



УДК 597.533.2:591.46

### Гаметогенез тихоокеанских лососей. 3. Сравнительный анализ состояния гонад у молоди тихоокеанских лососей в связи с формированием плодовитости

О.В. Зеленников

Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб. 7/9, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: oleg\_zelennikov@rambler.ru

#### РЕЗЮМЕ

Было изучено состояние яичников у молоди шести видов тихоокеанских лососей разного возраста, взятых для исследования на четырех рыбоводных заводах, а также отловленных в озерах и реках на территории Сахалинской области и Камчатского края. Формирование старшей генерации половых клеток, состоящей из ооцитов периода превителлогенеза, у самок тихоокеанских лососей завершается в возрасте 0+, у горбуши при массе около 0.2–0.3 г, у остальных видов при массе около 1–2 г. У всех видов пополнение этой генерации прекращается уже во время обитания молоди в пресной воде. После того, как формирование старшей генерации половых клеток завершится и ее численность достигнет определенного уровня, характерного для рыб каждого вида, в яичниках продолжают осуществляться два процесса оогенеза, внешне не связанных друг с другом. Первый процесс – рост ооцитов старшей генерации, которые развиваются относительно синхронно, различаясь по размеру в 1.5–2 раза. Второй процесс – митотическое размножение гониев, их вступление в мейоз и последующая резорбция в состоянии пахитены или ранней диплотены. Митотическая активность гониев оказывается минимальной у самок горбуши и у рыб, выловленных в прибрежье, фактически не выявляется. У самок остальных видов снижение как митотической активности, так и инициирования новых мейотических циклов не происходит в течение всего периода их обитания в пресной воде.

**Ключевые слова:** горбуша, кета, кижуч, нерка, ооциты, плодовитость, сима, чавыча, яичники

### Gametogenesis of the Pacific salmon. 3. Comparative analysis of the state of gonads in juvenile Pacific salmon due to fertility formation

O.V. Zelennikov

Saint-Petersburg State University, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia;  
e-mail: oleg\_zelennikov@rambler.ru

#### ABSTRACT

The ovarian condition was studied in juveniles of six species of the Pacific salmon of different ages, taken for research at four hatcheries, as well as captured in lakes and rivers in the Sakhalin Province and Kamchatka Territory. The formation of the older generation of germ cells, consisting of previtellogenic oocytes, in females of the Pacific salmon ends at the age of 0+, in pink salmon, with a mass of about 0.2–0.3 g, in other species, with a mass of about 1–2 g. In all species, the replenishment of this generation ceases during the habitat of juvenile fish in fresh water. After the formation of the older generation of germ cells is completed and its number reaches a certain level characteristic of each fish species, two oogenesis processes, that are not externally related to each other, continue to be carried out in the ovaries. The first process is the growth of the older generation oocytes, which develop relatively synchronously, varying 1.5–2 times in diameter. The second process is the mitotic reproduction of the gonies, their entry into meiosis, and subsequent resorption at the stage of pachytene and early diplotene. The mitotic activity of the gonies is minimal in females of the pink salmon, and, in fact, it is not detected in the fish caught in the coast. In females of other species, a decrease in both mitotic activity and initiation of new meiotic cycles does not occur during the entire period of their habitat in fresh water.

**Key words:** pink salmon, chum salmon, coho salmon, sockeye salmon, oocytes, fecundity, cherry salmon, chinook salmon, ovaries

## ВВЕДЕНИЕ

Хорошо известно, что у самок моноциклических тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* устанавливается тесная связь между величинами потенциальной плодовитости в раннем возрасте, под которой понимается максимальная численность ооцитов периода превителлогенеза и абсолютной индивидуальной плодовитости у производителей (Персов [Persov] 1963; Иванов [Ivanov] 1983). Это объясняется тем, что у тихоокеанских лососей очень рано прекращает пополняться фонд ооцитов и в дальнейшем наблюдается только его сокращение (Персов [Persov] 1975).

Однако в последние годы продолжалось, в том числе и нами, исследование гаметогенеза молоди тихоокеанских лососей в связи с анализом разных вопросов, таких как дифференцировка и инверсия пола (Зеленников и Федоров [Zelennikov and Fedorov] 2005; Зеленников и Юрчак [Zelennikov and Yurchak] 2019), возраст полового созревания (Коломыцев и др. [Kolomysev et al.] 2018), темп роста ооцитов (Мосягина и Зеленников [Mosyagina and Zelennikov] 2006) и другие. В ходе этих работ были получены новые сведения по организации как самих ооцитов у самок тихоокеанских лососей в раннем возрасте, так и структуры их фонда, которые позволили усомниться в установленных ранее закономерностях формирования у них потенциальной плодовитости, например, в том, что увеличение фонда ооцитов периода превителлогенеза у рыб продолжается после их выхода в море (Грачев [Grachev] 1971).

С учетом появившихся сомнений была организована специальная работа, цель которой проанализировать развитие фонда ооцитов периода превителлогенеза, впервые используя для этого самок всех шести видов тихоокеанских лососей разного возраста.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Молодь, использованная в данной работе, была взята на рыбоводных заводах и отловлена в естественных водоемах в разные годы, разными специалистами и при выполнении разных исследовательских проектов. Рыб фиксировали на Курильском и Рейдовом заводах, из реки

Курилка, озера Сопочное, Курильского залива (о. Итуруп, Сахалинская область), на Охотском заводе, из рек Ударница и Быстрая (о. Сахалин, Сахалинская область), на Малкинском заводе, из реки Большая и озера Курильское (Камчатский край). Во всех случаях рыб отлавливали одновременно, предварительно усыпляли и фиксировали целиком в жидкостях Буэна или Серра. Для данной работы рыб из экспедиционных сборов отобрали так, чтобы добиться максимально возможного видового, возрастного и размерного разнообразия.

В ходе работы яичники у всех рыб препарировали и обрабатывали гистологически по традиционной методике (Микодина и др. [Mikodina et al.] 2009). От каждой особи готовили по 80–120 серийных поперечных срезов обеих гонад, которые окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну. Всего таким образом обработали яичники 309 рыб. Оценивали состояние ооцитов и структуру их фонда. У каждой самки на трёх срезах обеих гонад, взятых с промежутком в 10 серийных срезов в возрасте 0+, и 20 серийных срезов в возрасте 1 и 2+, подсчитывали число половых клеток всех периодов развития, а также измеряли диаметр 10 наиболее крупных ооцитов в каждой из гонад. Поскольку ооциты имеют овальную форму, за диаметр принимали полусумму длинной и короткой осей.

Полученные данные обрабатывали статистически. Достоверность различий средних показателей определяли с использованием t-критерия Стьюдента. Тесноту связи между показателем потенциальной и величиной абсолютной (рабочей) плодовитостью оценивали с помощью коэффициента парной корреляции Пирсона.

**Методика исследования ооцитов периода превителлогенеза. Вопросы терминологии.** Объективной трудностью при исследовании превителлогенных ооцитов является их структурная неразделенность, хотя попытки систематизировать ооциты этого периода, делали неоднократно. Наиболее известным является подразделение этих ооцитов на 5 ступеней по наличию и форме в цитоплазме темно-окрашенных элементов циркумнуклеарного комплекса (Персов [Persov] 1975). Подразделение превителлогенных ооцитов на ступени не только используется по настоящее время (Городовская и Сушкевич [Gorodovskaya and Sushkevich] 2016),

но и для конкретных видов, обитающих из года в год в сходных условиях, имеет практическое применение, позволяя прогнозировать возраст наступления полового созревания (Иевлева [Ievleva] 1985; Мурза и Христофоров [Murza and Christoforov] 1991; Журавлева и др. [Zhuravleva et al.] 2005).

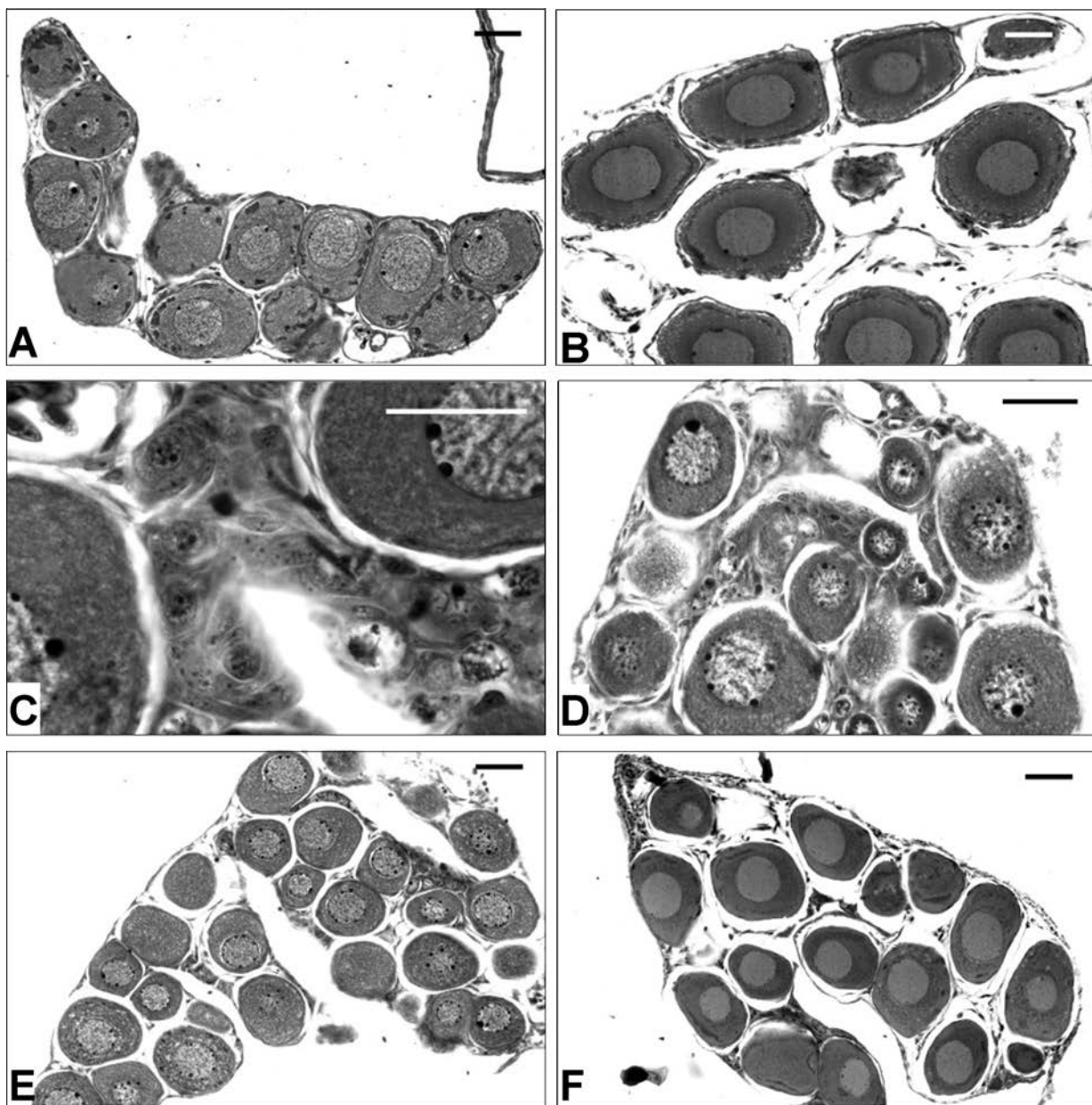
Вместе с тем, анализируя молодь разных видов и к тому же взятых из разных мест обитания, мы вынуждены отказаться от подразделения этих ооцитов на ступени, руководствуясь следующими соображениями. Во-первых, у разных рыб в тех или иных условиях форма темноокрашенных элементов циркумнуклеарного комплекса значительно варьирует. В связи с этим не удивительно, что рядом специалистов даже одной ленинградской школы ихтиологов была предложена своя схема периодизации ооцитов периода превителлогенеза (как синонимы – периода протоплазматического или цитоплазматического роста) с подразделением на 4 ступени (Мурза и Христофоров [Murza and Christoforov] 1991), 3 ступени с подразделами (Кузнецов и др. [Kuznetsov et al.] 1997) или на 5 фаз (Алешин [Aleshin] 1987). Во-вторых, хорошо известно, что темноокрашенные элементы являются свидетельством низкой синтетической активности ооцитов (Кондратьев [Kondrat'ev] 1977). Именно поэтому, выращивая рыб при высокой температуре, мы зачастую вообще не видели элементов циркумнуклеарного комплекса в цитоплазме клеток (Зеленников [Zelennikov] 1999; Зеленников и Голод [Zelennikov and Golod] 2019), а ооциты у молоди с относительно «холодноводных» и «тепловодных» заводов могли иметь разный морфологический облик (Коломыцев и др. [Kolomysev et al.] 2018).

Отметим также, что в ходе анализа не производили подсчет общей численности ооцитов в гонадах, как это делалось ранее (Персов [Persov] 1963; Иванков [Ivankov] 1983). Определение численности ооцитов таким образом предусматривает экстраполяцию данных и, соответственно, закладывает ошибку, величина которой может быть значительной и для разных видов рыб различной. К тому же в основе такого подсчета лежат конкретные измерения и подсчеты клеток, которые можно сами по себе использовать для сравнения состояния гонад у рыб (Zelennikov 1997; Zelennikov et al. 1999).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Хорошо известно, что формирование единственной генерации ооцитов, характерной для моноциклических тихоокеанских лососей, раньше всех начинается и завершается у наиболее скороспелой горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) (Персов [Persov] 1975). Действительно, уже у мальков перед выпуском с рыбоводного завода при массе в среднем 0.35 г в яичниках присутствуют сходные по размеру и состоянию ооциты (Рис. 1А). Такие же морфологически одинаковые клетки присутствуют в яичниках у рыб, выловленных в Курильском заливе (Рис. 1В). Отметим, что у рыб, пойманных в море, масса тела была в 8 раз, а диаметр ооцитов в 1.5 раза больше, чем у рыб, взятых на заводе (Табл. 1), однако число ооцитов, в среднем приходящихся на один поперечный срез гонады, у тех и других оказалось практически одинаковым. Очевидно, что после выхода в прибрежье пополнения фонда ооцитов периода превителлогенеза не произошло и, вероятно, не могло произойти. Если у молоди в пресной воде очень редко мы еще встречали гонии и их митозы, то у молоди, пойманной в море, половых клеток резервного фонда не обнаружили (Табл. 1).

У молоди кеты *O. keta* (Walbaum, 1792), в отличие от горбуши, половые клетки резервного фонда – гонии и ооциты периода ранней профазы мейоза, или мейоциты (Рис. 1С) присутствовали в яичниках всех особей. Анализируя поперечные срезы яичников у самой большой группы рыб из озера Сопочного (19 шт. массой от 0.7 до 2.1 г) мы выявили два различных варианта состояния фонда превителлогенных ооцитов. У одних особей в гонадах присутствовали клетки разного размера от самого начала превителлогенного роста диаметром 20–30 мкм до ооцитов диаметром 60–70 мкм (Рис. 1Д). Представлялось очевидным, что у этих рыб только формировался унитарный фонд ооцитов, и в ходе этого процесса половые клетки переходили к периоду роста неодновременно. У других рыб ооциты также различались по размерам, однако не столь существенно, как в первом варианте (Рис. 1Е). При этом в яичниках при наличии гониев и мейоцитов не встречались наиболее мелкие ооциты периода превителлогенеза. Складывалось впечатление, что формирование единственной



**Рис. 1.** Состояние яичников у молоди горбуши перед выпуском с Курильского ЛРЗ (А), выловленных в Курильском заливе (В), а также кеты, выловленной в озере Сопочное (С, D, E) и Курильском заливе (F). В гонадах можно видеть гонии и мейоциты (С), а также разную степень разнокачественности фонда ооцитов периода превителлогенеза. Масштабная линейка = 0.05 мм.

**Fig. 1.** Ovarian condition in juvenile pink salmon before being released from the Kurilsky fish farm (A), caught in the Kuril Gulf (B), as well as chum salmon caught in the Sopochnoe Lake (C, D, E) and the Kuril Gulf (F). In gonads, one can see gonies and meiotic oocytes (C), as well as varying degrees of different quality of the previtellogenetic oocyte fund. Scale bar = 0.05 mm.

генерации у этих рыб завершилось, и пополнение ее численности за счет новых мейотических циклов не осуществлялось.

Следующие две группы рыб были выловлены в один день, но одна из них – в Курильском заливе, а другая – в реке Курилка, в том месте,

Таблица 1. Состояние яичников у молоди тихоокеанских лососей.  
Table 1. Ovarian condition in juvenile Pacific salmon.

| Вид /<br>Species                | Место вылова /<br>Place of catch | Дата вылова /<br>Date of catch | Возраст /<br>Age | Число рыб /<br>Number of fish | Масса рыб,<br>г /<br>Weight of fish,<br>g | Длина рыб, L<br>мм /<br>Length of fish,<br>L, mm | Масса<br>гонад, мг /<br>Weight of<br>gonads, mg | Ооциты периода<br>превителлогенеза /<br>Previtellogenic oocytes |             | Диаметр<br>ооцитов,<br>мкм /<br>Oocyte<br>diameter, μ |
|---------------------------------|----------------------------------|--------------------------------|------------------|-------------------------------|-------------------------------------------|--------------------------------------------------|-------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|-------------|-------------------------------------------------------|
|                                 |                                  |                                |                  |                               |                                           |                                                  |                                                 | n                                                               | %           |                                                       |
| Горбуша<br><i>O. gorbuscha</i>  | Курильский завод <sup>1</sup>    | 10.06.10                       | 0+               | 9                             | 0.35 ± 0.04                               | 39.6 ± 1.4                                       | –                                               | 10.9 ± 0.5                                                      | 98.2 ± 1.4  | 115.5 ± 1.7                                           |
|                                 | залив Курильский <sup>2</sup>    | 16.07.10                       | 0+               | 8                             | 2.85 ± 0.16                               | 71.1 ± 1.2                                       | –                                               | 12.2 ± 0.9                                                      | 100         | 177.3 ± 7.9                                           |
| Кета<br><i>O. keta</i>          | озеро Сопочное <sup>3</sup>      | 19.07.10                       | 0+               | 19                            | 1.42 ± 1.01                               | 46.5 ± 1.5                                       | –                                               | 10.7 ± 0.8                                                      | 70.1 ± 4.7  | 53.6 ± 3.2                                            |
|                                 | река Курилка <sup>4</sup>        | 16.07.10                       | 0+               | 16                            | 1.23 ± 0.84                               | 51.2 ± 1.0                                       | –                                               | 10.6 ± 1.1                                                      | 67.5 ± 5.2  | 78.2 ± 3.5                                            |
|                                 | залив Курильский <sup>2</sup>    | 16.07.10                       | 0+               | 8                             | 3.24 ± 0.29                               | 71.2 ± 1.9                                       | –                                               | 10.6 ± 1.0                                                      | 91.3 ± 3.8  | 108.8 ± 13.1                                          |
|                                 | река Ударница <sup>5</sup>       | 26.06.11                       | 0+               | 10                            | 1.28 ± 0.09                               | 48.9 ± 1.5                                       | –                                               | 14.8 ± 1.2                                                      | 96.2 ± 1.2  | 75.1 ± 1.5                                            |
|                                 | – «–» <sup>5</sup>               | 14.07.11                       | 0+               | 8                             | 1.95 ± 0.20                               | 60.0 ± 2.1                                       | –                                               | 14.0 ± 1.0                                                      | 86.5 ± 1.7  | 84.9 ± 3.8                                            |
| Нерка<br><i>O. nerka</i>        | озеро Сопочное <sup>3</sup>      | 19.07.10                       | 0+               | 15                            | 1.42 ± 0.11                               | 50.4 ± 1.2                                       | –                                               | 15.6 ± 1.9                                                      | 69.6 ± 4.6  | 68.0 ± 1.8                                            |
|                                 | – «–» <sup>3</sup>               | 19.07.10                       | 1+               | 21                            | 13.70 ± 0.79                              | 104.7 ± 2.8                                      | 19.6 ± 1.2                                      | 15.9 ± 0.7                                                      | 79.5 ± 2.2  | 135.8 ± 3.8                                           |
| Кижуч<br><i>O. kisutch</i>      | озеро Курильское <sup>6</sup>    | 24.06.03                       | 2+               | 36                            | 6.51 ± 0.32                               | 90.7 ± 1.4                                       | 22.7 ± 1.1                                      | 28.5 ± 1.1                                                      | 86.8 ± 1.7  | 137.5 ± 2.0                                           |
|                                 | Охотский завод <sup>7</sup>      | 08.06.99                       | 0+               | 15                            | 2.48 ± 0.33                               | 56.0 ± 3.9                                       | –                                               | 41.4 ± 3.9                                                      | 69.1 ± 5.7  | 109.9 ± 4.7                                           |
|                                 | – «–» <sup>7</sup>               | 08.06.99                       | 1+               | 18                            | 12.17 ± 1.02                              | 107.3 ± 3.2                                      | 70.1 ± 5.0                                      | 27.6 ± 1.5                                                      | 88.0 ± 2.0  | 228.4 ± 6.0                                           |
|                                 | озеро Сопочное <sup>3</sup>      | 19.07.10                       | 1+               | 4                             | 18.15 ± 2.19                              | 107.2 ± 1.1                                      | 60.5 ± 4.2                                      | 23.4 ± 2.8                                                      | 78.9 ± 12.1 | 193.9 ± 3.5                                           |
| Сима<br><i>O. masou</i>         | – «–» <sup>3</sup>               | 19.07.10                       | 2+               | 3                             | 31.50 ± 5.73                              | 135.3 ± 2.3                                      | 105.7 ± 22.2                                    | 24.1 ± 8.3                                                      | 68.1 ± 11.3 | 208.1 ± 11.1                                          |
|                                 | Рейдовый завод <sup>8</sup>      | 10.07.04                       | 0+               | 6                             | 2.18 ± 0.10                               | 56.7 ± 0.7                                       | –                                               | 20.1 ± 0.2                                                      | 82.0 ± 5.8  | 106.5 ± 3.4                                           |
|                                 | – «–» <sup>8</sup>               | 10.07.04                       | 1+               | 34                            | 10.87 ± 0.22                              | 102.3 ± 2.2                                      | 27.8 ± 1.4                                      | 16.7 ± 0.8                                                      | 75.1 ± 3.6  | 232.4 ± 3.3                                           |
|                                 | река Быстрая <sup>9</sup>        | 05.06.98                       | 1+               | 30                            | 18.22 ± 2.25                              | 109.8 ± 4.8                                      | 42.7 ± 5.6                                      | 15.7 ± 0.9                                                      | 87.3 ± 3.4  | 264.4 ± 11.3                                          |
| Чавыча<br><i>O. tshawytscha</i> | Малкинский ЛРЗ <sup>10</sup>     | 09.06.03                       | 0+               | 10                            | 8.91 ± 0.45                               | 88.5 ± 1.2                                       | 11.4 ± 0.7                                      | 35.3 ± 2.2                                                      | 93.3 ± 3.1  | 97.9 ± 2.2                                            |
|                                 | река Большая <sup>11</sup>       | 08.06.03                       | 1+               | 10                            | 8.18 ± 0.51                               | 90.7 ± 2.1                                       | 30.9 ± 2.9                                      | 43.8 ± 2.9                                                      | 88.2 ± 4.4  | 143.5 ± 2.4                                           |

Примечание/Note: 1 – Kurilsky fish farm, 2 – Kurilsky Bay 3 – Sopotchnoe Lake 4 – Kurilka River 5 – Udarnitsa River 6 – Kurilskoye Lake 7 – Okhotsky fish farm 9 – Bystraya River 10 – Malkinsky fish farm 11 – Bolshaya River.

куда около месяца назад завершился выпуск молоди с Курильского завода. Молодь, пойманная в море, в среднем была в 2.5 раза крупнее и имела значительно ( $p < 0.01$ ) более крупные ооциты, чем молодь, пойманная в реке (Табл. 1). Вместе с тем число ооцитов периода превителлогенеза в среднем на поперечный срез у тех и других оказалось одинаковым – по 10.6 клетки. У каждой из исследованных самок в яичниках уже была сформирована генерация сходных по размеру и внешнему облику превителлогенных ооцитов (Рис. 1F).

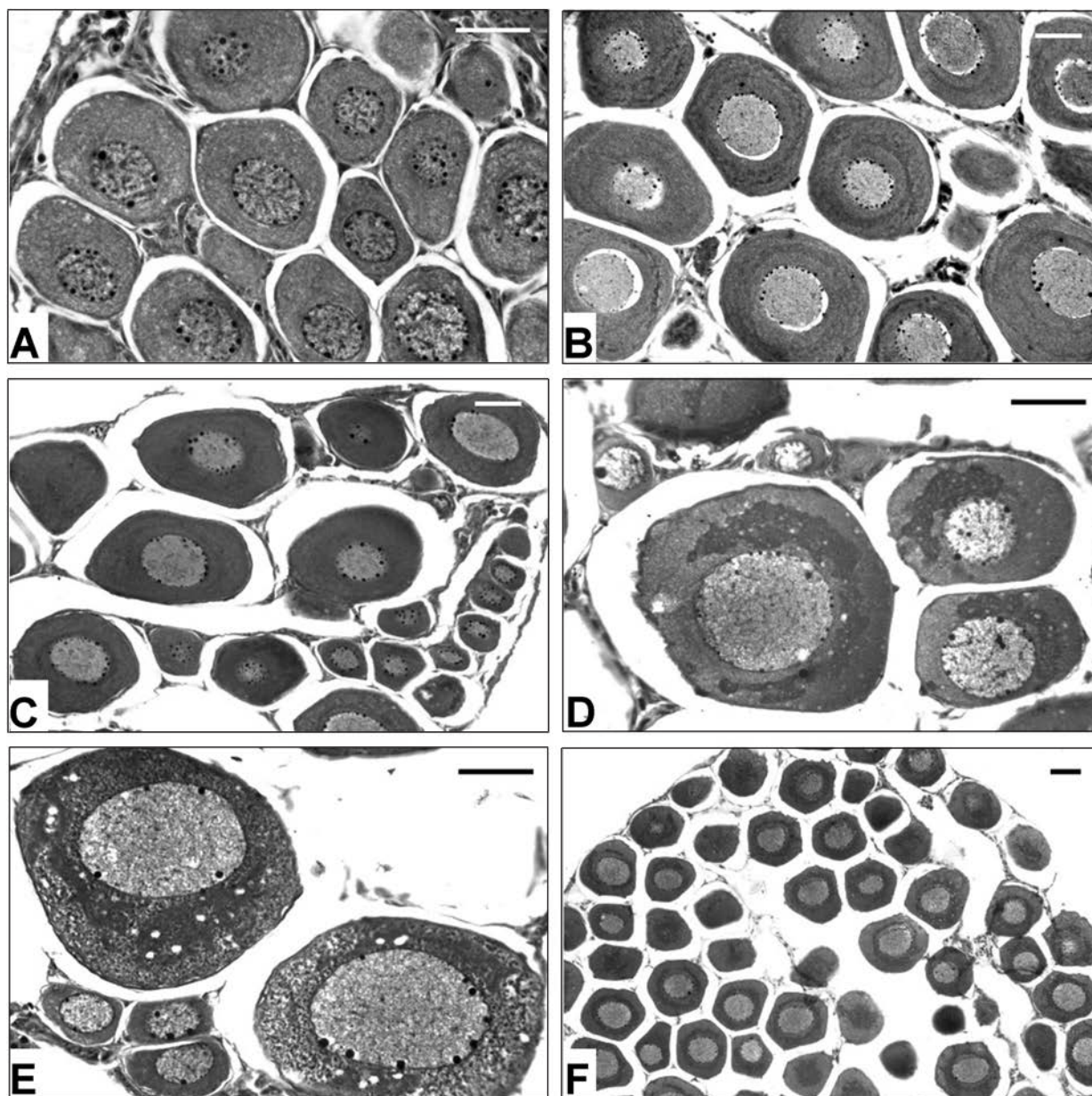
В реке Ударница самок кеты также выловили в месте их выпуска с Охотского завода через 2 и 4.5 недели после того, как выпуск заводских рыб был завершен. У рыб, пойманных позднее, была достоверно больше масса тела ( $p < 0.01$ ) и диаметр ооцитов ( $p < 0.05$ ). Однако число превителлогенных ооцитов в среднем на поперечный срез было практически одинаковым, при этом число клеток резервного фонда у рыб, пойманных позднее, оказалось даже больше ( $p < 0.05$ ; Табл. 1).

У молоди нерки *O. nerka* (Walbaum, 1792) как лосося с длительным периодом речного развития исследовали состояние яичников у рыб разного возраста. У всех 72 исследованных самок в гонадах присутствовали многочисленные гонии и ооциты периода ранней профазы мейоз, при этом наиболее многочисленными, как и ожидалось, они были у рыб в возрасте 0+. Вместе с тем ни у одной из 15 самок этого возраста, выловленных в озере Сопочное, не выявили пополнения генерации ооцитов периода превителлогенеза за счет клеток резервного фонда. Гонии делились митотически, вступали в мейоз, достигали периода превителлогенеза и подвергались резорбции. Об этом свидетельствовали и многочисленные пикноморфные ядра на месте резорбции клеток, и тот факт, что в гонадах отсутствовали превителлогенные ооциты начального периода роста диаметром 20–40 мкм (Рис. 2A).

У молоди в возрасте 1+ были выявлены два различных состояния фонда ооцитов периода превителлогенеза. У одних рыб все ооциты были сходного размера, различаясь не более чем в 1.5–2 раза (рис. 2B). У других они были представлены двумя генерациями около 40–50 и 130–150 мкм (Рис. 2C). Особо отметим, что в гонадах продолжались как митотическое

размножение гониев, так и инициация новых мейотических циклов. В гонадах присутствовали ооциты и самого начала периода превителлогенеза диаметром около 20 мкм. Однако два обстоятельства позволяют сделать вывод, что у молоди нерки в возрасте 1+ пополнения фонда превителлогенных ооцитов не происходило. Во-первых, в гонадах фактически отсутствовали ооциты диаметром 30–50 мкм. Во-вторых, общее число ооцитов периода превителлогенеза в среднем на один поперечный срез у рыб в возрасте 0+ и 1+ оказалось практически одинаковым – 15.6 и 15.9 (Табл. 1), хотя при подсчете учитывали все клетки, в том числе и ооциты самого начала превителлогенного роста, которые, по нашему мнению, будут подвергнуты резорбции. Подобную ситуацию мы выявили, обследуя молодь нерки крупнейшей азиатской популяции – озера Курильское в возрасте 2+ непосредственно перед миграцией в море. Предварительный анализ состояния гонад позволял выявить у всех самок одну генерацию ооцитов периода превителлогенеза; диаметр клеток, составляющих эту генерацию, различался в 1.5–2 раза. Эту картину наглядно можно представить, просматривая срезы гонад при малом увеличении (Рис. 2D). Более тщательный анализ яичников позволил обнаружить у каждой особи гонии, мейоциты и ооциты самого начала превителлогенного роста (Рис. 2E). Однако даже анализ не менее 100 серийных срезов яичников не позволил выявить у каждой особи ооциты диаметром от 40 до 70 мкм, т.е. клетки промежуточного размера между ооцитами мелкой и средней размерных групп. Единичные клетки такого диаметра (Рис. 2F) были выявлены у 6 из 36 исследованных самок. Крайняя редкость их встречаемости не позволяет заключить, что у самок нерки в возрасте 2+ между ооцитами начала превителлогенного роста и ооцитами старшей генерации есть генерация клеток переходного состояния.

Наиболее наглядно процессы, происходящие в яичниках у молоди тихоокеанских лососей, удалось проследить у самок кижуча *O. kisutch* (Walbaum, 1792), поскольку у рыб этого вида в соответствии с увеличением абсолютной плодовитости заметно увеличилась и численность ооцитов периода превителлогенеза, и численность клеток резервного фонда. Многочис-

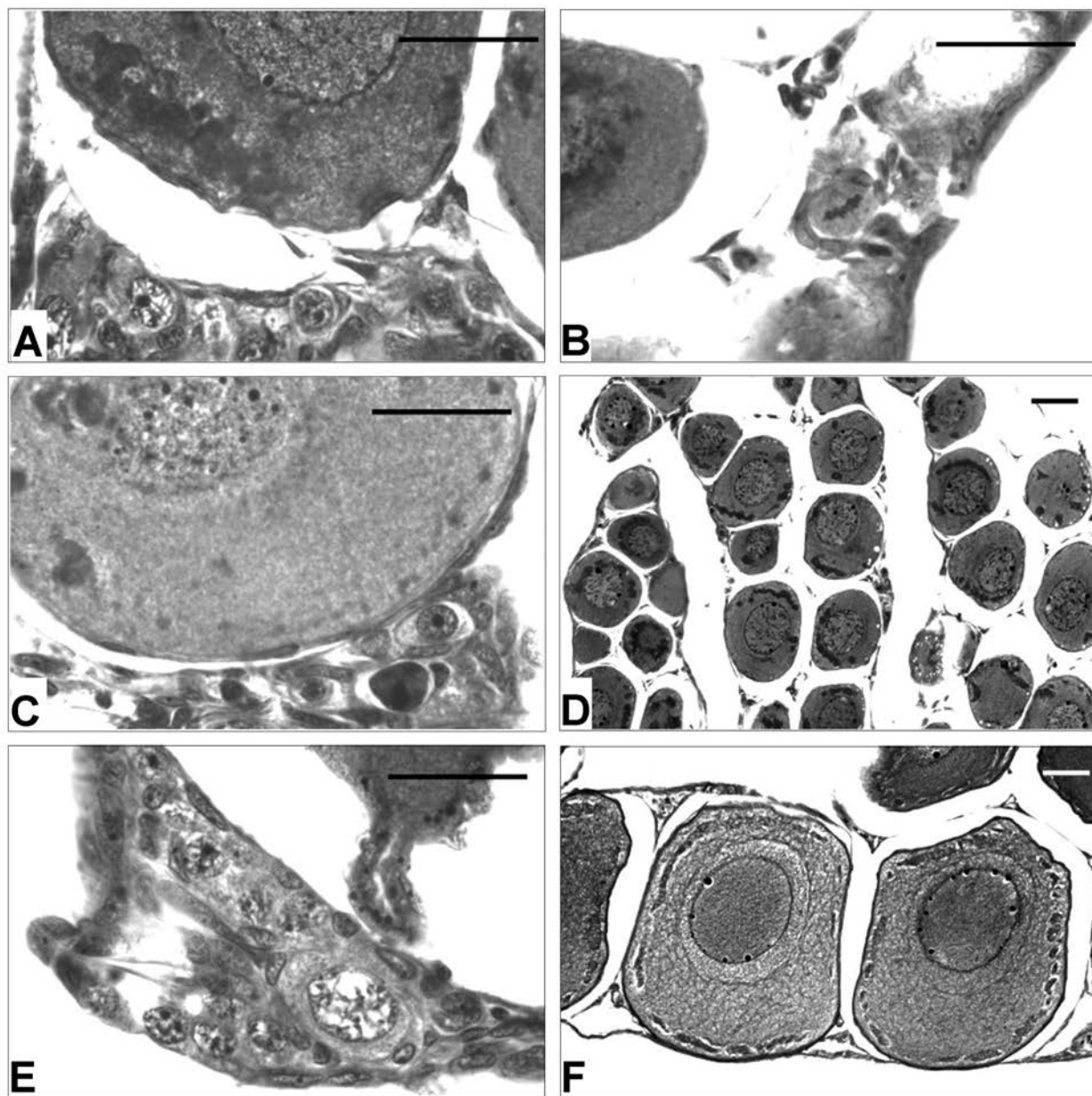


**Рис. 2.** Состояние яичников у молоди нерки, пойманной в возрасте 0+ (A) и 1+ (B, C) в озере Сопочное и в возрасте 2+ (D, E, F) в озере Курильское. Можно видеть синхронное развитие превителлогенных ооцитов (A, B, D), а также клетки этого периода разного размера (C, E, F). Пояснение в тексте. Масштабная линейка = 0.05 мм.

**Fig. 2.** Ovarian condition in young sockeye salmon caught at the age of 0+ (A) and 1+ (B, C) in the Sopochnoe Lake and at the age of 2+ (D, E, F) in the Kurilskoye Lake. You can see the synchronous development of previtellogenic oocytes (A, B, D), as well as cells of this period of different sizes (C, E, F). See text for explanation. Scale bar = 0.05 mm.

ленные гонии (Рис. 3А) продолжали делиться митотически (Рис. 3В), вступали в мейоз и в состоянии пахитены или начала превителлогенеза подвергались резорбции, о которой свидетельствовали многочисленные пикноморфные

ядра – уплотненные и интенсивно окрашенные гематоксилиновым лаком (Рис. 3С). При этом ооциты периода превителлогенеза, как и у других видов, представляли собой генерацию сходных по размеру клеток (Рис. 3Д). У рыб в



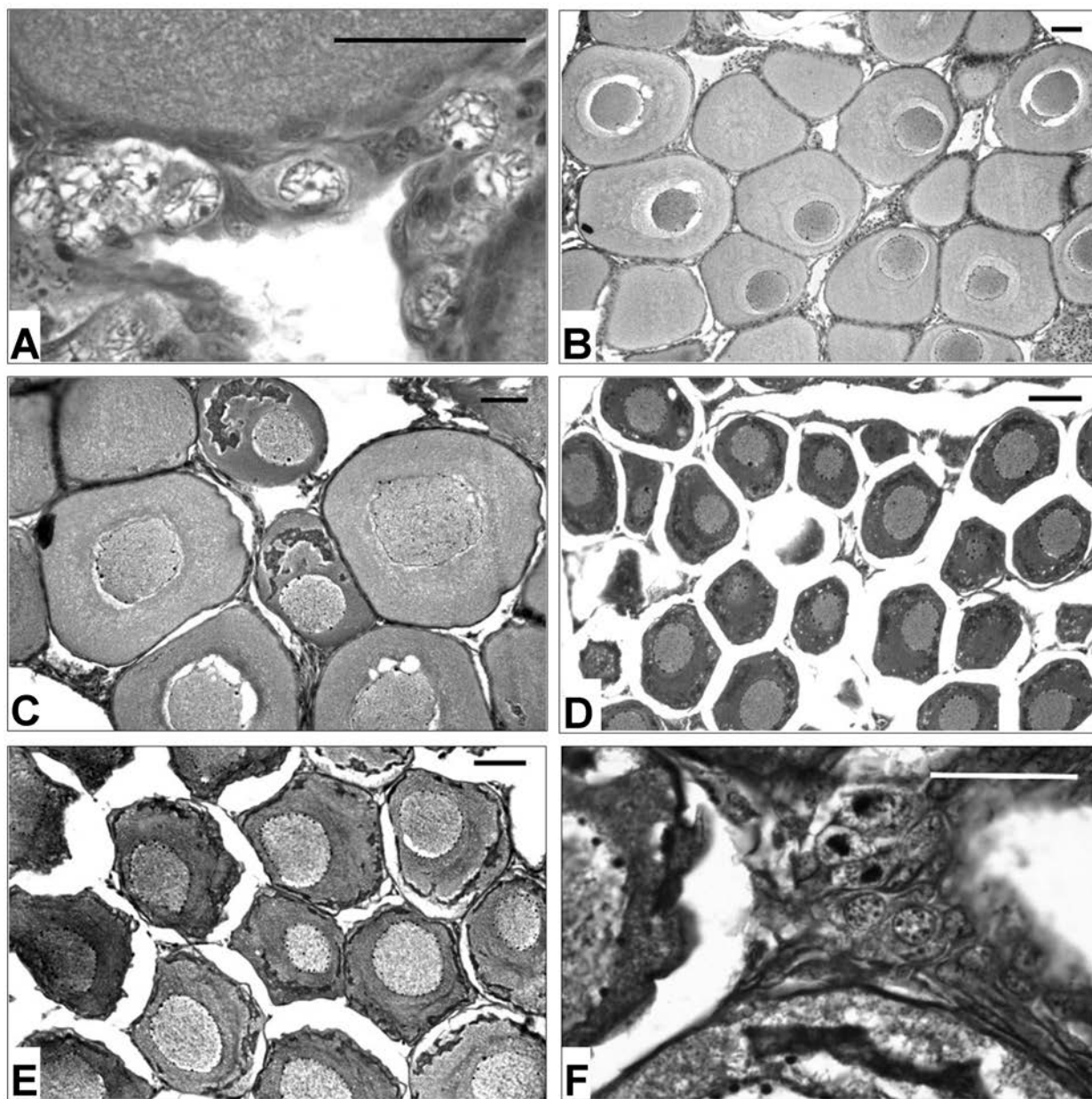
**Рис. 3.** Состояние яичников у молоди кижуча на Охотском ЛРЗ в возрасте 0+ (A, B, C, D) и 1+ (E, F). Можно видеть гонии (A, E), их митозы (B) и резорбцию (C), а также характерное состояние ооцитов периода превителлогенеза (D, F), представленное при одном увеличении. Масштабная линейка = 0.05 мм.

**Fig. 3.** Ovarian condition in juvenile coho salmon in the Okhotsky fish farm at the age of 0+ (A, B, C, D) and 1+ (E, F). One can see gonias (A, E), their mitoses (B), and resorption (C), as well as the characteristic state of previtellogenic oocytes (D, F), presented at one increase. Scale bar = 0.05 mm.

возрасте 1+ наблюдали точно такие же процессы, как и у самок в возрасте 0+: с одной стороны, размножение гониев, их вступление в мейоз (Рис. 3Е) и последующая резорбция; с другой

стороны, рост и развитие ооцитов периода превителлогенеза старшей генерации (Рис. 3F).

У молоди симы *O. masou* (Brevoort, 1856) в любом возрасте также присутствовали гонии,



**Рис. 4.** Состояние яичников у молоди симы в возрасте 1+, пойманной в реке Быстрая (А, В, С), и у молоди чавычи в возрасте 0+ перед выпуском с Малкинского завода (D) и 1+, пойманной в реке Большая (Е, F). Можно видеть гонии (F) и мейоциты (А, F), а также характерное состояние ооцитов периода превителлогенеза. Пояснение в тексте. Масштабная линейка = 0.05 мм.

**Fig. 4.** Ovarian condition in juvenile masu salmon aged 1+ caught in the Bystraya River (A, B, C), and juvenile chinook salmon aged 0+ before being released from the Malkinsky fish farm (D) and 1+ caught in the Bolshaya River (E, F). One can see gonias (F) and meiotic oocytes (A, F), as well as the characteristic state of previtellogenic oocytes. See text for explanation. Scale bar = 0.05 mm.

мейоциты и ооциты начала периода превителлогенеза (Рис. 4А). При этом фонд превителлогенных ооцитов в возрасте как 0+, так и 1+ составляли клетки сходного размера и со-

стояния (Рис. 4В). У некоторых рыб различия между ооцитами могли быть несколько более существенными (Рис. 4С). Однако даже такие картины внешне различных ооцитов не позво-

ляют говорить о возможном пополнении фонда превителлогенных ооцитов у сеголеток или двухлеток. Ни у одной из исследованных самок в возрасте 1+ не удалось обнаружить генерацию превителлогенных ооцитов диаметром от 40 до 70 мкм.

Малкинский рыболовный завод – единственный, на котором в России воспроизводят молодь чавычи *O. tshawytscha* (Walbaum, 1792) – является абсолютно уникальным рыболовным предприятием. Рыб здесь выращивают с использованием геотермальных вод при температуре в зимние месяцы не ниже 7.5°C, в результате чего молодь смолтифицируется в мае–июне первого года выращивания и при выпуске достигает такой же массы, при которой совершает катадромную миграцию молодь чавычи от естественного нереста в возрасте 1+.

Молодь, взятая перед выпуском с завода в возрасте 0+, была даже несколько крупнее, чем молодь в возрасте 1+, выловленная в реке Большая (Табл. 1). Несмотря на одинаковую массу тела, состояние гонад у рыб двух групп принципиально различалось (Рис. 4D, E). У молоди от естественного нереста были в три раза крупнее гонады, более многочисленные ( $p < 0.01$ ) и крупные ооциты ( $p < 0.01$ ). При этом у всех рыб сохранялись гонии и мейоциты (Рис. 4 F), а их доля у самок двухлетнего возраста была не меньше, чем у самок первого года жизни (Табл. 1).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Обобщая полученные данные, мы можем заключить, что по состоянию гонад и динамике формирования потенциальной плодовитости из общего ряда видов несколько отличается горбуша. Во-первых, у самок этого вида меньше всех ооцитов периода превителлогенеза, что соответствует ее меньшей плодовитости. Во-вторых, клетки единственной генерации превителлогенных ооцитов развиваются наиболее синхронно, а митотическая активность гониев быстро затухает. И наконец, в-третьих, у горбуши самая высокая скорость роста ооцитов, что соответствует ее более быстрому половому созреванию. Достаточно отметить, что у молоди горбуши при выпуске с Курильского завода и у молоди кеты, выловленной в Курильском заливе, диаметр ооцитов был практически одинаков-

вым, несмотря на то, что молодь кеты была в 10 раз крупнее.

У молоди остальных пяти видов рыб (причем всех возрастных групп) состояние гонад в интересующих нас аспектах было практически одинаковым. У всех рыб в гонадах присутствовали гонии, ооциты периода ранней профазы мейоза и периода превителлогенеза. При этом только у некоторых самок кеты, выловленных в озере Сопочное, мы выявили превителлогенные ооциты на разных этапах развития. Ясно, что уже у кеты и других видов ооциты переходят к превителлогенному росту менее синхронно, чем у горбуши, и в какой-то момент можно наблюдать эти клетки разного размера. Однако после того, как число клеток достигает определенной величины (например, у кеты от 7–8 до 15–17 клеток в среднем на поперечный срез яичника), в гонадах проявляются два процесса, внешне не связанных друг с другом.

С одной стороны, гонии, присутствующие в гонадах в большем или меньшем количестве, но абсолютно у всех исследованных рыб, продолжают размножаться митотически, вступают в мейоз и в состоянии мейоцитов и ооцитов самого начала периода превителлогенеза подвергаются резорбции. При этом с возрастом в пресной воде мы не наблюдаем затухания митотической активности. Казалось бы, у нерки в возрасте 0, 1 и 2+ доля ооцитов периода превителлогенеза закономерно увеличивается, а, соответственно, доля гониев и мейоцитов уменьшается, однако у сима, кижуча и чавычи мы этой закономерности не видим. Очевидно, что прекращение размножения гониев произойдет у самок всех видов уже в морской воде; ведь у производителей, заходящих на нерест, эти клетки в яичниках уже не встречаются (Христофоров [Christoforov] 1986).

Второй процесс – это рост и развитие ооцитов периода превителлогенеза старшей и фактически единственной функциональной генерации половых клеток. Пополнение этой генерации за счет фонда мейоцитов заканчивается уже в возрасте 0+. Ни у одной из исследованных особей всех видов мы не встретили в заметном количестве превителлогенные ооциты начальных этапов развития крупнее 25–35 мкм. У большинства рыб такие клетки в гонадах полностью отсутствовали. К тому же число превителлоген-

ных ооцитов в среднем на срез у рыб в возраст 1+ было либо таким же, либо меньше, чем у рыб в возрасте 0+.

Казалось бы, этому заключению противоречат некоторые факты. Так, у молоди нерки в возрасте 2+ число ооцитов периода превителлогенеза, приходящихся на один срез, значительно больше, чем у рыб в возрасте 1+. Больше ооцитов и у самок чавычи в возрасте 1+ по сравнению с их числом у рыб в возрасте 0+. Однако сведения, имеющиеся в литературе, позволяют объяснить эти факты с позиции изменения величины абсолютной плодовитости у рыб разных популяций, не связывая их с увеличением потенциальной плодовитости в онтогенезе самок тихоокеанских лососей.

Абсолютная плодовитость – это едва ли не самый изученный показатель в репродуктивной биологии у промысловых рыб. Выбирая данные по плодовитости, мы учли, что она различается у рыб разных популяций (Бугаев [Bugaev] 2011), широко варьирует из года в год и к тому же может направленно изменяться со временем (Каев и Каева [Kaev and Kaeva] 1986), поэтому мы взяли данные по абсолютной плодовитости только для тех популяций, из которых исследовали молодь. Величина абсолютной плодовитости в среднем составила у горбуши – 1214 (наши данные), у кеты – 2001 (наши данные), у симы – 2209 (рабочая плодовитость, наши данные), у нерки озера Сопочное – 2500 (отчет ВНИРО, неопубликованные данные) и озера Курильское – 3730 (Бугаев [Bugaev] 2011), кижуча – 5186 (Любаев [Lyubaev] 2002), чавычи – 7783 (рабочая плодовитость, наши данные). Если по данным Табл. 1 найти среднее арифметическое числа превителлогенных ооцитов, приходящихся на один срез, и сопоставить с величиной абсолютной (рабочей) плодовитости, то мы получим практически прямую зависимость ( $y = 216.31x - 1182.6$ ;  $r = 0.955$ ). Такая связь между числом ооцитов, приходящихся на один поперечный срез яичников, и величиной абсолютной плодовитости позволяет анализировать изменение этого показателя, но уже в пределах каждого вида. И различия в числе ооцитов, подсчитанных нами, полностью соответствуют тому, что абсолютная плодовитость нерки озера Курильское (Бугаев [Bugaev] 2011) на 33% больше, чем у рыб из озера Сопочное, а снижение величины абсолютной

плодовитости у чавычи на Малкинском ЛРЗ объясняется ускоренным выращиванием молоди при применении геотермальных вод (Попова и Чебанов [Popova and Chebanov] 2004).

Особенностями биологии, а именно – разной продолжительностью периода морского нагула, можно объяснить и выраженную разнокачественность в состоянии фонда ооцитов у самок нерки, фактически две генерации этих клеток, выявленные у отдельных особей. В отличие от этого самки симы и кижуча в Сахалинской области (за редким исключением) проводят в море один год (Смирнов [Smirnov] 1975), и в их гонадах выраженной разнокачественности в состоянии фонда превителлогенных ооцитов не выявили.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По совокупности полученных фактов и высказанных соображений мы можем заключить, что формирование старшей и фактически единственной функциональной генерации половых клеток, состоящей из ооцитов периода превителлогенеза, у самок тихоокеанских лососей завершается в возрасте 0+ при массе около 0.2–0.3 г горбуши и 1–2 г у самок остальных видов. Во всех случаях период формирования этой генерации завершается в период обитания рыб в пресной воде. Причина, по которой у самок моноциклических лососей длительное время сохраняется размножение гониев, не понятна. Можно предположить, что этот процесс является атавистическим и указывает на изначальную полициклию этих рыб. Однако после того, как генерация превителлогенных ооцитов достигает определенной численности, ее пополнение за счет продолжающихся размножаться гониев и инициирования новых мейотических циклов не происходит. Об этом свидетельствуют два обстоятельства: во-первых, отсутствие генерации ооцитов, которые могли бы занять промежуточное положение между ооцитами начала превителлогенного роста и ооцитами старшей генерации; во-вторых, тот факт, что с возрастом увеличения численности ооцитов периода превителлогенеза не происходит. Это становится особенно очевидно, если проанализировать формирование фонда ооцитов у радужной форели, наиболее близкородственного вида для тихоокеанских

лососей из полициклических лососевых (Осинов [Osinov] 2011). Число ооцитов периода превителлогенеза у форели в каждом возрасте увеличивается (Зеленников [Zelennikov] 2003). При этом пополнение их фонда носит волнообразный характер, когда у каждой особи с определенным временным промежутком синхронный рост начинается сразу у группы ооцитов (Зеленников и др. [Zelennikov et al.] 2019).

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность работникам различных учреждений Сахалинского и Камчатского филиалов, а также центрального отделения ФБГНУ ВНИРО, Сахалинского и Камчатского филиалов ФБГУ «Главрыбвод», ЗАО «Гидрострой» В.М. Чупахину, Е.Г. Отставной, В.П. Погодину, С.И. Борзову, Л.В. Миловской, С.С. Макееву, В.Г. Самарскому, В.Я. Любаеву, В.Н. Леману за сбор материалов и помощь в организации экспедиционных работ. Автор также выражает благодарность рецензентам А.Г. Селюкову и В.М. Голоду за работу над рукописью и ценные замечания.

## ЛИТЕРАТУРА

- Alechin S.A. 1987. Early gametogenesis of rainbow trout under various food and temperature conditions. The dissertation on competition of a scientific degree of candidate of biological sciences. Leningrad, 157 p. [In Russian].
- Bugaev V.F. 2011. Asian Sockeye salmon – 2 (biological structure and abundance dynamics of local stocks in the late XX–early XXI century) Kamchatpress, Petropavlovsk-Kamchatsky, 380 p. [In Russian].
- Christoforov O.L. 1986. The state of gonads in autumn in the coho salmon – an object of factory reproduction in the Tym River basin (Sev. Sakhalin). *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, 154: 99–107. [In Russian].
- Grachev L.E. 1971. Variations in the number of oocytes in chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walb.). *Journal of Ichthyology*, 11(4): 686–696. [In Russian].
- Gorodovskaya S.B. and Sushkevich A.S. 2016. The state of the oocytes in the gonads of juvenile Pacific salmon within Kamchatsky Gulf (Pacific Ocean) in summer of 2010 and 2013. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 40: 24–31. [In Russian]. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2016.40.24-31>
- Ivankov V.N. 1983. On causes of variability in the fecundity and the age of sexual maturity in monocyctic fishes with reference to salmon of the genus *Oncorhynchus*. *Journal of Ichthyology*, 23(5): 805–912. [In Russian].
- Ievleva M.Ya. 1985. Estimation of the sexual development rate in sockeye smolts *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae), from the Ozernaya River (Kamchatka) in predicting the age structure of the adult population. *Journal of Ichthyology*, 25(3): 452–458. [In Russian].
- Kaev A.M. and Kaeva B.E. 1986. Variability of fecundity and size of eggs in chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) and pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) due to the size-age structure of the spawning part of the population. *Journal of Ichthyology*, 26(6): 955–964. [In Russian].
- Kolomytsev V.S., Zelennikov O.V. and Lapshina A.E. 2018. The condition of ovaries in hatchery-reared juvenile summer-and fall-run chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792), in Sakhalin Oblast. *Russian Journal of Marine Biology*, 44(1): 36–41. <https://doi.org/10.1134/S1063074018010066>
- Kondratyev A.K. 1977. Functional morphology of previtellogenic oocytes in the Siberian sterlet (*Acipenser ruthenus marsiglii* Brandt) at different periods of its annual biological cycle. *Journal of Ichthyology*, 17(5): 912–921. [In Russian].
- Kuznetsov Yu.K., Mosyagina M.V. and Naseka A.M. 1997. About the formation of the fund of oocytes in mono- and polycyclic salmonids. *Vestnik of Saint Petersburg University. Series 3. Biology*, 3: 8–30. [In Russian].
- Mikodina E.V., Sedova M.A., Chmylevsky D.A., Mikhlin A.E., Pyanova S.V. and Poluektova O.G. 2009. Histology for ichthyologists. Experience and Advice. VNIRO, Moscow, 112 p.
- Mosyagina M.V. and Zelennikov O.V. 2006. On the role of steroid-producing cells in the gonads regulation development of juvenile Pacific salmon. *Journal of Ichthyology*, 46(3): 265–270. <https://doi.org/10.1134/S0032945206030064>
- Murza I.G. and Christoforov O.L. 1991. Estimation of the gonads maturity stages and prediction of the age at sexual maturity in the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and Trout (*Salmo trutta* L.): Methodical instruction. GosNIORCH, Leningrad, 102 p. [In Russian].
- Osinov A.G. 1999. Salmonid fishes of *Salmo*, *Parasalmo* and *Oncorhynchus*: genetic divergence, phylogeny, and classification. *Journal of Ichthyology*, 39(8): 571–587. [In Russian].
- Persov G.M. 1963. «Potential» and «final» fecundity of fish with special reference to humpback salmon introduced to the White and Barents seas. *Journal of Ichthyology*, 3(3): 490–496. [In Russian].
- Persov G.M. 1975. Sex differentiation in fish. Leningrad State University, Leningrad, 148 p. [In Russian].
- Popova T.A. and Chebanov N.A. 2004. A comparative analysis of the morphological and physiological pa-

- rameters of juvenile chinook salmon fish farm and natural reproduction. Materials of the International Scientific Conference. Petrozavodsk, September 6–9, 2004. Petrozavodsk: Institute of Biology, Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences, 110. [In Russian].
- Smirnov A.N. 1975.** Biology, breeding and development of the Pacific salmon. Moscow State University, Moscow, 336 p. [In Russian].
- Zelennikov O.V. 1997.** The effect of acidification on the oogenesis of rainbow trout during sex differentiation. *Journal of Fish Biology*, **50**(1): 18–21.
- Zelennikov O.V. 1999.** Gametogenesis of *Parasalmo mykiss* cultivated in the system with circulating water supply from hatching to sexual maturation at optimum temperature. *Journal of Ichthyology*, **39**(1): 84–92. [In Russian].
- Zelennikov O.V., Mosyagina M.V. and Fedorov K.E. 1999.** Oogenesis inhibition, plasma steroid levels, and morphometric changes in the hypophysis in Russian sturgeon (*Acipenser gueldenstaedti* Brandt) exposed to low environment pH. *Aquatic Toxicology*, **46**(1): 33–42. [https://doi.org/10.1016/S0166-445X\(98\)00113-1](https://doi.org/10.1016/S0166-445X(98)00113-1)
- Zelennikov O.V. 2003.** The effects of water acidification on gametogenesis of the rainbow trout *Parasalmo mykiss*. *Journal of Ichthyology*, **43**(5): 398–410. [In Russian].
- Zelennikov O.V. and Fedorov K.E. 2005.** Early gametogenesis of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* during its natural reproduction in Sakhalin and Iturup islands. *Journal of Ichthyology*, **45**(8): 621–632. [In Russian].
- Zelennikov O.V. and Golod V.M. 2019.** Gametogenesis of rainbow trout *Parasalmo mykiss* cultivated from hatching to sexual maturity at a temperature of approximately 20°C. *Journal of Ichthyology*, **59**(1): 78–89. <https://doi.org/10.1134/S0032945219010181>
- Zelennikov O.V., Kuznetsov Yu.K. and Fedorov K.E. 2019.** Peculiarities of previtellogenic oocytes pool structure and volume establishing in rainbow trout *Parasalmo mykiss*. *Proceedings of VNIRO*, **175**: 76–85. [In Russian].
- Zelennikov O.V. and Yurchak M.I. 2019.** Gametogenesis of the Pacific salmon. 1. The state of gonads in juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, under the conditions of its natural and hatchery reproduction in the Sakhalin oblast. *Journal of Ichthyology*, **59**(6): 966–969. <https://doi.org/10.1134/S003294521906016X>
- Zhuravleva N.G., Pakhomova N.A. and Larina T.M. 2005.** Features of the oogenesis of Atlantic cod. Materials of the international scientific-practical conference. “Science and Education – 2005”. April 6–14 2005. Murmansk: 9–10.

Представлена 17 октября 2019; принята 27 ноября 2019.