

УЛЬТРАСТРУКТУРНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СПЕРМАТОГЕНЕЗА КИЖУЧА *ONCORHYNCHUS KISUTCH* И СИМЫ *O. MASOU* (SALMONIDAE, TELEOSTEI)

© С. Ю. Незнанова, А. А. Реунов

Институт биологии моря ДВО РАН им. А. В. Жирмунского, Владивосток;
электронный адрес: masou@yandex.ru

Исследован сперматогенез кижуча и симы с применением трансмиссионной электронной микроскопии. Показано, что размерные и ультраструктурные параметры сперматогенных клеток обоих видов не имеют выраженных различий. Характерной особенностью сперматогониев является наличие субстанции половых детерминантов — цитоплазматического маркера клеток половой линии. Первичные и вторичные сперматоциты, а также ранние сперматиды локализованы в гонаде в виде скоплений клеток, находящихся на одной стадии развития. В спермиогенезе констатировано закономерное появление электронно-светлой везикулы, которая формирует структурный комплекс с апикальным уплотнением ядерной мембраны. Данный комплекс морфологически сходен с недоформированными акросомами сперматид многих Metazoa и охарактеризован авторами как «акросомоподобная структура» (АС). На конечном этапе спермиогенеза происходит исчезновение АС, что позволяет считать ее временно существующей органеллой, рекапитулирующей предковый морфотип акросомного спермия лососевых рыб. Спермии обоих видов являются типичными безакросомными примитивными сперматозоидами, характерными для многих представителей Teleostei, имеющих наружное осеменение.

Ключевые слова: сперматогенез, ультраструктура, *Oncorhynchus kisutch*, *O. masou*.

Ультраструктура сперматозоидов рассмотрена у представителей всех таксонов современных рыб, и для большинства из них отсутствие акросом является характерной особенностью (Jamieson, 1991). Некоторые исследователи полагают, что безакросомный тип мужских гамет возник в эволюции Teleostei вторично (Mattei, 1988). Данная гипотеза позволяет предполагать, что в сперматогенезе многих костистых рыб должны рекапитулировать акросомальные элементы, возникающие временно и исчезающие на конечном этапе дифференциации сперматозоидов. Тем не менее сведения о возникновении временных акросом у представителей данного таксона являются большой редкостью. Так, в спермиогенезе *Lepadogaster lepadogaster* подобная структура охарактеризована как «остаточная акросома» (Mattei, Mattei, 1978). Акросомоподобная везикула описана также в сперматиде *Neoceratias spinifer* (Jespersen, 1984), *Gambusia affinis* (Jamieson, 1991), но в зрелых спермиях данных видов она отсутствует. У *Lepidogalaxias salamandroides* спермии имеют структуру, подобную «акросоме с перфораториумом» (Leung, 1988). Акросомоподобные везикулы были также обнаружены в сперматиде представителя камбаловых рыб *Cleisthenes herzenstein* (Реунов и др., 2004; Незнанова, 2006).

Согласно данным литературы (Billard, 1983), начальные стадии формирования акросомальной вакуоли наблюдаются в ранних сперматиде стальноголового лосося *Salmo gairdneri*. На основании данного примера можно предполагать, что обсуждаемое явление может быть обнаружено и у других лососевидных.

В данной работе проведено ультраструктурное исследование особенностей сперматогенеза двух видов лососевых рыб — *Oncorhynchus kisutch* и *O. masou* (Salmonidae) — с целью возможного обнаружения рекапитуляции акросомальных структур в сперматогенезе.

Материал и методика

Экземпляры рыб симы *O. masou* были собраны в устье р. Киевка (Приморский край) в июле 2000 г., кижуча *O. kisutch* — в р. Камчатка (Усть-Камчатский р-н) в августе 2007 г. на биостанции «Радуга». Для оценки репродуктивного состояния рыб использовали визуальное определение степени зрелости гонад у 6 экземпляров самцов каждого вида. Для электронно-микроскопического анализа были взяты кусочки семенников обоих видов лососей. Мелкие кусочки гонад фиксировали в течение 2 ч в 2.5%-ном глутаральдегиде, приготовленном на 0.1 М какодилатном буфере (рН 7.4), с постфиксацией в 2%-ной четырехокиси осмия в течение 2 ч на том же буфере. Затем материал обезживали в серии спиртов и ацетонов и заливали в Эпон—Аралдит (Sigma, США). Ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме Reichert-E (Германия). Срезы, окрашенные уранил-ацетатом в течение 20 мин и цитратом свинца (2 мин), исследовали, фотографировали с помощью трансмиссионного электронного микроскопа JEOL 100S (Япония).

Результаты

Кижуч *Oncorhynchus kisutch*. Сперматогонии имеют диаметр около 6.8 мкм (рис. 1, а). Ядро округлой формы достигает среднего диаметра 5.1 мкм. Для ядер сперматогониев характерно наличие обширных светлых зон карิโอплазмы с хроматином, распределенным вдоль ядерной

мембраны. В цитоплазме присутствуют электронно-плотные структуры, состоящие из рыхлого материала, не окруженные мембраной, которые сходны с так называемым (Silveira et al., 1990; Реунов, 2005) веществом зародышевой плазмы, или половыми детерминантами. Как правило, вблизи таких структур локализованы митохондрии. Как показано на рис. 1, а, митохондрии, средний диа-

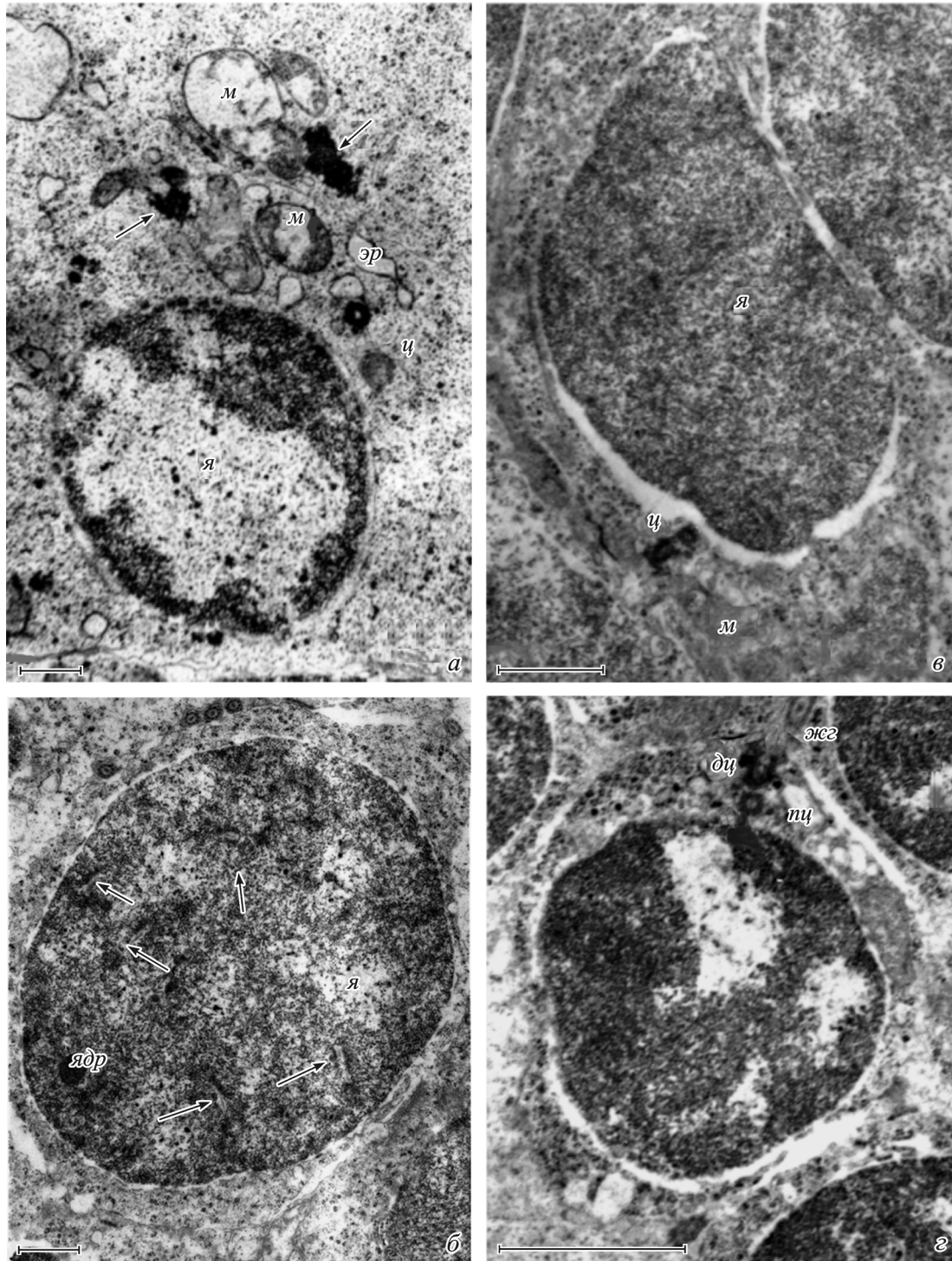


Рис. 1. Сперматогенные клетки в гонадах кижуча *Oncorhynchus kisutch*.

а — сперматогоний: стрелками указан «нуаж»; б — сперматоцит I порядка: стрелками указан синаптонемальный комплекс; в — сперматоцит II порядка; г — ранняя сперматида. дц — дистальная центриоль, жсг — жгут, м — митохондрия, пц — проксимальная центриоль, ц — центриоль, эр — эндоплазматический ретикулум, я — ядро, ядр — ядрышко. Масштабные линейки — 1 мкм.

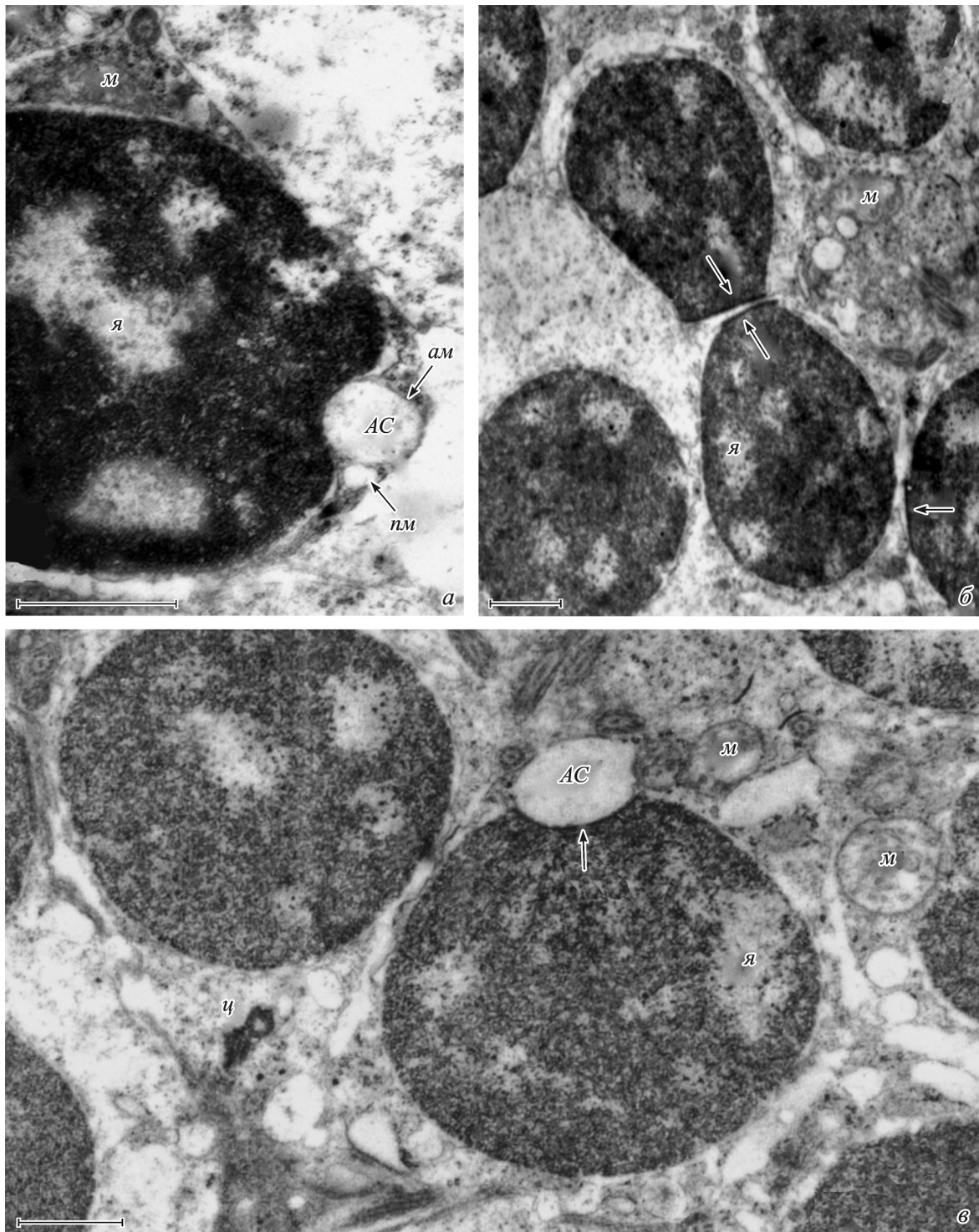


Рис. 2. Ранние стадии спермиогенеза в гонадах кижуча *Oncorhynchus kisutch*.

a–в — ранние сперматиды. *Стрелки* — утолщение ядерной мембраны; *ам* — акросомальная мембрана, *АС* — акросомоподобная структура, *пм* — плазматическая мембрана; остальные обозначения те же, что и на рис. 1. *Масштабные линейки* — 1 мкм.

метр которых достигает 1 мкм, равномерно распределены по цитоплазме, имеют округлую или овальную форму, заполнены прозрачным матриксом.

Диаметр первичных сперматоцитов (рис. 1, *б*) достигает 9.3 мкм. Ядра (диаметр около 8 мкм) содержат равномерно распределенный конденсированный хроматин. На стадии пахинемы можно наблюдать образование синаптонемальных комплексов — маркеров ядер первичных

сперматоцитов (рис. 1, *б*). В отличие от сперматогониев в сперматоцитах I отсутствуют половые детерминанты. В цитоплазме обнаружены митохондрии, по структуре сопоставимые с таковыми в сперматогониях.

Вторичные сперматоциты (рис. 1, *в*) образуют в гонаде скопления клеток, отличающихся от первичных сперматоцитов меньшими размерами среднего клеточного диаметра (6.3 мкм) и ядер (4.9 мкм). Ультраструктурные

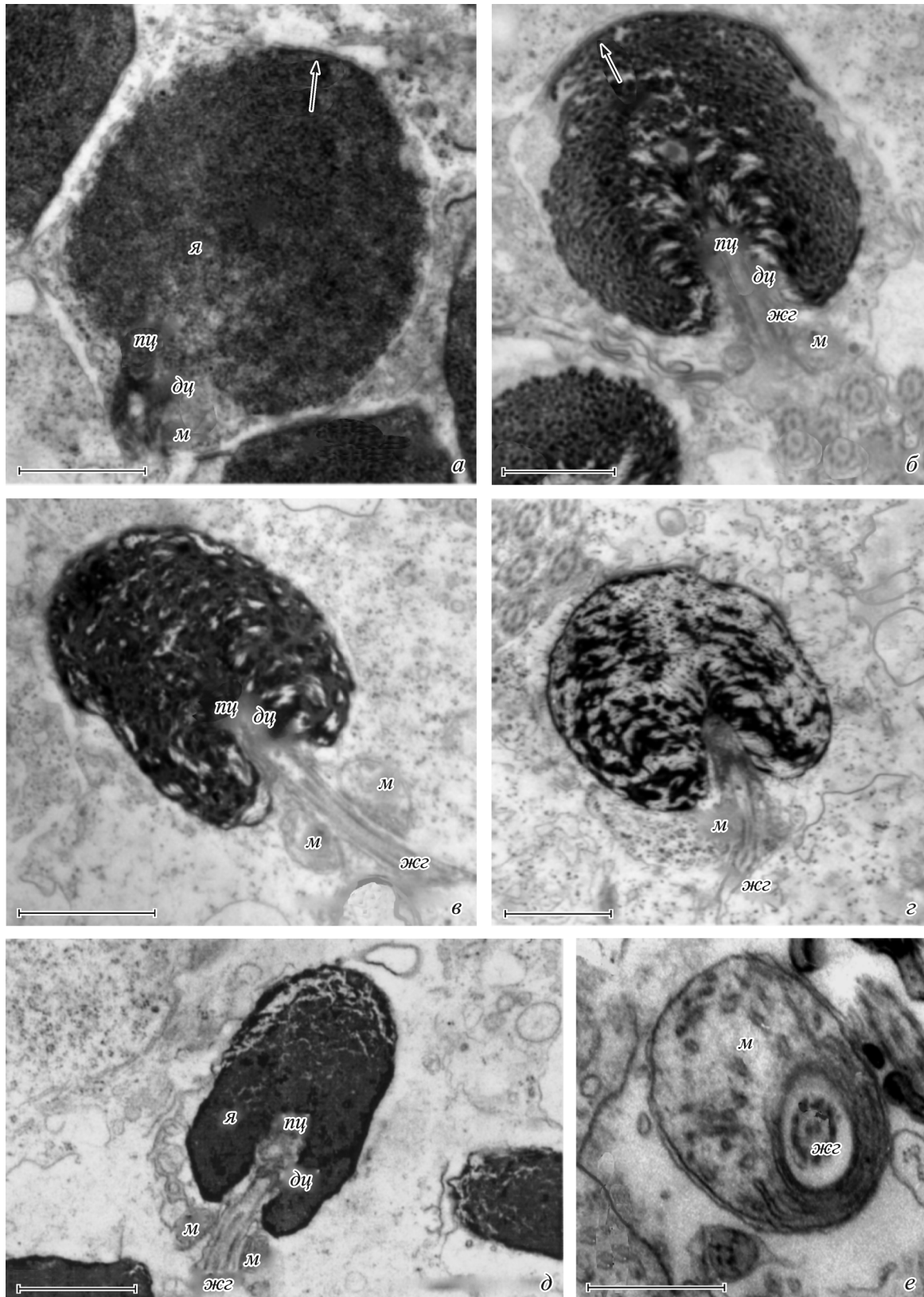


Рис. 3. Поздние стадии спермиогенеза в гонадах кижуча *Oncorhynchus kisutch*.
 Обозначения те же, что и на рис. 1, 2. Масштабные линейки: а—д — 1 мкм, е — 0,5 мкм.

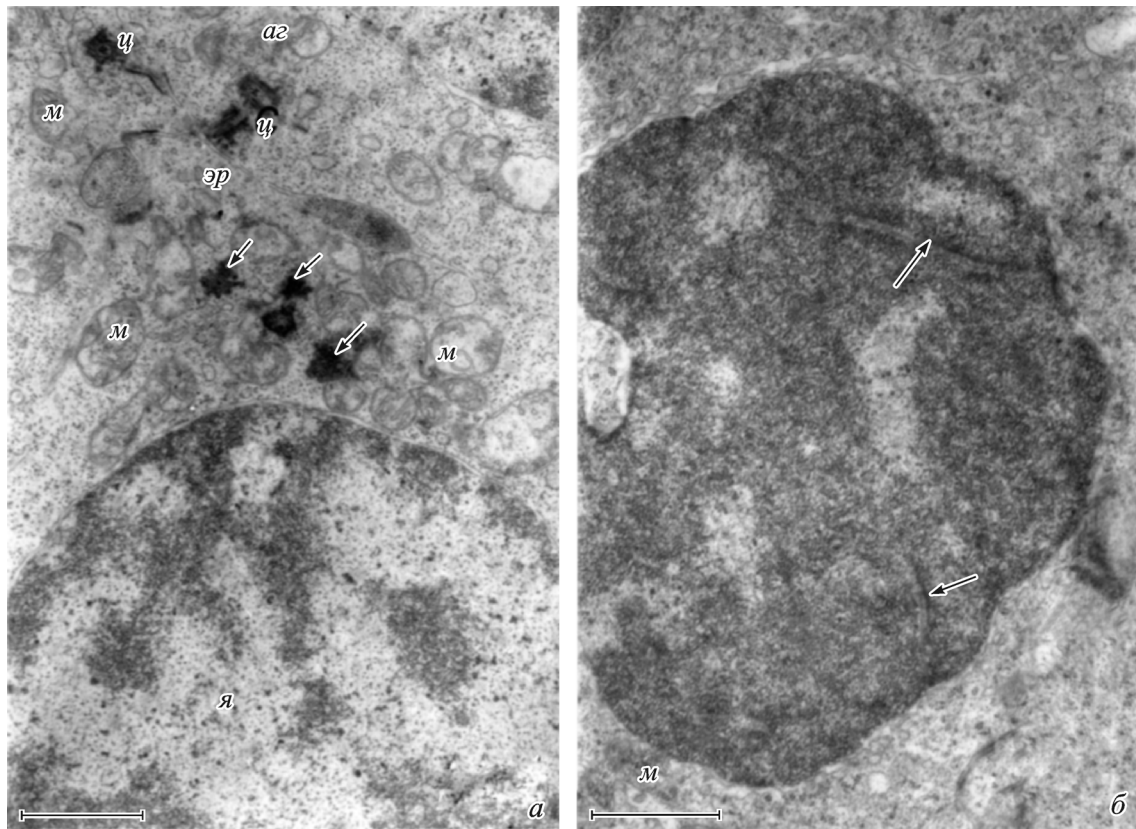


Рис. 4. Сперматогенные клетки в гонадах сима *Oncorhynchus masou*.

a — сперматогоний: стрелками указан «нуаж»; *b* — сперматоцит I порядка: стрелками указан синаптонемальный комплекс. *аг* — аппарат Гольджи; остальные обозначения те же, что и на рис. 1—3. Масштабные линейки — 1 мкм.

особенности сперматоцитов II аналогичны таковым у первичных сперматоцитов. Центриоли, как правило, локализованы около клеточной мембраны.

Ранние сперматиды (рис. 1, *з*) также образуют группы и узнаваемы по меньшим клеточному и ядерному диаметрам. Их диаметр достигает 4.6 мкм, в то время как диаметр ядер — около 3.4 мкм. Характер конденсации хроматина подобен таковому в сперматоцитах. Центриоли расположены у клеточной мембраны, дистальная центриоль формирует жгутик.

На ранних стадиях спермиогенеза происходит одновременное возникновение электронно-светлой везикулы (рис. 2, *а*) и электронно-плотной пластинки в апикальной части ядерной мембраны (рис. 2, *б*). В процессе спермиогенеза можно наблюдать совмещение данной везикулы с плотной пластинкой, которая становится базальной основой акросомоподобной структуры (АС) (рис. 2, *в*). На этой стадии электронно-светлая везикула, являющаяся составной частью АС, вероятно, элиминируется, но на месте ее контакта с ядерной оболочкой сохраняется утолщенный участок мембраны (рис. 3, *а*). Данное утолщение становится менее выраженным на этапе неравномерной конденсированности хроматина (рис. 3, *б*) и полностью исчезает на поздних стадиях спермиогенеза (рис. 3, *в*, *г*).

Сперматозоиды (рис. 3, *д*) имеют головку пулеобразной формы длиной около 2.3 мкм, а шириной около 1.5 мкм. В головке содержится ядро, заполненное конденсированным хроматином. В базальной части ядра имеется инвагинация, включающая в себя проксимальную и дистальную центриоли, — центриольная ямка протяженностью 1 мкм. Центриольный аппарат расположен в

ядерном углублении, состоит из двух центриолей, расположенных перпендикулярно друг другу. Дистальная центриоль является базальным тельцем жгутика спермия, имеющего типичную структуру из девяти периферических и двух центральных пар микротрубочек, одетых цитоплазматическим чехлом. В базальной части головки имеется кольцевая митохондрия (рис. 3, *е*). В спермиях кижуча какие-либо признаки акросом отсутствуют.

Сима *Oncorhynchus masou*. Сперматогонии достигают 6.7 мкм в среднем диаметре (рис. 4, *а*). Эти клетки имеют большое округлое или овальное неравномерно распределенным хроматином и диаметром в среднем около 5.2 мкм. В цитоплазме присутствуют электронно-плотные структуры, состоящие из рыхлого материала, не окруженные мембраной, которые мы характеризуем как вещество зародышевой плазмы, или половые детерминанты. Как правило, вблизи таких структур локализованы митохондрии (рис. 4, *а*). Митохондрии диаметром 0.5 мкм присутствуют во всей цитоплазме в большом количестве, в основном имеют округлую или овальную форму и прозрачный матрикс с большим количеством крист. В цитоплазме присутствуют центриоли (рис. 4, *а*).

Средний диаметр первичных сперматоцитов достигает 9.1 мкм. Ядра диаметром около 7.9 мкм содержат неравномерно распределенный конденсированный хроматин. На стадии пахинемы в ядрах присутствуют синаптонемальные комплексы — маркеры первичных сперматоцитов (рис. 4, *б*). В цитоплазме располагаются различной величины неправильной формы митохондрии диаметром 0.3 мкм. Сперматоциты второго порядка (рис. 5, *а*) структурно аналогичны первичным спермато-

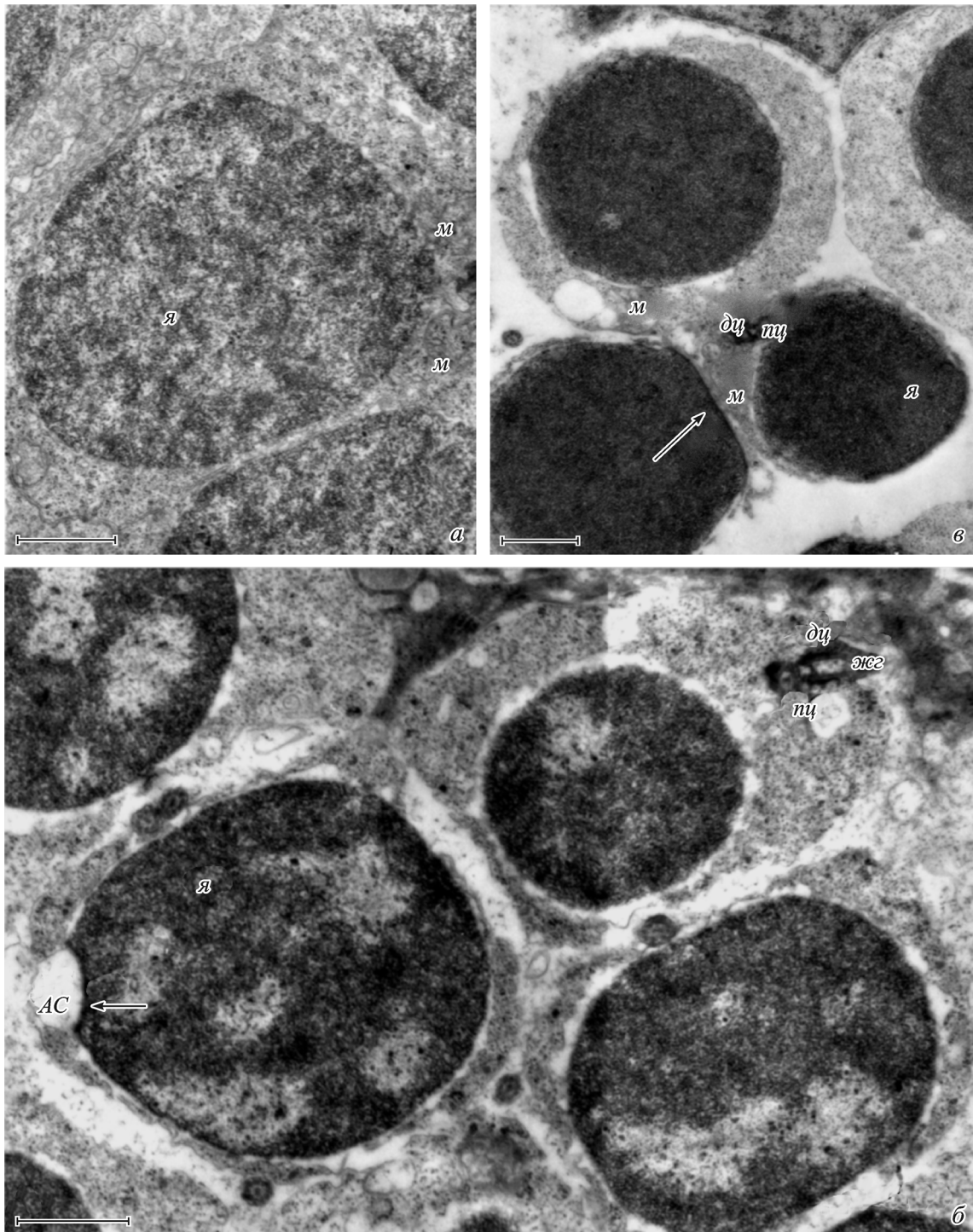


Рис. 5. Ранние стадии спермиогенеза в гонадах симы *Oncorhynchus masou*.

а — сперматоцит II порядка; *б* — ранние сперматиды: стрелками указано утолщение ядерной мембраны; *в* — сперматиды: стрелка — утолщение ядерной мембраны. Обозначения те же, что и на рис. 1—4. Масштабные линейки — 1 мкм.

цитам и отличаются от них только меньшими размерами, составляющими в среднем 6.2 мкм для клеток и 4.7 мкм для ядер.

Ранние сперматиды (рис. 5, *б*) имеют средний диаметр 4.3 мкм, а их ядра около 3.2 мкм. Особенностью спермиогенеза является формирование АС, которая, как и у кижуча, возникает путем совмещения апикального утолщения ядерной мембраны и электронно-светлой везикулы (рис. 5, *б*). На стадии позднего спермиогенеза

электронно-светлая везикула исчезает и сохраняется только базальная часть акросомоподобного комплекса в виде ядерного утолщения (рис. 5, *в*). По мере конденсации хроматина данная остаточная структура некоторое время присутствует в клетке (рис. 6, *а*). Однако на конечном этапе конденсации хроматина, ультраструктурные особенности которого аналогичны таковому у кижуча, исчезает и этот элемент (рис. 6, *б*). В сформированных спермиях какие-либо акросомальные элементы отсутствуют.

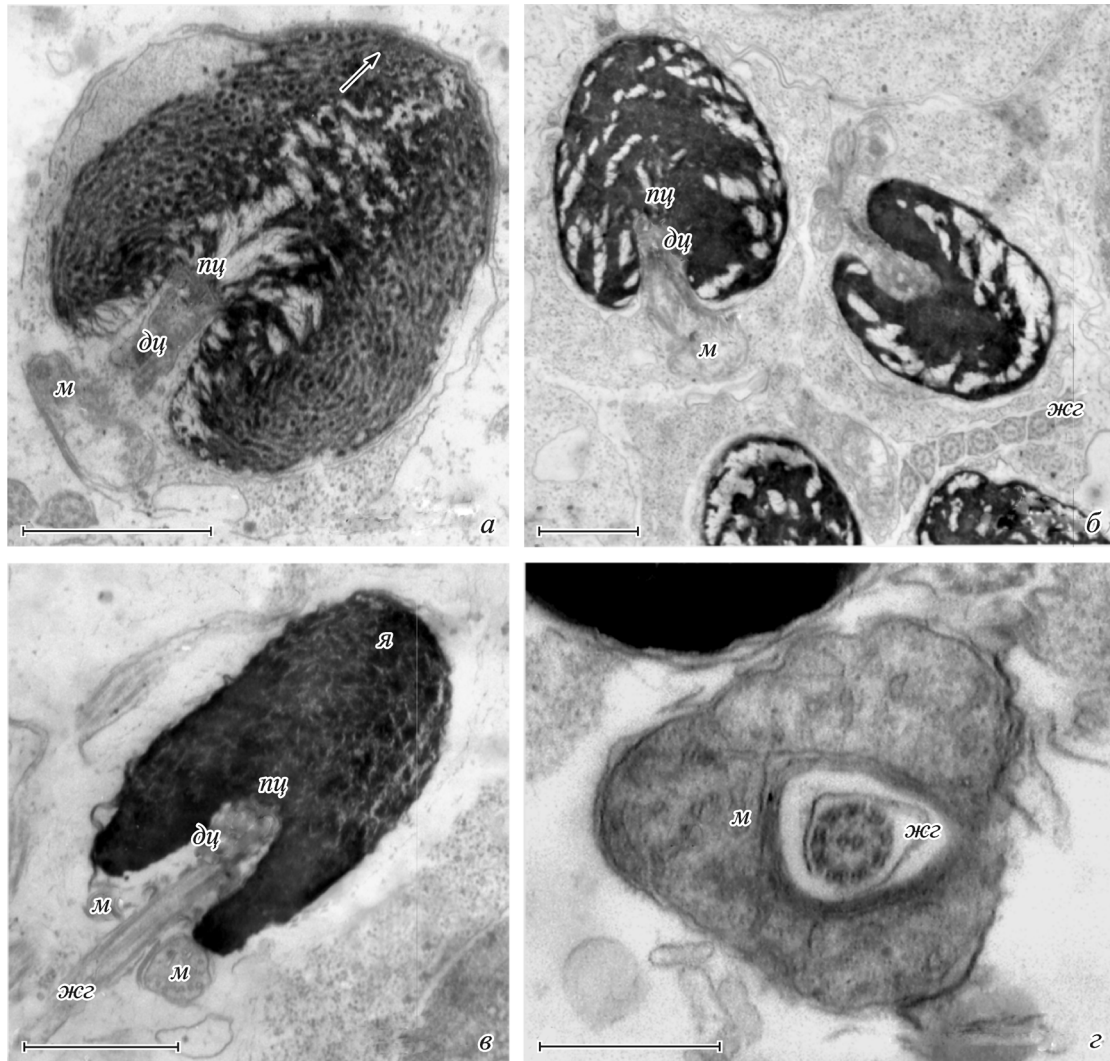


Рис. 6. Поздние стадии спермиогенеза в гонадах симы *Oncorhynchus masou*.

а, б — сперматиды; в — сперматогенез; г — поперечное сечение митохондриального кольца. Обозначения те же, что и на рис. 1—5. Масштабные линейки: а—в — 1 мкм, г — 0,5 мкм.

Сперматозоиды (рис. 6, в) имеют головку пулеобразной формы длиной около 2,4 мкм и шириной около 1,5 мкм. В головке содержится ядро, заполненное электронно-плотным хроматином. В базальной части ядра имеется инвагинация, включающая в себя проксимальную и дистальную центриоли, — центриолярная ямка, протяженностью 1 мкм. Центриолярный аппарат расположен в ядерном углублении, состоит из двух центриолей, расположенных перпендикулярно друг другу. Дистальная центриоль является базальным тельцем жгутика, имеющего типичную структуру из девяти периферических и двух центральных пар микротрубочек, одетых цитоплазматическим чехлом. В базальной части головки имеется кольцевая митохондрия (рис. 6, г).

Обсуждение

Сравнительный анализ морфологии развивающихся мужских половых клеток кижуча *O. kisutch* и симы *O. masou* позволил выяснить, что на стадии сперматогониев у этих двух видов рыб в цитоплазме присутствуют элемен-

ты субстанции, типичной для большинства многоклеточных животных и характеризуемой как «зародышевая плазма» (Hamaguchi, 1987; Saffman, Lasko, 1999; Реунов, 2005). Аналогично другим костистым рыбам у обоих видов лососевых рыб субстанция зародышевой плазмы контактирует с митохондриями. В этом случае вещество, объединяющее митохондрии, называют межмитохондриальным цементом, или «nuage» (Schjeide et al., 1972; Grier, 1975; Clerot, 1976; Hamaguchi, 1987; Silveira et al., 1990). По мнению некоторых авторов, митохондрии, агрегированные посредством «нуаж», способны выделять часть своего содержимого в цитоплазму, и значение этого феномена требует исследования с применением молекулярных методик (Reunov et al., 2000; Reunov, 2004).

Необходимо подчеркнуть, что в динамике изменения размеров сперматогенных клеток и ультраструктурной организации сперматогониев, сперматоцитов, сперматид и спермиев кижуча и симы различий не обнаружено. Весьма наглядным является единообразие, проявляющееся в возникновении и последующем исчезновении АС. Как было показано, у обоих видов на стадии средних сперматид происходит уплотнение апикального участка

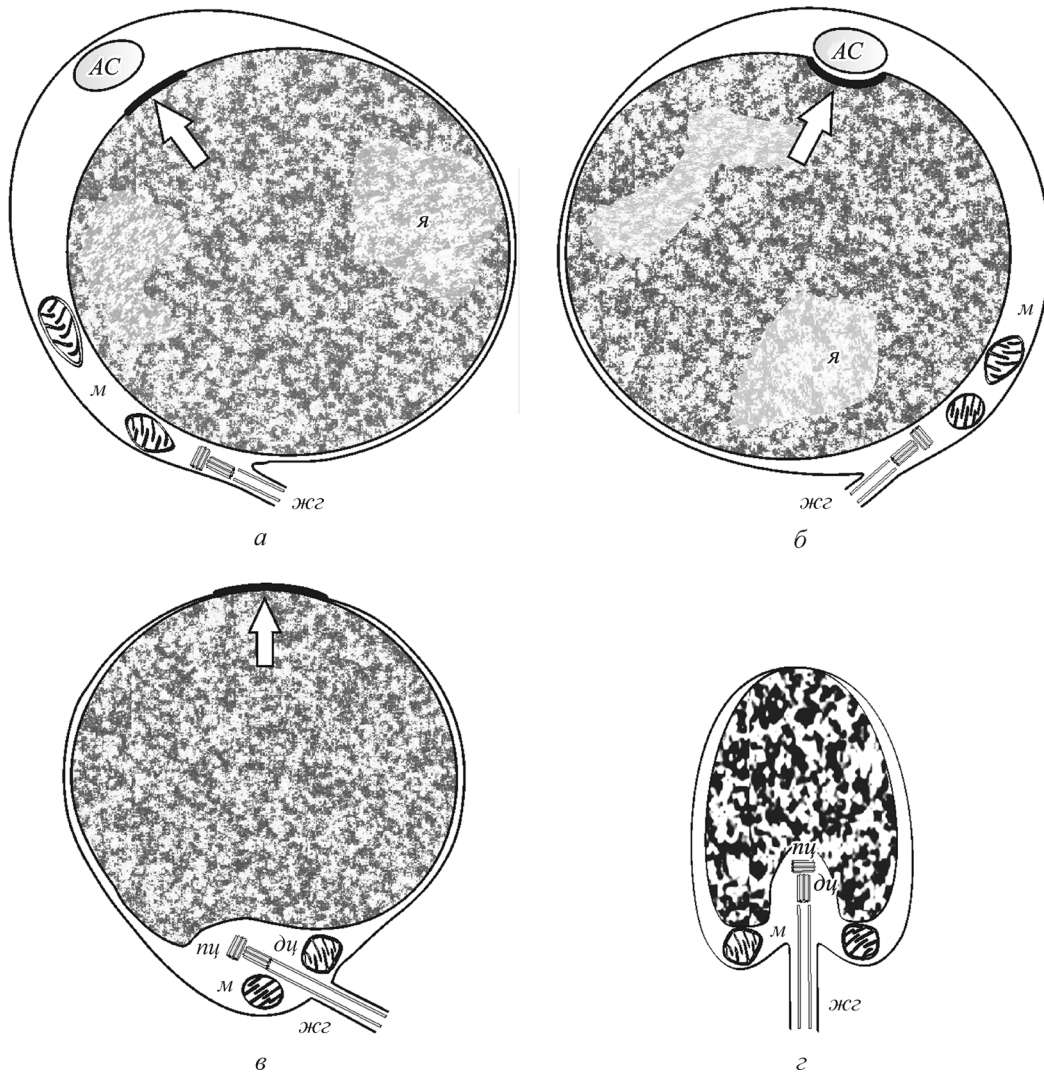


Рис. 7. Схема формирования акросомоподобной структуры (АС).

а–г — стадии. Обозначения те же, что и на рис. 1–6.

ядерной мембраны. Одновременно в цитоплазме появляется электронно-светлая везикула (рис. 7, а). В процессе спермиогенеза данная везикула совмещается с ядерной «платформой» (рис. 7, б), в результате чего данный структурный комплекс приобретает явное сходство с недоразвитыми акросомами многих представителей Metazoa (Реунов, 2005). В дальнейшем происходит элиминация АС из цитоплазмы, электронно-плотный участок мембраны сохраняется некоторое время и на более поздних стадиях конденсации хроматина отсутствует (рис. 7 в, г).

Спермии обоих видов, исследованных в данной работе, являются типичными безакросомными примитивными сперматозоидами, характерными для многих представителей костистых рыб, имеющих наружное осеменение (Mattei, Boisson, 1966; Mattei et al., 1967, 1989; Grönberg, Telkka, 1968; Billard, Flechon, 1969; Boisson et al., 1969; Billard, 1970, 1983; Grönberg, Wartiovaara, 1972; Schjeide et al., 1972; Grier, 1973, 1975, 1976, 1981; Clerot, 1976; Mattei, Mattei, 1978, 1984; Brusle, 1981; Poirier, Nicholson, 1982; Kessel et al., 1983; Thiaw et al., 1986; Jones, Butler, 1988a, 1988b; Thiaw, Mattei, 1989; Lahnsteiner et al., 1991; Munoz et al., 2002; Cruz-Landim et al., 2003; Lee et al., 2006; Rutaisire et al., 2006; Chung, 2008). В обоих случаях

спермии имеют обтекаемые головки, лишенные каких-либо апикальных структур. Хроматин ядра неодинаковой электронной плотности, в передней части ядра он обычно имеет гранулярную, рыхлую форму. Подобная конденсация хроматина является характерной для спермиев лососевых, поскольку была отмечена для чавычи (Zirkin, 1975), горбуши (Дроздов и др., 1981), стальноголового лосося (Billard, 1983) и тайменя (Radziun, Tomasik, 1985). Типичной особенностью данных гамет является углубленное ядерное впячивание, в котором локализован центриольный аппарат, состоящий из двух центриолей и окруженный кольцевой митохондрией. Дистальная центриоль является базальным тельцем жгутика, обеспечивающего активное движение спермиев, при осеменении выбрасываемых самцом в воду нерестилища. Помимо соответствия генеральному морфотипу безакросомных спермиев костистых рыб спермии лососевых поражают своим межвидовым сходством, что представляется крайне интересным в силу несоответствия данного явления принципу видовой специфичности мужских гамет, введенному Густафом Ретциусом (Retzius, 1904; Реунов, 2005). Данный принцип не был опровергнут до сих пор, несмотря на то что в различных таксонах многоклеточ-

ных животных спермии были исследованы у множества видов. Не исключено, что лососевые являются одним из первых обнаруженных отхождений от принципа Ретциуса, считавшего, что в природе невозможно обнаружение даже двух видов животных с одинаковыми сперматозоидами (Retzius, 1904; Реунов, 2005).

Таким образом, данные литературы (Billard, 1983) и собственные, полученные в ходе работы, позволяют предположить, что формирование безакросомных спермиев лососевых происходит с рекапитуляцией временной «акросомы» и не исключено, что данное явление, известное уже у трех видов, характерно для рыб семейства лососевых. Можно предположить, что лососевые представляют собой результат эволюции рыб, спермии которых имели акросомы, но для большей достоверности поиск АС должен быть проведен у большего количества видов.

Авторы выражают признательность М. Ю. Ковалеву (начальнику биостанции «Радуга» Камчатского края, Усть-Камчатского р-на, в котором собран материал), рыболовецкой бригаде на Хваленке (месте рыболовецкого стана на р. Радуга, Усть-Камчатский р-н), активно участвовавшей в сборе материала. Спасибо Д. В. Фомину за помощь при проведении исследований в кабинете электронной микроскопии ИБМ им. А. В. Жирмунского.

Работа выполнена при финансовой поддержке Фонда содействия отечественной науке.

Список литературы

- Дроздов А. Л., Колотухина Н. К., Максимович А. А. 1981. Особенности гистологического строения семенников и ультраструктура сперматозоидов горбуши. Биол. моря. 7 (1): 49—53.
- Незнанова С. Ю. 2006. Ультраструктурное исследование гаметогенеза камбал *Hippoglossoides dubius* и *Hippoglossoides (Cleisthenes) herzensteini* в связи с проблемой их систематического положения: Автореф. канд. дис. Владивосток. 24 с.
- Реунов А. А. 2005. Сперматогенез многоклеточных животных М.: Наука. 123 с.
- Реунов А. А., Незнанова С. Ю., Иванков В. Н. 2004. Ультраструктурное исследование спермиогенеза у камбаловых рыб *Hippoglossoides (Cleisthenes) herzensteini* и *Hippoglossoides dubius* (Teleostei, Pleuronectidae). Владивосток: Изд-во. ДВГУ. 98 с.
- Billard R. 1970. La spermatogenese de *Poecilia reticulata*. IV. La spermitogenese: etude ultraturale. Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys. 10 : 493—510.
- Billard R. 1983. Spermogenesis in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Cell Tissue Res. 233 : 265—284.
- Billard B., Flechon J. E. 1969. Spermatogonies et spermocytes flagelles chez *Poecilia reticulata* (Teleostei, Cyprinodontiformes). Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys. 9 : 281—286.
- Boisson C., Mattei X., Mattei C. 1969. Mise en place et evolution du complexe centriolaire au cours de la spermiogenese d'*Upeneus prayensis* C. V. (Poisson, Mullidae). J. Microscopie. 8 : 103—112.
- Brusle S. 1981. Ultrastructure of spermiogenesis in *Liza aurata* Risso 1810 (Teleostei, Mugilidae). Cell Tissue Res. 217 : 415—424.
- Chung E.-Y. 2008. Ultrastructure of germ cells, the Leydig cells, and Sertoli cells during spermatogenesis in *Boleophthalmus pectinirostris* (Teleostei, Perciformes, Gobiidae). Tissue and Cell. 40 : 195—205.
- Clerot J. C. 1976. Les groupements mitochondriaux des cellules germinales des poissons teleosteiens cyprinids 1. Etude ultraturale. J. Ultrastruct. Res. 54 : 461—475.
- Cruz-Landim C., Abdalla F. C., Cruz-Hofling M. A. 2003. Morphological study of the spermatogenesis in the teleost *Piaractus mesopotamicus*. Biocell. 27 : 319—328.
- Grier H. J. 1973. Ultrastructure of the testis in the teleost *Poecilia latipinna*. Spermogenesis with reference to the intercentriolar lamellated body. J. Ultrastruct. Res. 45 : 82—92.
- Grier H. J. 1975. Spermogenesis in the teleost *Gambusia affinis* with particular reference to the role played by microtubules. Cell Tissue Res. 165 : 89—102.
- Grier H. J. 1976. Sperm development in the teleost *Oryzias latipes*. Cell Tissue Res. 168 : 419—431.
- Grier H. J. 1981. Cellular organization of the testis and spermatogenesis in fishes. Amer. Zool. 21 : 345—357.
- Grönberg R., Telkka A. 1968. Juxtannuclear changes during the early spermatogenesis in *Lebistes reticulatus* (Guppy). Z. Zellforsch. 84 : 342—349.
- Grönberg R., Wartiovaara J. 1972. A freeze etching study of spermiogenesis in a fish (*Lebistes reticulatus*). J. Ultrastruct. Res. 38 : 190—197.
- Hamaguchi S. 1987. The structure of the germinal dense bodies (nuage) during differentiation of the male germ line of the teleost *Oryzias latipes*. Cell Tissue Res. 248 : 375—380.
- Jamieson B. G. M. 1991. Fish evolution and systematics: evidence from spermatozoa. New York: Cambridge Univ. Press. 319 p.
- Jespersen A. 1984. Spermatozoon from a parasitic dwarf of *Neoceratias spinifer* Pappenheim, 1914. Vidensk. Medd. Dan. Naturhist. Foren. 145 : 37—42.
- Jones P. R., Butler R. D. 1988a. Spermogenesis in *Platichthys flesus*. J. Ultrastruct. Mol. Struct. Res. 98 : 83—93.
- Jones P. R., Butler R. D. 1988b. Spermatozoon ultrastructure of *Platichthys flesus*. J. Ultrastruct. Mol. Struct. Res. 98 : 71—82.
- Kessel R. G., Beams H. W., Tung H. N., Roberts R. 1983. Unusual particle arrays in the plasma membrane of zebrafish spermatozoa. J. Ultrastruct. Res. 84 : 268—274.
- Lahnsteiner F., Patzner R. A., Weismann T. 1991. The fine structure of spermatozoa of the grayling *Thymallus thymallus* (Pisces, Teleostei). J. Submicrosc. Cytol. Pathol. 23 : 373—377.
- Leung L. K. P. 1988. Ultrastructure of the spermatozoon of *Lepidogalaxias salamandroides* and its phylogenetic significance. Gamete Res. 19 : 41—49.
- Lee T.-H., Chaiang T.-H., Huang B.-M., Wang T.-C., Yang H.-Y. 2006. Ultrastructure of spermatogenesis of the Paradise fish *Macropodus opercularis*. J. Taiwan. 51 : 170—180.
- Mattei X. 1988. The flagellar apparatus of spermatozoa in fish. Ultrastructure and evolution. Biol. Cell. 63 : 151—158.
- Mattei C., Mattei X. 1978. La spermiogenese d'un poisson Teleosteen (*Lepadogaster lepadogaster*). 1. La spermatide. Biol. Cellulaire. 32 : 257—266.
- Mattei C., Mattei X. 1984. Spermatozoids biflagelles chez un poisson teleosteen de la famille des Apogonidae. J. Ultrastruct. Res. 88 : 223—228.
- Mattei X., Boisson C. 1966. Le complexe centriolaire du spermatozoide de *Lebistes reticulatus*. C. R. Acad. Sci. Paris. 262 : 2620—2622.
- Mattei X., Mattei C., Boisson C. 1967. L'extremite flagellaire du spermatozoide de *Lebistes reticulatus* (Poeciliidae). C. R. Soc. Biol. 161 : 884—887.
- Mattei X., Thiam D., Thiam O. T. 1989. Le spermatozoide de *Ophidion* sp. (Poisson, Teleosteen): Particularities ultrastructurales du flagella. J. Ultrastruct. Mol. Struct. Res. 102 : 162—169.
- Munoz M., Sabat M., Mallol S., Casadevall M. 2002. Gonadal structure and gametogenesis of *Trigla lyra* (Pisces: Triglidae). Zool. Stud. 41 : 412—420.
- Poirier G. R., Nicholson N. 1982. Fine structure of the testicular spermatozoa from the channel catfish *Ictalurus punctatus*. J. Ultrastruct. Res. 80 : 104—110.
- Radzium K., Tomasik L. 1985. Ultrastructure of *Hucho hucho* (L.) spermatozoa. Acta Ichthyol. Et Piscatoria. XV(2) : 129—140.
- Retzius G. 1904. Zur Kenntnis des Spermien der Everetebraten. Ver. Biol. Untersuch. NF. 32 p.

Reunov A. A. 2004. Is there a germ plasm in mouse oocytes? Zygote. 12 : 329—332.

Reunov A. A., Isaeva V. V., Au D. W. T., Wu R. S. S. 2000. Nuage constituents arising from mitochondria: is it possible? Develop. Growth Differ. 42 : 139—143.

Rutaisire J., Muwazi R. T., Booth A. J. 2006. Ultrastructural description of spermiogenesis and spermatozoa in *Labeo victorinus*, Boulenger, 1901 (Pisces: Cyprinidae). Afr. J. Ecol. 44 : 102—105.

Saffman E. E., Lasko P. 1999. Germinale development in vertebrates and invertebrates. Cell. Mol. Life Sci. 55 : 1141—1163.

Schjeide O. A., Nicholls T., Graham G. 1972. Annulate lamellae and chromatoid bodies in the testes of a cyprinid fish (*Pimephales notatus*). Z. Zellforsch. 129 : 1—10.

Silveria H., Rodrigues P., Azevedo C. 1990. Fine structure of spermatogenesis of *Blennius pholis* (Pisces, Blenniidae). J. Submicrosc. Cytol. Pathol. 22 : 103—108.

Thiaw O. T., Mattei X. 1989. Different aspects of tubulin polymerization in spermatids of cyprinodontidae (Fish Teleost). J. Ultrastruct. Mol. Struct. Res. 102 : 122—131.

Thiaw O. T., Mattei X., Romand R., Marchand B. 1986. Reinvestigation of spermatid flagella structure: the Teleostean Cyprinodontidae. J. Ultrastruct. Mol. Struct. Res. 97(1—3) : 109—118.

Zirkin B. R. 1975. The ultrastructure of nuclear differentiation during spermiogenesis in the salmon. J. Ultrastruct. Res. 50 : 174—184.

Поступила 2 II 2009

ULTRASTRUCTURAL STUDY OF SPERMATOGENESIS IN SILVERSIDES
ONCORHYNCHUS KISUTCH
AND CHERRY SALMON *O. MASOU* (SALMONIDAE, TELEOSTEI)

S. Y. Neznanova, A. A. Reunov

A. V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology FEB RAS;
e-mail: masou@yandex.ru

Spermatogenesis in the silversides *Oncorhynchus kisutch* and cherry salmon *O. masou*, was investigated by transmission electron microscopy. It has been shown that male germ cells of both species had no difference in dimensional and ultrastructural parameters. The characteristic feature of spermatogonia was the presence of germ determinant substance, a cytoplasmic marker of sex line cells. Primary and secondary spermatocytes, as well as early spermatids were arranged in clusters consisted of synchronously developing cells. The spermiogenesis was peculiar in arising of electron-lucent vesicle which formed a structural complex with apical dense part of nuclear envelope. This complex has clear similarity with unformed spermatid acrosomes in many Metazoa and has been termed by the authors as an acrosome-like structure (AS). Disappearance of AS occurring at the final stage of the spermiogenesis allows considering AS as a temporary existing structure recapitulating the ancestral morphotype of salmonid sperm. Spermatozoa of both species are typical acrosome lacking cells which are characteristic of many representatives of Teleostei having external fertilization.

Key words: spermatogenesis, ultrastructure, *Oncorhynchus kisutch*, *O. masou*.