

М. В. Мосягина, О. В. Зеленников

РАЗВИТИЕ СТЕРОИДСЕКРЕТОРНЫХ КЛЕТОК У МОЛОДИ ГОРБУШИ И МИНОГИ В ПЕРИОД ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ ПОЛА

Проведено сравнительное гистоморфологическое и ультраструктурное исследование гаметогенеза у речной миноги (*Lampetra fluviatilis* L.) и горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walb.) в период естественной инверсии пола. Анализ состояния секреторных клеток проводился у особей с индифферентным состоянием гонад, а также у самцов и самок обоих видов. У горбуши этот период составил от 1 до 90 сут после выплывания, а у речной миноги — от 1 до 4 лет. Разновозрастная молодь обоих видов имела сходное состояние гонад на изученных этапах развития. Об этом, в частности, можно было судить по диаметру ооцитов у самок, изученных в разном возрасте. Для оценки функциональной активности стероидсекреторных клеток определяли их размеры, а также диаметры и относительные объемные плотности митохондрий и канальцев агранулярного эндоплазматического ретикулама. Показано, что увеличение числа и активности стероидсекреторных клеток в семенниках молодки обоих видов совпадает с резорбцией превителлогенных ооцитов. В яичниках же и у миноги, и у горбуши в ходе раннего развития гонад происходит постепенное нарастание активности стероидсекреторных клеток и изменение их локализации в направлении строма → фолликулярные оболочки ооцитов. На основе полученных данных можно предположить, что описанные процессы сходны у разных в систематическом отношении видов. Библиогр. 21 назв. Ил. 3. Табл. 2.

Ключевые слова: стероидсекреторные клетки, ранний гаметогенез, горбуша, минога, протогинический гермафродитизм.

М. В. Mosyagina¹, О. В. Zelennikov²

DEVELOPMENT OF STEROID-PRODUCING CELLS IN PINK SALMON AND LAMPREY FRIES DURING GONADAL SEX DIFFERENTIATION

¹ St. Petersburg State Academy of Veterinary Medicine, 5, Chernigovskaya ul., St. Petersburg, 196084, Russian Federation; mmosyagina@rambler.ru

² St. Petersburg State University, 7/9, Universitetskaya nab., St. Petersburg, 199034, Russian Federation; oleg_zelennikov@rambler.ru

A comparative study of the first stages of gametogenesis and ultrastructure of steroid-secreting cells in the gonads of juvenile pink salmon and lamprey was performed. In individuals of both species the gonad development is accompanied by natural sex change. It has been shown that increasing of the number and activity of steroid-producing cells in the testes coincides with resorption of previtellogenous oocytes. In the ovaries there is a gradual increase in the activity of steroid-producing cells and change of their localization from stroma towards follicular layers of oocytes. Based on these results we can conclude that the described processes are similar in taxonomically different species. Refs 21. Figs 3. Tables 2.

Keywords: steroid-producing cells, early gametogenesis, pink salmon, lamprey, protogynous sex change.

В последние годы возрос интерес к исследованию проблемы инверсии пола у рыб, связанный с обнаружением эстрогенного эффекта многих загрязняющих соединений. Попав в воду, эти соединения вызывали изменение пола у представителей тех видов рыб, для которых в обычных условиях такое изменение неизвестно [1–3]. Накопленные данные пробудили интерес к изучению и так называемой

М. В. Мосягина (mmosyagina@rambler.ru): Санкт-Петербургская Государственная Академия Ветеринарной Медицины, Российская Федерация, 196084, Санкт-Петербург, ул. Черниговская, 5; О. В. Зеленников (oleg_zelennikov@rambler.ru): Санкт-Петербургский государственный университет, Российская Федерация, 199034, Санкт-Петербург, Университетская набережная, 7/9.

естественной инверсии пола, которая происходит в онтогенезе примерно 10% всех известных видов рыб [4].

Наша работа посвящена изучению эндокринных аспектов естественной инверсии пола речной миноги *Lampetra fluviatilis* L. и горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walb. До настоящего времени в данном вопросе этим видам не уделялось должного внимания исследователей. Есть несколько причин для выбора такого объекта исследования. С одной стороны, миноги и тихоокеанские лососи относятся к разным классам животных и их сравнение представляет интерес в эволюционном плане. С другой стороны, уже давно было отмечено большое сходство в экологии миног и тихоокеанских лососей [5]. И те и другие являются моноциклическими и проходными животными: они нерестятся один раз в жизни в пресной воде. Как миноги, так и тихоокеанские лососи образуют карликовые, а также озерные и речные формы, яровые и озимые расы. В свою очередь, среди тихоокеанских лососей наибольший интерес представляет горбуша, которая, как и миноги, является протогиническим гермафродитом: у нее единственной среди рыб отряда лососеобразных в ходе онтогенеза происходит естественная смена пола [6]. Таким образом, целью нашей работы стало сравнительное гистоморфологическое и ультраструктурное исследование гаметогенеза у миноги и горбуши в период естественной инверсии пола.

Материал и методика

Икру горбуши на стадии пигментации глазных бокалов у зародышей доставили из Сахалинской области и выращивали в лаборатории ихтиологии СПбГУ, где содержали в системе с оборотным водоснабжением при температуре воды 9–11 °С до начала экзогенного питания молоди и далее при температуре 17–18 °С.

Личинок миноги отлавливали в октябре в реке Черная Ленинградской области. Всех личинок разделили на три размерные группы: 19–34; 68–79 и 117–123 мм, которые по имеющимся данным соответствовали возрастам 1, 3 и 4 года [7, 8].

Фиксацию гонад у молоди горбуши и миноги проводили в 6%-ном глутаральдегиде на каккодилатном буферном растворе (рН 7,2–7,4) в течение 2 ч при 4 °С. Затем после промывки материал дофиксировали в 1%-ном растворе OsO₄ на том же буфере и после обезвоживания в спиртах и ацетоне заливали в Эпон-812. Полутонкие срезы, полученные на ультратоме Ultracut E (Reichert-Jung, Австрия), окрашивали метиленовым синим. Ультратонкие срезы контрастировали уранил-ацетатом и цитратом свинца [9]. Готовые препараты просматривали в электронном микроскопе BS-500 (Tesla, Чехия). Полученные изображения анализировали с помощью стандартных компьютерных программ: определяли размеры стероидсекреторных клеток, а также структур, по которым идентифицируют стероидсекреторные клетки, — митохондрий и канальцев агранулярного эндоплазматического ретикулума (ЭПР).

Результаты

Горбуша. Мы исследовали молодь горбуши в возрасте от 1 до 90 сут после вылупления. Однако при изучении гаметогенеза у лососевых рыб наиболее информативным является не календарный возраст, а сумма тепла, набранного молодью в процессе развития, которую измеряют в градусо-днях. Непосредственно в пер-

вые сутки после вылупления, при сумме тепла 534,3 градусо-дней, фонд половых клеток у всех исследованных особей составляли гонии и ооциты периода ранней профазы мейоза; по состоянию гонады будущих самок и самцов не различались.

В возрасте 715,4 градусо-дней (30 сут после вылупления) у всех особей в гонадах присутствовали ооциты периода превителлогенеза диаметром 25–40 мкм, от 5 до 10 у самок и не более 3 на срез у самцов. Таким образом, у самцов осуществлялась тотальная резорбция ооцитов, к моменту фиксации еще не завершенная.

В возрасте 860,3 градусо-дней (38 сут после вылупления) естественная инверсия пола у самцов полностью завершилась. У самок в гонадах присутствовали ооциты периода превителлогенеза, диаметр которых составлял 50–75 мкм, у самцов — единичные (3–5 на срез) гонии.

В возрасте 1418,0 градусо-дней (90 сут от вылупления) у самок горбуши диаметр ооцитов составил 115–130 мкм. У самцов фонд половых клеток в гонадах был по-прежнему представлен гониями, число которых в результате митотических делений увеличилось до 100–150 на поперечный срез гонады.

Стероидсекреторные клетки были обнаружены у всех исследованных особей, однако их расположение в гонадах у рыб разного возраста существенно менялось. Так, клетки, обнаруженные у зародышей непосредственно после вылупления, располагались в строме гонад и отличались разнообразной формой: от округлой до полигональной, с округлыми или слабопастными ядрами. Эти клетки можно было идентифицировать по характерным для них признакам: наличию митохондрий с трубчатовезикулярными кристами и канальцев ЭПР, пристеночно расположенному хроматину в ядрах (рис. 1, а). Количественные характеристики этих структур приведены в таблице 1.

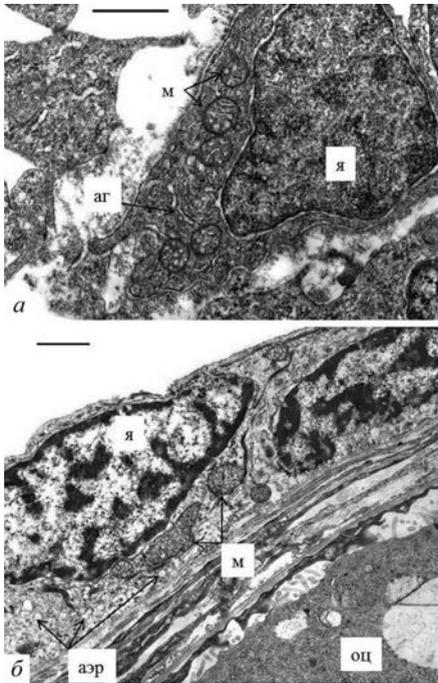


Рис. 1. Стероидсекреторные клетки у самок горбуши: в строме гонады (1 сут после вылупления) (а); в яичнике в теке фолликула ооцита (90 сут) (б):

ооц — ооциты, я — ядра СК, м — митохондрии с трубчато-везикулярными кристами, аэр — канальцы агранулярного эндоплазматического ретикулума, аг — аппарат Гольджи. То же для рис. 2, 3.

Масштаб — 1 мкм.

В возрасте 30 сут у всех рыб ооциты вступили в период превителлогенеза, но гранулеза и тека еще только начинали формироваться. С началом роста ооцитов в гонадах выявили стероидсекреторные клетки двух типов. Одни располагались в составе формирующейся гранулезы, имели уплощенную форму и плотно прилегали к ооцитам, другие были локализованы в строме гонад и отличались полигональной формой.

В возрасте 38 сут в яичниках уже были полностью сформированы фолликулярные оболочки вокруг ооцитов периода превителлогенеза. Клетки с ультраструктурными признаками стероидного синтеза были обна-

ружены повсеместно в строме яичников, а также в составе гранулезы и теки фолликулов ооцитов (см. табл. 1).

Таблица 1. Характеристика стероидсекреторных клеток (СК) в гонадах у молоди горбуши и миноги

Возраст, сут, г.	Локализация СК	Средний диаметр, мкм		
		Стероидсекреторные клетки	Митохондрии	Канальцы АЭР
Горбуша, самки				
1 сут	Строма	4,3 ± 0,41	0,40 ± 0,01	0,08 ± 0,02
30 сут	Строма	7,1 ± 1,39	0,76 ± 0,10	0,17 ± 0,02
	Гранулеза	8,7 ± 0,6 × 2,6 ± 0,2	0,35 ± 0,03	0,12 ± 0,01
38 сут	Строма	4,4 ± 0,15	0,37 ± 0,05	0,23 ± 0,03
	Гранулеза	14,7 ± 0,5 × 3,2 ± 0,4	0,80 ± 0,13	0,10 ± 0,01
	Тека	9,8 ± 0,5 × 3,3 ± 0,2	0,43 ± 0,05	0,06 ± 0,01
90 сут	Тека	11,9 ± 0,8 × 4,2 ± 0,5	0,72 ± 0,13	0,17 ± 0,01
Горбуша, самцы				
30 сут	Строма	9,7 ± 1,6	0,69 ± 0,06	0,28 ± 0,03
38 сут	Эпителий	5,9 ± 0,8	0,63 ± 0,08	0,10 ± 0,01
90 сут	Строма	7,5 ± 0,9	0,55 ± 0,03	0,23 ± 0,02
Минога, самки				
1 г.	Строма	6,1 ± 0,8	0,33 ± 0,02	0,17 ± 0,03
3 г.	Гранулеза	8,7 ± 0,9 × 1,4 ± 0,2	0,41 ± 0,03	0,14 ± 0,03
	Тека	5,8 ± 0,6 × 1,7 ± 0,1	0,40 ± 0,04	0,09 ± 0,01
4 г.	Тека	5,2 ± 0,9 × 1,7 ± 0,4	0,48 ± 0,05	0,10 ± 0,02
Минога, самцы				
3 г.	Строма	6,2 ± 0,9	0,48 ± 0,05	0,27 ± 0,06
	Эпителий	6,4 ± 0,3 × 2,4 ± 0,1	0,50 ± 0,07	0,22 ± 0,04
4 г.	Строма	6,0 ± 1,3	0,49 ± 0,05	0,31 ± 0,06
	Эпителий	7,9 ± 1,1 × 3,4 ± 0,4	0,48 ± 0,04	0,26 ± 0,06

Примечание. Средний диаметр у округлых и полигональных СК стромы получали как полусумму наибольшего и наименьшего, а у вытянутых, веретеновидных на поперечных срезах клеток теки и гранулезы оставляли оба показателя. Знак × связывает наибольший и наименьший диаметры для одной и той же группы клеток.

В возрасте 90 сут у самок между клетками гранулезы и ооцитами сформировалось множество микроворсинок; клетки гранулезы и теки были отделены друг от друга хорошо выраженной базальной мембраной. Стероидсекреторные клетки присутствовали исключительно в составе теки фолликулов ооцитов (рис. 1, б) и, судя по количественным показателям, например наличию крупных митохондрий, были весьма активными.

Судить о секреторной активности выявленных нами клеток мы можем, главным образом, используя количественные данные, характеризующие состояние органоидов. Так, с началом появления ооцитов, когда в яичниках выявили два типа

клеток, наиболее активными были клетки, расположенные в строме гонад. Диаметр митохондрий у них был в два раза больше, чем у тех клеток, которые располагались в составе гранулезы (табл. 1).

В возрасте 38 сут по этому же признаку наиболее активными были клетки, расположенные уже в гранулезе. И наконец, у самых старших из исследованных рыб активные клетки располагались практически только в теке. Таким образом, активность стероидсекреторных клеток в раннем онтогенезе у самок горбуши смещалась из стромы гонад сначала в гранулезу, а затем в теку фолликулов ооцитов.

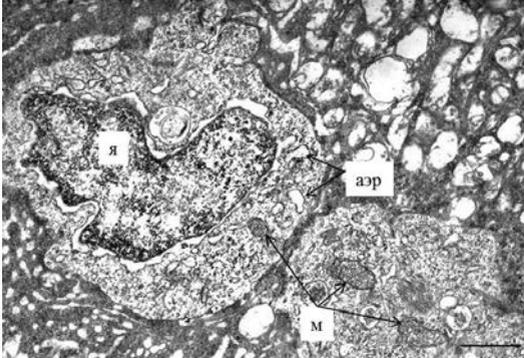


Рис. 2. Стероидсекреторные клетки в семеннике горбуши в период инверсии пола (30 сут после вылупления)

Масштаб — 1 мкм.

У самцов горбуши в возрасте 30 сут в гонадах еще присутствовали ооциты периода превителлогенеза, при этом стероидсекреторные клетки располагались в строме гонад. Это были крупные, полигональные клетки. Судя по состоянию органоидов, они были активными и отличались множеством выростов в цитоплазму резорбирующихся ооцитов (рис. 2). О том, что это активные в отношении стероидного синтеза клетки, свидетельствовали количественные показатели, например величина митохондрий (см. табл. 1), размеры перинуклеарного пространства, небольшое

количество свободных рибосом, отчего цитоплазма этих клеток выглядела очень светлой.

В возрасте 38 сут, когда передифференцировка яичников в семенники полностью завершилась, стероидсекреторные клетки находились только в эпителии семенников, преимущественно вблизи крупного кровеносного сосуда и в основании мезорхия, поодиночке или небольшими группами по 2–3 клетки.

В возрасте 90 сут секреторные клетки в эпителии гонад еще встречались, но чрезвычайно редко, и в связи с этим, предположительно, не играли уже сколько-нибудь заметной роли в регуляции процессов развития гонад. Большинство клеток располагалось в строме семенников, между формирующимися семенными дольками.

Таким образом, в семенниках также происходит изменение локализации стероидсекреторных клеток и их синтетической активности. Наиболее активные клетки наблюдали в период инверсии пола. Затем происходит снижение общего числа клеток, их активности и изменение локализации в гонаде — переход из стромы в эпителий, а по мере развития семенника вновь в строму.

Миногоа. У личинок в возрасте 1 года гонады всех особей находились в индифферентном состоянии, а фонд половых клеток был представлен только гониями. У самок в возрасте 3 и 4 лет старшую генерацию половых клеток составляли ооциты периода превителлогенеза диаметром 60–80 и 120–130 мкм соответственно. У самцов в возрасте 3 лет в гонадах присутствовали гонии и единичные ооциты периода превителлогенеза, а в возрасте 4 лет — только гонии.

У личинок с гонадами индифферентного состояния в возрасте 1 года стероидсе-

креторные клетки были выявлены в строме гонад, а у самок в возрасте 3 лет — в составе оболочек превителлогенных ооцитов: в гранулезе и теке (рис. 3, а). И те и другие клетки имели уплощенную форму, но первые были достоверно крупнее ($p < 0,05$). У самок в возрасте 4 лет стероидсекреторные клетки располагались исключительно в составе теки фолликулов ооцитов и по своей ультраструктурной организации были практически такими же, как клетки, выявленные в теке у самок в возрасте 3 лет (см. табл. 1).

В семенниках всех исследованных самцов в возрасте 3 и 4 лет секреторные клетки преимущественно были локализованы в строме гонад, образуя небольшие скопления по 3–5 шт. Это были некрупные (в среднем 6,0 мкм) полигональные клетки с округлыми или овальными ядрами (рис. 3, б), округлыми митохондриями с трубчато-везикулярными кристами (10–12 на срез клетки) и хорошо развитой гранулярной и агранулярной эндоплазматической сетью (табл. 1). Кроме них немногочисленные клетки с характерной светлой цитоплазмой были обнаружены в эпителии семенников. Они также образовывали небольшие группы из 3–4 шт.

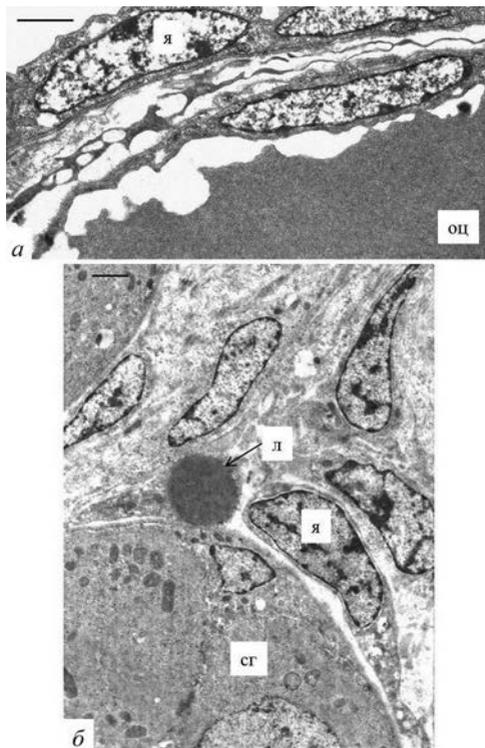


Рис. 3. Стероидсекреторные клетки у молоди миноги: в яичнике в составе гранулезы и теки фолликула ооцита (3 года) (а); в строме семенника (4 года) (б):

сг — сперматогонии, л — липидная капля в цитоплазме СК.

Масштаб — 2 мкм.

Обсуждение

Анализ состояния секреторных клеток проводился у особей с индифферентным состоянием гонад, а также у самцов и самок обоих видов. Используемые нами количественные показатели непосредственно связаны с функциональной активностью клеток и уровнем половых стероидных гормонов в плазме крови [10–12].

Строго говоря, ультраструктура стероидсекреторных клеток, выявленных у личинок горбуши и миноги с гонадами индифферентного состояния, не полностью соответствовала той, которая характерна для дифференцированных секреторных клеток [13, 14]. Однако такие слабодифференцированные клетки в гонадах у молоди рыб уже были описаны ранее [15].

У самцов эти клетки располагались в эпителии и строме гонад. Можно лишь отметить, что у горбуши более отчетливо, чем у миноги, проявлялась локализация синтетической активности. Однако заслуживает особого внимания тот факт, что у самцов горбуши (возраст 30 сут) и у самцов миноги (возраст 3 года) в период

инверсии пола в гонадах еще присутствовали ооциты периода превителлогенеза, но у мальков горбуши эти клетки были многочисленными, занимая до 50% площади на каждом поперечном срезе половых желез, тогда как у самцов миноги они встречались уже очень редко — по одной клетке на каждом десятом-сотом поперечном срезе. Как следствие, у самцов горбуши самые активные стероидсекреторные клетки мы выявили именно в возрасте 30 сут. Ранее высокая секреторная активность клеток, локализованных в строме гонад, в период естественной инверсии пола была показана и у других протогинических гермафродитов: *Thalassoma duperrey* [16] и *Epinephelus merra* [10]. Вместе с тем активность стероидсекреторных клеток у самцов миноги в возрасте 3 лет была не выше, чем у самцов в возрасте 4 лет, когда резорбция ооцитов полностью завершилась. Поэтому вполне возможно, что активность стероидсекреторных клеток в строме гонад у самцов в период инверсии пола определяется не столько самим фактом резорбции ооцитов, сколько интенсивностью этого процесса.

Говоря о самках, в первую очередь отметим, что одной из особенностей нашей работы являлся сравнительный анализ молоди двух видов, имевших принципиально различный календарный возраст. Так, молодь горбуши мы исследовали в возрасте от 1 до 90 сут после вылупления, а молодь миноги в возрасте 1, 3 и 4 лет. Вместе с тем такая разновозрастная молодь обоих видов имела сходное состояние гонад на изученных этапах развития. Об этом, в частности, можно было судить по диаметру ооцитов у самок, изученных в разном возрасте. По совокупности полученных данных мы можем сделать заключение, что изменение локализации стероидсекреторных клеток, а также степени их секреторной активности у самок миноги и горбуши в ходе раннего развития гонад происходило сходным образом. Стероидсекреторная активность смещалась из стромы сначала в гранулезу, а затем и в теку фолликулов (табл. 2).

Ранее такое изменение в локализации секреторной активности было отмечено у самок других видов костистых [12, 17, 18] и осетровых рыб [19–21]. Вероятно, что этот процесс происходит за счет последовательного появления и функционирования в ходе дифференцировки пола различных типов стероидсекреторных клеток,

Таблица 2. Расположение стероидсекреторных клеток в яичниках горбуши и миноги

Возраст, сут, г.	Состояние половых клеток старшей генерации, диаметр, мкм	Строма	Гранулеза	Тека
ГОРБУША				
1 сут	Ооциты ранней профазы мейоза, 22–25	++		
30 сут	Ооциты периода превителлогенеза, 25–40	++	+	
38 сут	Ооциты периода превителлогенеза, 50–75	+	++	+
90 сут	Ооциты периода превителлогенеза, 115–130			++
МИНОГА				
1 гд	Гонии	++		
3 г.	Ооциты периода превителлогенеза, 60–80		++	+
4 г.	Ооциты периода превителлогенеза, 120–130			++

Примечание. ++ — наиболее активные клетки в данном возрасте, согласно количественным данным.

как это описано у *Epinephelus malabaricus* [18]. Таким образом, с учетом наших данных можно предположить, что постепенное смещение локализации стероидсекреторных клеток из стромы яичников в фолликулярные оболочки ооцитов в ходе их раннего превителлогенного роста является общей тенденцией для самок круглоротых и рыб.

Литература

1. Main neuro-endocrine, endocrine and paracrine regulation of fish reproduction, and vulnerability to xenobiotics / Jalabert B., Baroiller J.-F., Breton B., Fostier A., Le Gac F., Guiguen J., Monod G. // *Ecotoxicology*. 2000. Vol. 9, N 1–2. P.25–40.
2. Evidence of a high percentage of intersex in the Mediterranean swordfish (*Xiphias gladius* L.) / De Metrio G., Corriero A., Desantis S., Zubani D., Cirillo F., Deflorio M., Bridges C.R., Eicker J., de la Serna J.M., Megalofonon P., Kime D.E. // *Mar. Pollut. Bull.* 2003. Vol. 46, N 3. P.358–361.
3. Tanna R.N., Teteault G.M., Oakes K.D., McMaster M.E., Servos M.R. Occurrence and degree of intersex (testis-ova) in darters (*Etheostoma* sp.) across an urban gradient in the Grand River, Ontario, Canada // *Environ. Toxicol. Chem.* 2013. Vol. 32, N 9. P.1981–1991.
4. Deligeorges S. Rencontre avec le quatrieme sexe // *Recherche*. 1998. N 309. P.34–35.
5. Берг Л. С. Экологические параллели между миногами и лососевыми // *Очерки по общим вопросам ихтиологии*. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 118–121.
6. Персов Г. М. Характеристика раннего периода развития половых желез горбуши в связи с использованием ее как объекта акклиматизации // *Матер. совещ. по вопросам рыбоводства*. М., 1960. С. 89–92.
7. Кузнецов Ю. К. О половом развитии и продолжительности жизни у миног *Lampetra fluviatilis* (L.) и *Lampetra planeri* (Bloch) // *Тр. Калинингр. техн. ин-та рыбн. пром-ти и хоз-ва*. 1971. Вып. 30. С. 61–103.
8. Hardisty M. W. The growth of larval lampreys // *J. Animal Ecol.* 1961. Vol. 30, N 2. P.357–371.
9. Миронов А. А., Комиссарчик Я. Ю., Миронов В. А. Методы электронной микроскопии в биологии и медицине: метод. рук-во. СПб.: Наука, 1994. 400 с.
10. Changes in androgen-producing cell size and circulating 11-ketotestosterone level during female-male sex change of honeycomb grouper *Epinephelus merra* / Alam M. A., Bhandari R.K., Kobayashi Y., Nakamura Sh., Soyano K., Nakamura M. // *Molecular Reprod. Dev.* 2006. Vol. 73. P.206–214.
11. Cavaco J.E.B., Blijswijk van B., Leatherland J.F., Goos H.J.Th. Schulz R. W. Androgen-induced changes in Leydig cell ultrastructure and steroidogenesis in juvenile African catfish, *Clarias gariepinus* // *Cell Tiss. Res.* 1999. Vol. 297. P.291–299.
12. Мосягина М. В., Зеленников О. В. Экспериментальный анализ влияния половых стероидных гормонов на состояние стероидсекреторных клеток у молоди лососевых рыб // *Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. Биология*. 2012. Вып. 4. С. 3–19.
13. Christensen A. K., Gillim S. W. The correlation of fine structure and function in steroid-secreting cells, with emphasis on those of the gonads // *The gonads* / ed. by K. W. McKerns. Amsterdam: Noth-Holland Publ. Co., 1969. P. 415–488.
14. Lofts B., Bern H. B. The functional morphology of steroidogenic tissue // *Steroids in Nonmammalian Vertebrates* / ed. by D. R. Idler. New York: Academic Press, 1972. P. 37–125.
15. Nakamura M., Kobayashi T., Chang X.-T., Nagahama Y. Gonadal sex differentiation in teleost fish // *J. Exp. Biol.* 1998. Vol. 281. P.362–372.
16. Morrey C. T., Nakamura M., Kobayashi T., Grau E. G., Nagahama Y. P450scc-like immunoreactivity throughout gonadal restructuring in the protogynous hermaphrodite *Thalassoma duperrey* // *Int. J. Dev. Biol.* 1998. Vol. 42. P.811–816.
17. Nakamura M., Nagahama Y. Steroid producing cells during ovarian differentiation of tilapia, *Sarotherodon niloticus* // *Dev. Growth Differ.* 1985. Vol. 27, N 6. P.701–708.
18. Differentiation of steroid-producing cells during ovarian differentiation in the protogynous Malabar grouper, *Epinephelus malabaricus* / Murata R., Karimata H., Kobayashi Y., Horiguchi R., Kishimoto K., Kimura M., Kobayashi T., Soyano K., Nakamura M. // *Int. J. Dev. Biol.* 2011. Vol. 55. P.619–625.
19. Семенов В. В. Возможное происхождение, структура и локализация стероидсекретирующих клеток в яичнике молоди осетровых рыб // *Цитология*. 1989. Т. 31, № 1. С. 34–41.

20. Семенов В. В. Развитие половых и секреторных клеток яичника в раннем онтогенезе осетровых рыб // Цитология. 1996. Т. 38, № 4/5. С. 445–455.

21. Федоров К. Е., Зубова С. Э., Семенов В. В., Бурлаков А. Б. Стероидсекреторные клетки в гонадах молоди стерляди *Acipenser ruthenus* L. в период дифференцировки пола // Вопр. ихтиол. 1990. Т. 30, вып. 1. С. 65–75.

References

1. Jalabert B., Baroiller J.-F., Breton B., Fostier A., Le Gac F., Guiguen J., Monod G. Main neuro-endocrine, endocrine and paracrine regulation of fish reproduction, and vulnerability to xenobiotics. *Ecotoxicology*, 2000, vol. 9, no. 1–2, pp. 25–40.

2. De Metro G., Corriero A., Desantis S., Zubani D., Cirillo F., Defflorio M., Bridges C. R., Eicker J., de la Serna J. M., Megalofonon P., Kime D. E. Evidence of a high percentage of intersex in the Mediterranean swordfish (*Xiphias gladius* L.). *Mar. Pollut. Bull.*, 2003, vol. 46, no. 3, pp. 358–361.

3. Tanna R. N., Teteault G. M., Oakes K. D., McMaster M. E., Servos M. R. Occurrence and degree of intersex (testis-ova) in darters (*Etheostoma* spp) across an urban gradient in the Grand River, Ontario, Canada. *Environ. Toxicol. and Chem.*, 2013, vol. 32, no. 9, pp. 1981–1991.

4. Deligeorges S. Rencontre avec le quatrieme sexe. *Recherche*, 1998, no. 309, pp. 34–35.

5. Berg L. S. Ecologicheskije paralleli mezhdru minogami i lososevimi [About the ecological similarity of lampreys and salmonids]. In: *Ocherki po obschim voprosam ichtiologii [Essays on general issues of ichthyology]*. Moscow-Leningrad, Publishing House Academy of Sciences of the USSR, 1953, pp. 118–121. (In Russian)

6. Persov G. M. Charakteristika rannego perioda razvitiya polovyh zhelez gorbushchi v svyazi s ispol'zovaniem eie kak obekta akklimatizatsii [Characteristic of the early period of the reproductive glands of pink salmon in connection with the use of it as an object of acclimatization]. *Mater. Sovesh. po voprosam rybovodstva [The proceedings of the meeting on fish farming]*. Moscow, 1960, pp. 89–92. (In Russian)

7. Kuznetsov Yu. K. O polovom razviti i prodolzhitel'nosti zhizni u minog *Lampetra fluviatilis* (L.) i *Lampetra planeri* (Bloch) [About sexual development and life expectancy for lampreys *Lampetra fluviatilis* (L.) and *Lampetra planeri* (Bloch)]. *Tr. Kalinigr. techn. in-ta rybn. prom-ti i khoz-va [Proceedings of the Kaliningrad Technical Institute of the fishing industry and agriculture]*, 1971, vol. 30, pp. 61–103. (In Russian)

8. Hardisty M. W. The growth of larval lampreys. *J. Animal Ecol.*, 1961, vol. 30, no. 2, pp. 357–371.

9. Mironov A. A., Komissarchik Y. U., Mironov V. A. *Metody elektronnoi mikroskopii v biologii i meditsine: metod. ruk-vo [Methods for electron microscopy in biology and medicine: methodological guide]*. St. Petersburg, Nauka Publ., 1994, 400 pp. (In Russian)

10. Alam M. A., Bhandari R. K., Kobayashi Y., Nakamura Sh., Soyano K., Nakamura M. Changes in androgen-producing cell size and circulating 11-ketotestosterone level during female-male sex change of honeycomb grouper *Epinephelus merra*. *Molecular Reprod. Dev.*, 2006, vol. 73, pp. 206–214.

11. Cavaco J. E. B., Blijswijk van B., Leatherland J. F., Goos H. J. Th., Schulz R. W. Androgen-induced changes in Leidig cell ultrastructure and steroidogenesis in juvenile African catfish, *Clarias gariepinus*. *Cell Tiss. Res.*, 1999, vol. 297, pp. 291–299.

12. Mosyagina M. V., Zelennikov O. V. Eksperimental'nyi analiz vliyaniya polovyh steroidnyh gormonov na sostoyanie steroidsekretornyh kletok u molodi lososevyh ryb [Experimental analysis of the effect of sex steroid hormones on condition of steroidproducing cells of juvenile salmonids]. *Vestn. S.-Peterb. un-ta. Series 3. Biology*, 2012, issue 4, pp. 3–19. (In Russian)

13. Christensen A. K., Gillim S. W. The correlation of fine structure and function in steroid-secreting cells, with emphasis on those of the gonads. *The gonads*. Ed. by K. W. McKerns. Amsterdam: Noth-Holland Publ. Co., 1969, pp. 415–488.

15. Lofts B., Bern H. B. The functional morphology of steroidogenic tissue. *Steroids in Nonmammalian Vertebrates*. Ed. by D. R. Idler. New York, Academic Press, 1972, pp. 37–125.

16. Nakamura M., Kobayashi T., Chang X.-T., Nagahama Y. Gonadal sex differentiation in teleost fish. *J. Exp. Biol.*, 1998, vol. 281, pp. 362–372.

17. Morrey C. T., Nakamura M., Kobayashi T., Grau E. G., Nagahama Y. P450scs-like immunoreactivity throughout gonadal restructuring in the protogynous hermaphrodite *Thalassoma duperrey*. *Int. J. Dev. Biol.*, 1998, vol. 42, pp. 811–816.

18. Nakamura M., Nagahama Y. Steroid producing cells during ovarian differentiation of tilapia, *Sarotherodon niloticus*. *Dev. Growth Differ.*, 1985, vol. 27, no. 6, pp. 701–708.

19. Murata R., Karimata H., Kobayashi Y., Horiguchi R., Kishimoto K., Kimura M., Kobayashi T.,

Soyano K., Nakamura M. Differentiation of steroid-producing cells during ovarian differentiation in the protogynous Malabar grouper, *Epinephelus malabaricus*. *Int. J. Dev. Biol.*, 2011, vol. 55, pp. 619–625.

20. Semenov V. V. Vozmozhnoe proischozhdienie, struktura i lokalizatsiya steroidsekretruyuschih kletok v yaichnike molodi osetrovyyh ryb [Possible origin, structure and localization of steroidproducing cells in the ovary of juvenile sturgeon fishes]. *Tsitologiya* [Cytology], 1989, vol. 31, no. 1, pp. 34–41. (In Russian)

21. Semenov V. V. Razvitie polovyyh i sekretornyh kletok yaichnika v rannem ontogeneze osetrovyyh ryb [Development of sex and secretory cells of the ovary in early ontogenesis of sturgeon fishes]. *Tsitologiya* [Cytology], 1996, vol. 38, no. 4/5, pp. 445–455. (In Russian)

22. Fedorov K. E., Zubova S. E., Semenov V. V., Burlakov A. B. Steroidsekretrnyye kletki v gonadah molodi sterlyadi *Acipenser ruthenus* L. v period differentsirovki pola [Steroidproducing cells in the gonads of juvenile sterlet *Acipenser ruthenus* L. during sex differentiation]. *J. Ichthyol.*, 1990, vol. 30, no. 1, pp. 65–75. (In Russian)

Статья поступила в редакцию 26 апреля, принята в печать 15 июня 2015 г.

Сведения об авторах:

Мосягина Марина Васильевна — кандидат биологических наук, доцент
Зеленников Олег Владимирович — кандидат биологических наук, доцент

Mosyagina Marina V. — Ph.D., Associate Professor
Zelennikov O. V. — Ph.D., Associate Professor