

Статья посвящена 120-летию
со дня рождения выдающегося российского генетика,
академика Бориса Львовича Астаурова

К ВОПРОСУ О ПРИСУТСТВИИ ООГОНИАЛЬНЫХ СТВОЛОВЫХ КЛЕТОК В ЯИЧНИКАХ ВЗРОСЛЫХ ПТИЦ

© 2025 г. Ю. А. Шалутина, О. Д. Такки, М. М. Кулак, Е. Р. Гагинская, С. А. Галкина*

Санкт-Петербургский государственный университет, биологический факультет, кафедра эмбриологии,
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: svetlana.galkina@spbu.ru

Поступила в редакцию 06.03.2025 г.

После доработки 02.04.2025 г.

Принято к публикации 04.04.2025 г.

Среди позвоночных у некоторых рыб, амфибий и рептилий оогониальные стволовые клетки (ОСК) поддерживают оогенез в яичниках взрослых самок, обеспечивая появление новых ооцитов в течение каждого периода размножения. В классической литературе XIX–XX веков утвердилось представление, что у млекопитающих и птиц резерв ооцитов формируется исключительно в эмбриогенезе, и в постнатальных и взрослых яичниках ОСК отсутствуют. Однако в 2004 г. впервые были описаны ОСК в яичниках взрослых самок мыши, что поставило под сомнение традиционные представления о невозможности постнатального неоогенеза у млекопитающих, и несмотря на растущее число исследований, эта проблема до сих пор остается дискуссионной. Развитие молекулярных и клеточных методов позволило существенно расширить понимание оогенеза у разных групп животных. Недавнее исследование организации яичников взрослых кур выявило признаки существования в них ОСК, что также ставит под вопрос устоявшиеся представления об отсутствии воспроизводства ооцитов у взрослых самок птиц. В представленном обзоре мы обсуждаем проблему существования постнатального неоогенеза у представителей этого класса позвоночных.

Ключевые слова: оогенез, яичник, домашняя курица, первичные половые клетки, половые стволовые клетки, неоогенез

DOI: 10.31857/S0475145025010064, EDN: KVCEEY

ФОРМИРОВАНИЕ ООЦИТОВ В ЯИЧНИКЕ У ПТИЦ

Яичник птиц — это динамичный орган, терпевающий множество структурных и функциональных изменений в зависимости от стадии репродуктивного цикла, физиологического состояния самки и влияния экологических факторов. Он выполняет две основные функции: репродуктивную и гормональную (Paster, 1991; Idaho, 2021). У самок птиц, как правило, развивается только один яичник (левый), а левый мюллеров проток преобразуется в единственный яйцевод. Однако у некоторых видов (например, у воробьев, чаек, голубей) частота сохранения правого яичника очень высока (Kinsky, 1971). Чаще всего парные яичники встречаются у представителей хищных видов (Jacob, Bakst, 2007),

при этом оба яичника являются функциональными на протяжении всей жизни самки (Kinsky, 1971; Jacob, Bakst, 2007).

В яичнике птиц выделяют периферически расположенный кортикальный слой и центрально лежащую медуллу (современные описания: Apperson et al., 2017; Mfoundou et al., 2021). Медулла богата кровеносными сосудами и нервами, обеспечивая питание и иннервацию кортикального слоя, а также гормональную регуляцию овариального цикла. У репродуктивно активных птиц в коре яичника описаны ооциты на всех стадиях развития: от мелких, покоящихся, до крупных, заполненных желтком, преовуляторных. В фолликулах, стенку которых формируют соматические клетки гранулезы и клетки теки, располагаются ооциты — женские поло-

вые клетки разной степени зрелости, но находящиеся в диплотене мейоза I (Чинь и др., 1979; Mira, 1998).

Как и у других позвоночных, половая система птиц образуется из промежуточной мезодермы, ее развитие наиболее полно описано на примере курицы (Bellairs, Osmond, 2005). У курицы закладка гонад происходит на 3-и сутки эмбриогенеза на вентральной поверхности формирующихся мезонефросов. Она начинается с пролиферации клеток целомического эпителия и расположенной под ним мезенхимы. На ранней стадии развития и роста гонады эмбриона курицы развиваются симметрично, без заметной лево-правой асимметрии (Bellairs, Osmond, 2005).

Развитие половых клеток у птиц начинается с появления клеток зародышевого пути (первичных половых клеток, ППК), закладка которых происходит во время первых делений зиготы преформационно (Callebaut, 1983; Tsunekawa et al., 2000; Extavour, Akam, 2003), т.е. под влиянием материнских факторов, таких как DEAD-box хеликаза DDX4 (Tsunekawa et al., 2000; Jung et al., 2019; Chen et al., 2019; Mizushima et al., 2024; Iikawa et al., 2024), РНК-связывающий белок DAZL (Deleted in Azoospermia) (Lee et al., 2016) и, по всей видимости, организатор зародышевой плазмы Bucky ball (Klein et al., 2022, 2024). Заселение гонад ППК происходит на 4-е сутки эмбрионального развития (Tsunekawa et al., 2000; Lee et al., 2016; Rengaraj, Han, 2022). У кур DDX4 присутствует в области первых борозд деления и асимметрично наследуется небольшой группой blastomeres (примерно 6–8 из 300) (Tsunekawa et al., 2000). В момент откладки яйца в эмбрионе курицы на 30–40 тысяч клеток сомы (Eyal-Giladi, Kochav, 1976; Eyal-Giladi, 1984; Petite et al., 1990) DDX4 обнаруживается в цитоплазме примерно 130 ППК, разбросанных по *area pellucida* (Nakamura et al., 2016). На вторые сутки развития ППК пассивно мигрируют и концентрируются в спланхноплевре спереди от головы эмбриона — экстраэмбриональной зоне зародышевого полумесяца (Tagami, Kagami, 1998; de Melo Bernardo et al., 2012; Tagami et al., 2017). С развитием кровеносной системы ППК мигрируют с током крови в формирующиеся гонады (Tsunekawa et al., 2000; de Melo Bernardo et al., 2012; Nakamura et al., 2016; Kim, Han, 2018; Hansen, Pelegri, 2021). В левую гонаду заселяется больше ППК, чем в правую, первые признаки асимметрии женских гонад становятся заметны

на 5–7-е сутки развития (Ukeshima, Fujimoto, 1991; Bellairs, Osmond, 2005; Yang et al., 2018). Зародышевые клетки, заселившие яичник, дифференцируются в оогонии — небольшие по размеру клетки с большим ядрышком (Guraya, 1989). С 9-го по 13-й дни эмбрионального развития происходят митотические деления оогониев, и в результате образуются гнезда зародышевых клеток (также называемые цистами), соединенных межклеточными мостиками, также известными как кольцевые каналы (Skalko et al., 1972; Narbaitz, 1975; Kopp, Stahl, 1975; Ukeshima, Fujimoto, 1991; Yang et al., 2018). На 15–16-й день клетки вступают в профазу мейоза I (Hughes, 1963; Smith et al., 2008; de Melo Bernardo et al., 2015). К моменту вылупления 30% половых клеток остаются на оогониальной стадии, а 70% представлены ооцитами на стадии профазы I (Hughes, 1963; Gonzalez-Moran, 2011; de Melo Bernardo et al., 2015). Всего через несколько дней (у кур — на 4-й день после вылупления) вместе с резким увеличением числа рецепторов фолликулостимулирующего гормона (Guo et al., 2019) происходит распад гнезд зародышевых клеток, который сопровождается разрушением межклеточных мостиков и внедрением туда соматических клеток — предшественников гранулезы, а также массовой гибелью оогониев и ооцитов (Hughes, 1963; Madekurozwa, 2012; Liu et al., 2017; Hall et al., 2020). В конечном итоге это приводит к образованию запаса примордиальных фолликулов в яичнике птиц. Окончательное формирование примордиальных фолликулов у кур завершается к 4-й неделе жизни (Gonzalez-Moran, 2011). Подробное описание экстрафолликулярного и фолликулярного периодов в развитии ооцитов в гонаде цыпленка после вылупления было сделано в работах Чинь Суан Хау и соавторов (Чинь и др., 1979; Гагинская, Чинь, 1980). Анализу ооцитов в яичнике цыплят посвящены также работы Давидьян и соавторов (Давидьян и др., 2017; 2023).

Оценки числа ооцитов в яичнике птиц (главным образом курицы) значительно варьируют. Наиболее многочисленны зародышевые клетки в яичнике у эмбриона 17-го дня инкубации (~680 тыс. клеток, Hughes, 1963), к моменту вылупления их численность составляет 175 000–480 000 (Hughes, 1963; Mendez-Herrera et al., 1998; Gonzalez-Moran, 2011) или ~88 000 (Yang et al., 2018). У одномесячных цыплят популяция ооцитов сокращается до ~50 000 (Gonzalez-Moran, 2011). Таким образом, за 5 недель развития число зародышевых клеток умень-

шается на 70–90% у кур (Hughes, 1963; Gonzalez-Morgan, 2011) и 94% у индеек, что превышает аналогичные потери у млекопитающих (~ $\frac{2}{3}$ клеток в процессе распада гнезд) (Hall et al., 2020).

Распад гнезд зародышевых клеток, частичная гибель оогониев и формирование примордиальных фолликулов определяют клеточный состав яичника у птиц после вылупления. Степень клеточного истощения напрямую ограничивает запас ооцитов, доступных для репродукции. По мере исчерпания фолликулярного резерва репродуктивная способность особи снижается вплоть до полной остановки (Mohammadi et al., 2016; Rengaraj, Han, 2022).

ОСК В ЯИЧНИКАХ ПОЛОВОЗРЕЛЫХ САМОК МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПТИЦ: ИСТОРИЯ ВОПРОСА

Представление о том, что яичники половозрелых птиц и млекопитающих содержат фиксированное число ооцитов, полный запас которых формируется к моменту рождения и расходуется без пополнения после полового созревания самки, было впервые сформулировано в позапрошлом веке (Waldeyer-Hartz, 1870). Это убеждение прочно закрепилось в научной и учебной литературе XIX–XX веков (D'Hollander, 1904; Pearl, Schoppe, 1921; Brambell, 1925; Mandl, Zuckerman, 1951a, b; Чинь и др., 1979; Гагинская, Чинь, 1980), когда в гистологии и цитологии преобладали морфологические методы. Случаи обнаружения оогониальных клеток в яичниках взрослых особей, например у лемуру (Gerard, 1920, 1932; Rao, 1927; Gerard, Herlant, 1953; Herlant, 1961; Petter-Rousseaux, 1962; Butler, 1964; Petter-Rousseaux, Bourlier, 1965; Ramaswami, Anand Kumar, 1965; Ioannou, 1967; Kumar, 1968) рассматривались как исключения и не принимались в расчет. Развитие молекулярно-биологических и цитомолекулярных методик, включая иммуногистохимию, флуоресцентную микроскопию, достижения в области культивирования, в том числе стволовых клеток, позволило детальнее изучать процессы оогенеза. В 2004 г. были получены первые экспериментальные данные, свидетельствующие о наличии митотически активных клеток зародышевой линии в яичниках взрослых мышей (Johnson et al., 2004). Проведенные эксперименты, включая иммуногистохимическое выявление белка MVH (mouse Vasa homologue) — маркера зародышевых клеток, а также маркеров вступления в мейоз: SPO11 (Sporulation 11, маркер двухцепочечных разры-

вов), DMC1 (disrupted meiotic cDNA, маркер мейотической гомологичной рекомбинации) и SCP3 (Synaptonemal Complex Protein 3, белок латеральных элементов синаптонемного комплекса); анализ транскрипции соответствующих генов, введение меченого предшественника синтеза ДНК, а также трансплантацию оогониальных стволовых клеток (ОСК, англ. oogonial stem cells, OSC) в яичники самок, позволили авторам сделать вывод о существовании в составе поверхностного эпителия яичника стволовых клеток, способных к пролиферации (т.е. сохраняющих митотическую активность) и поддерживающих продукцию ооцитов (т.е. способных вступать в мейоз) постнатально (Johnson et al., 2004). В дальнейшем появились исследования, подтверждающие возможность выделения и культивирования немногочисленных ОСК из яичников взрослых мышей (Zou et al., 2009; Pacchiarotti et al., 2010), человека (Bukovsky et al., 2008; White et al., 2012; Dunlop et al., 2014; Alberico et al., 2022; Wu et al., 2022), крыс (Zhou et al., 2014), коров (Dunlop et al., 2014; de Souza et al., 2016), свиней (Tsai et al., 2017; Hou et al., 2018; Nguyen et al., 2019), обезьян (Li et al., 2022), голого землекопа (Briño-Enríquez et al., 2023), что свидетельствует о потенциальном эволюционном консерватизме процесса неоогенеза у млекопитающих. Обсуждение такого рода исследований представлено в ряде фундаментальных обзоров (Gosden, 2004; Woods, Tilly, 2013; Horan, Williams, 2017; Bhartiya, 2018; Morales-Sánchez et al., 2024). Однако, несмотря на многочисленные исследования, посвященные характерным особенностям и функциональным свойствам ОСК, некоторые научные группы не находят доказательств присутствия стволовых клеток зародышевой линии в яичниках, например, у женщин фертильного возраста (Wagner et al., 2020; Yoshihara et al., 2023). Таким образом, вопрос о наличии ОСК в яичниках взрослых особей, особенно у человека, остается предметом научных дискуссий (Zhang et al., 2012; Silvestris et al., 2019).

В 2023 г. было экспериментально показано присутствие оогониальных клеток, еще не вступивших в мейоз, в яичниках взрослых кур (Meng et al., 2023). ОСК идентифицировали с помощью маркера ППК DDX4 (DEAD-Box Helicase 4 / Vasa / CVH (Chicken Vasa Homologue)) и SSEA-1 (Stage Specific Embryonic Antigen-1), универсального маркера плюрипотентных клеток и ППК (Solter, Knowles, 1978; Donovan, 1994; D'Costa, Petite, 1999; Motono et al., 2008; Macdonald et al., 2010). Антитела к указанным белкам маркиро-

вали клетки в коре и медулле яичника у молодых (100-й день после вылупления) и у половозрелых кур (200-й день после вылупления) (Meng et al., 2023). Стоит отметить, что в яичниках половозрелых птиц 60% ооцитов, дифференцировавшихся из ОСК, находились на стадии ранней профазы I мейоза, что было установлено путем иммуногистохимического выявления γ H2AX (изоформы гистона H2A, маркера двухцепочечных разрывов) и SCP3 (Meng et al., 2023). Для проверки способности предполагаемых ОСК развиваться в окруженные фолликулярным эпителием ооциты, эти клетки были выделены из яичников половозрелых птиц и инъецированы в 2.5-дневные эмбрионы. ОСК успешно мигрировали в зачатки гонад, и к 16.5–18.5-му дню эмбрионального развития 40% инъецированных ОСК вступали в мейоз. У вылупившихся цыплят ооциты, дифференцировавшиеся из этих клеток, были отмечены в составе примордиальных фолликулов (Meng et al., 2023).

Следует подчеркнуть, что, хотя курица является одним из наиболее изученных модельных объектов, экспериментальные данные не всегда можно напрямую экстраполировать на другие виды. Курица (*Gallus gallus domesticus*) — одомашненный вид с круглогодичной яйцекладкой, и ее яичник не претерпевает выраженных сезонных изменений. Птицы (кл. Aves) представляют собой обширный таксон, характеризующийся высокими темпами видообразования и включающий более 11 тысяч видов (<http://www.worldbirdnames.org/ioc-lists/classification/>), освоивших широкий спектр экологических ниш. Среди них встречаются виды как с птенцо-

вым, так и с выводковым типом развития, виды, репродуктивная активность которых зависит от продолжительности светового дня, и оппортунисты. Сроки эмбриогенеза, поведение ППК, количество ОСК и ооцитов, структурная организация и функционирование яичников могут значительно различаться у разных видов (Jung et al., 2019; Hurley et al., 2020).

Наблюдения, сделанные в нашей лаборатории, также показывают присутствие ОСК в яичнике половозрелой зебровой амадины (*Taeniopygia guttata*, Passeriformes), вида-оппортуниста с птенцовым типом развития. В корковом слое обнаружены единичные группы клеток, маркированные SSEA-1 (рис. 1). Отсутствие в них гранулезной оболочки, по всей видимости, свидетельствует о сохранении гнезд зародышевых клеток на протяжении длительного времени после вылупления и у этого вида птиц.

ОСК В ЯИЧНИКАХ ВЗРОСЛЫХ ПТИЦ — РУДИМЕНТАРНЫЙ РЕЗЕРВ?

У рыб (Nakamura et al., 2010), амфибий (Egler et al., 2017) и рептилий (Xu et al., 2018), ОСК обладают высокой пролиферативной активностью в яичниках взрослых особей, обеспечивая регулярное пополнение набора ооцитов в течение всей жизни самки. У млекопитающих (описанные выше случаи) и у птиц ОСК во взрослом яичнике находятся в состоянии покоя, но, по-видимому, сохраняют способность к делению. Предположительно они представляют собой клеточный резерв, который потенциально

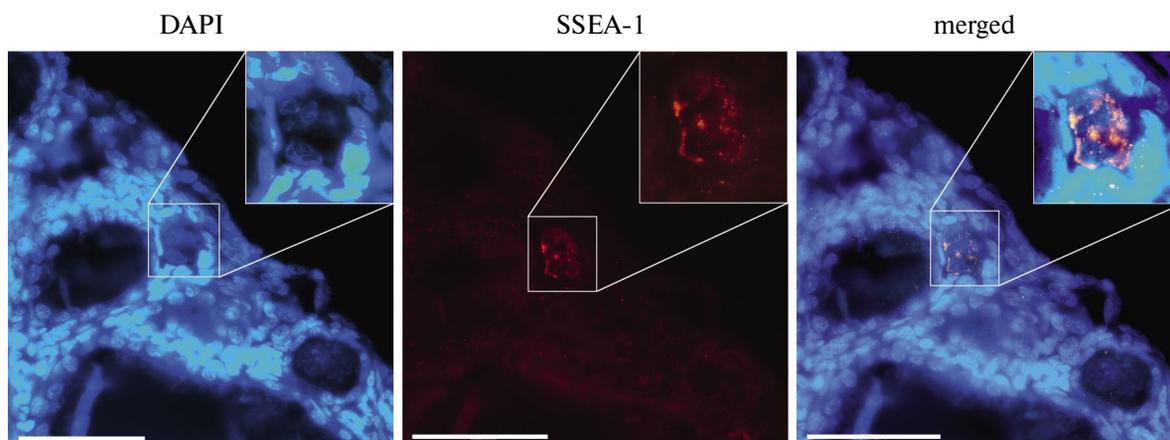


Рис. 1. Иммуногистохимическое выявление белка SSEA-1, маркера первичных половых клеток, в яичнике половозрелой особи (6 месяцев) зебровой амадины. Клетки, положительные по маркеру SSEA-1, обведены рамками. Масштабная линия — 50 мкм на препарате.

может быть активирован. Анализ митотической активности клеток в эмбриональном яичнике курицы показал, что оогонии начинают пролиферацию на 9-й день инкубации яиц (Swift, 1915), достигая массового размножения к 17-му дню. У цыплят после вылупления делящиеся оогонии практически не обнаруживаются (Hughes, 1963). Единичные сообщения о присутствии митотически активных половых клеток в яичниках птиц после вылупления рассматривали как редкое явление, связанное с задержкой развития (Anastassova-Kristeva, 1976; Чинь и др., 1979). В эмбриональном яичнике курицы роль митогенного фактора и одновременно супрессора мейоза выполняет фактор роста фибробластов bFGF (basic Fibroblast Growth Factor, или FGF2) (He et al., 2012). Этот фактор, по видимому, не оказывает аналогичного действия на ОСК, выделенные из яичника половозрелых кур. При культивировании этих клеток на фидерном слое эмбриональных фибробластов, ключевую роль в пролиферации ОСК курицы, вероятно, играет трансформирующий ростовой фактор TGF- β 1 (Transforming Growth Factor Beta 1) (Zhang et al., 2024). Известно, что он ингибирует образование примордиальных фолликулов, подавляя дифференцировку гранулезных клеток, что приводит к увеличению количества цист в яичниках цыплят (Zhou et al., 2020). Однако во взрослом яичнике этот фактор вырабатывается клетками гранулезы и, напротив, стимулирует их пролиферацию и дифференцировку (Law et al., 1995). Таким образом, TGF- β 1 имеет противоположные эффекты в эмбриональных и взрослых яичниках. Реакция ОСК, выделенных из яичника взрослой курицы, на TGF- β 1 указывает на их большее сходство с поздними оогониями и ооцитами, чем с эмбриональными ППК (Zhang et al., 2024).

Можно предположить, что ОСК могут служить резервом, за счет которого может восстанавливаться структура яичника после повреждения. В ранних исследованиях было убедительно показано, что удаление части яичника у кур приводит к его восстановлению, при котором масса органа восстанавливается пропорционально размеру тела. Это не всегда сопровождается увеличением яйценоскости (Pearl, Schorpe, 1921; Hutt, Grussendorf, 1933), но есть и примеры увеличения числа ооцитов как после частичной овариэктомии, так и с возрастом (например, у кур породы плимутрок (Pearl, Schorpe, 1921)). Интересно отметить, что у млекопитающих TGF- β 1 является непрямым митогеном для некоторых

типов мезенхимных клеток и играет модулирующую роль при опухолеобразовании и в репаративных процессах, таких как заживление ран (Москалев и др., 2016). Известно, что активация гена *TGF β 1* происходит в ответ на повреждение тканей. Учитывая роль TGF- β 1 в поддержании ОСК в культуре, можно допустить, что у птиц (например, курицы) этот сигнальный путь также может участвовать в восстановлении популяции ооцитов при регенерации яичника.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на разработку успешных методик выделения эмбриональных ППК, их культивирования, генетической модификации и получения трансгенных особей, процесс оогенеза птиц остается недостаточно изученным. В частности, значительные пробелы существуют в понимании регуляторных механизмов пролиферации оогониев, вступления их в мейоз и дифференциации в ооциты. Обнаружение ОСК в яичниках взрослой курицы свидетельствует о фрагментарности наших знаний об оогенезе птиц, не позволяя с уверенностью определить, является ли сохранение ОСК целенаправленным механизмом поддержания резервного пула оогониев или же это результат ошибки их дифференцировки. Возросший интерес к ППК и ОСК птиц, обусловленный их потенциальным использованием в трансгенных модификациях и программах сохранения видов, несомненно, внесет значительный вклад в понимание процессов их пролиферации и дифференциации. Более детальное изучение ОСК у различных представителей и способности этих клеток пополнять запас ооцитов в яичниках взрослых самок помогут пролить свет на природу данного феномена, а также на фундаментальные механизмы оогенеза у птиц.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность рецензенту за ценные замечания. При подготовке иллюстрации было использовано оборудование ресурсного центра ЦКП “Хромас” Научного парка Санкт-Петербургского государственного университета.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 24-00518).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

При выполнении данного исследования все манипуляции, проводившиеся с экспериментальными животными, соответствовали международным биоэтическим нормам и были одобрены заключением этического комитета СПбГУ № 131-03-4 от 13 марта 2024 г.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что какой-либо конфликт интересов отсутствует.

ИНФОРМАЦИЯ О ВКЛАДЕ АВТОРОВ

Авторы ЮАШ и САГ составили черновой вариант текста, ЮАШ, ОДТ и ММК провели иммуногистохимические эксперименты по выявлению плюрипотентных клеток в яичнике зебровой амадины. ЕРГ и САГ отредактировали текст. Все авторы участвовали в обсуждении и редактировании текста статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гагинская Е.Р., Чинь С.Х. Особенности оогенеза цыпленка. II. Фолликулярный период в развитии ооцитов // Онтогенез. 1980. Т. 11. С. 213–221.
2. Давидьян А.Г., Кошель Е.И., Лаврова О.Б. и др. Функциональные особенности ядрышкового организатора в растущих ооцитах неполовозрелых самок птиц // Онтогенез. 2017. Т. 48. № 3. С. 1–8. <https://doi.org/10.7868/S047514501703003X>
3. Давидьян А.Г., Кошель Е.И., Галкина С.А. и др. Функционирование ядрышкового организатора в растущих ооцитах кур: Ревизия существующих представлений // Онтогенез. 2023. Т. 54. № 1. С. 18–26. <https://doi.org/10.31857/S0475145023010032>
4. Москалев А.В., Рудой А.С., Анчел А.В. и др. Особенности биологии трансформирующего ростового фактора β и иммунопатология // Вестник Российской Военно-медицинской академии. 2016. Т. 2. № 54. С. 206–216.
5. Чинь С.Х., Калинина Е.И., Гагинская Е.Р. Особенности оогенеза цыпленка. I. Экстрафолликулярный период в развитии ооцитов // Онтогенез. 1979. Т. 10. № 4. С. 340–349.
6. Alberico H., Fleischmann, Z., Bobbitt T. et al. Workflow optimization for identification of female germ-line or oogonial stem cells in human ovarian cortex using single-cell RNA sequence analysis // Stem Cells. 2022. V. 40. № 5. P. 523–536. <https://doi.org/10.1093/stmcls/sxac015>
7. Anastassova-Kristeva M. Histochemical and autoradiographic investigation on the nucleolus in chicken oogenesis // Ann. Histochem. 1976. V. 21. № 1. P. 35–40.
8. Apperson K.D., Bird K.E., Cherian G. et al. Histology of the ovary of the laying hen (*Gallus domesticus*) // Vet. Sc. 2017. V. 4. № 4. P. 66. <https://doi.org/10.3390/vetsci4040066>
9. Bellairs R., Osmond M. Atlas of Chick Development. London: Elsevier Academy Press. 2005. 476 p.
10. Bhartiya D., Patel H. Ovarian stem cells — resolving controversies // J. Assist. Reprod. Genet. 2018. V. 35. P. 393–398. <https://doi.org/10.1007/s10815-017-1080-6>
11. Brambell R.F.W. The Oogenesis of the Fowl (*Gallus bankiva*) // Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 1925. V. 214. P. 113–151.
12. Briño-Enríquez M.A., Faykoo-Martinez M., Gobben M. et al. Postnatal oogenesis leads to an exceptionally large ovarian reserve in naked mole-rats // Nat. Commun. 2023. V. 14. № 1. P. 670. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-36284-8>
13. Bukovsky A, Caudle M.R., Gupta S.K. et al. Mammalian neo-oogenesis and expression of meiosis-specific protein SCP3 in adult human and monkey ovaries // Cell Cycle. 2008. V. 7. P. 683–686. <https://doi.org/10.4161/CC.7.5.5453>
14. Butler H. The reproductive biology of a Strepsirhine (*Galago senegalensis senegalensis*) // Int. Rev. Gen. Exptl. Zool. 1964. V. 1. P. 241–296. <https://doi.org/10.1016/B978-1-4831-9977-1.50012-2>
15. Callebaut M. The constituent oocytal layers of the avian germ and the origin of the primordial germ cell yolk // Arch. Anat. Microsc. Morphol. Exp. 1983. V. 72. № 3. P. 199–214.
16. Chen Y.C., Lin, S.P., Chang, Y.Y. et al. In vitro culture and characterization of duck primordial germ cells // Poult. Sci. 2019. V. 98. № 4. P. 1820–1832. <https://doi.org/10.3382/ps/pey515>
17. D'Costa S., Petite J.N. Characterization of stage-specific embryonic antigen-1 (SSEA-1) expression during early development of the turkey embryo // Int. J. Dev. Biol. 1999. V. 43. № 4. P. 349–356.
18. de Melo Bernardo A., Sprenkels K., Rodrigues G. et al. Chicken primordial germ cells use the anterior vitelline veins to enter the embryonic circulation // Biol. Open. 2012. V. 1. № 11. P. 1146–1152. <https://doi.org/10.1242/bio.20122592>
19. de Melo Bernardo A, Heeren A.M, van Iperen L. et al. Meiotic wave adds extra asymmetry to the development of female chicken gonads // Mol. Reprod. Dev. 2015. V. 82. № 10. P. 774–786. <https://doi.org/10.1002/mrd.22516>
20. d'Hollander F. Recherches sur l'ovogenèse et sur la structure et la signification du noyau vitellin de Balbiani chez les oiseaux // Arch. Anat. Microsc. 1904. V. 7. № 1. P. 117
21. de Souza G.B., Costa J.J.N., da Cunha E.V. et al. Bovine ovarian stem cells differentiate into germ cells

- and oocyte-like structures after culture *in vitro* // *Reprod. Domest. Anim.* 2017. V. 52. № 2. P. 243–250. <https://doi.org/10.1111/rda.12886>
22. *Donovan P.J.* Growth factor regulation of mouse primordial germ cell development // *Curr. Top. Dev. Biol.* 1994. V. 29. P. 189–225. [https://doi.org/10.1016/s0070-2153\(08\)60551-7](https://doi.org/10.1016/s0070-2153(08)60551-7)
23. *Dunlop C.E., Bayne R.A., McLaughlin M. et al.* Isolation, purification, and culture of oogonial stem cells from adult human and bovine ovarian cortex // *The Lancet.* 2014. V. 383. P. S45. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(14\)60308-1](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(14)60308-1)
24. *Erler P., Sweeney A., Monaghan J.R.* Regulation of injury-induced ovarian regeneration by activation of oogonial stem cells // *Stem Cells.* 2017. V. 35. № 1. P. 236–247. <https://doi.org/10.1002/stem.2504>
25. *Extavour C.G., Akam M.* Mechanisms of germ cell specification across the metazoans: epigenesis and preformation // *Development.* 2003. V. 130. № 24. P. 5869–5884. <https://doi.org/10.1242/dev.00804>
26. *Eyal-Giladi H., Kochav S.* From cleavage to primitive streak formation: a complementary normal table and a new look at the first stages of the development of the chick // *Dev. Biol.* 1976. V. 49. № 2. P. 321–337. [https://doi.org/10.1016/0012-1606\(76\)90178-0](https://doi.org/10.1016/0012-1606(76)90178-0)
27. *Eyal-Giladi H.* The gradual establishment of cell commitments during the early stages of chick development // *Cell Differ.* 1984. V. 14. № 4. P. 245–255. [https://doi.org/10.1016/0045-6039\(84\)90013-7](https://doi.org/10.1016/0045-6039(84)90013-7)
28. *Gerard P.* Contribution à l'étude de l'ovaire des Mammifères: L'ovaire de *Galago sambicus* young // *Archs. Biol.* 1920. V. 30. P. 357–391.
29. *Gerard P.* Etude sur l'ovogenèse et l'ontogenèse chez les Lemuriens du genre *Galago* // *Archs. Biol.* 1932. V. 43. P. 93–151.
30. *Gerard P., Herlant H.* Sur la persistance de phénomènes d'oogenèse chez les Lemuriens adultes // *Archs. Biol.* 1953. V. 64. P. 97–111.
31. *González-Morán M.G.* Histological and stereological changes in growing and regressing chicken ovaries during development // *Anat. Rec. (Hoboken).* 2011. V. 294. № 5. P. 893–904. <https://doi.org/10.1002/ar.21364>
32. *Gosden R.G.* Germline stem cells in the postnatal ovary: is the ovary more like a testis? // *Hum. Reprod. Update.* 2004. V. 10. № 3. P. 193–195. <https://doi.org/10.1093/humupd/dmh023>
33. *Guo C.Q., Liu G., Zhao D. et al.* Interaction of follicle-stimulating hormone and stem cell factor to promote primordial follicle assembly in the chicken // *Front. Endocrinol.* 2019. V. 10. P. 91. <https://doi.org/10.3389/fendo.2019.00091>
34. *Guraya S.S.* Ovarian follicles in reptiles and birds. Michigan: Springer-Verlag, 1989. 285 p. https://doi.org/10.1007/978-3-642-83628-2_2
35. *Hall G.B., Long J.A., Wood B.J. et al.* Germ cell dynamics during nest breakdown and formation of the primordial follicle pool in the domestic turkey (*Meleagris gallopavo*) // *Poult. Sci.* 2020. V. 99. № 5. P. 2746–2756. <https://doi.org/10.1016/j.psj.2019.12.050>
36. *Hansen C.L., Pelegri F.* Primordial germ cell specification in vertebrate embryos: phylogenetic distribution and conserved molecular features of preformation and induction // *Front. Cell Dev. Biol.* 2021. V. 9. № 1. P. 730332. <https://doi.org/10.3389/fcell.2021.730332>
37. *He B., Lin J., Li J. et al.* Basic fibroblast growth factor suppresses meiosis and promotes mitosis of ovarian germ cells in embryonic chickens // *Gen. Comp. Endocrinol.* 2012. V. 176. № 2. P. 173–181. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2012.01.012>
38. *Herlant M.* L'active génitale chez la femelle de *Galago senegalensis mohli* (Geoffr.) et ses rapports avec la persistance de phénomènes d'ovogenèse chez l'adulte // *Ann. Soc. R. Zool. Belg.* 1961. V. 91. P. 1–15.
39. *Horan C., Williams S.* Oocyte stem cells: fact or fantasy? // *Reproduction.* 2017. V. 154. № 1. P. R23–R35. <https://doi.org/10.1530/REP-17-0008>
40. *Hou L., Wang J., Li X. et al.* Characteristics of female germline stem cells from porcine ovaries at sexual maturity // *Cell Transplant.* 2018. V. 27. № 8. P. 1195–1202. <https://doi.org/10.1177/0963689718784878>
41. *Hughes G.C.* The population of germ cells in the developing female chick // *J. Embryol. Exp. Morph.* 1963. V. 11 P. 513–536
42. *Hutt F.B., Grussendorf D.T.* On the fecundity of partially ovariectomized fowls // *J. Exp. Zool.* 1933. V. 65. P. 199–214. <https://doi.org/10.1002/jez.1400650203>
43. *Hurley L.L., Crino O.L., Rowe M. et al.* Variation in female reproductive tract morphology across the reproductive cycle in the zebra finch // *Peer J.* 2020. V. 8. P. e10195. <https://doi.org/10.7717/peerj.10195>
44. *Idahor K.O., Bozkurt Y., Bucak M.N.* Avian Reproduction // *Animal Reproduction.* In Bozkurt Y., Bucak M.N., Payan-Carreira R. (Eds.) London: Intech. Open. 2021. P. 123–124. <https://doi.org/10.5772/intechopen.101185>
45. *Iikawa H., Nishina A., Morita M. et al.* Labeling and sorting of avian primordial germ cells utilizing *Lycopersicon esculentum* lectin // *Dev. Growth Differ.* 2024. V. 66. № 9. P. 452–461. <https://doi.org/10.1111/dgd.12948>

46. *Ioannou J.M.* Oogenesis in adult prosimians // *Development*. 1967. V. 17. № 1. P. 139–145.
47. *Jacob M., Bakst M.R.* Developmental anatomy of the female reproductive tract // *Reproductive Biology and Phylogeny of Birds*. In Barrie G.M.J. (Eds.). Boca Raton: CRC Press, 2007. V. 6. P. 149–180.
48. *Johnson J., Canning J., Kaneko T. et al.* Germline stem cells and follicular renewal in the postnatal mammalian ovary // *Nature*. 2004. V. 428. P. 145–150. <https://doi.org/10.1038/nature02316>
49. *Jung K.M., Kim Y.M., Keyte A.L. et al.* Identification and characterization of primordial germ cells in a vocal learning Neoaves species, the zebra finch // *FASEB J*. 2019. V. 33. № 12. P. 13825–13836. <https://doi.org/10.1096/fj.201900760RR>
50. *Kim Y.M., Han J.Y.* The early development of germ cells in chicken // *Int. J. Dev. Biol*. 2018. V. 62. № 1–2–3. P. 145–152. <https://doi.org/10.1387/ijdb.170283jh>
51. *Kinsky F.C.* The consistent presence of paired ovaries in the Kiwi (*Apteryx*) with some discussion of this condition in other birds // *J. Ornithol*. 1971. V. 112. P. 334–357.
52. *Klein S., Dosch R., Altgilbers S. et al.* Identification of chicken LOC420478 as Bucky ball equivalent and potential germ plasm organizer in birds // *Sci. Rep*. 2022. V. 12. № 1. P. 16858. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-21239-8>.
53. *Klein S., Dosch R., Reiche S. et al.* Dynamic maternal synthesis and segregation of the germ plasm organizer, Bucky ball, in chicken oocytes and follicles // *Sci. Rep*. 2024. V. 14. № 1. P. 27753. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-78544-7>
54. *Kopp F., Stahl A.* Évolution de la lignée germinale dans la médullaire ovarienne du poulet // *C. R. Seance. Soc. Biol*. 1975. V. 169. № 5. P. 1240–1244.
55. *Kumar T.C.A.* Oogenesis in Lorises; *Loris tardigradus lydekkerianus* and *Nycticebus coucang* // *Proc. Biol. Sci*. 1968. V. 169. № 1015. P. 167–176. <https://doi.org/10.1098/rspb.1968.0004>
56. *Law A.S., Burt D.W., Armstrong D.G.* Expression of Transforming Growth Factor- β mRNA in Chicken Ovarian Follicular Tissue // *Gen. Comp. Endocr*. 1995. V. 98. № 3. P. 227–233. <https://doi.org/10.1006/gcen.1995.1064>
57. *Lee H.C., Choi H.J., Lee H.G. et al.* DAZL Expression explains origin and central formation of primordial germ cells in chickens // *Stem Cells Dev*. 2016. V. 25. № 1. P. 68–79. <https://doi.org/10.1089/scd.2015.0208>
58. *Li X., Yao X., Mu C. et al.* Serum- and feeder-free culture of juvenile monkey female germline stem cells and testosterone regulation of their self-renewal // *Stem Cell Rev. Rep*. 2022. V. 18. № 1. P. 336–345. <https://doi.org/10.1007/s12015-021-10278-9>
59. *Liu J., Elsasser T.H., Long J.A.* Microscopic morphology and apoptosis of ovarian tissue after cryopreservation using a vitrification method in post-hatching turkey poults, *Meleagris gallopavo* // *J. Poult. Sci*. 2017. V. 54. № 4. P. 303–311. <https://doi.org/10.2141/jpsa.0170033>
60. *Macdonald J., Glover J.D., Taylor L. et al.* Characterisation and Germline Transmission of Cultured Avian Primordial Germ Cells // *PLoS ONE*. 2010. V. 5. № 11. P. e15518. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0015518>
61. *Madekurozwa M.C.* An immunohistochemical study of ovarian follicle histogenesis in the early post-hatch Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) // *Anat. Histol. Embryol*. 2012. V. 41. № 2. P. 79–86. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0264.2011.01105.x>
62. *Mandl A.M., Zuckerman S.* Numbers of normal and atretic oocytes in unilaterally spayed rats // *J. Endocrinol*. 1951a. V. 7. № 2. P. 112–119. <https://doi.org/10.1677/joe.0.0070112>
63. *Mandl A.M., Zuckerman S.* The relation of age to numbers of oocytes // *J. Endocrinol*. 1951b. V. 7. № 2. P. 190–193. <https://doi.org/10.1677/joe.0.0070190>
64. *Méndez-Herrera M.C., Tamez L., Cándido A. et al.* Follicle stimulating hormone increases somatic and germ cell number in the ovary during chick embryo development // *Gen. Comp. Endocrinol*. 1998. V. 111. № 2. P. 207–215. <https://doi.org/10.1006/gcen.1998.7108>
65. *Meng L., Zhang Y., Hua Y. et al.* Identification of oogonial stem cells in chicken ovary // *Cell Prolif*. 2023. V. 56 № 3. P. e13371. <https://doi.org/10.1111/cpr.13371>
66. *Mfoundou J.D.L., Guo Y.J., Liu M.M. et al.* The morphological and histological study of chicken left ovary during growth and development among Hy-line brown layers of different ages // *Poult. Sci*. 2021. V. 100. № 8. P. 101191. <https://doi.org/10.1016/j.psj.2021.101191>
67. *Mira A.* Why is meiosis arrested? // *J. Theor. Biol*. 1998. V. 194. № 2. P. 275–287. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1998.0761>
68. *Mizushima S., Ogawa Y., Kuroiwa A.* Initial formation of and sex differences in primordial germ cells in Japanese quail // *Reprod. Biol*. 2024. V. 24. № 3. P. 100922. <https://doi.org/10.1016/j.repbio.2024.100922>
69. *Mohammadi H., Ansari-Pirsaraei Z.* Follicle diameters, egg weight, and egg production performance in old laying hens injected with growth hormone and testosterone // *J. Agr. Sci. Tech*. 2016. V. 18. P. 949–959.
70. *Morales-Sánchez E., Campuzano-Caballero J.C., Cervantes A. et al.* Which side of the coin are you on re-

- garding possible postnatal oogenesis? // Arch. Med. Res. 2024. V. 55. № 8. P. 103071.
<https://doi.org/10.1016/j.arcmed.2024.103071>
71. *Motono M., Ohashi T., Nishijima K. et al.* Analysis of chicken primordial germ cells // Cytotechnology. 2008. V. 57. № 2. P. 199–205.
<https://doi.org/10.1007/s10616-008-9156-x>
72. *Nakamura S., Kobayashi K., Nishimura T. et al.* Identification of germline stem cells in the ovary of the teleost medaka // Science. 2010. V. 328. № 5985. P. 1561–1563.
<https://doi.org/10.1126/science.1185473>
73. *Nakamura Y.* Poultry genetic resource conservation using primordial germ cells // J. Reprod. Dev. 2016. V. 62. № 5. P. 431–437.
<https://doi.org/10.1262/jrd.2016-052>
74. *Narbaitz R., Belanger L.F.* Action of acetazolamide on the chick embryo during late development // Can. J. Physiol. Pharmacol. 1975. V. 53. № 3. P. 397–402.
<https://doi.org/10.1139/y75-057>
75. *Nguyen H.H., Bui L.Q., Uyen N.N. P. et al.* Isolation of female germline stem cells from porcine ovarian tissue and differentiation into oocyte-like cells // J. Reprod. Dev. 2019. V. 65. № 5. P. 423–432.
<https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2022.12.004>
76. *Pacchiarotti J., Maki C., Ramos T. et al.* Differentiation potential of germ line stem cells derived from the postnatal mouse ovary // Differentiation. 2010. V. 79. № 3. P. 159–170.
<https://doi.org/10.1016/j.diff.2010.01.001>
77. *Paster M.* Avian reproductive endocrinology // Vet. Clin. North. Am. Small Anim. Pract. 1991. V. 6. P. 1343–59.
[https://doi.org/10.1016/s0195-5616\(91\)50143-1](https://doi.org/10.1016/s0195-5616(91)50143-1)
78. *Pearl R., Schoppe W.F.* Studies on the physiology of reproduction in the domestic fowl // J. Exp. Zool. 1921. V. 34. № 1. P. 101–118.
<https://doi.org/10.1002/jez.1400340107>
79. *Petitte J.N., Clark M.E., Liu G. et al.* Production of somatic and germline chimeras in the chicken by transfer of early blastodermal cells // Development. 1990. V. 108. № 1. P. 185–189.
<https://doi.org/10.1242/dev.108.1.185>
80. *Petter-Rousseaux A.* Recherches sur la biologie de la reproduction des primates inférieurs // Mammalia. 1962. V. 26. № 1. P. 1–88.
81. *Petter-Rousseaux A., Bourlière F.* Persistence des phénomènes d'ovogenèse chez l'adulte de *Daubentonia madagascariensis* (Prosimii, Lemuriformes) // Folia Primatol. 1965. V. 3. № 4. P. 241–244.
82. *Ramaswami L.S., Anand Kumar T.C.* Some aspects of reproduction of the female slender loris, *Loris tardigradus lydekkerianus* Cabr // Acta. Zool. 1965. V. 46. P. 257–263.
83. *Rao N.C.R.* On the structure of the ovary and the ovarian ovum of *Loris lydekkerianus*, Cabr // J. Cell Sci. 1927. V. 2. № 281. P. 57–74.
<https://doi.org/10.1242/jcs.s2-71.281.57>
84. *Raz E.* The function and regulation of vasa-like genes in germ-cell development // Genome Biol. 2000. V. 1. № 3. P. reviews 1017.
<https://doi.org/10.1186/gb-2000-1-3-reviews1017>
85. *Rengaraj D., Han J.Y.* Female germ cell development in chickens and humans: the chicken oocyte enriched genes convergent and divergent with the human oocyte // Int. J. Mol. Sci. 2022. V. 23. № 19. P. 11412.
<https://doi.org/10.3390/ijms231911412>
86. *Silvestris E., Cafforio P., Felici C. et al.* Ddx4+ oogonial stem cells in postmenopausal women's ovaries: a controversial, undefined role // Cells. 2019. V. 8. № 7. P. 650.
<https://doi.org/10.3390/cells8070650>
87. *Skalko R.G., Kerrigan J.M., Ruby J.R. et al.* Inter-cellular bridges between oocytes in the chicken ovary. // Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 1972. V. 128. № 1. P. 31–41.
<https://doi.org/10.1007/BF00306886>
88. *Smith C.A., Roeszler K.N., Bowles J. et al.* Onset of meiosis in the chicken embryo; evidence of a role for retinoic acid // BMC Dev. Biol. 2008. V. 8. P. 85.
<https://doi.org/10.1186/1471-213X-8-85>
89. *Solter D., Knowles B.B.* Monoclonal antibody defining a stage-specific mouse embryonic antigen (SSEA-1). Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1978. V. 75. № 11. P. 5565–5569.
<https://doi.org/10.1073/pnas.75.11.5565>
90. *Swift C.H.* Origin of the definitive sex-cells in the female chick and the relation to the primordial germ cells // Am. J. Anat. 1915. V. 18. P. 441–470.
91. *Tagami T., Kagami H.* Developmental origin of avian primordial germ cells and its unique differentiation in the gonads of mixed-sex chimeras // Mol. Reprod. Dev. 1998. V. 50. № 3. P. 370–376.
[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2795\(199807\)50:3<370::AID-MRD14>3.0.CO;2-8](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2795(199807)50:3<370::AID-MRD14>3.0.CO;2-8)
92. *Tagami T., Miyahara D., Nakamura Y.* Avian primordial germ cells // Adv. Exp. Med. Biol. 2017. V. 1001. № 1. P. 1–18.
https://doi.org/10.1007/978-981-10-3975-1_
93. *Tsai T.S., Johnson J., White Y. et al.* The molecular characterization of porcine egg precursor cells // Oncotarget. 2017. V. 8. № 38. P. 63484–63505.
<https://doi.org/10.18632/oncotarget.18833>
94. *Tsunekawa N., Naito M., Sakai Y. et al.* Isolation of chicken vasa homolog gene and tracing the origin of primordial germ cells // Development. 2000. V. 127. № 12. P. 2741–2750.
<https://doi.org/10.1242/dev.127.12.2741>
95. *Ukeshima A., Fujimoto T.* A fine morphological study of germ cells in asymmetrically developing right

- and left ovaries of the chick // *Anat. Rec.* 1991. V. 230. № 3. P. 378–386.
<https://doi.org/10.1002/ar.1092300311>
96. *Waldeyer-Hartz H.W.G.* Eierstock und Ei: ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane. Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1870. 174 p.
97. *Wagner M., Yoshihara M., Douagi I. et al.* Single-cell analysis of human ovarian cortex identifies distinct cell populations but no oogonial stem cells // *Nat. Commun.* 2020. V. 11. № 1. P. 1147.
<https://doi.org/10.1038/s41467-020-14936-3>
98. *White Y., Woods D., Takai Y. et al.* Oocyte formation by mitotically active germ cells purified from ovaries of reproductive-age women // *Nat. Med.* 2012. V. 18. P. 413–421.
<https://doi.org/10.1038/nm.2669>
99. *Woods D.C., Tilly J.L.* An evolutionary perspective on adult female germline stem cell function from flies to humans // *Semin. Reprod. Med.* 2013. V. 31. № 1. P. 24–32.
<https://doi.org/10.1055/s-0032-1331794>
100. *Wu M., Lu Z., Zhu Q. et al.* DDX04+ stem cells in the ovaries of postmenopausal women: existence and differentiation potential // *Stem Cells.* 2022. V. 40. № 1. P. 88–101.
<https://doi.org/10.1093/stmcls/sxab002u>
101. *Xu H., Zhu X., Li W. et al.* Isolation and in vitro culture of ovarian stem cells in chinese soft-shell turtle (*Pelodiscus sinensis*) // *J. Cell Biochem.* 2018. V. 119. № 9. P. 7667–7677.
<https://doi.org/10.1002/jcb.27114>
102. *Yang S.Y., Lee H.J., Lee H.C. et al.* The dynamic development of germ cells during chicken embryogenesis // *Poultry Sci.* 2018. V. 97. № 2. P. 650–657.
<https://doi.org/10.3382/ps/pex316>
103. *Yoshihara M., Wagner M., Damdimopoulos A., et al.* The continued absence of functional germline stem cells in adult ovaries // *Stem Cells.* 2023. V. 41. № 2. P. 105–110.
<https://doi.org/10.1093/stmcls/sxac070>
104. *Zhang H., Zheng W., Shen Y. et al.* Experimental evidence showing that no mitotically active female germline progenitors exist in postnatal mouse ovaries // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2012. V. 109. № 31. P. 12580–12585.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1206600109>
105. *Zhang Y., Wu W., Ma Y. et al.* TGFB1 stimulates the proliferation of quiescent oogonial stem cells in chicken // *Reproduction.* 2024. V. 168. № 1. P. 230405.
<https://doi.org/10.1530/REP-23-0405>
106. *Zhou L., Wang L., Kang J.X. et al.* Production of fat-1 transgenic rats using a post-natal female germline stem cell line // *Mol. Hum. Reprod.* 2014. V. 20. № 3. P. 271–281.
<https://doi.org/10.1093/molehr/gat081>
107. *Zhou S., Zhao D., Liu S. et al.* TGF- β 1 sustains germ cell cyst reservoir via restraining follicle formation in the chicken // *Cell. Biol. Intern.* 2020. V. 44. № 3. P. 861–72.
108. *Zou K., Yuan Z., Yang Z. et al.* Production of offspring from a germline stem cell line derived from neonatal ovaries // *Nat. Cell Biol.* 2009. V. 11. № 5. P. 631–636.
<https://doi.org/10.1038/ncb1869>

Oogonial Stem Cells in the Ovaries of Adult Birds

J. A. Shalutina, O. D. Takki, M. M. Kulak, E. R. Gaginskaya, S. A. Galkina*

Department of Embryology, St. Petersburg State University, Universitetskaya nab. 7/9, St. Petersburg, 199034 Russia

**e-mail: svetlana.galkina@spbu.ru*

In vertebrates, oogonial stem cells (OSCs) contribute to oogenesis in some fish, amphibians, and reptiles, enabling the production of new oocytes during each reproductive cycle. Classical literature from the 19th and 20th centuries established the prevailing notion that, in mammals and birds, the ovarian reserve is formed exclusively during embryogenesis, with OSCs absent in postnatal and adult ovaries. However, in 2004, OSCs were first identified in the ovaries of adult female mice, challenging the long-standing dogma that postnatal neo-oogenesis is impossible in mammals. Despite an increasing number of studies, this issue remains controversial. Advances in molecular and cellular techniques have significantly expanded our understanding of oogenesis across various animal groups. Notably, a recent study of adult chicken ovaries identified the presence of OSCs, further questioning traditional assumptions about ovarian biology in birds. In this review, we examine the evidence for postnatal oogenesis in this group of vertebrates.

Keywords: oogenesis, ovary, domestic chicken, primordial germ cells, germline stem cells, neo-oogenesis