

УДК 597.553.2.591.147.046.8

ООГЕНЕЗ ПАЛИИ *SALVELINUS ALPINUS* COMPLEX (SALMONIDAE) ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ ЕЕ В УСЛОВИЯХ РЫБОВОДНОГО ХОЗЯЙСТВА

© 2016 г. Ю. К. Кузнецов, М. В. Мосягина*

Санкт-Петербургский государственный университет

*Санкт-Петербургская государственная академия ветеринарной медицины

E-mail: MMosyagina@rambler.ru

Поступила в редакцию 24.02.2015 г.

Проведено гистологическое исследование оогенеза палии *Salvelinus alpinus* complex (начиная с личинок в возрасте 3 недели после вылупления до возраста 3 лет и 9 мес.), выращиваемой в Федеральном селекционно-генетическом центре рыбоводства (Ропша, Ленинградская область). У 3-недельных личинок в закладках гонад имеются первичные половые клетки и гонии первых порядков; у молоди в возрасте 3.5 мес. уже произошла дифференцировка пола, в яичниках присутствуют превителлогенные ооциты и началось формирование яйценосных пластинок. Описана морфология циркумнуклеарной зоны в ооцитах всех ступеней периода превителлогенеза, появляющихся по мере увеличения возраста рыб, а также морфология ооцитов периода трофоплазматического роста. В возрасте 3 лет и 9 мес. самки палии либо не созрели, либо у созревших самок ооциты дегенерировали. Лишь через год от созревших самок была получена нормальная икра.

Ключевые слова: палия *Salvelinus alpinus* complex, оогенез, аквакультура, Ленинградская область.

DOI: 10.7868/S0042875216020132

Представителей рода гольцов (*Salvelinus*) успешно выращивают в товарных хозяйствах Европы и Америки. В Исландии, Швеции и Норвегии выращивается в целом 6000 т арктического гольца *S. alpinus* в год (Brännäs et al., 2011). В связи с этим возник интерес к отечественному представителю этого рода – палии *S. alpinus* complex, обитающей в Ладожском и Онежском озёрах и в ряде северных озёр. Палия всегда являлась промысловой рыбой, хотя никогда не была массовой. К настоящему времени её уловы особенно резко уменьшились; в Ладожском озере палия стала редкой рыбой. Таким образом, с одной стороны, возникла необходимость поддержания численности популяций этой ценной промысловой рыбы. С другой стороны, хорошие рыбоводные показатели, которые обнаружены у гольцов в других странах, позволяют надеяться, что палия могла бы стать желательным объектом аквакультуры. Эти соображения привлекли к ней внимание сотрудников Федерального селекционно-генетического центра рыбоводства (ФСГЦР) в Ропше (Ленинградская область), где осуществляется выращивание и получение потомства палии.

Очевидно, что наряду с чисто рыбохозяйственными исследованиями нового объекта необходимо изучение его репродуктивных возможностей, в частности хода гаметогенеза и полового созревания. Сперматогенез палии в условиях ФСГЦР был опи-

сан в другой нашей работе (Кузнецов, Мосягина, 2009). Настоящая работа посвящена её оогенезу.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования служили выращиваемые в ФСГЦР особи палии двух поколений (2001 и 2002 гг. рождения) разного возраста – от 3-недельного до 45 мес. после вылупления. Минимальная температура в зимнее время была 4°C, а летом поднималась до 10°C.

Личинок взвешивали после фиксации вместе с желточным мешком, молодь и взрослых особей – до фиксации. У личинок, молоди и рыб всех возрастов измеряли длину по Смитту (*FL*). Её же использовали для вычисления коэффициента упитанности по Фультону. Если гонады удавалось отделить от внутренних органов, их взвешивали вместе целиком до фиксации. Коэффициент зрелости вычисляли как процентное отношение массы гонад к массе тела не вскрытой рыбы.

Гонады фиксировали в жидкости Буэна, после чего подвергали стандартной гистологической обработке, окрашивая гистологические срезы на заключительном этапе железным гематоксилином по Гейденгайну. Поскольку половые клетки на препаратах в большинстве случаев не имеют правильной округлой формы, мы измеряли длинный и короткий диаметры, принимая за диаметр

Морфометрическая характеристика самок палии *Salvelinus alpinus* в период исследования

Возраст	Число рыб, экз.	Длина (FL), мм	Масса, г		Коэффициент	
			тела	гонад	зрелости	упитанности по Фульгону, %
3 нед.	12	19.4 ± 0.25	0.08 ± 0.002	—	—	—
3.5 мес.	15	46.7 ± 0.81	0.76 ± 0.039	—	—	0.74 ± 0.017
6.5 мес.	9	85.6 ± 1.80	5.3 ± 0.32	—	—	0.83 ± 0.008
11.0 мес.	10	119.6 ± 5.49	15.1 ± 2.04	0.025 ± 0.039	0.176 ± 0.023	0.84 ± 0.038
17.5 мес.	8	203.5 ± 7.21	79.4 ± 8.26	0.137 ± 0.012	0.180 ± 0.010	0.92 ± 0.020
24.5 мес.	10	341.0 ± 11.72	437.5 ± 40.84	0.704 ± 0.658	0.170 ± 0.008	1.08 ± 0.018
32 мес.	7	484.3 ± 13.98	1323.4 ± 109.28	3.2 ± 0.29	0.250 ± 0.018	1.15 ± 0.041
38 мес.	6	521.5 ± 12.52	1600.0 ± 129.77	5.5 ± 0.69	0.350 ± 0.047	1.12 ± 0.042
41 мес.	5	566.7 ± 22.85	2535.0 ± 297.78	13.0 ± 2.37	0.520 ± 0.052	1.38 ± 0.145
45 мес.	3	561.6 ± 16.33	2265.0 ± 111.86	15.1 ± 0.70	0.660 ± 0.009	1.28 ± 0.079

клетки полусумму этих величин. Для каждой исследованной особи измеряли не менее 25 клеток каждой ступени развития. Микрофотографии выполнены на микроскопе “Leica”, Германия с использованием соответствующих компьютерных программ. При определении стадий зрелости гонад мы пользовались шкалой, разработанной для атлантического лосося *Salmo salar* и кумжи *S. trutta trutta* (Мурза, Христофоров, 1991). Для сравнения средних арифметических использовали *t*-критерий Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сведения о числе исследованных рыб и их морфометрических показателях сведены в таблице, по данным которой можно проследить и изменение этих показателей с течением времени.

В гонадах всех личинок в возрасте **3 нед.** присутствуют первичные половые клетки (ППК) (рис. 1) и гонии, число которых у разных личинок существенно различается. Величина диаметра ППК варьирует в пределах 13–17 мкм, гониев – 7–12 мкм.

К возрасту **3.5 мес.** дифференцировка пола у молоди палии полностью завершается. В яичниках всех самок наблюдается формирование яйценосных пластинок (рис. 2). Фонд половых клеток представлен немногочисленными гониями, ооцитами ранней профазы мейоза в состоянии от лептотены и зиготены (рис. 3) до ранней диплотены, а также ооцитами периода превителлогенеза диаметром 25–60 (преимущественно 50) мкм. Число превителлогенных ооцитов у разных особей существенно варьирует. Значительный объем гонад ещё заполнен соматической тканью. Таким

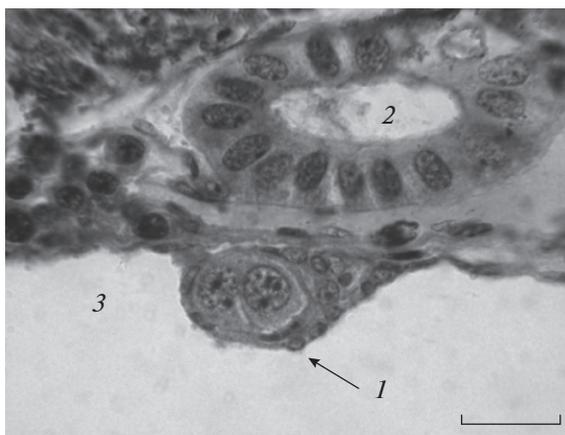


Рис. 1. Первичная половая клетка в гонаде 3-недельной личинки палии *Salvelinus alpinus* complex: 1 – гонада, 2 – почечный каналец, 3 – полость тела. Масштаб: 20 мкм.

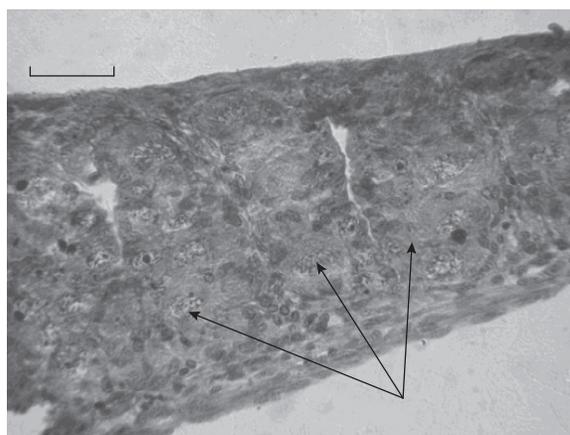


Рис. 2. Начало формирования яйценосных пластинок (→) в яичнике палии *Salvelinus alpinus* complex в возрасте 3.5 мес.; продольный срез яичника. Масштаб: 50 мкм.

образом, можно констатировать, что у палии в возрасте 3.5 мес. в яичниках началось формирование фонда ооцитов периода превителлогенеза. Тем не менее наличие значительного числа ооцитов ранней профазы мейоза (мейоцитов) говорит о том, что этот фонд окончательно не сформировался. Однако состояние яичников уже можно определить как II стадию зрелости.

На этом этапе в ооцитах не выявлена типичная циркумнуклеарная зона. Их цитоплазма, как правило, равномерно окрашена. Однако вокруг ядра (которое часто смещено к одному из полюсов клетки) она более уплотнена и окрашена несколько темнее, тогда как на периферии ооцита цитоплазма более светлая и имеет зернистое строение. Возможно, смещение ядра и слабо выраженное зонирование цитоплазмы можно объяснить процессами, происходящими в ооцитах, которые приведут к концентрации органоидов в цитоплазме и, как следствие, к образованию хорошо заметной циркумнуклеарной зоны вблизи от ядра.

В возрасте **6.5 мес.** яйценосные пластинки в яичниках уже сформированы. Основная часть площади среза гонад занята превителлогенными ооцитами, которые на этом этапе овоариогенеза уже различаются по размерам и цитологическим особенностям. В самых мелких ооцитах цитоплазма может быть окрашена гомогенно либо наблюдается слабое её зонирование, описанное выше. В более крупных ооцитах видны элементы циркумнуклеарной зоны, представляющей собой на гистологических препаратах совокупность тёмноокрашенных участков цитоплазмы. Благодаря особенностям морфологии и локализации циркумнуклеарной зоны можно выделить несколько ступеней развития превителлогенных ооцитов у палии, которым соответствуют и размерные различия между ооцитами. Их можно более или менее условно распределить на несколько групп. Это позволило Персову (1966) выделить несколько состояний превителлогенных ооцитов, которые он назвал ступенями. Ступени развития превителлогенных ооцитов были описаны нами у радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (Кузнецов и др., 1997). У палии можно наблюдать сходное строение. Подробнее морфология циркумнуклеарной зоны в ооцитах разных ступеней у палии приводится ниже. Здесь мы только укажем, что были выделены три разных состояния ооцитов периода превителлогенеза: ступени Ia, Ib и IIa. Диаметр ооцитов ступени Ia – 35–70, Ib – 65–100, IIa – 75–115 мкм. Размерные ряды ооцитов ступеней Ib и IIa в значительной степени перекрывают друг друга, поскольку последние только начали выделяться из контингента ооцитов ступени Ib. Ооцитов ступени IIa в яичниках мало, а у некоторых исследованных особей не было совсем.

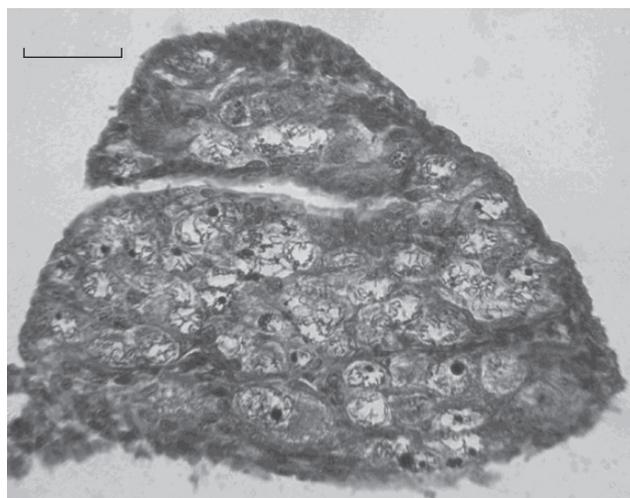


Рис. 3. Мейоциты в яичнике палии *Salvelinus alpinus* complex в возрасте 3.5 мес.; поперечный срез яичника. Масштаб: 50 мкм.

Таким образом, в яичниках палии данного поколения в возрасте 6.5 мес. в условиях ФСГЦР дифференциация превителлогенных ооцитов по размерам и цитологическому состоянию проходит нормально, и формируется структура фонда женских половых клеток, характерная для полициклических рыб. Яичники находятся на II стадии зрелости.

У рыб в возрасте **11 мес.** уже можно было препарировать и взвесить яичники. Яйценосные пластинки хорошо видны. В яичниках встречаются в небольшом количестве овогонии, а также группы или довольно большие гнезда мейоцитов. Однако основная площадь срезов гонад занята превителлогенными ооцитами. При этом наблюдается уже отмеченная у самок более раннего возраста структуризация фонда ооцитов, характерная для полициклических рыб, т. е. дифференциация их по размерам. Ооциты разных размеров одновременно различаются и по морфологии циркумнуклеарной зоны, что позволяет относить их к контингентам той или иной ступени. В самых мелких ооцитах (диаметром 20–50 мкм) циркумнуклеарная зона или вообще отсутствует или представлена немногочисленными мелкими элементами неопределённой формы. Подобное состояние мы относим к ступени Ia. В ооцитах ступени Ib (50–95 мкм) циркумнуклеарная зона хорошо выражена и сформирована в приядерной области, причём ядро обычно бывает смещено. В ооцитах ступени IIa (70–125 мкм) циркумнуклеарная зона начинает перемещаться из приядерной области в толщу цитоплазмы. Она может состоять из многих крупных элементов и имеет сложную форму (рис. 4). В самых крупных ооцитах (100–160 мкм) самок, исследованных в этом возрасте, циркумнуклеарная зона полностью пе-

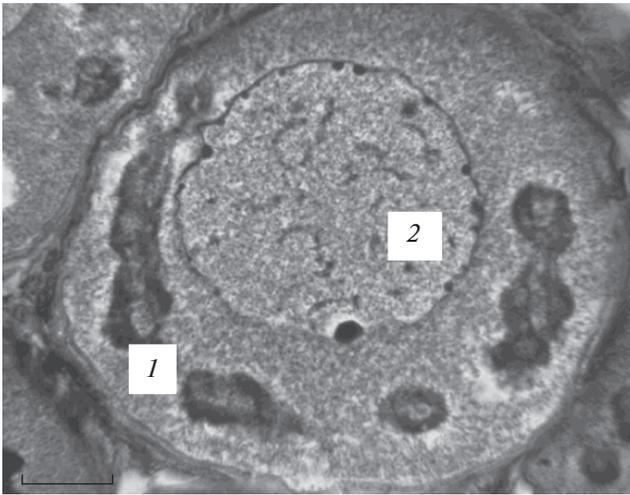


Рис. 4. Ооцит ступени IIa в яичнике палии *Salvelinus alpinus* complex в возрасте 11 мес.: циркумнуклеарная зона (1) отходит от ядра (2). Масштаб: 20 мкм.

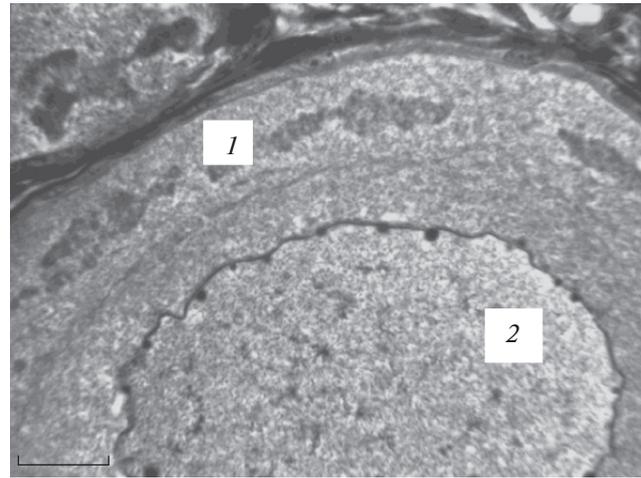


Рис. 6. Ооцит ступени IIIa в яичнике палии *Salvelinus alpinus* complex в возрасте 17.5 мес.: циркумнуклеарная зона в виде тонкого периферического кольца (1); ост. обозначения см. на рис. 4. Масштаб: 20 мкм.

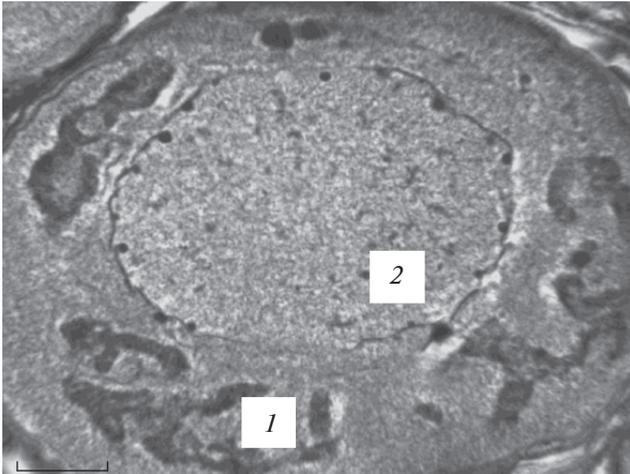


Рис. 5. Ооцит ступени IIb в яичнике палии *Salvelinus alpinus* complex в возрасте 11 мес.: циркумнуклеарная зона полностью отошла от ядра; обозначения см. на рис. 4. Масштаб: 20 мкм.

ремещается из приядерной области в толщу цитоплазмы и являет собой кольцевидное образование, состоящее из элементов сложной конфигурации (рис. 5). Мы относим состояние ооцитов с такой морфологией циркумнуклеарной зоны к ступени IIb. Такие ооциты в яичниках были немногочисленны или единичны.

Таким образом, у самок палии в возрасте 11 мес. продолжается нормальная для полициклических рыб дифференциация фонда ооцитов. Яичники находятся на II стадии зрелости, но до её завершения ещё далеко, поскольку пока отсутствуют превителлогенные ооциты старших ступеней.

К возрасту 17.5 мес. масса яичников по сравнению с таковой у 11-месячных рыб увеличилась ($p \leq 0.05$). Однако величина коэффициента зрелости фактически осталась неизменной (таблица), откуда следует, что темп роста яичников пропорционален темпу роста тела. Различия в коэффициентах упитанности оказались недостоверными.

Яичники расположены в переднем отделе полости тела. Они по-прежнему находятся на II стадии зрелости. В них присутствуют ооциты ступеней Ia–IIb. Размер ооцитов ступени Ia – 45–75, Ib – 60–95, IIa – 90–165, IIb – 125–170 мкм. Ооциты ступени IIb встречаются чаще. При этом фрагменты циркумнуклеарной зоны выглядят в них более массивными, но имеют менее сложную конфигурацию. Общим моментом в положении элементов циркумнуклеарной зоны в ооцитах ступени IIb в яичниках самок в возрасте 11 и 17.5 мес. является то, что она локализуется в толще цитоплазмы примерно на равном расстоянии и от ядра, и от краёв ооцита.

В возрасте 17.5 мес. в яичниках появляются ооциты ступени IIIa (150–210 мкм). Циркумнуклеарная зона в них более тонкая и менее прерывистая, чем в ооцитах ступени IIb. Изменились её морфология и локализация: она имеет вид описанного в литературе периферического кольца (рис. 6). Следует заметить, что кольцевидную форму циркумнуклеарная зона приобретает уже в ооцитах ступени IIb (рис. 5), однако периферическое её положение становится заметным лишь в ооцитах ступени IIIa. Это связано с резким увеличением массы и объёма цитоплазмы при переходе ооцитов от ступени IIb к IIIa. При этом объём ядра увеличивается относительно медленнее, чем объём цитоплазмы. Благодаря нарастанию массы

цитоплазмы создаётся впечатление перемещения циркумнуклеарной зоны на периферию, поскольку ширина слоя цитоплазмы между этой зоной и ядром увеличивается. Возможно, и сама циркумнуклеарная зона несколько перемещается в центробежном направлении. Оогонии в яичниках исследованных самок встречаются редко и единично. Мейоциты также редки и единичны, но иногда можно наблюдать и небольшие их группы.

Таким образом, можно констатировать, что яичники палии в возрасте 17.5 мес., как и в возрасте 11 мес., находятся на II стадии зрелости. Однако в развитии яичников наблюдается некоторый прогресс, выражающийся в увеличении числа ооцитов ступени IIб и появлении ооцитов ступени IIIа, которых у 11-месячных рыб не было. Увеличение массы яичников к возрасту 17.5 мес. по сравнению с 11 мес. можно объяснить увеличением числа ооцитов ступени IIб, появлением самых крупных на данный момент ооцитов ступени IIIа, а также нарастанием массы стромальной ткани. Тем не менее в период с ноября по май темп роста яичников был пропорционален темпу роста тела, поскольку при увеличении массы годовал их относительная величина (коэффициент зрелости) осталась прежней.

В яичниках рыб в возрасте **24.5 мес.** присутствуют оогонии, мейоциты и превителлогенные ооциты всех описанных выше ступеней — от Ia до IIIа. В ооцитах (195–290 мкм) ступени IIIа периферическое кольцо непрерывное, но очень рыхлое и утолщённое (рис. 7) в отличие от тонкого кольца в ооцитах ступени IIIа у рыб в возрасте 17.5 мес. (рис. 6).

Кроме того, в яичниках этих самок имеются многочисленные ооциты ступени IIIб (220–360 мкм). В них элементы циркумнуклеарной зоны сильно фрагментируются и образуют вытянутые выросты неправильной формы, направленные как в сторону ядра, так и к периферии ооцита. Эти выросты формируют сетевидную структуру, которая заполняет большую часть цитоплазмы от периферии ооцита почти до самого его ядра. Такая структура циркумнуклеарной зоны в ооцитах ступени IIIб была описана нами у радужной форели (Кузнецов и др., 1997). У палии элементы циркумнуклеарной зоны в ооцитах ступени IIIб более тонкие, чем у форели, и слабо прокрашиваются (рис. 8). Ооциты с такой морфологией циркумнуклеарной зоны встречаются сравнительно редко, а более многочисленны ооциты, в которых циркумнуклеарная зона на световом уровне не выявляется. Цитоплазма в них гомогенно окрашена, но вокруг ядра располагается слой светлой цитоплазмы, который отделён от остальной цитоплазмы тонким и тёмным кольцевидным образованием (рис. 9). Мы рассматриваем подобное

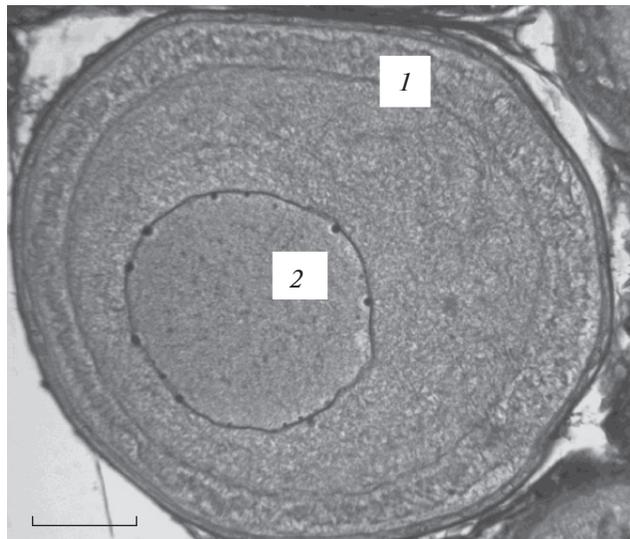


Рис. 7. Ооцит IIIа ступени в яичнике палии *Salvelinus alpinus* complex в возрасте 24.5 мес.: непрерывное, рыхлое и утолщённое периферическое кольцо; обозначения см. на рис. 4, 6. Масштаб: 50 мкм.

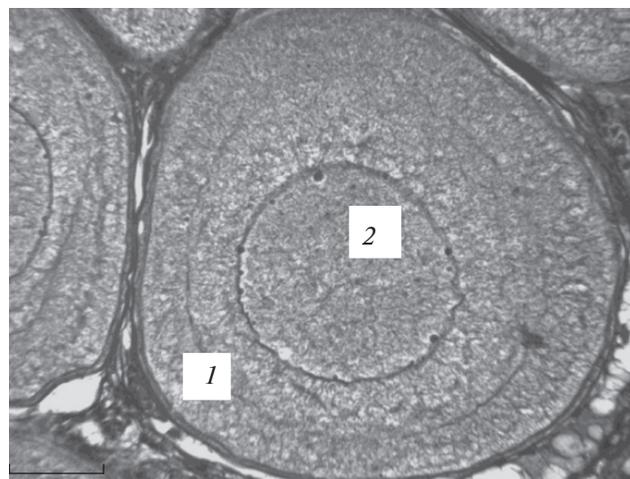


Рис. 8. Ооцит ступени IIIб в яичнике палии *Salvelinus alpinus* complex в возрасте 24.5 мес.: слабо окрашенное периферическое кольцо с выростами, направленными как к ядру, так и к краям ооцита; обозначения см. на рис. 4, 6. Масштаб: 50 мкм.

состояние как завершающий этап ступени IIIб, когда элементы циркумнуклеарной зоны становятся настолько мелкими, что не выявляются на световом уровне. Это состояние можно рассматривать как переходное от превителлогенеза к трофоплазматическому росту.

В яичниках некоторых исследованных рыб наблюдается также небольшое число ооцитов (350–510 мкм), на периферии которых расположены в один ряд довольно крупные вакуоли, известные в литературе под названием кортикаль-

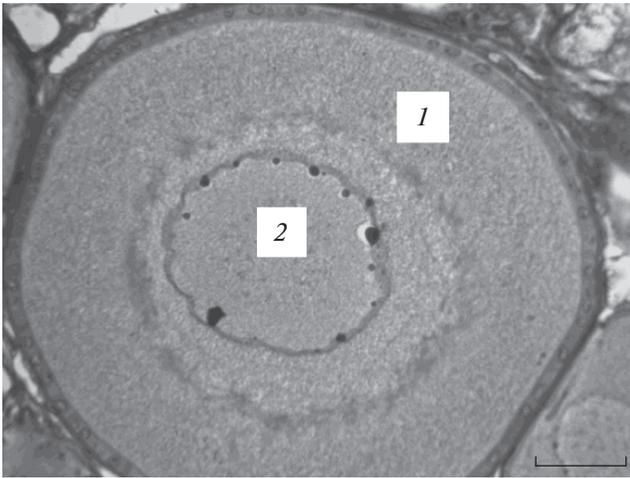


Рис. 9. Превителлогенный ооцит на завершающем этапе ступени IIIб в яичнике палии *Salvelinus alpinus* complex в возрасте 24.5 мес.: циркумнуклеарная зона на световом уровне не выявляется, цитоплазма (1) окрашена гомогенно; ост. обозначения см. на рис. 4. Масштаб: 20 мкм.

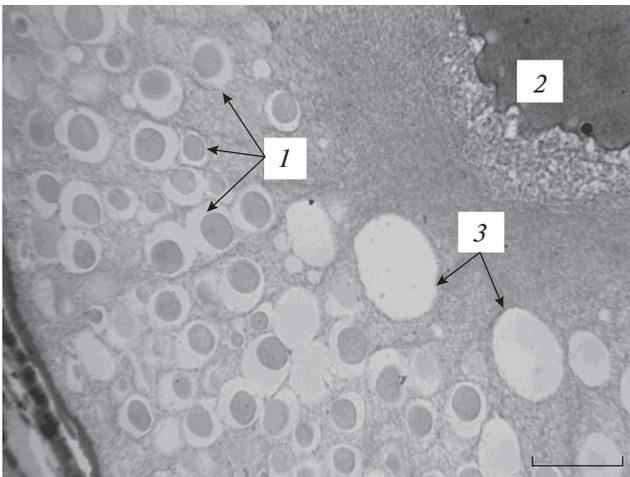


Рис. 10. Ооцит начала периода трофоплазматического роста в яичнике палии *Salvelinus alpinus* complex в возрасте 32 мес.: кортикальные альвеолы (1) расположены в несколько рядов на периферии ооцита, между ними и ядром находятся крупные округлые пустоты (3) – жировые вакуоли; ост. обозначения см. на рис. 4. Масштаб: 50 мкм.

ных альвеол (вакуолей), в которых при соответствующей обработке выявляются полисахариды (Kusa, 1954; Yamamoto, 1955; Сакун, 1960). Было показано, что полисахариды содержатся также и в кортикальных альвеолах ооцитов лососевых (Kusa, 1954; Иванков, 1987; Мурза, Христофоров, 1991). Появление кортикальных альвеол в ооцитах знаменует начало трофоплазматического роста. Состояние яичников, в которых имеются та-

кие ооциты, можно отнести к ранней III стадии зрелости. Яичники остальных рыб находились во II стадии зрелости.

У рыб в возрасте 32 мес. масса гонад и величина коэффициента зрелости достоверно ($p \leq 0.05$) увеличились по сравнению с предыдущим состоянием (таблица). Достоверное увеличение коэффициента зрелости говорит о том, что за этот период масса яичников увеличивалась несколько более быстрыми темпами, чем масса тела.

В яичниках всех исследованных самок присутствуют ооциты начала периода трофоплазматического роста, находящиеся в фазе вакуолизации, а также превителлогенные ооциты всех ступеней, в том числе ооциты ступеней IIIа и IIIб. Изредка встречаются овогонии и небольшие гнезда мейоцитов. Циркумнуклеарная зона в ооцитах ступени IIIа (220–320 мкм) представляет собой рыхлое светлое периферическое кольцо. В ооцитах ступени IIIб (300–370 мкм) цитоплазма светлая и гомогенно окрашенная; периферическое кольцо слабо прокрашивается или вообще отсутствует.

В мелких ооцитах трофоплазматического роста (380–460 мкм) кортикальные альвеолы расположены на периферии в один–два или даже в два–три ряда. В наиболее крупных ооцитах (540–960 мкм) имеется уже много рядов вакуолей (рис. 10), которые выглядят оптически пустыми, поскольку содержащиеся в них полисахариды растворяются при гистологической обработке. В то же время в некоторых ооцитах имеются более крупные вакуоли, располагающиеся между слоем кортикальных вакуолей и ядром. Эти вакуоли содержат липиды, также растворяющиеся при гистологической обработке (жировые вакуоли). Таким образом, те и другие вакуоли выглядят на гистологических препаратах пустыми. Именно такая локализация первых жировых вакуолей в ооцитах трофоплазматического роста описана у ряда лососевых рыб (Иевлева, 1968, 1974; Иванков, 1987; Мурза, Христофоров, 1991). Впоследствии вокруг ядра образуется сплошной слой жировых вакуолей. Гранулы желтка в ооцитах исследованных самок не обнаружены.

Состояние яичников у рыб этого возраста можно охарактеризовать как раннюю III стадию зрелости. Размеры ооцитов фазы вакуолизации у палии близки к тем, которые приводят авторы используемой нами шкалы стадий зрелости (Мурза, Христофоров, 1991) для атлантического лосося и кумжи. Асинхронность в развитии и росте ооцитов фазы вакуолизации у палии (размах варьирования диаметра от 380 до 960 мкм) является, по литературным данным, нормальной для лососевых рыб на данном этапе. Заметим, что в течение 8 мес., прошедших со времени предыдущей фиксации гонад самок этого поколения, развитие

яичников шло медленно. Лишь часть ооцитов вступила в завершающий этап вакуолизации.

К возрасту рыб **38 мес.** масса гонад и величина коэффициента зрелости за истекшие 6 мес. существенно увеличились (таблица), хотя по величине коэффициента зрелости различие недостоверно. Недостоверно также различие по величине коэффициента упитанности.

Яичники по-прежнему находятся в ранней III стадии зрелости, а ооциты — в фазе вакуолизации. В некоторых из них (330–430 мкм) наблюдаются самые начальные этапы вакуолизации. Вакуоли очень мелкие. В других ооцитах (370–470 мкм) более крупные и более заметные вакуоли располагаются на периферии в один–три ряда. Число тех и других ооцитов невелико, а их размеры практически соответствуют размерам ооцитов этого состояния в возрасте 32 мес. В наиболее крупных ооцитах (700–990 мкм) имеется по восемь и более рядов кортикальных вакуолей, а в некоторых таких ооцитах присутствуют также небольшие жировые вакуоли. В яичниках наблюдается значительное число ооцитов промежуточных размеров, в которых вакуоли располагаются в три–семь рядов. Следовательно, состояние яичников в значительной степени напоминает такое у рыб предшествующего возраста. То же можно сказать и о размерном составе ооцитов фазы вакуолизации. Однако за истекшее время, очевидно, произошёл переход части прерителлогенных ооцитов в период трофоплазматического роста, что подтверждается наличием в яичниках небольшого числа ооцитов самого начального этапа вакуолизации, которых в предыдущем сборе не было. Ооциты, достигшие ранее заключительного этапа вакуолизации, по-видимому, не росли, о чём свидетельствует тот факт, что их максимальные размеры были практически такими же, как и у рыб в возрасте 32 мес. Возможно, температурный режим и ряд других условий, сложившихся при выращивании палии в ФСГЦР, тормозили в осенне-зимний период переход к вителлогенезу ооцитов конечного этапа фазы вакуолизации. Таким образом, яичники самок палии в возрасте 38 мес. по-прежнему находились в ранней III стадии зрелости.

Самки в возрасте **41 мес.** по массе тела, массе гонад, по величинам коэффициента зрелости и коэффициента упитанности достоверно ($p \leq 0.05$) отличались от самок в возрасте 38 мес. (таблица).

У двух самок из этой выборки состояние яичников мало отличается от такового у самок из предыдущей выборки. В гонадах присутствуют ооциты трофоплазматического роста в фазе вакуолизации; во многих из них процесс накопления кортикальных вакуолей завершился. Вакуоли расположены во много рядов и образуют сплошную зону на периферии ооцитов. В некоторых та-

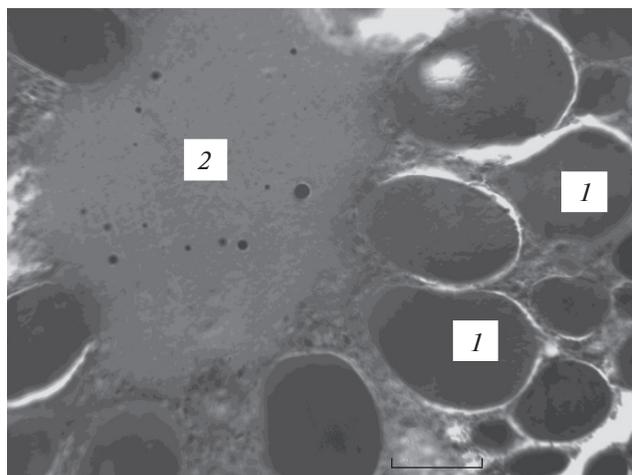


Рис. 11. Участок ооцита периода трофоплазматического роста одной из самок палии *Salvelinus alpinus* complex в возрасте 41 мес.: ооцит заполнен крупными желточными глобулами (1); ост. обозначения см. на рис. 4. Масштаб: 50 мкм.

ких ооцитах между зоной этих вакуолей и ядром сформировалась сплошная зона жировых вакуолей. Жировые вакуоли в ооцитах трофоплазматического роста ещё не образуют сплошное скопление вокруг ядер ооцитов. Диаметр ооцитов со сплошной зоной жировых вакуолей на гистологических препаратах варьирует в пределах 900–1220 мкм.

У остальных трёх самок в ооцитах трофоплазматического роста отмечены различные этапы накопления желтка. В одних случаях наблюдается самое начало процесса желткообразования: гранулы желтка мелкие и сравнительно немногочисленные. Диаметр таких ооцитов варьирует от 1140 до 1220 мкм. У одной самки в ооцитах диаметром 1240–1280 мкм имеются крупные округлые или овальные желточные глобулы, которые заполняют всю цитоплазму между слоем вакуолей и ядром (рис. 11). Наконец, только у одной самки с наиболее развитыми яичниками желток в ооцитах представлен равномерно и сильно окрашенными на препаратах крупными конгломератами неправильной формы, образовавшимися в результате слияния желточных глобул меньшего размера. Неправильная форма таких конгломератов объясняется плотным расположением и взаимным давлением их друг на друга, усиливающимся при уплотнении ооцитов в процессе фиксации.

Ооциты этой самки были измерены сразу после её вскрытия; их средний диаметр составил 3400 мкм. По данным Колюшева (1973), диаметр ооцитов у лудной ладожской палии, которая в настоящее время культивируется в ФСГЦР, перед нерестом варьирует в пределах 5000–5500 мкм.

Дятлов (1980) приводит близкие значения: 4700–5600, в среднем 5200 мкм. Следовательно, ооциты упомянутой самки в августе не достигли дефинитивных размеров. Однако можно предположить, что эта и, возможно, другие единичные самки могли бы созреть поздней осенью того же года. Известно, что у самок лосося и кумжи развитие ооцитов периода трофоплазматического роста в течение весенне-летнего периода протекает медленно и ускоряется с августа (Мурза, 1981: автор ссылается также и на ряд других исследователей).

У всех самок в возрасте 41 мес., помимо ооцитов трофоплазматического роста, достигших на этот момент наибольшей величины и наивысшей степени развития, в яичниках присутствуют ооциты и более ранних фаз этого периода, начиная с таких, в которых обнаруживаются два–три ряда периферических вакуолей. Можно выделить до трёх групп ооцитов, различающихся по размерам и по морфологии на гистологических препаратах. Асинхронность в развитии ооцитов периода трофоплазматического роста у палий озёр Имандра и Умбозера отмечает Колюшев (1973), который выделяет в яичниках в сентябре три группы ооцитов. Тот же автор, ссылаясь на ряд исследователей, делает вывод о том, что асинхронность развития ооцитов трофоплазматического роста у гольцов представляет обычное явление. Судя по данным литературы, самка во время нереста вымётывает ту группу ооцитов, которые перешли к вителлогенезу и составляют фонд абсолютной индивидуальной плодовитости. Они начинают интенсивно расти и превышают по размерам ооциты фазы вакуолизации, которые после нереста сохраняются в яичниках и входят в фонд, предназначенный для следующего нереста. Наличие в яичниках второй генерации ооцитов, предназначенной для последующего нереста, отмечено и у других лососевых рыб (Мурза, 1981; Мурза, Христофоров, 1982).

Таким образом, у всех самок палии, исследованных в возрасте 3 лет 5 мес., яичники находились в поздней III стадии зрелости, хотя степень развития вителлогенных ооцитов у разных самок была различной.

У одной из трёх исследованных самок в возрасте 45 мес. не было желтковых ооцитов. По размерам и морфологии мы условно выделили три группы ооцитов фазы вакуолизации: с одним–двумя, тремя–четырьмя и с пятью–шестью рядами периферических вакуолей. У последних уже было сформировано или формировалось сплошное скопление крупных жировых вакуолей вокруг ядер. Состояние яичников вполне соответствует наблюдаемому ранее. Диаметр наиболее крупных ооцитов (915–1200 мкм) с формирующейся или сформированной “жировой зоной” практи-

чески равен таковому у самок в возрасте 41 мес. У этой самки мы не обнаружили следов дегенеративных изменений в ооцитах. Возможно, она принадлежала к той группе рыб, у которых ооциты к осени достигли лишь последних этапов вакуолизации и не перешли к накоплению желтка.

У двух других самок обнаружены следы дегенерации ооцитов, которая, вероятно, началась давно и к моменту сбора материала в основном завершилась. В яичниках этих самок обнаружены лишь единичные фолликулы, в которых резорбция содержимого ооцитов ещё не закончилась: ооциты густо заселены фагоцитирующими клетками, проникшими сюда из стромы яичника, а в их оболочке видны разрывы и следы активного проникновения этих клеток, выделяющих на своём пути лизирующие вещества. Во многих участках яичников имеются мощные и зачастую сильно васкуляризованные скопления соединительной ткани, включающие в себя волокна и разнообразные клеточные элементы. Такие скопления возникают обычно на месте полностью дегенерировавших фолликулов.

Ооциты фазы вакуолизации сохранились, но их диаметр (около 1000 мкм) по сравнению с таковым у рыб из предыдущей выборки не изменился. Тот факт, что при массовой дегенерации желтковых ооцитов в яичниках остаются ооциты фазы вакуолизации, хорошо известен из литературы, и это явление характерно не только для лососевых рыб.

ОБСУЖДЕНИЕ

В условиях ФСГЦР самки палии не созрели в возрасте 3+, а у тех самок, в яичниках которых в августе уже были желтковые ооциты, эти ооциты дегенерировали. В декабре процесс резорбции содержимого желтковых ооцитов закончился, а ооциты фазы вакуолизации не подверглись дегенерации. Анохина с соавторами (2012) наблюдаемую у части самок заводской палии резорбцию ооцитов связывает с неудовлетворительными условиями содержания рыб на предприятиях. О дегенерации части ооцитов при длительном выдерживании самок с хорошо развитыми яичниками при температуре 8°C сообщает также Жиллет (Gillet, 1991). Колюшев (1973) отмечает, что у гольцов и палий Умбозера дегенерирует часть яиц. Автор полагает, что в суровых условиях Севера в процессе созревания половых желёз могут использоваться не только накопленные значительные энергетические ресурсы в виде жира, но для этих нужд могут также трансформироваться вещества резорбирующихся яиц. Таким образом, резорбция зрелых яиц у арктического гольца и палии может происходить при определённых обстоятельствах как в природных, так и в искусственных условиях.

Описание процесса созревания впервые созревающих самок арктического гольца в условиях аквакультуры на исследовательской станции в Норвегии (Frantzen et al., 1997) сходно с нашими наблюдениями (к сожалению, в этой работе не приводятся микрофотографии, но словесное описание даёт достаточно хорошее представление о процессе). Однако самки арктического гольца созрели и отнерестились в возрасте 3+, тогда как у самок палии процесс созревания был прерван, а желтковые ооциты дегенерировали. Самки исследованного нами поколения могли бы созреть через год, осенью 2003 г. (по информации сотрудников ФСГЦР, в настоящее время самки палии созревают в Центре в возрасте 4+ и 5+). На норвежской станции, судя по представленному графику (Frantzen et al., 1997), в марте температура воды составляла в среднем около 0.5, в мае – 2, в августе – 12, в сентябре – 6, в октябре – 1°C и далее снова около 0.5°C. Тогда как в ФСГЦР температурный режим был иной: в 2001 г. среднемесячная температура воды изменялась от 5.4°C в январе до 9.8°C в июле, после чего постепенно снизилась до 4.4°C в декабре; в 2002 г. – соответственно 4.6, 10 и 4°C, т.е. в ФСГЦР температура, по крайней мере в зимние месяцы, была более высокой. Кроме температурного режима, торможению созревания могли способствовать и другие факторы: плотность посадки, проточность, гидрохимические показатели воды, освещённость, количество и качество кормов, т.е. ряд показателей, которые в ФСГЦР, возможно, отличались от условий, в которых проводили свои исследования упомянутые выше авторы.

Дифференцировка пола у палии в условиях ФСГЦР завершилась к возрасту 3.5 мес. Дифференцировка пола у кунджи *S. leucotaenis* в условиях рыболовной экспериментальной станции университета Хоккайдо зарегистрирована в возрасте 131 сут. после вылупления (или примерно в 4.5 мес.) при температуре воды 1–6°C (Nakamura, 1982). У арктического гольца при температуре $9.0 \pm 1^\circ\text{C}$ дифференцировка пола отмечена в возрасте примерно 3.5 мес. (Chiasson, Benfey, 2007), как и в нашем случае. Таким образом, можно, по-видимому, говорить, что у разных видов и форм рода *Salvelinus* дифференцировка пола завершается в близкие сроки.

Переход ооцитов от периода превителлогенеза к периоду трофоплазматического роста в условиях ФСГЦР происходит у палии в возрасте около 2 лет. Ооциты в фазе вакуолизации появляются в яичниках палии из озёр Имандра и Умбозера в возрасте 2+ (Колюшев, 1973). Таким образом, темп роста превителлогенных ооцитов и, очевидно, его продолжительность в условиях ФСГЦР и в природе примерно одинаковы. Однако в природных условиях самки палии и других гольцов созревают в возрасте 6–7 лет (Дятлов, 1980), т.е. позже, чем в условиях ФСГЦР. По данным Ко-

люшева (1973), самки палии созревают не одновременно: III стадия зрелости яичников может продолжаться у них один или два года. Можно предположить, что и в условиях ФСГЦР длительность III стадии зрелости яичников палии достигает двух и более лет.

Палия Кольского полуострова обычно становится половозрелой в возрасте 3+, тугорослые гольцы созревают в возрасте от 3+ до 8+ (Анохина и др., 2012). Авторы полагают, что значительная доля заводских рыб, возможно, отнерестилась в возрасте 3+, но часть рыб находилась в стадии завершения созревания в возрасте 4 лет. Самки арктического гольца из Норвегии созревают к 3–4 годам (Forseth et al., 1994), а самки на рыболовной станции на Ньюфаундленде – в возрасте около 4 лет (Atse et al., 2002). Таким образом, можно говорить, что самки разных форм арктического гольца из разных мест обитания и в условиях аквакультуры созревают в возрасте от 3+ до 8+. В то же время самки арктического гольца в водоёмах Баффиновой Земли созревают только в возрасте 10 лет (Moore, 1975), что, по-видимому, объясняется суровым климатом острова, лежащего за полярным кругом. Однако самки американского гольца *S. fontinalis* созревают в возрасте 2+ (Schafhauser-Smith, Benfey, 2003). Таким образом, возраст достижения половой зрелости у арктического гольца и палии зависит от условий среды, складывающихся как на рыболовных предприятиях, так и в природных водоёмах.

Средняя абсолютная индивидуальная плодовитость лудной ладожской палии разных возрастов варьирует в пределах 4693–5243 икринок; относительная плодовитость – 1300–1800 икринок/кг (Дятлов, 1980). Колюшев (1973) для палии разного возраста из Умбозера приводит значения средней плодовитости от 1585 до 3324 икринок. У самок, нерестящихся в ФСГЦР в возрасте 5 лет, рабочая плодовитость составляет около 2000, а в возрасте 6 лет – около 3000 икринок (В.М. Голод, личное сообщение). Плодовитость арктического гольца из водоёмов Баффиновой Земли коррелирует с размерами рыб: от 1400–2400 до 4000–5500 икринок (Moore, 1975). Другие авторы приводят данные только по относительной плодовитости этого вида: от 3525 ± 153 до 4393 ± 327 шт/кг массы самки в разных экспериментальных группах (Gillet, 1991), 2685 ± 706 шт/кг (Atse et al., 2002).

Диаметр зрелых икринок палии Ладожского озера составляет 5.5 мм, а у гольцов и палий озёр Кольского полуострова – 4.3–5.0 мм (Колюшев, 1973); у гольцов из водоёмов Баффиновой Земли – 4.3 мм (Moore, 1975); у палии Ладожского озера – 4.7–5.6 мм (Дятлов, 1980); у гольцов из рыболовной станции на о-ве Ньюфаундленд – 4.25–4.75 мм (Atse et al., 2002).

Общий вывод состоит в том, что в условиях ФСГЦР самки палии созревают медленнее, чем самки палий и гольцов на других рыбоводных предприятиях, а время их полового созревания приближается к таковому в естественных условиях, в частности в Ладожском озере. Это может объясняться большей длительностью периода вителлогенного развития ооцитов (III стадия зрелости), которая в свою очередь зависит от условий содержания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анохина В.С., Квасоварова А.Н., Щербак К.С. 2012. Характеристика крови и гистология половых желез заводского и дикого гольца озёрного // Вестн. МГТУ. Т. 15. № 4. С. 691–700.
- Дятлов М.А. 1980. О биологии и состоянии промысловых запасов палии Ладожского озера // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 159. С. 13–20.
- Иванков В.Н. 1987. Строение яйцеклеток и систематика рыб. Владивосток: Изд-во ДВГУ, 158 с.
- Иевлева М.Я. 1968. Состояние гонад горбуши на морском этапе нерестовой миграции // Изв. ТИНРО. Т. 64. С. 53–72.
- Иевлева М.Я. 1974. Оогенез и динамика потенциальной плодовитости у молоди красной в озере Дальнем // Там же. Т. 90. С. 17–37.
- Колушев А.И. 1973. Материалы по созреванию и плодовитости гольцов и палий (род *Salvelinus*) озер Имандра и Умбозеро // Вопр. ихтиологии. Т. 13. Вып. 4 (81). С. 633–646.
- Кузнецов Ю.К., Мосягина М.В. 2009. Особенности гаметогенеза самцов палии (*Salvelinus alpinus* complex) в условиях специализированного рыбоводного хозяйства // Вестн. СПбГУ. Сер. 3, Биология. Вып. 3. С. 58–68.
- Кузнецов Ю.К., Мосягина М.В., Насека А.М. 1997. О формировании фонда ооцитов у моно- и полициклических лососевых рыб // Там же. Вып. 3. С. 8–30.
- Мурза И.Г. 1981. Особенности гаметогенеза у атлантического лосося *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta trutta* L. и *Salmo trutta caspius* Kessler в связи с прогнозированием сроков наступления половой зрелости // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 163. С. 56–69.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. 1982. Оогенез атлантического лосося *Salmo salar* L. // Там же. Вып. 178. С. 48–75.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. 1991. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи: методические указания. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 121 с.
- Персов Г.М. 1966. Ранний период гаметогенеза у проходных лососей // Тр. Кол. филиала. ММБИ. Вып. 12 (16). С. 7–44.
- Сакун О.Ф. 1960. Химическая природа и значение включений в ооцитах костистых рыб // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии. № 1. С. 38–42.
- Aise C.B., Audet C., de la Noüe J. 2002. Effects of temperature and salinity on the reproductive success of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.): egg composition, milt characteristics and fry survival // Aquacult. Res. V. 33. P. 299–309.
- Brännäs E., Larsson S., Sæther B.S. et al. 2011. Arctic charr farming production of juveniles; a manual // Swed. Univ. Agricult. Sci. Rept. Dept. Wildlife Fish and Environm. Stud. 44 p.
- Chiasson M., Benfey T.J. 2007. Gonadal differentiation and hormonal sex reversal in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) // J. Exp. Zool. V. 307A. P. 527–534.
- Forseth T., Ugedal O., Jonsson B. 1994. The energy budget, niche shift, reproduction and growth in a population of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* // J. Anim. Ecol. V. 63. P. 116–126.
- Frantzen M., Johnsen H.K., Mayer I. 1997. Gonadal development and sex steroids in a female Arctic charr broodstock // J. Fish. Biol. V. 51. № 4. P. 697–709.
- Gillet Ch. 1991. Egg production in an Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) brood stock: effects of temperature on the timing of spawning and quality of eggs // Aquat. Living Resour. V.4. P. 109–116.
- Kusa M. 1954. The cortical alveoli of salmon egg // Annot. Zool. Jpn. V. 27. № 1. P. 1–6.
- Moore J.W. 1975. Reproductive biology of anadromous Arctic char, *Salvelinus alpinus* (L.), in the Cumberland Sound area of Baffin Island // J. Fish. Biol. V. 7. P. 143–151.
- Nakamura M. 1982. Gonadal sex differentiation in whitespotted char, *Salvelinus leucomaenis* // Jpn. J. Ichthyol. V. 28. № 4. P. 431–436.
- Schafhauser-Smith D., Benfey T.J. 2003. The reproductive physiology of three age classes of adult female diploid and triploid brook trout (*Salvelinus fontinalis*) // Fish Physiol. Biochem. V. 25. P. 319–333.
- Yamamoto K. 1955. Studies on the formation of fish eggs. VI. The chemical nature and the origin of the yolk vesicles in the oocyte of the smelt, *Hypomesus japonicas* // Annot. Zool. Jpn. V. 28. № 4. P. 233–237.