quillier R., Marty B., Capmartin J.-C., Secondat M. 1965. C. r. Acad. sci., 261, 562—565.
- Rabl C. 1896. Morphol. Jahrb., 24, 632—767.
- Rai B. P. 1965. Acta Anat., 62, 461—475.
- Rai B. P. 1966. Acta Anat., 65, 416—434.
- Ramaswami L. S. 1962. Gen. compar. Endocrinol., Suppl. 1, 286—299.
- Ransom W. H. 1868. Philos. Trans. Roy. Soc., 157, 431—502.
- Rao G. M. 1969. Canad. J. Zool., 47, 131—134.
- Rasquin P. 1951. J. exp. Zool., 117, 317—357.
- Rasquin P., Hafter E. 1951. J. Morphol., 89, 397—407.
- Rastogi R. K. 1966 (1968). J. Zool. Soc. India, 18, 69—75.
- Rastogi R. K. 1967. Zool. Anz., 178, 391—401.
- Rastogi R. K. 1968a. Acta biol. Acad. sci. hung., 19, 239—253.
- Rastogi R. K. 1968b. Anat. Anz., 122, 353—366.
- Rastogi R. K. 1968c. Annot. Zool. Japon., 41, 11—23.
- Rastogi R. K. 1969. Acta Anat., 72, 624—639.
- Rathke H. 1824. Neueste Schrift. Naturforsch. Gesellschaft Danzig, 1, 117—210.

- Rathke H. 1836. Arch. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., 170—186. Цит. по Sircar, 1966.
- Rawitz B. 1899. Arch. mikrosk. Anat., 53, 19—62.
- Redeke H. C. 1898. Het Urogenitaalsysteem der Selachiers en Holocephalen. Helder, C. de Boer Tt, 85 S.
- Redenz E. 1924. Roux's Arch. Entwicklungsmech., 103, 593—628.
- Redenz E. 1925. Roux's Arch. Entwicklungsmech., 106, 290—302.
- Redenz E., Belonoschkin B. 1929. Z. Zellforsch., 9, 663—682.
- Regan C. T. 1913a. Proc. Zool. Soc. London, 11, 977—1018.
- Regan C. T. 1913b. Ann. Mag. Nat. Hist., 12, Ser. 8. Цит. по Bailey, 1936.
- Regan C. T. 1916. Proc. Zool. Soc. London, Pt 1, 1—26.
- Regnier M. T. 1938. Bull. Biol., 72, 385—493.
- Regnier M. T. 1939. C. r. Acad. sci. Paris, 208, 2109—2110.
- Reinboth R. 1961. Zool. Anz., 24, Suppl., 259—262.
- Reinboth R. 1962. Zool. Jahrb., Abt. Physiol., 69, 405—480.
- Reinboth R. 1963a. Annot. Zool. Japon., 36, 173—178.
- Reinboth R. 1963b. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch. München, Leipzig, 67—73.
- Reinboth R. 1967. Annot. Zool. Japon., 40, 181—186.
- Reinboth R. 1968. Z. Naturforsch., B 23, 852—855.
- Reinboth R. 1970. In «Hormones and Environ», Cambridge, 515—541.
- Reinhard L. 1924. Arch. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsmech., 103, 339—356.
- Reisman H. M. 1968. Copeia, No 4, 816—826.
- Remacle C. 1970. Bull. Inst. roy. sci. natur. Belg., 46, n. 35, 1—13.
- Retzius G. 1902. Biol. Untersuch., N. F., 10, 61—64.
- Retzius G. 1905. Biol. Untersuch., N. F., 12, 103—115.
- Retzius G. 1909. Biol. Untersuch., N. F., 14, 79—88.
- Retzius G. 1910. Biol. Untersuch., N. F., 15, 63—82.
- Richards A., Thompson J. T. 1921. Biol. Bull. Woods Hole, 40, 325—348.
- Rikmenspoel R. 1957. Photoelectric and cinematographic measurements of the «motility» of bull sperm cells. Utrecht, H. J. Smits, 94 p.
- Rikmenspoel R. 1962. In «Spermatozoan motility». Publ. No 72. Amer. Assoc. advanc. sci., Washington, D. C., 31—54.
- Ris H. 1959. In: «Chemie der Genetik». Springer Verl., Berlin, 1—28.
- Ris H. 1961. Canad. J. Genet. Cytol., 3, 95—120.
- Ris H. 1966. Proc. Roy. Soc. London, B 164, 246—257.
- Rizkalla W. 1970. Acta vet Acad. sci. Hung., 20, 129—138.
- Roberts A. M. 1970. Nature (London), 228, 375—376.
- Roberts F. L. 1964. J. Morphol., 115, 401—417.
- Robertson O. H. 1958. Fish. Bull., U. S., 58, 9—30.
- Robertson O. H., Wexler B. C. 1959. Endocrinol., 65, 225—238.
- Rocchi B. A. 1970. Atti Accad. naz. Lincei. Rend. Cl. sci. fis., mat. e natur., 48, 365—368.
- Rosen D. E., Gordon M. 1953. Zoologica, 38, 1—48.
- Rosen D. E., Tucker A. 1961. Copeia, No 2, 201—211.
- Rossi A. C. 1969. Monit. zool. ital., 3, 225—237.
- Roth A. 1904. Arch. Anat. Physiol., Leipzig, H. 3—4, 366—370.
- Roth H., Medem F., Rötheli A. 1950. Schweiz. Z. Hydrol., 12, 67—78.
- Rötheli A., Roth H., Medem F. 1950. Exp. Cell Res., 1, 115—126.
- Rothschild L. 1948a. J. exp. Biol., 25, 344—352.
- Rothschild L. 1948b. J. exp. Biol., 25, 353—368.
- Rothschild L. 1951. Biol. Revs, 26, 1—27.
- Rothschild L. 1956a. Fertilization. London, Methuen a. Co., 170 p. Перевод: Родшильд Л. 1958. Оплодотворение. М., ИЛ, 229 стр.

- Rothschild L. 1956b. *J. exp. Biol.*, **33**, 155—173.
 Rothschild L. 1956c. *Vie et Milieu*, **7**, 405—412.
 Rothschild L. 1962a. *Brit. med. J.*, No 5307, 743—749.
 Rothschild L. 1962b. *Brit. med. J.*, No 5308, 812—816.
 Roussow G. 1957. *J. Fish. Res. Board Canada*, **14**, 553—572.
 Ruby J. R., Dyer R. F., Gasser R. F., Skalko R. G. 1970. *Z. Zellforsch.*, **105**, 252—258.
 Ruby S. M., McMillan D. B. 1970. *J. Morphol.*, **131**, 447—465.
 Rucker R. R. 1949. *Progress. Fish-Culturist*, **11**, 75—77.
 Rucker R. R., Conrad I. F., Dickson C. W. 1960. *Progress. Fish-Culturist*, **22**, 77—78.
 Ruckert J. 1892. *Anat. Anz.*, **7**, 107—158.
 Rüderberg C. 1968. *Z. Zellforsch.*, **84**, 219—237.
 Rugh R. 1954. *Biol. Bull. Woods Hole*, **107**, 319—320.
 Rugh R., Clugston H. 1955. *Biol. Bull. Woods Hole*, **108**, 318—325.
 Runnström J., Lindvall S., Tiselius A. 1944. *Nature (London)*, **153**, 285—286.
 Ryder J. A. 1885. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, **8**, 128—155. Цит. по Clark et al., 1954.
 Sabatier A. 1895. *C. r. Acad. sci., Paris*, **120**, 47—50.
 Sabatier A. 1896. *Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier, N. S., Mém.*, **4**, 1—190. Цит. по Stanley, 1966.
 Sage M., Bromage N. R. 1970a. *Gen. compar. Endocrinol.*, **14**, 127—136.
 Sage M., Bromage N. R. 1970b. *Gen. compar. Endocrinol.*, **14**, 137—140.
 Samuelsson B., Fernholm B., Fridberg G. 1968. *Acta Zool.*, **49**, 141—153.
 Sathyanesan A. G. 1959. *J. Zool. Soc. India*, **11**, 52—59.
 Sathyanesan A. G. 1969a. *Neuroendocrinol.*, **5**, 10—23.
 Sathyanesan A. G. 1969b. *Z. Zellforsch.*, **98**, 202—216.
 Sathyanesan A. G., Haider S. 1969. *Experientia*, **25**, 1102—1103.
 Savage T. 1963. *Copeia*, No 2, 317—325.
 Sawadski A. M. 1926. *Z. Anat. Entwickl.-Gesch.*, **78**, 26—65.
 Scheuring L. 1924. *Arch. Hydrobiol., Suppl. B*, **4**, L. 2, 181—318.
 Scheuring L. 1928. *Zool. Jahrb., Abt. Zool. Physiol.*, **45**, 651—706.
 Schlenk W. J. 1933. *Biochem. Z.*, **265**, 29—35.
 Schlenk W. J., Kahmann H. 1935. *Pflügers Arch. ges. Physiol.*, **236**, 298—404.
 Schlenk W. J., Kahmann H. 1937. *Z. vergl. Physiol.*, **24**, 518—531.
 Schlenk W. J., Kahmann H. 1938. *Biochem. Z.*, **295**, 238—301.
 Schlosberg H., Duncan M. C., Daitch B. H. 1949. *Physiol. Zool.*, **22**, 148—161.
 Schmidt A. H. 1898. *Tijdschr. Ned. dierk. Ver. (2)*, **6**, 1—108. Цит. по Stanley, 1963.
 Schmidt J. 1920. *C. r. trav. Lab. Carlsberg, Sér. physiol.*, **14**, 1.
 Schmidt P. J. 1962. *Gen. compar. Endocrinol.*, **2**, 204—214.
 Schmidt P. J., Mitchell B. S., Smith M., Tsuyuki H. 1965. *Gen. compar. Endocrinol.*, **5**, 197—206.
 Schneider G. 1895. *Зап. Акад. наук, Петербург, по физ.-мат. отд., серия 8*, **2**, 20 стр.
 Schneider L. 1969. *Oecologia*, **3**, 249—265.
 Schneider L., Immelmann K. 1969. *Naturwissenschaften*, **56**, 93.
 Schröder J. H. 1969. *Mutat. Res.*, **7**, 75—90.
 Schwier H. 1939. *Z. indukt. Abstamm.-u. Vererb.-Lehre*, **77**, 291—335.
 Seal W. P. 1911. *Proc. Biol. Soc. Washington*, **24**, 91—96.
 Semon R. 1891. *Morphol. Jahrb.*, **17**. Цит. по Maschkowzeff, 1934.

- Semon R. 1901. Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des *Ceratodus forsteri*. Jena, G. Fischer. In Keibel F. (Hg) «Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere», H. 3, 38 S.
- Semper C. 1875. Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg, 2, 195—509.
- Sengün A. 1949. Istanbul Univ. Fen. Fak. Mecmuasi, 14, 114—128.
- Seshachar B. R., Bagga S. 1963. J. Morphol., 113, 267—274.
- Shrivastava S. S. 1967. Acta Anat., 66, 133—160.
- Simpson T. H., Wardle C. S. 1967. J. Marine Biol. Assoc. U. K., 47, 699—708.
- Simpson T. H., Wright R. S., Gottfried H. 1963a. J. Endocrinol., 26, 489—498.
- Simpson T. H., Wright R. S., Hunt S. V. 1963b. J. Endocrinol., 27, 131—132.
- Simpson T. H., Wright R. S., Hunt S. V. 1964a. J. Endocrinol., 31, 29—38.
- Simpson T. H., Wright R. S., Renfrew J. 1964b. J. Endocrinol., 31, 11—20.
- Singh T. P., Sathyanesan A. G. 1961. Current Sci., 30, 302—303.
- Singh T. P. 1967. Experientia, 23, 1016—1017.
- Singh T. P. 1968. Experientia, 24, 93—94.
- Sircar A. K. 1966. Proc. Zool. Soc. India, 19, 47—55.
- Sleigh M. A. 1962. The biology of cilia and flagella. Oxford, Pergamon Press, 224 p.
- Smith B. G. 1937. Bashford Dean Mem. Vol., Archaic Fishes, Art. 6, 303—505.
- Smith C. L. 1959. Papers Michigan Acad. Sci., 44, 111—119.
- Smith R. J. F. 1969. Animal Behaviour, 17, 279—285.
- Smith R. T., Quistorff E. 1943. Copeia, No 3, 164—167.
- Sneed K. E., Clemens H. P. 1956. Progress. Fish-Culturist, 18, No 3. Перевод: Снид К. Е., Клеменс Г. П. 1958. В сб.: «Рыбн. пром. за рубежом». М., Изд-во ВНИРО, сб. 5, 18—22.
- Sneed K. E., Clemens H. P. 1963. Copeia, No 4, 606—611.
- Sobels F. H. 1966. In «Genetical aspects radiosens.: mechanisms repair». Vienna, 49—64.
- Solberg A. N. 1938a. J. exp. Zool., 78, 441—469.
- Solberg A. N. 1938b. J. exp. Zool., 78, 470—
- Sordi M. 1961 (1962). Monit. zool. ital., 69, 69—89.
- Sordi M. 1964. Monit. zool. ital., 72, 21—30.
- Sotelo J. R., Trujillo-Cenóz O. 1958. Z. Zellforsch., 48, 565—601.
- Spaeth R. A. 1913. J. exp. Zool., 15, 527—579.
- Sperotti G. 1940. Atti reale Ist. Veneto Sci Lettere e. Arti, tomo C, p. 2, Sci. nat., 2, 117—143.
- Stahl A. 1953. C. R. Soc. Biol., 147, 841—844.
- Stahl A. 1954. C. R. Acad. Sci., 239, 1855—1857.
- Stahl A. 1957. Acta Anat., 31, Suppl. 28, 7—158.
- Stahl A. 1963. In Dans Benoit et Da Lage «Cytologie de L'adénohypophyse». Paris, C. R. R. S., 331—344.
- Stahl A., Seite R., Leray C. 1960. C. r. Soc. Biol. Paris, 154, 1455—1458.
- Stanley H. P. 1963. J. Morphol., 112, 99—127.
- Stanley H. P. 1964. J. Cell Biol., 23, 88A.
- Stanley H. P. 1965a. Anat. Rec., 151, 419.
- Stanley H. P. 1965b. Anat. Rec., 151, 477.
- Stanley H. P. 1966. Z. Zellforsch., 75, 453—468.

- Stanley H. P., Chieffi G., Botte V. 1965. *Z. Zellforsch.*, **65**, 350—362.
- Stannius S. H. 1840. *Arch. Anat. Physiol. wiss. Med.*, 1840, 41—43. Цит. по Botte et al., 1962 (1963).
- Stannius S. H. 1854. *Handbuch der Zoologie. Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere*. 2. Aufg., Berlin. Цит. по Персову, 1947a.
- Stenger A. H. 1959. *Zoologica (N.-Y.)*, **44**, 53—70.
- Stepanek O. 1928. *Pub. Fac. Sci. Univ. Charles*, **79**, 1—30.
- Stephan P. 1901. *Ann. Fac. Sci. Marsielle*, **12**, 23—157.
- Stephan P. 1902. *C. r. Soc. Biol. Paris*, **54**, 773—775.
- Stephan P. 1903. *C. r. Soc. Biol. Paris*, **55**, 265—267.
- Stephan P. 1904. *Arch. Anat. microsc.*, **6**, 43—60.
- Story M. T. 1965. *Proc. Iowa Acad. Sci.*, Vol. 72. Des Moines Iowa, 506—517.
- Stromsten F. 1931. *Univ. Iowa. Studies in Nat. Hist.*, **13**, 1—45.
- Sundararaj B. I. 1958. *Copeia*, No 4, 289—297.
- Sundararaj B. I., Goswami S. V. 1965. *Gen. compar. Endocrinol.*, **5**, 464—474.
- Sundararaj B. I., Nayyar S. K. 1967. *Gen. compar. Endocrinol.*, **8**, 403—416.
- Sundararaj B. I., Nayyar S. K. 1969a. *J. exp. Zool.*, **172**, 369—384.
- Sundararaj B. I., Nayyar S. K. 1969b. *J. exp. Zool.*, **172**, 399—408.
- Sundararaj B. I., Nayyar S. K. 1969c. *Physiol. Zool.*, **42**, 429—437.
- Suzuki B. 1899. *Anat., Anz.*, **15**, 125—131.
- Suzuki K. 1939. *Cytologia*, **10**, 113—126.
- Suzuki N. H. 1965. *Embryologia*, **8**, 299—307.
- Suzuki R. 1958. *Embryologia*, **4**, 93—102.
- Suzuki R. 1959. *Annot. Zool. Japon.*, **32**, 105—111.
- Suzuki R. 1960. *Jap. J. Zool.*, **12**, 465—476.
- Suzuki R. 1961a. *Annot. Zool. Japon.*, **34**, 18—23.
- Suzuki R. 1961b. *Annot. Zool. Japon.*, **34**, 24—29.
- Svärdson G., Wickbom T. 1942. *Hereditas*, **28**, 212—216.
- Swaen A., Masquelin H. 1883. *Arch. Biol. (Liège)*, **4**, 749—801.
- Swarup H. 1958. *Proc. Zool. Soc., Bengal.*, **11**, 47—61.
- Swarup H. 1959. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **29**, 230. Цит. по Shrivastava, 1967.
- Swarup M. D. 1962 (1963). *Zool. polon.*, **12**, 131—144.
- Swift D. R. 1955. *J. exp. Biol.*, **32**, 751—764.
- Swift D. R. 1959. *J. exp. Biol.*, **36**, 120—125.
- Sych R. 1955. *Roczniki Nauk Rolniczych*, **69**, ser. B-Zootechn, z. 4. Warszawa.
- Szabó S., Molnar B. 1964. *Studii si cercerari endocrinol. Acad. Republ. popul. Romine*, **15**, 128—131.
- Takeuchi K. 1968. *Experientia*, **24**, 1061—1062.
- Tavolga M. C. 1949. *Zoologica*, **34**, 215—237.
- Tavolga W. M. 1955. *Physiol. Zool.*, **28**, 218—233.
- Te Winkel L. E. 1969. *J. Morphol.*, **127**, 439—451.
- Thiebold J. 1963. *Cahiers biol. marine*, **4**, 183—192. Цит. по Персову, 1966.
- Thiebold J. 1964. *Bull. biol. France et Belgique*, **98**, 253—347.
- Thumm J. 1908. *Intern. Rev. Hydrobiol. Hydrogr.*, **1**. Цит. по Макевой и Никольскому, 1965.
- Thomopoulos A., Bauchot R. 1957. *Bull. Soc. Zool. France*, **82**, 120—126.
- Tibbs J. 1957. *Biochim. Biophys. Acta*, **23**, 275—286.
- Tibbs J. 1958. *Biochim. Biophys. Acta*, **28**, 636—637.

- Tibbs J. 1959. *Biochim. Biophys. Acta*, **33**, 220—226.
- Tibbs J. 1962. In: «Spermatozoan motility». Ed. Bishop D. W. Amer. Assoc. Adv. Sci., publ. 72, Washington, 233—250.
- Tinbergen N. 1955. *The study of instinct*. Oxford, Clarendon Press, 221 p.
- Tomita G. 1935. *J. Shanghai Sci. Inst.*, Sect. 4, **1**, 215—233.
- Traquair. 1866. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, **18**. Цит. no Broek u. a. 1938.
- Truscott B., Idler D. R., Houle R. J., Freeman H. C. 1968. *J. Fish. Res. Board Canada*, **25**, 368—372.
- Turchini J., Gastaud J.-M. 1968. *Bull. Assoc. Anat.*, No 139, 1273—1274.
- Turner C. L. 1938. *Biol. Bull. Woods Hole*, **75**, 56—65.
- Turner C. L. 1947. *J. exper. Zool.*, **106**, 215—243.
- Tuzet O. 1950. *Rev. Suisse Zool.*, **57**, 433—451.
- Tuzet O. 1958. In Grassé P.-P. (ed), *Traité de Zool.*, **13**, f. 3, 2653—2657. Paris, Masson.
- Tuzet O., Cabanis Y. 1959. *Arch. Zool. exper. gén.*, **97**, Notes et revue, 19—31.
- Tuzet O., Fontaine M. 1937. *Arch. Zool. exp. gén.*, Notes et rev., **78**, 199—215.
- Tuzet O., Millot J. 1959. *Ann. sci. natur. Zool. biol., anim.*, ser. **12**, **1**, 61—69.
- Tyler A. 1948. *Physiol. Rev.*, **28**, 180—219.
- Tyler A. 1955. In Willier B. H., Weiss P. A. a. Hamburger V. (Eds) «Analysis of development». Philadelphia, London, Saunders, 170—212.
- Vallowe H. 1957. *Biol. Bull. Woods Hole*. **112**, 422—429.
- Vasisht H. S. 1953. *Res. Bull. East Panjab Univ.*, No 40, 193—204.
- Vasisht H. S. 1954. *Res. Bull. East Panjab Univ.*, No 46, 49—58.
- Vaupel J. 1929. *J. Morphol.*, **47**, 555—582.
- Vivien J.-H. 1938. *C. r. Acad. Sci. Paris*, **207**, 1452—1455.
- Vivien J.-H. 1939. *C. r. Soc. Biol., Paris*, **131**, 1222—1224.
- Vivien J.-H. 1941. *Bull. biol. France et Belg.*, **75**, 257—309.
- Vivien J.-H. 1952a. *J. Physiol.*, Paris, **44**, 349—351.
- Vivien J.-H. 1952b. *C. r. Acad. Sci. Paris*, **235**, 1697—1699.
- Vivien J.-H. 1964. In E. Wolff (ed.) «L'origine de la lignée germinale chez les vertébrés et chez quelques groupes d'invertébrés». Paris, Hermann, 281—304.
- Vukovic T., Kosoric D. 1968. *Ribar. Jugsl.*, **23**, 34—35.
- Vu-Tân-Tuê. 1968. *Vie et milieu*, **A19**, 457—495.
- Waldeyer W. 1906. In: Hertwig's O. «Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere». Bd. **1**, T. **1**, 86—476.
- Wallace W. 1903. *Quart. J. micr. Sci.*, n. s., **47**, 161—213.
- Walton A. 1924. *Brit. J. exp. Biol.*, **2**, 13—20.
- Walton A. 1952. *J. exp. Biol.*, **29**, 520—531.
- Walton A. 1956. *Proc. Soc. Study Fertility*, Oxford, **8**, 53—57.
- Wang H., Wu H. L., Chen S. L., Chang T. S. 1960. *Sci. Rec. (Sci. Press Peking China)*, n. s., **4**, 33—40.
- Watterson R. L. 1959. *Endocrines in development*. Chicago, Univ. Chicago Press, 142 p.
- Weber M. 1887. *Gegenbaur's Morphol. Jahrb.*, **12**, 366—406.
- Weinland G. 1894. *Pflüger's Arch.*, **58**, 105—132.
- Weisel G. F. 1943. *J. Morphol.*, **73**, 207—230.
- Weisel G. F. 1948. *Physiol. Zoöl.*, **21**, 40—48.
- Weisel G. F. 1949. *Copeia*, 101—110.
- Weishaupt E. 1925. *Z. Wiss. Zool.*, **126**, 571—611.

- Wens H. M. 1940. Deutsche Tierärztl. Wschr., No 4. Цит. по Макеевой и Никольскому, 1965.
- Werner W. H. P. 1934. Trans. Amer. Fisheries Soc., 64h Ann. Meeting, Monreal, Canada, 346—350.
- White I. G. 1953. Austral. J. exp. Biol. Med. Sci., 31, 193—200.
- Wickbom T. 1941. Ark. Zool., 33, 1—6.
- Wickbom T. 1943. Hereditas, 29, 1—24.
- Wickler W. 1962. Z. Tierpsychol., 19, 129—164.
- Wiebe J. P. 1968a. Canad. J. Zool., 46, 1221—1234.
- Wiebe J. P. 1968b. Canad. J. Zool., 46, 1207—1219.
- Wiebe J. P. 1969a. Gen. compar. Endocrinol., 12, 256—266.
- Wiebe J. P. 1969b. Gen. compar. Endocrinol., 12, 267—275.
- Wijhe J. W. van. 1899. Arch. mikr. Anat., 33, 461—516.
- Wiles M. 1969. J. Fish. Res. Board Canada, 26, 3242—3246.
- Wilkie D. 1954. Exp. Cell Res., 6, 384—391.
- Wilkins M. H. 1951. Pubbl. Staz. zool. Napoli, 23, Suppl., 104—114.
- Wilkins M. H. 1953. Biochem. Biophys. Acta, 10, 192.
- Winge Ö. 1922. C. r. trav. Lab. Carlsberg, ser. physiol., 14, 1—20.
- Winge Ö. 1923. J. Genetics, 13, 201—217.
- Winge Ö. 1930. J. Genetics, 23, 69—76.
- Winge Ö. 1932. Proc. 6h Internat. Congr. Genet., 1, 343—355.
- Winge Ö. 1934. C. r. trav. Lab. Carlsberg, ser. physiol., 21, 1—49.
- Winge Ö., Ditlevsen E. 1937. C. r. trav. Lab. Carlsberg., ser. physiol., 22, 121—140.
- Winge Ö., Ditlevsen E. 1948. C. r. trav. Lab. Carlsberg., ser. physiol., 24, 227—248.
- Withler F. C., Humphreys R. M. 1967. J. Fish. Res. Board Canada, 24, 1573—1578.
- Withler F. C., Morley R. B. 1968. J. Fish. Res. Board. Canada, 25, 2695—2699.
- Witschi E. 1927. Biol. Bull. Woods Holle, 52, 137—146.
- Witschi E. 1930. Proc. Soc. exp. Biol. Med., 27, 763—764.
- Witschi E. 1934. In E. Allen (ed.) «Sex and internal secretions». Baltimore, The Williams & Wilkins Co., 160—245.
- Witschi E. 1950. Arch. Anat. micr., 39, 215—246.
- Witschi E. 1955. Mem. Soc. Endocrinol., No 4, 149—165.
- Wolf L. E. 1931. J. Morphol., 52, 115—154.
- Wood C. 1966. Sci. J., 2, 44—48.
- Woodhead A. D., Ellett S. 1969. Exp. Gerontol., 4, 17—25.
- Woods F. A. 1902. Amer. J. Anat., 1, 307—320.
- Yadav B. N., Singh B. R., Munshi J. S. 1970. Mikroskopie, 26, 41—49.
- Yamamoto K. 1951. J. Fac. Sci. Hokkaido univ., ser. 6, Zool., 10, 303—318.
- Yamamoto K., Yamazaki F. 1967. Gumna Symp. Endocrinol., 4, 131—145.
- Yamamoto T. 1953. J. exp. Zool., 123, 571—594.
- Yamamoto T. 1955. Genetics, 40, 406—419.
- Yamamoto T. 1957. Japan. J. Genetics, 32, 333—346.
- Yamamoto T. 1958. J. exp. Zool., 137, 227—260.
- Yamamoto T. 1959a. J. exp. Zool., 141, 133—153.
- Yamamoto T. 1959b. Genetics, 44, 739—757.
- Yamamoto T. 1962. Gen. compar. Endocrinol., 2, Suppl. 1, 341—345.
- Yamamoto T. 1965. Gen. compar. Endocrinol., 5, 527—533.
- Yamamoto T. 1968a. Gen. compar. Endocrinol., 10, 8—13.
- Yamamoto T. 1968b. Annot. Zool. japon., 41, 172—179.

- Yamamoto T., Kajishima T. 1968. *J. exp. Zool.*, **168**, 215—221.
- Yamamoto T., Matsuda N. 1963. *Gen. compar. Endocrinol.*, **3**, 101—110.
- Yamane J., Ito T. 1932. *Cytologia (Tokyo)*, **3**, 188—199.
- Ymazaki F. 1961. *Bull. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, **12**, 167—180.
- Ymazaki F., Donaldson E. M. 1968a. *Gen. compar. Endocrinol.*, **11**, 292—299.
- Ymazaki F., Donaldson E. M. 1968b. *Gen. compar. Endocrinol.*, **10**, 383—391.
- Ymazaki F., Donaldson E. M. 1969. *Gen. compar. Endocrinol.*, **12**, 490—497.
- Yanagimachi R. 1956. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. Zool.*, **12**, 317—324.
- Yanagimachi R. 1957a. *Zool. Mag.*, **66**, 222—225.
- Yanagimachi R. 1957b. *Zool. Mag.*, **66**, 226—233.
- Yanagimachi R. 1957c. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fich.*, **23**, 81—85.
- Yanagimachi R. 1957d. *Annot. Zool. jap.*, **30**, 111—114.
- Yanagimachi R. 1970. *Biol. Reprod.*, **3**, 147—153.
- Yanagimachi R., Kanoh Y. 1953. *J. Fac. sci. Hokkaido Univ., Ser. 6*, **11**, 487—494.
- Yaron Z. 1966. *Endocrinol.*, **34**, 127—128.
- Yasuzumi G. 1956. *Proc. First reg. Conf. Electron-Microsc. in Asia a. Oceania, Tokyo*, 251—256.
- Yokoe Y., Hall P. F. 1970. *Endocrinology*, **86**, 1257—1263.
- Yoshioka H. 1962. «Хоккайдо дайчаку суйсан чакубу кэпкю ихо», *Bull. fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **13**, 123—136.
- Young R. T., Fox D. L. 1937. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.*, **23**, 461—467.
- Young W. C. 1929. *J. Morphol.*, **47**, 479—495.
- Zander C. D. 1961. *Zool. Anz.*, **166**, 81—87.
- Zander C. D. 1965. *Z. Vererbungslehre*, **96**, 128—141.
- Zei M. 1951. *Jadranske girice (Maenidae)*. Ljubljana, 127 p.
- Zei M., Zupranovic S. 1961. *Rapp. e. procès-verb. réunions Comiss. internat. explorat. sci. Mer. mediterr.*, **16**.
- Zirkin B. R. 1970. *Chromosoma*, **31**, 231—240.
- Zirmer D., Buder E., Schelike W., Wetzel R. 1970. *J. Cell Biol.*, **45**, 431—434.
- Zolotnisky N. 1901. *Arch. Zool. exp. e. gen., Notes e. Rev.*, **9**, 65—71.
- Zoric M. 1967. *Jugosl. Physiol. Pharmacol. Acta.*, **3**, 197—199.
- Zuckerman S. 1960. In «*Proc. of Sympos. held a. the Roy. Soc. of Med., Wimpole street, London, 1958*. Ed. by C. R. Austin, *Cambr. Univ. Press., Mem. Soc. Endocrinol.*, No 7, 63—79.
- Zuckerman S. (ed. by) *The ovary*. Vol. 1. N.-Y.—London, Acad. Press, 619 p.

О Г Л А В Л Е Н И Е

Предисловие	5
Глава I. Мочеполовая система	7
I.1. Формирование гонад и дифференцировка пола у рыб	7
I.2. Особенности строения почек, семенников и выводных протоков у самцов разных групп рыб	23
I.2.1. Пластиножаберные рыбы (подкласс <i>Elasmo-branchii</i>)	25
I.2.2. Цельноголовые рыбы (подкласс <i>Holocephali</i>)	35
I.2.3. Двоякодышащие рыбы (подкласс <i>Dipnoi</i>)	40
I.2.4. Кистепёрые рыбы (подкласс <i>Teleostomi</i> , надотряд <i>Crossopterygii</i>)	44
I.2.5. Многопёрые (подкласс <i>Teleostomi</i> , надотряд <i>Brachyopterygii</i>)	44
I.2.6. Хрящевые ганоиды (подкласс <i>Teleostomi</i> , надотряд <i>Chondrostei</i>)	45
I.2.7. Костные ганоиды (подкласс <i>Teleostomi</i> , надотряд <i>Holostei</i>)	48
I.2.8. Костистые рыбы (подкласс <i>Teleostomi</i> , надотряд <i>Teleostei</i>)	51
I.3. Копулятивные органы	67
I.3.1. Пластиножаберные и цельноголовые рыбы	67
I.3.2. Костистые рыбы	75
Глава II. Сперматогенез	93
II.1. Происхождение генераций половых клеток	95
II.2. Циклические изменения и стадии зрелости семенников	98
II.2.1. Пластиножаберные рыбы	98
II.2.2. Цельноголовые рыбы	101
II.2.3. Двоякодышащие рыбы	101
II.2.4. Кистепёрые рыбы	102
II.2.5. Хрящевые ганоиды	104
II.2.6. Костные ганоиды	105
II.2.7. Костистые рыбы	106
II.3. Гормональная регуляция и действие внешних факторов на сперматогенез	123
II.3.1. Гонадотропная функция гипофиза	124
II.3.2. Роль секретиции щитовидной железы, интерренальной ткани и телец Станниуса в репродуктивном процессе	133

II.3.3. Секрция половых гормонов соматическими элементами семенника	136
II.3.4. Влияние на сперматогенез факторов внешней среды	144
Глава III. Сперма и сперматозоиды	152
III.1. Продуцирование спермы	152
III.1.1. Формирование эякулята	152
III.1.2. Выведение эякулята и его характеристика	157
III.1.3. Некоторые особенности спермы рыб с внутренним осеменением	162
III.2. Строение спермиев	168
III.2.1. Головка	168
III.2.2. Средняя часть	174
III.2.3. Хвост	176
III.2.4. Основные типы строения спермиев рыб	179
III.3. Свойства спермиев	181
III.3.1. Характер движения и оплодотворяющая способность	181
III.3.2. Влияние температуры на скорость и продолжительность движения спермиев	207
III.3.3. Подвижность спермиев в солевых растворах	220
III.3.4. Значение реакции среды (рН)	235
III.3.5. Влияние на спермии ионизирующей радиации	236
III.3.6. Действие на спермии веществ полостной жидкости	239
Литература	245

Алексей Федорович Турдаков

ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА САМЦОВ РЫБ

Редактор издательства Л. И. Шелухина. Обложка художника В. Ф. Роека. Технический редактор Э. К. Гаврина. Корректор П. М. Кан. Сдано в набор 29/IX 1971 г. Подписано в печать 15/III 1972 г. Формат бумаги 60×90^{1/16}. Бумага типографская № 1. Объем 17,5 п. л. + вкл. 1,5 п. л., уч.-изд. 16,9 л + вкл. 0,7 л. Тираж 800 экз. Заказ 2385. Цена 1 р. 31 к. Д—01054. Издательство Академии наук Киргизской ССР, г. Фрунзе, ул. XXII партсъезда, 265а. Типография Академии наук Киргизской ССР, г. Фрунзе, ул. Пушкина, 144.

ЗАМЕЧЕННЫЕ ОПЕЧАТКИ

Страница	Строка	Напечатано	Следует читать
122	7 снизу	Weisel, 1969	Wiles, 1969
136	12 сверху	Hyrtl, 1970	Heyl, 1970
146	16—17 сверху	Omura, Oguri, 1970	Omura, Oguri, 1969
186	12 снизу	Machlis, Rawitscher-Kunkel, 1963	Machlis, Rawitscher-Kunkel, 1967
192	20 сверху	3, 5, 7 и 15 ^{0/00}	3,5, 7, и 15 ^{0/00}
206	13 сверху	Blackshaw, 1958	Blackshaw, 1953
239	9 сверху	Rough, 1954; Rough, Clugston, 1955	Rugh, 1954; Rugh, Clugston, 1955