

TARTU RIIKLIKU ÜLIKOO LI TOIMETISED

УЧЕННЫЕ ЗАПИСКИ
ТАРТУСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА
ACTA ET COMMENTATIONES UNIVERSITATIS TARTUENSIS

805

РАЗМНОЖЕНИЕ РЫБ

Труды по зоологии XVI

TARTU RIIKLIKU ÜLIKOOLI TOIMETISED
УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ
ТАРТУСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА
ACTA ET COMMENTATIONES UNIVERSITATIS TARTUENSIS
ALUSTATUD 1893.a. VIINIK 805 ВЫПУСК ОСНОВАН В 1893.г

РАЗМНОЖЕНИЕ РЫБ

Труды по зоологии XVI

ТАРТУ 1988

Редакционная коллегия: Ю.В. Ристок
(председатель),
А.Я. Кирк,
Т.В. Саат

Ответственный редактор К.И. Пыльдвере



Саат Т.В. Созревание и овуляция ооцитов карпа <i>in vitro</i> в разных средах.	5
T. Saat. Maturation and ovulation of carp oocytes <i>in vitro</i> in various culture media. Summary	36
Саат Т.В. Влияние величины инкубируемых фрагментов яичника на созревание и овуляцию <i>in vitro</i> ооцитов карпа и травяной лягушки	38
T. Saat. <i>In vitro</i> maturation and ovulation of carp (<i>Cyprinus carpio</i>) and frog (<i>Rana temporaria</i>) oocytes in relation to size of incubated gonadal fragments. Summary	48
Нооритс Т.К. Биологическая характеристика производителей леща озер Вьртсъярв (ЭССР) и Ясхан (Туркм. ССР).	49
T. Noorits. Biological characteristics of mature bream in Lake Võrtsjärv (Estonian S.S.R.) and Lake Yaskhan (Turkmenian S.S.R.). Summary	69
Паавер Т, Иваск М., Халдна М. Изменчивость некоторых показателей качества икры в двух линиях радужной форели (<i>Salmo gairdneri</i>) . .	70
T. Paaver, M. Ivask, M. Haldna. The variability of some indices of egg quality in two strains of the rainbow trout (<i>Salmo gairdneri</i>). Summary	81

Ярвекюльг Р.А. Размножение обыкновенного подкаменщика (Cottus gobio L.) в реках Эстонии . . .	82
R. Järvekülg. Reproduction of river bull-head (Cottus gobio L.) in Estonian rivers. Summary	89
Краузе Т.Х. Об акклиматизации пеляди в Эстонии.	90
T. Krause. On the acclimatization of Coregonus peled in Estonia. Summary . . .	96

СОЗРЕВАНИЕ И ОВУЛЯЦИЯ ООЦИТОВ КАРПА in vitro В РАЗНЫХ СРЕДАХ

Т.В. Саат

Разработка метода индукции созревания и овуляции ооцитов in vitro у карпа и других видов - объектов рыбоводства представляет специальный интерес. Разрабатываемый метод может быть использован при совершенствовании биотехнологии их заводского воспроизводства, например, при биотестировании гормональных препаратов - индукторов созревания и овуляции, при разработке способов контроля и управления созреванием ооцитов и др.

Созревание ооцитов карпа in vitro впервые получили Сакун и Гуреева-Преображенская /1975/, используя стероидные гормоны. Ими же было показано, что при созревании in vitro ооциты карпа могут достигать стадии метафазы II, характерной для зрелых яиц костистых рыб. Далее было показано, что ооциты карпа способны созреть in vitro и под влиянием некоторых гонадотропных гормонов /Epler, 1981 а; Бурлаков, Рышка, 1981/. Эплером было также показано, что способность ооцитов созреть in vitro тесно коррелирует с исходным состоянием ооцитов (положением ядра в ооците), и что для индукции овуляции необходим дополнительный стимул - воздействие простагландином $E_{2\alpha}$. Созревшие и овулировавшие in vitro ооциты карпа способны к оплодотворению и эмбриональному развитию, но до стадии вылупления развились лишь единичные зародыши /Epler, 1981 а, б, с, d/.

Целью наших исследований была разработка метода индукции созревания и

овуляции ооцитов карпа *in vitro*, который позволил бы получить способные к оплодотворению и нормальному эмбриональному развитию яйцеклетки. В настоящей работе приведены данные о созревании, овуляции и приобретении способности к развитию у ооцитов карпа в разных средах. Следует отметить, что в более ранних работах на том же объекте влияние среды инкубации на результаты опыта не рассматривалось.

Материал и методика

Опыты проводились в июне 1984 г. во Всесоюзном научно-исследовательском институте прудового рыбного хозяйства. Использовали завершившие рост ооциты 6 самок карпа.

Извлеченные яичники помещали в раствор Хенкса с антибиотиками (500 ед./мл пенициллина и 0.1 мг/мл стрептомицина). С помощью остро заточенных пинцетов от яичников отделяли фрагменты, содержащие от 2 до 10 фолликулов дефинитивного размера /Саат, 1988/, и переносили их в среду с гормонами. Число ооцитов дефинитивного размера на 1 мл среды равнялось примерно 20 /Саат, 1988/. Ооциты инкубировали в маленьких стеклянных или пластмассовых чашках Петри с 5 или 2.5 мл среды.

Ооциты инкубировали в термостате при постоянной температуре ($\pm 0.5^\circ \text{C}$) в интервале $18-22^\circ \text{C}$. Для получения сопоставимых результатов при разных температурах инкубации относительно хронологии созревания, отсчет времени вели в относительных единицах — в числе τ_0 /Детлаф, Детлаф, 1960, 1982; величины τ_0 для карпа при разных температурах — см. Игнатьева, 1979/.

Основным критерием созревания служило разрушение ядра ооцита /Саат, 1980/. Учитывали также дополнительный критерий - созревание кортекса ооцита. Созревшими считали лишь те ооциты, которые приобретали полупрозрачность: только такие ооциты способны к активации, оплодотворению и нормальному развитию.

Созревание ооцитов индуцировали 17α -оксипрогестероном (1 мкг/мл) или суспензией ацетонированных гипофизов са-зана (50 мкг/мл). Ооциты каждой самки инкубировали в 9 повторах (для каждой среды инкубации 3 чашки с 17α -оксипрогестероном, 2 чашки со суспензией гипофизов, 3 чашки с 17α -оксипрогестероном + гипофизом, 1 чашка без гормонов).

Для индукции овуляции использовали простагландины $F_{2\alpha}$ и E_2 производства Института химии АН ЭССР. Простагландины добавляли в среду инкубации после разрушения ядра ооцита в 0.1 мл дистиллированной воды.

В опытах использовали 14 сред инкубации. Среды перечислены ниже в списке сокращений.

Некоторые другие подробности проведения опытов *in vitro* описаны ранее /Саат, 1980, 1985 а/.

Список сокращений

1. Среды инкубации

- Хенкса - раствор Хенкса с 0.35 мг/мл бикарбоната натрия
199 - среда 199 на основе раствора Хенкса
199C - среда 199 с 20% сыворотки крови крупного рогатого скота
P199C - разбавленная 199C (3 части 199C и 1 часть дистиллированной воды)

- М199 - модифицированная среда 199 (199 + 20% дистиллированной воды + бикарбонат натрия до концентрации 2.0 мг/мл)
 М199С - М199 с 20% сыворотки крови крупного рогатого скота
 Игла - среда Игла для культуры тканей
 Игла-С - среда Игла с 20% сыворотки крови крупного рогатого скота
 Сыворотка - цельная сыворотка крови крупного рогатого скота
 Рингера - раствор Рингера для амфибий
 Вольфа и Квимби - солевой раствор, лежащий в основе одноименной среды (состав см. Саат, 19856)
 CBSS - солевой раствор для инкубации ооцитов карпа по Jalabert, 1978 (состав см. Саат, 19856)
 Кортланда - солевой раствор Кортланда (состав см. Саат, 19856)
 Эрла - солевой раствор Эрла (состав см. Саат, 19856)

2. Гормоны

- 17-П - 17 α -оксипрогестерон, 1 мкг/мл
 ГС - суспензия ацетонированных гипофизов сазана, 50 мкг/мл
 Пг F_{2 α} - простагландин F_{2 α} , 5 мкг/мл
 Пг E₂ - простагландин E₂, 5 мкг/мл
 n - число ооцитов в опыте

List of abbreviations

1. Culture media

- Hanks - Hanks' solution with 0.35 mg/ml of NaHCO₃
 199 - medium 199 with Hanks' salts
 199S - medium 199 with 20% of calf serum
 D199S - diluted medium 199S (3 parts of 199 and 1 part of destilled water)

- M199 - modified 199 (199 + 20% of des-
tilled water + NaHCO_3 up to 2.0
mg/ml)
- M199S - M199 with 20% of calf serum
- Eagle - Eagle's MEM for cell culture
- Eagle-S - Eagle's medium with 20% of calf
serum
- Ringer - Ringer's solution for amphibians
- Wolf &
- Quimby - Wolf and Quimby's BSS
- CBSS - carp BSS by Jalabert, 1978
- Cortland- Cortland BSS
- Earle - Earle's BSS

2. Hormones

- 17-P, 17 α -hydroxyprogesterone, 1 $\mu\text{g}/\text{ml}$
- CH, wild carp acetonized hypophysis
powder, 50g $\mu\text{g}/\text{ml}$
- PgF_{2 α} , prostaglandin F_{2 α} , 5 $\mu\text{g}/\text{ml}$
- PgE₂, prostaglandin E₂, 5 $\mu\text{g}/\text{ml}$
- n, number of oocytes used in experi-
ments
- τ_0 , duration of one mitotic cycle du-
ring synchronous cleavage divi-
sions at given temperature, a unit
of relative time which allows to
compare results obtained at diffe-
rent temperatures and in different
species of poicilotherms (Dettlaff,
Dettlaff, 1961)

Результаты

Созревание ооцитов. Данные о созревании ооцитов 3 самок карпа в разных средах приведены в таблице 1. Процент созревших ооцитов в разных средах существенно различался. Ооциты разных самок созревали в одних и тех же средах в неодинаковом проценте случаев; наибольшее число ооцитов созревало при использовании 17 α -оксипрогестерона, и наименьшее - при использовании суспензии гипофизов (табл. 1).

17 α -оксипрогестерон. Ооциты самки № 1 созревали в высоком проценте случаев (67.2-82.6%) в 12 средах (из 14 испытанных); лишь в растворе Хенкса и в цельной сыворотке крови крупного рогатого скота созревало значительно меньше ооцитов (52.6-53.7%). У самки № 2 хорошие результаты (59.6-77.7% созревших ооцитов) были получены в 10 средах; в 4 солевых растворах (Хенкса, Рингера, Кортланда и CBSS) созревало значительно меньше ооцитов (5.4-38.5%). У самки № 3 высокий процент созревших ооцитов наблюдался лишь в 7 средах (56.4-74.1%); в простых солевых растворах (а также в среде 199) процент созревших ооцитов был значительно меньше, и в 3 солевых растворах (Хенкса, Рингера и Кортланда) созревало менее 5% ооцитов. Лучшие и стабильные результаты у 3 самок были получены в среде M199C; за ней следовала среда Игла с сывороткой (табл. 1).

Суспензия гипофизов сазана вызывала созревание значительно меньшего числа ооцитов, чем 17 α -оксипрогестерон. Ооциты созревали (как правило, в невысоком проценте случаев) у самки № 1 - в 11 средах, у самки № 2 - в 8 средах, у самки № 3 - в 2 средах. Лучшие результаты

были получены в среде М199С (около 45% созревших ооцитов у всех самок); ооциты всех трех самок созревали также в среде М199, но в меньшем проценте случаев (табл. 1).

17 α -оксипрогестерон + суспензия гипофизов сазана. У самки № 1 в 12 средах процент созревания существенно не отличался от такового в варианте, где использовали 17 α -оксипрогестерон один; в двух остальных средах (растворы Рингера и Хенкса) добавление суспензии гипофизов приводило к существенному снижению процента созревших ооцитов. У самки № 2 частичное подавление созревания ооцитов наблюдалось еще в 3 солевых растворах (Кортланда, Вольфа и Квимби, и СБСС); среди простых солевых растворов лишь в растворе Эрла созревало столько же ооцитов, что и при использовании одного 17 α -оксипрогестерона. У самки № 3 комбинированное воздействие 17 α -оксипрогестероном и суспензией гипофизов приводило к существенному снижению процента созревших ооцитов во всех средах. При комбинированном воздействии 17 α -оксипрогестероном и суспензией гипофизов ооциты самки № 3 созревали в высоком проценте случаев лишь в среде М199С (табл. 1).

Влияние сыворотки крови крупного рогатого скота. Добавление к некоторым средам (199, М199 и Игла) 20% сыворотки крови крупного рогатого скота у самок № 1 и № 2 в большинстве случаев не оказывало существенного влияния на созревание ооцитов; у самки № 3 добавление сыворотки приводило к существенному повышению процента созревших ооцитов (табл. 1).

Ооциты карпа созревают и в цельной сыворотке (табл. 1), но в отличие от остальных сред созревшие ооциты имеют синеватый оттенок и неспособны активироваться.

Таблица 1

Созревание ооцитов карпа в разных средах под влиянием 17 α -оксипрогестерона, суспензии гипофизов сазана и при одновременном воздействии 17 α -оксипрогестероном и суспензией гипофизов

Table 1

Maturation of carp oocytes in different culture media under the effect of 17 α - hydroxyprogesterone, carp hypophysis suspension alone and under their joint action¹

Среда	Medium	Созревание ооцитов (%) у ♀ 1 под влиянием								
		Maturation (%) of ♀ 1 oocytes under effect of								
		17-П 17-P			17-П + ГС 17-P + CH			ГС CH		
		n	$\bar{x}$	s- $\bar{x}$	n	$\bar{x}$	s- $\bar{x}$	n	$\bar{x}$	s- $\bar{x}$
1	Хенкса	Hanks	333	52.6	2.74	373	39.7	2.53	215	0.0
2	199	199	410	71.7	2.22	402	66.7	2.35	207	3.9
3	199С	199S	369	67.2	2.44	374	61.5	2.52	187	3.2
4	Р199С	D199S	369	78.6	2.14	353	67.1	2.50	174	23.6
5	М199С	M199S	298	82.6	2.20	363	73.3	2.32	244	41.4
6	М199С	M199S	290	76.1	2.18	355	71.3	2.40	262	47.0
7	Игла	Eagle	374	71.7	2.33	376	70.5	2.35	209	38.8
8	Игла-С	Eagle-S	386	74.1	2.23	358	73.5	2.33	203	25.6
9	Сыворотка	Serum								
	ротка		393	53.7	2.52	339	56.9	2.69	258	0.0
10	Рингера	Ringer	271	81.5	2.36	355	66.2	2.51	234	0.0
11	Вольфа и Квимби	Wolf & Quimby	350	77.7	2.22	391	73.7	2.23	257	6.6
12	Корт-ланда	Cortland								
			289	69.9	2.70	309	63.8	2.73	173	4.6
13	CB SS	CBSS	346	69.7	2.47	366	73.2	2.31	224	17.0
14	Эрла	Earle	263	77.6	2.57	373	71.1	2.35	235	15.3

¹ В контроле (среда без гормона) ооциты ни в одном из сред не созрели.

¹ In control dishes (media without hormones) oocytes did not mature.

Таблица 1 (продолжение)

Table 1 (continued)

Р N	Созревание ооцитов (%) у ♀ 2 под влиянием Maturation (%) of ♀ 2 oocytes under effect of								
	17-П 17-P			17-П + ГС 17-P + CH			ГС CH		
	n	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$	n	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$	n	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$
1	285	5.4	1.35	231	3.5	1.20	224	0.0	
2	318	72.0	2.52	212	65.6	3.26	214	2.3	1.03
3	319	67.4	2.62	305	61.0	2.79	288	2.4	1.04
4	289	74.7	2.56	280	71.8	2.69	169	9.5	2.25
5	371	69.0	2.40	299	64.9	2.76	262	42.8	3.06
6	279	77.7	2.20	254	72.8	2.79	310	42.9	3.41
7	377	70.8	2.34	316	65.5	2.67	235	24.7	2.81
8	358	69.3	2.44	277	79.1	2.44	174	19.5	3.01
9	339	59.6	2.67	318	59.1	2.76	128	0.0	
10	260	8.1	1.68	239	3.4	1.16	178	0.0	
11	288	69.9	2.83	317	17.4	2.13	196	0.0	
12	357	23.8	2.25	258	9.8	1.81	188	0.0	
13	296	38.5	2.83	212	20.3	2.76	222	0.0	
14	363	76.9	2.21	257	72.4	2.79	183	4.4	1.51

Таблица 1 (окончание)

Table 1 (continued)

№ N	Созревание ооцитов (%) у ♀ 3 под влиянием Maturation (%) of ♀ 3 oocytes under effect of								
	17-П 17-P			17-П + ГС 17-P + CH			ГС CH		
	n	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$	n	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$	n	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$
1	312	1.3	0.64	305	0.3	0.33	203	0.0	
2	309	33.7	2.69	302	3.6	1.08	195	0.0	
3	288	59.0	2.90	338	19.8	2.17	172	0.0	
4	294	63.6	2.81	269	24.5	2.62	203	0.0	
5	353	56.4	2.64	310	22.3	2.36	210	16.7	2.57
6	275	74.1	2.27	326	66.0	2.62	206	44.7	3.46
7	311	56.9	2.81	258	10.9	1.94	178	0.0	
8	341	70.7	2.47	280	42.9	2.96	180	0.0	
9	296	57.4	2.87	253	45.1	3.13	218	0.0	
10	283	0.0		248	0.0		188	0.0	
11	225	44.4	3.31	195	12.3	2.35	136	0.0	
12	351	1.4	0.63	333	0.6	0.42	192	0.0	
13	283	25.1	2.57	268	0.8	0.53	168	0.0	
14	320	41.9	2.76	290	8.6	1.65	147	0.0	

Влияние бикарбоната натрия. В 75%-ном растворе Хенкса без бикарбоната натрия и при низких его концентрациях (до 1 мг/мл) ооциты карпа не созревали; с последующим повышением концентрации бикарбоната натрия в растворе процент созревших ооцитов постоянно увеличивался. При концентрации бикарбоната натрия 3.5-4 мг/мл созревало около 80% ооцитов (рис. 1). Однако при такой

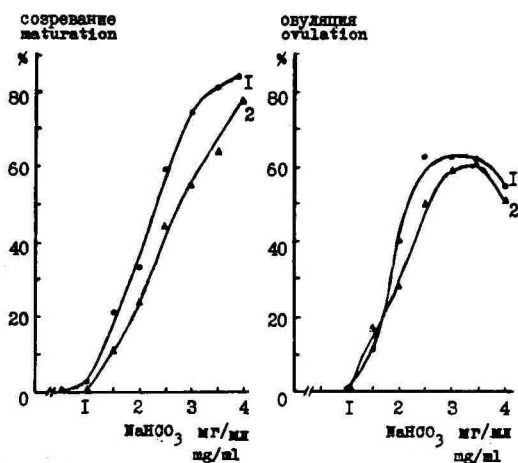


Рис. 1. Созревание и овуляция ооцитов карпа в 75%-ном растворе Хенкса с разным содержанием NaHCO_3 под влиянием суспензии гипофизов сазана. Концентрация гипофиза: 1 - 50 мкг/мл, 2 - 10 мкг/мл. В средах без суспензии гипофизов ооциты не созрели.

Fig. 1. Carp oocyte maturation and ovulation under the effect of carp hypophysis suspension in 75% Hanks' solution containing different amounts of NaHCO_3 .

Hypophysis concentrations: 1 - 50 µg/ml, 2 - 10 µg/ml.

высокой концентрации бикарбоната натрия созревание кортекса ооцита происходит атипично (созревшие ооциты имеют синеватый оттенок) и оболочки сильно набухают (ооциты активируются в фолликуле?). Поэтому концентрация бикарбоната натрия в среде не должна превышать 2-2.5 мг/мл.

Овуляция созревших ооцитов. Данные об овуляции созревших ооцитов карпа без добавления в среду простагландинов приведены в таблице 2.

Созревшие под влиянием 17α -оксипрогестерона ооциты во всех средах овулировали в невысоком проценте случаев (менее 20%); добавление к средам сыворотки положительного эффекта не давало. При использовании суспензии гипофизов сазана и при комбинированном воздействии 17α -оксипрогестероном и суспензией гипофизов процент овулировавших ооцитов в большинстве использованных сред увеличивался и в некоторых случаях достигал 33-37% (табл. 2).

Влияние простагландинов. Существенное повышение процента овулировавших ооцитов наблюдалось в случае добавления в среды простагландина $E_{2\alpha}$ (в данной серии опытов простагландины добавляли на сроке около 30%, после начала гормонального воздействия в концентрации 5 мкг/мл). Лучшие результаты были получены в средах М199, М199С, Игла и Игла с сывороткой: 61.6-66.5% овулировавших ооцитов после созревания под влиянием 17α -оксипрогестерона, 58.2-72.4% после созревания под влиянием суспензии гипофизов и 64.0-78.6% после созревания под одновременным влиянием этих препаратов (табл. 3).

Простагландин E_2 оказался значительно менее эффективным при индукции овуляции ооцитов карпа, чем простаглан-

дин $F_{2\alpha}$: он вызывал овуляцию до 49.1% ооцитов (в среде M199C) после созревания под влиянием 17α -оксипрогестерона и до 51.0~51.3% ооцитов (в средах M199, Игла и Игла с сывороткой) после созревания под одновременным воздействием 17α -оксипрогестерона и гипофиза сазана (табл. 4).

В специальных опытах изучали влияние разных концентраций простагландинов на овуляцию; результаты одного из них представлены на рисунке 1. Максимальный процент овуляции во всех опытах был получен при использовании простагландина $F_{2\alpha}$ в концентрации 5 (или 10) мкг/мл; простагландин E_2 был малоэффективным в случае всех использованных концентраций.

Целью последующих опытов было выяснение оптимального срока добавления в среду простагландина $F_{2\alpha}$; результаты одного опыта приведены в таблице 5. Процент овуляции был высоким (около 80%) на всех изученных сроках (20, 24, 28 и 32 τ_0 от момента помещения ооцитов в среду с 17α -оксипрогестероном). Первые ооциты овулировали соответственно спустя 2, 1, 0.5 τ_0 после добавления простагландина, но продолжительность процесса овуляции при разных сроках добавления простагландина существенно различалась. Овуляция ооцитов происходила наиболее дружно в том случае, когда простагландин добавляли спустя 28 τ_0 после начала опыта (табл. 5).

Способность к активации и эмбриональному развитию. Ооциты, созревшие и овулировавшие в разных средах, существенно различались по способности к активации и к эмбриональному развитию после искусственного осеменения (табл. 6). Среди солевых растворов наиболее хорошие

результаты были получены в растворах Эрла и Вольфа и Квимби (около 50% ооцитов активировались и единичные приступили к дроблению); далеко идущего развития зародышей после созревания и овуляции ооцитов в этой группе сред мы не наблюдали. Заметно лучшие результаты были получены в комплексных средах: 79-98% овулировавших ооцитов активировались (при их погружении в воду образовалось перивителлиновое пространство), и 46-74% осемененных ооцитов дробились. К далеко идущему развитию была способна лишь небольшая часть зародышей (табл. 6). Вылупление предличинок (3-9% от числа осемененных ооцитов) происходило лишь в 4 случаях: после созревания и овуляции ооцитов в средах 199C, M199C, Игла и Игла с сывороткой.

В следующих 2 опытах изучали способность к эмбриональному развитию у ооцитов, осемененных на разных сроках после начала гормонального воздействия (табл. 7, результаты одного опыта; в другом опыте был получен аналогичный результат). Максимальный процент дробления наблюдался в том случае, когда ооциты осеменяли спустя 33-36% после начала гормонального воздействия.

Влияние сыворотки. В цельной сыворотке крови крупного рогатого скота ооциты карпа неспособны к активации и эмбриональному развитию (табл. 6, и результаты некоторых других наших опытов). В то же время добавление некоторого количества сыворотки к средам желательно, т.к. она в ряде случаев оказывает благоприятное влияние на созревание ооцитов (табл. 2) и, как показывают наши наблюдения, препятствует спонтанной активации ооцитов в среде инкубации. В специальных опытах было изучено влияние разных

концентраций сыворотки крови на приобретение ооцитами способности к развитию; результаты одного опыта (в котором были получены наиболее полные данные) представлены в таблице 8. При добавлении в среду 10-30% сыворотки крови способность к развитию приобретало столько же ооцитов, что и в контроле (среда без сыворотки); при более высоком содержании сыворотки лишь единичные ооциты были способны к развитию.

Обсуждение

Результаты настоящей работы свидетельствуют о том, что состав среды инкубации оказывает существенное влияние на созревание и овуляцию ооцитов, а также на приобретение созревающими *in vitro* ооцитами способности к развитию.

В разных средах отмечалась различная эффективность гормональных препаратов, примененных нами для индукции созревания ооцитов - 17α -оксипрогестерона и суспензии гипофизов сазана. Под влиянием 17α -оксипрогестерона ооциты созревали в более высоком проценте случаев и в большем числе сред, чем под влиянием суспензии гипофизов сазана. Эти различия в эффективности могут быть обусловлены разным механизмом действия 17α -оксипрогестерона и гонадотропных гормонов гипофиза при индукции созревания ооцита. Гонадотропные гормоны вызывают созревание опосредованно, воздействуя на клетки фолликулярной оболочки, где происходит синтез и (или) высвобождение медиатора созревания - прогестероноподобного гормона, непосредственно действующего на ооцит и вызывающего его созревание /см. Гончаров, 1977; Детлаф, 1977; Masui, Clarke, 1979 /. Недавно

было показано, что у карпа наиболее вероятным посредником действия гонадотропина является именно 17α -оксипрогестерон /Kime, Doblen, 1985/. Таким образом, низкая эффективность суспензии гипофизов (содержащей гонадотропный гормон) в некоторых из использованных нами средах могла быть обусловлена и тем, что в них синтез (высвобождение) медиатора созревания в ответ на действие гонадотропина был нарушен, или же тем, что в разных средах (при одинаковом уровне синтеза медиатора) чувствительность самого ооцита к медиатору созревания существенно различается (т.е. в разных средах для индукции созревания ооцита требуются неодинаковые количества медиатора). Эти два объяснения друг друга не исключают, но второе кажется более вероятным, т.к. под влиянием 17α -оксипрогестерона в разных средах созревало неодинаковое число ооцитов одной и той же самки.

Результаты настоящей работы согласуются с литературными данными для осетровых рыб /Гончаров, 1978/ и серебряного карася /Саат, 1985а/ и свидетельствуют о том, что созреванию ооцитов под влиянием гонадотропинов способствует повышение в среде инкубации концентрации бикарбоната натрия; при этом увеличивается число созревших ооцитов и существенно снижается эффективная концентрация гонадотропина. У серебряного карася при этом уменьшается и эффективная концентрация 17α -оксипрогестерона /Саат, 1985а/. По-видимому, стимулирующее влияние на созревание ооцитов карпа сред М199 и М199С (по сравнению со средами 199 и 199С) объясняется именно тем, что в них увеличено содержание бикарбоната натрия. Благоприятное влияние бикарбоната натрия на созревание

ооцитов может быть обусловлено как увеличением ионной силы среды, так и изменением ее pH и буферных свойств. Следует отметить, что ооциты карпа, в отличие от осетровых рыб и серебряного карася, в средах с повышенным содержанием бикарбоната натрия без добавления экзогенных гормонов не созрели.

Ранее было показано, что у костистых рыб прогестерон и гонадотропин могут оказывать синергидное действие при индукции созревания ооцитов /см. Саат, 19856/. Данные настоящей работы свидетельствуют о том, что взаимодействие этих гормональных препаратов может оказывать и иное действие на созревание ооцитов. У карпа в целом ряде случаев одновременное воздействие 17α -оксипрогестероном и суспензией гипофизов сазана приводило к статистически достоверному уменьшению числа созревших ооцитов по сравнению с вариантами опыта, где использовали только 17α -оксипрогестерон. Такое подавление процесса созревания для костистых рыб замечено впервые. Оно, по всей вероятности, связано с физиологическим состоянием фолликулов, т.к. наблюдалось не у всех самок, а лишь у тех, ооциты которых хуже реагировали на 17α -оксипрогестерон и в особенности на суспензию гипофизов. Наши опыты показали также, что степень подавления созревания ооцитов зависит от среды инкубации: оно было сильнее выражено в солевых растворах и в значительно меньшей степени — в комплексных средах, в частности, в средах М199 и М199С, которые по ряду показателей оказались наиболее благоприятными для инкубации ооцитов карпа. Более детальное исследование этого явления, ранее известного у амфибий и осетровых рыб, может существенно расширить наши

представления о закономерностях перехода ооцита к созреванию /Гончаров, Кузнецов, 1986/.

По данным П. Эплера, у разных самок карпа ооциты созревают в неодинаковом проценте случаев. Процент созревших ооцитов коррелирует с их исходным состоянием в момент начала опыта. Если *in vivo* в ооцитах уже началась миграция ядра (зародишевого пузырька) в сторону анимального полюса, то ооциты созревали в значительно более высоком проценте случаев, чем при использовании ооцитов с центрально расположенными ядрами /Epler, 1981 a, b, c/.

В своих опытах П. Эплер инкубировал ооциты в растворе Кортланда с 20% сыворотки. Результаты наших опытов также показали, что ооциты разных самок созревали в неодинаковом проценте случаев, но размах колебаний результатов, полученных при использовании ооцитов разных самок, в значительной степени зависит от среды инкубации. При этом среди 14 использованных сред раствор Кортланда оказался одним из наименее подходящих для инкубации ооцитов карпа. Наиболее стабильные результаты при работе с ооцитами разных самок были получены в среде M199C, которая с успехом применялась также в опытах с ооцитами вьюна, серебряного карася и шиповки /Саат, 1985б/.

В наших опытах, как и в опытах П. Эплера /1981 /, созревшие под влиянием стероидных гормонов или суспензии гипофизов ооциты овулировали в невысоком проценте случаев. Аналогичный результат получен также в опытах с ооцитами некоторых других видов рыб /см. Саат, 1985б/. В отличие от результатов, полученных нами на вьюне /Саат, 1980/, у карпа одновременное воздействие гона-

дотропным и стероидным гормоном и добавление в среду инкубации сыворотки крови не приводило к увеличению процента овуляции. Существенное повышение процента овулировавших ооцитов было получено при добавлении в среду простагландинов, в частности, простагландина $F_{2\alpha}$. В последние годы получено немало данных, свидетельствующих о том, что простагландин $F_{2\alpha}$ является естественным индуктором овуляции у костистых рыб /см. Саат, 1985б/. Наши опыты на карпе показали, что процессы, подготавливающие овуляцию параллельно с мейотическим созреванием ооцита, в разных средах протекают с неодинаковой эффективностью. И в данном случае раствор Кортланда, часто используемый для инкубации ооцитов карпа и других костистых рыб /см. Саат, 1985б/, оказался относительно малоэффективным.

Нами установлено, что овуляция протекает наиболее слаженно в том случае, когда простагландин $F_{2\alpha}$ добавляют в среду на сроке $28\tau_0$ после начала инкубации в среде с 17α -оксипрогестероном. По нашим неопубликованным данным, как раз к этому времени ооциты достигают характерной для зрелого яйца стадии мейоза — метафазы II¹.

В опытах П. Эплера /1981d/ при той же концентрации простагландина (и после созревания под влиянием стероидных гормонов) процесс овуляции протекал значительно медленнее: при 20°C 5% ооцитов овулировали за 6-9 ч ($12-19\tau_0$), примерно 70% (от окончательного числа овулировавших ооцитов) — за 16-18 ч ($34-39\tau_0$). Эти различия могут быть обусловлены как использованием разных сред, так и разным сроком добавления в среду простагландина ($28\tau_0$ в наших опытах, 24 ч или около $50\tau_0$ после начала инкубации в опытах П. Эплера).

Данные о приобретении созревающими *in vitro* ооцитами способности к развитию еще более четко, чем данные о созревании и овуляции показывают, что комплексные среды (199, Игла и их модификации) значительно более благоприятны для инкубации ооцитов карпа, чем простые солевые растворы. В средах первой группы около 80-100% ооцитов приобретали способность к образованию в воде перивителлинового пространства, 40-80% - способность к дроблению, и в отдельных опытах до 20% - к развитию до стадии вылупления. Доля зародышей, достигших стадии вылупления, в представленной в данной статье серии опытов в целом была невысокой. Это обусловлено несколькими причинами. Во-первых, опыты по приобретению способности к развитию были проведены в конце нерестового сезона. Во-вторых, не во всех случаях нам удалось соблюдать оптимальные сроки осеменения ооцитов. В-третьих, как было показано позднее в другой серии опытов, наибольшее число ооцитов приобретает способность к эмбриональному развитию в том случае, когда ооциты созревают под одновременным воздействием 17α -оксипрогестерона и суспензии гипофизов, а не одного 17α -оксипрогестерона. Нами установлено, что если опыты проводить в оптимальные сроки и созревание индуцировать одновременным воздействием 17α -оксипрогестерона и суспензии гипофизов, то стадии вылупления достигает значительно больше (в некоторых опытах до 75%) осемененных ооцитов.

Таблица 2
Овуляция ооцитов в разных средах без добавления простагландинов¹

Table 2
Carp oocyte ovulation in different media without prostaglandins¹

Среда Medium	Овуляция ооцитов (%) после созревания под влиянием Ovulation (%) after maturation under effect of					
	17-П	17-Р	ГС	СН	17-П+ГС	17-Р+СН
	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$
Хенкса	- ²					
199	5.1	2.47	9.4	5.15		
199С	9.2	2.99	20.5	3.23	33.3	19.24
Р199С	5.1	1.42	14.8	3.21	25.0	21.65
М199	5.1	2.26	13.8	2.61	28.6	8.54
М199С	12.8	2.22	21.1	3.10	22.1	3.51
Игла	14.4	2.43	15.7	2.41	19.2	3.46
Игла-С	15.8	2.26	26.6	3.51	19.4	5.02
Сыворотка	10.0	1.82	17.4	3.18	33.3	8.61
Рингера	8.2	2.11	9.4	2.23	13.6	4.22
Вольфа и Квимби	17.0	4.01	14.1	4.35	0.0	33.33
Корт-ланда	16.4	2.50	21.8	3.47	20.0	12.65
СВSS	7.1	2.58	21.0	4.52	33.3	27.20
Эрла	9.2	2.54	36.7	5.08	23.1	8.26
	8.9	2.13	10.1	2.39	9.1	6.13

¹Суммарные данные для ооцитов самок 1, 2 и 3 (см. табл. 1).

²Данных нет (ооциты в этом варианте опыта не созрели).

¹Pooled data for females 1, 2 and 3 (see Table 1).
Percentage of ovulation is calculated from the number of mature oocytes.

²No data (in this variant oocytes did not mature)

Таблица 3
Овуляция ооцитов карпа в разных средах под влиянием простагландина $F_{2\alpha}$ ¹

Effects of prostaglandin $F_{2\alpha}$ on carp oocyte ovulation in different media¹

Среда		Овуляция ооцитов (%) после созревания под влиянием					
Medium		Ovulation (%) after maturation under effect of					
		17-П		ГС		17-П + ГС	
		17-Р		СН		17-Р + СН	
		$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$
Хенкса	Hanks	25.5	5.87	19.8	4.42	-	-
199	199	49.4	3.18	54.3	4.39	57.1	18.70
199С	199S	56.4	3.69	57.9	3.52	57.1	18.70
Р199С	D199S	34.2	2.96	43.7	3.95	48.3	9.28
М199	M199	66.5	2.88	62.9	3.74	68.5	4.47
М199С	M199S	64.6	2.51	58.3	3.35	64.0	3.63
Игла	Eagle	62.1	3.41	72.4	3.39	71.4	5.15
Игла-С	Eagle-S	61.6	2.93	58.2	3.11	78.6	5.18
Сыво- ротка	Serum						
		32.8	3.36	33.6	4.13	29.3	5.02
Рингера	Ringer	57.5	5.30	42.7	5.71	50.0	35.35
Вольфа и Квимби	Wolf & Quimby						
		40.0	3.93	53.1	4.41	57.1	18.70
Корт- ланда	Cortland						
		33.3	27.20	33.3	4.89	41.4	5.28
СВSS	CBSS	45.7	3.65	49.6	4.51	41.7	14.23
Эрла	Earle	55.9	3.28	61.2	3.79	61.2	3.79

¹См. примечания 1 и 2 под табл. 2. Простагландин $F_{2\alpha}$ (5 мкг/мл) добавляли спустя 30 % после начала гормонального воздействия.

¹See 1 and 2 of Table 2. Prostaglandin $F_{2\alpha}$ (5 μ g/ml) was added after the completion of maturation (30%, i.e. 14 hours at 20.0° C from the beginning of incubation).

Таблица 4
Овуляция ооцитов в разных средах под
влиянием простагландина E_2^1

Table 4
Effects of prostaglandin E_2 on carp oocyte
ovulation in different media¹

Среда	Medium	: Овуляция ооцитов (%) после созревания под влиянием			
		: Ovulation (%) after maturation under effect of			
		: 17-П		17-П + ГС	
		: 17-Р		17-Р + СН	
		$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$
Хенкса	Hanks	9.7	3.76	15.9	5.51
199	199	29.7	3.36	37.6	4.20
199С	199S	27.4	3.04	32.3	3.65
Р199С	D199S	26.6	2.98	32.0	3.56
М199	M199	39.1	3.48	51.3	3.60
М199С	M199S	49.1	3.03	43.3	3.44
Игла	Eagle	27.3	2.82	51.2	3.86
Игла-С	Eagle-S	42.5	3.27	51.0	3.47
Сыворотка	Serum	25.2	2.94	18.4	3.04
Рингера	Ringer	31.3	5.67	17.3	3.71
Вольфа и	Wolf &				
Квимби	Quimby	29.4	3.40	41.2	5.00
Кортланда	Cortland	12.0	3.25	44.4	7.41
СВ SS	CBSS	28.2	4.29	36.5	4.91
Эрла	Earle	31.6	3.22	43.6	3.97

¹ См. примечания 1 и 2 под табл. 2.
Простагландин E_2 (5 мкг/мл) добавляли спустя
30 % после начала гормонального воздействия.

¹ See 1 and 2 of Table 2. Prostaglandin E_2 (5 μ g/ml)
was added after the completion of maturation (at
30 % from the beginning of incubation).

Таблица 5
Овуляция ооцитов карпа в зависимости от
сроков добавления в среду простагландина $F_{2\alpha}$ ¹

Table 5
Carp oocyte ovulation in relation to the time of
prostaglandin $F_{2\alpha}$ treatment¹

Срок добавления в среду $Pr F_{2\alpha}, \tau_o$	Овуляция, % Ovulation, %	Время, необходимое для овуляции 50% ооцитов, τ_o
Time of adding $Pr F_{2\alpha}, \tau_o$ from the beginning of incubation	n : $\bar{x}$: s_x	Time (τ_o) required for ovulation of 50% oocytes
20	183 79.8 2.97	8.1
24	231 74.9 2.85	6.0
28	171 80.1 3.05	3.0
32	268 79.5 2.47	4.1
Без $Pr F_{2\alpha}$ Without $Pr F_{2\alpha}$	212 10.4 2.10	10

¹ Ооциты созревали в среде M199C под влиянием 17α -оксипрогестерона (1 мкг/мл). n - число созревших ооцитов. Разрушение ядра ооцита происходило спустя около 20 τ_o после начала инкубации.

¹ Oocytes matured in M199S under the effect of 17α -hydroxyprogesterone (1 μ g/ml). n, number of mature oocytes. Germinal vesicle breakdown occurred at about 20 τ_o from the beginning of incubation; at 20.0° C $1\tau_o$ = 28 minutes.

Таблица 6

Способность к активации и эмбриональному развитию у ооцитов карпа, созревших и овулировавшихся в разных средах под влиянием 1 мкг/мл 17 α -оксипрогестерона¹

Table 6

Activation and embryonic development of carp oocytes after maturation and ovulation in different media under effect of 17 α -hydroxyprogesterone (1 μ g/ml)¹

Среда		n	: Активация, %	: Дробление, %	: Органогенез, %	: Вилупление, %
Medium			: Activation, %	: Cleavage, %	: Organogenesis, %	: Hatching, %
199	199	24	79	50	0	0
199C	199S	93	98	74	8	8
P199C	D199S	16	-	0	0	0
M199	M199	68	88	54	1	0
M199C	M199S	113	94	61	5	3
Игла	Eagle	66	98	71	14	9
Игла-С	Eagle-S	109	95	46	14	5
Сыворотка	Serum	23	0	0	0	0
Вольфа и Квинби	Wolf & Quimby	10	50	10	0	0
Корт-ланда	Cortland	7	0	0	0	0
CBSS	CBSS	19	53	0	0	0
Эрла	Earle	29	55	3	0	0

¹ В растворах Рингера и Хенкса ооциты не овулировали. В других опытах установлено, что в растворах Рингера и Кортланда ооциты карпа приобретают способность к активации (до 50% ооцитов), но не к эмбриональному развитию. n - число осемененных ооцитов.

¹ In Ringer's and Hanks' solutions oocytes did not ovulate. In some other experiments, about 50% of oocytes that had matured in Ringer's or Cortland's solutions also attained the capacity for activation (but not for embryonic development). n, number of inseminated oocytes.

Таблица 7
Способность к развитию у ооцитов, осемененных в
разные сроки после начала¹ гормонального воз-
действия

Table 7
Developmental capacity of carp oocytes matured and ovu-
lated in vitro¹

Сроки осеменения, То от начала инку- бации	:	:	Число /%/ % of oocytes showing	ооцитов	
Time of insemination, То from the beginning of incubation	:	n	активация activation	образование: blastodisc formation	дробление cleavage общее: нормальное total : normal
24-26	3	29.3 (0-88)	0.0	5.3 (0-16)	0.0
27-28	2	96.4 (93-100)	19.6 (18-21)	19.6 (18-21)	0.0
29-32	7	90.4 (80-97)	42.7 (22-66)	31.2 (10-63)	10.3 (0-33)
33-36	9	98.7 (92-100)	65.8 (48-80)	55.1 (40-80)	14.8 (0-43)
37-40	5	86.3 (80-90)	59.3 (40-80)	23.1 (0-56)	8.4 (0-22)

¹ Ооциты созревали в среде М199С под влиянием 17 α -оксипрогестерона (1 мкг/мл); овуляцию индуцировали простагландином F_{2 α} (5 мкг/мл). n - число повторов.

¹ Oocytes matured in M199S under the effect of 17 α -hydroxyprogesterone (1 μ g/ml), ovulation was induced with prostaglandin F_{2 α} . n, number of experiments.

Таблица 8

Способность к развитию у ооцитов, овулировавших-
ся в среде M199 с разным содержанием сыворотки
крови крупного рогатого скота

Table 8

Developmental capacity of oocytes ovulated in M199 supplemen-
ted with different amounts of calf serum

Количество сыво- ротки в среде, %	:	:	Эмбриональное развитие	
Amount of serum, %	:	:	Embryonic development	
of total volume	:	n	число	%
	:	:	no.	%
0	:	258	58	22.5
10	:	114	24	21.1
20	:	100	24	24.0
30	:	138	30	21.7
40	:	137	4	2.9
60	:	108	2	1.9
80	:	148	6	4.1
100	:	116	0	0.0

Л и т е р а т у р а

- Бурлаков А.Б., Рышак Ф.Ю. Влияние лютропинов на созревание и овуляцию ооцитов некоторых карповидных рыб *in vitro* и *in vivo* // Пробл. эндокрин. - 1981. - Т. 27, № 3. - С. 72-77.
- Гончаров Б.Ф. Гормональная регуляция вителлогенеза и созревания у рыб и амфибий // Современные проблемы оогенеза. - М.: Наука, 1977. - С. 173-199.
- Гончаров Б.Ф. Влияние состава среды культивирования на способность фолликулов осетровых рыб реагировать созреванием на действие гонадотропных гормонов // Вопросы раннего онтогенеза рыб: Тез. докл. II Всесоюзной конференции. - Киев: Наук. думка, 1978. - С. 77-78.
- Гончаров Б.Ф., Кузнецов А.А. Заключительный этап оогенеза как модель гормонозависимой дифференцировки // У1 Всесоюзное совещание эмбриологов: Тез. докл. - М.: Наука, 1981. - С. 40.
- Детлаф Т.А. Становление организации зрелого яйца у амфибий и рыб на заключительных стадиях оогенеза, в период созревания // Современные проблемы оогенеза. - М.: Наука, 1977. - С. 99-144.
- Детлаф Т.А., Детлаф А.А. О безразмерных характеристиках продолжительности развития в эмбриологии // Докл. АН СССР. - 1960. - Т. 134, № 1. - С. 199-202.
- Детлаф Т.А., Детлаф А.А. Безразмерные критерии как метод количественной характеристики развития

- животных // Математическая биология развития. - М.: Наука, 1982. - С. 20-25.
- Игнатьева Г.М. Ранний эмбриогенез рыб и амфибий (Сравнительный анализ временных закономерностей развития) - М.: Наука, 1979. - 175 с.
- Саат Т.В. Созревание и овуляция ооцитов вьюна *in vitro* в разных средах и при разных гормональных воздействиях. //Онтогенез. - 1980. - Т. 11, № 5. - С. 545-554.
- Саат Т.В. Созревание ооцитов серебряного карася *in vitro* // Онтогенез. - 1985а. - Т. 16, № 3. - С. 254-259.
- Саат Т.В. Созревание и овуляция ооцитов костистых рыб *in vitro* // Созревание ооцитов, оплодотворение и эмбриональное развитие костистых рыб: Труды по зоологии XIУ. - Тарту, 1985б. - С. 3-27. - (Уч. зап. / Тарт. ун-т; Вып. 718).
- Саат Т.В. Влияние величины инкубируемых фрагментов яичника на созревание и овуляцию *in vitro* ооцитов карпа и травяной лягушки // Настоящий сборник. - 1988.
- Сакун О.Ф., Гуреева-Преображенская Е.В. Изучение созревания ооцитов костистых рыб: Методика инкубации и пути анализа результатов // Вестн. Ленингр. ун-та. - 1975. - № 15. - С. 15-22.

- Dettlaff T.A., Dettlaff A.A. On relative dimensionless characteristics of the development duration in embryology // Arch. biol. - 1961. - V. 72. - P. 1-16.
- Epler P. Effect of steroid and gonadotropic hormones on the maturation of carp ovaries. Part II. Effect of fish and mammalian gonadotropins on the maturation of carp oocytes in vitro // Pol. Arch. Hydrobiol. - 1981a. - V. 28, N 1. - P. 95-102.
- Epler P. Effect of steroid and gonadotropic hormones on the maturation of carp ovaries. Part III. Effect of steroid hormones on the carp oocyte maturation in vitro // Pol. Arch. Hydrobiol. - 1981b. - V. 28, N 1. - P. 103-110.
- Epler P. Effect of steroid and gonadotropic hormones on the maturation of carp ovaries. Part IV. A combined action of steroid hormones and HCG or fish hypophysical homogenate on carp maturation in vitro // Pol. Arch. Hydrobiol. - 1981c. - V. 28, N 1. - P. 111-117.
- Epler P. Effect of steroid and gonadotropic hormones on the maturation of carp ovaries. Part V. Ovulation, fertilization and embryonal development of carp oocytes in vitro // Pol. Arch. Hydrobiol. - 1981d. - V. 28, N 1. - P. 119-125.
- Jalabert B. Production of fertilizable oocytes from follicles of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) following in vitro maturation and ovulation // Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys. - 1978. - V. 18, N 2B. - P. 461-470.
- Kime D.E., Dolben I.P. Hormonal changes during induced ovulation of the carp, *Cyprinus carpio* // Gen. Compar. Endocrinol. - 1985. - V. 58. - P. 137-149.
- Masui Y., Clarke H.J. Oocyte maturation // Int. Rev. Cytol. - 1979. - V. 57. - P. 185-282.

овуляция
ovulation

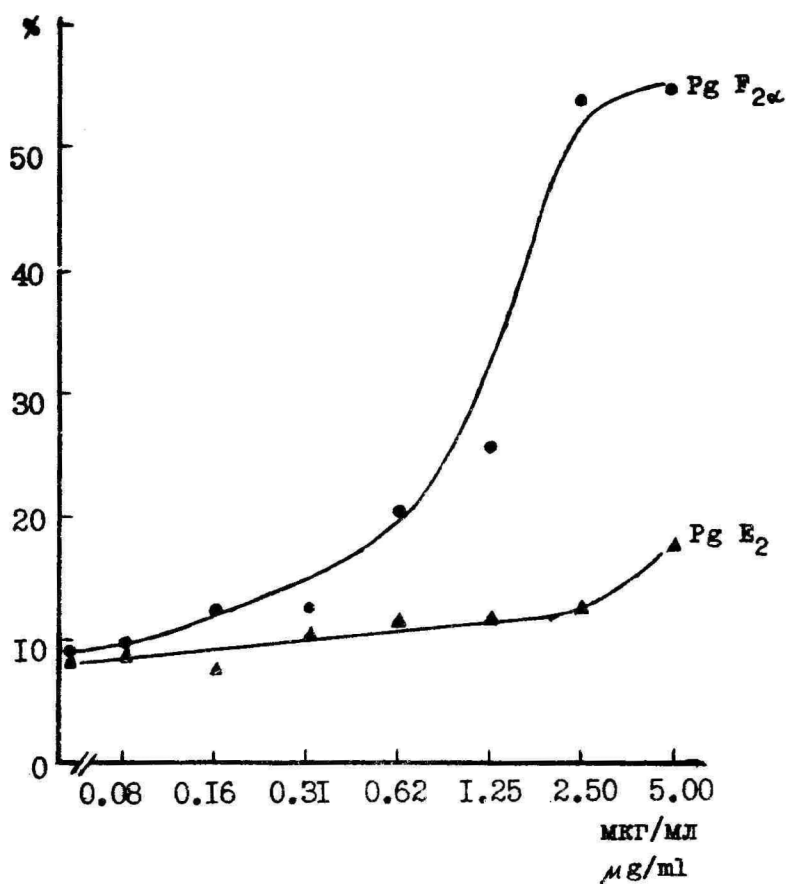


Рис. 2. Овуляция ооцитов при разных концентрациях простагландина F_{2α} и простагландина E₂

Fig. 2. Effects of prostaglandin F_{2α} and E₂ on ovulation of carp oocytes

MATURATION AND OVULATION OF CARP OOCYTES IN VITRO IN VARIOUS CULTURE MEDIA

T. Saat

S u m m a r y

The in vitro maturation, the ovulation and the acquisition of capacity for embryonic development was investigated in 14 culture media (see List of abbreviations).

Maturation. The rate of oocyte maturation depended on the incubation medium, the hormonal influence, and the female (Table 1). Media for mammalian cell culture and their modifications (especially M199S and Eagle's MEM with 20% of calf serum) were more suitable for the incubation of carp oocytes than salt solutions. 17α -hydroxyprogesterone was a more effective inducer of oocyte maturation than the carp hypophysis suspension (Table 1). Raising the NaHCO_3 concentration in the medium, the maturation of carp oocytes under the effect of carp hypophysis suspension was greatly enhanced (Fig. 1). Under the joint action of 17α -hydroxyprogesterone and hypophysis suspension, in several cases ($\varnothing 1$ - in 2 salt solutions, $\varnothing 2$ - in 5 salt solutions, $\varnothing 3$ - in all 14 media) a significant inhibition of oocyte maturation occurred as compared to the effect of 17α -hydroxyprogesterone alone (Table 1). In bony fishes, the inhibitory effect of hypophyseal hormones on the action of 17α -hydroxyprogesterone (a possible mediator of carp gonadotropin action in vivo) was previously not established. In some females (the follicles of which showed low sensitivity to hormones, as $\varnothing 3$ in Table 1), the addition of 20% of calf serum to the medium enhanced oocyte maturation. 100% calf serum was not suitable for the incubation of carp oocytes.

Ovulation. Without exogenous prostaglandins, ovulation rate was low in all media (up to 33 to 37% under the effect of hypophysis suspension and

the joint action of hypophysis suspension and 17α -hydroxyprogesterone, Table 2). The addition of prostaglandin $F_{2\alpha}$ (5 μ g/ml) significantly increased the ovulation rate (Table 3); prostaglandin E_2 being less effective (Table 4, Fig. 2). The optimal time for prostaglandin addition was 28 τ_0 from the beginning of steroid treatment in vitro (Table 5).

Activation and embryonic development. Oocytes matured and ovulated in different media showed greatly different capacities for activation and embryonic development (Table 6). Like in previous experiments, the best results were attained in M199, M199S and Eagle's medium (with or without adding calf serum). The optimal time for insemination was between 33 and 36 τ_0 from the beginning of steroid treatment in vitro (Table 7). The addition of 10 to 30% of calf serum had no effect on the rate of the subsequent embryonic development (Table 8). Nevertheless, the addition of some serum is recommendable as it prevents the spontaneous activation of oocytes in the culture medium.

**ВЛИЯНИЕ ВЕЛИЧИНЫ ИНКУБИРУЕМЫХ
ФРАГМЕНТОВ ЯИЧНИКА НА СОЗРЕВАНИЕ
И ОВУЛЯЦИЮ *in vitro* ООЦИТОВ КАРПА
И ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ**

Т.В. Саат

Способность ооцитов созреть и овулировать *in vitro* широко используется при исследовании заключительных этапов оогенеза /см. Детлаф, 1977; Masui, Clarke, 1979/. Однако некоторые методические вопросы, связанные с проведением опытов *in vitro*, изучены слабо /см. Саат, 1985а/.

При работе с ооцитами рыб и амфибий *in vitro* для инкубации обычно используют фрагменты яичника, причем величина инкубируемых фрагментов (число ооцитов дефинитивного размера во фрагменте) сильно варьирует. Так, в опытах с ооцитами карпа разными исследователями используются фрагменты, содержащие от 5 до 130-160 фолликулов дефинитивного размера /см. Саат, 1985а/.

В данной работе будет показано, что для получения сопоставимых результатов в опытах *in vitro* следует использовать фрагменты небольшого размера, содержащие до 10 фолликулов дефинитивного размера.

Материал и методика

Опыты с ооцитами карпа проведены во ВНИИПРХ в июне 1984 и 1986 г., с ооцитами травяной лягушки - зимой 1984-1985 гг. по ранее описанной методике /Саат, 1980, 1985б/. Опыты с ооцитами травяной лягушки проведены совместно с

В.А. Коппель. Ооциты инкубировали в стерильных пластмассовых чашках Петри в 2,5 мл среды. Использовали среды 199С и Кортланда /см. Саат, 1985а/. Созревание ооцитов карпа индуцировали 17α -оксипрогестероном (1 мкг/мл), травяной лягушки – прогестероном (1 мкг/мл). Для индукции овуляции использовали простагландин $F_{2\alpha}$ (Ин-т химии АН ЭССР) в концентрации 2 мкг/мл, который добавляли в среду после разрушения ЗП ооцитов.

В разных вариантах опыта инкубировали либо одиночные фолликулы, либо фрагменты яичника, содержащие 2-3, 4-6, около 10, 20, 50 или 100 фолликулов дефинитивного размера; число ооцитов в одной чашке во всех случаях составляло около 100. В специальном опыте изучали влияние числа фолликулов (около 50, 100, 200 или 400 фолликулов на 2,5 мл раствора) на созревание и овуляцию ооцитов карпа; использовали фрагменты, содержавшие 4-6 фолликулов дефинитивного размера.

Ооциты инкубировали при 20-22°, результаты учитывали спустя 24-28 ч.

Результаты и обсуждение

По данным настоящей работы, величина инкубируемых фрагментов яичника оказывает существенное влияние на созревание и овуляцию ооцитов (табл. 1, рис. 1 и 2).

Ооциты из одиночных фолликулов карпа и травяной лягушки созревали в значительно меньшем проценте случаев, чем ооциты из небольших фрагментов яичника (табл. 1, рис. 2, А). Такие же данные получены ранее для выюнов *Misgurnus anguillicaudatus* /Iwamatsu, Katoh, 1978/ и *M. fossilis* /Саат, 1980/. у первого

ОВУЛЯЦИЯ
ovulation

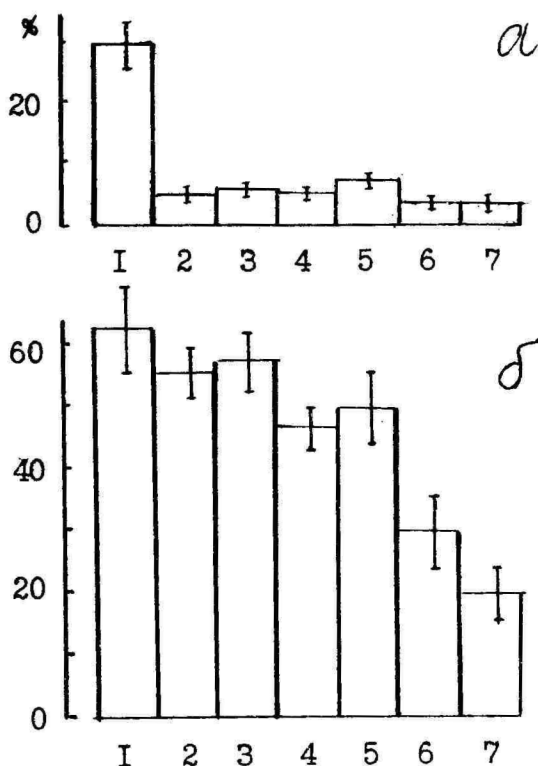


Рис. 1 Овуляция ооцитов карпа в среде 199С без простагландина (а) и под влиянием простагландина $F_{2\alpha}$ в зависимости от величины инкубируемых фрагментов яичника

Число ооцитов во фрагменте: 1 - 1, 2 - 2-3, 3 - 4-6, 4 - около 10, 5 - около 20, 6 - около 50, 7 - около 100.

Fig. 1. Ovulation of carp oocytes in relation to size of gonadal fragments (medium 199S).

a - without prostaglandins, b - prostaglandin $F_{2\alpha}$ (2 $\mu\text{g}/\text{ml}$)

Horisontally, No. of full-grown follicles in a fragment: 1 - 1, 2 - 2-3, 3 - 4-6, 4 - ca 10, 5 - ca 20, 6 - ca 50, 7 - ca 100.

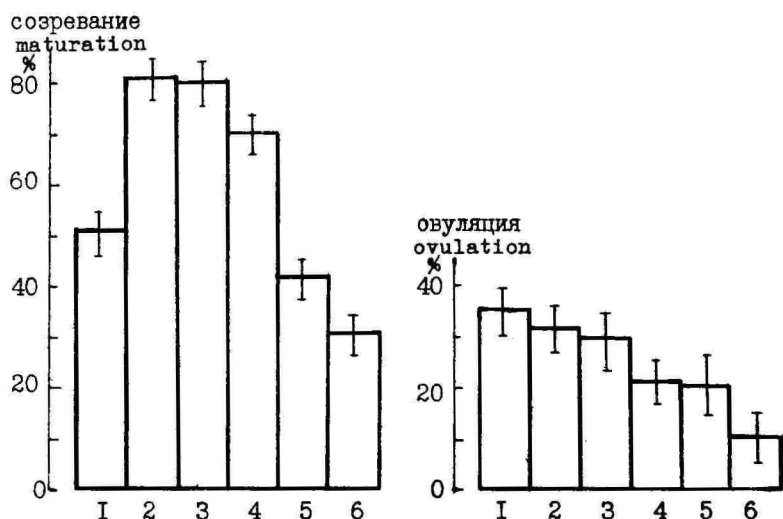


Рис. 2. Созревание и овуляция ооцитов травяной лягушки в зависимости от величины инкубируемых фрагментов яичника.

Овуляцию индуцировали простагландином $F_{2\alpha}$ (2 мкг/мл); без простагландина овулировали единичные ооциты.

Число ооцитов во фрагментах: 1 - 1, 2 - 2-6, 3 - около 10, 4 - около 20, 5 - около 50, 6 - около 100.

Fig. 2. Frog oocyte maturation and ovulation in relation to size of gonadal fragments

For induction of ovulation, prostaglandin $F_{2\alpha}$ (2 $\mu\text{g}/\text{ml}$) was used (without prostaglandin less than 10% of oocytes ovulated).

Horizontally, No. of full-grown follicles in a fragment: 1 - 1, 2 - 2-6, 3 - ca 10, 4 - ca 20, 5 - ca 50, 6 - ca 100.

Таблица 1
Созревание in vitro ооцитов карпа в зависимости
от величины инкубируемых фрагментов яичника

Table 1
In vitro maturation of carp oocytes in relation to size
of incubated gonadal fragments

Число		Среда 199С Medium 199S					Раствор Кортланда Cortland BSS				
ооцитов:	среднее:			созревание, %			среднее:			созревание, %	
в фраг-	число:			maturation, %			число:			maturation, %	
менте	ооцитов:						ооцитов:				
No. of	в фраг-						в фраг-				
oocytes	менте						менте				
in 1	mean no.	n	x	s _x	CV, %		mean no.	n	x	s _x	CV, %
fragment	of oocytes						of oocytes				
	in 1						in 1				
	fragment						fragment				
1	1.0	674	37.9	3.73	24.1		1.0	641	38.6	5.82	36.9
2-3	2.6	612	81.2	2.34	7.0		2.5	610	66.1	3.88	14.4
4-6	5.2	620	81.8	3.17	9.5		5.8	701	53.5	4.56	20.9
10	10.0	598	80.6	1.08	3.3		12.8	640	49.0	3.94	19.7
20	20.5	616	53.9	3.29	14.4		28.4	711	42.4	3.57	20.6
50	57.3	688	33.6	3.29	24.0		53.0	635	41.2	4.93	29.3
100	122.7	736	32.6	13.84	33.7		119.5	717	28.2	3.21	27.9

вида ооциты в изолированных фолликулах под влиянием гонадотропных гормонов не созревали; под влиянием стероидных гормонов они созревали, но в значительно меньшем проценте случаев, чем во фрагментах яичника.

Снижение процента созревших ооцитов при использовании одиночных фолликулов может быть следствием как более частого механического повреждения самих ооцитов при их изоляции, так и (имея в виду результаты опытов Иваматсу и Като) нарушением целостности фолликулярной оболочки. Известно, что действие гонадотропинов при индукции созревания ооцитов рыб и амфибий опосредовано синтезом медиатора (прогестерона или прогестероноподобного вещества) в фолликулярной оболочке /см. Masui, Clarke, 1979/. При значительном повреждении фолликулярной оболочки синтез медиатора может быть нарушен.

В среде 199С, оптимальное число ооцитов во фрагменте у карпа и травяной лягушки составляло от 2-3 до около 10 ооцитов дефинитивного размера (табл. 1, рис. 2). При использовании фрагментов указанной величины процент созревших ооцитов был максимальным и коэффициент вариации результатов - наименьшим. При инкубации более крупных фрагментов яичника процент созревших ооцитов резко снижался и вариабельность результатов увеличивалась. В растворе Кортланда, являющемся менее благоприятным для инкубации ооцитов карпа, чем среда 199С /Саат, 1988/, величина инкубируемых фрагментов еще более существенным образом влияла на результаты опыта: максимальное число ооцитов созревало при использовании фрагментов, содержавших 2-3 ооцита дефинитивного размера: во всех остальных вариантах опыта созревало достоверно

меньше ооцитов (табл. 1). Эти результаты подтверждают данные, полученные нами ранее на вьюне /Саат, 1980/.

Величина инкубируемых фрагментов влияет и на овуляцию созревших ооцитов (рис. 1, 2). В отличие от созревания, ооциты из одиночных фолликулов овулировали в более высоком проценте случаев, чем из фрагментов яичника. Наиболее четко это обнаруживается в среде без простагландина (рис. 1а). При увеличении числа ооцитов во фрагменте процент овуляции в среде с простагландином снижается (рис. 1б, 2б).

Высокий процент овуляции из одиночных фолликулов объясняется, видимо, частыми повреждениями фолликулярной оболочки.

Снижение процента созревания и овуляции при использовании крупных фрагментов яичника может быть обусловлено тем, что доступ гормонов, кислорода и других необходимых факторов среды к фолликулам, лежащим внутри больших компактных скоплений, затруднен, и накоплением там в высокой концентрации продуктов жизнедеятельности ооцитов. Например, вокруг больших фрагментов яичника pH среды снижается от щелочного до кислотного, о чем свидетельствует изменение цвета индикатора (фенолфталеина), добавляемого в среды. В результате внутри скопления ооциты не созревают, либо созревают атипично (например, у карпа в процессе созревания полупрозрачным становится лишь часть кортекса ооцита). Хотя созревание ооцитов и их овуляция причинно не связаны, в ходе созревания в ооцитах и окружающих их оболочках происходят изменения, подготавливающие овуляцию. Внутри крупных фрагментов подготовка к овуляции может быть нарушена,

Таблица 2
Созревание и овуляция ооцитов карпа в зависимости
от концентрации ооцитов в среде

Table 2
Effects of oocyte concentration on maturation and ovulation
of carp oocytes

Среднее число ооцитов :				Созревание, % :		Овуляция, % :	
Average number of oocytes :				Maturation, % :		Ovulation, % :	
в чашке (2.5 :	на 1 мл :	n					
среды) :	среды :						
in 1 petri dish	in 1 ml of						
(2.5 ml of	medium			$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$
medium)	:						
	$\frac{\bar{x}}{x}$	$\frac{s_{\bar{x}}}{x}$					
54	22	2	808	63.2	2.97	17.6	1.69
114	45	3	1592	58.1	3.23	13.2	1.12
212	85	10	1269	51.1	3.28	12.7	3.61
380	152	15	1520	29.8	2.91	3.4	1.69

что и приводит к снижению числа овулировавших ооцитов.

Видимо, те же причины (недостаток кислорода и гормонов, и накопление в среде продуктов жизнедеятельности) вызывают снижение процента созревания и овуляции при чрезмерном увеличении концентрации ооцитов в среде (табл. 2).

Таким образом, при проведении опытов в естественной атмосфере (без продувки), без частой смены среды инкубации и без встряхивания (перемешивания) ооцитов во время инкубации (т.е. в наиболее просто реализуемых условиях) для инкубации *in vitro* следует использовать небольшие фрагменты яичника (в случае карпа и травяной лягушки в оптимальной среде — от 2 до около 10 ооцитов дефинитивного размера); число ооцитов на 1 мл среды не должно превышать 20-40.

Следует также отметить, что по доступным нам данным в настоящей работе впервые продемонстрирована эффективность простагландинов при индукции овуляции у амфибий. Более детально будет этот вопрос рассмотрен в отдельной статье.

Литература

- Детлаф Т.А. Становление организации зрелого яйца у амфибий и рыб на заключительных стадиях оогенеза, в период созревания ооцита // Современные проблемы оогенеза. — М.: Наука, 1977. — С. 99-144.
- Саат Т.В. Созревание и овуляция ооцитов вьюна *in vitro* в разных средах и при разных гормональных воздействиях // Онтогенез. — 1980.

- Т. 11, № 5. - С. 545-554.
- Саат Т.В. Созревание и овуляция ооцитов костистых рыб *in vitro* // Созревание ооцитов, оплодотворение и эмбриональное развитие костистых рыб // Уч. зап. Тарт. ун-та. - 1985а. - Вып. 718. - С. 3-27.
- Саат Т.В. Созревание ооцитов серебряного карася *in vitro* // Онтогенез. - 1985б. - Т. 16, № 3. - С. 254-259.
- Саат Т.В. Созревание и овуляция ооцитов карпа *in vitro* в разных средах // В настоящем сборнике. - 1988.
- Iwamatsu T., Katoh T. Maturation *in vitro* of oocytes of the loach, *Misgurnus anguillicaudatus* by steroid hormones and gonadotropins // Annot. zool. japon. - 1978. - V. 51, N 2. - P. 79-89.
- Masui Y., Clarke H.J. Oocyte maturation // Int. Rev. Cytol. - 1979. - V. 57. - P. 185-282.

IN VITRO MATURATION AND OVULATION
OF CARP (CYPRINUS CARPIO)
AND FROG (RANA TEMPORARIA) OOCYTES
IN RELATION TO SIZE OF INCUBATED
GONADAL FRAGMENTS

T. Saat

S u m m a r y

The percentage of maturation (Table 1, Fig. 2a) and ovulation (Fig. 1 and 2b) of carp and frog oocytes in vitro depends on the size of gonadal fragments used for incubation. In medium 199S (MEM 199 on Hanks' salts supplemented with 20% of calf serum), the maximum percentage of oocyte maturation and the minimal variability of results in both species was obtained in case fragments containing 2-3 ... 10 full-grown oocytes were used. The ovulation rate was highest from isolated (single) follicles. The number of full-grown follicles per 1 ml of culture medium also affected the percentage of maturation and ovulation (Table 2).

The effectiveness of prostaglandin $F_{2\alpha}$ in the induction of ovulation in amphibians has been demonstrated.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ЛЕЩА ОЗЕР ВЬРТСЬЯРВ (ЭССР) И ЯСХАН (ТУРКМ. ССР)

Т.К. Нооритс

Лещ *Abramis brama* (L.) представляет собой важный объект рыболовства во внутренних водоемах СССР. В условиях интенсификации рыболовства очень важным является выяснение и сохранение репродуктивного потенциала промысловых стад эксплуатируемых его популяций. Изучение специфики различных звеньев репродуктивного процесса леща в связи с обитанием в различных экологических условиях представляет поэтому большой интерес.

Наши предыдущие работы /Нооритс, 1978, 1982, 1984, 1985а, б; Noorits, 1983, 1984/ были посвящены изучению репродуктивных циклов и выяснению эколого-морфологических и гистохимических особенностей сезонного развития гонад у леща из характерной для северо-западной части ареала популяции оз. Вьртсьярв и южной экстремальной популяции оз. Ясхан (Туркм. ССР). В данной работе приведена биологическая характеристика производителя леща из вышеотмеченных водоемов.

Материал и методика

Материалом данного исследования служили анализы 1351 леща из оз. Вьртсьярв (в 1976-1981 гг.) и 338 лещей из оз. Ясхан. Все исследованные особи подвергались полному биологическому анализу по общепринятым методикам /Правдин, 1966; Брюзгин, 1969/. При определении

плодовитости применяли весовой метод /Брылинська, Брылинский, 1974; Спановская, Григораш, 1976/.

Материал статистически проработан по общепринятым методикам /Урбах, 1964; Закс, 1976/. Корреляционный и регрессионный анализы проведены на ЭВМ "НАИРИ-2".

Результаты и обсуждение

1. Характеристика нерестовых стад

Поскольку колебания размерно-возрастной структуры нерестового стада леща оз. Виртсъярв за рассматриваемый период незначительны (благодаря, в первую очередь, хорошим условиям нереста в озере), а их детальный анализ не является целью нашей работы, мы приводим обобщенную характеристику за весь период исследований.

Нерестовое стадо виртсъярвской популяции леща состоит из особей в возрасте от 6 до 17 лет (рис. 1). Основу его составляют особи в возрасте от 9 до 12 лет, с длиной тела от 28 до 34 см и массой порки от 400 до 800 г. Шести- и семилетние особи, в основном самцы, немногочисленны. Ввиду интенсивного промыслового лова в озере рыбы старших возрастов также сравнительно малочисленны.

Нерестовое стадо леща в оз. Ясхан состоит из 11 возрастных групп, среди которых преобладают особи 3-7-летнего возраста, с длиной тела в среднем 10-14 см (от 9 до 20 см) и массой порки 10-40 г (от 10 до 130 г) (рис. 1). Двухлетние особи (только самцы) немногочисленны. Более старшие рыбы, в возрасте 8-11 лет, в уловы попадались значительно реже, а в возрасте 12 лет - в исключительно редких

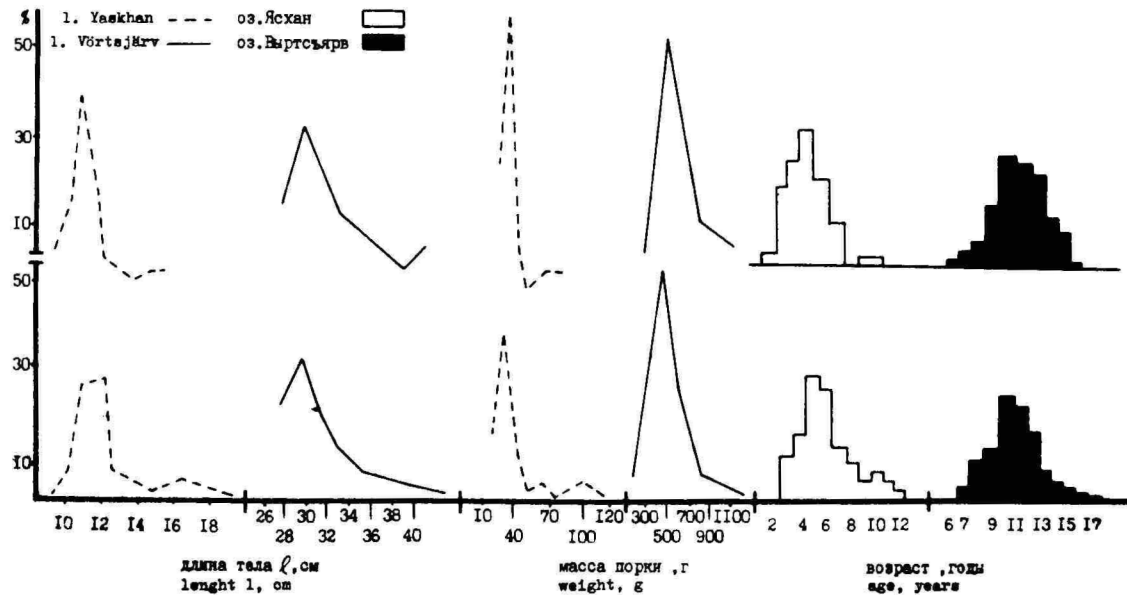


Рис. 1. Структура нерестового стада леща озера Вуртсъярв и Ясхан по размерам, массе и возрасту производителей.

Таблица 1
Средние биологические показатели производителей
леща нерестовой популяции озер Вуртсъярв и Яскан

Table 1
Average biological indices of spawners in L. Vörtsjärv
and L. Yaskhan

Показатель Indices	оз. Вуртсъярв L. Vörtsjärv		оз. Яскан L. Yaskhan	
	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
длина тела l, см body length l, cm	$32,1 \pm 0,5^*$ $26,2-41,4$	$30,9 \pm 0,3$ $25,2-41,0$	$13,6 \pm 0,3$ $9,7-20,5$	$11,7 \pm 0,4$ $9,6-19,0$
масса порки, г body weight, g	590 ± 30 $320-1330$	568 ± 20 $311-1220$	$42,1 \pm 3,5$ $13,9-135$	$27,1 \pm 5,5$ $12,5-117$
возраст, годы age, years	$10,2 \pm 0,2$ $7-16$	$11,0 \pm 0,2$ $7-15$	$6,3 \pm 0,2$ $3-12$	$4,8 \pm 0,3$ $2-10$
C	$1,74 \pm 0,02$ $1,56-2,02$	$1,87 \pm 0,01$ $1,57-2,12$	$146 \pm 0,02$ $1,23-1,80$	$1,46 \pm 0,02$ $1,27-1,74$
ГСМ, % GSI, %	$14,71 \pm 0,02$ $6,02-22,15$	$1,91 \pm 0,07$ $0,68-3,48$	$4,56 \pm 0,30$ $1,49-15,04$	$1,19 \pm 0,08$ $0,49-1,65$
ИАП, тыс. икр. IAF, thousands grains of roe	$83,6 \pm 5,7$ $16,2-234,6$	-	$3,2 \pm 0,41$ $0,49-21,2$	-
ИОП, икр. IRF, grains of roe	139 ± 5 $55-238$	-	$50,9 \pm 3,5$ $14,4-132$	-
диаметр икринок, мм: diameter of oocytes, mm				
I генерация I order	$1,22 \pm 0,02$ $0,94-1,36$	-	$1,16 \pm 0,02$ $1,02-1,31$	-
II генерация II order	-	-	$0,81 \pm 0,02$ $0,76-0,91$	-
III генерация III order	-	-	$0,42 \pm 0,02$ $0,27-0,52$	-

* В числителе приведены средние, в знаменателе
предельные значения величин

* Above the line, average values; below the line, limits

случаях. Таким образом, основную массу потомства в оз. Ясхан дают производители 3-7-летнего возраста. В оз. Ясхан, как и в оз. Вуртсъярв, среди более молодых возрастных групп, более мелких особей преобладают самцы, а в более старших возрастных группах - самки. Сложность структуры нерестового стада леща в оз. Ясхан обоснована отсутствием лова, что позволяет рыбам участвовать в нересте до наступления периода старости и прекращения половой функции.

Средние биологические показатели производителей леща нерестовой популяции озер Вуртсъярв и Ясхан представлены в таблице 1.

2. Взаимосвязь размеров, массы и возраста производителей

Проведенный нами корреляционно-регрессионный анализ показателей размеров, массы и возраста производителей обоих полов исследуемых популяций леща показал очень сильную коррелятивную связь между массой порки особи и длиной ее тела. Корреляционные коэффициенты, отражающие эту связь, составляют соответственно $r_{В}^* = +0,98$ и $r_{Я}^{**} = +0,99$ у самок и $r_{В} = +0,98$; $r_{Я} = +0,98$ у самцов. Связь между возрастом и длиной тела выявляется несколько слабее: $r_{В} = +0,57$; $r_{Я} = +0,86$ у самок и $r_{В} = +0,69$; $r_{Я} = +0,78$ у самцов. Примерно на таком же уровне выражается связь между возрастом особи и массой ее порки: $r_{В} = +0,52$; $r_{Я} = +0,85$ у самок и $r_{В} = +0,69$; $r_{Я} = +0,76$ соответственно у самцов. Все вышеотмеченные

$r_{В}^*$ - Вуртсъярв
 $r_{Я}^{**}$ - Ясхан

корреляции выявляются достоверно на уровне значимости $P < 0,01$. Регрессионные уравнения, выражающие коррелятивные связи между размерами, массой и возрастом производителей леща озера Вуртсъярв и Ясхан, приведены в таблице 2.

3. Сезонная динамика коэффициента упитанности и гонадосоматического индекса производителей

Изменения упитанности (С) леща обеих популяций имеют разную сезонную направленность (рис. 2), обусловленную разницей в условиях существования. По сравнению с лещом оз. Вуртсъярв лещ в Ясхане отличается не только низкой упитанностью, но и своеобразной динамикой ее. Если С вуртсъярвского леща в начале июля низкий и в дальнейшем в течение нагула он постепенно повышается, то динамика С ясханского леща имеет противоположную тенденцию — значения С в начале июля высокие, в дальнейшем они постепенно снижаются.

В сезонной динамике упитанности производителей леща оз. Вуртсъярв четко выявляются половые различия — упитанность самцов в течение годового цикла достоверно выше (примерно на 0,13–0,14 единицы) соответствующих значений самок. Например, в преднерестовый период С самцов составляет в среднем $1,87 \pm 0,01$, а самок $1,74 \pm 0,02$. У ясханского леща половые различия в динамике С выявляются лишь в летний (в начале июня С у самок составляет $1,58 \pm 0,01$, у самцов $1,52 \pm 0,02$) и осенний периоды. В преднерестовый период половых различий не наблюдается — С обоих полов составляет в среднем $1,46 \pm 0,02$.

Изменения гонадосоматического ин-

Таблица 2
Коэффициенты корреляции (r) и регрессионные уравнения между
длиной тела, массой порки и возрастом производителей в
исследуемых популяциях (при $P < 0,01$)

Table 2
Correlation coefficients (r) and regressions between length, weight
and age of fishes in populations studied

	пол	оз. Вуртсъярв		оз. Яскан	
	sex	L. Vortsjärvi		L. Yaskan	
		r	регрессия regression	r	регрессия regression
масса порки (y) - длина ♀ (x)		0,98	$y = 1,507 \cdot 10^{-5} x^{3,0249}$	0,99	$y = 3,62991 \cdot 10^{-6} x^{3,2841}$
weight (y)-length (x) ♂		0,98	$y = 2,17825 \cdot 10^{-5} x^{2,9717}$	0,98	$y = 3,80574 \cdot 10^{-6} x^{3,283}$
возраст (y) - длина ♀ (x)		0,57	$y = 0,031117 x^{1,004}$	0,86	$y = 2,53642 \cdot 10^{-3} x^{1,5864}$
age (y)-length (x) ♂		0,69	$y = 4,9652 \cdot 10^{-3} x^{1,3339}$	0,78	$y = 2,15834 x^{2,090}$
возраст (y) = масса порки (x) ♀		0,52	$y = 1,5527072 x^{0,2966}$	0,85	$y = 1,1308844 x^{0,4691}$
age (y)-weight (x) ♂		0,69	$y = 0,6484307 x^{0,4403}$	0,76	$y = 0,6472646 x^{0,6169}$

* Масса порки - в г, длина тела l - в мм

* Weight in grams, body length (l) - in millimeters

декса (ГСИ) рыб обеих популяций имеют одинаковую сезонную направленность, различаясь только по амплитудам изменений (рис. 2). В оз. Вуртсъярв ГСИ-самок резко повышается с начала августа в связи с вступлением ооцитов в период трофоплазматического роста. С увеличением икринок в это время с происходящими в них процессами вакуолизации и вителлогенеза повышается и ГСИ рыбы. ГСИ-самцов вуртсъярвского леща повышается с начала сентября, в связи с начинающимся сперматогенезом. С ноября по март ГСИ лещей изменяется в незначительных пределах. Новое повышение ГСИ (более заметное у самок) отмечается с конца марта.

Перед нерестом ГСИ-самок и самцов вуртсъярвского леща может сильно варьироваться — до 3,9 и 5,1 раза соответственно. Очень сильная вариация ГСИ в преднерестовый период обнаруживается у самок ясханского леща, достигающая до 24,1 раза. ГСИ самцов в это время варьируется в меньшей степени — до 3,6 раза. В течение всего полового цикла увеличивается ГСИ самок леща в оз. Вуртсъярв в среднем в 10 раз (пределы вариации 1,15 и 22,70), а в оз. Ясхан — в 3,5 раза (пределы вариации 0,29 и 15,04). ГСИ самцов обеих популяций увеличивается в равной мере — в среднем в 7 раз (пределы вариации ГСИ в оз. Вуртсъярв 0,21 и 3,68, а в оз. Ясхан 0,14 и 2,28 соответственно).

4. Основные показатели воспроизводства и их связь с другими биологическими показателями

Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) производителей леща оз. Вуртсъярв в течение исследуемого периода

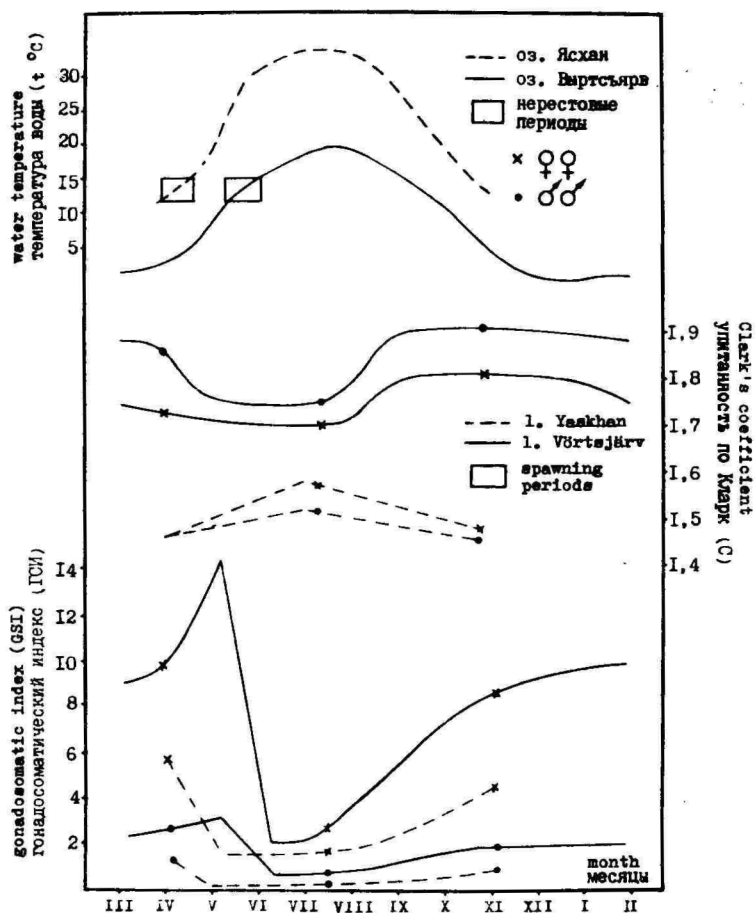


Рис. 2. Сезонная динамика коэффициента упитанности и гонадосоматического индекса производителей леща озера Вуртсъярв и Ясхан, а также температуры воды в этих водоемах.

Fig. 2. Water temperatures and seasonal dynamics of Clark's coefficient and GSI of mature bream in L. Vörtsjärv and L. Yaskhan.

колебалась в среднем от 16230 (10-летняя особь с длиной тела 25,2 см и массой порки 311 г) до 234600 (15-летняя особь с длиной тела 41,4 см и массой порки 1330 г) икринок, а у производителей в Ясхане от 494 (3-летняя особь с длиной тела 11,4 см и массой порки 22,7 г) до 21100 икринок (11-летняя особь с длиной тела 20,5 см и массой порки 135 г). Средние величины ИАП составляли соответственно $83,6 \pm 5,7$ и $3,21 \pm 0,41$ тыс. икринок. У ясханского леща, которому свойственна резкая асинхронность в развитии ооцитов и образование трех генераций икринок, доля икринок первой генерации в ИАП составляла в среднем 78,9% (от 59,6 до 93,2); второй 9,3% (от 1,24 до 32,4) и третьей 11,8% (от 5,5 до 22,8) (Нооритс, 1985).

Плодовитость леща обеих популяций тесно связана с размерами, массой тела и возрастом производителей. С увеличением длины тела, массы и возраста рыбы увеличивается и ИАП (рис. 3). В наибольшей степени ИАП лещей исследуемых популяций зависит от массы порки и в меньшей — от длины тела и возраста. При этом высокая корреляционная связь наблюдается между ИАП и массой порки ($r_B = +0,89$; $r_A = +0,75$). Положительная высокая связь отмечалась и между ИАП леща и его длиной ($r_B = +0,88$; $r_A = +0,75$). В то же время плодовитость леща увеличивается с возрастом в меньшей степени ($r_B = +0,63$; $r_A = +0,68$).

Представленные на рис. 3 регрессионные уравнения свидетельствуют о том, что у виртсъярвского леща зависимость между ИАП, длиной тела и возрастом выражается квадратной функцией, а зависимость между ИАП и массой тела — линейной. У ясханского леща зависимость между ИАП и

длиной тела выражается степенной, а зависимость между ИАП и массой тела и возрастом — квадратной функцией. Сравнение средней ИАП леща разных возрастных групп исследованных популяций с соответствующими теоретическими значениями ИАП приведено в таблице 3.

По данным корреляционного анализа (табл. 4) кроме вышеотмеченных связей ИАП виртсъярвского леща равносильно и достоверно (при $P < 0,01$) коррелирует с ГСИ ($r = +0,65$) и МАГ (масса ацетонированных гипофизов) ($r = +0,70$). Слабая корреляция ($r = +0,30$ при $P < 0,05$) выявляется между ИАП и диаметром икринок. У ясханского леща достоверные ($P < 0,01$) корреляции выявляются также между ИАП и ГСИ ($r = +0,48$) и ($r = +0,42$).

Индивидуальная относительная плодовитость. В зависимости от размеров самок и их возраста индивидуальная относительная плодовитость (ИОП) виртсъярвского леща колебалась в среднем от 55 (15-летняя особь с длиной тела 37,5 см и массой порки 902 г) до 238 (10-летняя особь с длиной тела 27,1 см и массой порки 332 г), средняя величина ее составляла 139 ± 5 икринок на 1 г массы тела.

ИОП ясханского леща колебалась в среднем от 14,4 (4-летняя особь с длиной тела 13,3 см и массой порки 31,8 г) до 132 (10-летняя особь с длиной тела 17,5 см и массой порки 98 г), средняя величина ее составляла $50,9 \pm 3,5$ икринок на 1 г массы тела. В отличие от ИАП, которая по мере роста самок леща закономерно увеличивается, ИОП с увеличением возраста, длины и массы тела изменяется незначительно, но это увеличение сравнительно нестабильно. Оно в целом пропорционально росту рыбы, но в зависимости от длины и

Таблица 3
Сравнение средней ИАП (тыс. яиц) для разных возрастных групп популяций озер Вьртсъяре и Яскан с соответствующими теоретическими значениями ИАП

Table 3
Comparison of average IAP (thousands grains of roe) with adequate theoretical values of IAF of breams belonging to various age groups in L. Võrtsjärv and L. Yaskhan.

Возраст, лет Age, years	оз. Вьртсъяре L. Võrtsjärv					оз. Яскан L. Yaskhan				
	Средняя ИАП	ИАП _I	ИАП _{II}	ИАП _{III}		Средняя ИАП	ИАП _I	ИАП _{II}	ИАП _{III}	
	Average IAF	IAF _I	IAF _{II}	IAF _{III}		Average IAF	IAF _I	IAF _{II}	IAF _{III}	
3	-	-	-	-	-	1,67	0,65	1,37	0,42	2
4	-	-	-	-	-	1,27±0,49	1,12	1,61	0,90	10
5	-	-	-	-	-	2,15±0,45	1,27	1,67	1,52	13
6	-	-	-	-	-	1,43±0,42	1,31	1,68	2,27	10
7	-	-	-	-	-	2,45±0,56	2,01	2,41	3,17	12
8	53,5±7,5	61,2	64,4	51,5	15	4,19±1,40	3,84	4,60	4,20	9
9	59,7±7,3	56,9	56,7	61,0	30	5,29±1,33	5,00	4,33	5,37	4
10	61,9±4,0	60,9	62,4	71,6	32	8,18±2,51	5,79	8,10	6,58	4
11	80,6±5,0	79,4	81,3	83,3	33	12,37±5,19	6,03	6,71	8,12	3
12	89,1±10,3	89,4	95,4	96,2	21	7,34	6,80	10,96	9,70	1
13	116,2±10,3	117,5	114,0	110,1	11	-	-	-	-	-
14	106,9±30,6	121,8	127,5	125,2	4	-	-	-	-	-
15	175,9±20,1	161,1	165,0	141,4	7	-	-	-	-	-

Примечание: ИАП - фактическая плодовитость; ИАП_I, ИАП_{II}, ИАП_{III} - теоретические значения вычислены по формулам, приведенным на рис. 3.

Note: IAF is factual fecundity, IAF_I, IAF_{II}, IAF_{III} are theoretical values calculated according to formulas presented in Fig. 3.

Таблица 4
Корреляционные коэффициенты (r^*), характеризующие связь показателей воспроизводства с другими биологическими показателями самок леща оз. Вуртсарья

Table 4
Correlation coefficients (r^*) reflecting dependence of reproduction indices on biological indices of female bream (L. Vörtsjärv)

Показатель Indices	Длина length	Масса Weight	Воз- раст Age	C	ГСИ GSI	Кол-во икри- нок в 1 г икры No. of oocytes per 1 g of roe	МАН IAF	МОН IRF	Диаметр икринок Diameter of oocytes	МАГ PW**
Кол-во икры в 1 г икры No. of oocytes per 1 g of roe	-0,02	-0,21	0,09	-0,60	-0,67	0	-0,22	-0,16	-0,96	-0,26
МАН IAF	0,88	0,89	0,63	0,16	0,65	-0,22	0	0,62	0,30	0,70
МОН IRF	0,16	0,21	0,32	0,38	0,76	-0,16	0,62	0	0,20	0,26
Диаметр икринок Diameter of oocytes	0,10	0,29	-0,02	0,58	0,71	-0,96	0,30	0,20	0	0,30

* $r \geq 0,35$ $P < 0,01$; $r \geq 0,27$ $P < 0,05$

МАГ - масса акетенированных гипофизов

** PW, pituitary weight

массы тела ИОП остается почти постоянным.

ИОП-самок вуртсъярвского леца сильно связан с ГСИ ($r = +0,76$); значительная связь выявляется также между ИОП и ИАП ($r = +0,62$). Умеренно коррелирует ИОП с С ($r = +0,38$). Все эти связи достоверны при $P < 0,01$. Умеренная корреляция, достоверная на уровне значимости $P < 0,05$, выявляется между ИОП и возрастом ($r = +0,32$). Достоверных корреляций между ИОП и длиной тела, массой порки, количеством икринок в 1 г икры, диаметром икринок и МАГ нами не найдено. ИОП-самок ясханского леца умеренно и достоверно (при $P < 0,01$) коррелирует с длиной ($r = +0,36$) и массой тела ($r = +0,38$), возрастом ($r = +0,36$), а также ГСИ ($r = +0,41$). Слабая корреляция ($r = +0,25$ при $P < 0,05$) выявляется между ИОП и С самок.

Количество икринок в 1 г икры и диаметр икринок. Количество икринок в 1 г икры и их диаметр у самок вуртсъярвского леца составляют в среднем 910 ± 45 икр. и $1,22 \pm 0,02$ мм. Оба показателя могут значительно колебаться в разные годы. У ясханского леца нами определены только диаметры трех генераций икринок, которые составляют в среднем $1,16 \pm 0,02$ мм (от 1,02 до 1,31); $0,81 \pm 0,02$ мм (от 0,76 до 0,98) и $0,42 \pm 0,02$ мм (от 0,27 до 0,52) соответственно.

Сезонная динамика количества икринок в 1 г икры и диаметра икринок леца оз. Вуртсъярв в разные годы приведена на рисунке 4.

Корреляционный анализ для выяснения связанности количества икринок в 1 г икры и диаметра икринок с другими биологическими показателями леца базируется на материале из оз. Вуртсъярв. Количест-

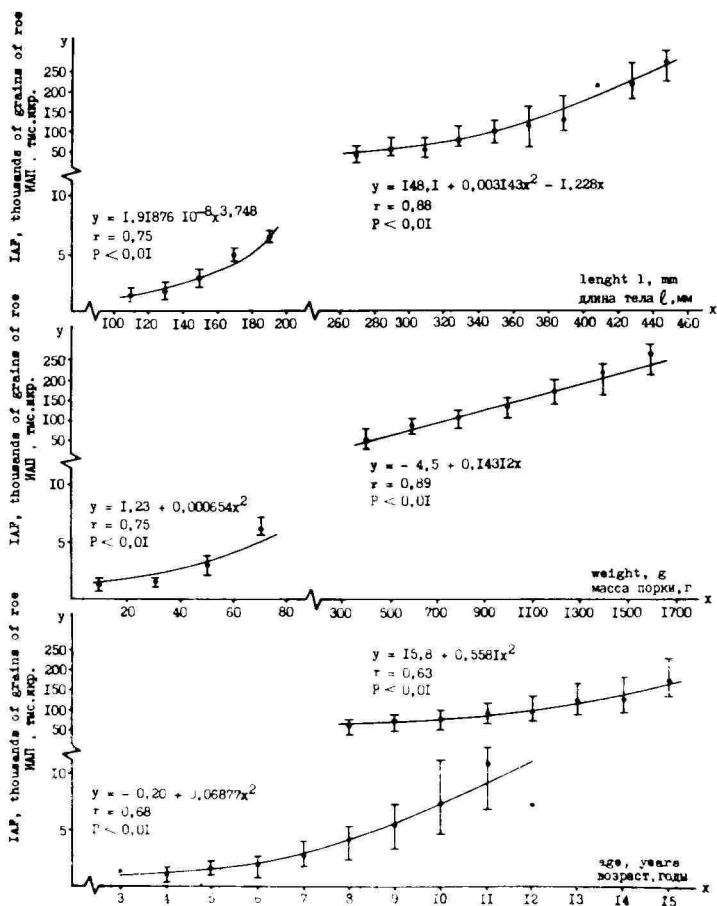


Рис. 3. Связь ИАР с размерами, массой тела и возрастом производителей леща озера Вьртсъярв и Ясхан.

Fig. 3. Dependence of IAF on length, weight and age of bream in L. Vörtsjärvi and L. Yaskhan.

во икринок в 1 г икры и диаметр икринок очень тесно, почти функционально связаны между собой ($r = -0,96$). Обратно пропорциональная связь обусловлена тем, что количество икринок в 1 г икры представляет собой обратное число от средней массы одной икринки, которая пропорционально связана с размерами икринок. Зависимость между количеством икринок в 1 г икры (x , икр.) и диаметром икринок (y , мм) выражается следующими регрессионными уравнениями:

$$x = 4235,1 - 2650y \quad (m = \pm 94,3)$$

$$y = 1,5664 - 0,0003458x \quad (m = \pm 0,03)$$

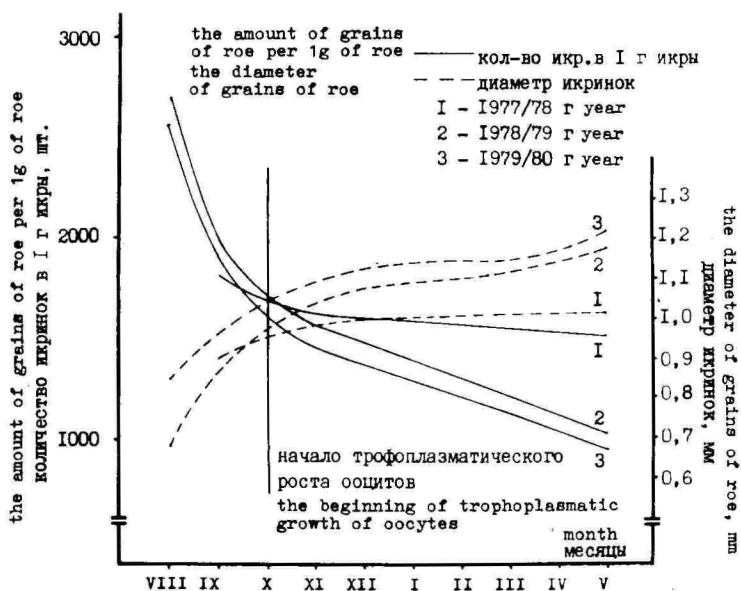


Рис. 4. Сезонная динамика количества икринок в 1 г икры и диаметра икринок леща оз. Вуртсъярв в разные годы.

Fig. 4. Seasonal dynamics of number of oocytes per 1 gram of gonad, and diameter of oocytes of bream in L. Vörtsjärv during different years.

Данные корреляционного анализа (табл. 4) свидетельствуют о том, что из биологических показателей самок леща, изученных нами в течение ряда лет, с количеством икринок в 1 г икры, кроме диаметра икринок, достоверно связаны лишь коэффициент упитанности (С) и гонадосоматический индекс (ГСИ). Эти корреляции ($r = -0,60$ и $-0,67$) отрицательны и выявляются достоверно на уровне значимости $P < 0,01$. Достоверных связей между количеством икринок в 1 г икры и длиной тела, массой порки, возрастом, ИАП, ИОП и МАГ нами не обнаружено.

Диаметр икринок достоверно (при $P < 0,01$) коррелируется с С ($r = +0,58$) и ГСИ ($r = +0,71$), причем связь между диаметром икринок и ГСИ выражается сильнее. Слабые, положительные, выявляющиеся в равной мере и достоверно на уровне значимости $P < 0,05$ корреляции, существуют между диаметром икринок и массой порки ($r = +0,29$), ИАП ($r = +0,30$) и МАГ ($r = +0,30$). Достоверных связей между диаметром икринок и длиной тела, возрастом и ИОП нами не обнаружено.

Заключение

Исследованием специфики функционирования воспроизводительной системы у леща из северной (оз. Вуртсъярв Эст. ССР) и южной (оз. Ясхан Туркм. ССР) популяций установлено, что диапазон и амплитуда variability биологических показателей, а также показателей воспроизводства (индивидуальные абсолютная и относительная плодовитости, размеры и масса икринок), особенности в развитии половых клеток, в развитии и функционировании гонад у производителей леща изученных популяций тесно связаны с

условиями существования особей, среди которых главную роль играют состояние и динамика температурного режима (длительность летнего и зимнего периодов) и кормовой базы (внутривидовая и межвидовая пищевая конкуренция) конкретных водоемов (Нооритс, 1982, 1984, 1985а, б).

Обнаруженные нами существенные изменения в изученных биологических показателях, а также показателях воспроизводства у леща, обитающего в водоемах северных и южных широт, отражаются как на размерно-возрастной и половой структурах популяций, так и на скорости и эффективности их воспроизводства.

Изучение биологических показателей производителей леща в связи с обитанием в различных водоемах ареала представляет большой интерес не только в теоретическом плане (морфофункциональный и экологический анализы эволюционного процесса), но и в практическом аспекте, являясь необходимым для решения ряда практических задач настоящего времени - в первую очередь для биологически оправданной эксплуатации внутренних водоемов.

Л и т е р а т у р а

- Брылинська М., Брылинский Э. Методы определения плодовитости рыб на примере леща *Abramis brama* (L.) // Типовые методики при изучении продуктивности вида в пределах ареала. - Вильнюс, 1974. - С. 45-55.
- Брызгин В.Л. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам. - Киев, 1969. - 186 с.

- Закс Л. Статистическое оценивание. - М., 1976. - 597 с.
- Нооритс Т. О сезонных изменениях в гонадах леща озера Виртсъярв // Тез. II конф. молодых ученых. - Вильнюс: Пяргалё, 1978. - С. 125-127.
- Нооритс Т. Сезонные изменения в гонадах леща *Abramis brama* L., озера Виртсъярв. - Тарту, 1982. - Рукопись деп. в ВИНТИ 29.03.83 1607-83Д). - 24 с.
- Нооритс Т. Сезонные изменения воспроизводительной системы леща: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - М.: ИЗМЭЖ им. А.Н. Северцова, 1984. - 15 с.
- Нооритс Т. Особенности репродуктивных циклов леща в различных водоемах (на примере озер Ясхан и Виртсъярв) // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. - М.: Наука, 1985а. - С. 78-88.
- Нооритс Т. Сезонная динамика липидов и гликогена в гонадах леща (на примере виртсъярвского леща) // Созревание ооцитов, оплодотворение и эмбриональное развитие костистых рыб. - Тарту, 1985б. - С. 70-81.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). - М., 1966. - 376 с.
- Спановская В.Д., Григораш В.А. К методике определения плодовитости единовременно и порционно икрометающих рыб // Типовые методики исследования продуктивности рыб в пределах их ареалов. - Вильнюс, 1976. - С. 54-62.
- Урбах В.Ю. Биометрические методы. - М., 1964. - 415 с.

- Noorits T. Seasonal changes in the testes of common bream *Abramis brama* (L.) in Lake Võrtsjärv // ENSV TA Toim., Biol. - 1983. - N 32. - Lk. 153-158.
- Noorits T. Seasonal changes in the ovaries of common bream *Abramis brama* (L.) in Lake Võrtsjärv // ENSV TA Toim., Biol. - 1984. - N 33. - Lk. 1-6.

BIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF MATURE BREAM
IN LAKE VÕRTSJÄRV (ESTONIAN S.S.S.)
AND LAKE YASKHAN (TURKMENIAN S.S.R.)

T. Noorits

S u m m a r y

The peculiarities of the reproduction of the bream *Abramis brama* (L.) in the North (L. Võrtsjärv) and in the South (L. Yaskhan) population were studied. The range of the variation of biological indices (body length and weight, condition index etc.), indices of reproduction (absolute and relative fecundity, weight and diameter of oocytes), peculiarities in the development of germ cells, as well as in the development and functioning of gonads are closely related to environmental factors, among which temperature regime (the duration of summer and winter periods) and food supply are of essential importance. Differences in biological indices as well as in the indices of the reproduction of bream populating waterbodies of northern and southern latitudes, are reflected not only in the length-age and sex structures of such populations, but also in the duration and effectiveness of their reproduction.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ КАЧЕСТВА ИКРЫ В ДВУХ ЛИНИЯХ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ (*SALMO GATRDNERI*)

Т. Наавер, М. Иваск, М. Халдна

Успех разведения радужной форели, которая в условиях прудового хозяйства самостоятельно не размножается, во многом зависит от качества половых продуктов производителей, используемых для искусственного воспроизводства. Легко и быстро определяемыми показателями качества икры рыб являются размеры и масса икринок и степень их изменчивости. Известно, что из более крупной икры вылупляются более крупные и жизнеспособные личинки (обзор см. у Е.С. Слуцкого /1980/). Влияние величины икринок на размеры мальков радужной форели прослеживается иногда до возраста нескольких месяцев /Escaffre, Bergot, 1984; Шиндавина, 1985/. Определение биохимических и физиологических показателей (содержание жира и белка, каротиноидов, потребление кислорода, оплодотворяемость, число нормальных эмбрионов, является более трудоемкой и сложной задачей. В последнее время выработана методика быстрого определения энергосодержания органических веществ при помощи микробомбового калориметра /Лыхмус и др., 1984/, которая может быть использована и для экспресс-анализов калорийности икринок.

В Эстонской ССР сейчас выращивают два отводка радужной форели. Местная линия берет начало от ропшинской радужной форели, интродуцированной в Эстонию в начале 50-х годов. Завезенная в СССР в

1982 г. форель Дональдсона выведена в США Л. Дональдсоном путем длительной напряженной селекции по ряду признаков, в том числе и по плодовитости.

Целью нашей работы было охарактеризовать две линии радужной форели по размерно-весовым показателям и калорийности икринок, а также по уровню изменчивости этих показателей. Анализу подвергнуты и корреляционные связи между исследованными показателями.

Материал и методика

В форелевом хозяйстве Роосна-Аллику в 1985 и 1986 г. была исследована икра соответственно 38 четырехлетних и 20 пятилетних самок (весом 2-4 кг) радужной форели Дональдсона. Эти самки принадлежали к исходному, интродуцированному в 1982 г. в виде оплодотворенной икры поколению форели Дональдсона, и были выращены в теплой воде. В форелевом хозяйстве Аравузе в 1985 г. была исследована икра 32 разновозрастных самок (весом 1,5-3 кг) форели местной линии. Все эти самки являлись тоже повторнорестующимися. Для сравнения использованы также данные о величине и изменчивости диаметра икринок форелей местной линии из хозяйств Аравузе и Пылула, полученные в 1983 г. От каждой самки 4%-ным формалином зафиксировали 25-50 икринок. Диаметр икринок измеряли под бинокулярным микроскопом. Свежие, ненабухшие икринки, по 20 шт. от каждой самки взвесили на торсионных весах, а затем 6 шт. индивидуально измеренных и взвешенных икринок от каждой самки высушили в термостате при 60°С. Они были взвешены каждый в отдельности для определения содержания сухого вещества. Остаточная влажность в

высушенных таким способом икринках составляла 3%. Калорийность каждой икринки определялась микробомбовым калориметром. Собранный таким образом материал позволил выявить у форели Дональдсона корреляционные связи между исследованными показателями икринок. У эстонской форели икринки, использованные для определения калорийности, индивидуально измерены не были. Методом электрофореза в полиакриламидном геле были выявлены также фенотипы полиморфного белка (фосфитина) желтка икринок. Данные обработаны на ЭВМ "Apple 2" по программе "Micro-Stat".

Результаты и обсуждение

Размерно-весовая и биохимическая характеристика икры радужной форели, а также оценки изменчивости этих показателей приведены в таблице 1. Как у форели Дональдсона, так и у особей местной линии икра была крупной, диаметром более 5 мм, с массой более 80 мг и довольно малоизменчивой. По этим показателям коэффициент индивидуальной вариации икринок у одной самки равняется 2-4% для диаметра и 4-5% для массы в обоих отводках. Коэффициенты вариации средних для самок величин икринок были несколько больше (4-6% для диаметра). Содержание сухого вещества в икринках форели местной линии было достоверно ниже (36,9%), чем у форели Дональдсона (38,3%). Калорийность икры радужной форели равнялась в среднем 26,5 кДж/г и колебалась в отдельных икринках от 24,3 до 27,6 кДж/г. Самки исследованных двух линий не различались по средней калорийности и уровню изменчивости калорийности икринок (коэффициент вариации ниже 3%).

В таблице 2 представлены коэффи-

циенты корреляции между показателями икры форели Дональдсона. Результаты в основном соответствуют ожидаемым и общепринятым закономерностям. Тесно связанными (существенность корреляции более 99%) являются масса икринок с диаметром, масса и диаметр икринки с весом самки и калорийность икринки с содержанием сухого вещества в икринке. При этом связь веса самки с размером и массой икринки оказалась отрицательной. Если это не результат слишком малочисленного материала, следует предположить, что у одновозрастных самок форели Дональдсона число икринок возрастает с весом самки быстрее, чем объем икры. Поскольку плодovitость нами не определялась, то затрудняемся ответить на этот вопрос. Снижение величины икринок самых крупных рыб обнаружено и у ропшинской форели /Пчеловодова, 1976/.

Нами исследована также зависимость показателей качества икры от фенотипа полиморфного белка желтка. Последний представлен тремя электрофоретически разделимыми фенотипами. Один из них (медленная гомозигота) является редким и не был включен в анализ. У каждой самки все икринки имеют один и тот же фенотип. Различия между самками с двумя разными фенотипами (гетерозигота и быстрая гомозигота) белка желтка оказались по всем исследованным признакам незначительными.

Икра радужной форели Дональдсона, а также крупных самок местной эстонской линии отличается высокими размерно-весовыми показателями. В этом отношении они превосходят другие выращиваемые в СССР отводки (Савостьянова, Слуцкий, 1974; Пчеловодова, 1976; Терентьева, 1979; Синявичене, Синявичюс, 1982; Яблоков, 1982/. Частично это можно связать с

необычными для советских стад радужной форели размерами самок. Если, например, самки ропшинской форели весили обычно около 1 кг, производители форели Дональдсона весили более 2-х кг, а некоторые достигали 4,5 кг. Как более крупные, они имели и более крупную икру. Средний диаметр икринок 3-6-летних самок ропшинской форели, литовской форели или стальноголового лосося был обычно менее 5 мм /Савостьянова, Слуцкий, 1974; Терентьева, 1979; Синявичене, Синявичюс, 1982/, превышая этот предел только в некоторых старших возрастных группах /Савостьянова, Никандров, 1976; Яблоков и др., 1982/. Наши оценки массы икринок форели сильно расходятся с данными других авторов. По-видимому, это является результатом применения разной методики. В советских работах нигде не описаны икринки весом более 70 мг, в зарубежных они весьма редки /Craik, Harvey, 1984/. Все же икра форели Дональдсона мельче, чем атлантического лосося, у которого средний диаметр икринок превышает 6 мм и масса 100 мг /Казаков, 1982/.

В ранее исследованных нами выборках эстонской форели, включавших и рыбы меньших размеров, икра была мельче, но уровень ее изменчивости не оказался выше. Средний диаметр икринок в хозяйстве Пылула в 1983 г. равнялся 5,0 мм, в Аравузе 4,5 мм (коэффициенты вариации между самками соответственно 5,8 и 4,8%). Это подтверждает мнение о том, что крупные размеры икры исследованных нами форели Дональдсона и эстонской форели связаны с размерами самок. Более низкий, чем у ропшинской форели /Ефимова, 1982/, уровень изменчивости икринок у самок (у нас 2-3%, в Ропше 2-11%) и уровень изменчивости самок по средней величине икринок

(4-6% у нас, 5-10% в Ропше) говорят о высокой стабилизированности развития половых продуктов в наших стадах форели.

Другими авторами установлена положительная связь между величиной икринок и размерами самки /Ефимова, 1982/ и отсутствие связи между величиной икринок и относительным содержанием сухого вещества в них /Escaffre, Bergot, 1984/. Выявлена и положительная связь содержания жира в икринках с размерами самки и размерами икринки /Пчеловодова, 1976/. Поскольку калорийность определяется главным образом содержанием жира, следовало бы ожидать и корреляции калорийности с размерами самки и икринки, но мы этого не наблюдали.

В общем остается впечатление, что размеры и содержание запасных веществ в икринках не являются самыми важными показателями качества икры, если они только выше определенного предела. Известно, что икринки массой легче 40 мг и диаметром менее 4 мм не содержат достаточного для нормального развития зародыша количества запасных веществ /Терентьева, 1979/. Такая мелкая икра обычно бывает только у впервые нерестящихся 2-3-летних самок /Савостьянова, Слуцкий, 1974; Пчеловодова, 1976/. В некоторых случаях выявлена связь между содержанием жира в икре и жизнеспособностью личинок /Мельникова, 1984/, но по данным других авторов она отсутствовала /Шиндавина, 1983/ или была неодинаковой на разных этапах развития личинок /Craik, Harvey, 1934/. По данным последних авторов, самым важным условием получения качественной икры является своевременность нереста относительно времени овуляции.

По калорийности икры форели данных мало. В Японии радужная форель имела

Таблица 1
Изменчивость икринок в двух линиях радужной
форели в хозяйствах Эстонии

Table 1
Variability of eggs of two strains of rainbow trout
in Estonian fish hatcheries

Хозяйство, год	Число особей	Диаметр икринки (мм)	Масса икринки (г)	Содержание сухого ве- щества (%)	Калорийность кДж/г
Hatchery, year	No. of fish	Egg dia- meter (mm)	Egg weight (g)	Dry matter content (%)	Energy content kJ/g
Форель До- нальдсона Donaldson's trout					
Роосна- Аллику, 1985	38	$5,29 \pm 0,03$ 2,6*	$82,0 \pm 1,7$ 5,1	$38,3 \pm 0,28$ 7,8	$26,4 \pm 0,11$ 2,8
Roosna- Alliku, 1985 1986	20	$5,36 \pm 0,04$ 3,4	$81,9 \pm 1,1$ 4,7	-	-
Эстонская форель Estonian strain					
Аравузе, 1983	73	$4,52 \pm 0,03$ 2,9	-	-	-
Aravuse, 1983 1985	32	$5,27 \pm 0,04$ 2,5	$80,0 \pm 2,2$ 5,1	$36,9 \pm 0,20$ 5,0	$26,7 \pm 0,14$ 2,2
Пылула, 1983 Põlula, 1983	72	$5,00 \pm 0,04$ 4,2	-	-	-

*Коэффициент вариации размеров икринок у отдельных самок

*Coefficient of variation of egg traits of a female

Таблица 2
Матрица корреляционных коэффициентов между признаками икры форели Дональдсона (1985 г.)

Table 2
Correlation matrix of Donaldson's trout egg traits

1 Масса семки Fish weight	x				
2 Диаметр икринки Egg diameter	-0,298*	x			
3 Масса икринки Egg weight	-0,343*	0,832*	x		
4 Содержание сухого вещества Dry matter content	-0,141	0,148	0,170	x	
5 Калорийность Energy content	0,004	0,044	-0,216	0,297*	x
	1	2	3	4	5

* Корреляция является существенной на уровне $p < 0,01$

* Correlation is significant ($p < 0,01$)

близкое к нашим оценкам энергосодержание икры - 27,5 кДж/г /Kamler, Kato, 1983/. У лосося при одинаковом содержании сухого вещества калорийность икринок оказалась намного ниже - 15 кДж/г /Казаков, 1982/. Вероятно, причиной этого является расхождение в методике, а не сама разная калорийность икры.

Выводы

1. Радужная форель эстонской линии и выращиваемое в Эстонии стадо форели Дональдсона выделяются высокими размерно-весовыми показателями икры (диаметр икринок более 5 мм, масса более 80 мг) и не отличаются друг от друга по этим показателям.

2. Калорийность икринок у обеих линий радужной форели очень сходна (в среднем 26,5 кДж/г). Она не зависит от величины икринок и слабо скоррелирована с содержанием сухого вещества в икринках.

3. Уровень изменчивости величины и калорийности икринок у самок из эстонских стад форели довольно низкий (коэффициент вариации 2,5%), что предположительно говорит о высоком качестве их половых продуктов и хорошем состоянии производителей. Уровень изменчивости самок радужной форели по средней величине икринок близок к приведенным в литературе оценкам (4-6%).

Литература

Ефимова Т.А. Изменчивость овулировавшей икры радужной форели // Сб. научн. тр. НИИ оз. и реч. рыб.

хоз-ва. - 1982. - Т. 188. - С. 53-69.

Казаков Р.В. Биологические основы разведения атлантического лосося // Легкая и пищевая промышленность. - М., 1982. - 144 с.

Лыхмус А.Е., Лыхмус К.Н., Фрей Т.Э.-А., Иваск М.М. Способ определения калорийности веществ. А.с. 1086914, СССР, опубл. в Б.И. № 14, 1984.

Мельникова А.Г. Липидный состав зрелых ооцитов и его влияние на оплодотворяемость и выживаемость икры у радужной форели // Пробл. рыбохоз. исслед. внутр. водоемов Сев.-Зап. Европ. части СССР: Тез. докл. науч.-практ. конф. мол. ученых и спец., окт., 1984. - Петрозаводск, 1984. - С. 108-110.

Пчеловодова Д.В. Связь жирности икры с некоторыми биологическими показателями самок радужной форели // Сб. науч. тр. / НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва. - 1976. - Т. 113. - С. 12-15.

Бавостьянова Г.Г., Никандров В.Я. Зависимость некоторых биометрических показателей икры от возраста самок радужной форели // Сб. науч. тр. / НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва. - 1976. - Т. 113. - С. 3-7.

Бавостьянова Г.Г., Слуцкий Е.С. О разнообразности икринок радужной форели // Сб. науч. тр. / НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва. - 1974. - Т. 97. - С. 159-168.

Синявичене Д.П., Синявичюс П.Ю. Влияние измененных условий среды обитания радужной форели на качество

- производителей и его потомство // Теплоэнергия и окружающая среда. - Вильнюс, 1982. - Ч. 3. - С. 86-92.
- Слуцкий Е.С. Изменчивость размера овулировавших икринок рыб // Сб. науч. тр. / НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва. - 1980. - Т. 149. - С. 66-90.
- Степанова Г.А. Характеристика производителей форели по некоторым рыбоводно-физиологическим показателям // Сб. науч. тр. / НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва. - 1979. - Т. 139. - С. 130-137.
- Терентьева Е.Г. Рыбоводно-биологическая характеристика самок стального-лового лосося разных групп // Сб. науч. тр. / НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва. - 1979. - Т. 139. - С. 138-144.
- Шиндавина Н.И. Некоторые биохимические показатели икры и выживаемости эмбрионов радужной форели // Сб. науч. тр. / НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва. - 1983. - Т. 203. - С. 13-17.
- Шиндавина Н.И. Рост эмбрионов и личинок радужной форели в связи с индивидуальными особенностями самок // Сб. науч. тр. / НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва. - 1985. - Т. 229. - С. 23-24.
- Яблоков А.Г., Шиндавина Н.И., Образцов А.Н., Никандров В.Я. Рыбоводно-биологическая характеристика производителей радужной форели и их оценка по качеству потомства // Сб. науч. тр. / НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва. - 1982. - Т. 188. - С. 3-26.

- Craik J.C.A., Harvey S.M. Egg quality in rainbow trout: the relation between egg viability, selected aspects of egg composition and time of stripping // Aquaculture. - 1984. - V. 40. - P. 115-134.
- Escaffre A.-M., Bergot P. Utilization of the yolk in rainbow trout alevins (*Salmo gairdneri* Richardson): effect of egg size // Reprod., nutr., dev. - 1984. - V. 24, N 4. - P. 449-460.
- Kamler E., Kato T. Efficiency of yolk utilization by *Salmo gairdneri* in relation to incubation temperature and egg size // Pol. Arch. Hydrobiol. - 1983. - V. 30, N 3. - P. 271-306.

THE VARIABILITY OF SOME INDICES
OF EGG QUALITY IN TWO STRAINS
OF THE RAINBOW TROUT
(*SALMO GAIRDNERI*)

T. Paaver, M. Ivask, M. Haldna

S u m m a r y

In Estonia two strains of rainbow trout are cultivated - a local strain and the Donaldson's trout. The diameter, weight and content of dry matter as well as the energetic value of eggs of these fishes were determined, and the degree of their variability was estimated. There were no principal differences in the egg size between these two strains of trout. All studied indices showed high quality of Estonian trout eggs. They have large eggs (average diameter being about 5,2 mm, weight over 80 mg). The energetic value of trout eggs determined by microbomb calorimetry was 26,5 kJ/g and it did not depend on the size of eggs, but was correlated with the content of dry matter. The level of the variability of egg size of every female trout was rather low (CV=2%), the level of the variability of an average egg size between females occurred to be higher (CV=4-6%).

РАЗМНОЖЕНИЕ ОБЫКНОВЕННОГО ПОДКАМЕНЩИКА (*Cottus gobio* L.) В РЕКАХ ЭСТОНИИ

Р.А. Ярвекюльг

В реках Эстонии обыкновенный подкаменщик является довольно обычной и широко распространенной, но малоизученной рыбой. До сих пор полностью отсутствовали данные о биологии размножения подкаменщика. Материал для настоящей работы собран в 1984-1986 гг. на 30 реках Эстонии и включает в себя данные анализа 731 особи подкаменщика и наблюдения, сделанные во время полевых работ.

Автором настоящей статьи вскрыто около 700 экз. обыкновенного подкаменщика, выловленных из разных рек Эстонии в разные времена года и относящихся ко всем возрастным группам. Результаты изучения гонад свидетельствуют о том, что как самцы, так и самки обыкновенного подкаменщика достигают половозрелости на втором году жизни и двухлетние особи уже участвуют в размножении. Годовалые особи в размножении никогда не участвуют, даже если они достигают более крупных размеров, чем обычно. Наряду с двухлетними в размножении принимают участие трехлетние особи и единичные четырехлетние особи. Особей более старших возрастных групп в популяциях обыкновенного подкаменщика в водоемах Эстонии нет. Длина, при которой наступает половозрелость, у самцов и самок неодинакова и заметно варьируется по водоемам. На среднем течении реки Ахья у самок подкаменщика наступает половозрелость при длине 6,5-8 см и у самцов при длине 7,5-9 см.

В 1985 и 1986 г. автор исследовал

нерест подкаменщика на реке Ахъя близ села Тазваская (Юго-Западная Эстония) и на реке Навести в поселке Пилиствере (Средняя Эстония). В реке Ахъя 27 апреля 1985 г. при температуре воды $4,8^{\circ}\text{C}$ ни одна из выловленных самок подкаменщика еще не нерестилась и меченой икры в реке найдено не было. 9 мая 1985 г. там же все выловленные самки уже отнерестились и в реке было обнаружено 4 комка икры подкаменщика (температура воды равнялась $9,4^{\circ}\text{C}$). 4 мая 1986 г. в реке Навести автор обнаружил икру 2 самок подкаменщика, которая, судя по стадии развития зародышей, откладывалась 1-2 дня назад. Там же было выловлено 2 отнерестившиеся самки подкаменщика (температура воды в реке была во время наблюдений $8,9^{\circ}\text{C}$). 9 мая 1986 г. автор снова вел наблюдения в реке Ахъя и обнаружил икру одной самки подкаменщика, меченую около недели назад (температура воды в реке равнялась $12,2^{\circ}\text{C}$).

Резюмируя вышеприведенные данные, можно сказать, что в реках Эстонии обыкновенный подкаменщик нерестится в первые дни мая, вслед за пиком весеннего половодья, когда температура воды в реках начинает быстро повышаться. Температура воды варьируется во время нереста в пределах $> 5 - 10^{\circ}\text{C}$.

Наши исследования свидетельствуют о том, что подкаменщик выметывает все икринки одновременно, т.е. одной порцией. Икра, откладываемая самкой, прикрепляется в виде комка обычно к нижнему краю или под края более крупных камней. Число икринок в найденных автором кладках варьировалось от 128 до 652. Причем, если в кладке было много икринок, то обычно можно было различать 2 (в кладке с 652 икринками - 3) комка икринок.

Откладываемые икринки были желтого цвета и довольно крупными — их диаметр равен 2,3 — 2,6 мм и вес 5–6 мг.

Возле кладки, развивающейся икры подкаменщика можно почти всегда найти самца, который ее охраняет. Если человек побеспокоит охраняющего икру самца, он в большинстве случаев покидает на некоторое время гнездо, но далеко не удаляется и через несколько минут возвращается. Однако некоторые крупные самцы ведут себя смелее, так что для проведения наблюдений их приходится буквально отталкивать от развивающейся икры. Но и в этом случае самец далеко не удаляется — он медленно плавает вокруг гнезда, в радиусе от нескольких десятков сантиметров до одного метра, ожидая возможности возвратиться туда.

Наблюдения автора свидетельствуют о том, что обыкновенный подкаменщик ведет оседлый образ жизни и связан с определенной территорией, причем каждая крупная особь имеет свое постоянное убежище под камнем, в трещине между камнями или в пустой раковине перловицы, беззубки и т.п. Если подкаменщика выгнать из своего гнезда, то он всегда вскоре возвращается туда. Таким образом, самец, который охраняет икру, в действительности находится в своем постоянном убежище, которое он привык защищать. В редких случаях автор обнаруживал в гнезде с развивающейся икрой как самца, так и самку подкаменщика, однако никогда не встречал в гнезде с развивающейся икрой двух самцов подкаменщика.

Развитие икры обыкновенного подкаменщика длится в реках Эстонии 3–4 недели (приблизительно 220–250 градусо-дней). Вылупление личинок происходит в конце мая. 26 мая в реке Ахья автор

Таблица
Плодовитость обыкновенного подкаменника
(р. Ахья, март-апрель 1985 г.)

Table
Dependence of fertility on body length and mass
in *Cottus gobio* (Ahja River, March-April, 1985)

Длина са- зак, мм	Число зак	бреднее число икринок	Масса са- зак, г	Число зак	бреднее число икринок
Body length (mm)	No. of females	Average no. of eggs	Body mass (g)	No. of females	Average no. of eggs
до 75	2	213	4.0	2	213
76-80	4	280	4.1-6.0	5	284
81-85	2	330	6.1-8.0	3	390
86-90	3	417	8.1-10.0	2	425
91-95	0	-	10.1-12.0	1	546
96-100	2	476			

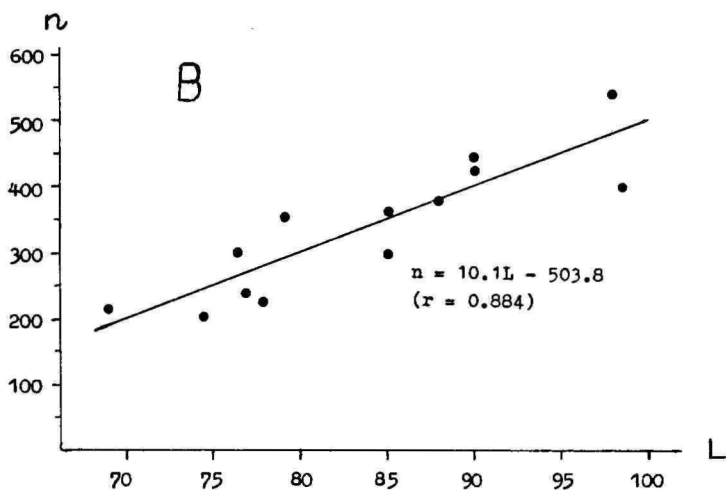
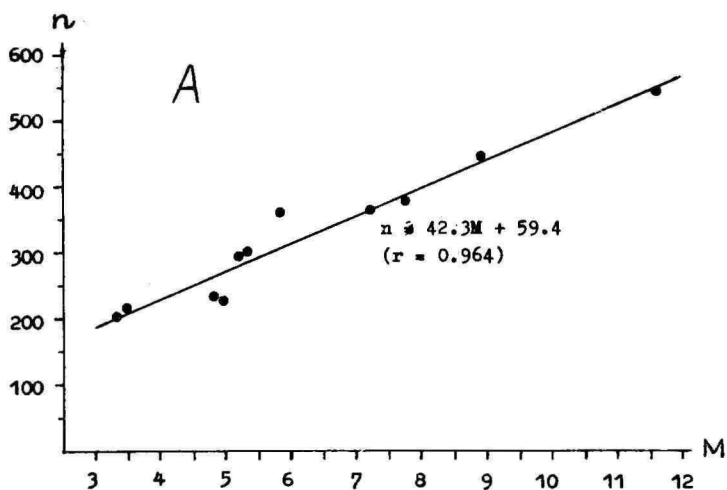


Рис. Зависимость плодовитости обыкновенного подкаменщика от массы (А) и длины (В) самок
 n - абсолютная плодовитость, M - масса самок (г), L - длина самок (мм)

Fig. Fertility as function of *Cottus godio* body weight (A) and length (B) in the Ahja River in March-April, 1985.
 n , number of full-grown oocytes in ovary;
 M , weight of females (g); L , length of females (mm)

нашел из одного гнезда подкаменщика пустые яйцевые оболочки. В другом гнезде большинство личинок тоже уже вылупились, но кроме пустых яйцевых оболочек там имелось еще 23 икринки с двигающимися эмбрионами. В 4 гнездах личинки из икринок еще не вылупились, но эмбрионы в икринках совершали энергичные движения. Один комок икры был удален с камня и помещен в стеклянную банку. Через 2 часа из 80% икринок вылупились личинки длиной от 6.0 до 8.0 мм (в среднем 7.1 мм). Средний вес личинок равнялся 5,9 мг. Температура воды в реке Ахья была во время этих наблюдений 13.2 °C.

Для определения абсолютной плодовитости насчитывали количество завершивших рост ооцитов в яичниках 13 самок, выловленных из р. Ахья. Абсолютная плодовитость подкаменщика колебалась в пределах 208 и 546. С повышением длины и массы тела плодовитость самок увеличивалась (см. табл.); в пределах изученных нами размерных групп зависимость плодовитости от длины и массы тела была линейной (рис.). Диаметр завершивших рост ооцитов перед нерестом составлял в среднем 1.65 мм. После попадания в воду и активации их диаметр увеличивается до 2.3-2.6 мм, а объем всей икры — почти в 3,5 раза.

Из литературы известно, что старые крупные самцы обыкновенного подкаменщика способны в природе нереститься с несколькими (обычно с 2 или 3) самками /Koli, 1984/, а в условиях эксперимента — даже с 5 самками, причем в опытах самки предпочитали нереститься именно вместе с теми самцами, в гнезде которых уже находилась икра /Marconato, 1985/.

Рассматриваемые работы Л. Коли и А. Марконато могут дать новое объяснение

утверждению, которое приводится в ряде книг /Nitsche, 1909; Bauch, 1963; бабанеев, 1960/, что самка подкаменщика откладывает в гнезде 100-1000 красновато-желтых икринок в виде комков, состоящих из 100-300 яиц. Большое количество икринок в гнезде одного самца, особенно если икринки расположены в виде нескольких комков, может быть отложено не одной, а несколькими самками. Упомянутую в литературных источниках /Nitsche, 1909; Riikoja, 1950/ верхнюю границу плодовитости обыкновенного подкаменщика - до 1000 икринок (по нашим расчетам, их суммарный объем в яичнике $2,35 \text{ см}^3$, в воде - $8,2 \text{ см}^3$) могут иметь только очень крупные самки, длина которых превышает 12 см.

Л и т е р а т у р а

- Бабанеев Л. П. Жизнь и ловля пресноводных рыб. - Киев: Изд-во сельхозлит. - УССР, 1960. - 667 с.
- Bauch G. Die einheimischen Süßwasserfische. 4. Auflage. - Radeburg und Berlin: Neumann Verlag, 1963. - 198 S.
- Koli L. Kivisimppu // Suomen eläimet. - Espoo: Wellin & Göös, 1984. - Vol. 3. - P. 214-216.
- Marconato A. Reproductive behaviour and mate choice in *Cottus gobio* L. (Pisces Cottidae) // Monit. Zool. Ital. - 1985. - Vol. 19. - N 3. - P. 160-161.
- Nitsche H. Süßwasserfische Deutschlands. - Berlin: Verlag des Deutschen Fischereivereins, 1909. - 83 S.
- Riikoja H. Eesti NSV kalad. - Tallinn-Tartu: Eesti Riiklik Kirjastus, 1950. - 206 lk.

REPRODUCTION OF RIVER BULLHEAD
(COTTUS GOBIO L.)
IN ESTONIAN RIVERS

R. Järvekülg

S u m m a r y

Material studied was collected in 1984 - 1986 from 30 rivers in Estonia, and consists of 731 specimens of *Cottus gobio*. Field observations were carried out on the Ahja and the Navesti river during spawning period.

All specimens of *Cottus gobio* were dissected and their gonads investigated. Results indicated that in Estonian rivers *Cottus gobio* matures during the second year of its life. Specimens participating in spawning are 2 or 3, rarely 4 years old. In the Ahja river females reach maturity at the length of 6,5-8 cm and males at 7,5 - 9 cm. Spawning takes place during the first days of May, after flood period, when the temperature of water in rivers begins to rise quickly (t° varies during the spawning from 5 to 10° C). The number of eggs in spawns varied from 128 to 652. Besides, in spawns with many eggs, 2 (in case there were 652 eggs, even 3) clutches could be distinguished. Spawned eggs are yellow and relatively big, with the diameter of 2,3 - 2,6 mm, weight being to 5-6 mg. The development of eggs lasts for 3 - 4 weeks (approximately 220 - 250 degree-days) and the larvae with the length of 6,0 - 8,0 mm (average 7,1 mm) and with an average weight of 5,9 mg hatch within the last week of May. To determine absolute fertility, all ripe eggs in the ovaries of females were counted before spawning. A good correlation was found between the weight (or length) and fertility (see Figure and Table).

ОБ АККЛИМАТИЗАЦИИ ПЕЛЯДИ В ЭСТОНИИ

Т.Х. Краузе

Первые предложения по акклиматизации пеляди в Европу были внесены еще в 1935 году П. Дрягиным, но к практической работе в этом направлении приступили значительно позднее. В 1953-54 гг. ГосНИОРХ-ом были предприняты две экспедиции в Западную Сибирь с целью найти подходящий материал для акклиматизации. В результате этих экспедиций подходящей для акклиматизации была признана популяция пеляди, населяющая о. Ендырь, расположенное на территории Ханты-Мансийского национального округа.

Оплодотворенную икру, привезенную из о. Ендырь, инкубировали в Волховском рыбхозе и уже в 1954 году молодь пеляди была выпущена во многие водоемы РСФСР (Ленинградской, Псковской, Челябинской и Свердловской обл.), Латвии, Украины и Молдавии. В 1959 году вид был завезен в Эстонию, затем в Белоруссию, Карелию. К настоящему времени пелядь завезена в Польшу, ГДР, Чехословакию, Финляндию и во многие другие страны. Вид хорошо приспосабливается к новым условиям жизни. Скорость роста акклиматизированной пеляди обычно значительно больше, и половая зрелость наступает раньше, чем в пределах естественного ареала.

В Эстонию оплодотворенную икру пеляди впервые завезли в 1959 году из Волховского рыбхоза / Ristkok, 1963/. В течение четырех лет (1959-1963 гг.) из этого рыбхоза в Эстонию завезли 1245000 оплодотворенных икринок и 36000 сеголеток пеляди. Позднее икру пеляди завезли

Таблица 1
Данные морфометрического анализа 31 экз.
пеляди из рыбхоза "Вагула"

Table 1
Morphometric analysis of Coregonus peled from
Vagula Fish Farm (n=31)

Признак	Character	: $\bar{x}$	: $s_{\bar{x}}$	: CV, %
1		2	3	4
1. Пластические признаки (в процентах от l_s)		1. Plastic characters (in %, $l_s = 100\%$)		
Длина головы	Head length	19.87	0.17	4.83
Антеродорсальное расстояние	Anterodorsal distance	44.23	0.29	3.68
Антеровентральное расстояние	Anteroventral distance	45.82	0.31	3.82
Антеанальное расстояние	Anteanal distance	69.22	0.46	3.69
Постдорсальное расстояние	Postdorsal distance	41.69	0.31	4.08
Длина хвостового стебля	Tail length (without C)	12.55	0.25	10.84
Высота D^1	Height of D^1	17.09	0.25	8.02
Высота P	Height of P	14.71	0.15	5.71
Высота V	Height of V	14.78	0.24	9.00
Высота A	Height of A	12.22	0.22	9.98
Длина основания D	Basal length of D	11.20	0.20	9.91
Высота верхней лопасти C	Height of C (upper lobule)	18.80	0.25	7.39
Расстояние P-V	Distance P-V	27.24	0.34	6.94
Расстояние V-A	Distance V-A	25.40	0.31	6.81
Расстояние Ad-C	Distance Ad-C	9.35	0.13	7.99
Расстояние A-C	Distance A-C	8.85	0.27	16.72
Минимальная высота тела	Body height, min.	8.25	0.10	6.91
Максимальная высота тела	Body height, max.	26.28	0.34	7.23

1		:	2	:	3	:	4
В процентах от длины головы:		Head length = 100%					
Длина рыла	Rostrum length	25.83	0.36	7.70			
Длина средней части головы	Middle part of head	71.69	0.52	4.03			
Горизонтальный диаметр глаза	Eye diameter, horizontal	24.61	0.49	11.01			
Вертикальный диаметр глаза	Eye diameter, vertical	21.99	0.35	8.96			
2. Мериристические признаки		2. Meristic characters					
Число чешуй в боковой линии	No. of scales in lateral line	90.29	0.90	5.54			
Число жаберных тычинок	No. of gill rakers	52.74	0.60	6.30			
Число лучей в D	No. of lepidotrichia in D	13.00	0.14	5.62			
Число лучей в P	No. of lepidotrichia in P	16.10	0.13	4.47			
Число лучей в V	No. of lepidotrichia in V	11.86	0.15	7.00			
Число лучей в A	No. of lepidotrichia in A	15.76	0.15	5.27			
Число позвонков	No. of vertebrae	58.93	0.40	2.60			

¹D, pinna dorsalis; P, p. pectoralis; V, p. ventralis; A, p. analis; Ad, p. adiposis; C, p. caudalis

Таблица 2
Скорость роста пеляди в Эстонии

Table 2
Growth rate of *C. peled* in Estonia

Возраст Age	l _s (мм)	
	рыбхоз "Вагула" Vagula Fish Farm (n=31)	озера lakes (n=11)
1.	85	109
2.	151	210
2+	245	-
3.	-	299
3+	-	336

в Эстонию также из Поречьеского рыбхоза Псковской области и Ропшинского рыбхоза Ленинградской области / Ristkok, 1981/. К настоящему времени пелядью населены не менее 33 водоемов Эстонии. В 12 озерах (Кайавере, Куремаа, Коорасте Сууръярв, Кунингвере, Пяйдла Мыйзаярв, Каруярв на о. Саарема, Кахрила, Рюге Валгъярв, Лийньярв, Сууръярв, Хино и Вагула) пелядь прижилась. В 7 озерах акклиматизационные работы не дали положительного эффекта; относительно остальных 14 водоемов достоверные данные о результатах акклиматизации отсутствуют.

Морфометрическому анализу подверглась 31 особь пеляди, выловленная осенью 1982 года в возрасте 2+ из прудов рыбхоза "Вагула". Анализ выполнен по методике И. Правдина /1954/, результаты приведены в таблице 1. По сравнению с пелядью озера Ендырь /Канеп, 1973; Мухачев, Чупретов, 1981/, были обнаружены следующие различия: увеличение числа чешуй в боковой линии и расстояния между грудным и брюшным плавниками, уменьшение числа жаберных тычинок, антеанального расстояния, высоты анального плавника, расстояния между брюшным и анальным плавниками, длины средней части головы и горизонтального диаметра глаза.

Скорость роста изучали у 42 особей (31 из рыбхоза "Вагула" и 11 из трех озер - Вагула, Куремаа и Хино); результаты приведены в таблице 2. Оказывается, что в естественных водоемах рост пеляди был значительно выше, чем в прудах рыбхоза: различия в длине тела составляли к концу первого года жизни 24 мм, второго - 59 мм.

В условиях Эстонии половая зрелость у самок пеляди наступает в третьем году жизни. У 9 самок пеляди из рыбхоза

"Вагула" в возрасте 2+ масса гонад составляла 16.9-35.5 г (в среднем 25.1 г), величина гонадосоматического индекса - 7-16% (в среднем 10.6%). Абсолютная плодовитость этих самок составляла 6100-13490 (в среднем 8760) икринок, относительная плодовитость - 20750-65490 (в среднем 37600) икринок на 1 кг массы тела. В одном грамме икры у разных самок насчитывалось 180-480 (в среднем 363) икринок. Таким образом, плодовитость и степень развития гонад у самок одного и того же возраста сильно колеблется даже в пределах одного водоема.

Л и т е р а т у р а

- Канеп С.В. Общие закономерности роста пеляди // Вопр. ихтиол. - 1973. - Т. 13, вып. 1. - С. 91-102.
- Мухачев И.С., Чупретов В.М. Морфометрия пеляди *Coregonus peled* озера Ендырь-Согомский Тюменской области // Вопр. ихтиол. - 1981. - Т. 21, вып. 2. - С. 373-376.
- Правдин И.Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. - М., Л.: Изд-во АН СССР, 1954. - С. 6-17.
- Ristkok J. Peled - uus kala Eestis // Eesti Loodus. - 1963. - Nr. 5. - Lk. 281-285.
- Ristkok J. Siiad ja rääbised // Edasi. - 1981. - 29. jaan., 5., 12., 19., 26. veebr. - lk. 5.

ON THE ACCLIMATIZATION OF COREGONUS PELED IN ESTONIA

T. Krause

S u m m a r y

Since 1959, *Coregonus peled* has been introduced into more than 30 lakes in Estonia. The acclimatization of the species has been studied in 19 of them. In 12 lakes the results of acclimatization are being positive and in 7 lakes negative. The morphometric characters of *C. peled* are given in Table 1. The growth rate of *C. peled* was faster in lakes, than in ponds of fish farm (Table 2). The females of *C. peled* attained sexual maturity at the age of 2+ when their absolute fecundity was 6100-13 490 (mean, 8760) eggs, and relative fecundity - 20 750- 65 490 (mean, 37 600) eggs per 1 kg of body weight.

СОЗРЕВАНИЕ И ОВУЛЯЦИЯ ООЦИТОВ
КАРПА *IN VITRO* В РАЗНЫХ СРЕ-
ДАХ. Т.В. Саа т // Уч. зап.
Тарт. ун-та. - 1988. - Вып.
805: Труды по зоологии. - Т.
XVI. - С. 3-37.

Рассматривалось созревание, овуля-
ция и приобретение способности к разви-
тию у ооцитов карпа в 14 средах. Комп-
лексные среды (199, Игла) и их модифика-
ции (с сывороткой, с повышенным содер-
жанием бикарбоната натрия) оказались
значительно более подходящими для инку-
бации ооцитов карпа, чем простые солевые
растворы (Кортланда, Рингера, Хенкса и
др.). 17α -оксипрогестерон (1 мкг/мл) вы-
зывал созревание большего числа ооцитов,
чем суспензия гипофизов сазана (50
мкг/мл). Обнаружено, что у некоторых са-
мок суспензия гипофизов подавляет созре-
вание ооцитов под влиянием 17α -оксипро-
гестерона (такое подавление в большей
степени выражается в солевых растворах).
 17α -оксипрогестерон и суспензия гипофи-
зов сами по себе или при одновременном
использовании вызывали овуляцию неболь-
шого числа ооцитов. Существенное повыше-
ние процента овуляции происходило в ре-
зультате добавления в среду простаглан-
дина $F_{2\alpha}$; простагландин E_2 был менее
эффективным. В комплексных средах и их
модификациях созревшие и овулировавшие
in vitro ооциты были способны к нор-
мальному эмбриональному развитию.

Рис. 2, табл. 8, библи. 21.

ВЛИЯНИЕ ВЕЛИЧИНЫ ИНКУБИРУЕМЫХ
ФРАГМЕНТОВ ЯИЧНИКА НА СОЗРЕ-
ВАНИЕ И ОВУЛЯЦИЮ IN VITRO
ООЦИТОВ КАРПА И ТРАВЯНОЙ ЛЯ-
ГУШКИ. Т.В. С а а т // Уч.
зап. Тарт. ун-та. - 1986. -
Вып. 805 : Труды по зоологии.
- Т. ХУ1. - с. 38-48.

В среде 199С оптимальное число ооцитов во фрагменте у карпа и травяной лягушки составляло от 2-3 до 10 ооцитов дефинитивного размера. При использовании фрагментов указанной величины процент созревших ооцитов был максимальным и коэффициент вариации результатов - наименьшим. При инкубации более крупных фрагментов яичника или одиночных фолликулов процент созревших ооцитов резко снижался и вариабельность результатов увеличивалась. Максимальное число созревших ооцитов овулировало при инкубации одиночных фолликулов. У обоих видов добавление в среду инкубации простагландина $F_{2\alpha}$ приводило к существенному увеличению процента овулировавших ооцитов.

Рис. 2, табл. 2, библи. 7.

УДК 597.554.3 : 591.166

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ЛЕЩА ОЗЕР
ВЫРТСЬЯРВ (ЭССР) И ЯСХАН
(ТУРКМ. ССР) - Т.К. Н о о -
р и т с // Уч. зап. Тарт.
ун-та. - 1988. - Вып. 805 :
Труды по зоологии. - Т. ХУ1.
- С. 49-69.

Приведена биологическая характеристика производителей леща (структура нерестовых стад, показатели воспроизводства, динамика гонадосоматического индекса и коэффициента упитанности по Кларк) в разнотипных популяциях; проанализирована связь показателей воспроизводства с другими биологическими показателями. Существенные изменения в изученных биологических показателях, а также показателях воспроизводства у леща, обитающего в водоемах северных и южных широт, отражаются как на размерно-возрастной и половой структурах популяций, так и на скорости и эффективности их воспроизводства.

Рис. 4, табл. 4, библи. 13.

УДК 597 : 553.2

ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ ПОКА-
ЗАТЕЛЕЙ КАЧЕСТВА ИКРИНОК В
ДВУХ ЛИНИЯХ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ.
Т. Паавер, М. Иваск, М.
Халдна // Уч. зап. Тарт. ун-
та. - 1988. - Вып. 805 : Тру-
ды по зоологии. - Т. ХУ1. -
С. 70-81.

Составлена размерно-весовая и энер-
гетическая характеристика икры двух ли-
ний радужной форели - форели Дональдсона
и эстонской местной линии. Определены
диаметр и масса икринок, их калорийность
и содержание сухого вещества, а также
степень изменчивости рассматриваемых
признаков. Обе формы форели имеют одина-
ково крупную икру (диаметр более 5 мм,
масса более 80 мг). Калорийность икры
равна в среднем 26,5 к/г и не зависит
от величины икринок, но слабо скоррели-
рована с содержанием сухого вещества.
Уровень изменчивости величины икринок у
самок форели низкий.

Табл. 2, библи. 17.

РАЗМНОЖЕНИЕ ОБЫКНОВЕННОГО
ПОДКАМЕНЩИКА (*COTTUS GOBIO*
L.) В РЕКАХ ЭСТОНИИ. Р.А.
Я р в е к ю л ь г // Уч.
зап. Тарт. ун-та. - 1988. -
Вып. 805 : Труды по зооло-
гии. - Т. ХУ1. - с.82-89.

Материал собран в 1984-1986 гг. из 30 рек Эстонии и включает в себя данные анализа 731 особи обыкновенного подкаменщика и наблюдения, сделанные во время полевых работ. Результаты изучения гонад (вскрыто около 700 экз.) свидетельствует, что как самцы, так и самки подкаменщика достигают половозрелости на втором году жизни. В размножении участвуют двухлетние, трехлетние и единичные четырехлетние особи. Годовальные особи, несмотря на свои размеры, никогда не размножаются. Длина при достижении половозрелости в реке Ахья у самок 6,5-8 см, у самцов - 7,5-9 см. В реках Эстонии подкаменщик нерестится в первые дни мая, вслед за пиком весеннего половодья, когда температура воды в реках начинает быстро повышаться (при 5-10° С). Икра выметывается одновременно, число икринок в найденных автором кладках составляло 128-652. Икринки желтые, их диаметр после активации 2,3-2,6 мм и вес 5-6 мг. Развитие икры длится 3-4 недели (приблизительно 220-250 градусо-дней). Вылупление личинок происходит в конце мая, длина вылупляющихся личинок 6,0-8,0 мм (в среднем 7,1 мм), средний вес 5,9 мг. Абсолютная плодовитость варьировалась от 208 до 546 и положительно коррелировалась с длиной ($r = 0,884$) и массой ($r = 0,964$) самок.

Рис. 1, табл. 1, библи. 6.

УДК 597

ОБ АККЛИМАТИЗАЦИИ ПЕЛЯДИ В
ЭСТОНИИ. Т.Х. Краузе //
Уч. зап. Тарт. ун-та. -
1988. - Вып. 805: Труды по
зоологии. - Т. ХУ1. - С.90-96.

В работе приведены некоторые данные
о результатах интродукции пеляди в Эсто-
нию, морфометрии, скорости роста и пло-
довитости этого вида.

Табл. 2, библи. 5.

Ученые записки Тартуского государственного университета.
Выпуск 805.
РАЗМНОЖЕНИЕ РЫБ.
Труды по зоологии ХУ1.
На русском языке.
Резюме на английском языке.
Тартуский государственный университет.
ЭССР, 202400, г.Тарту, ул. Юликооли, 18.
Ответственный редактор К. Пыльдвере.
Корректоры И. Пауска, К. Монтонен.
Подписано к печати 15.03.1988.
МВ 02550.
Формат 60х90/16.
Бумага писчая.
Машинопись. Ротапринт.
Учетно-издательских листов 4,38. Печатных листов 6,75.
Тираж 400.
Заказ № 211.
Цена 90 коп.
Типография ТГУ, ЭССР, 202400, г.Тарту, ул.Тийаги, 78.