

УДК[594.38(57.034)]

**СЕЗОННІ ОСОБЛИВОСТІ ОВОГЕНЕЗУ СТАВКОВИКА ОЗЕРНОГО  
(MOLLUSCA: GASTROPODA: PULMONATA) В УМОВАХ  
УКРАЇНСЬКОГО ПОЛІССЯ**

**Т. Скок**

*Житомирський державний університет імені Івана Франка  
вул. Велика Бердичівська, 40, Житомир, 10008, Україна  
e-mail: super\_skok@mail.ru*

Охарактеризовано овогенетичний цикл ставковика озерного (*Lymnaea stagnalis* (Linné, 1758)) з проточною водойми Поліської природно-географічної зони (р. Тетерів, Радомишль Житомирської обл.). Дослідженням гістологічних препаратів гонад статевозрілих тварин встановлено щомісячне кількісне співвідношення ооцитів різних стадій зрілості. Встановлено динаміку їх цитометричних характеристик упродовж репродуктивного сезону та можливий взаємозв'язок зміни розмірів цих клітин залежно від умов біотопу.

Ключові слова: *Lymnaea stagnalis*, превітелогенез, вітелогенез, ооцити.

*L. stagnalis* – широко розповсюджений представник прісноводної малакофауни України з непарною гермафродитною гонадою. Дотепер її детальні цитогістологічні дослідження здійснили чимало науковців [1, 2, 4, 6, 8–10]. Завдяки їх роботам на сьогодні відомо, що статева залоза ставковика складається з 21–27 трубочок (ацинів) мішкоподібної форми. Гаметогенез у ній досить асинхронний із характерним ациклічним розвитком гамет протягом теплого періоду року. Тому в гонадах статевозрілих особин одночасно можуть бути наявні статеві клітини усіх стадій зрілості. Така ситуація значно ускладнює дослідження сезонної динаміки гаметогенезу загалом і овогенезу зокрема. Деякі сезонні зміни у функціонуванні репродуктивної системи легеневих моллюсків (*Pulmonata*) зі Смоленщини (Росія) досить добре висвітлені в роботах Г. В. Берьозкіної та Я. І. Старобогатова [1, 2]. Але в них акцентується увага на термінах яйцекладіння та строках досягнення повної статевої зрілості особинами, що вийшли з кладок у різний час. Описуються також стадії зрілості ооцитів, їх максимальний розмір, характерний для ставковиків певної вікової категорії, та деякі сезонні зміни у розмірах залозистих статевих органів. Сезонні особливості овогенезу *L. stagnalis* на основі відсоткового співвідношення ооцитів на різних стадіях досі не досліджувались.

**Матеріали та методи**

Збір матеріалу здійснювали щомісячно з квітня по жовтень 2011 р. в обраному нами стаціонарному пункті Поліської природно-географічної зони (р. Тетерів, Радомишль Житомирської обл.). Для гістологічних досліджень гонад відібрали тварин із висотою черепашки  $37,45 \pm 2,45$  мм, оскільки ця вікова група була наявна в популяції впродовж усього репродуктивного сезону, а її представники з квітня по жовтень включно перебували на стадії повної (гермафродитної) статевої зрілості. Тканини фіксували рідиною Буена (1 доба) та 4%-ним розчином нейтрального формаліну (10 діб), опісля проводили їх через низку спиртів (50, 60, 70, 80, 90, 96%) і заливали в парафін загальноприйнятим методом Роскін, Левинсон [5]. Серійні зрізи товщиною 6 мкм фарбували гематоксилін-еозином. Досліджено 35 мікропрепаратів гонад. Цито- і каріометрію виконували за методиками, запропонованими

К. Ташке [7] і Л. П. Горальським [3] з використанням мікроскопа ЛОМО-МИКМЕД 1 та окуляр-мікрометра до нього (зб.  $7\times 40$ ). Цифрові дані опрацьовували за допомогою пакетів прикладних програм Microsoft Office Excel 2010, STATISTICA 6.0 (ANOVA). Мікрофотографування проводили за допомогою цифрового фотоапарата Canon A3100 IS.

#### Результати і їхнє обговорення

За нашими спостереженнями, процес формування ранніх ооцитів у статевозрілих *L. stagnalis* проходить найбільш активно у травні-липні, в умовах найдовшого світлового дня. У ці місяці частка ооцитів на стадії превітелогенезу (до формування фолікула) становить 26,41–27,12% (рис. 2, А, В). У серпні відсоток цієї групи статевих клітин (21,87%) майже опускається до квітневого рівня (21,74%). У вересні-жовтні він становить відповідно 20,93 та 18,91% (рис. 1). Цікаво, що мінімальні значення об'єму превітелогенезуючих ооцитів дещо зростають восени (до  $3,59\cdot 10^3$  мкм<sup>3</sup>), тоді як їх найменший розмір у попередні місяці становить  $0,22\text{--}0,31\cdot 10^3$  мкм<sup>3</sup> (див. таблицю). Це свідчить про завершення відділення ранніх ооцитів від гермінативного епітелію гонади при зменшенні довжини світлового дня до 13 год, незважаючи на достатньо високу температуру води (+17°C у вересні 2011 р.).

Ооцити на стадії вітелогенезу, тобто оточені фолікулярною оболонкою (рис. 2, Г), характеризуються тенденцією до зростання їх відносної чисельності при зниженні температури води. Можливим поясненням цього є уповільнення переходу ооцитів на більш пізні стадії овогенезу за умов, коли температурні значення дещо відхиляються від центральної позиції зони оптимуму відповідно до закону толерантності Шелфорда. Тому частка клітин (52,54%) у фазі вітелогенезу є низькою в літню спеку, коли температурний режим найсприятливіший (+24°C). Порушують цю закономірність жовтневі показники (рис. 1, Х). Різкий спад кількості цих ооцитів (до 37,84%) є наслідком активної маскулінізації гермафродитної залози та дегенерації статевих продуктів, у першу чергу, багатих на поживні речовини фолікулярних ооцитів.

Жіночі статеві клітини на стадії пізнього вітелогенезу (рис. 2, Д) присутні в ацинусах статевої залози впродовж усього періоду досліджень, а їх найбільший вміст спостерігається з травня по серпень включно. Варто відзначити, що навесні та восени траплялися поодинокі крупні ооцити на стадії пізнього вітелогенезу із загальним об'ємом до  $408,1\cdot 10^3$  мкм<sup>3</sup> (у жовтні) та до  $451,49\cdot 10^3$  мкм<sup>3</sup> (у квітні), тоді як наприкінці весни та влітку цей показник не перевищував у цій групі  $394,46\cdot 10^3$  мкм<sup>3</sup> (див. таблицю).

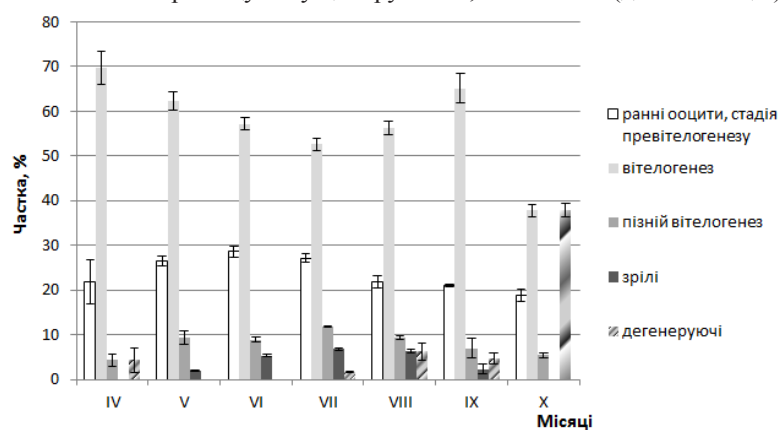


Рис. 1. Відсотковий розподіл ооцитів *L. stagnalis* на різних стадіях овогенезу впродовж теплого сезону року (Тетерів, Радомишль Житомирської обл.).

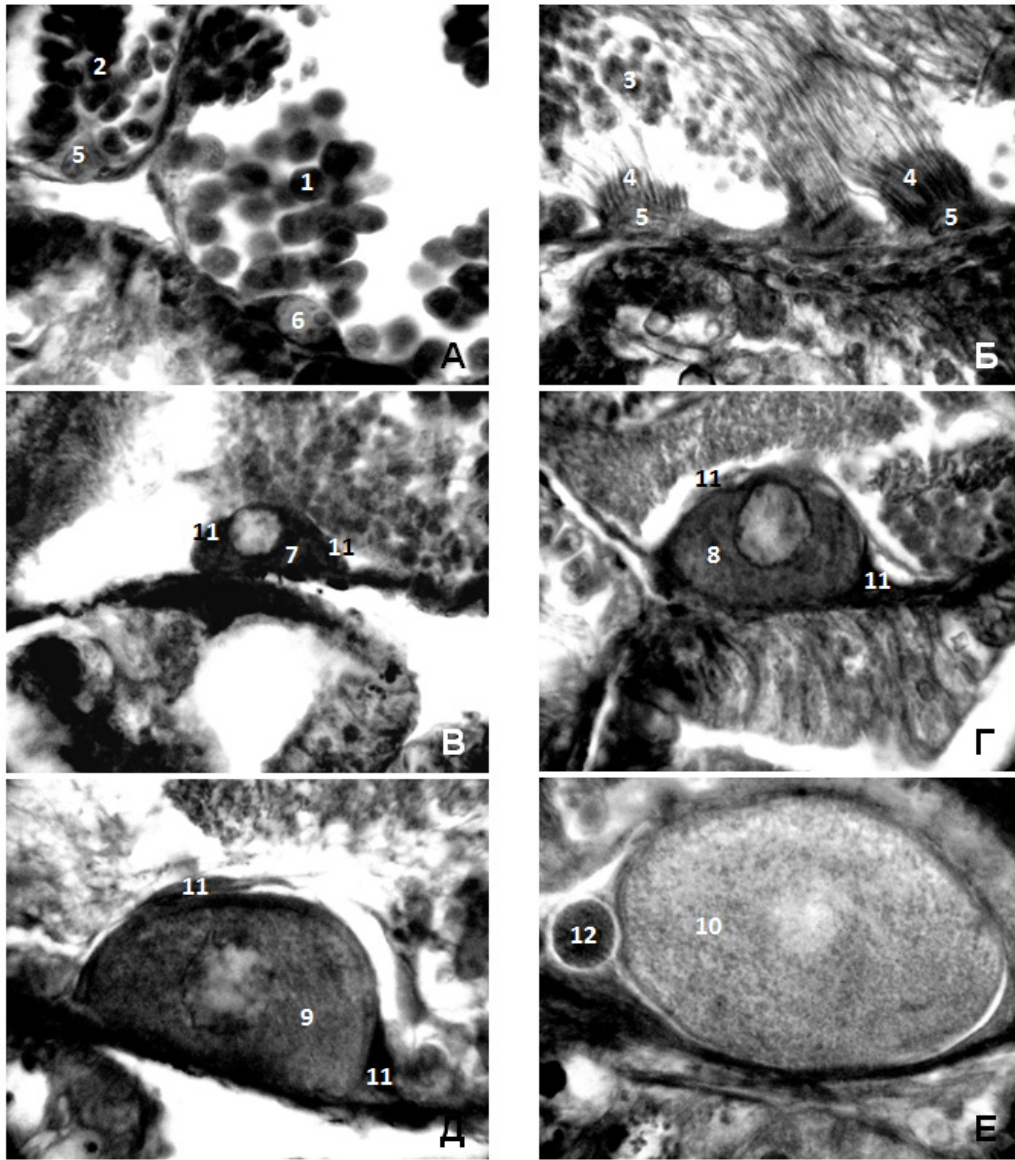


Рис. 2. Стадії зрілості чоловічих (А–Б) та жіночих (А, В–Е) статевих клітин *L. stagnalis*: 1 – сперматогонії; 2 – сперматоцити; 3 – сперматиди; 4 – сперматозоїди; 5 – фагоцитарні клітини (клітини Сертолі); 6 – ранній ооцит; 7 – ооцит на стадії превітелогенезу; 8 – ооцит на стадії вітелогенезу (наявна фолікулярна оболонка); 9 – ооцит на стадії пізнього вітелогенезу (початок діакінезу профазі I мейозу: помітні хромосоми, ядерна оболонка нечітка); 10 – зрілий ооцит (діакінез профазі I мейозу: ядерна оболонка розчиняється); 11 – фолікулярні клітини; 12 – дегенеративний матеріал ( $\times 800$ , гематоксилін-еозин).

Ймовірно, в цьому випадку також спостерігається певна затримка диференціації клітин і їхньої овуляції, що певний час не суперечить подальшому накопиченню жовтка. Відомо, що ініціатором овуляції та овіпозиції у ставковикоподібних (*Lymnaeiformes*)

є гормон каудодорсальних клітин церебральної комісури (ГКДК). Деякі дослідники вказують на залежність синтезу цього гормону від двох чинників – температурного, який є лімітуючим ранньої весни, та світлового, котрий обмежує життєдіяльність організму восени [2, 11]. Надходження його в гемолімфу стимулює виділення іншої біологічно активної речовини – нейрогормону дорсальних тіл периневральної частини церебральних гангліїв (ГДТ), який відповідає за раціональний розподіл поживних речовин в організмі ставковиків і здійснює безпосередній вплив на процес формування у них фолікулів. Припускаємо, що мінімальний пороговий рівень ГКДК для здійснення овуляції є вищим, ніж для ініціації секреторної активності дорсальних тіл церебральних гангліїв. Саме тому в квітні, на фоні тенденції зростання концентрації обох гормонів, ооцити ростуть доти, доки вміст ГКДК не досягне овулятивного мінімуму. В цей час явище дегенерації ооцитів є нечастим. По завершенні репродуктивного сезону в результаті постійного зниження концентрації цих гормонів овуляція вже не відбувається. Подекуди для запобігання їй спостерігається значне збільшення діаметра й об'єму фолікулярних клітин (рис. 3). Ооцити нетривалий час усе ще продовжують накопичувати жовток, але пізніше дегенерують, вивільняючи при цьому поживні речовини для нестатевих потреб.

Найбільша кількість зрілих ооцитів (рис. 2, Е) характерна для червня-серпня (5,36–6,78%). У квітні (за температури 7°C) ми не зареєстрували жодного ооцита у фазі активного діакінезу і жодної кладки у водоймі, однак відзначили кілька ювенільних особин *L. stagnalis* (висота черепашки – 2,79–5,28 мм). Цілком можливо, що готові до яйцекладіння особини просто-напросто не потрапили до нашої вибірки.

Дегенеруючі ооцити наявні в гонаді ставковиків ранньою весною та у другій половині репродуктивного сезону. Але їх максимум (37,84%) припадає на жовтень, коли вони кількісно урівнюються з вітелогенезуючими ооцитами.

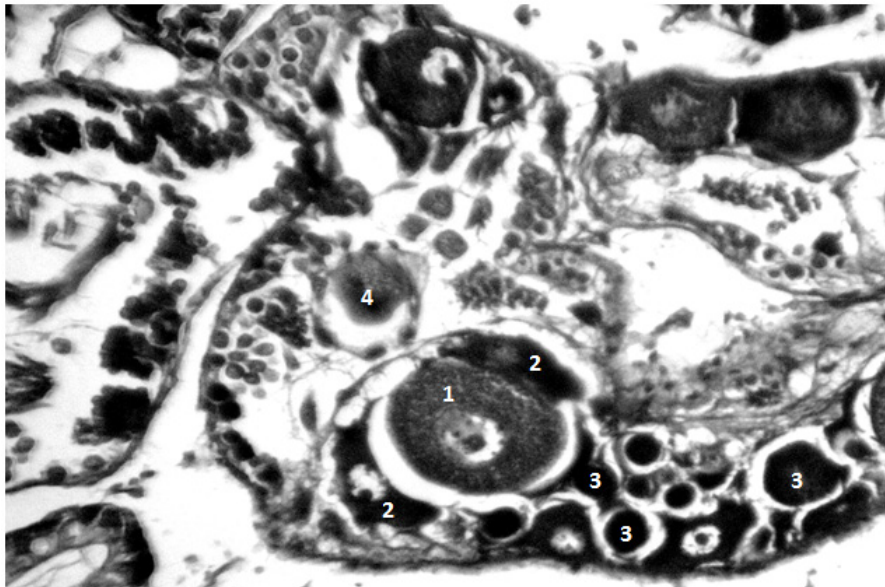


Рис. 3. Фрагмент гістологічного препарату статеві залози *L. stagnalis* (висота черепашки 36,4 мм, збір 13.X.2011 р.): 1 – ооцит на стадії пізнього вітелогенезу (початок діакінезу I профазі мейозу); 2 – сильно потовщені фолікулярні клітини; 3 – дегенеруючі тільця; 4 – ооцит у стані завершальної дегенерації всередині фолікула ( $\times 360$ , гематоксилін-еозин).

Показники об'ємів ооцитів (мкм<sup>3</sup>) упродовж репродуктивного сезону

Дата збору	Стадія овогенезу	Lim (min-max)	M±m	σ	CV
10.IV	1	0,22·10 <sup>3</sup> -18,08·10 <sup>3</sup>	7,5·10 <sup>3</sup> ±1,8·10 <sup>3</sup>	5,71·10 <sup>3</sup>	0,76
	2	12,75·10 <sup>3</sup> -336,61·10 <sup>3</sup>	109,23·10 <sup>3</sup> ±14,95·10 <sup>3</sup>	84,6·10 <sup>3</sup>	0,77
	3	357,01·10 <sup>3</sup> -451,49·10 <sup>3</sup>	404,25·10 <sup>3</sup> ±47,24·10 <sup>3</sup>	66,81·10 <sup>3</sup>	0,17
	5	38,1·10 <sup>3</sup> -71,4·10 <sup>3</sup>	54,75·10 <sup>3</sup> ±16,65·10 <sup>3</sup>	23,55·10 <sup>3</sup>	0,43
10.V	1	0,31·10 <sup>3</sup> -21,7·10 <sup>3</sup>	5,97·10 <sup>3</sup> ±1,52·10 <sup>3</sup>	5,69·10 <sup>3</sup>	0,95
	2	17,21·10 <sup>3</sup> -304,81·10 <sup>3</sup>	110,03·10 <sup>3</sup> ±12,43·10 <sup>3</sup>	71,4·10 <sup>3</sup>	0,65
	3	210,78·10 <sup>3</sup> -335,81·10 <sup>3</sup>	280,58·10 <sup>3</sup> ±23,77·10 <sup>3</sup>	53,16·10 <sup>3</sup>	0,19
	4	439,29·10 <sup>3</sup> -518,2·10 <sup>3</sup>	486,99·10 <sup>3</sup> ±24,23·10 <sup>3</sup>	41,96·10 <sup>3</sup>	0,09
8.VI	1	0,22·10 <sup>3</sup> -25,25·10 <sup>3</sup>	7,7·10 <sup>3</sup> ±1,7·10 <sup>3</sup>	6,83·10 <sup>3</sup>	0,89
	2	12,75·10 <sup>3</sup> -276,45·10 <sup>3</sup>	86,91·10 <sup>3</sup> ±12,12·10 <sup>3</sup>	68,58·10 <sup>3</sup>	0,79
	3	184,5·10 <sup>3</sup> -394,46·10 <sup>3</sup>	243,76·10 <sup>3</sup> ±38,21·10 <sup>3</sup>	85,44·10 <sup>3</sup>	0,35
	4	318,34·10 <sup>3</sup> -451,49·10 <sup>3</sup>	401,25·10 <sup>3</sup> ±41,76·10 <sup>3</sup>	72,33·10 <sup>3</sup>	0,18
10.VII	1	0,22·10 <sup>3</sup> -25,1·10 <sup>3</sup>	9,97·10 <sup>3</sup> ±1,84·10 <sup>3</sup>	7,37·10 <sup>3</sup>	0,74
	2	13,39·10 <sup>3</sup> -173,56·10 <sup>3</sup>	67,84·10 <sup>3</sup> ±7,87·10 <sup>3</sup>	43,8·10 <sup>3</sup>	0,65
	3	184,5·10 <sup>3</sup> -391,26·10 <sup>3</sup>	259,75·10 <sup>3</sup> ±29,33·10 <sup>3</sup>	77,6·10 <sup>3</sup>	0,30
	4	257,79·10 <sup>3</sup> -357,01·10 <sup>3</sup>	305,15·10 <sup>3</sup> ±20,5·10 <sup>3</sup>	40,99·10 <sup>3</sup>	0,13
	5	48,45·10 <sup>3</sup> -83,67·10 <sup>3</sup>	66,06·10 <sup>3</sup> ±17,61·10 <sup>3</sup>	24,91·10 <sup>3</sup>	0,37
11.VIII	1	0,31·10 <sup>3</sup> -33,19·10 <sup>3</sup>	14,22·10 <sup>3</sup> ±4,5·10 <sup>3</sup>	11,91·10 <sup>3</sup>	0,84
	2	37,03·10 <sup>3</sup> -189,34·10 <sup>3</sup>	106,45·10 <sup>3</sup> ±9,93·10 <sup>3</sup>	42,14·10 <sup>3</sup>	0,40
	3	202,49·10 <sup>3</sup> -232,37·10 <sup>3</sup>	215,21·10 <sup>3</sup> ±8,9·10 <sup>3</sup>	15,43·10 <sup>3</sup>	0,07
	4	295,85·10 <sup>3</sup> -326,72·10 <sup>3</sup>	311,28·10 <sup>3</sup> ±15,43·10 <sup>3</sup>	21,83·10 <sup>3</sup>	0,07
	5	83,67·10 <sup>3</sup> -106,07·10 <sup>3</sup>	94,87·10 <sup>3</sup> ±11,2·10 <sup>3</sup>	15,83·10 <sup>3</sup>	0,17
20.IX	1	1,75·10 <sup>3</sup> -26,93·10 <sup>3</sup>	10,78·10 <sup>3</sup> ±3,24·10 <sup>3</sup>	9,73·10 <sup>3</sup>	0,90
	2	15,33·10 <sup>3</sup> -134,99·10 <sup>3</sup>	60,66·10 <sup>3</sup> ±7,27·10 <sup>3</sup>	38,48·10 <sup>3</sup>	0,63
	3	142,01·10 <sup>3</sup> -403,03·10 <sup>3</sup>	304,08·10 <sup>3</sup> ±81,69·10 <sup>3</sup>	141,5·10 <sup>3</sup>	0,47
	4	379,67·10 <sup>3</sup> -445,39·10 <sup>3</sup>	417,38·10 <sup>3</sup> ±19,58·10 <sup>3</sup>	33,92·10 <sup>3</sup>	0,08
	5	12,1·10 <sup>3</sup> -87,91·10 <sup>3</sup>	53,6·10 <sup>3</sup> ±37,9·10 <sup>3</sup>	50,01·10 <sup>3</sup>	0,93
13.X	1	3,59·10 <sup>3</sup> -25,25·10 <sup>3</sup>	10,2·10 <sup>3</sup> ±2,73·10 <sup>3</sup>	7,22·10 <sup>3</sup>	0,71
	2	51,55·10 <sup>3</sup> -362,11·10 <sup>3</sup>	142,26·10 <sup>3</sup> ±23,57·10 <sup>3</sup>	88,18·10 <sup>3</sup>	0,62
	3	402,05·10 <sup>3</sup> -408,01·10 <sup>3</sup>	405,03·10 <sup>3</sup> ±2,98·10 <sup>3</sup>	4,21·10 <sup>3</sup>	0,01
	5	4,48·10 <sup>3</sup> -249,91·10 <sup>3</sup>	51,89·10 <sup>3</sup> ±19,45·10 <sup>3</sup>	72,79·10 <sup>3</sup>	1,40

**Примітка.** Стадії: 1 – превітелогенез, 2 – вітелогенез, 3 – пізній вітелогенез, 4 – зрілість, 5 – дегенерація.

З'ясовано, що в ході дослідження сезонних особливостей овогенезу поліської популяції ставковика озерного неможливо чітко виділити межі (початок і завершення) конкретних стадій зрілості гонад. Це зумовлене тим, що початок кожної наступної стадії (початок гаметогенезу, активний гаметогенез, переднерестова, нерестова) «накладається» на завершальні етапи стадії попередньої. Без цитометричних даних і співвідношень ооцитів на різних етапах овогенезу взагалі важко визначити, у який період року було виготовлено гістопрепарат. Відсутність чітко вираженої циклічності у фомуванні та розвитку гамет *L. stagnalis* є важливою адаптивною ознакою, яка створює умови для тривалого і безперервного нересту впродовж усього теплого сезону та сприяє більш ефективному використанню репродуктивних зусиль популяції навіть за дії шкодочинних факторів у період яйцекладіння (за умови їх недовготривалого впливу). Надалі плануємо встановити загальні закономірності овогенезу *L. stagnalis* із річок південніших природно-географічних зон України (Лісостепової та Степової) й порівняти їх з показниками тетерівської (поліської) популяції.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Березкина Г. В. Сезонные изменения в репродуктивной системе лимнеид // Зоол. журн. 1981. Т. 60. В. 7. С. 978–983.

2. Березкина Г. В., Старобогатов Я. И. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков // Труды зоол. ин-та АН СССР. 1988. Т. 174. 306 с.
3. Горальський Л. П., Хомич В. Т., Кононський О. І. Основи гістологічної техніки і морфофункціональні методи дослідження у нормі та при патології: навч. посібник. Житомир: Полісся, 2005. 288 с.
4. Круглов Н. Д., Яковлева Ж. А. Гистологическое строение овотестиса *Lymnaea stagnalis* L. на разных стадиях репродуктивного цикла // Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения, сб. 7. Л.: Наука, 1983. С. 207–208.
5. Роскин Г. И., Левенсон Л. Б. Микроскопическая техника. М.: Советская наука, 1957. 469 с.
6. Рузен-Ранге Э. Сперматогенез у животных / Под ред. В.А. Струнникова; пер. с англ. Л. В. Даниловой. М.: Мир, 1980. 255 с.
7. Ташкэ К. Введение в количественную цито-гистологическую морфологию. Будапешт: Изд-во Академии Соц. Республики Румынии, 1980. 191 с.
8. Barth R., Jansen G. Ueber den Bergiff "Kinoplasma" in der Spermatogenese von *Australorbis glabratus olivaceus* (Mollusca Pulmonata Planorbidae) // Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 1960. Т. 58. F. 2. P. 209–228.
9. Joosse J., Reitz D. Functional anatomical aspect of the ovotestis of *Lymnaea stagnalis* // Malacologia, 1969. Vol. 9. N 1. P. 101–109.
10. Kanwar U., Bhandal J. Cytophysiological studies on the non-germinal component of the slug ovotestis // Res. Bull. Panjab. Univ. 1977. Vol. 28 N 3–4. P. 165–169.
11. Roubos E. W. Regulation of neurosecretory activity in the freshwater pulmonate *Lymnaea stagnalis* (L.) with particular reference to the role of the eyes. A quantitative electron microscopical study // Cell Tiss. Res. 1975. Vol. 160. N 3. P. 291–314.

Стаття: надійшла до редакції 27.02.12

доопрацьована 19.04.12

прийнята до друку 24.04.12

## SEASONAL PECULIARITIES OF OVOGENESIS *LYMNAEA STAGNALIS* (MOLLUSCA: GASTROPODA: PULMONATA) IN CONDITIONS OF UKRAINIAN POLISSIA

T. Skok

*Ivan Franko Zhytomyr State University  
40, V. Berdychivska St., Zhytomyr 10008, Ukraine  
e-mail: super\_skok@mail.ru*

By this there was characterized ovogenesis cycle of (*Lymnaea stagnalis* (Linné, 1758)) out of flowing water of Ukrainian Polissia (Teteriv river, Radomyshl Zhytomyr region). There is established monthly the proportion of oocytes at different maturity stages with the help of histological preparations gonads of matured animals. There is researched the dynamics of their cytometric characteristics during the reproductive season and the possible relationship of these cells size change with the terms of habitat.

*Keywords: Lymnaea stagnalis, previtelogenesis, vitelogenesis, oocytes.*

**СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОВОГЕНЕЗА ПРУДОВИКА ОЗЕРНОГО  
(MOLLUSCA: GASTROPODA: PULMONATA) В УСЛОВИЯХ  
УКРАИНСКОГО ПОЛЕСЬЯ**

**Т. Скок**

*Житомирский государственный университет имени Ивана Франко  
ул. Большая Бердичевская, 40, Житомир, 10008, Украина  
e-mail: super\_skok@mail.ru*

Охарактеризован овогенетический цикл прудовика озерного (*Lymnaea stagnalis* (Linné, 1758)) из проточного водоема Украинского Полесья (р. Тетерев, Радомышль Житомирской обл.). Исследованием гистологических препаратов гонад половозрелых животных установлено ежемесячно количественное соотношение ооцитов разных стадий зрелости. Исследованы динамика их цитометрических характеристик в течение репродуктивного сезона и возможная взаимосвязь изменения размеров этих клеток с условиями биотопа.

*Ключевые слова:* *Lymnaea stagnalis*, превителогенез, вителогенез, ооциты.