

Н. С. СМЕРНОВА-ЗАЛУМИ

ГЕТЕРОХРОНИИ В ООГЕНЕЗЕ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ

(Представлено академиком Б. Л. Астауровым 8 VI 1970)

Различный темп развития отдельных групп ооцитов в яичнике и изменчивость икры и потомства одной самки рыб отмечаются многими исследователями (1-9). С. В. Емельянов (6), рассматривая проблему темпов индивидуального развития в целом, отнес указанный вопрос в раздел гетерохроний в закладке и развитии частей органа, но выразил неудовлетворение таким решением, отмечая крайнее своеобразие данного примера изменения темпа развития. В большинстве известных нам работ авторы, сталкиваясь с этим явлением, ссылаются на В. А. Мейена (1), который причину асинхронности вителлогенеза и последующей разно-размерности икры и потомства видел в неодинаковых условиях питания, созревания и роста отдельных икринок в яичнике в связи с их положением по отношению к кровеносным сосудам. В. А. Мейен также считал, что неодновременный переход ооцитов к трофоплазматическому росту у порционно нерестующих рыб происходит благодаря тому, что у части ооцитов в фазе однослойного фолликула под влиянием экологических условий изменяется темп развития при переходе в следующую фазу (начало вителлогенеза), что сказывается к моменту икрометания неодновременным созреванием всех ооцитов (2).

У байкальского омуля, как и у целого ряда других рыб (8, 11, 18, 20), постепенный переход ооцитов к трофоплазматическому росту и асинхронность их развития на протяжении всего периода вителлогенеза не приводит к порционному икрометанию. Исследования оогенеза этого вида показывают, что различия в темпе развития ооцитов не возникают у него в период перехода к трофоплазматическому росту, а существуют в течение всего оогенеза и обусловлены разновременностью образования отдельных генераций яйцеклеток, с чем связано и положение их по отношению к кровеносным сосудам. Более того, благодаря различным темпам развития, достигается сближение сроков созревания ооцитов, образовавшихся в разное время.

Многие исследователи (8-15) отмечают, что образование ооцитов в яичниках у рыб происходит в течение всей их жизни. У байкальского омуля массовые гониальные митозы с последующим появлением премейотических ооцитов можно наблюдать как у неполовозрелых, так и у нерестовавших особей (рис. 1а, б; 2*). Явление это носит сезонный характер и приурочено к летне-осеннему периоду. Характер пополнения фонда ооцитов и судьбу молодых генераций легче всего проследить в яичниках наиболее поздно созревающей посылской популяции байкальского омуля. На фоне продолжительной (5-7 лет) II стадии зрелость четко выявляются периоды образования новых генераций ооцитов в разных возрастных группах (рис. 3А). При неуклонном увеличении среднего диаметра ооцитов и степени варьирования их размеров (σ) происходят периодические изменения коэффициента вариации (C). Они выражаются в резком его увеличении после волны митозов за счет появления новой генерации ооцитов и последующем снижении в результате роста ооцитов в течение осенне-зимнего периода (рис. 3Б). Следовательно, ежегодно происходит

* Рис. 1, 2, 4 см. на вкл. к стр. 955.

пополнение фонда ооцитов новыми поколениями. Выделение этих поколений по размерам и состоянию ядра и цитоплазмы возможно, но четкое их разграничение затруднительно даже в яичниках молодых самок. Причиной этому несколько. Во-первых, из-за довольно большой продолжительности периода размножения гоний в течение летне-осеннего сезона и неодновременности появления премеитических ооцитов, размеры яйцеклеток внутри молодых поколений сильно варьируют. В то же время, резко выделяющиеся размерами и структурой в момент своего образования младшие поколения яйцеклеток постепенно догоняют более старшие и со-

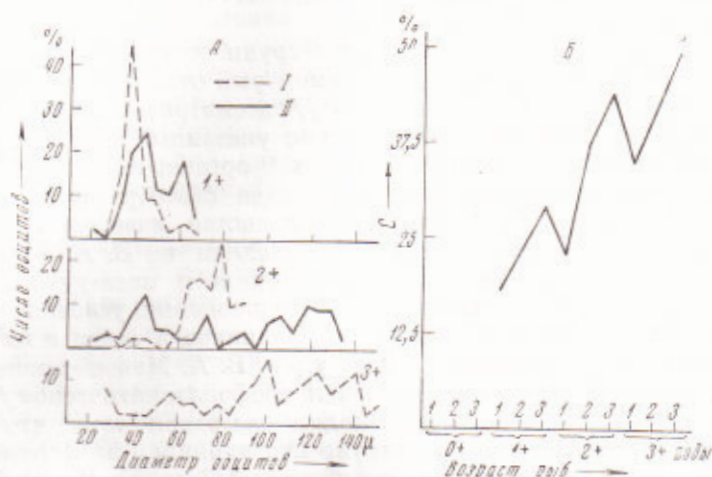


Рис. 3. Размерная характеристика ооцитов в яичниках самок полярского омуля. А — распределение ооцитов по диаметру: до (I) и после (II) появления новой генерации ооцитов; Б — изменение коэффициента вариации диаметров ооцитов: 1 — до митозов, 2 — в период митозов, 3 — после образования новой генерации ооцитов

временем мало от них отличаются. О том, что ооциты младших поколений развиваются ускоренно, можно судить как по характеру их развития, так и по изменению яичника в целом. Например, если у самок в возрасте 1+ средний диаметр ооцитов поколения прошлого года в середине лета равен 40—46 м, то в возрасте 2+ вновь образовавшаяся генерация достигает таких размеров уже к началу осени текущего года, а к весне следующего года их средний диаметр составляет 55—65 м. В яичнике самки в возрасте 1+ в начале лета ооциты первой генерации проходят первую ступень протоплазматического роста (по Г. М. Персову (16)) при диаметре 40—70 м. У самок в возрасте от 4+ до 8+, особенно у созревающих, ооциты диаметром 50—55 м уже находятся на второй ступени развития. Следовательно, происходит ускорение роста ооцитов последующих поколений, но в еще большей степени ускоряется их развитие. Возможно, что в данном случае играет большую роль уровень обменных процессов в яичнике, повышающийся по мере его общего развития и степени васкуляризации. При этом ооциты младших поколений находятся в гуще кровеносных сосудов. Подобное расположение ооцитов в яичнике отмечается и для форели (17), у которой ооциты группируются вокруг сосудов в грозди таким образом, что крупные оказываются на периферии, а мелкие внутри грозди, непосредственно прилегая к кровеносным сосудам.

При переходе яичника в III стадию зрелости прежде всего вителлогенезом затрагиваются ооциты старших поколений, но постепенно вовлекаются и более молодые. Вследствие неодинакового темпа и характера развития на предыдущих этапах, а также различной степени сформиро-

ванности отдельных структур переход ооцитов разных генераций к трофоплазматическому росту происходит неодинаково. В начале III стадии трофоплазматической рост ооцитов старшей генерации начинается с общего разрыхления цитоплазмы и появления околоядерной жировой зоны, а затем периферической зоны кортикальных альвеол (рис. 4), так же как это описано для сига-лудоги (8). У младших образование жировой зоны и зоны кортикальных альвеол может происходить одновременно. Более того, если развитие кортикальной зоны в старших группах ооцитов идет достаточно интенсивно, то у молодых генераций этот же процесс может протекать при очень слабом развитии жировой зоны или почти полном ее отсутствии. Можно привести немало примеров, когда какой-либо процесс захватывает большую часть ооцитов различных размеров и структуры. В частности, гомогенизация цитоплазмы, характерная для периода превителлогенеза ооцитов байкальского омуля, может идти в большинстве ооцитов, за исключением лишь группы наиболее мелких с интенсивно окрашенной цитоплазмой. Резкое увеличение количества ядрышек в ядре в период подготовки к трофоплазматическому росту, их полиморфизм, массовый выход в цитоплазму ядрышкового вещества, фрагментов ядрышка и целых нуклеол также может быть общей характеристикой яичника.

Ускорение развития более поздних генераций ооцитов под влиянием меняющейся структуры яичника и воздействия эндокринной системы самки приводит к тому, что у части ооцитов сокращаются, совмещаются, а иногда и пропускаются отдельные фазы развития. Одновременно могут идти такие, обычно чередующиеся друг за другом процессы, как максимальное развитие и ограничение перинуклеарной зоны, образование центральной жировой зоны и зоны кортикальных альвеол. Вакуолизация может происходить и без предварительной гомогенизации цитоплазмы. У посольского омуля генерации ооцитов, имеющие разницу в продолжительности трофоплазматического роста, измеряемую годами, благодаря различным темпам развития вступают в фазу трофоплазматического роста с разницей в один или несколько месяцев. Асинхронность вителлогенеза ярко выражена в течение всей III стадии зрелости, продолжающейся более года. Гетерогенность созревающей группы ооцитов проявляется и в период овуляции. В естественных условиях самка омуля выметывает икру несколькими порциями в течение суток. При искусственном отборе икры (путем выдавливания ее у текущих самок) часть готовых к созреванию, но не овулировавших ооцитов остается в яичнике (от 20 до 50%). Асинхронность процессов мейоза в яичнике одной самки способность ооцитов рыб переходить к мейотическим преобразованиям при различной степени завершенности вителлогенеза показана О. Ф. Сакун (18) на примере семги.

Приведенные выше факты, характеризующие гетерохронность образования и развития отдельных генераций ооцитов в яичнике, иллюстрируют собой первую попытку нового подхода к вопросу о причинах изменчивости икры у рыб и, несомненно, нуждаются в дальнейшей разработке, в том числе и на других видах. Они позволяют рассматривать изменчивость икры и потомства одной самки прежде всего как результат разной продолжительности и характера (темпов) оогенеза отдельных генераций ооцитов, накладывающих свой отпечаток на всю организацию яйца и, очевидно, определяющих дальнейший темп развития потомства. В пользу последнего положения можно привести данные (19) о зависимости между продолжительностью роста ооцитов и темпами эмбрионального развития у *Convoluta borealis*.

Следует считать, что формирование плодовитости у рыб происходит за счет нескольких генераций ооцитов в течение жизни самки. Следствием этого, в частности, является возможность увеличения плодовитости с возрастом у впервые созревающих особей. Так, в нерестовом стаде посоль-

ского омуля в 1968 г. самки в возрасте 7+ имели плодовитость $12,6 \pm 0,7$ (при $n = 14$), в возрасте 8+ $17,1 \pm 0,5$ ($n = 91$), в возрасте 9+ $19,5 \pm 0,5$ ($n = 119$), в возрасте 10+ $23,3 \pm 0,7$ ($n = 86$) и в возрасте 11+ $26,9 \pm 1,1$ ($n = 49$) тыс. икринок.

В вопросе эволюции типов икротетания у рыб приведенные факты, с одной стороны, согласуются с точкой зрения о приспособительном значении одновременного икротетания у рыб северных широт⁽²⁰⁾. Но, с другой стороны, оказывается, что одновременный вымет большого количества икринок достигается не благодаря синхронному развитию одной порции икры, как это предполагалось П. А. Дрягиным, а путем увеличения различий в темпах развития отдельных генераций ооцитов, образовавшихся в разное время.

Лимнологический институт
Сибирского отделения Академии наук СССР
пос. Лиственничное Иркутской обл.

Поступило
5 VI 1970

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ В. А. Мейен, ДАН, 28, № 7, 654 (1940). ² Он же, Изв. АН СССР, сер. биол. наук, № 2, 65 (1944). ³ Б. С. Матвеев, Тр. Инст. морфол. животных им. А. Н. Северцова АН СССР, в. 5, 156 (1951). ⁴ Он же, Сборн. Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции, 1968, стр. 22. ⁵ С. В. Емельянов, Сборн. Теоретические основы рыбоводства, 1965, стр. 187. ⁶ Он же, Сборн. Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции, 1968, стр. 9. ⁷ О. Ф. Сакун, Автореф. кандидатской диссертации, ЛГУ, 1959. ⁸ И. И. Ланицкий, Тр. Лаб. основ рыбоводства, 2, 37 (1949). ⁹ К. Ishamoto, F. Gashazaki, Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 12, № 2, 93 (1961). ¹⁰ F. A. Stromsten, Univ. Iowa Stud. Natural. History, 13, 1 (1931). ¹¹ Б. Н. Казанский, Тр. Лаб. основ рыбоводства, 2, 64 (1949). ¹² С. Е. Левина, Усп. совр. биол., 48, в. 2 (5), 207 (1959). ¹³ A. W. Veach, Canad. J. Zool., 37, 615 (1959). ¹⁴ А. Н. Кузьмин, Изв. Гос. н.-и. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., 63, 9 (1967). ¹⁵ Г. М. Персов, Арх. анат. и эмбриол., 35, № 3, 51 (1958). ¹⁶ Он же, Сборн. Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции, 1968, стр. 66. ¹⁷ D. Matujewicz-Iuszczyk, Acta biol. cracov., ser. zool., 9, № 2, 151 (1966). ¹⁸ О. Ф. Сакун, ДАН, 169, № 1, 241 (1966). ¹⁹ С. И. Богомолов, Сборн. Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции, 1968, стр. 240. ²⁰ П. А. Дрягин, Изв. Весоюзн. н.-и. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., 28, 3 (1949).