

Н. Т. НЕГОНОВСКАЯ

ОВОГЕНЕЗ И ШКАЛА ЗРЕЛОСТИ ЯИЧНИКОВ СЕВАНСКОЙ ФОРЕЛИ *SALMO ISCHCHAN* (KESSLER)

Изучение овогенеза и составление шкалы зрелости яичников является первым и необходимым этапом исследования половых циклов рыб. Для некоторых представителей семейств карповых, окуневых, лососевых, осетровых по этим вопросам имеются довольно подробные сведения, однако в отношении многих видов рыб они еще очень скудны. В частности это касается видов рода *Salmo*. Здесь можно говорить лишь об отдельных данных, относящихся к различным (в основном последним) этапам овогенеза некоторых из представителей этого рода — семги *Salmo salar* [8, 16] и севанской форели *Salmo ischchan* [13, 14]. Шкала зрелости яичников семги имеется в работе Л. С. Берга [2], однако она составлена не на основании изучения овогенеза рассматриваемого объекта, а лишь взята как образец из работы К. А. Киселевича [7], предложившего пятибалльную шкалу для определения степени зрелости гонад каспийских сельдей.

По литературным данным об овогенезе у лососевых [1, 5, 6, 9, 10, 15, 24, 29] можно составить представление о некоторых чертах этого процесса, характерных для вышеназванного семейства вообще. Так, в яйцеклетках исследованных видов рыб (сига, белорыбница, семги, некоторых дальневосточных лососевых) отмечается образование сходных включений — вакуолей, появляющихся в периферических слоях цитоплазмы на ранних этапах овогенеза, жировых включений и желтка. Однако последовательность возникновения их различна у разных видов рыб. В яйцеклетках сига-лудоги *Coregonus lavaretus ludoga* сначала появляются первые капли жира, а затем начинается вакуолизация цитоплазмы [10]. У кеты *Oncorhynchus keta* и нерки *Oncorhynchus nerka*, напротив, вначале происходит частичная вакуолизация цитоплазмы, а затем образуются жир и желток [24]. Что касается вакуолярных включений в овоцитах лососевых, то они, по-видимому, идентичны тем вакуолям, содержащим субстанцию мукополисахаридов, которые характерны вообще для яйцеклеток костистых рыб и которые являются по существу кортикальными альвеолами [18, 27, 28]. Явлением, присущим овогенезу лососевых, обладающих крупной икрой, можно считать смещение ядра в сторону анимального полюса, происходящее в процессе трофоплазматического роста яйцеклеток задолго до того, как они закончат рост [19, 24, 29]. Наконец, характерным для всех лососевых является процесс слияния глыбковидного желтка в сплошную гомогенную массу в период подготовки овоцитов к овуляции.

Обладая рядом сходных черт, процесс овогенеза у каждого из вышеупомянутых видов имеет, несомненно, и свои особенности как в морфологическом отношении, так и в длительности отдельных этапов. Этим, в частности, вызывается необходимость специального изучения развития яйцеклеток у каждого нового вида.

Материалом для настоящей работы послужили яичники различных рас севанской форели. Следует однако отметить, что с морфологической стороны каких-либо существенных различий в овогенезе той или иной расы обнаружено не было, поэтому ниже будет дано общее описание этого процесса у севанской форели вообще.

Материал, собранный в течение четырех лет (1958—1961 гг.), охватывает почти все сезоны года и различные этапы жизненного цикла форели: период нагула, тот период, когда готовящаяся к нересту форель приобретает брачный наряд и период нереста. Всего на гистологических препаратах было исследовано около 1300 яичников севанской форели. Материал фиксировался смесью Буэна и обычным способом заливался в парафин. Срезы толщиной от 5 до 7 мк окрашивались гематоксилином по Гейденгайну, а также азановым методом Гейденгайна.

Полученные данные показали, что яйцеклетки форели проходят ряд фаз развития, каждая из которых характеризуется определенным, качественно своеобразным процессом.

Исследование было начато с того момента, когда яйцеклетки вступают в период протоплазматического роста. Предшествующий ему период овогониальных делений, а также ядерных преобразований овоцитоза синхронного пути нами не рассматривался. В пределах периода протоплазматического роста многими авторами [11, 12] выделяются две фазы развития овоцитоза — фаза ювенильного овоцита и фаза овоцита с однослойным фолликулом. Различия в строении яйцеклеток на этих двух ступенях развития касаются, насколько можно судить по имеющимся данным, главным образом их объемов и структуры оболочки — более молодые овоциты обладают лишь эктоплазматической оболочкой, в дальнейшем вокруг них формируется оболочка из фолликулярного эпителия. У севанской форели, как показывают полученные данные, четкой границы между этими двумя фазами провести нельзя. Тем не менее, яйцеклетки в процессе протоплазматического роста не только увеличиваются в объеме, но и определенным образом меняют свою структуру, что обнаруживается уже на одном и том же препарате яичника, так как для форели характерна значительная асинхронность в развитии овоцитоза (особенно на ранних стадиях зрелости яичников). Воздерживаясь от выделения каких-либо фаз, мы лишь опишем те формы яйцеклеток периода протоплазматического роста, которые имели возможность наблюдать.

Прежде всего бросается в глаза, что в овоцитах относительно наименьших размеров (диаметр 50—100 мк) плазма наиболее интенсивно воспринимает красители и чаще всего выглядит однородной (рис. 1а). Ядро в таких темноокрашенных яйцеклетках сдвинуто вплотную к гра-

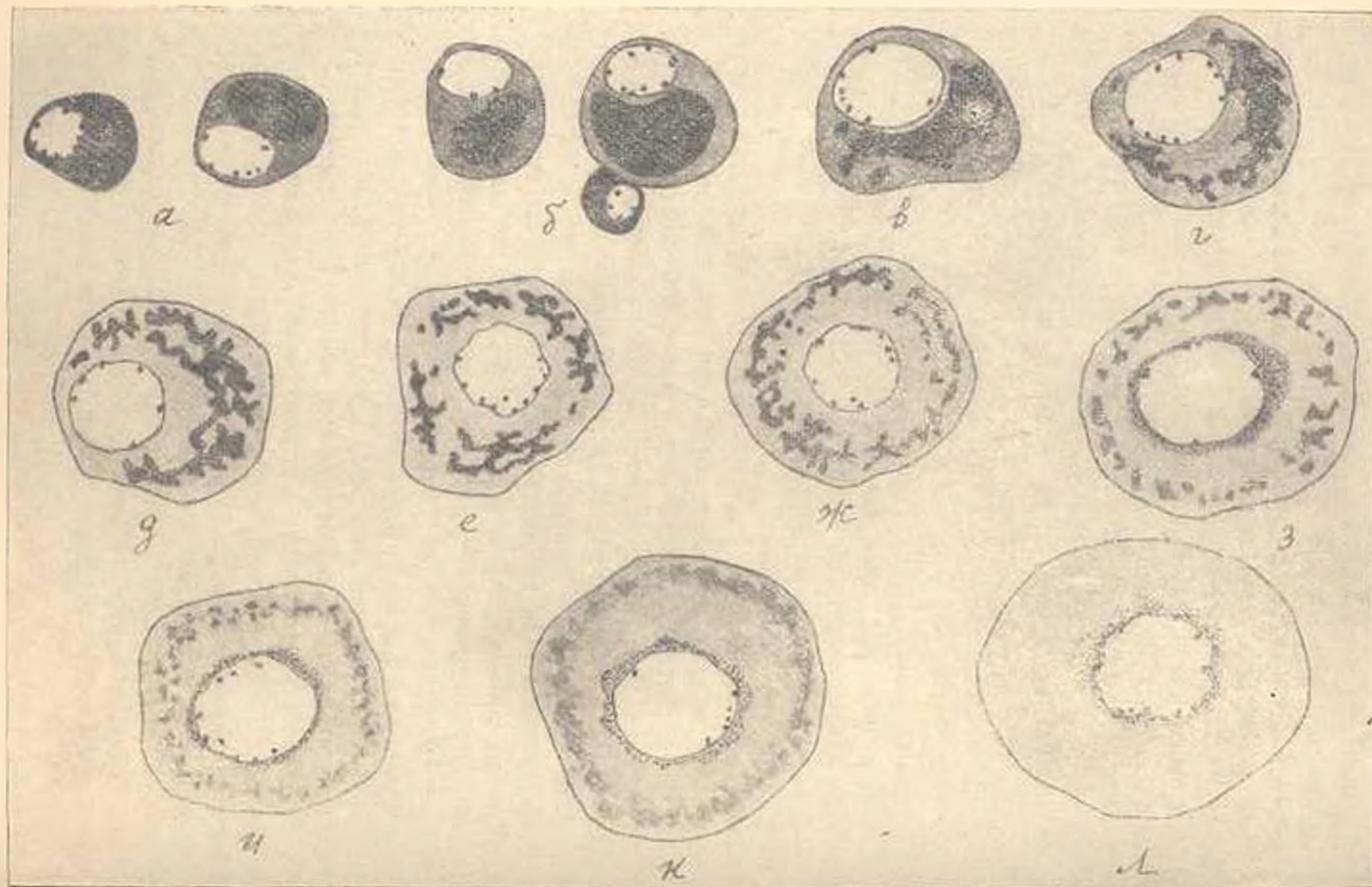


Рис. 1. Оплошты форселл и период протоплазматического роста, ок. 7. об. 20, рисовальный аппарат РА-4, рисунки выполнены на уровне предельного увеличения микроскопии с одного препарата мичинки.

нице клетки, а сами они могут принимать различные неправильные формы под давлением окружающих овоцитов. В овоцитах больших размеров, но по-прежнему имеющих эксцентрически расположенное ядро, в плазме все более четко различаются два участка с разной густотой окраски (рис. 1 б, в) — на общем более светлом фоне цитоплазмы выделяется темноокрашенный участок, прилегающий к ядру и имеющий самые разнообразные формы. По мере роста яйцеклетки можно наблюдать, как ядро постепенно перемещается в центр, а темноокрашенный участок плазмы, ранее представлявший собой сплошное поле, растягивается, разрывается на отдельные фрагменты и располагается вокруг ядра в виде кольца (рис. 1 г, д, е, ж). В процессе дальнейшего роста овоцита фрагменты этого кольца становятся все мельче и светлее, отодвигаются к периферии, принимают вид слабоокрашенных хлопьев и, наконец, совершенно исчезают (рис. 1 з, и, к, л). Овоцит севанской форели, достигший конца протоплазматического роста (диаметр 400—500 мк), имеет центрально расположенное ядро и однородную светлоокрашенную плазму (рис. 1 л, 2).

Трофоплазматический рост овоцитов севанской форели, как и у других лососевых, осуществляется за счет трех видов включений — кортикальных вакуолей, жировых капель и желтка. Накопление их овоцитами происходит в определенной последовательности, в соответствии с которой в пределах периода трофоплазматического роста мы различаем ряд фаз. Условно их можно обозначить как фазу вакуолизации, фазу жиροобразования и фазу желткообразования.

Фаза вакуолизации начинается с появлением в периферических слоях плазмы овоцита мелких капель вещества, окрашиваемого анилином в светло-голубой цвет (рис. 3). По мере своего роста они превращаются в круглые вакуоли, количество и размеры которых постепенно растут. За счет накопления только этого вида включений овоцит севанской форели увеличивается в среднем до 900 мк в диаметре, а зона вакуолизации распространяется на нем от периферии к центру, примерно, на $\frac{2}{3}$ его радиуса (рис. 4).

Дальнейший рост овоцита происходит уже за счет двух видов включений — кортикальных вакуолей и жировых капель — овоцит вступает в фазу жиροобразования. На препаратах места отложения жира обнаруживаются по пустотам, возникающим в результате растворения его при фиксации и дальнейшей обработке спиртами. Первые мелкие капли жира появляются в околядерной зоне плазмы, свободной от вакуолярных включений, и образуют вокруг ядра кольцо (рис. 5). Это последнее постепенно расширяется благодаря увеличению количества и укрупнению жировых капель и, наконец, смыкается с нарастающей от периферии зоной кортикальных вакуолей (рис. 6). Диаметр овоцита к этому моменту достигает 1200—1400 мк.

Следующая фаза развития яйцеклеток севанской форели характеризуется появлением в них желтка, за счет накопления которого происходит их чрезвычайно интенсивный рост и который в конечном итоге со-

ставляет основную массу содержимого зрелого яйца. Первоначально процесс желткообразования сопровождается не менее интенсивным накоплением жира, но в дальнейшем становится превалирующим. Первые желточные включения в виде мелких зерен, а также более крупных



Рис. 2. Ооциты форели на последних ступенях периода протоплазматического роста. Микрофотография, ок. 7, об. 20.

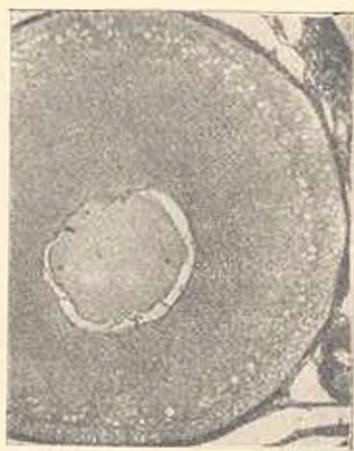


Рис. 3. Фаза вакуолизации цитоплазмы. Микрофотография, ок. 7, об. 20.

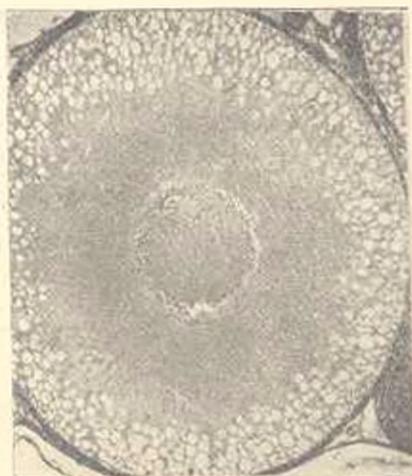


Рис. 4. Фаза вакуолизации цитоплазмы. Микрофотография, ок. 7, об. 20.



Рис. 5. Фаза жиροобразования и овоциты форели. Микрофотография, ок. 7, об. 20.

желточных сферул, красящихся по азановой методике в светло-синий цвет, появляются либо в околядерных участках цитоплазмы среди жировых капель, либо образуют периферическую кольцообразную зону, либо возникают одновременно и в том, и в другом месте (рис. 7). В дальнейшем процессе желткообразования с наибольшей интенсивностью идет

в центральной области овоцита, где масса желточных глобул, окрашивающихся по мере своего уплотнения в красный цвет (азокармином по Гейденгайну), разрастается и оттесняет к периферии зону кортикальных митохондрий, которая становится все более узкой (рис. 8). Для этого этапа развития яйцеклеток форели по-прежнему характерно центральное по-



Рис. 6. Фаза жирнообразования в овоцитах форели. Микрофотография, ок. 7, об. 8.



Рис. 7. Фаза желткообразования при центральном положении ядра. Микрофотография, ок. 7, об. 8.



Рис. 8. Фаза желткообразования при центральном положении ядра. Микрофотография, ок. 7, об. 3.

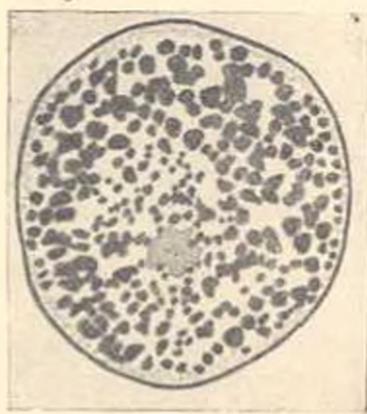


Рис. 9. Фаза миграции ядра к анимальному полюсу. Микрофотография, ок. 7, об. 3.

ложению ядра. Диаметр наиболее крупных яйцеклеток, сохраняющих подобный плавный строения, 2000—2500 мк. Затем можно наблюдать, как ядро сдвигается из центра в сторону анимального полюса (рис. 9) и по мере роста овоцита все ближе подходит к этой точке (рис. 10). Полярная дифференцировка овоцита усиливается в ходе его развития не только

благодаря миграции ядра, но и в связи с характерным расположением в нем различных фракций желтка. В анимальной области скапливается мелкозернистый желток, вегетативную занимает крупноглыбчатый. Перемещение ядра к анимальному полюсу, происходящее в процессе роста овоцита, представляется нам качественно новым явлением по сравнению с теми, которые мы наблюдали до сих пор. Кроме того, в этот период отмечается значительное ускорение роста овоцита. Все это вместе взятое приводит к мысли, что вышеописанный этап его развития целесообразно выделить в качестве самостоятельной фазы, которую условно мы обозначаем как фазу миграции ядра к анимальному полюсу. Тогда предыдущий этап может быть назван фазой желткообразования при центральном положении ядра. В конце фазы миграции ядра яйцеклетки достигают дефинитивных размеров (диаметр 4500—5000 мк), а ядро почти вплотную подходит к оболочке овоцита (рис. 11). На фиксированной икринке оно просматривается сквозь оболочку в виде белого пятна.

Яйцеклетки форели, закончившие рост, продолжают еще длительное время оставаться в ткани яичника. В этот период в них уже не происходит никаких новообразований веществ, но наблюдается существенная перестройка их внутренней структуры, благодаря которой они приобретают строение зрелых яиц и подготавливаются к овуляции. Поскольку описание этих процессов уже приведено нами [13], здесь о них будет сказано очень кратко.

Как и у других лососевых, в яйцеклетках севанской форели в период созревания происходит слияние глыбовидного желтка в сплошную шарообразную массу, а цитоплазма, отделившись от желтка и жира, концентрируется вблизи анимального полюса. У форели процесс слияния желтка начинается в центре овоцита и постепенно захватывает всю его вегетативную область. Дольше всего рыхлый глыбчатый желток сохраняется в анимальной области (рис. 12). В состоянии ядра происходят существенные изменения, связанные с мейозом: ядерная оболочка разрушается, и кариоплазма изливается в цитоплазму, ядрышки, претерпев ряд сложных морфологических преобразований, исчезают. В этот период наблюдались также и были описаны различные картины первого деления созревания вплоть до формирования веретена метафазы первого деления созревания.

Весь комплекс процессов, связанных с подготовкой к овуляции овоцитов, закончивших трофоплазматический рост, мы рассматриваем как новую фазу их развития, которую условно называем фазой предовуляционных преобразований структуры овоцита, достигшего дефинитивных размеров. Тогда следующим и последним этапом овогенеза будет фаза зрелого, овулировавшего яйца. Для этого последнего, как уже упоминалось выше, характерно полное слияние желтка и наличие плазматического диска на той части поверхности шарообразной желточной массы, которая обращена к анимальному полюсу (рис. 13). Капли жира располагаются в пограничной зоне между желтком и цитоплазмой. В кортикальном слое плазматического диска вблизи микропиле обнаруживается

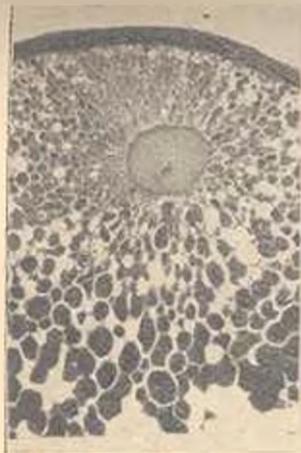


Рис. 10. Фаза миграции ядра к экваториальному полюсу. Микрофотография, ок. 7, об. 3.



Рис. 11. Овоцит фолликулы, закончивший трофобластический рост. Микрофотография, ок. 7, об. 3.



Рис. 12. Фаза предовульвионных преобразований структуры овоцита, закончившего рост — частичное слияние желтка, переход ядра в митотическое состояние. Я — ядро. Микрофотография, ок. 7, об. 3.



Рис. 13. Фаза зрелого яйца фолликулы. Микрофотография, ок. 7, об. 3.

веретено метафазы второго деления созревания, лежащее перпендикулярно к поверхности яйца.

Следует отметить, что вопрос о том, в какой фазе мейоза происходит овуляция у форели, некоторое время оставался неясным. С одной стороны, в ряде работ указывалось, что в зрелых яйцах ручьевой форели присутствует веретено метафазы первого деления созревания [21, 22, 23]. К такому же, как оказалось впоследствии ошибочному, выводу пришел и автор настоящей работы, исследуя процессы созревания яичи севанской форели гегаркуни [13]. Во всех этих случаях вводящим в заблуждение обстоятельством оказался тот факт, что авторам не удавалось обнаружить вблизи веретена метафазы, присутствующего в зрелом неоплодотворенном яйце форели, никаких следов прошедшего первого деления созревания — редукционного тела, либо редукционной щели. С другой стороны, данные работ, посвященных исследованию мейоза и оплодотворения у представителей дальневосточных лососевых [17, 25], свидетельствуют о том, что у них, также как и у большинства других рыб, овуляция приходится на метафазу второго деления созревания. Естественно было предположить, что в случае с форелью была допущена ошибка, и попытаться получить доказательства этого. Таким, правда, косвенным доказательством явились данные о процессах оплодотворения у севанской форели гегаркуни. Исследуя яйцеклетки форели через различные промежутки времени после их осеменения, мы обнаружили в них выделение только одного, т. е. второго редукционного тела, после чего происходило собственно оплодотворение — слияние пронуклеусов, и начинались деления дроблений. Послужившие основанием для этих заключений данные таковы: через 20 мин. после осеменения (инкубация при температуре 6—8°C) в яйце форели обнаруживается фигура ранней анафазы (рис. 14а), а через 1 час это уже поздняя анафаза (рис. 14б). Затем наблюдается начало образования редукционного тела. Мейотическая фигура удлиняется, и апикальный конец ее вместе с окружающей плазмой выпячивается над поверхностью плазматического диска (рис. 14в — 1 час 20 мин. после осеменения). Через 1 час 45 мин. происходит отшнуровывание редукционного тела (рис. 14г), после чего начинается формирование женского пронуклеуса. Этапы этого процесса мы видим на рис. 14д (2 ч. 30 мин. после осеменения) и рис. 14е (3 ч. 30 мин. после осеменения). Через 5 часов после осеменения в глубине зародышевого диска обнаруживаются женский и мужской пронуклеусы, соприкасающиеся друг с другом (рис. 14ж), а еще через 1 час они уже находятся в процессе слияния (рис. 14з). Через 7 часов после осеменения можно видеть один из начальных этапов формирования веретена метафазы первого деления дробления (рис. 14и), а спустя еще 1 час фигура веретена уже в достаточной степени сформирована (рис. 14к). Через 10 часов после осеменения зародышевый диск яйца форели оказывается разделенным на два бластомера.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что в оплодотворенном яйце форели завершается второе деление созревания и что таким об-

вом овуляции у нее осуществляется в период метафазы второго деления созревания. Отсюда можно сделать вывод, что и фигура веретена, которую мы обнаруживаем в овоците севанской форели, еще заключенном в стазь яичника, но уже содержащем полностью слитый желток, также относится ко второму делению созревания. Своим местоположением и величиной это веретено не отличается от того, которое находится в овулировавшем яйце. Ранее эту мейотическую фигуру мы также ошибочно относили к первому делению созревания [13].

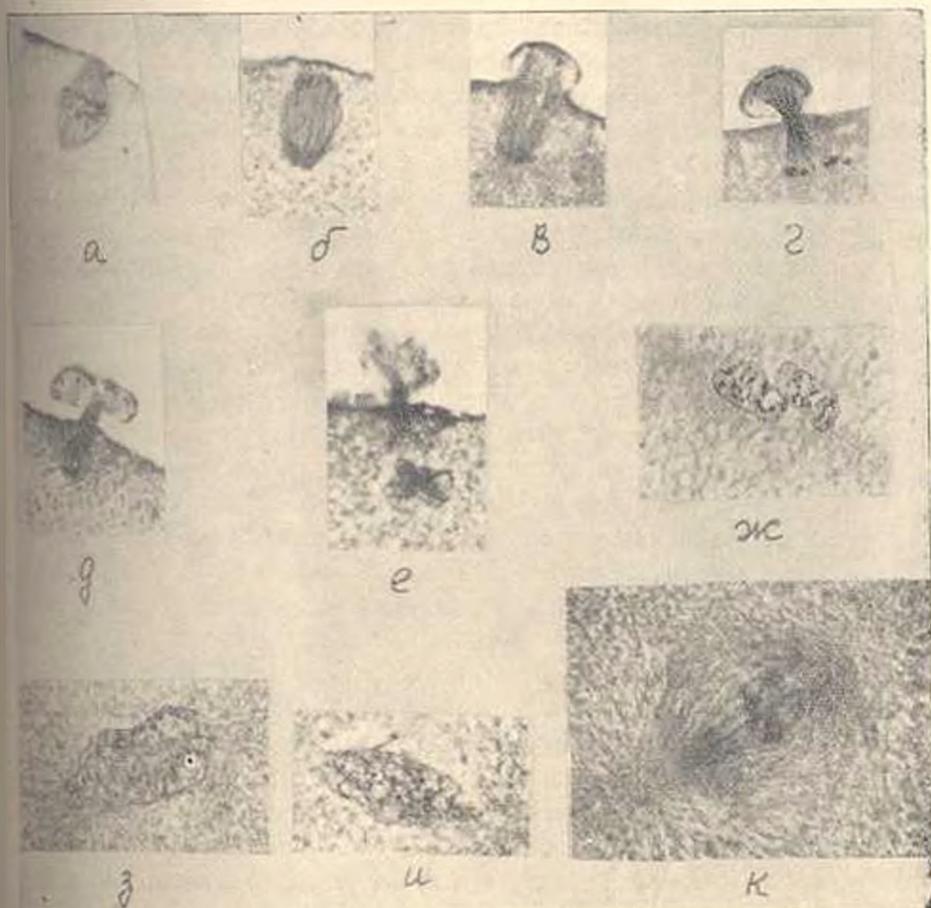


Рис. 14. Завершение II деления созревания, оплодотворение и начало I деления дробления в осемененных яйцах севанской форели гегаркуни. Микрофотография, ок. 7, об. 90.

Что касается вообще деления овогенеза у севанской форели на фазы, то здесь необходимо отметить, что показателем начала новой фазы для нас служило начало того или иного качественно нового процесса, проходящего в яйцеклетке — синтез нового вещества, начало биоплярной дифференцировки овоцита и т. д. На протяжении каждой из описываемых фаз развития в строении яйцеклетки происходят, разумеется, опре-

деленные изменения, но это изменения в основном количественного порядка — увеличивается масса синтезируемых клеткой веществ, ядро оказывается в относительно большей близости к анимальному полюсу и т. д. Как будет показано в дальнейшем, темп роста овоцита форели увеличивается со вступлением его в каждую новую фазу развития.

Следует отметить, что в процессе трофоплазматического роста яйцеклеток у сима *Oncorhynchus masu* [29], а также кеты *Oncorhynchus keta* и нерки *Oncorhynchus nerka* [24] были выделены этапы в принципе сходные с таковыми у севанской форели. Авторы различают следующие стадии развития яйцеклеток: стадию желточных пузырьков (кортикальных вакуолей), стадию жировых капель, первичную, вторичную и третичную желтковые стадии — по степени наполненности овоцита желтком (у севанской форели все они объединены в фазу желткообразования при центральном положении ядра), стадию миграции ядра, стадию, предшествующую зрелости — *pre-maturation stage* (у форели она соответствует фазе предовуляционных преобразований структуры овоцита, закончившего рост) и стадию окончательной зрелости *maturation stage* (у форели — фаза зрелого яйца).

На протяжении периода протоплазматического роста строение яйцеклеток севанской форели, как это было показано выше, определенным образом менялось. Эти изменения касались в основном местоположения ядра и состояния цитоплазмы. Кольцо темноокрашенных фрагментов цитоплазмы вокруг ядра, внешне похожее на то, которое присутствует в овоцитах севанской форели на определенных ступенях их развития, описывалось рядом авторов в овоцитах некоторых других видов рыб под названием циркумнуклеарного кольца. По данным Н. Л. Гербильского [3, 4], у зеркального карпа эта структура представляет собой жироподобную субстанцию и имеет сезонный характер. Присутствуя в овоцитах зимой и весной, она исчезает летом. Говорить что-либо о природе и значении подобного образования в яйцеклетках форели и проводить аналогии между ним и циркумнуклеарным кольцом овоцитов других рыб на основании имеющихся данных невозможно. Мы вправе только отметить, что у севанской форели эта структура появляется, видоизменяется и исчезает в связи с ростом и развитием яйцеклетки и отнюдь не имеет, как у карпа, сезонного характера, так как обнаруживается в овоцитах периода протоплазматического роста независимо от сезона года.

В шкале зрелости ичников рыб, принятой в настоящее время ихтиологами и рыбоведами [11, 12, 20 и др.] различные стадии зрелости ичников характеризуются следующим образом: первая — в ичничке присутствуют овогонии, овоциты периода синхитенного пути и овоциты, вступившие в период протоплазматического роста. Вторая — старшая генерация овоцитов находится на разных этапах протоплазматического роста. На протяжении третьей стадии происходит трофоплазматический рост овоцитов старшей генерации. Наконец, для четвертой стадии зрелости ичников характерно присутствие в них овоцитов, достигших дефинитивных размеров, а для пятой — зрелых, овулировавших яиц. У се-

зрелой форели, как это было показано выше, период трофоплазматического роста яйцеклеток распадается на четыре фазы, в соответствии с которыми в пределах третьей стадии зрелости ичников мы выделяем четыре подстадии.

Учитывая все изложенное, шкалу зрелости ичников севанской форели можно себе представить следующим образом:

I стадия—ичники в виде коротких, плоских, бледно-розовых тяжей, биденосные пластинки простым глазом не видны, различаются лишь по дулой. Ичники содержат овоциты периода сиантинного пути и в самом начале периода протоплазматического роста.

II стадия — ичники в виде более широких розовых ленточек. Яйцеклетки пластинки ясно различимы простым глазом, однако яйцеклетки видны плохо. Эти последние проходят период протоплазматического

III стадия: III-A—ичники серовато-розового цвета, яйцеклетки старшей генерации различаются простым глазом в виде мелких светлых точек. Они находятся в фазе вакуолизации цитоплазмы; III-B — ичники светло-серые или беловато-серые, овоциты имеют в диаметре 1—1,5 мм и находятся в фазе жиροобразования; III-B—ичники светло-желтого или желтого цвета, яйцеклетки диаметром в 1,5—2,5 мм находятся в фазе желткообразования при центральном положении ядра; III-Г — ичники большие, оранжевого цвета, яйцеклетки крупные, но еще не достигшие дефинитивных размеров — 2,5—4 мм в диаметре, находятся в фазе миграции ядра к анимальному полюсу.

IV стадия — ичники ярко-оранжевые, занимают большую часть полости тела рыбы, яйцеклетки старшей генерации достигли дефинитивных размеров — 4,5—5 мм в диаметре (фаза предовуляционных преобразований структуры овоцита, закончившего рост).

V стадия — зрелые яйца вышли из ичников в полость тела рыбы, паря течет из полового отверстия при надавливании на брюшко, или изгибании тела рыбы.

Самки севанской форели, обладающие гонадами в стадиях зрелости II, III-A, III-B, III-B и в начале III-Г имеют характерный облик жирюющей (яловой) форели — светлую окраску покровов, серебристый блеск чешуи, упругое, упитанное тело. В тот период, когда ичники форели приближаются к концу подстадии III-Г, у нее появляются первые признаки брачного наряда — труднее, чем у яловой, соскабливается чешуя, увеличивается половой сосочек, на поверхности тела появляется слизь. Со вступлением ичников в IV стадию зрелости у самок уже ярко выражен брачный наряд — характерная темно-оливковая окраска тела, изменение формы головы и т. д.

Следует отметить, что термином «яловая форель», принятым как в научной литературе о рыбах оз. Севан, так и у работников промысла, обозначается не бесплодные рыбы, а лишь далекое от зрелости состояние

ее половых продуктов и соответствующим этому физиологическое состояние ее организма.

Севанская гидробиологическая
станция

Поступило 18.XII 1964 г.

Ի. Տ. ՆԵՂՈՆՈՎՍԿԱՅԱ

ՍԵՎԱՆԻ ԻՇԽԱՆԻ ՕԿՈՒՆԵՆԶԸ ԵՎ ՉՎԱՐՔՆԵՐԻ ՀԱՍՈՒՆԱԲԵՏԱՆ
ՑՈՒՑՆԱԿԸ

Ա մ փ ո փ ո ս լ մ

Հյուսվածաբանական մեթոդով ուսումնասիրվել է Սևանի իշխանի (*Salmostichan*, Kessler) օվուկների:

Իշխանի սարրերը ղեղերի՝ պարզացման նույնանման աստիճանների վրա գտնվող ձվաբջիջների կառուցվածքի մեջ սարբերություն չի հայտնաբերվել: Առանձնացվել են ձվաբջիջի տրոֆոպլազմատիկ զարդացման հետևյալ փուլերը: Զիտոպլազմայի վաղուղացման, ճարպագոյացման, ղեղնուցադոյացման լերկորիկը ղեղ կենտրոնական վիճակումն է), կորիզի՝ ղեպի անիմալ բևեռ միգրացիայի, ձվաբջիջի կառուցվածքի նախաօվուլյացիոն վերափոխումների, աճի ավարտման և հասունացած ձվիկի (ձկնկիթի): Կազմված է իշխանի ձվաբանների հասունության ցուցնակը, որում երրորդ փուլը բաժանված է չորս ենթափուլերի: Ամուսնական զունավորման առաջին նշանները հանդես են գալիս այն էղերի մոտ, որոնք պարունակում են զարդացման հիմնարկի փուլի վերջին հասած ձվաբջիջներ: Իշխանի հասունացած և բեղմնավորված ձվաբջիջներում դիտված են՝ հասունանալու, երկրորդ կիսվելու, կանացի նախակորիզի ձևավորման, նախակորիզների միաձուլման և արհման առաջին կիսվելու: Այդ տրվյալների հիման վրա եզրակացվում է, որ իշխանի մոտ օվուլյացիան տեղի է ունենում հասունանալու երկրորդ կիսվելու մետաֆազի բնօրացում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Анищенко И. М. Лезиченски М. А. *Вопр. иктиол.*, вып. 17, 39—46, 1961.
2. Берг Л. С. *Избранные труды*, т. IV, 75—822, М.—Л., 1961.
3. Гербульский И. Л. *Бюлл. жеп. биол. и мед.*, т. III, вып. 2, 1937.
4. Гербульский И. Л. *Архив анат. и ист.*, т. 21, 2, 1939.
5. Иванова С. А. *Вопр. иктиол.*, вып. 6, 1956.
6. Ирдихмович А. П., Статова М. П., Кубрак П. Ф. *Тр. ин-та биол. Молд. фил. АН СССР*, 2, вып. 2, 1960.
7. Киселевич К. А. Инструкция для биологических наблюдений на наблюдательных пунктах Астраханской икhtiологической лаборатории, Астрахань, 1922.
8. Коирадт А. Г. *Тр. лабор. основ рыбоводства*, 2, 148—161, 1949.
9. Коирадт А. Г. *Изв. Молд. фил. АН СССР*, 2 (29), 1956.
10. Лапшикин И. И. *Тр. лабор. основ рыбоводства*, 2, 1949.
11. Мейен В. А. *Русский зоол. журн.*, VII, вып. 4, 75—113, 1927.
12. Мейен В. А. *Тр. ВНИРО*, II, часть II, 99—114, 1940.
13. Негоновская И. Т. *Цитология*, 2, 5, 1960.

- И Иголкинская И. Т. Известия ГосНИОРХ, LVII, 1964.
- К Перегов Г. М., Сакун О. Ф. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 311, вып. 18, 1962.
- К Рубин Н. А. Тр. Кар.-финск. отд. ВНИОРХ, 3, 1951.
- Г. Сакун О. Ф. Координац. совещ. по проб. Узловые вопр. цитологии (тезисы докл.), Л., 1959.
- Д. Сакун О. Ф. Арх. анат., гист. и эмбр., 1, 1960.
- И. Сакун О. Ф. Тезисы докл. на IV совещ. эмбриологов Л., 1963.
- Ж. Сакун О. Ф., Бункая И. А. Определение стадий зрелости и получение половых шклов рыб, 1964.
1. Bohren S. Anat. Hefte, 10, 227—265, 1898.
2. Blane H. Berichte der naturforsch. Gessellsch. zu Freiburg, 8, 163—191, 1894.
3. Böhm A. A. Stizber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol., 7, 63—73, 1891.
4. Ishida R., Takagi K., Arita S. Bull. Internat. N. Pacif. Fish. Commis., 8, 27—47, 1961.
5. Yamamoto K. J. fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, 11, 1, 1952.
6. Yamamoto K. Jap. Journ. Ichthyol., 4 (46), 1955.
7. Yamamoto K. Annot. Zool. Japon., 29, 2, 1956.
8. Yamamoto K. Embryologia, 3, 2, 1956.
9. Yamamoto K., Hisayuki K., Rikichi Y. Bull. Hokkaido Regional Fish. Res. Lab., 20 (цитировано по Ishida, Takagi, Arita, 1961), 1961.