

БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ  
ПОЗВОНОЧНЫХ

УДК 57.017.645

СТРУКТУРА ЖЕЛТОЧНОГО СИНЦИТИАЛЬНОГО СЛОЯ  
ЛИЧИНОК СИГОВЫХ РЫБ,  
ГИСТОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

© 2017 г. Е. А. Кондакова<sup>а</sup>, \*, В. И. Ефремов<sup>а</sup>, В. А. Богданова<sup>б</sup>

<sup>а</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра эмбриологии  
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 7/9

<sup>б</sup>Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства им. Л.С. Берга  
199053, Санкт-Петербург, наб. Макарова, д. 26

\*E-mail: 23eak@mail.ru

Поступила в редакцию 06.10.2016 г.

Желточный синцитиальный слой (ЖСС) – это симпластическая провизорная система, формирующаяся на ранних стадиях эмбриогенеза костистых рыб. ЖСС выполняет морфогенетическую, трофическую и иммунную функции. Несмотря на важную роль в развитии, сведения о структуре ЖСС ограничены. В настоящей работе представлено сравнительно-гистологическое исследование особенностей структуры ЖСС в развитии личинок четырех хозяйственно важных видов Coregonidae (Salmoniformes) – *Coregonus peled*, *Coregonus muksun*, *Coregonus nasus* и *Stenodus leucichthys nelma*. ЖСС личинок Coregonidae имеет сложную, дифференцированную структуру. Для всех названных видов характерна функциональная регионализация цитоплазмы ЖСС, вероятно, обусловленная особенностями ассимиляции питательных веществ. Цитоплазма, окружающая крупную жировую каплю, выглядит исчерченной. В цитоплазме, окружающей массу желтка, заметно разделение на внутреннюю область, наполненную желточными включениями, и более гладкую, гомогенную наружную. Жировая капля сохраняется после полной утилизации массы желтка. На функциональную регионализацию указывает также неравномерность ЖСС по толщине вдоль переднезадней и дорзовентральной осей. Наименьшую толщину имеет дорсомедиальная, находящаяся под кишкой, область ЖСС. Дорсолатеральные области сильно утолщены и облегают кишку с двух сторон. Для ЖСС характерны гигантские исключительно сложной формы ядра. Видовые особенности касаются формы ЖСС и его ядер. На основании полученных результатов можно сделать вывод о принципиальном сходстве организации ЖСС личинок исследованных сиговых рыб, однако, можно говорить о ее видовых вариациях, различимых на гистологическом уровне.

**Ключевые слова:** *Coregonus peled*, *Coregonus muksun*, *Coregonus nasus*, *Stenodus leucichthys nelma*, гистологические методы, метаболизм желтка, личиночное развитие, желточный синцитиальный слой, жировая капля

DOI: 10.7868/S0475145017030065

ВВЕДЕНИЕ

Костистые рыбы – это многочисленная и наиболее разнообразная группа позвоночных животных, населяющих пресные и соленые воды всех климатических зон. Сегодня насчитывается от 30 до 32 (и более) тыс. видов костистых рыб из приблизительно 64000 видов позвоночных (Broughton et al., 2013; Glasauer, Neuhauss, 2014). Видовое своеобразие костистых рыб обнаруживается уже на ранних стадиях эмбриогенеза. Наряду с общими чертами существуют особенности в протекании различных процессов (Макеева, 1992; Kunz, 2004; Desnitskiy, 2015; Alix et al., 2015). Одной из предпосылок эволюционного успеха и многообразия костистых рыб может быть меробластический тип развития, в свою очередь обусловленный особой организацией яйцеклеток (Соин, 1981). Для

костистых рыб характерны телolecитальные обособленножелтковые яйцеклетки (Макеева, 1992). В ходе оогенеза, оплодотворения и первых делений дробления происходит отделение части цитоплазмы от желтка и ее локализация на анимальном полюсе яйца в виде бластодиска. Хотя бластодиск содержит некоторое количество желтка, основная его масса сосредоточена в т.н. желточной сфере. У костистых рыб и некоторых других животных с меробластическим модусом развития метаболизм желтка осуществляет специализированная структура – желточный синцитиальный слой (Kondakova et al., 2016). Это многофункциональная динамичная симпластическая структура. ЖСС образуется на стадии бластулы и становится активным компонентом желточной сферы. Описаны высоко упорядоченные движения ядер

ЖСС в ходе раннего эмбрионального развития. Многочисленные ядра ЖСС имеют различные уровни ploидности (могут быть высоко полиплоидными), размеры и форму. В результате обрастания бластодермой желточной сферы ЖСС вместе с желтком входит в состав желточного мешка. ЖСС, масса желтка и жировые капли (если они имеются) составляют желточный комплекс. Помимо трофической функции, ЖСС выполняет морфогенетическую и иммунную функции и активно участвует в эпителии (обзоры Carvalho, Heisenberg, 2010; Lepage, Bruce, 2010; Kondakova, Efremov, 2014; Bruce, 2016; Kondakova et al., 2016). Существует тесная структурная и функциональная связь ЖСС и печени. ЖСС Teleostei выполняет некоторые функции печени до начала ее деятельности и участвует в ее развитии; печень также участвует в метаболизме желтка (обзоры Kunz, 2004; Jaroszewska, Dabrowski, 2009, 2011; Carvalho, Heisenberg, 2010; Finn, Fyhn, 2010).

Несмотря на существенное значение ЖСС для процессов раннего развития рыб, сведения о данной структуре ограничены. Образование ЖСС, его функционирование, миграции ядер подробнее всего изучены у *Danio rerio*, модельного объекта биологии развития. Морфологические исследования немногочисленны, и выполнены в основном на модельных объектах, таких, как *D. rerio*, *Fundulus heteroclitus*, *Oryzias latipes* а также на нескольких видах, имеющих хозяйственное значение (Kondakova, Efremov, 2014).

Сиговые широко распространены в водоемах Голарктики, населяя реки и озера северной части Евразии и Америки. Сиговые являются многочисленной группой рыб, отличающейся большим видовым разнообразием, биологическими и экологическими особенностями.

Настоящее исследование ЖСС проведено на четырех видах сиговых рыб: пеляди, *Coregonus peled* (Gmelin), муксуна, *Coregonus muksun* (Pallas), чира, *Coregonus nasus* (Pallas) и нельме, *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas), которые относятся к ценным промысловым объектам и в настоящее время активно вводятся в аквакультуру.

Репродуктивной особенностью большинства Coregonidae, как осенне-нерестящихся рыб, является способность икры к длительному развитию при низких температурах, в том числе подо льдом или внутри льда. Эта особенность обусловлена специфическим составом желтка, содержащего большое количество ненасыщенных жирных кислот, мукополисахаридов, комплексов пигментов, предотвращающих образование кристаллов льда (Chernyaev, 2014). Яйцеклетки сиговых относятся к олигоплазматическому типу. В образовании кровеносной системы желточного мешка у них участвует подкишечно-желточная вена и отходящие от нее капилляры (Смолянов, 1966; Буланов, 1979; Лебедева 1982, 1985). При этом у различных видов отмечается участие в об-

разовании кровеносной сети желточного мешка и других сосудов на разных стадиях развития. Так, у зародышей *S. leucichthys nelma* в образовании сосудистой сети участвуют капилляры от подкишечной вены (Буланов, 1979), у *S. muksun* — передняя брыжеечная артерия, а также подкишечная и печеночно-желточная вена (Смолянов, 1966). Степень развития кровеносной сети желточного мешка, а также стадии, на которых она достигает максимального развития или претерпевает инволюцию, так же разнятся (Лебедева, 1982, 1985). У *S. nasus* отмечается особо густое расположение сосудов ЖМ как одна из адаптаций к обитанию в холодных водах (Лебедева, 1982). У нельмы на стадии вылупления происходит инволюция сосудистой сети желточного мешка, тогда как у пеляди на этой стадии сосуды желточного мешка достигают своего максимального развития (Смолянов, 1966; Лебедева, 1985). Пульсация сердца и эритроцитарное кровообращение начинаются до вылупления (Смолянов, 1966; Буланов, 1979; Лебедева, 1982, 1985). Желточный мешок шарообразный, но, по мере расходования желтка, принимает яйцевидную, а затем продолговатую форму (Смолянов, 1966; Буланов, 1979; Лебедева, 1982, 1985; Virta, Cooper, 2009). У личинок Coregonidae желточный комплекс расположен впереди печени (Kunz, 1964; Смолянов, 1966).

На *S. peled* изучали функции желточной сферы путем эксплантации бластодермы (Игнатьева, 1979). Гистологическое исследование ЖСС личинок *Coregonus alpinus* со стадии вылупления было выполнено Кунц (Kunz, 1964, 2004). Этот вид является эндемичным для двух пре-альпийских озер (Freyhof, 2005). В работах, посвященных личиночному развитию исследованных нами объектов запасы питательных веществ (в форме жировой капли и желтка) и их утилизация упоминаются, но не рассматриваются подробно (Смолянов, 1966; Буланов, 1979; Лебедева, 1982, 1985).

Цель этой работы — характеристика структуры ЖСС в личиночном развитии сиговых рыб. Задачи состояли в изучении особенностей цитоплазмы и ядер ЖСС представителей названных видов, их сопоставлении и выявлении черт сходства и особенностей.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Личинки пеляди, *Coregonus peled* ( $n = 14$ ), муксуна, *Coregonus muksun* ( $n = 10$ ), чира, *Coregonus nasus* ( $n = 12$ ) и нельмы, *Stenodus leucichthys nelma* ( $n = 14$ ) были получены в рыбноводном хозяйстве в Ленинградской области, расположенном на озере Суходольском. Икра была собрана от производителей маточных стад в октябре—декабре 2013 г. Инкубацию проводили в аппаратах Вейса. Основной период инкубации проходил при температуре 0.2°C. Массовый выход эмбрионов муксуна, чира и нельмы из оболочек произошел 18—20 апреля

при температуре воды 4–5°C, пеляди 3–10 мая при температуре 7–8°C. Инкубационный период составил для муксуна 150–165 сут., чира 140–163 сут., пеляди 150–175 сут., нельмы 180–195 сут.

Личинок фиксировали в жидкости Бродского дважды с интервалом в 14 дней (1 и 14 мая, *S. muksun*, *S. nasus*, *S. leucichthys nelma*) либо в 8 дней (6 и 14 мая, *S. peled*). Материал обезжизняли и заливали в парапласт (Sigma-Aldrich, США) в соответствии со стандартными схемами (Роскин, 1946; Меркулов, 1961). Поперечные, парасагиттальные и сагиттальные, фронтальные срезы толщиной 5 мкм получали на санном микротоме Leica SM 2010R (Leica Microsystems, Германия) в ресурсном центре (РЦ) “Развитие молекулярных и клеточных технологий” СПбГУ. Срезы окрашивали двумя способами: гематоксилином Караччи с докраской эритрозинном и железным гематоксилином по Гейденгайну, в т.ч. коммерческим (BioVitrum, Россия).

Методы классической гистологии с использованием серийных срезов, сделанных в трех плоскостях, позволяют получить представление о морфофункциональной организации ЖСС во всех участках этой системы, включая общую форму, ряд характеристик ядер и цитоплазмы, их особенности в области контакта ЖСС с прилежащими структурами, такими как органы пищеварительной системы, пигментные клетки, кровеносные сосуды.

Микрофотографии получены в РЦ “Хромас” СПбГУ с помощью микроскопа Leica DMPXA, оснащенного цифровой камерой Leica DC 500 (Leica Microsystems, Германия). Для обработки изображений была использована программа Adobe Photoshop 7.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В материале из первой по времени фиксации *S. peled* и *S. leucichthys nelma* оказались образцы, еще не перешедшие на смешанное питание, и те, что уже начали питаться. Все исследованные личинки *S. nasus* и *S. muksun* были зафиксированы в период смешанного питания. На начало активного питания указывают, в первую очередь, содержимое кишки и жировые включения в печени (“ажурная печень”).

В передней части желточного мешка располагается большая жировая капля. При гистологической обработке ее содержимое теряется (рис. 1а, 2а, 2б, 3, 4б, 4г). Полости правильной формы в желточной массе указывают на наличие дополнительных жировых капель, не слившихся с наиболее крупной (рис. 4г). Характеристики цитоплазмы ЖСС вокруг крупной жировой капли и не разделенной на пластинки массы желтка не одинаковы. Цитоплазма, окружающая жировую каплю, на гистологических срезах выглядит поперечно исчерченной (рис. 1а, 1д, 1е, 2а, 2б). В цитоплазме, ограничивающей массу желтка, можно различить до трех зон в направлении от желтка к

апикальной поверхности ЖСС. В вентральной и каудальной, прилежащей к печени областях ЖСС наиболее выражено разделение на внутреннюю исчерченную область и более гомогенную наружную (рис. 1б–1г, 2б, 2в).

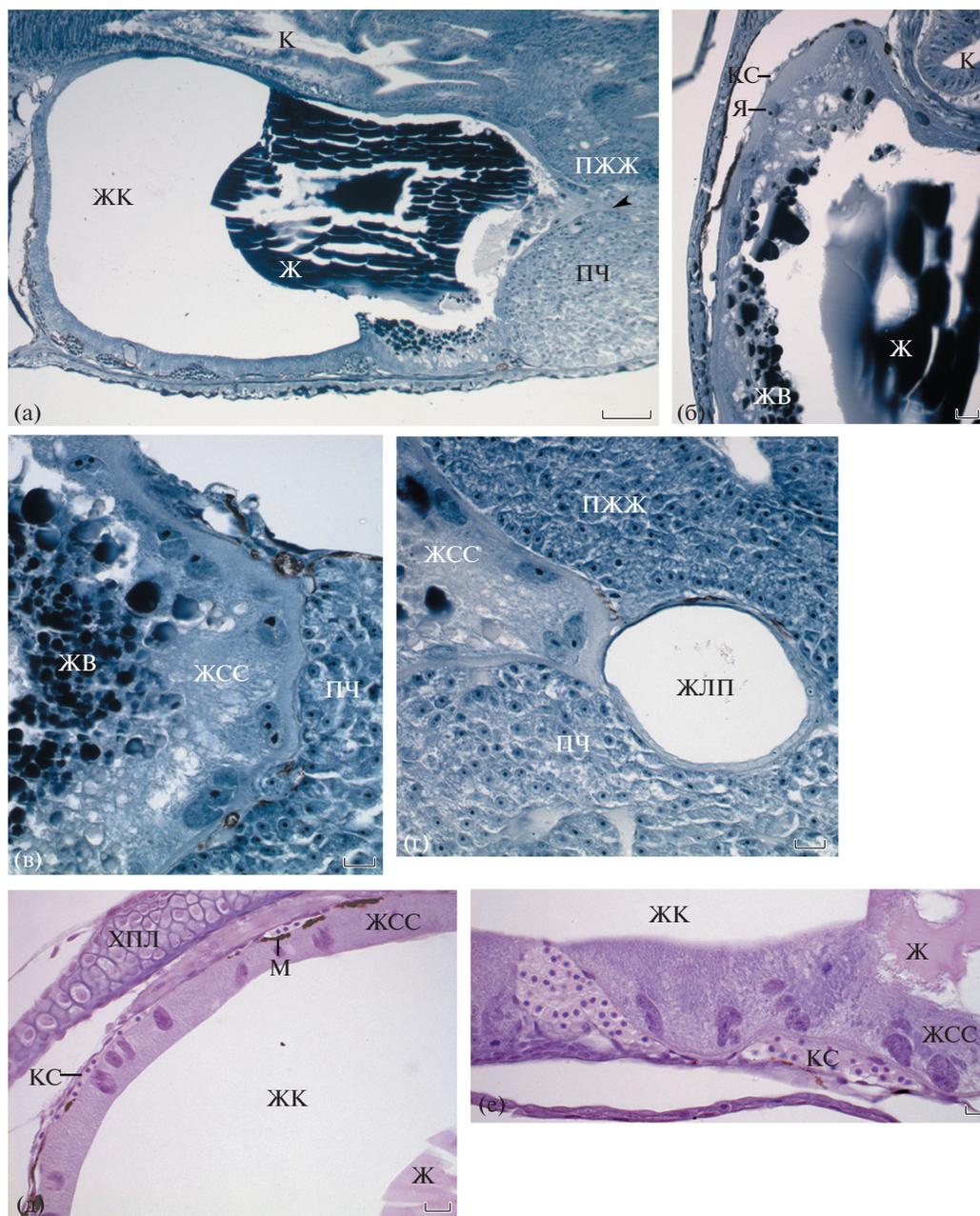
Жировая капля отделяется от массы желтка прослойкой цитоплазмы, наполненной желточными включениями, однако, у изученных нами образцов в центральной области желточного мешка цитоплазма ЖСС не просматривается (рис. 1а, 1д). У личинок *S. nasus*, имеющих остаточную желточную массу, прослойка также не видна (рис. 3в, 3г).

Самой тонкой выглядит дорсомедиальная, расположенная под кишкой область ЖСС. При этом дорсолатеральные области сильно утолщены и облегают кишку и заднюю область поджелудочной железы с двух сторон. Кишка оказывается “погруженной” в желточный комплекс (рис. 1б, 2).

Каудальная область желточного комплекса имеет сложную форму: она образует выросты, проникающие между прилежащими структурами: кишкой, поджелудочной железой, печенью и между ее дольками (рис. 1а, 1в, 1г, 2г, 2д, 2е). При этом граница ЖСС и печени на гистологических срезах часто представляет собой почти прямую линию. ЖСС отделен от печени тонким слоем соединительной ткани. Задняя область желточного комплекса смещена к правой стороне тела (рис. 2г, 2д, 2е).

На самых поздних изученных нами стадиях у всех личинок нельмы желток отсутствовал (рис. 3а). В ЖСС некоторых личинок муксуна были желточные включения. Среди личинок *S. nasus* встречались индивиды с ЖСС без желтка или с некоторым его количеством в виде включений и остатка желточной массы (рис. 3в, 3г). В передней области желточного комплекса сохраняется жировая капля (рис. 3а–3г), в цитоплазме могут так же присутствовать жировые капли меньшего размера и многочисленные мелкие вакуоли, по всей вероятности, представляющие собой включения липидов.

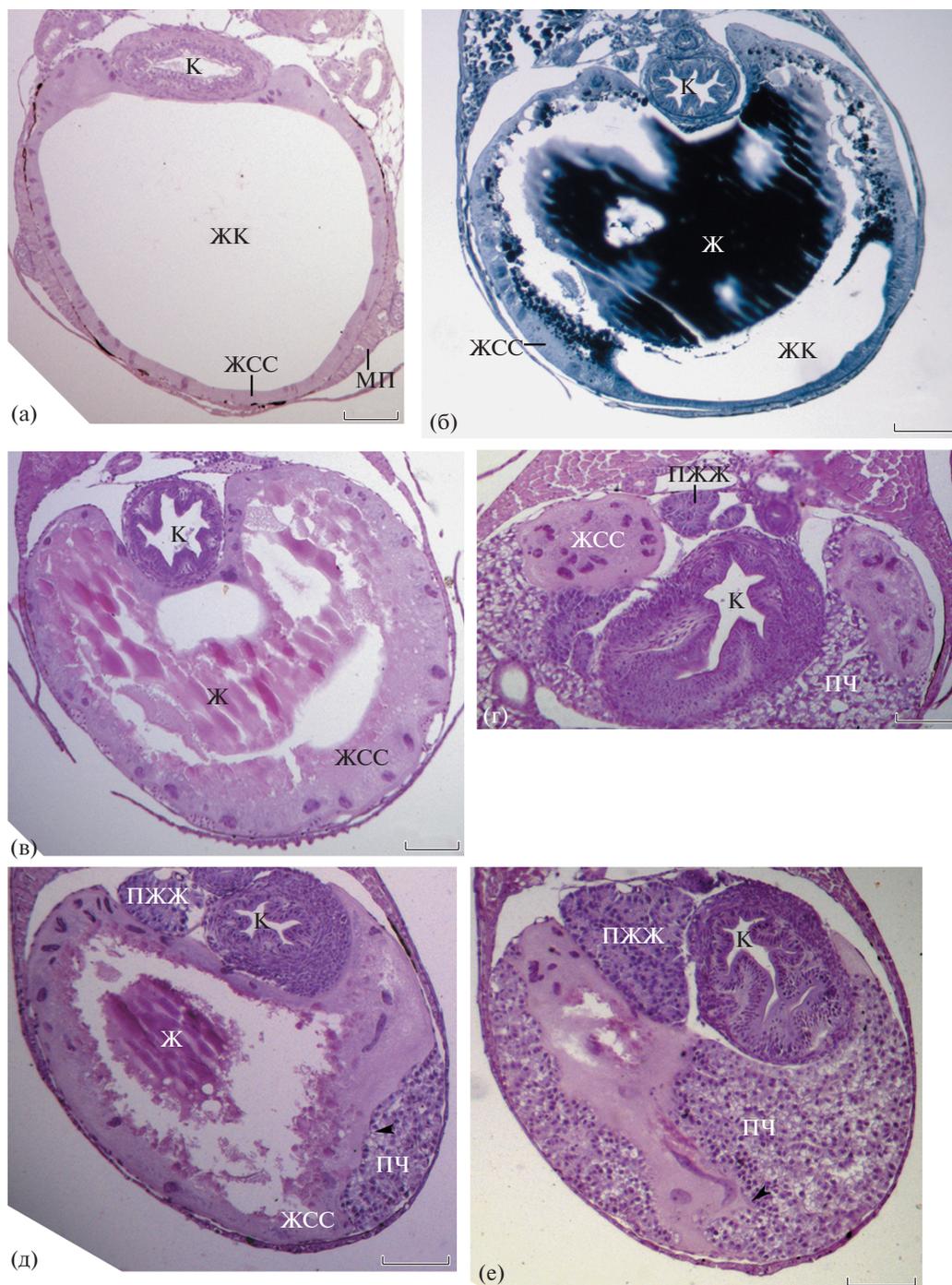
Многие ядра ЖСС очень крупные и имеют исключительно сложную форму (рис. 3б, 4). Отмечены ядра, соединенные мостиками или имеющие длинные выросты, которые могут указывать на такое соединение. По нашим наблюдениям, такие ядра чаще всего встречаются у *S. muksun* (рис. 4а). Ядра очень многочисленны вокруг жировой капли. Многие из них мельче ядер каудальной области ЖСС. Ядра передней области часто имеют сложную вытянутую форму и располагаются перпендикулярно поверхности ЖСС (рис. 1, 3а, 4б–4г). В их числе очень вытянутые ядра, закругленные на одном конце и разделенные на доли на другом (рис. 4б–4г). Они представлены у всех исследованных в этой работе видов, но наиболее часто встречаются у *S. leucichthys nelma* и *S. nasus* на поздних стадиях, когда жировые капли в ЖСС еще сохраняются, а желток либо израсходован, либо остается в минимальном количестве. У



**Рис. 1.** Особенности структуры ЖСС Coregonidae (а–г) – окраска железным гематоксилином по Гейденгау, (д, е) – гематоксилином Караччи с эритрозином. (а) – *S. leucichthys nelma*. Парасагиттальный срез. Наконечником стрелки показан вырост в каудальной области ЖСС; (б) – *S. leucichthys nelma*. Поперечный срез; (в, г) – *S. leucichthys nelma*. Парасагиттальные срезы, каудальная область; (д) – *C. nasus*. Фронтальный срез; (е) – *C. muksun*. Парасагиттальный срез. ж – желток, жв – желточные включения, жк – жировая капля, жлп – желчный пузырь, к – кишка, кс – кровеносный сосуд, м – меланофор, пжж – поджелудочная железа, пч – печень, хпл – хрящ плавника, я – ядро ЖСС. Масштаб: (а) – 100 мкм, (б–е) – 20 мкм.

*S. leucichthys nelma* значительная доля ядер имеет указанную форму, что, вероятно, является ее видовой особенностью. Ядра ЖСС могут быть светлыми с сетчатой структурой хроматина и более темными. Первые встречаются чаще в передней и в вентральной областях. Ядра дорсальной области, которые на поперечных и парасагиттальных срезах выглядят вытянутыми, по всей вероятности, плоские. На это указывают картины, наблюдаемые на срезах во фронтальной плоскости.

Эндотелий кровеносных сосудов желточного мешка хорошо виден (рис. 1б, 1д, 1е, рис. 3а, 3б, 4г). ЖСС контактирует с пигментными клетками, которые, в свою очередь, могут быть ассоциированы с сосудами. Какого-либо своеобразия цитоплазмы ЖСС в области сосудов и в местах контакта с пигментными клетками не отмечено. Особенностью *C. muksun* является истончение ЖСС в области некоторых сосудов желточного мешка, наиболее хо-



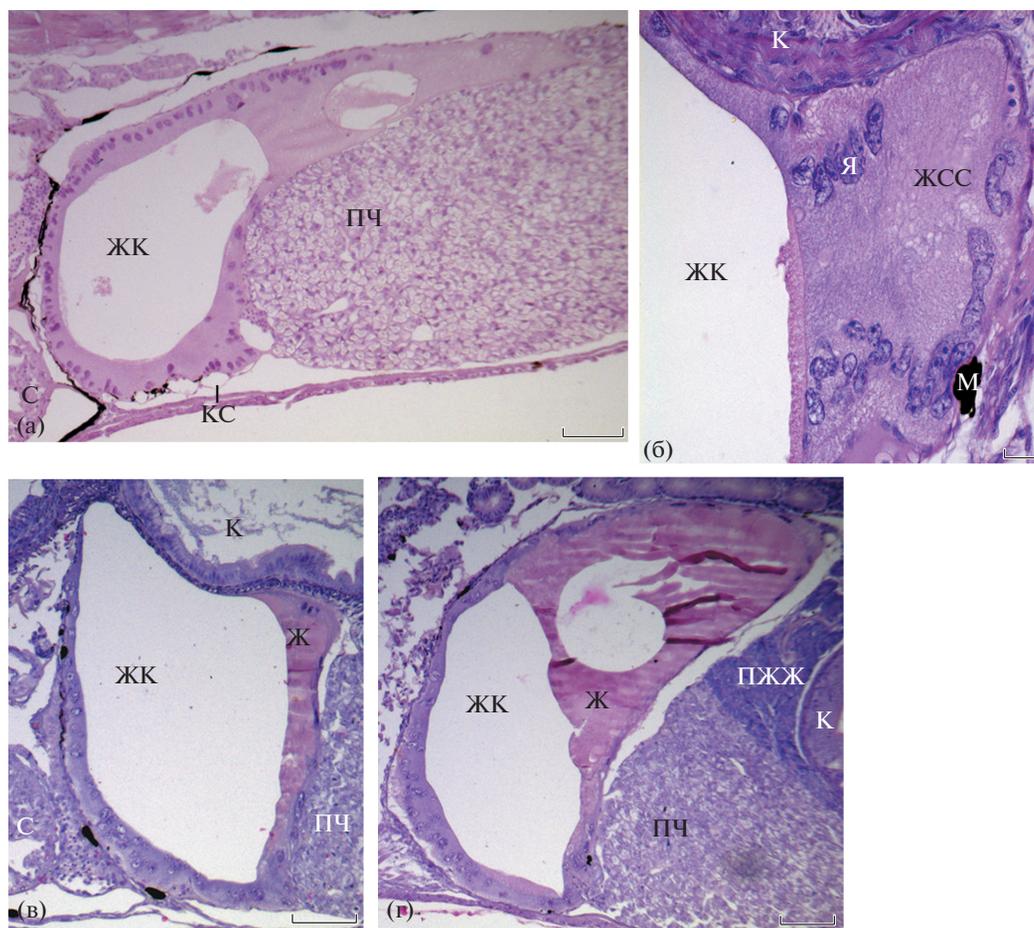
**Рис. 2.** Поперечные срезы ЖСС Coregonidae на разных уровнях вдоль переднезадней оси. Наиболее переднему уровню соответствует рис. 2а, наиболее заднему – рис. 2г и рис. 2е. (а, в–е) – окраска гематоксилином Караччи с эритрозином, (б) – железным гематоксилином по Гейденгайну. (а) – *C. nasus*. Срез через жировую каплю; (б) – *C. peled*. Срез через область контакта желтка и жировой капли; (в) – *C. muksun*, (г) – *C. muksun*. Каудальная область желточного комплекса и органы пищеварительной системы (д, е) – *C. peled*. Каудальная часть желточного комплекса. Небольшие выросты ЖСС между дольками печени показаны наконечниками стрелок. ж – желток, жк – жировая капля, к – кишка, мп – мышцы плавника, пжж – поджелудочная железа, пч – печень. Масштаб: 100 мкм.

рошо заметное у личинок с еще значительным количеством желтка (рис. 1е).

В этом исследовании ни у одной личинки в ЖСС не было отмечено морфологических признаков апоптоза.

## ОБСУЖДЕНИЕ

ЖСС четырех видов сиговых рыб, охарактеризованные нами, и ЖСС *C. alpinus*, описанный в литературе, по своей организации принципиаль-



**Рис. 3.** ЖСС личинок Coregonidae на поздних стадиях (окраска гематоксилином Караччи с эритрозином). (а) – *S. leucichthys nelma*. Парасагитальный срез; (б) – *C. muksun*. Поперечный срез; (в, г) – *C. nasus*. Парасагитальные срезы на разных уровнях. ж – желток, жк – жировая капля, к – кишка, кс – кровеносный сосуд, м – меланофор, пжж – поджелудочная железа, пч – печень, с – сердце. Масштаб: (а, в, г) – 100 мкм, (б) – 20 мкм.

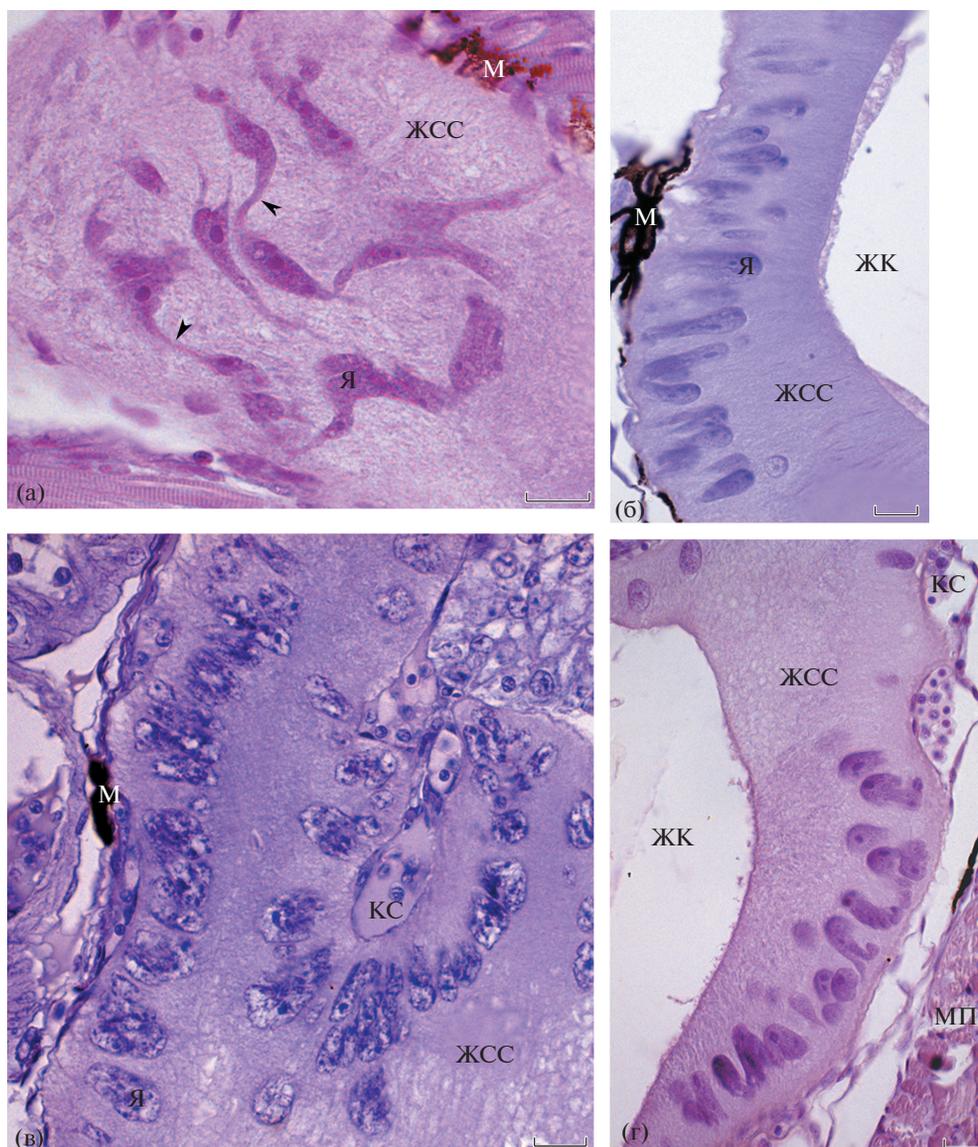
но не различаются. Тем не менее, можно отметить некоторые видовые особенности.

Сходство состоит в наличии исчерченной цитоплазмы вокруг жировой капли, выростов каудальной области ЖСС и в отсутствии прямого контакта между ЖСС и печенью (Kunz, 1964, 2004). “Ядра в форме комет”, характерные для *C. alpinus* и *Pterophyllum scalare* (Perciformes), располагающиеся перпендикулярно поверхности ЖСС (Kunz, 1964, 2004), отмечены нами у личинок четырех исследованных видов. Наиболее часто ядра такой формы можно видеть на поздних стадиях у нельмы и чира. Для ЖСС всех изученных сиговых характерна исключительная сложность формы ядер. Ядра, соединенные мостиками, описаны у *Misgurnus fossilis* и *Cyprinus carpio koi* (Корж и др., 1989; Kondakova et al., 2016). У живых гаструл *Danio rerio* были показаны группы ядер, соединенных мостиками (D’Amico, Cooper, 2001).

У некоторых рыб, желток которых содержит крупную жировую каплю (*S. maximus*, *S. lucioperca*) цитоплазма ЖСС окружает ее, и желточный ком-

плекс подразделяется на два компартамента (Mani-Ponset et al., 1994, 1996; Poupard et al., 2000; Ostaszewska, 2005). У личинок Coregonidae прослойка между массой желтка и жировой каплей, по всей вероятности, остается незамкнутой.

Жировая капля сохраняется некоторое время после истощения запасов желтка, что характерно не только для сиговых, но и для представителей других групп Teleostei (Kunz, 1964, 2004, Mani-Ponset et al., 1996; Poupard et al., 2000). Своеобразие участков ЖСС, ограничивающих жировую каплю и основную массу желтка по таким гистологическим признакам как толщина ЖСС, относительное количество и форма ядер, отмечено также у *Hypomesus olidus* (Yamada, 1959). Было бы крайне интересно определить в какой мере обнаруженные различия цитоплазмы ЖСС вокруг жировой капли и вокруг массы желтка отражают особенности их ультраструктуры. У других видов Teleostei с крупной жировой каплей отличия ультраструктуры соответствующих участков ЖСС не отмечено (Mani-Ponset et al., 1996; Krieger, Fleig, 1999).



**Рис. 4.** Полиморфные ядра ЖСС (окраска гематоксилином Караччи с эритрозинем). (а) – *C. muksun*. Ядра, соединенные “мостиками” показаны наконечниками стрелок; (б–г) – “Кометовидные” ядра ЖСС. Поперечные срезы *S. leucichthys nelma* (б, г) и парасагитальный срез *C. nasus* (в). жк – жировая капля, кс – кровеносный сосуд, м – меланофор, мп – мышцы плавника, я – ядро ЖСС. Масштаб: 20 мкм.

Подразделение области ЖСС, прилежащей к массе желтка, на исчерченные, гетерогенные зоны и гомогенную зону, расположенную апикально, может отражать стратификацию ЖСС Coregonidae по распределению органелл (Walzer, Schönenberger, 1979a, 1979b; Mani-Ponset et al., 1996; Jaroszewski, Dabrowski, 2009, 2011).

Дорсолатеральные области ЖСС увеличены, причем у сиговых они увеличены в большей степени, чем у описанных нами ранее ЖСС карповых рыб. Дорсомедиальная область ЖСС является наиболее тонкой и у изученных нами Coregonidae, и у Cyprinidae (Kondakova, Efremov, 2014; Kondakova et al., 2016). Участки ЖСС сиговых, контактиру-

ющие с кровеносными сосудами, не отличаются от остальных его областей.

У личинок на поздних стадиях развития морфологических признаков апоптоза ЖСС не наблюдалось. Очевидно, дегенерация ЖСС должна была начаться позже.

В данной работе нами впервые было выполнено сравнительное исследование ЖСС в ходе личиночного развития четырех представителей Coregonidae, отличающихся по своей биологии. Естественный ареал обитания *C. peled* охватывает озера и реки Сибири, на Европейском Севере – Печорский бассейн. В питании преобладает зоопланктон (Решетников и др., 1989). *C. muksun* населяет все

крупные реки Сибири. По типу питания муксун относится к эврифагам (Москаленко, 1971; Кугаевская, Сергиенко, 1988). *Coregonus nasus* является озерно-речным видом, имеет циркумполярное распространение. Питается преимущественно бентосными организмами (Богданов, 1998). *S. leucichthys nelma* населяет реки Северного Ледовитого океана, является полупроходным видом, но в некоторых водоемах имеются жилые формы. Нельма — единственный вид сиговых рыб, ведущий исключительно хищный образ жизни (Черешнев и др., 2002). Представляется важным определение возможных связей между особенностями биологии названных видов и особенностями ЖСС.

Полученные результаты, несомненно, помогут более глубокому пониманию процессов развития этих объектов, в особенности, сопряженных с переходом личинки на активное питание, и, конечно, дополнят спектр онтогенетического разнообразия Teleostei.

Учитывая сказанное, было бы крайне интересно исследовать гистологическими методами и методами трансмиссионной электронной микроскопии ЖСС зародышей и личинок сиговых, а также межвидовых гибридов, таких как пелядь × муксун (пелмук) и пелядь × чир (пелчир), и сопоставить их.

Таким образом, ЖСС личинок четырех видов Coregonidae организован сходным образом с небольшими видовыми вариациями. Это, прежде всего, особенности конфигурации желточного комплекса и своеобразии размеров и формы ядер ЖСС. Для Coregonidae характерна выраженная функциональная регионализация ЖСС вдоль переднезадней оси, связанная с наличием жировой капли, поляризация цитоплазмы вокруг массы желтка и исключительное многообразие ядер по форме и размеру.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарим ресурсные центры СПбГУ “Развитие молекулярных и клеточных технологий” и “Хромас”, а также Р.П. Костюченко, С.М. Ефремову и Е.Л. Гонобоблеву. Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 16-34-00391).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богданов В.Д. Морфологические особенности развития и определитель личинок сиговых рыб р. Оби. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 55 с.
- Буланов Д.П. Этапы эмбрионального развития кубенской нельмы // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1979. № 147. С. 121–131.
- Игнатьева Г.М. Ранний эмбриогенез рыб и амфибий (сравнительный анализ временных закономерностей развития). М.: Наука, 1979. 176 с.
- Корж В.П., Байкова О.В., Дмитриевская Т.В. Микроинъекции флуоресцирующих веществ в эмбрионы вьюна *Misgurnus fossilis* L. 2 Исследование морфологии гигантских ядер синцития // Онтогенез. 1989. Т. 20. № 4. С. 357–363.
- Кугаевская Л.В., Сергиенко Л.Л. Сравнительная морфологическая характеристика постэмбрионального развития рыб рода *Coregonus* Обского бассейна // Биология сиговых рыб. М.: Наука. 1988. С. 160–178.
- Лебедева О.А. Эмбриональное развитие чира *Coregonus nasus* Pallas и муксуна *Coregonus muksun* Pallas // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. № 185. С. 92–113.
- Лебедева О.А. Развитие икры и личинок пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1985. № 236. С. 74–85.
- Макеева А.П. Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ, 1992. 216 с.
- Меркулов Г.А. Курс патогистологической техники. Л.: Медгиз, 1961. 340 с.
- Москаленко В.К. Сиговые рыбы Сибири. М.: Пищепромиздат, 1971. 182 с.
- Решетников Ю.С., Мухачев И.С., Болотова Н.Л. Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1788) (PISCES: Coregonidae): Систематика, морфология, экология, продуктивность. М.: Наука, 1989. 302 с.
- Роскин Г.И. Микроскопическая техника. М.: Советская Наука, 1946. 328 с.
- Смолянов И.И. Эмбриональное развитие муксуна // Вопр. ихтиологии. 1966. Т. 6. № 1. С. 59–70.
- Соин С.Г. Новая классификация строения зрелых яиц рыб по соотношению количества желтка и ооциты // Онтогенез. 1981. Т. 12. № 1. С. 21–26.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2002. 496 с.
- Alix M., Chardard D., Ledore Y., Fontaine P., Schaerlinger B. An alternative developmental table to describe non-model fish species embryogenesis: application to the description of the *Eurasian perch* (*Perca fluviatilis* L. 1758) development // EvoDevo. 2015. V. 6. № 1. P. 1.
- Broughton R.E., Betancur-R.R., Li C., Arratia G., Orti G. Multi-locus phylogenetic analysis reveals the pattern and tempo of bony fish evolution // PLoS Curr. 2013.
- Bruce A.E. Zebrafish epiboly: Spreading thin over the yolk // Dev. Dyn. 2016. V. 245. № 3. P. 244–258.
- Carvalho L., Heisenberg C.-P. The yolk syncytial layer in early zebrafish development // Trends Cell Biol. 2010. V. 20. № 10. P. 586–592.
- Chernyaev G.A. Specific features of embryonic development of whitefishes (Coregonidae) as representatives of the “pagophilous” ecological group of reproduction // Biology Bulletin Reviews. 2014. V. 4. № 3. P. 252–262.
- D’Amico L.A., Cooper M.S. Morphogenetic domains in the yolk syncytial layer of axiating zebrafish embryos // Dev. Dyn. 2001. V. 222. № 4. P. 611–624.
- Desnitskiy A.G. On the features of embryonic cleavage in diverse fish species // Russian J. Developmental Biology. 2015. V. 46. № 6. P. 326–332.
- Finn R.N., Fyhn H.J. Requirement for amino acids in ontogeny of fish // Aquac. Res. 2010. V. 41. № 5. P. 684–716.
- Freyhof J. Redescription of *Coregonus bavaricus* Hofer, 1909 from Lake Ammersee, Bavaria (Salmoniformes: Coregonidae) // Cybium. 2005. V. 29. № 2. P. 179–183.
- Glasauer S.M.K., Neuhauss S.C.F. Whole-genome duplication in teleost fishes and its evolutionary consequences // Molecular Genetics and Genomics. 2014. V. 289. № 6. P. 1045–1060.

- Jaroszewska M., Dabrowski K.* The nature of exocytosis in the yolk trophoblastic layer of Silver Arowana (*Osteoglossum bicirrhosum*) juvenile, the representative of ancient teleost fishes // *Anat. Rec. (Hoboken)*. 2009. V. 292. № 11. P. 1745–1755.
- Jaroszewska M., Dabrowski K.* Utilization of yolk: transition from endogenous to exogenous nutrition in fish // *Larval Fish Nutrition*. 2011. P. 183–218.
- Kondakova E.A., Efremov V.I.* Morphofunctional transformations of the yolk syncytial layer during zebrafish development // *J. Morphology*. 2014. V. 275. № 2. P. 206–216.
- Kondakova E.A., Efremov V.I., Nazarov V.A.* Structure of the yolk syncytial layer in Teleostei and analogous structures in animals of the meroblastic type of development // *Biology Bulletin*. 2016. V. 43. № 3. P. 208–215.
- Krieger J., Fleig R.* Yolk mobilization in perch, *Perca fluviatilis* L., embryos // *Fish Physiol. Biochem.* 1999. V. 21. № 2. P. 157–165.
- Kunz Y.W.* Morphologische Studien fiber die embryonale und postembryonale Entwicklung bei Teleostiern mit besonderer Berficksichtigung des Dottersystems und der Leber // *Rev. Suisse Zool.* 1964. № 71. P. 445–525.
- Kunz Y.W.* Developmental Biology of Teleost Fishes. Dublin: Springer, 2004. 636 p.
- Lepage S.E., Bruce A.E.* Zebrafish epiboly: mechanics and mechanisms // *Int. J. Dev. Biol.* 2010. V. 54. № 8–9. P. 1213–1228.
- Mani-Ponset L., Diaz J.P., Schlumberger O., Connes R.* Development of yolk complex, liver and anterior intestine in pikeperch larvae, *Stizostedion lucioperca* (Percidae), according to the first diet during rearing // *Aquat Living Resour (Nantes)*. 1994. V. 7. № 3. P. 191–202.
- Mani-Ponset L., Guyot E., Diaz J.P., Connes R.* Utilization of yolk reserves during post-embryonic development in three teleostean species: the sea bream *Sparus aurata*, the sea bass *Dicentrarchus labrax* and the pike-perch *Stizostedion lucioperca* // *Mar. Biol.* 1996. V. 126. № 3. P. 539–547.
- Ostaszewska T.* Developmental changes of digestive system structures in pike-perch (*Sander lucioperca* L.) // *Electron. J. Ichthyol.* 2005. V. 2. P. 68–75.
- Poupard G., André M., Durliat M., Ballagny C., Boeuf G., Babin P.J.* Apolipoprotein E gene expression correlates with endogenous lipid nutrition and yolk syncytial layer lipoprotein synthesis during fish development // *Cell Tissue Res.* 2000. V. 300. № 2. P. 251–261.
- Virta V.C., Cooper M.S.* Ontogeny and phylogeny of the yolk extension in embryonic Cypriniform fishes // *J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol.* 2009. V. 312. № 3. P. 196–223.
- Walzer C., Schönenberger N.* Ultrastructure and cytochemistry study of the yolk syncytial layer in the alevin of trout (*Salmo fario trutta* L.) after hatching. I. The vitellolysis zone // *Cell Tissue Res.* 1979a. V. 196. № 1. P. 59–73.
- Walzer C., Schönenberger N.* Ultrastructure and cytochemistry study of the yolk syncytial layer in the alevin of trout (*Salmo fario trutta* L.) after hatching. II. The cytoplasmic zone // *Cell Tissue Res.* 1979b. V. 196. № 1. P. 75–93.
- Yamada J.* The structure of the yolk sac and the absorption of the yolk in the pond smelt fry // *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 1959. V. 10. № 3. P. 196–203.

## Structure of the Yolk Syncytial Layer in the Larvae of Whitefishes: A Histological Study

E. A. Kondakova<sup>a, \*</sup>, V. I. Efremov<sup>a</sup>, and V. A. Bogdanova<sup>b</sup>

<sup>a</sup>St. Petersburg State University, Department of Embryology, St. Petersburg, 199034 Russia

<sup>b</sup>Berg State Research Institute on Lake and River Fisheries, St. Petersburg, 199053 Russia

\*e-mail: 23eak@mail.ru

Received October 6, 2016

The yolk syncytial layer (YSL) is a symplastic provisory system that forms at the early stages of embryogenesis of teleosts. The YSL serves morphogenetic, trophic, and immune functions. Despite its important role in development, data on the structure of YSL are scarce. In the present study, comparative histological research on the features of YSL structure in the development of larvae of four economically important species of Coregonidae (Salmoniformes)—*Coregonus peled*, *Coregonus muksun*, *Coregonus nasus*, and *Stenodus leucichthys nelma*—is presented. The YSL of the larvae of Coregonidae has a complex, differentiated structure. Functional regionalization of YSL cytoplasm, possibly determined by the specific features of nutrient assimilation, is typical for all aforementioned species. Cytoplasm that encircles a large spherome appears striated. A division into an inner area, filled with yolk inclusions, and an outer, smoother homogeneous area, can be noted in the cytoplasm surrounding the yolk mass. The spherome is retained after complete utilization of the yolk mass. The heterogeneity of thickness of YSL along anteroposterior and dorsoventral axes also indicates the functional regionalization. The dorsomedial area of YSL, located under the intestine, is the least thick. Dorsolateral areas are strongly incrassated and envelop the intestine from two sides. Gigantic nuclei of exceptionally complex form are typical for YSL. Specific features apply to the form of YSL and its nuclei. Based on the obtained results, a fundamental similarity in organization of the YSL of larvae of the studied whitefishes can be concluded; however, its specific variations distinguishable on a histological level can be discussed.

**Keywords:** *Coregonus peled*, *Coregonus muksun*, *Coregonus nasus*, *Stenodus leucichthys nelma*, histological methods, yolk metabolism, larval development, yolk syncytial layer, spherome