

Промысловые виды и их биология

УДК 597.442.591.147.8

**Особенности становления структуры и объёма фонда
превителлогенных ооцитов у радужной форели**

О.В. Зеленников, Ю.К. Кузнецов, К.Е. Федоров

Санкт-Петербургский государственный университет (ФГБОУ ВО «СПбГУ»), г. Санкт-Петербург
E-mail: oleg _ zelennikov@rambler. ru

Исследовали структуру фонда ооцитов периода превителлогенеза у самок радужной форели в возрасте 10 и 20 мес. Установили, что процентное соотношение ооцитов разных размерных групп у одновозрастных самок существенно различается и не зависит от длины и массы рыб. Изменения процентного соотношения клеток разных размерных групп были обусловлены многократными циклами пополнения числа этих клеток за счёт перешедших к превителлогенезу ооцитов периода ранней профазы мейоза и следующей за этим структурной перестройки всего их фонда. Моменты перехода из фонда мейоцитов в фонд превителлогенных ооцитов, а также из отдельных размерных групп превителлогенных ооцитов в последующие размерные группы не определяются размерами рыб, а связаны с фазой доминирования ооцитов той или иной размерной группы. С этими многократными «волнами» в структуре фонда ооцитов связано общее увеличение их числа. В возрасте с 10 до 20 мес число ооцитов периода превителлогенеза у самок радужной форели увеличилось в 9 раз, в среднем с 25,8 до 239,5 тыс.

Ключевые слова: радужная форель *Oncorhynchus mykiss*, оогенез, превителлогенез, фонд ооцитов.

ВВЕДЕНИЕ

Важное место в становлении и функционировании репродуктивной системы рыб занимают процессы формирования, пополнения и расходования фонда ооцитов периода превителлогенеза, особенности закладки которого определяют многие параметры репродуктивного потенциала [Персов, 1975], такие как величина абсолютной плодовитости и порционность нереста [Иванков и др., 1996; Anwand, 1998; Дубинина, Золотов, 2015], возраст полового созревания [Иевлева, 1985; Подушка,

1999; Paull et al., 2008 и др.]. Вместе с тем исследовательские задачи авторов большинства работ позволяли им рассматривать рыб одного возраста или вида, контрольного или подопытного варианта, а также общего места отлова как единую группу, усредняя данные [Иванков и др., 1996; Demska-Zakes et al., 1998; Coward, Bromage, 1999; Uribe, Grier, 2011; Селюков и др., 2012; Маренков и др., 2013; Шуман, 2015]. Это делали и при исследовании оогенеза радужной форели в связи с анализом разных вопросов [Van den Hurk, Slof,

1981; Lebrun et al., 1982; Захарова, 1984; Zelennikov, 1997; Зеленников, 1999; 2003; Кузнецов и др., 1997; Чмилевский, 2000; Зеленников, Голод, 2019]. При этом весьма различное состояние фонда превителлогенных ооцитов, обнаруженное нами у одновозрастных особей, позволило предположить, что эти различия связаны с особенностями пополнения и структуризации фонда ооцитов периода превителлогенеза. Такое предположение обусловило актуальность и цель настоящей работы — на примере радужной форели изучить объём, структуру и динамику фонда ооцитов периода превителлогенеза. Следует особо отметить, что процессы становления последнего никогда не были темой специального исследования, а сама проблема остаётся наименее изученной в репродуктивной биологии рыб.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работу проводили на радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) в возрасте 10 и 20 мес., которая была выращена в Федеральном Селекционно-Генетическом Центре Рыбоводства «Ропша» (Ленинградская обл.) при обычном для этого предприятия сезонном понижении температуры с 15–16 °С в июле до 4–5 °С в декабре.

Яичники всех рыб фиксировали в жидкости Буэна, обрабатывали гистологически по стандартной методике [Микодина и др., 2009], а полученные серийные срезы окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну. Превителлогенные ооциты различных размерных групп подсчитывали на нескольких срезах обеих гонад, отстоящих друг от друга настолько, чтобы даже самые крупные ооциты не могли быть просчитаны повторно. Анализировали столько поперечных срезов, чтобы общее число подсчитанных клеток для каждого яичника было более 200. Количество ооцитов каждой группы в объёме среза гонад толщиной, равного диаметру самого крупного ооцита, рассчитывали по формуле, предложенной О.Ф. Сакун [Беляев и др., 2004]:

$$N_i = n_i \frac{D_{\max}}{D_i},$$

где: N_i — число ооцитов i -группы в объёме среза; n_i — число ооцитов той же группы, уч-

тённых на поверхности среза; D_i — средний диаметр этих ооцитов, а D_{\max} — диаметр ооцитов старшей генерации. На основании этих расчётных данных определяли процентное соотношение ооцитов различных размерных групп. Сравнивая разные методы подсчёта ооцитов [Федоров, Кузнецов, 2014], в том числе с применением конфокального микроскопа с использованием лазера [Шуман, 2015], мы пришли к выводу, что подсчёт на гистологических препаратах, позволит более точно определить число ооцитов в том случае, когда диаметр клеток не превышает 200 мкм, а их фонд надо разделить на несколько размерных групп.

Общее число ооцитов подсчитывали в навеске яичника массой 5–10 мг. Перед подсчётом, чтобы снизить прочность соединительнотканной теки овариальных фолликулов и стромальной ткани гонад, навески на 5–7 сут помещали в 0,1%-ный раствор пепсина в 0,2%-ном растворе соляной кислоты при температуре 37 °С. Измерив по 20 самых крупных ооцитов с помощью стереоскопического микроскопа на тотальном препарате и обычного микроскопа на гистологическом срезе той же гонады, вычисляли их средние диаметры. Затем подсчитывали все ооциты старшей размерной группы в навеске. Зная относительную численность ооцитов этой размерной группы, подсчитанную на срезах, определяли общее число превителлогенных ооцитов и число ооцитов разных размерных групп в навеске, после чего производили пересчёт на общий вес гонад, определив таким образом и объём всего резервного фонда, и число ооцитов в отдельных размерных группах. Достоверность различия средних величин оценивали по t -критерию Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В возрасте 10 мес. исследовали 25 самок длиной от 153 до 203 мм и массой от 38 до 97 г. В яичниках присутствовали превителлогенные ооциты диаметром от 20 до 200 мкм. (рисунок), которые в целях последующего анализа были разделены на пять размерных групп с одинаковым диапазоном диаметров клеток: I группа — 20–55 (в среднем 37,5 мкм), II — 56–91 (73,5 мкм), III — 92–127 (109,5 мкм), IV — 128–163 (145,5 мкм), V — 164–199 (181,5 мкм). Относительная

численность ооцитов одних и тех же размерных групп у разных рыб сильно варьировала.

Поскольку взятые для анализа самки различались по массе и длине, возникло предположение, что у более крупных рыб яичники могли быть более развитыми, о чем могло свидетельствовать увеличение доли клеток III, IV и V размерных групп. Для проверки этого предположения из общей выборки формально были отобраны две группы рыб: 12 самых мелких и 12 самых крупных особей, длина и масса которых в среднем достоверно ($p < 0,01$) различались. Как свидетельствуют полученные данные, число ооцитов разных размерных групп у мелких и крупных самок было практически одинаковым (таблица).

Детальный анализ относительной численности ооцитов периода превителлогенеза у всех

исследованных самок позволил выявить характерные особенности в структуре их фонда и на основании этих наблюдений представить картину клеточных перестроек в ходе превителлогенеза у радужной форели. Так, у 11 исследованных рыб в яичниках были наиболее многочисленными ооциты первой размерной группы (53,6%), тогда, как численность ооцитов каждой следующей группы последовательно, в 2–3 раза, уменьшалась (таблица). Показательно, что такую структуру фонда превителлогенных ооцитов отмечали как у мелких, так и у более крупных рыб. У вторых рыб была существенно выше ($p < 0,01$) доля ооцитов II размерной группы. Ясно, что её пополнение могло произойти только за счет ооцитов I группы, однако прирост численности ооцитов II группы составил в среднем 14,4%, а дефи-

Таблица. Соотношение числа превителлогенных ооцитов разных размерных групп у радужной форели

№	Длина рыб, мм	Масса рыб, г	Число рыб	Относительное число ооцитов различных размерных групп, %							
				I 20–55*	II 56–91	III 92–127	IV 128–163	V 164–199	VI 200–235	VII 236–325	VIII 326–415
Возраст 10 мес. Группы мелких и крупных особей											
Мелкие	172,0±2,3	55,4±2,0	12	44,5±3,7	27,9±2,2	19,2±2,9	7,5±1,9	0,9±0,6	–	–	–
Крупные	192,0±2,6	78,3±3,4	13	46,8±2,3	28,1±1,7	18,3±2,0	6,5±1,0	0,3±0,1	–	–	–
Возраст 10–12 мес. Варианты в структуре фонда ооцитов											
1	182,4±3,7	66,0±4,0	11	53,6±1,1	26,0±1,4	14,6±0,9	5,6±1,1	0,2±0,04	–	–	–
2	183,3±8,4	67,7±11,7	3	47,6±1,7	39,3±0,9**	8,6±0,9	4,2±1,2	0,4±0,1	–	–	–
3	177,3±5,7	62,0±5,9	6	37,8±3,5	29,0±0,9	27,5±2,8	5,6±0,8	0,2±0,1	–	–	–
4	185	67	1	16,1	56,8	26,6	0,4	0,1	–	–	–
5	188,7±7,6	74,7±11,2	3	38,1±1,7	25,9±1,6	22,9±0,3	12,6±0,8	0,5±0,3	–	–	–
6	178	81	1	26,2	16,7	28,0	22,0	7,1	–	–	–
Возраст 20 мес. Группы мелких и крупных особей											
Мелкие	286,3±4,2	448,3±42,9	6	30,1±4,2	15,4±2,4	15,8±1,4	15,9±2,2	12,0±1,8	6,2±0,8	4,3±1,3	0,3±0,1
Крупные	320,2±4,4	612,3±32,0	7	33,9±6,0	24,4±4,8	14,8±3,1	11,3±1,5	7,8±2,6	3,2±0,7	4,4±1,0	0,2±0,1
Возраст 20 мес. Варианты в структуре фонда ооцитов											
1	298,6±9,9	506,0±57,4	5	41,5±4,6	20,2±1,2	14,3±1,5	9,8±1,4	7,0±1,9	3,9±1,0	3,0±0,4	0,3±0,1
2	331,0±1,0	682,5±30,5	2	23,1±6,4	36,8±1,6	14,3±0,5	13,0±3,7	6,8±1,7	1,9±0,6	3,7±2,5	0,2±0,1
3	318	615	1	20,8	25,4	28,6	11,6	5,0	3,4	5,1	0,1
4	296,0±3,0	546,0±50,0	2	17,2±6,0	16,7±1,2	19,9±0,1	21,8±1,2	14,0±1,7	6,6±0,1	4,1±1,7	0,2±0,1
5	287,3±8,7	403,3±53,8	3	35,1±3,7	6,5±1,0	10,4±2,3	16,2±2,2	16,6±2,8	7,6±0,8	7,1±2,6	0,4±0,3

* Диаметр ооцитов каждой из размерных групп, мкм.

** -Полужирным шрифтом во всех случаях выделено достоверное увеличение по сравнению со значением для 1-й группы.

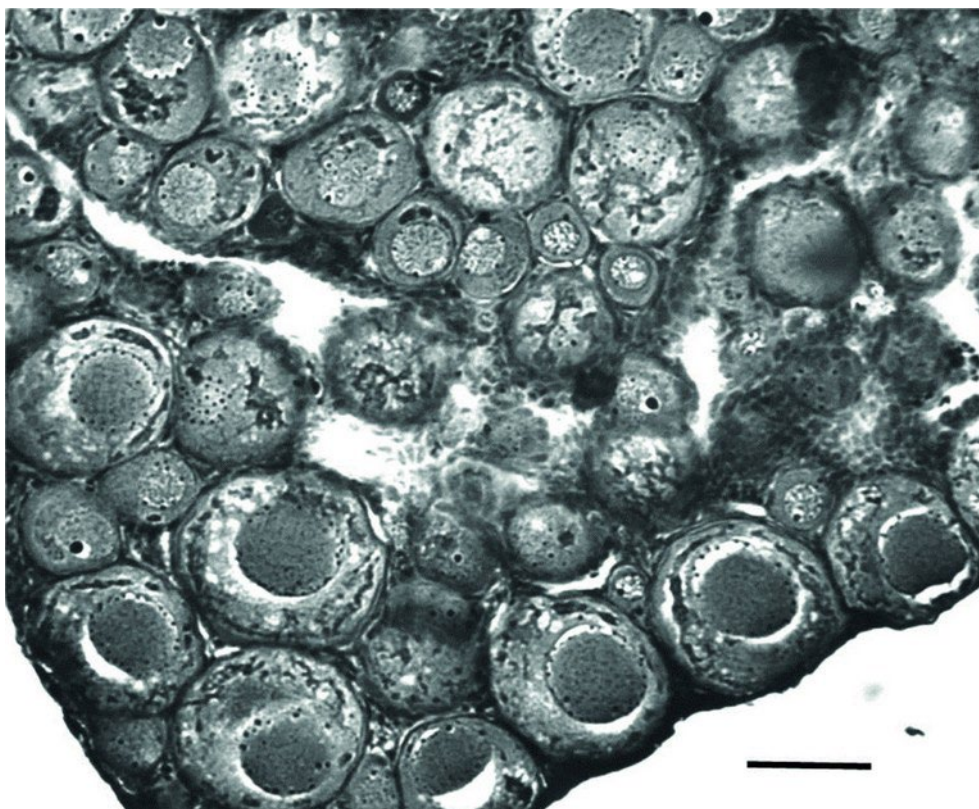


Рис. Общий вид ооцитов периода превителлогенеза разных размерных групп у самок форели в возрасте 12 мес (шкала = 0,1 мм)

цит в I группе — только 5,9%. Такое несоответствие можно объяснить только одним — одновременным пополнением состава первой группы в связи с вступлением части ооцитов ранней профазы мейоза в период превителлогенеза.

Третий вариант структуры фонда превителлогенных ооцитов отличался значительным ($p < 0,01$) увеличением доли клеток III размерной группы. Тенденция — перехода ооцитов из I во II размерную группу — особенно чётко проявилась в следующем, четвёртом, варианте, в котором доля клеток I группы опустилась до предельно низкого уровня (16,1%), тогда как доля ооцитов II группы была наиболее высокой (56,8%). При этом значительно выше была и доля ооцитов III размерной группы. В следующем, пятом, варианте относительная численность клеток самой младшей размерной группы оказывается увеличенной до 38,1%. Но при этом, по сравнению с первым вариантом, существенно выше оказывается доля ооцитов не только III ($p < 0,01$), но и IV группы

($p < 0,05$). В шестом варианте за счёт сокращения доли клеток двух первых групп реально выше, чем в первом варианте, оказалась относительная численность III, IV и V размерных групп. Очевидно, что в данном случае не было существенного пополнения контингентов ооцитов I и II групп из фонда мейоцитов, но был переход из этих групп в группы более крупных ооцитов.

Полученные данные позволили проследить весь цикл перехода превителлогенных ооцитов от I до V размерной группы, на протяжении которого отмечены признаки, по меньшей мере, двухразового пополнения фонда ооцитов периода превителлогенеза за счёт ооцитов периода ранней профазы мейоза. При достижении относительной численности ооцитов двух первых размерных групп до 55–57% следовал переход части клеток в следующую размерную группу. Такие вариации относительной доли ооцитов в каждой из групп свидетельствует о прерывистой неравномерности пополнения фонда ооцитов в период превителлогенеза.

В противном случае структура фонда ооцитов оставалась бы относительно стабильной, например, как в первом из рассмотренных вариантов.

Общая численность ооцитов у рыб в возрасте 10 мес, определённая у 20 самок, в среднем составила $25,71 \pm 3,01$ и варьировала от 4,53 до 76,72 тыс. Чтобы выяснить, как соотносятся эти величины с размерами рыб, все исследованные особи были поделены на две равные группы. В одну из них включили 10 самых мелких особей, длиной от 153 до 180 мм (в среднем $173,0 \pm 2,3$ мм.) и массой от 38 до 62 г. ($55,0 \pm 2,0$ г.), а в другую — 10 наиболее крупных самок длиной от 181 до 203 мм. ($190,0 \pm 2,7$ мм.) и массой от 65 до 97 г. ($75,5 \pm 3,7$ г.), Суммарная численность всех превителлогенных ооцитов у рыб первой группы варьировала в пределах от 4,53 до 78,72 тыс. ($27,85 \pm 7,38$ тыс.), а у самок второй группы — от 5,35 до 71,59 тыс. ($24,10 \pm 7,08$ тыс.). Мы видим, что в конце первого года жизни у форели нет выраженной связи между объёмом резервного фонда ооцитов и размерно-весовыми показателями самок.

В возрасте 20 мес исследовали 13 рыб длиной от 272 до 330 мм. и массой от 298 до 713 г. Помимо пяти размерных групп ооцитов, выделенных в гонадах ранее, у самок форели в этом возрасте были обнаружены более крупные клетки. Они составили дополнительно ещё три размерные группы: VI — диаметром 200–235 мкм. (в среднем 217,5), VII — 236–325 мкм. (280,5) и VIII — 326–415 мкм. (370,5). Часть клеток VII и все клетки VIII группы — были представлены ооцитами в состоянии вакуолизации цитоплазмы.

Выявляя зависимость структуры фонда ооцитов от размеров самок, мы разделили подопытных рыб на две группы мелких и крупных особей (соответственно до — и более 300 мм). В среднем длина и масса самок двух групп существенно ($p < 0,01$) различались. При этом число ооцитов разных размерных групп оказалось сходным (таблица).

Анализ фонда превителлогенных ооцитов также позволил выявить несколько вариантов его структуры. Так у пяти самок преобладали ооциты I размерной группы, а доля клеток каждой последующей группы была меньше, чем

предыдущей. У других рыб преобладали клетки II размерной группы (второй вариант) или III группы (третий вариант), III, IV и V групп (четвёртый вариант) и, наконец, IV, V, VI и VII групп (пятый вариант) (таблица). Таким образом, как и у рыб в возрасте 10 мес, у этих, более старших, рыб изменение фонда превителлогенных ооцитов так же представляло собой своего рода «волну». Очевидно, что у рыб с первого по пятый варианты доминирующей оказывалась группа ооцитов более крупного размера. При этом обращает на себя внимание следующий факт. Доля ооцитов I размерной группы была наибольшей у особей первого варианта. У рыб второго, третьего и четвёртого вариантов она последовательно снижалась. И, наконец, у рыб пятого варианта доля ооцитов I размерной группы вновь оказалась значительной. Но именно у этих рыб в сумме была самой большой доля ооцитов старших размерных групп (таблица). Таким образом, по мере того, как часть ооцитов переходила из одной размерной группы в другую, а доля ооцитов самого начала периода превителлогенеза снижалась, происходило её пополнение за счёт фонда ооцитов периода ранней профазы мейоза.

Общая численность ооцитов, определённая у пяти рыб, варьировала от 89,7 до 487,0 тыс. и в среднем составила 239,5 тыс. Таким образом объём фонда превителлогенных ооцитов у самок форели в возрасте 20 мес был в среднем в 9,5 раза больше, чем у самок в возрасте 10 мес.

ОБСУЖДЕНИЕ

Обсуждая полученные факты, отметим, что нам не известны литературные данные о волновой динамике формирования фонда ооцитов периода превителлогенеза у рыб. Объективной трудностью при исследовании этих ооцитов является его структурная неразделенность, хотя попытки систематизировать ооциты периода превителлогенеза делали неоднократно. Наиболее известной является периодизация, основанная на наличии и форме темно окрашенных элементов циркум-нуклеарного комплекса в цитоплазме ооцитов [Персов, 1975; Мурза, Христофоров, 1991; Кузнецов и др., 1997], которая для отдельных видов (групп), обитающих при пониженной температуре, например,

для тресковых, по-прежнему используется [Журавлева и др., 2005]. Однако, поскольку эти элементы являются свидетельством низкой синтетической активности ооцитов [Кондратьев, 1977], а их проявление в цитоплазме зависит от температуры воды, подразделение на ступени не нашло широкого применения в научной литературе. При этом в англоязычной литературе, где превителлогенные ооциты рассматриваются как единая группа [Upadhyay et al., 1978; Lebrun et al., 1982; Tam et al., 1986; Wallace, Selman, 1990; Campbell et al., 2004] их подразделение на ступени не употреблялось совсем. И поскольку превителлогенные ооциты, относящиеся, в том числе, и к одной ступени [Кузнецов и др., 1997], могут весьма существенно различаться по размерам, единственным надёжным критерием исследования динамики их фонда является подразделение этих клеток на размерные группы [Upadhyay et al., 1978] и подсчёт их числа [Lebrun et al., 1982; Зеленников, 1996; Zelennikov, 1997]. Применённый в данной работе подход с подсчётом числа клеток, во-первых, в объёме яичника, во-вторых, с формальным подразделением ооцитов по размерам и позволило выявить волновой характер формирования их фонда. При этом общее число ооцитов периода превителлогенеза у самок варьировало в широких пределах, например, в возрасте 10 мес в 17 раз. Можно полагать, что инициация новых мейотических циклов и вступление мейоцитов в превителлогенез у одних особей осуществляется более интенсивно, чем у других. Не исключено, что у рыб с более высокой интенсивностью пополнения резервного фонда ооцитов будет и более высокая абсолютная плодовитость.

В практическом плане понимание волновой динамики формирования фонда ооцитов поможет проведению исследований сравнительного плана. Например, в литературе накоплено много сведений о развитии яичников у рыб, подвергнутых какому-либо экспериментальному воздействию, где авторы вынуждены были использовать сравнительно небольшое число рыб, в 2–5 экз. [Чмилевский, 1982; 1985]. Исходя из полученных данных, мы считаем, что состояние гонад конкретных особей может различаться, но при этом отражать не уровень

развития половых желёз, а всего лишь определённую фазу в развитии фонда ооцитов. В связи с этим можно полагать, что только выборка определённого размера, например, у радужной форели не менее 10 экз., позволяет более достоверно решить вопрос о том у рыб какой группы гонады имеют более высокий уровень развития. При работе с другими рыбами объём выборки, вероятно, может быть другим. Однако можно полагать, что для всех полициклических рыб в той или иной степени может быть присущ волновой характер пополнения фонда ооцитов периода превителлогенеза.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По совокупности полученных данных и высказанных соображений мы можем заключить, что у самок радужной форели в возрасте 10 и 20 мес отмечены значительные различия процентного соотношения ооцитов периода превителлогенеза разного размера. У одновозрастных рыб эти различия не были связаны с длиной и массой самок, а также общей численностью превителлогенных ооцитов, а были обусловлены многократными циклами пополнения пула этих клеток за счёт перешедших к превителлогенезу ооцитов ранней профазы мейоза и следующей за этим структурной перестройки всего резервного фонда. Можно полагать, что моменты перехода из фонда мейоцитов в фонд превителлогенных ооцитов, а также из отдельных размерных групп превителлогенных ооцитов в последующие размерные группы не определяются размерами рыб, а связаны с фазой доминирования ооцитов той или иной размерной группы. Представляется очевидным, что именно с этими многократными «волнами» в структуре фонда ооцитов и связано общее -кратное увеличение их числа в возрасте от 10 до 20 мес.

ЛИТЕРАТУРА

- Беляев В.А., Федоров К.Е., Сакун О.Ф. 2004. Оогенез и особенности функции половых желез у рыб эпинеретического комплекса течения Куроисио. Спб.: Изд-во СПбГУ. 124 с.
- Дубинина, А. Ю., Золотов А.О. 2015. Атрезия ооцитов северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* (Pleuronectiformes, Pleuronectidae) тихоокеанских вод Камчатки // Известия ТИНРО. Т. 180. С. 99–106.
- Журавлева Н.Г., Пахомова Н.А., Ларина Т.М. 2005. Особенности оогенеза атлантической трески // Мат. межд. науч.-практ. конф. «Наука и образование — 2005». Мурманск 6–14 апр. 2005. С. 9–10.
- Захарова Н.И. 1984. Морфофункциональные закономерности раннего гаметогенеза радужной форели (*Salmo gairdneri* Rich.) при различном температурном режиме и рентгеновском облучении. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ. 20 с.
- Зеленников О.В. 1996. Ускорение и дифференциация оогенеза как формы адаптивной реакции репродуктивной системы рыб на кислотный стресс // ДАН РАН. Т. 346. № 4. С. 570–572.
- Зеленников О.В. 1999. Гаметогенез радужной форели *Onchorynchus mykiss*, выращенной в системе с оборотным водоснабжением от вылупления до полового созревания при оптимальной температуре // Вопросы ихтиологии. Т. 39. Вып.1. С. 89–97.
- Зеленников О.В. 2003. Влияние закисления воды на гаметогенез радужной форели *Parasalmo mykiss* // Вопросы ихтиологии. Т. 43. Вып. 3. С. 388–401.
- Зеленников О.В., Голод В.М. 2019. Гаметогенез радужной форели *Parasalmo mykiss*, выращенной от вылупления до полового созревания при температуре около 20 °С // Вопросы ихтиологии. Т. 59. № 1. С. 1–12.
- Иванков В.Н., Платошина Л.К., Иванкова З.Г. 1996. Определение величины резервного фонда половых клеток и доли желтковых ооцитов в яичниках полициклических видов рыб в период созревания // Биология моря. Т. 22. № 5. С. 315–317.
- Ивлева М.Я. 1985. Оценка темпа полового развития смолтов нерки *Onchorynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) р. Озерная (Камчатка) при прогнозировании возрастной структуры половозрелой части популяции // Вопросы ихтиологии. Т. 25. Вып. 3. С. 452–458.
- Кондратьев А.К. 1977. Функциональная морфология ооцитов периода превителлогенеза у сибирской стерляди (*Acipenser ruthenus marsiglii* Brandt) в разные периоды ее годового биологического цикла // Вопросы ихтиологии. Т. 17. Вып. 5. С. 912–921.
- Кузнецов Ю.К., Мосягина М.В., Насека А.М. 1997. О формировании фонда ооцитов у моно- и полициклических лососевых рыб // Вестн. СПбГУ. Вып. 3. С. 8–30.
- Микодина, Е. В., Седова, М. А., Чмилевский, Д.А. Микулин А.Е., Пьянова С.В., Полуэктова О.Г. 2009. Гистология для ихтиологов. Опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО. 112 с.
- Маренков О.Н., Федоненко Е.В., Габибов М.И., Абдуллаева Н.М. 2013. Развитие гонад леща (*Abramis brama* Linnaeus, 1758) в условиях Запорожского водохранилища // Изв. вузов Поволж. рег. Естеств. н. № 4. С. 25–35.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. 1991. Определение стадий зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 102 с.
- Персов Г.М. 1975. Дифференцировка пола у рыб. Л.: Изд-во ЛГУ. 148 с.
- Подушка С.Б. 1999. Размерный состав ооцитов в яичниках различных стадий зрелости у самок осетровых // Науч.-техн. бюл. лаб. ихтиол. ИНЭНКО. № 2. С. 50–63.
- Сельюков А.Г., Шуман Л.А., Некрасов И.С. 2012. Состояние гонад у лососевидных рыб в субарктических озёрах Ямала и Гыдана // Вестн. ТГУ. № 6. С. 31–40.
- Федоров К.Е., Кузнецов Ю.К. 2014. Сравнение методов количественной оценки структуры и объёма резервного фонда ооцитов у рыб // Вестн. СПбГУ. Вып. 2. С. 20–29.
- Чмилевский Д.А. 1982. Влияние рентгеновых лучей на оогенез тилапии (*Oreochromis mossambicus* Petrs). 2. Облучение личинок в возрасте 15 суток // Онтогенез. Т. 13. № 4. С. 441–445.
- Чмилевский Д.А. 1985. Влияние рентгеновских лучей на оогенез тилапии (*Tilapia mossambica* Peters). 3. Облучение личинок в возрасте 20 суток // Онтогенез. Т. 16. № 4. С. 416–420.
- Чмилевский Д.А. 2000. Оогенез рыб в норме и при экстремальных воздействиях. Дис. ... докт. биол. наук. Л.: СПбГУ. 284 с.
- Шуман Л.А. 2015. Гистопатологические изменения и репродуктивный потенциал у рыб в водоёмах Обь-Иртышского бассейна с различной антропогенной нагрузкой. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 20 с.
- Anwand K. 1998. Comparisons of annual gonad cycle and fecundity between nominate and deepwater forms of vendace (*Coregonus albula* L.) in Lake Stechlin (State of Brandenburg, Germany) // J. Appl. Ichthyol. V.14. № 1–2. P. 97–100.
- Coward K., Bromage N.R. 1999. Influence of conspecific contact upon blood sex steroid levels and the dynamics

- of ovarian development in female red-bellied tilapia, *Tilapia zillii* // J. Appl. Aquac. V.9. № 1. P. 23–34.
- Demska-Zakes K., Martyniak A., Mamacarz A., et al.* 1998. The reserve of oocytes of peled (*C. Peled*) and whitefish (*C. Lavaretus*) hybrids from two masurian lakes // Int. Conf. Anim. Genet., Ceske Budejovice, Sept. 8–10. Zivoc. vyroba. V. 43. № 9. P. 440.
- Lebrun C., Billard R., Jalabert B.* 1982. Changes in the number of germ cells in the gonads of the rainbow trout (*Salmo gairdneri*) during the first 10 post-hatching weeks // Repr. Nutr. Devel. V. 22. № 2. P. 405–412.
- Paull G.C., Lange A, Henshaw A.C., Tyler C.R.* 2008. Ontogeny of sexual development in the roach (*Rutilus rutilus*) and its interrelationships with growth and age // J. Morf. V. 269. № 7. P. 884–895.
- Tam W.H., Ray R.J. J., Makaran R.* 1986. Ovarian cycle and plasma concentration of estrogen and vitellogenin in brook trout (*Salvelinus fontinalis*, Mitchill) // Can. J. Zool. V. 64. P. 744–751.
- Upadhyay S.N., Breton B., Billard R.* 1978. Ultrastructural studies on experimentally induced vitellogenesis in juvenile rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.) // Ann. Biol. Anim Bioch. Biophys. V. 18. № 4. P. 1019–1025.
- Uribe M.C., Grier H.J.* 2011. Oogenesis of microlecithal oocytes in the viviparous teleost Heterandria Formosa // J. Morph. V. 272. № 2. P. 241–257.
- Van den Hurk R., Slof G.A.* 1981. A morphological and experimental study of gonadaql sex differentiation in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* // Cell Tissue Res. V. 218. P. 487–497.
- Wallace R.A., Selman K.* 1990. Ultrastructural Aspects of Oogenesis and Oocyte Growth in Fish and Amphibians // J. Electron. Microscopy Technique. V.16. P. 175–201.
- Zelennikov O.V.* 1997. The effect of acidification on the oogenesis of rainbow trout during sex differentiation // J. Fish Biology. V. 50. P. 18–21.

Поступила в редакцию 04.12.2018 г.
Принята после рецензии 16.02.2019 г.

Trudy VNIRO

2019. Vol. 175

Commercial species and their biology

Peculiarities of previtellogenic oocytes pool structure and volume establishing in rainbow trout

O.V. Zelennikov, Yu.K. Kuznetsov, K.E. Fedorov

St-Petersburg State University (FSBEI HE «PSbSU»), St-Petersburg

The structure of the previtellogenic oocyte pool was studied in rainbow trout at the age of 10 and 20 months. It was shown that percentage of oocytes of different size groups in the females of the same age differs significantly and does not depend on length and mass of the fishes. The meiotic oocytes entered previtellogenesis in multiple cycles that was followed by the structural change of the whole their pool. The moments of transition from the fund of meiotic oocytes to the fund of previtellogenic oocytes, as well as from individual size groups of previtellogenic oocytes into subsequent size groups are not determined by the size of the fish, but are related to the dominance phase of the oocytes of one or another size group. With these multiple “waves” in the structure of the oocyte stock, a general increase in their number is associated. As a result the percentage of oocytes in different size groups changed. At the age of 10–20 months the number of previtellogenic oocytes in rainbow trout females increased 9 times, at average from 25,8 to 239,5 thousand.

Keywords: rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*, oogenesis, previtellogenesis, oocyte pool.

REFERENCES

- Belyaev V.A., Fedorov K.E., Sakun O.F. 2004. Oogenez i osobennosti funktsii polovykh zhelez u ryb ehpinereticheskogo kompleksa techeniya Kuroshio [Oogenesis and features of the function of the gonads in fish of the Kuroshio epineretic complex of the current]. Spb.: Izd-vo SPbGU. 124 s.
- Dubinina, A. Yu., Zolotov A.O. 2015. Atreziya ootsitov severnoj dvukhlinejnoj kambaly *Lepidopsetta polyxystra* (Pleuronectiformes, Pleuronectidae) tikhookeanskikh vod Kamchatki [Atresia of the oocytes of the northern two-line flounder *Lepidopsetta polyxystra* (Pleuronectiformes, Pleuronectidae) of the Pacific waters of Kamchatka] // Izvestiya TINRO. T. 180. S. 99–106.
- Zhuravleva N.G., Pakhomova N.A., Larina T.M. 2005. Osobennosti oogeneza atlanticheskoy treski [Features of Atlantic cod oogenesis] // Mat. mezhd. nauch-prakt. konf. «Nauka i obrazovanie — 2005». Murmansk 6–14 apr. 2005. S. 9–10.
- Zakharova N.I. 1984. Morfofunktsional'nye zakonomernosti rannego gametogeneza raduzh-noj foreli (*Salmo gairdneri* Rich.) pri razlichnom temperaturnom rezhime i rentgenov-skomb obluchenii [Morphological and functional patterns of early gametogenesis of rainbow trout (*Salmo gairdneri* Rich.) Under different temperature conditions and X-ray irradiation]. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. L.: LGU. 20 s.
- Zelennikov O.V. Uskorenie i differenciatsiya oogeneza kak formy adaptivnoj reakcii reproduktivnoj sistemy ryb na kislotnyj stress [Acceleration and differentiation of oogenesis as a form of the adaptive response of fish's reproductive system to acid stress] // DAN RAN. 1996. T. 346. № 4. S. 570–572.
- Zelennikov O.V. 1999. Gametogenez raduzhnoj foreli *Onchorynchus mykiss*, vyrashchennoj v si-steme s oborotnym vodosnabzheniem ot vylupleniya do polovogo sozrevaniya pri opti-mal'noj temperature [Gametogenesis of the rainbow trout *Onchorynchus mykiss* grown in a system with circulating water from hatching to maturity at the optimum temperature] // Voprosy ikhtiologii. T. 39. Vyp.1. S. 89–97.
- Zelennikov O.V. 2003. Vliyanie zakisleniya vody na gametogenez raduzhnoj foreli *Parasalmo mykiss* [Effect of water acidification on gametogenesis of rainbow trout *Parasalmo mykiss*] // Voprosy ikhtiologii. T. 43. Vyp. 3. S. 388–401.
- Zelennikov O.V., Golod V.M. 2019. Gametogenez raduzhnoj foreli *Parasalmo mykiss*, vyra-shchennoj ot vylupleniya do polovogo sozrevaniya pri temperature okolo 20 °C [Gametogenesis of rainbow trout *Parasalmo mykiss*, grown from hatching to sex maturity at about 20 °C] // Voprosy ikhtiologii. T. 59. № 1. S. 1–12.
- Ivankov V.N., Platoshina L.K., Ivankova Z.G. 1996. Opredelenie velichiny rezervnogo fonda polovykh kletok i doli zheltkovykh ootsitov v yaichnikakh politsiklichnykh vidov ryb v period sozrevaniya [Determination of the germ cells reserve and the proportion of vitellogenesis oocytes in the ovaries of polycyclic fish species during the period of maturation] // Biologiya morya. T. 22. № 5. S. 315–317.
- Ievleva M. Ya. 1985. Otsenka tempa polovogo razvitiya smoltov nerki *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) r. Ozernej (Kamchatka) pri prognozirovanii vozrastnoj struk-tury polovozreloy chasti populyatsii [Assessment of the sexual development rate smolts sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) р. Ozernaya (Kamchatka) in predicting the age structure of the mature part of the population] // Voprosy ikhtiologii. T. 25. Vyp. 3. S. 452–458.
- Kondrat'ev A. K. 1977. Funktsional'naya morfologiya ootsitov perioda previtellogeneza u sibirskoj sterlyadi (*Acipenser ruthenus marsiglii* Brandt) v raznye periody ee godovogo biologicheskogo tsikla [The functional morphology of the oocytes of the period of previtellogenesis in the Siberian sterlet (*Acipenser ruthenus marsiglii* Brandt) in different periods of its annual biological cycle] // Voprosy ikhtiologii. T.17. Vyp.5. S. 912–921.
- Kuznetsov Yu. K., Mosyagina M.V., Naseka A.M. 1997. O formirovanii fonda ootsitov u mono- i politsiklichnykh lososevykh ryb [On the formation of oocyte fund in mono- and polycyclic salmon fishes] // Vestn. SPbGU. Vyp. 3. S. 8–30.
- Mikodina, E. V., Sedova, M. A., Chmilevskij, D.A. Mikulin A.E., P'yanova S. V., Poluehktova O. G 2009. Gistologiya dlya ikhtologov. Opyt i soveti. [Histology for ichthyologists. Experience and Advice] M.: Izd-vo VNIRO. 112 s.
- Marenkov O.N., Fedonenko E.V., Gabibov M.I., Abdullaeva N.M. 2013. Razvitie gonad leshcha (*Abramis brama* Linnaeus, 1758) v usloviyakh Zaporozhskogo vodokhranilishcha [Development of gonad bream (*Abramis brama* Linnaeus, 1758) in the conditions of the Zaporozhye reservoir] // Izv. vuzov povolzh. reg. Estestv. n. № 4. S. 25–35.
- Murza I.G., Khristoforov O.L. 1991. Opredelenie stadij zrelosti gonad i prognozirovanie vozrasta dostizheniya polovoj zrelosti u atlanticheskogo lososya i kumzhi. L. [Estimation of the gonad maturity stages and prediction of the age at sexual maturity in the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.)]: Izd-vo GosNIORKH. 102 s.
- Persov G.M. 1975. Differentsirovka pola u ryb. [Differentiation of sex in fish] L.: Izd-vo LGU. 148 s.

- Podushka S.B.* 1999. Razmernyj sostav ootsitov v yaichnikakh razlichnykh stadij zrelosti u samok osetrovykh [The size composition of oocytes in the ovaries of different stages of maturity in sturgeon females] // Nauch.-tekhn. byul. lab. ikhtiol. INEHNKO. № 2. S. 50–63.
- Selyukov A.G., Shuman L.A., Nekrasov I.S.* 2012. Sostoyanie gonad u lososevidnykh ryb v subarkticheskikh ozerakh Yamala i Gydana [The gonad state in salmon-shaped fish in the subarctic lakes of Yamal and Gydan] // Vestn. TGU. № 6. S. 31–40.
- Fedorov K.E., Kuznetsov Yu. K.* 2014. Svrnvenie metodov kolichestvennoj otsenki struktury i ob^oema rezervnogo fonda ootsitov u ryb [Comparison of methods for quantitative assessment of the structure and volume of the oocytes reserve fund in fish] // Vestn. SPbGU. Vyp. 2. S. 20–29.
- Chmilevskij D.A.* 1982. Vliyanie rentgenovykh luchey na oogenez tilyapii (*Oreochromis mossambicus* Peters). 2. Obluchenie lichinok v vozraste 15 sutok [The influence of X-rays on the oogenesis of tilapia (*Oreochromis mossambicus* Peters)]. 3. Irradiation of larvae at the age of 20 days] // Ontogenez. T.13. № 4. s.441–445.
- Chmilevskij D.A.* 1985. Vliyanie rentgenovskikh luchey na oogenez tilyapii *Tilapia mossambica* Peters. 3. Obluchenie lichinok v vozraste 20 sutok [The influence of X-rays on the oogenesis of tilapia *Tilapia mossambica* Peters]. 3. Irradiation of larvae at the age of 20 days] // Ontogenez. T.16. № 4. S. 416–420.
- Chmilevskij D.A.* 2000. Oogenez ryb v norme i pri ehkstremaal'nykh vozdeystviyakh. [Fish oogenesis in normal and extreme conditions] Dis. ... dokt. biol. nauk. L.: SPbGU, 284 s.
- Shuman L.A.* 2015. Gistopatologicheskie izmeneniya i reproduktivnyj potentsial u ryb v vodoemakh Ob'-Irtyskского bassejna s razlichnoj antropogennoj nagruzkoj. [Histopathological changes and reproductive potential in fish in the waters of the Ob-Irtys basin with different anthropogenic load] Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk. M.: Izd-vo VNIRO. 20 s.
- Anwand K.* 1998. Comparisons of annual gonad cycle and fecundity between nominate and deepwater forms of vendace (*Coregonus albula* L.) in Lake Stechlin (State of Brandenburg, Germany) // J. Appl. Ichthyol. V.14. № 1–2. P. 97–100.
- Coward K., Bromage N.R.* 1999. Influence of conspecific contact upon blood sex steroid levels and the dynamics of ovarian development in female red-bellied tilapia, *Tilapia zillii* // J. Appl. Aquac. V.9. № 1. P. 23–34.
- Demska-Zakes K., Martyniak A., Mamacarz A., et al.* 1998. The reserve of oocytes of peled (C. Peled) and whitefish (C. Lavaretus) hybrids from two masurian lakes // Int. Conf. Anim. Genet., Ceske Budejovice, Sept. 8–10. Zivoc. vyroba. V. 43. № 9. P. 440.
- Lebrun C., Billard R., Jalabert B.* 1982. Changes in the number of germ cells in the gonads of the rainbow trout (*Salmo gairdneri*) during the first 10 post-hatching weeks // Repr. Nutr. Devel. V. 22. № 2. P. 405–412.
- Paull G.C., Lange A, Henshaw A.C, Tyler C.R.* 2008. Ontogeny of sexual development in the roach (*Rutilus rutilus*) and its interrelationships with growth and age // J. Morf. V. 269. № 7. P. 884–895.
- Tam W.H., Ray R.J. J., Makaran R.* 1986. Ovarian cycle and plasm concentration of estrogen and vitellogenin in brook trout (*Salvelinus fontinalis*, Mitchill) // Can. J. Zool. V. 64. P. 744–751.
- Upadhyay S.N., Breton B., Billard R.* 1978. Ultrastructural studies on experimentally induced vitellogenesis in juvenile rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.) // Ann. Biol. Anim Bioch. Biophys., V. 18. № 4. P. 1019–1025.
- Uribe M.C., Grier H.J.* 2011. Oogenesis of microlecithal oocytes in the viviparous teleost Heterandria Formosa // J. Morp. V. 272. № 2. P. 241–257.
- Van den Hurk R., Slof G.A.* 1981. A morphological and experimental study of gonadaql sex differentiation in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* // Cell Tissue Res. V. 218. P. 487–497.
- Wallace R.A., Selman K.* 1990. Ultrastructural Aspects of Oogenesis and Oocyte Growth in Fish and Amphibians // J. Electron. Microscopy Technique. V.16. P. 175–201.
- Zelennykov O.V.* 1997. The effect of acidification on the oogenesis of rainbow trout during sex differentiation // J. Fish Biology. V. 50. P. 18–21.

TABLE CAPTIONS

Table. The ratio of the previtellogenic oocytes number of different size groups in rainbow trout

FIGURE CAPTIONS

Fig. General view of the previtellogenic oocytes dimensional groups of female trout at the age of 12 months. Scale bar 0.1 mm.