

УДК 597.553.2.591.147.8

ГАМЕТОГЕНЕЗ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ *PARASALMO MYKISS*, ВЫРАЩЕННОЙ ОТ ВЫЛУПЛЕНИЯ ДО ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ ПРИ ТЕМПЕРАТУРЕ ОКОЛО 20°C

© 2019 г. О. В. Зеленников^{1, *}, В. М. Голод²

¹Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

²Федеральный селекционно-генетический центр рыбоводства “Ропша” – ФСГЦР, пос. Ропша,
Ленинградская область, Россия

*E-mail: Oleg_Zelennikov@rambler.ru

Поступила в редакцию 13.10.2017 г.

После доработки 26.02.2018 г.

Принята в печать 01.03.2018 г.

Исследовано развитие гонад в течение первого репродуктивного цикла у самок и самцов радужной форели *Parasalmo mykiss*, выращенных при температуре около 20°C. Установлено, что выращивание при этой температуре ведёт к увеличению в яичниках доли жировой и стромальной ткани, уменьшению числа ооцитов периода превителлогенеза и в дальнейшем к задержке полового созревания большинства самок; в возрасте около 2 лет половой зрелости могли достичь 36.6% особей. При этом у всех самок незадолго до полового созревания наблюдается тотальная резорбция близких к дефинитивному состоянию ооцитов старшей генерации. У самцов период, в течение которого у разных особей в гонадах начинается волна активного сперматогенеза, существенно растянут. На этапе, непосредственно предшествующем половому созреванию, у всех самцов происходит тотальная резорбция зрелых спермиев.

Ключевые слова: радужная форель *Parasalmo mykiss*, оогенез, сперматогенез, резорбция ооцитов, половое созревание.

DOI: 10.1134/S0042875219010193

Радужная форель *Parasalmo mykiss* – один из наиболее продуктивных и широко распространённых объектов аквакультуры; её все больше начинают воспроизводить за пределами естественного ареала лососёвых рыб. В этой связи актуальными становятся работы по изучению способности форели выживать при сравнительно высокой температуре (Davies et al., 1995; Dockray et al., 1996), а также возможности увеличения пределов толерантности к этому фактору в ходе селекции (Molony, 2001; Ineno et al., 2005). Одно из направлений этих работ – изучение функции воспроизводства, реализация которой может быть особенно затруднена под воздействием неблагоприятных факторов, и, в частности, оценка состояния гонад как интегрального показателя функционирования репродуктивной системы. До настоящего времени при исследовании влияния повышенной температуры на гаметогенез форели анализировали состояние половых желёз на каком-то отдельном этапе онтогенеза (Алешин, 1987; Pornsoping et al., 2007; Павлов и др., 2013).

Цель нашей работы – изучить развитие половых желёз у самок и самцов радужной форели при

повышенной температуре в период от вылупления до полового созревания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работу проводили на потомстве ропшинской радужной форели, адаптированной к местным условиям (среднегодовая температура воды 11°C, преднерестовое содержание производителей – около 6°C). Проведению работ предшествовала серия предварительных экспериментов, в ходе которых была определена верхняя предельно допустимая граница температуры при инкубации икры. При температуре воды выше 14°C все эмбрионы погибали уже в первые дни инкубации. Максимальное значение, при котором выживаемость эмбрионов на стадии дробления соответствовала нормативу, составило 12°C. После завершения стадии дробления температуру воды постепенно повышали до 18°C. При этом режиме выживаемость эмбрионов была такой же, как и при постоянной температуре 12°C, а продолжительность развития зародышей от осеменения до

их массового вылупления была на 20% меньше, составив 23 сут.

После вылупления и в течение полного репродуктивного цикла рыб содержали при температуре воды около 20°C (19.8–20.5°C). До возраста 17 мес. рыб выращивали на базе ФСГЦР в бассейнах с проточной водой, которую предварительно подогревали, а затем до возраста 22 мес. — в лаборатории экспериментальной ихтиологии СПбГУ в бассейнах с оборотным водоснабжением. Рыб кормили кормом Биомар (Дания) с частотой и нормой, предложенной производителем с учётом массы рыб и плотности их посадки.

Яичники и семенники для гистоморфологического анализа фиксировали в жидкости Буэна и затем обрабатывали по стандартной методике (Микодина и др., 2009). До возраста 11 мес. у всех особей обрабатывали обе гонады целиком. Затем, не выявив заметных различий между гонадами по внешним признакам и на гистологическом уровне, обрабатывали по фрагменту одной из гонад. Так же фрагмент гонад обрабатывали у самцов после начала у них мейотических преобразований. Для каждой особи делали не менее 100 серийных поперечных срезов двух или одной гонады. Готовые препараты окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну. Всего исследованы гистологически гонады 108 самок и 102 самцов. Уровень развития гонад оценивался по их массе, величине коэффициента зрелости (отношение массы гонад к общей массе тела, %), составу половых клеток, состоянию половых клеток старшей генерации, а у самок — и по диаметру ооцитов. У каждой самки под микроскопом с использованием программы ImageJ измеряли по 30 наиболее крупных ооцитов, находя у всех выбранных для измерения клеток срединное сечение. Поскольку ооциты имеют овальную форму, за диаметр принимали полусумму длинной и короткой осей.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Развитие яичников. Исследование развития половых желёз начали в возрасте 2.5 мес. от вылупления, когда масса самок варьировала от 0.6 до 1.1 г. Фонд половых клеток у всех 12 исследованных особей был представлен гониями и ооцитами периода ранней профазы мейоза (мейоцитами). Лишь у наиболее крупной из исследованных рыб отдельные ооциты вступили в период превителлогенеза (рис. 1а), а их диаметр достигал 30–35 мкм.

В возрасте 3 мес. масса исследованных самок варьировала от 0.8 до 2.3 г. В яичниках уже всех особей, помимо гониев и мейоцитов, присутствовали ооциты периода превителлогенеза, диаметр которых достигал 70 мкм. Вместе с тем по микроанатомической структуре половых желёз и состо-

янию фонда половых клеток яичники у разных рыб существенно различались. Так, у двух из восьми исследованных самок на 108 и 138 серийных срезах обеих гонад обнаружены соответственно только один и четыре ооцита периода превителлогенеза. В яичниках у этих особей на месте жировых отложений отмечены столь значительные многочисленные пустоты, что на некоторых поперечных срезах половых желёз полностью отсутствовали половые клетки (рис. 1б). Ещё у четырёх самок ооциты периода превителлогенеза отмечены практически на всех срезах, но их число было относительно невелико — не более одной–трёх клеток на срез. Наконец, в яичниках ещё двух самок на каждом поперечном срезе было по 10–15 превителлогенных ооцитов. Однако и у таких рыб площадь, занимаемая половыми клетками на срезах, была относительно невелика, а бо́льшая часть яичников была занята клетками стромы гонад и отложениями жира (рис. 1в).

В возрасте 3.5 мес. старшую генерацию половых клеток у всех 11 исследованных самок составляли превителлогенные ооциты, диаметр которых в гонадах каждой особи существенно варьировал (рис. 1г) — от 25–30 до 100–110 мкм. Очевидно, что развитие репродуктивного фонда в яичниках было связано как с ростом ооцитов, так и с постепенным вступлением в превителлогенез новых генераций мейоцитов.

К возрасту 6 мес. яичники увеличились настолько, что их было возможно отпрепарировать от комплекса внутренних органов и взвесить; их масса в среднем составила 0.014 г. Диаметр ооцитов старшей генерации увеличился до 149.5 мкм (табл. 1), а его величина тесно коррелировала с длиной ($y = 0.113x - 5.7, r = 0.94$) и массой ($y = 0.538x - 62.25, r = 0.71$) самок. В возрасте 7 мес. масса гонад и диаметр ооцитов возросли в среднем до 0.035 г и 171.7 мкм.

В возрасте 8 мес. яичники по микроанатомической структуре и составу половых клеток у разных особей вновь существенно различались. Так, у двух самок превителлогенные ооциты занимали практически всю площадь поперечного среза гонад (рис. 2а). У трёх других они были расположены менее плотно, и в пространстве между ними в массе присутствовали многочисленные гонии и мейоциты (рис. 2б). Ещё у четырёх особей площадь, занимаемая превителлогенными ооцитами на поперечных срезах, была невелика (рис. 2в). И, наконец, у трёх особей такие ооциты присутствовали как исключение. Например, у одной из самок на 80 серийных срезах обоих яичников были обнаружены только два ооцита периода превителлогенеза (рис. 2г). Отметим также, что практически для всех наиболее крупных ооцитов была характерна деформация и потеря ими обычной эллипсоидной формы.

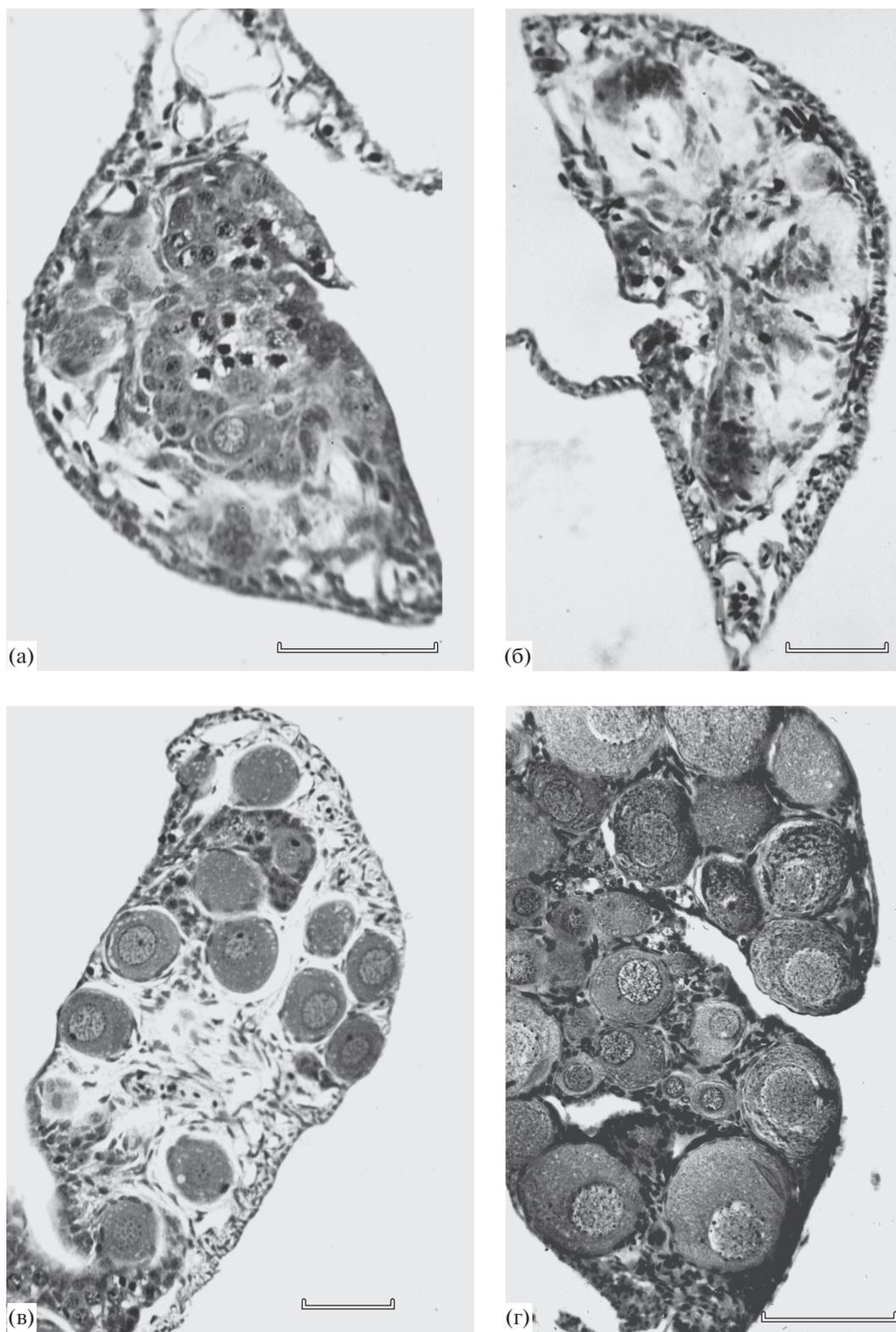


Рис. 1. Состояние яичников у самок форели *Parasalmo mykiss* в разном возрасте: а – 2.5 мес., ооциты начала периода превителлогенеза; б, в – 3 мес., значительный объём стромальной ткани в гонадах; г – 3.5 мес., начало структуризации фонда ооцитов периода превителлогенеза. Масштаб: 0.1 мм.

Таблица 1. Состояние яичников радужной форели *Parasalmo mykiss*, развивающейся при 20°C в течение первого репродуктивного цикла

Возраст, мес.	Число рыб, экз.	Длина (FL), см	Масса, г		Коэффициент зрелости, %	Диаметр ооцитов, мкм
			тела	гонад		
6	9	11.2 ± 0.7	18.2 ± 4.3	0.014 ± 0.003	0.082 ± 0.015	149.5 ± 5.7
		9.2–15.1	6.1–43.9	0.007–0.038	0.018–0.163	127–184
7	7	15.2 ± 0.4	57.4 ± 4.5	0.035 ± 0.004	0.062 ± 0.006	171.7 ± 8.1
		14.4–17.0	46.5–80.9	0.025–0.049	0.038–0.084	142–196
8	12	16.8 ± 0.8	136.8 ± 19.5	0.061 ± 0.010	0.044 ± 0.005	181.0 ± 8.3
		13.2–21.8	59.6–294.0	0.019–0.146	0.011–0.068	172–215
9.5	9	20.9 ± 1.0	138.9 ± 21.5	0.155 ± 0.021	0.122 ± 0.018	222.5 ± 9.1
		15.9–25.0	62.2–255.5	0.099–0.245	0.055–0.207	175–256
11	11	23.4 ± 0.7	404.2 ± 33.3	0.206 ± 0.040	0.048 ± 0.007	246.4 ± 10.3
		17.6–25.6	166.3–540.0	0.057–0.434	0.020–0.092	195–321
12	7	27.1 ± 0.3	307.1 ± 15.1	0.317 ± 0.022	0.103 ± 0.007	249.5 ± 13.5
		25.6–30.1	244.4–454.7	0.221–0.466	0.074–0.132	194–298
14	5	30.1 ± 1.7	436.1 ± 88.5	0.526 ± 0.180	0.113 ± 0.022	267.0 ± 10.7
		26.2–36.5	298–781	0.238–1.2	0.082–0.181	230–293
17	2	25.0–30.4	227–425	0.610–0.700	0.164–0.268	484–552
		35.5 ± 1.1	785.2 ± 74.5	1.02 ± 0.20	0.124 ± 0.011	347.8 ± 19.6
17	6	31.5–39.0	535–930	0.4–1.4	0.074–0.150	279–415
		36.8 ± 1.9	646.7 ± 177.0	18.8 ± 9.4	2.58 ± 0.63	1777 ± 173.2
22	3	33.0–39.0	450–1000	7.1–37.4	1.58–3.74	1400–2000
		42.6 ± 2.2	1284.7 ± 213.8	1.74 ± 0.36	0.133 ± 0.014	292.3 ± 26.4
22	3	38.5–46.0	889–1623	1.02–2.10	0.11–0.16	240–325
		41.0	865	3.4	0.39	–
		42.5	1389	17.7	1.27	–
		42.5	1120	114.0	10.18	3800

Примечание. Здесь и в табл. 2: над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя.

В возрасте 9.5 и 11 мес. старшую генерацию половых клеток в яичниках у всех 20 исследованных самок по-прежнему составляли ооциты периода превителлогенеза, диаметр которых увеличился в среднем соответственно до 222.5 и 246.4 мкм (табл. 1). В возрасте 11 мес. у некоторых самок в наиболее крупных ооцитах присутствовали желточные ядра, что свидетельствовало о скором завершении периода превителлогенеза и вступлении в период вителлогенеза.

В возрасте 12 мес. в ооцитах самой крупной (454.7 г) из семи самок появились кортикальные вакуоли, что свидетельствовало о переходе гонад отдельных особей на III стадию зрелости.

В возрасте 14 мес. у пяти самок старшая генерация половых клеток, как и ранее, была представлена ооцитами периода превителлогенеза, диаметр которых в среднем составлял 267.0 мкм

(табл. 1). У двух других самок в цитоплазме ооцитов старшей генерации присутствовали кортикальные и жировые вакуоли (рис. 3а). Средний диаметр таких ооцитов (518 мкм) был в два раза больше, чем у самок первой группы. Таким образом, к возрасту 14 мес. произошло разделение опытной группы на особей с разным темпом оогенеза. При этом вакуолизация начиналась в ооцитах не самых крупных рыб. Одна из таких самок была наименьшей из всех рыб в данном возрасте.

В возрасте 17 мес. дифференциация самок по состоянию гонад, отмеченная у рыб в возрасте 14 мес., стала ещё более выраженной. Так, у шести особей старшая генерация половых клеток по-прежнему была представлена ооцитами периода превителлогенеза; масса их яичников и величина коэффициента зрелости в среднем составили 0.96 г и 0.12% (табл. 1). У трёх других самок средние зна-

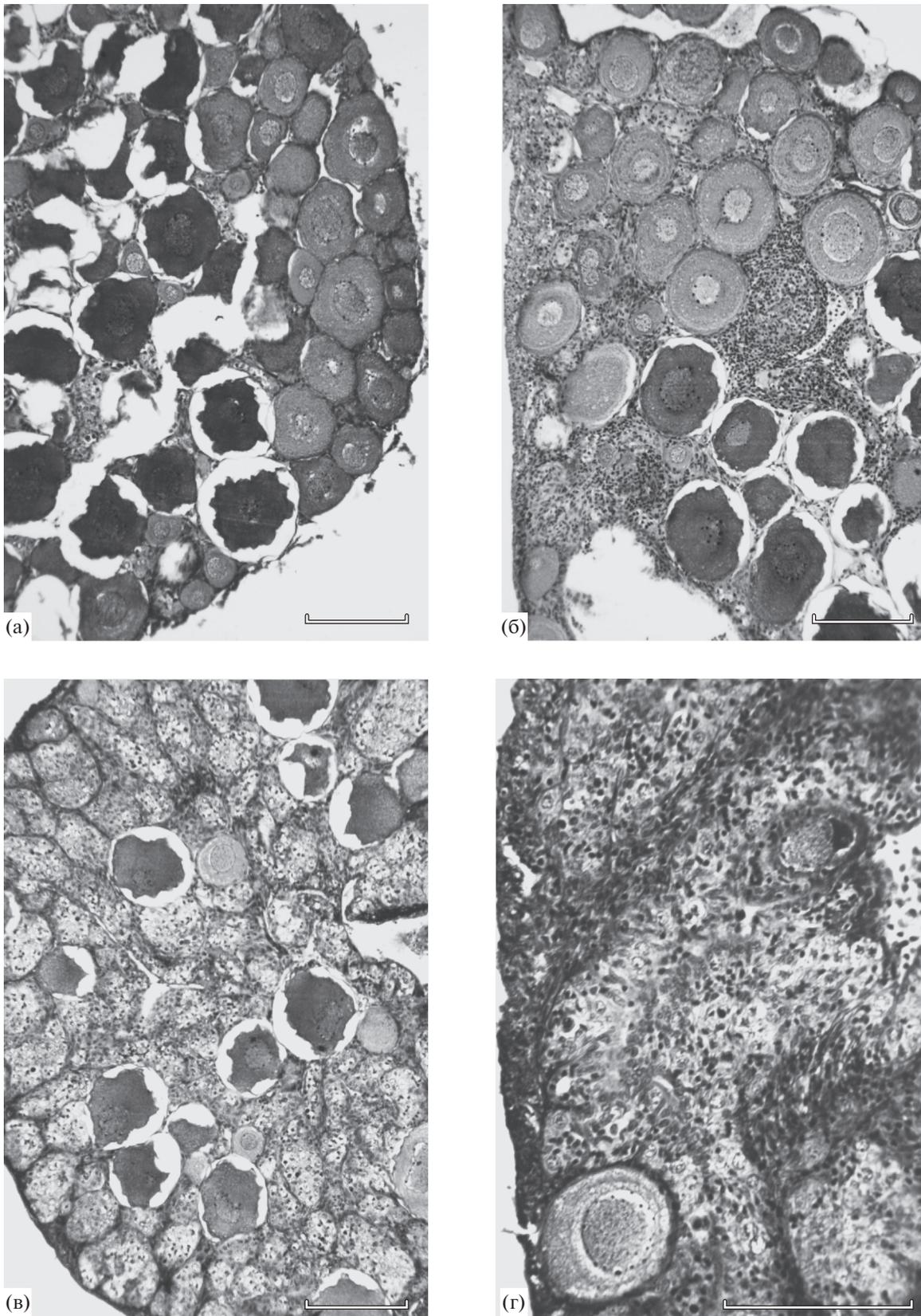


Рис. 2. Степень варьирования числа ооцитов периода превителлогенеза в гонадах у самок форели *Parasalmo mykiss* в возрасте 8 мес. (пояснения см. в тексте). Масштаб: 0.2 мм.

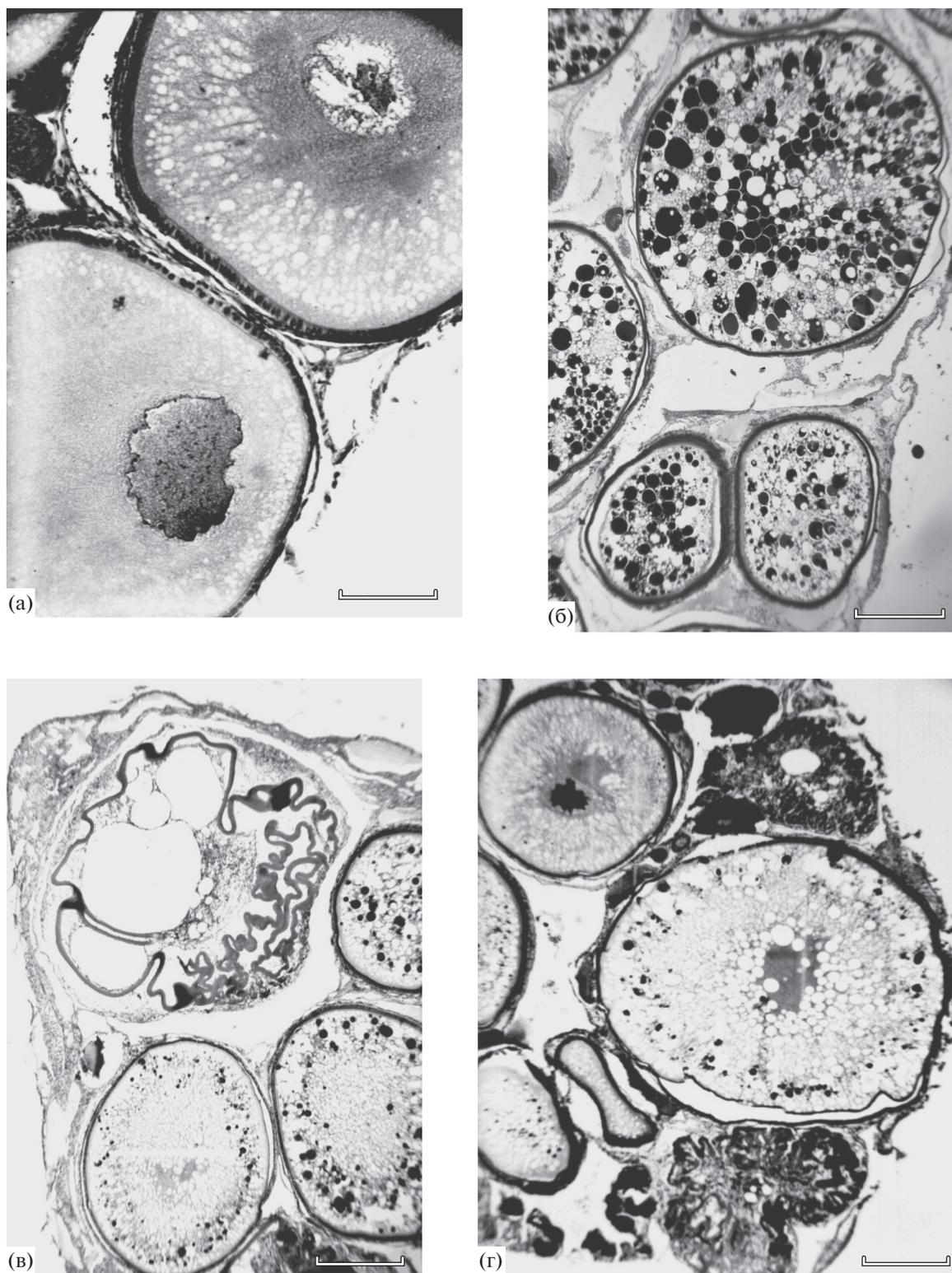


Рис. 3. Ооциты старшей генерации в яичниках самок форели *Parasalmo mykiss* в возрасте 14 (а) и 17 (б) мес. и их резорбция в яичниках самок в возрасте 22.5 мес. (в, г). Масштаб: а – 0.1, б–г – 0.5 мкм.

чения массы гонад (18.8 г) и коэффициента зрелости (2.58%) были почти в 20 раз больше, чем у рыб первой группы. Половые клетки старшей генерации были представлены ооцитами периода вителлогенеза, диаметр которых в среднем у разных рыб варьировал от 1.4 до 2.0 мм. В цитоплазме этих ооцитов помимо жировых вакуолей отмечены интенсивно окрашенные гематоксилином желтковые глобулы (рис. 3б), диаметр которых достигал 180–200 мкм.

В возрасте 22 мес. по состоянию гонад мы также выявили две группы самок. У половины рыб масса гонад в среднем составила 1.74 г, а наиболее крупные половые клетки по-прежнему были представлены ооцитами периода превителлогенеза. У других самок состояние яичников существенно различалось. Так, у одной особи с гонадами массой 114 г старшая генерация половых клеток была представлена ооцитами периода вителлогенеза диаметром в среднем 3.8 мм. Однако в ходе гистологического анализа было установлено, что все ооциты находились в состоянии начала резорбции; мы отметили многочисленные нарушения целостности оболочек, а также излияние содержимого ооцитов в межклеточное пространство. Ещё у двух рыб на гистологических препаратах наблюдали тотальную резорбцию ооцитов старшей генерации (рис. 3в, 3г). Таким образом, всех опытных самок в этом возрасте по состоянию гонад также можно было разделить на две группы — с ооцитами периода превителлогенеза или с ооцитами периода вителлогенеза на разных этапах резорбции.

Развитие семенников. В возрасте 2.5 мес. семенники у всех восьми исследованных особей находились на I стадии зрелости. Они имели на срезе характерную для лососёвых рыб треугольную форму с крупным кровеносным сосудом, расположенным в районе мезорхия. Фонд половых клеток в семенниках был представлен гониями.

В возрасте 3, 3.5, 6 и 7 мес. исследовали гонады 26 самцов, у которых по-прежнему присутствовали только гонии (рис. 4а), число которых увеличивалось в ходе митотических делений. В течение этого периода в семенниках происходило формирование семенных канальцев, что свидетельствовало о переходе половых желёз на II стадию зрелости.

В возрасте 8 мес. было изучено состояние семенников у 10 существенно различающихся по массе рыб (табл. 2). У девяти особей в гонадах массой 11–35 мг по-прежнему присутствовали только гонии, тогда как у наиболее крупного самца в семенниках массой 982 мг помимо гониев отмечены половые клетки всех периодов сперматогенеза, за исключением зрелых спермиев (рис. 4б). Можно заключить, что у части рыб этого возраста уже осуществлялась волна активного сперматогенеза.

У рыб в возрасте 9.5, 11 и 12 мес. в общей сложности были изучены гонады 35 самцов. По состоянию семенников среди рыб каждого возраста можно было выделить две группы (табл. 2). У одних особей в гонадах по-прежнему присутствовали только гонии, у других — половые клетки разных периодов сперматогенеза (от гониев до зрелых спермиев). При этом с возрастом площадь на срезах, занимаемая клетками более старших фаз, увеличивалась. Отдельные самцы, судя по площади, занимаемой на срезах массами зрелых спермиев, находились в состоянии близком к половому созреванию (рис. 4в, 4г).

В возрасте 14, 17 и 19 мес. были проанализированы гонады 17 особей (табл. 2). В отличие от предыдущего периода состояние семенников у этих самцов было сходным. Так, у 16 из них на поперечных срезах гонад присутствовали скопления зрелых сперматозоидов, хотя площади, занимаемые ими на срезах у разных особей, существенно варьировали. Вместе с тем во всех семенниках можно было видеть участки, где интенсивно осуществлялся процесс резорбции зрелых половых клеток. У одного самца в возрасте 14 мес. в гонадах присутствовали только гонии. Однако крупные размеры семенников, а также обильная васкуляризация стромы позволяли предположить, что у данной особи в гонадах ранее уже осуществлялись мейотические преобразования.

В возрасте 22 мес. состояние гонад у опытных самцов вновь качественно различалось. Так, у двух особей в семенниках (массой 0.2 и 0.5 г) присутствовали только гонии. В ходе микроскопического анализа можно было отметить обширные жировые отложения. В противоположность этому у четырёх других самцов масса гонад была значительно больше (26.5–50.5 г), семенники находились на III стадии зрелости, но лишь у одной особи в семенных канальцах присутствовали незначительные скопления зрелых спермиев.

ОБСУЖДЕНИЕ

Радужная форель не только популярный объект товарного выращивания, но и наиболее востребованный среди рыб модельный биологический объект (Игнатъева, 1975), поэтому её гаметогенез хорошо изучен (Титарев, 1975; Van den Hurk et al., 1980; Van den Hurk, Slof, 1981; Lebrun et al., 1982; Мгеладзе, Титарев, 1984; Nakari et al., 1987). Изучен и гаметогенез форели ропшинской породной группы, причём как в условиях рыбоводного хозяйства “Ропша” (Бабушкин, 1976; Леманова, 1976; Зимакова, Кузнецов, 1983; Кузнецов, Зимакова, 1983; Терентьева, 2005), так и в лабораторных условиях при воздействии разных факторов (Захарова, 1984; Алешин, 1987; Чмилевский, 2000). Мы, в свою очередь, изучали гаметогенез форели преимущественно в раннем онтогенезе

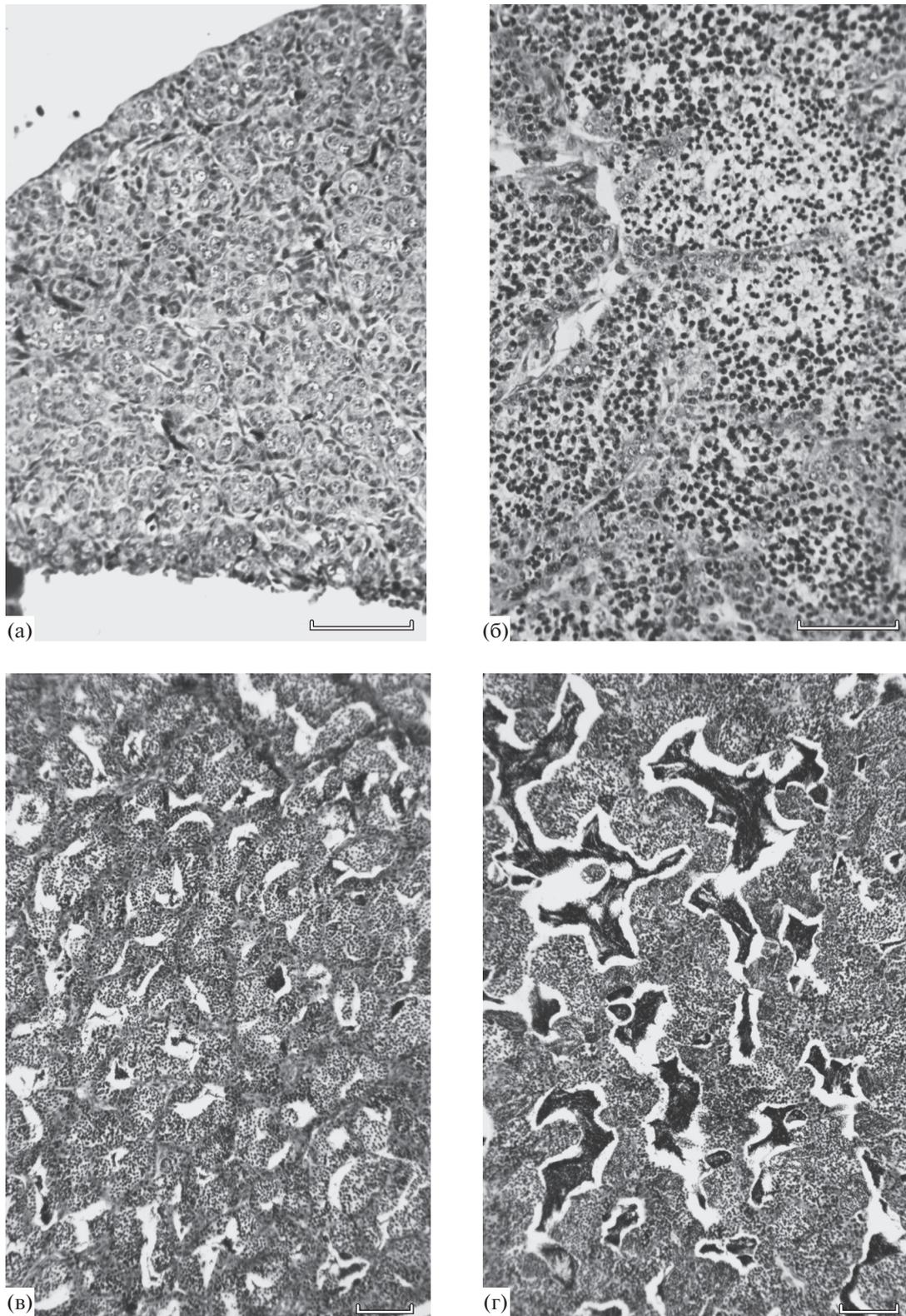


Рис. 4. Состояние семенников у самцов форели *Parasalmo mykiss* в разном возрасте: а – 8 мес., фонд половых клеток представлен гониями; б – 9.5 мес., половые клетки всех периодов сперматогенеза, за исключением зрелых спермиев; в, г – 12 мес., варьирование площади срезов гонад у разных рыб, занимаемой зрелыми спермиями. Масштаб: 0.2 мм.

Таблица 2. Состояние семенников радужной форели *Parasalmo mykiss*, развивающейся при 20°C в течение первого репродуктивного цикла

Возраст, мес	Число рыб, экз	Длина (FL), см	Масса, г		Коэффициент зрелости, %
			тела	гонад	
6	9	11.0 ± 0.8	16.8 ± 4.0	0.006 ± 0.002	0.029 ± 0.003
		7.1–14.4	2.8–39.0	0.005–0.015	0.017–0.041
7	5	14.9 ± 0.9	59.6 ± 8.9	0.021 ± 0.004	0.034 ± 0.005
		12.2–17.4	39.4–86.0	0.010–0.028	0.025–0.050
8	9	14.7 ± 0.8	115.0 ± 15.6	0.021 ± 0.003	0.019 ± 0.001
		13.0–19.9	55.9–192.4	0.011–0.035	0.013–0.025
9.5	4	20.0	219.6	0.98	0.45
		21.9 ± 0.6	146.5 ± 16.4	0.068 ± 0.004	0.048 ± 0.006
		20.3–22.9	100.0–171.9	0.060–0.076	0.035–0.065
11	5	18.1–22.4	78.2–139.8	0.59–1.32	0.420–0.682
		20.6 ± 1.7	329.2 ± 79.4	0.051 ± 0.010	0.016 ± 0.001
11	4	15.9–26.5	164.5–632.5	0.032–0.090	0.012–0.019
		27.1 ± 0.6	636.3 ± 30.1	4.111 ± 0.805	0.641 ± 0.123
12	10	26.2–29.0	571.5–716.8	1.947–5.800	0.57–0.92
		25.0 ± 0.8	252.1 ± 28.1	0.161 ± 0.036	0.063 ± 0.013
12	10	21.6–28.8	152.9–384.0	0.045–0.394	0.027–0.145
		27.6 ± 0.4	334.2 ± 22.0	7.5 ± 1.4	2.31 ± 0.45
14	1	25.8–29.8	270.5–446.0	3.0–17.3	0.67–5.47
		30.7	466.5	6.2	1.33
14	4	32.2 ± 1.0	505.0 ± 46.3	8.0 ± 0.9	1.59 ± 0.11
		30.5–34.0	404.9–615.2	6.1–10.3	1.51–1.90
17	7	39.4 ± 0.9	905.9 ± 79.1	9.8 ± 3.3	1.14 ± 0.37
		36.0–42.5	505–1165	3.4–27.9	0.37–2.62
19	5	39.8 ± 2.3	1124.0 ± 156.3	25.9 ± 5.4	2.25 ± 0.25
		32.5–45.0	660–1540	11.0–44.6	1.65–2.90
22	2	41.0–45.5	961–1890	0.2–0.5	0.020–0.026
		43.6 ± 1.0	1262.7 ± 157.0	35.7 ± 5.2	2.84 ± 0.22
22	4	42.0–46.7	864–1580	26.5–50.5	2.22–3.20

(Зеленников, 1996; Zelennikov, 1997), но также и в течение полного репродуктивного цикла (Зеленников, 1999, 2003а). Все накопленные в литературе данные позволяют составить представление о естественном ходе гаметогенеза у радужной форели и заключить, что повышенная температура воды замедляет его темп и нарушает ход развития половых желёз как у самок, так и у самцов.

В яичниках у молоди форели мы выявили значительные жировые отложения. Впрочем, следует отметить, что корм Биомар, которым кормили рыб, предназначен для использования при более низкой температуре. Не исключено, что значительный объём жировых отложений в гонадах

только косвенно связан с повышенной температурой и обусловлен потреблением корма, не соответствующего данным условиям. Наблюдаемое у форели разрастание стромальной ткани, при котором большая часть гонады занята клетками стромы и жировыми отложениями, является абсолютно нехарактерным для лососёвых рыб. В норме из фонда ооцитов периода превителлогенеза формируется старшая генерация половых клеток, которые занимают практически весь объём гонад как у полициклических (Мурза, Христовых, 1991), так и у моноциклических лососёвых рыб (Персов, 1975; Зеленников, 2003б). Именно рост этих клеток в дальнейшем определяет увели-

чение объёма и массы половых желёз. У форели, содержащейся при температуре 19.8–20.5°C, вследствие замедления темпа оогенеза завершение репродуктивного цикла в течение 2 лет отмечено лишь у 36.6% самок, тогда как при 15–17°C доля таких рыб достигает 97.3% (Зеленников, 1999).

Полученные данные согласуются с литературными сведениями. Так, замедление темпа оогенеза при повышенной температуре уже отмечали ранее как у молоди радужной форели в краткосрочных опытах (Алешин, 1987), так и у других видов рыб (Lukšienė et al., 2000; Pawson et al., 2000). Показано, что содержание молоди форели при 21°C ускоряет цитологическую дифференцировку пола, но вызывает уменьшение числа митозов гониев и замедление роста ооцитов периода превителлогенеза (Алешин, 1987).

Отдельного внимания заслуживают работы о выращивании форели в странах с тропическим климатом, в которых авторы указывают на многочисленные нарушения развития гонад: асинхронность роста половых клеток, их резорбцию, уменьшение доли самок, достигающих полового созревания, и другие (Pankhurst et al., 1996; Pornsoping et al., 2007; Павлов и др., 2013). Однако сравнить данные выращивания форели в этих и наших условиях оказалось затруднительно. Во-первых, объектами аквакультуры в странах с тропическим климатом часто являются более приспособленные для этих условий триплоидные рыбы (Yamamoto, Iida, 1994), гаметогенез которых и в оптимальных условиях идёт с заметными отклонениями (Carrasco et al., 1998; Krisfalusi et al., 2000; Nan et al., 2010). Именно в большей степени с триплоидией, а не с воздействием внешних факторов, авторы связывают анатомические и цитологические нарушения половых желёз (Павлов и др., 2013). Во-вторых, в условиях тропического климата особи оказываются за пределами толерантности сразу по нескольким важным параметрам (Павлов, 2011) и можно полагать, что именно воздействием комплекса факторов объясняются нарушения развития гонад. Так, в группе контрольных диплоидных рыб было выявлено 10% гермафродитных и 35% стерильных особей (Павлов и др., 2016), тогда как при более высокой температуре среди 210 особей мы не выявили ни одной гермафродитной или стерильной особи. Ранее, оказывая на молодь форели сублетальное кислотное воздействие, приводящее к гибели значительного числа рыб, мы также не выявили гермафродитных или стерильных рыб (Зеленников, 1997, 2003а).

В семенниках форели волну активного сперматогенеза мы наблюдали уже в возрасте 8 мес.; затем доля рыб, в гонадах которых присутствовали клетки в состоянии мейоза, увеличивалась, как увеличивалась и доля ткани семенников, за-

нятая более зрелыми половыми клетками. Вместе с тем за весь период исследования не выявили ни одной особи с гонадами V стадии зрелости. Не исключено, что причиной этого могло быть отсутствие близких к половому созреванию самок. При температуре 15–17°C с возраста 12 мес. у всех самцов форели гонады находились на III или IV стадии зрелости (Зеленников, 1999). При повышенной температуре в настоящей работе в возрасте 12 мес. у 10 из 20 исследованных рыб гонады ещё находились на II стадии зрелости.

В завершении рассмотрим вопрос, очевидно, не связанный с воздействием повышенной температуры. Начиная с возраста 8 мес. мы отмечали массовую деформацию ооцитов периода превителлогенеза. В литературе аналогичную картину часто связывают с резорбцией ооцитов этого периода развития (Акимова и др., 1995; Емельянова и др., 2000). Вероятно, в каждом случае причины подобных деформаций могут быть свои (Подушка, 2000). Мы же не склонны рассматривать такую форму ооцитов как указание на начало их резорбции и связывать факт их появления с негативным воздействием повышенной температуры. Во-первых, с подобной картиной мы сталкивались, исследуя ход развития гонад у форели в течение полного репродуктивного цикла и при более низкой температуре (Зеленников, 1999). Во-вторых, в ходе периодических фиксаций при исследовании одной и той же партии форели мы, безусловно, обнаружили бы особей не только на начальных, но и на завершающих этапах резорбции ооцитов, тем более при такой массовой атрезии. В-третьих, деформация была характерна не для всех превителлогенных ооцитов, а только для клеток определённого размера. И, наконец, в четвёртых, исследуя рыб одной партии в течение полного репродуктивного цикла, мы, несомненно, выявили бы уменьшение числа ооцитов у особей в возрасте после 8 мес. Можно предположить, что массовая деформация превителлогенных ооцитов определённого размера у самок форели объясняется несоответствием осмотичности цитоплазмы этих клеток использованному фиксатору.

По совокупности полученных данных и высказанных соображений мы можем сделать следующее заключение. В условиях выращивания при повышенной температуре у самок форели в раннем возрасте замедляется темп формирования и структуризации фонда ооцитов периода превителлогенеза. В гонадах наблюдается чрезмерное отложение жира и увеличение доли стромальной ткани. При переходе к вителлогенезу среди разновозрастных самок выделяются группы особей с разным темпом оогенеза. При этом доля рыб, достигающих полового созревания в возрасте около 2 лет, примерно в три раза меньше, чем в норме. В период, непосредственно предшествующий половому созреванию, у всех самок происходит то-

тальная резорбция ооцитов старшей генерации. У самцов период, в течение которого у разных особей в гонадах начинается волна активного сперматогенеза, чрезмерно растянут. Во время, непосредственно предшествующее половому созреванию, у всех особей происходит тотальная резорбция зрелых спермиев и вновь появляются самцы, у которых фонд половых клеток представлен только гониями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акимова Н.В., Панаиотиди А.И., Рубан Г.И. 1995. Нарушения в развитии и функционировании репродуктивной системы осетровых рыб (Acipenseridae) реки Енисей // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 2. С. 236–246.
- Алешин С.А. 1987. Ранний гаметогенез радужной форели при различных пищевых и температурных режимах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 20 с.
- Бабушкин Ю.П. 1976. Сперматогенез и половые циклы самцов радужной форели // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 117. С. 51–63.
- Емельянова Н.Г., Макеева А.П., Зеленков В.М. и др. 2000. Развитие половых желез у радужной форели *Parasalmo mykiss* в условиях мариккультуры Белого моря // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 3. С. 370–378.
- 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. Т. 346. № 4. С. 570–572.
- Зеленников О.В. 1997. Влияние закисления воды на становление и развитие воспроизводительной системы рыб в раннем онтогенезе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГосНИОРХ, 19 с.
- Зеленников О.В. 1999. Гаметогенез радужной форели *Onchorhynchus mykiss*, выращенной в системе с оборотным водоснабжением от вылупления до полового созревания при оптимальной температуре // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 1. С. 89–97.
- Зеленников О.В. 2003а. Влияние закисления воды на гаметогенез радужной форели *Parasalmo mykiss* // Там же. Т. 43. № 3. С. 388–401.
- Зеленников О.В. 2003б. Сравнительный анализ состояния яичников у молоди тихоокеанских лососей в связи с проблемой становления моноциклии // Там же. Т. 43. № 4. С. 490–498.
- Зимакова И.Ю., Кузнецов Ю.К. 1983. Состояние семенников у разноразмерных двухлеток радужной форели на протяжении сезона выращивания // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 203. С. 89–95.
- Игнатьева Г.И. 1975. Радужная форель *Salmo gairdneri* Richardson, 1936 // Объекты биологии развития / Под ред. Детлаф Т.А. М.: Наука. С. 278–308.
- Кузнецов Ю.К., Зимакова И.Ю. 1983. Состояние яичников у разноразмерных двухлеток радужной форели на протяжении сезона выращивания // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 203. С. 63–71.
- Леманова Н.А. 1976. Сравнительный анализ развития ооцитов периода трофоплазматического роста у радужной форели, принадлежащей к разным породным группам // Там же. Вып. 117. С. 19–30.
- Мгеладзе Э.Г., Титарев Е.Ф. 1984. Развитие воспроизводительной системы форели на втором году жизни в зависимости от условий содержания // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ. Вып. 43. С. 57–65.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др. 2009. Гистология для ихтиологов: опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО, 112 с.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. 1991. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 102 с.
- Павлов Е.Д. 2011. Состояние половых желёз лососёвых рыб в условиях интродукции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во ВНИРО, 24 с.
- Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Нгуен Вьет Туи, Нгуен Ти Хуан Ту. 2013. Состояние половых желёз годовиков триплоидной радужной форели в высокогорных условиях Южного Вьетнама при воздействии андрогенного гормона // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 6. С. 726–740.
- Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Пономарева В.Ю. и др. 2016. Влияние метилтестостерона на физиологическое состояние и реореакцию радужной форели *Parasalmo mykiss* (= *Oncorhynchus mykiss*) при неблагоприятных условиях содержания // Там же. Т. 56. № 6. С. 740–752.
- Персов Г.М. 1975. Дифференцировка пола у рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 148 с.
- Подушка С.Б. 2000. Критический обзор публикаций о нарушениях репродуктивной системы у осетровых // Науч.-тех. бюл. лаб. ихтиологии ИНЭНКО. № 3. С. 9–30.
- Терентьева Е.Г. 2005. Совершенствование ропшинских пород форели по возрасту полового созревания // Генетика, селекция и племенное дело в аквакультуре России / Под ред. Голода В.М. М.: Росинформагротех. С. 261–270.
- Титарев Е.Ф. 1975. Ускорение полового созревания радужной форели (*Salmo gairdneri* Rich.) под влиянием повышенной температуры воды // Вопр. ихтиологии. Т. 15. Вып. 3. С. 565–566.
- Чмилевский Д.А. 2000. Оогенез рыб в норме и при экстремальных воздействиях: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: СПбГУ, 44 с.
- Carrasco L.A.P., Doroshovo S., Penman D.J., Bromage N. 1998. Sexual differentiation and gametogenesis in triploid trout: the same story as in triploid chickens? // J. Exp. Zool. V. 281. № 5. P. 508.
- Davies B., Swanson P., Bromage N. 1995. The effects of photoperiod and temperature on serum GTHI and GTHII and the timing of maturation in the female rainbow trout // Proc. 5-th Internat. Symp. "Reproductive physiology of fish" / Eds. Goetz F., Thomas P. Austin: Univ. Texas Press. P. 185.
- Dockray J.J., Reid S.D., Wood C.M. 1996. Effects of elevated summer temperatures and reduced pH on metabolism and growth of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) on unlimited ration // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 53. P. 2752–2763.

- Han Y., Liu M., Lan Zang L. et al. 2010. Comparison of reproductive development in triploid and diploid female rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // J. Fish Biol. V. 76. № 7. P. 1742–1750.
- Ineno T., Tsuchida S., Kanda M., Watabe S. 2005. Thermal tolerance of a rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* strain selected by high-temperature breeding // Fish. Sci. V. 71. P. 767–775.
- Krisfalusi M., Wheeler P.A., Thorgaard G.H., Cloud J.G. 2000. Gonadal morphology of female diploid gynogenetic and triploid rainbow trout // J. Exp. Zool. V. 286. № 5. P. 505–512.
- 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.
- Lukšienė D., Sandström O., Lounasheimo L. Andersson J. 2000. The effects of thermal effluent exposure on the gametogenesis of female fish // J. Fish Biol. V. 56. P. 37–50.
- Molony B. 2001. Environmental requirements and tolerances of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and brown trout (*Salmo trutta*) with special reference to Western Australia: a review // Fish. Res. Rept. № 130. P. 1–28.
- Nakari T., Soivio A., Pesonen S. 1987. Effects of an advanced photoperiod cycle on the gonadal development and spawning time of 2 year-old *Salmo gairdneri* R. reared in earth ponds under extreme annual water temperatures // Aquaculture. V. 67. P. 369–384.
- Pankhurst N.W., Purser G.J., van der Kraak G. et al. 1996. Effect of holding temperature on ovulations, egg fertility, plasma levels of reproductive hormones and *in vitro* ovarian steroidogenesis in the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // Ibid. V. 146. P. 277–290.
- Pawson M.G., Pickett G.D., Witthames P.R. 2000. The influence of temperature on the onset of first maturity in sea bass // J. Fish Biol. V. 56. P. 319–327.
- Pornsoping P., Unsrisong G., Vearasilp T. et al. 2007. Reproductive performance of female rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) kept under water temperatures and photoperiods of 13° and 51°N latitude // Aquacult. Res. V. 38. № 12. P. 1265–1273.
- Van den Hurk R., Slof G.A. 1981. A morphological and experimental study of gonadal sex differentiation in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* // Cell Tiss. Res. V. 218. P. 487–497.
- Van den Hurk R., Slof G.A., Schurer F.A. 1980. Gonadal sex differentiation in rainbow trout, *Salmo gairdneri*, with special reference to the effects of steroid hormones and N,N-Dimethylformamide // Gen. Comp. Endocrinol. V. 40. P. 323.
- Yamamoto A., Iida T. 1994. Oxygen consumption and hypoxic tolerance of triploid rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Fish Path. V. 29. P. 245–251.
- Zelennikov O.V. 1997. The effect of acidification on the oogenesis of rainbow trout during sex differentiation // J. Fish Biol. V. 50. P. 18–21.