

УДК 597.553.2.591.05

ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ГОНАД И УРОВЕНЬ ТИРЕОИДНЫХ И ПОЛОВЫХ СТЕРОИДНЫХ ГОРМОНОВ У ПЕСТРЯТОК ЧЕРНОМОРСКОЙ КУМЖИ *SALMO TRUTTA LABRAX*

© 2015 г. Е. Д. Павлов, Е. В. Ганжа, В. В. Костин, Д. С. Павлов

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
119071 Москва, Ленинский пр., д. 33

E-mail: p-a-v@nxt.com

Поступила в редакцию 17.03.2015 г.
Окончательный вариант получен 20.03.2015 г.

Исследованы цитологическое состояние гонад и гормональный статус у еще недифференцированной на жилую и проходную формы заводской черноморской кумжи (пестрятки) в возрасте 15 мес. Показано, что гормональные изменения, связанные с выбором жизненной стратегии у самок и самцов черноморской кумжи выражены в разной мере. По сравнению с особями жилой и проходной форм самки пестряток характеризуются низкой скоростью оогенеза и сходным гормональным статусом, а самцы пестряток – средней скоростью сперматогенеза, низким уровнем тиреоидных гормонов и эстрадиола и средним уровнем тестостерона. Выявлено, что из недифференцированных рыб в дальнейшем будут формироваться преимущественно особи жилой формы черноморской кумжи.

Ключевые слова: черноморская кумжа, внутривидовая дифференциация, пестрятки, гамето-генез, тиреоидные гормоны, половые стероидные гормоны.

DOI: 10.7868/S0475145015050079

ВВЕДЕНИЕ

У молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* внутривидовая дифференциация на жилую и проходную формы происходит в возрасте 1+, как в естественной среде обитания, так и в условиях искусственного разведения (Pavlov et al., 2010). Продолжительность дифференциации при заводском выращивании черноморской кумжи, как правило, составляет несколько месяцев (Pavlov et al., 2010; Павлов и др., 2012), что обусловлено выраженными физиологическими различиями особей в генерации. В возрасте 15 мес. в генерации присутствуют особи трех форм: исходная форма (без внешних признаков дифференциации) – пестрятки, и две образовавшиеся (с признаками внешней дифференциации) – жилая и проходная формы (Павлов и др., 2014). В отличие от особей сформированных фенотипических форм пестрятки имеют меньшие размеры и сероватую с оливковым оттенком окраску, разделенную черными поперечными полосами вдоль тела (Pavlov et al., 2010).

Ранее было показано (Павлов и др., 2014), что жилая форма черноморской кумжи в возрасте 15 мес. характеризуется более интенсивно протекающим сперматогенезом, но более медленным оогенезом по сравнению с проходной. Уровень тироксина и тестостерона в крови черноморской кумжи достоверно выше у рыб с интенсивно про-

текающим гаметогенезом, а концентрация трийодтиронина у жилой формы немного ниже, чем у проходной (Павлов и др., 2014). Состояние половых желез, скорость протекания гаметогенеза, уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у пестряток ранее не оценивали. Изучение этих особенностей позволит определить степень подготовленности пестряток к дифференциации и, возможно, ее направление.

Цель работы – изучить состояние половых желез, уровень половых стероидных гормонов (тестостерона, эстрадиола) и гормонов-регуляторов энергетических процессов (тироксина и трийодтиронина) у пестряток в возрасте 15 мес. и сравнить их по этим показателям с ранее изученными особями жилой и проходной форм того же возраста.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа проведена в июле 2012 г. на племенном форелеводческом заводе “Адлер” (Краснодарский край). Сравнительный анализ пестряток с молодью уже выбравшей проходную или жилую жизненную стратегию провели по биологическим, цитоморфологическим, биохимическим параметрам. Пробы были взяты в одни и те же дни у рыб из одной генерации (Павлов и др., 2014).

Пестряток черноморской кумжи в возрасте 15 мес. содержали в бетонном проточном бассей-

не при плотности посадки 400–450 экз./м³ и температуре воды 10.7–13.2°C. Рыб кормили искусственным кормом фирмы BioMar. За сутки до отбора проб на биологический, гистологический и иммуноферментный (ИФА) анализы особей отсаживали в садок размерами 1.2 × 1.2 × 1.2 м, установленный в этом же бассейне, чтобы предотвратить доступ рыб к корму. Это необходимо для стандартизации полученных результатов по ИФА. Для корректного сравнения данных анализы проведены на одних и тех же 31 особях (20 самок и 11 самцов).

Гистологические препараты изготавливали по стандартным методикам (Ромейс, 1953) с использованием полуавтоматического специализированного гистологического оборудования фирмы Medite (Германия): гистопроцессор TRC-15, заливающая станция TES-99, микротом Meditome M530. Срезы толщиной 3–5 мкм последовательно окрашивали гематоксилином Эрлиха и эозином. Фотографии продольных срезов краниального участка гонад сделаны с помощью моторизованного микроскопа Keyence Bioevo VZ-9000 (Япония). Стадии зрелости гонад, периодизация сперматогенеза и оогенеза приведены по Мурза, Христофорову (1991) и Чмилевскому (2003).

Цитологическое состояние гонад оценивали по интенсивности протекания гаметогенеза. Для яичников – по ядерно-цитоплазматическому отношению (ЯЦО), рассчитанному как отношение площади ядра к площади цитоплазматического материала ооцита на срезе, прошедшем непосредственно вблизи от центральной части ооцита. На этапе пре- и вителлогенеза значительно увеличиваются размеры ооцитов, что в основном происходит за счет цитоплазмы, а не ядра (Мурза, Христофоров, 1991; Макеева, 1992). Поэтому в этот период по мере развития клеток значение ЯЦО снижается. Состояние семенников оценивали по количественному соотношению различных типов половых клеток на единице площади среза (1 мм²). Подсчет числа клеток и измерения для определения ЯЦО проводили при помощи программного обеспечения Image J ver. 1.46r.

Концентрацию половых стероидных (тестостерон, эстрадиол-17β) и тиреоидных (тироксин – Т4, трийодтиронин – Т3) гормонов определяли в сыворотке крови. Пробы крови отбирали утром после рассвета (с 06:40 до 08:20) в период наибольшей концентрации гормонов (Ганжа и др., 2015). Кровь прижизненно отбирали у рыб из хвостовой вены за анальным плавником шприцом объемом 1–2 мл; объем пробы в зависимости от размера особи варьировал от 200 до 750 мкл. Далее кровь переливали в стерильные пробирки и отстаивали при комнатной температуре в течение 30–40 мин в вертикальном положении. После образования сгустка кровь центрифугировали в течение 7 мин при скорости 4000 об/мин в центрифуге Minispin (Eppendorf, Германия). Полученную сыворотку

отбирали в стерильные пробирки и хранили в морозильной камере при –20°C. Для ИФА использовали: микропланшетный инкубатор-шейкер ST-3L (Elmi, Латвия), полуавтоматический иммунопланшетный фотометр StatFax 303 Plus, промыватель микропланшет StatFax 3100 (AwareTechnology, США) и соответствующие тест-наборы реагентов производства компании DRG (Германия). Концентрацию гормонов в каждом образце сыворотки крови определяли в трех повторностях, для последующих расчетов использовали среднее значение.

Обработка материала выполнена по индивидуальным показателям с использованием дисперсионного и кластерного (по методу Уорда) анализов, а также критериев Стьюдента, Стьюдента для долей и Фишера.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Самки пестряток имели длину 13.2 ± 1.01 (11.2–15.2)¹ см и массу 22.7 ± 5.42 (13.4–35.0) г, а самцы – 13.3 ± 1.24 (11.2–14.9) см и 22.4 ± 5.47 (12.0–30.4) г соответственно. Различия между самками и самцами по этим показателям не достоверны (критерии Стьюдента и Фишера, $p > 0.05$).

Длина (АС) и масса тела пестряток достоверно меньше ($p < 0.01$, критерий Стьюдента), чем у проходной и жилой формы того же возраста (Павлов и др., 2014). Данные дисперсионного анализа показывают, что у пестряток, также как и у рыб, уже определившихся с жизненной стратегией, длина и масса достоверно зависят от их фенотипической формы ($p < 0.001$), и у самок и самцов одной формы эти зависимости разные ($p < 0.05$).

Доля самцов в выборке уменьшается в ряду: жилые (77.7%) – проходные особи (51.4%) – пестрятки (35.5%). Жилые особи по этому показателю достоверно отличаются от остальных форм по критерию Стьюдента для долей ($p \leq 0.015$).

Цитологическое состояние половых желез. Яичники пестряток находятся на II стадии зрелости, они полупрозрачны, имеют слегка желтоватый цвет, утолщены по всей длине. Половые клетки представлены ооцитами периода превителлогенеза, они значительно варьируют по размерам, что обусловлено асинхронностью их развития. В одном и том же яичнике присутствуют как мелкие клетки диаметром от 15 мкм, только вступающие в период протоплазматического роста, так и многочисленные крупные ооциты (диаметр 200–250 мкм), с вакуолизированной периферической зоной цитоплазмы. Цитоплазмы в мелких клетках мало, она равномерно окрашена. У более многочисленных клеток среднего размера, в цитоплазме хорошо видны периферические зоны локализации РНК, более интенсивно окрашивающиеся гематоксилиновым лаком. У крупных

¹ Здесь и далее: перед скобками средняя и ее ошибка, в скобках – min и max.

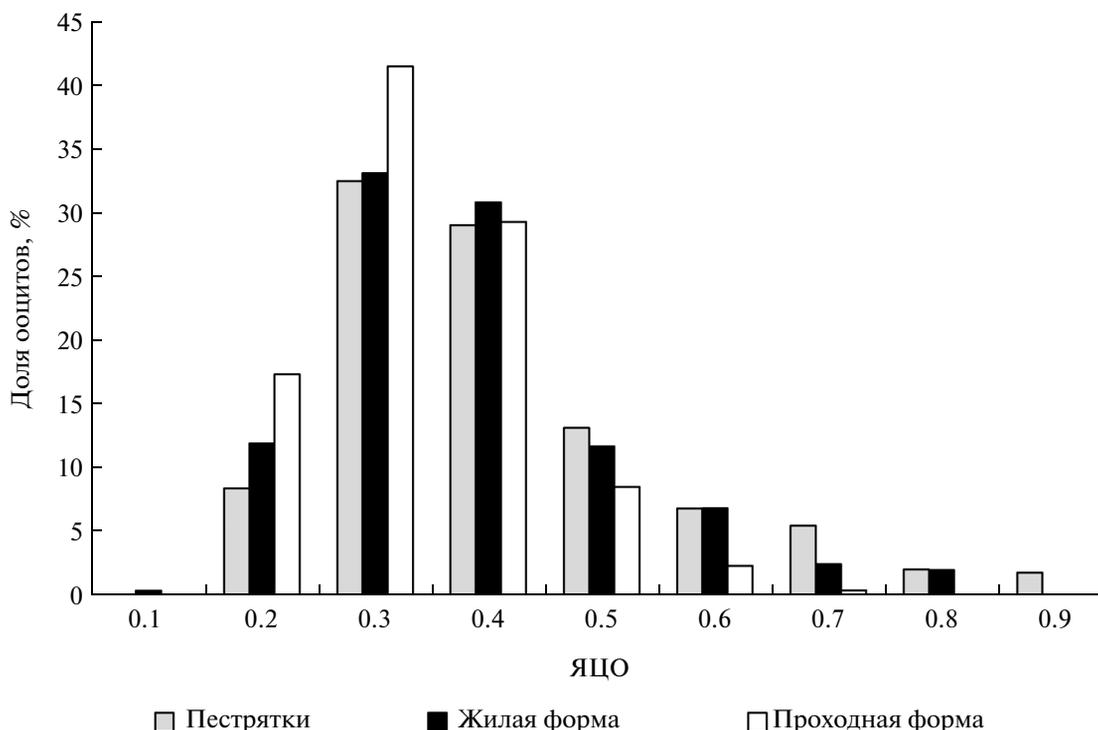


Рис. 1. Распределение ооцитов по ядерно-цитоплазматическому отношению (ЯЦО) в гонадах черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* в возрасте 15 мес. Здесь и далее данные по жилой и проходной формам приведены по Павлову и др., 2014.

ооцитов эти зоны отсутствуют. Качественный и количественный состав ооцитов сходен у пестряток и особей жилой и проходной формы черноморской кумжи (Павлов и др., 2014).

ЯЦО ооцитов в гонадах пестряток составляет 0.36 ± 0.008 (0.11–0.88) (рис. 1). Этот показатель у пестряток достоверно выше ($p < 0.01$), чем у жилой и проходной формы. Более 41% всех ооцитов в гонадах пестряток имеют показатель ЯЦО ≤ 0.3 , характеризующий более продвинутое по развитию половые клетки. У жилой и проходной формы эта доля выше – 45.7 и 59.1% соответственно. Различия достоверны ($p < 0.01$) по критерию Стьюдента для долей. Полученные данные свидетельствуют о том, что половые железы у пестряток развиваются несколько менее интенсивно, чем у жилой и проходной форм.

Половые железы самцов пестряток находятся на переходной II–III стадии зрелости и представлены преимущественно двумя типами клеток: сперматогониями типа А и более зрелыми клетками меньшего размера – сперматогониями типа Б (рис. 2а). В наиболее развитых семенниках, помимо сперматогониев, присутствуют сперматоциты I порядка, а сперматогонии типа А в таких гонадах встречаются единично. У одной особи из 11 исследованных цитологическое состояние гонад значительно отличалось от остальных как пестряток, так и жилой и проходной формы – большая часть половых клеток была представлена сперма-

тоцитами (на 1 мм² площади: 5854 сперматоцитов, 3934 и 117 сперматогониев Б и А соответственно) (рис. 2б). Количество сперматоцитов в гонадах этой особи заметно превышает максимальные значения как у проходной (1163 шт), так и у жилой (3499 шт) формы того же возраста. Цитологическое состояние такой гонады соответствует III стадии зрелости. С целью получения более корректных результатов по сперматогенезу, сравнение трех форм кумжи проведено без статистического учета этой особи.

В половых железах пестряток наиболее многочисленны сперматогонии типа Б, образование которых характеризует начало периода клеточного роста. Количество этих клеток на единицу площади у пестряток несколько выше, чем у проходной формы (различия недостоверны), но почти на 20% меньше, чем у жилой ($p < 0.05$). По клеткам раннего состояния – сперматогониям типа А – пестрятки также занимают среднее положение между жилой и проходной формой ($p < 0.05$). За исключением семенников на III стадии зрелости у одной особи, гонады остальных пестряток пока практически не содержат сперматоцитов, число этих клеток при пересчете на единицу площади минимальное в трех сравниваемых формах ($p < 0.01$).

Концентрация тиреоидных и половых стероидных гормонов. По данным дисперсионного анализа у пестряток, также как и у жилой и проходной формы содержание трийодтиронина и эстрадио-

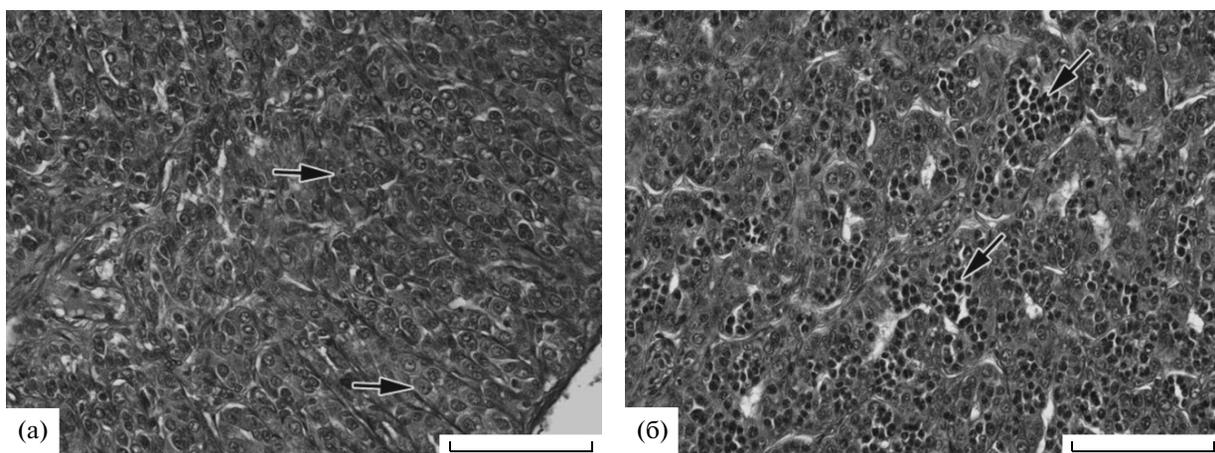


Рис. 2. Половые клетки в семенниках пестряток черноморской кумжи в возрасте 15 мес.: а – сперматогонии типа Б в цисте (стрелки), б – цисты с многочисленными сперматоцитами I порядка (стрелки). Масштаб 50 мкм.

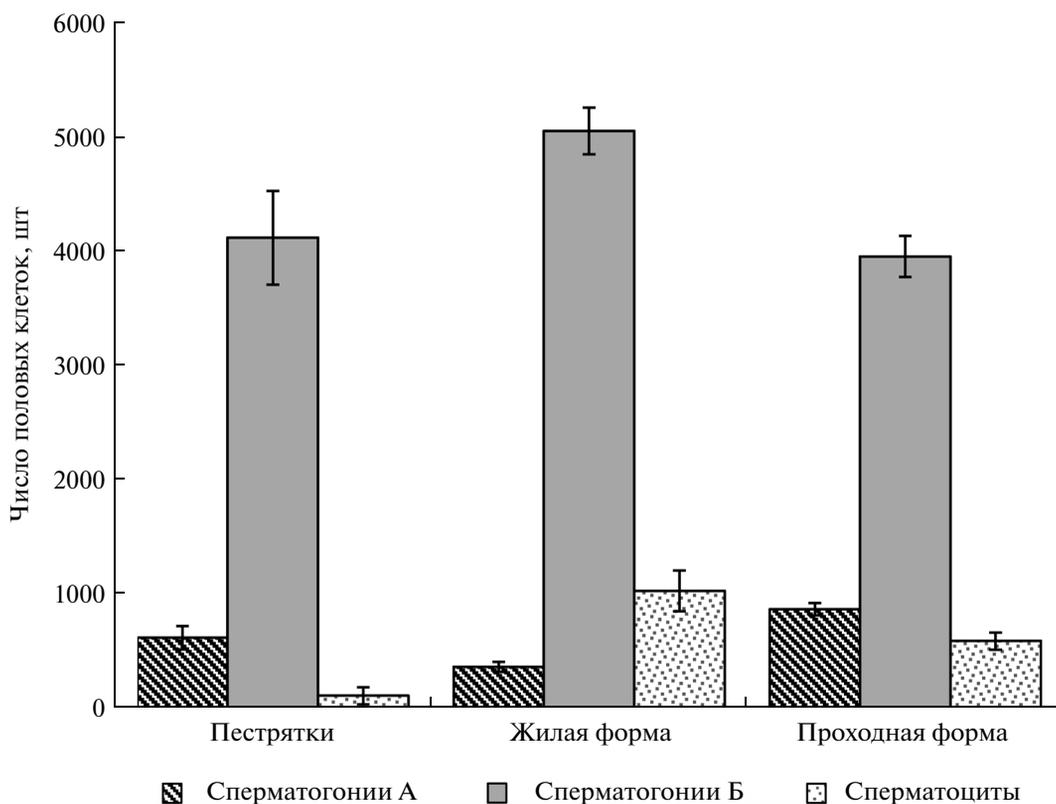


Рис. 3. Соотношение половых клеток разного типа в семенниках черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* в возрасте 15 мес. (I) – среднее квадратичное отклонение.

ла-17β достоверно ($p < 0.05$) зависит от принадлежности к той или иной форме, при этом, у самцов и самок одной формы эта зависимость различна. Уровень тестостерона в крови достоверно зависит от пола и принадлежности к форме ($p < 0.01$). Не выявлена достоверная зависимость концентрации Т4 от пола и формы.

Средний уровень и вариабельность тиреоидных гормонов у самок пестряток выше, чем у самцов: соответственно по Т3 – $\sigma = 2.4$, $\sigma = 0.5$, по

Т4 – $\sigma = 2168$, $\sigma = 715$ (рис. 4). Различия вариабельности уровня этих гормонов у самок и самцов достоверны по критерию Фишера, $p < 0.01$.

Из всех исследованных форм черноморской кумжи у пестряток самцов отмечены самые низкие уровни трийодтиронина в крови и его вариабельность (различия по вариабельности достоверны по критерию Фишера, $p < 0.01$). У пестряток концентрация трийодтиронина выше у самок, чем

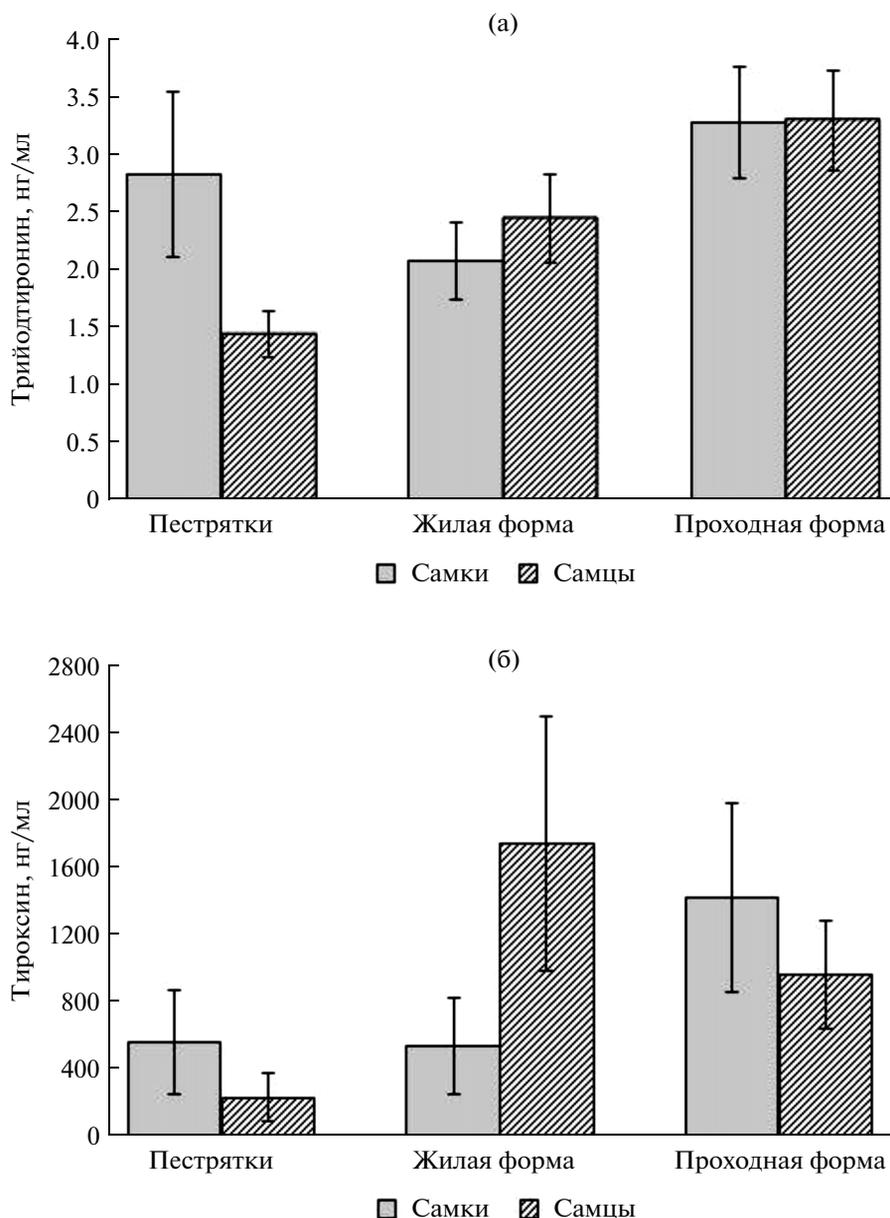


Рис. 4. Уровень тиреоидных гормонов (а, б) в крови самок и самцов черноморской кумжи в возрасте 15 мес. Планка погрешностей на графике – стандартная ошибка средней.

у самцов, а у особей жилой формы – у самцов, по сравнению с самками.

Содержание тестостерона у самцов пестряток и жилой формы достоверно выше, чем у самок (различия достоверны по критерию Стьюдента, $p < 0.01$) (рис. 5). Наиболее высокий средний уровень тестостерона выявлен у самцов жилой формы, различия достоверны по отношению ко всем самкам и самцам проходной формы ($p < 0.05$). Вариабельность содержания данного гормона в крови достоверно ($p < 0.05$ по критерию Фишера) меньше у самцов проходной формы ($\sigma = 0.26$) по сравнению с самцами жилой формы ($\sigma = 0.48$) и пестряток ($\sigma = 0.33$). Концентрация тестостерона

в сыворотке крови и его вариабельность у самок разных фенотипических форм достоверно не различаются ($p > 0.05$).

Наименьшее среднее содержание эстрадиола-17 β выявлено у самцов пестряток ($p < 0.01$), а наибольшее – у самцов жилой формы (рис. 5). Вариабельность концентрации эстрадиола-17 β в сыворотке крови у особей черноморской кумжи разных форм достоверно не различаются ($p > 0.05$). У пестряток концентрация этого гормона выше у самок, чем у самцов, а у особей проходной и жилой форм – у самцов, по сравнению с самками.

При анализе корреляции исследуемых гормонов методом Спирмена у всех подопытных рыб

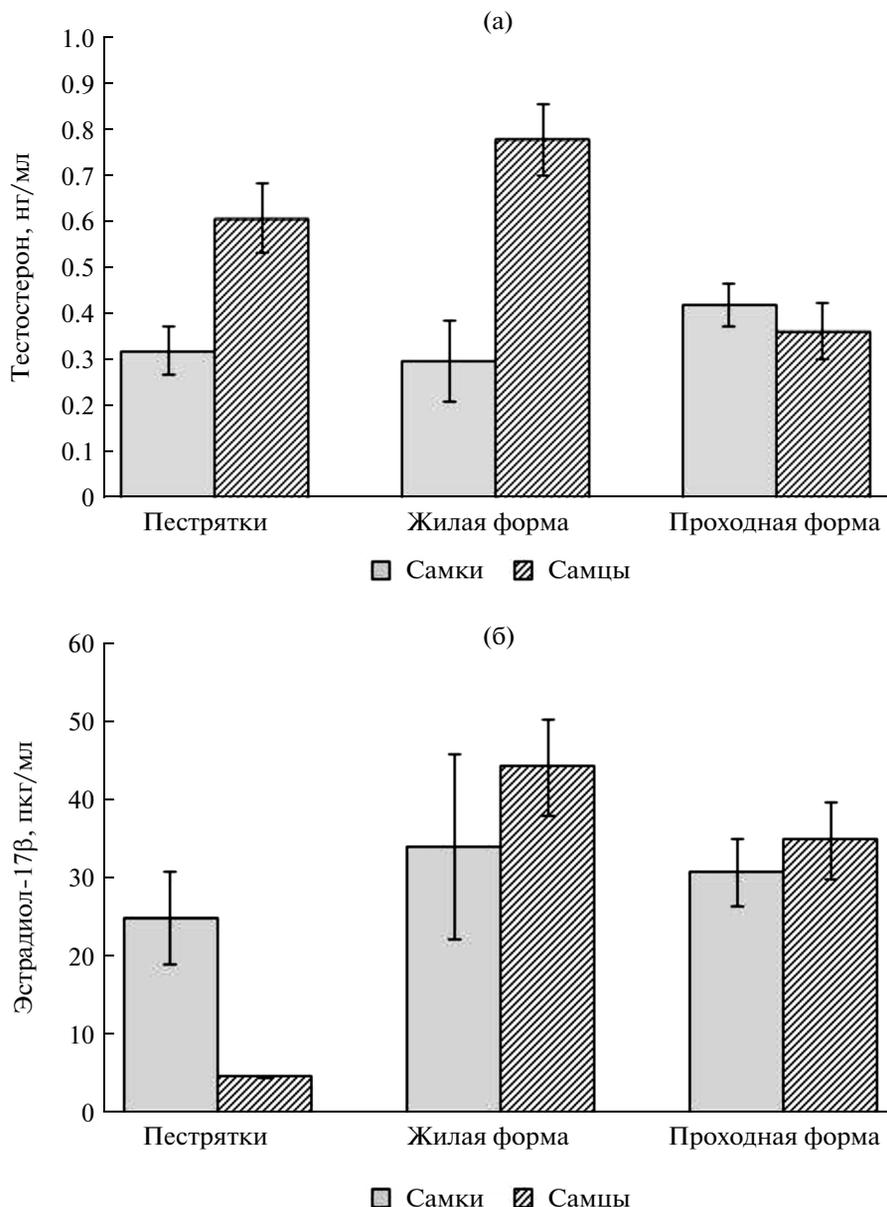


Рис. 5. Уровень тестостерона и эстрадиола-17β (а, б) в крови самок и самцов черноморской кумжи в возрасте 15 мес. Планка погрешностей на графике – стандартная ошибка средней.

были выявлены достоверные ($p < 0.05$) зависимости средней силы между тироксином и трийодтиронином ($r_s = 0.58$), а также между содержанием эстрадиола-17β и гормонами щитовидной железы – с Т3 ($r_s = 0.43$) и Т4 ($r_s = 0.43$).

Кластерный анализ (рис. 6) показал, что по полученным цитологическим и гормональным показателям наиболее компактные кластеры образуют самки жилой формы и пестряток черноморской кумжи (25% от максимального расстояния), а также самцы этих форм (13%). Данные кластеры объединяются на уровне 37%. Проходная форма наиболее удалена от остальных форм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Недифференцированная молодь (пестрятки) черноморской кумжи в возрасте 15 мес. отличается от уже дифференцированных на фенотипические формы особей того же возраста по длине и массе тела, состоянию и скорости созревания половых продуктов и по гормональным показателям.

Длина и масса тела пестряток меньше, чем у жилой и проходной формы, что подтверждает ранее полученные данные (Pavlov et al., 2010). Ранее (Павлов и др., 2012) показано, что значимые различия по размерным и массовым показателям в генерациях заводской черноморской кумжи проявляются уже в возрасте 1.5–2.0 мес., то есть за-

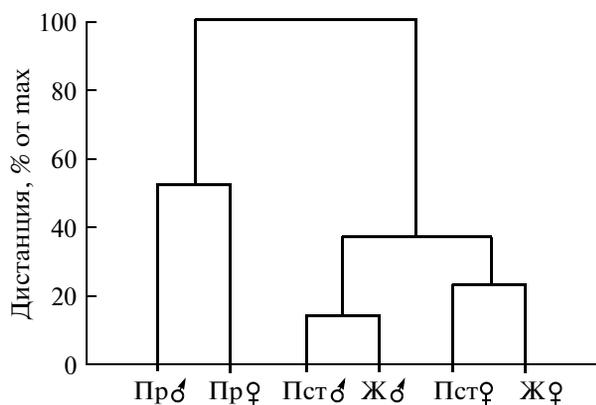


Рис. 6. Кластерный анализ (по методу Уорда) гормональных (концентрация трийодтиронина (Т3), тироксина (Т4), тестостерона, эстрадиола-17β) и цитологических (ЯЦО и число клеток на единицу площади) показателей черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* в возрасте 15 мес. Пст – пестрятки (недифференцированная молодь), Ж – жилая форма, Пр – проходная форма; тип дистанции – city–block (Manhattan).

долго до выбора жизненной стратегии. Низкие биологические показатели могут свидетельствовать о высокой конкуренции, приводящей к недостаточной обеспеченности пищей части особей, либо о других неблагоприятных условиях выращивания. По-видимому, перечисленные причины стоит рассматривать как основные факторы задержки выбора жизненной стратегии у пестряток, так как для такого выбора особь должна быть физиологически подготовлена.

Пестрятки характеризуются более медленным оогенезом как по сравнению с проходной, так и с жилой формой. В связи с тем, что у жилой формы интенсивность оогенеза ниже, чем у проходной, то можно говорить о том, что самки пестряток по состоянию гонад ближе к жилой форме. Самцы пестряток по интенсивности сперматогенеза близки к проходной форме черноморской кумжи – по сперматограммам Б они не отличаются от них, а по сперматограммам А и сперматоцитам несколько уступают. Следовательно, сперматогенез у пестряток идет медленнее, чем у жилой формы. Исключение составляет лишь одна рыба, у которой обнаружены гонады на III стадии зрелости. Данная особь по состоянию семенников ближе к жилой форме, но количество сперматоцитов в ее гонадах намного превышает максимальное значение таковых клеток, обнаруженное в половых железах жилой формы. При этом по уровню половых стероидных и тиреоидных гормонов в крови эта особь не имеет значимых различий с остальными исследованными пестрятками. Известно (Pavlov et al., 2010), что в популяции дикой черноморской кумжи встречается карликовая форма, у которой в возрасте 1+ найдены самцы и самки, достигшие половой зрелости. По-видимо-

му, обнаруженная особь с интенсивно протекающим сперматогенезом может в дальнейшем стать карликовым самцом.

Пестрятки и особи уже осуществившие выбор жизненной стратегии отличаются по количественному содержанию некоторых изученных гормонов. Большинство различий выявлено между самцами пестряток и остальными формами. Так у самцов пестряток обнаружен самый низкий уровень трийодтиронина и тироксина в крови по сравнению со всеми остальными рассмотренными формами. При этом уровень тестостерона у них заметно выше, чем у проходной формы, но ниже, чем у жилой. Концентрация в крови эстрадиола-17β у самцов пестряток в 7 раз ниже, чем у самцов проходной формы и в 9 раз, чем у жилой. У самок пестряток таких выраженных различий не обнаружено. При этом в пределах формы между самками и самцами установлены достоверные различия по уровню трийодтиронина, тестостерона и эстрадиола в крови. Отметим, что в пределах проходной и жилой форм гормональные различия у самок и самцов на количественном уровне проявляются в меньшей степени. Такое обособленное положение самцов пестряток по уровню гормонов может указывать на начало формирования среди этих рыб особей карликовой формы. Косвенным подтверждением такой вероятности может служить обнаружение одного самца с гонадами III стадии зрелости.

Таким образом, заводские пестрятки по изученным цитологическим и гормональным показателям ближе к жилой форме черноморской кумжи, чем к проходной. По данным кластерного анализа особи, выбравшие анадромную жизненную стратегию образуют отдельный кластер, удаленный от жилой формы и пестряток, что обусловлено большими физиологическими изменениями при подготовке к смолтификации. Задерживающиеся с выбором жизненной стратегии пестрятки, с высокой долей вероятности, в дальнейшем будут дифференцироваться в жилую форму черноморской кумжи. На это также указывает соотношение полов у пестряток и рыб жилой формы. Среди пестряток в возрасте 15 месяцев было 68% самок и 32% самцов, а у жилой формы – 24 и 76% соответственно (различия достоверны по критерию Стьюдента для долей, $p = 0.0001$). В возрасте 16 мес. соотношение полов изменяется – у пестряток доля самок снижается до 40%, а у жилой формы – возрастает до 33% (Pavlov et al. 2010). Следовательно, небольшое число самок жилой формы со временем пополняется оставшимися самками пестрятками, выбирающими резидентную жизненную стратегию. В целом, можно предполагать следующую очередность формообразования у черноморской кумжи. Первыми формируются особи, выбравшие анадромную жизненную стратегию. А среди рыб, выбравших резидентную жиз-

ненную стратегию, самцы определяются раньше, чем самки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Подтверждено, что заводские пестрятки в возрасте 15 мес., оставшиеся недифференцированными, по сравнению с жилой и проходной формами характеризуются меньшими длиной и массой тела. Установлено, что пестрятки имеют отличия как по состоянию и скорости развития половых желез, так и по концентрации тиреоидных и половых стероидных гормонов в крови.

2. Самки пестряток характеризуются низкими по сравнению с самками жилой и проходной форм показателями скорости оогенеза и сходным уровнем тиреоидных и половых стероидных гормонов.

3. Самцы пестряток по сравнению с самцами дифференцированных форм имеют среднюю интенсивность сперматогенеза и низкий уровень тиреоидных гормонов и эстрадиола. Содержание тестостерона у них заметно выше, чем у проходной формы, но ниже, чем у жилой.

4. Заводские пестрятки в возрасте 15 мес., оставшиеся недифференцированными, в дальнейшем будут дифференцироваться преимущественно в жилую форму.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность руководству и сотрудникам форелеводческого завода “Адлер” за содействие в проведении исследований, д. б. н., профессору биологического факультета МГУ А.О. Касумяну за ценные замечания по тексту рукописи.

Сбор материала выполнен при поддержке программы Президиума РАН “Живая природа”; Программы Президента РФ Ведущие научные

школы (контракт НШ–2666.2014.4); обработка материала и подготовка статьи осуществлены при поддержке РФФ (грант № 14-14-01171).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ганжа Е.В., Павлов Е.Д., Костин В.В. и др.* Суточная динамика тиреоидных и половых стероидных гормонов в крови годовиков жилой формы черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* // Известия РАН. Серия биологическая. 2015. № 1. С. 90–94.
- Макеева А.П.* Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ, 1992. 216 с.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л.* Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1991. 102 с.
- Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю.* Поведенческая дифференциация сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*: реореакция в год, предшествующий смолтификации // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50. № 2. С. 251–261.
- Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю.* Различия размерных и весовых показателей и особенностей питания заводской молоди черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax* Pall.) из двух пространственных группировок // ДАН. 2012. Т. 445. № 4. С. 479–481.
- Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Ганжа Е.В. и др.* Цитологическое состояние гонад и уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у двух фенотипических форм молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* // Вопр. ихтиол. 2014. Т. 54. № 4. С. 470–478.
- Ромейс Б.* Микроскопическая техника. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1953. 719 с.
- Чмилевский Д.А.* К вопросу о периодизации оогенеза у костистых рыб (обзор) // Вопр. ихтиол. 2003. Т. 43. № 3. С. 375–387.
- Pavlov D.S., Kostin V.V., Nechaev I.V. et al.* Hormonal status in different phenotypic forms of Black Sea trout *Salmo trutta labrax* // Ibid. 2010. V. 50. № 11. P. 985–996.

Cytological State of Gonads and Level of Thyroid and Sex Steroid Hormones in Black Sea Trout *Salmo trutta labrax* Pall.

E. D. Pavlov, E. V. Ganzha, V. V. Kostin, and D. S. Pavlov

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskii pr. 33, Moscow, 119071 Russia
e-mail: p-a-v@nxt.com

Received March 17, 2015; the final version, March 20, 2015

Cytological state of the gonads and hormonal state of hatchery Black Sea trout before differentiation into resident and anadromous forms (parr) at an age of 15 months have been examined. It has been shown that the hormonal changes associated with the choice of life strategy in the Black Sea trout females and males are pronounced to different degrees. As compared with the resident and anadromous individuals, the female parr display a low rate of oogenesis and similar hormonal status, while characteristic of the male parr are an intermediate rate of spermatogenesis, a low level of thyroid hormones and estradiol, and a medium testosterone level. As has been found, the undifferentiated Black Sea trout individuals predominantly develop into the resident form.

Keywords: Black Sea trout, within-population differentiation, parr, gametogenesis, thyroid hormones, sex steroid hormones