

АКВАКУЛЬТУРА

УДК 639.371:597.552.51

О.В. Зеленников¹, М.С. Мякишев², А.А. Ворожцова^{2*}¹ Санкт-Петербургский государственный университет,
199034, г. Санкт-Петербург, Университетская набережная, 7/9;² Сахалинский филиал Главрыбвода,
693006, г. Южно-Сахалинск, ул. Емельянова, 43бВЛИЯНИЕ ЭСТРАДИОЛА НА РАЗВИТИЕ ГОНАД
У КАРЛИКОВЫХ САМЦОВ СИМЫ *ONCORHYNCHUS MASOU*

Исследовали влияние эстрадиола, который задавали с гранулированным кормом в концентрации 100 мг/кг, на развитие гонад у карликовых самцов симы. Рыб в возрасте 0+ с исходной массой от 3,48 до 10,70 г обрабатывали гормоном 30 сут, после чего выращивали в течение 8 мес. Из 184 рыб контрольной группы, гонады которых за весь период проведения эксперимента были исследованы гистологически, выявили 90 самок, 59 будущих проходных и 35 карликовых самцов. Среди рыб подопытной группы, взятых случайным образом, в течение 3,5 мес. после окончания гормонального воздействия обнаружили 50 самок и 48 будущих проходных самцов; фонд половых клеток в гонадах последних составляли только гонии. Карликовых самцов, которые выделялись не только размерами семенников, но и наличием половых клеток разных состояний, выявили через 6 и 8 мес. после окончания гормонального воздействия. Доля этих рыб от общего числа самцов в подопытной и контрольной группах была сходной — соответственно 40,7 и 37,0 %.

Ключевые слова: Сахалинская область, сима, эстрадиол, карликовые самцы, гонады.

DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-206-218.

Zelennikov O.V., Myakishev M.S., Vorojtsova A.A. Effect of estradiol on gonads development for resident form males of cherry salmon *Oncorhynchus masou* // Izv. TINRO. — 2021. — Vol. 201, Iss. 1. — P. 206–218.

Effect of estradiol on development of gonads in resident form males of cherry salmon is investigated. The fish aged 0+ with initial weight of 3.48–10.70 g were treated with the hormone for 30 days, then reared for 8 months. Estradiol was given with pelleted food in concentration of 100 mg/kg. The gonads were examined histologically during entire period of the experiment. The control group included 184 specimens (90 females, 59 anadromous males and 35 males of resident form). The experimental group of 50 females and 48 males was taken randomly in 3.5 months after the end of hormonal exposure. The fund of germ cells in gonads of the experimental group consisted only of gonias. Males of resident form were identified in 6 and 8 months after the end of hormonal exposure, they were distinguished by both size of

* Зеленников Олег Владимирович, кандидат биологических наук, доцент, e-mail: oleg_zelennikov@rambler.ru; Мякишев Максим Сергеевич, начальник отдела, e-mail: lab_ybr@mail.ru; Ворожцова Александра Александровна, заведующая лабораторией, e-mail: a.vorojtsova@yandex.ru.

Zelennikov Oleg V., Ph.D., assistant professor, St. Petersburg State University, 7/9, University Embankment, Sankt-Petersburg, 199034, Russia, e-mail: oleg_zelennikov@rambler.ru; Myakishev Maxim S., head of department, Sakhalin branch of Glavrybvod, 43b, Emelyanov Str., Yuzhno-Sakhalinsk, 693006, Russia, e-mail: lab_ybr@mail.ru; Vorojtsova Alexandra A., head of laboratory, Sakhalin branch of Glavrybvod, 43b, Emelyanov Str., Yuzhno-Sakhalinsk, 693006, Russia, e-mail: a.vorojtsova@yandex.ru.

the testes and presence of germ cells at different stages. Portion of the males of resident form was similar in the control and experimental groups — 37.0 % and 40.7 % of total number of males, respectively.

Key words: Sakhalin region, cherry salmon, estradiol, male of resident form, gonad.

Введение

Хорошо известно, что у симы *Oncorhynchus masou* среди всех видов тихоокеанских лососей формируется самое большое число карликовых самцов. Но если в природных популяциях число скороспелых рыб в каждом поколении определить невозможно из-за разной доступности для отлова мигрирующих и резидентных особей [Крупяно, Скирин, 2001], то при выращивании в заводских условиях до двухлетнего возраста в поколении молоди удалось выявить 21,9 % карликовых самцов от общего числа рыб, или 37,9 % от числа самцов [Погодин и др., 2019]. Очевидно, что значительное число рыб, достигающих полового созревания при массе до 100 г, снижают эффективность рыбоводного усилия и делают симу еще менее привлекательной для промышленного рыбоводства. В связи с этим возникает вопрос, имеющий значение, по крайней мере, в исследовательском плане: можно ли, оказывая на молодь симы гормональное воздействие, повлиять на число карликовых самцов в генерации одновозрастных рыб?

После того как была показана сама возможность изменить направление половой дифференцировки у рыб с помощью половых стероидных гормонов [Yamamoto, 1953], было выполнено большое число научных исследований по их влиянию [Piferrer, 2001; Devlin, Nagahama 2002; и др.]. Исследовательский интерес определяется ярко выраженной практической значимостью полученных данных. С одной стороны, их широко используют для разработки биотехники получения однополых генераций рыб разных видов, широко востребованных в современной аквакультуре [Tzchori et al., 2004; Naugen et al., 2011; и др.]. С другой стороны, полученные сведения позволяют анализировать проблему массового нарушения половой дифференцировки рыб в условиях антропогенного воздействия, после того как выяснилось, что многие загрязняющие вещества и соединения обладают эстрогенной активностью [Raloff, 2000]. Для нас же важно, что накопленные данные, полученные в том числе и на молоди симы [Nakamura, 1981; Amano et al., 2004], позволяют сориентироваться со сроками, продолжительностью и интенсивностью гормонального воздействия.

С учетом всех высказанных соображений цель нашей работы — установить, как воздействие экзогенным эстрадиолом может повлиять на развитие гонад у карликовых самцов симы.

Материалы и методы

Работа была проведена на молоди симы, которую в течение рыбоводного цикла 2016–2017 гг. вырастили на Охотском лососевом рыбоводном заводе. Ее масса к моменту завершения выращивания 12 июля 2017 г. в среднем составила 5,49 г при варьировании от 2,17 до 8,36 г. Данные об условиях содержания рыб и динамике их роста были представлены ранее [Мякишев и др., 2019]. По завершении обычного рыбоводного цикла выращивание молоди этой группы было продолжено на Охотском ЛРЗ в режиме опытной работы.

Для проведения эксперимента из общей группы молоди случайным образом была отделена партия в 300 особей, которых разместили в соседнем бассейне. В период с 1 по 30 августа подопытным рыбам с кормом задавали эстрадиол в концентрации 100 мг/кг корма при рационе в 2 % от массы тела. В качестве гормонального препарата использовали β-Эстрадиол, BioReagent, powder, suitable for cell culture (5 г), производства компании Sigma (Германия). Препарат растворяли в этиловом спирте; полученный раствор смешивали с гранулированным кормом (фракция 2) производства компании «Aller Aqua» (Дания), после чего корм высушивали. После того, как гормональное воздействие было закончено, подопытных и контрольных рыб еще в течение 2,5 мес. содержали

раздельно. Затем у подопытных рыб отрезали жировые плавники и соединили с рыбами контрольной группы. Объединенную группу перевезли на Березняковский ЛРЗ, где их разместили в проточном бассейне и выращивали при температуре 5,3–12,0 °С. Экспериментальная работа продолжалась по 3 мая 2018 г. Отметим, что Березняковский ЛРЗ в современном виде построен в 1998 г. и также является тепловодным заводом, специализированным на воспроизводстве молоди кеты.

Для гистоморфологического исследования гонады рыб фиксировали в жидкости Буэна и обрабатывали с применением общепринятой методики [Микодина и др., 2009]. Препараты окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну. Для сравнения данных, полученных в группах контрольных и подопытных рыб, применяли критерий Манна-Уитни ($p < 0,05$).

Результаты и их обсуждение

Контроль. В момент начала гормонального воздействия масса рыб варьировала от 3,48 до 10,70 г. У самок симы в яичниках массой от 5 до 15 мг уже была сформирована генерация сходных по размеру и внешнему облику ооцитов периода превителлогенеза диаметром 100–120 мкм так, как это и характерно для молоди тихоокеанских лососей [Коломыцев и др., 2018; Зеленников, Юрчак, 2019; Зеленников и др., 2020]. При этом у отдельных особей можно было увидеть и ооциты меньшего размера (рис. 1, а), что предположительно характерно для самок тихоокеанских лососей, имеющих более продолжительный период полового созревания [Зеленников, 2019]. В дальнейшем рост самок симы был сравнительно медленным, и средние значения их массы и длины в осенне-зимний период зависели от случайного попадания в исследуемую группу сравнительно крупных особей. Лишь в весенние месяцы увеличение массы тела подопытных самок проходило более интенсивно, и 3 мая масса рыб в среднем составила 16,9 г при максимальном значении 25,9 г (см. таблицу).

В течение всего периода исследования с 1 августа по 3 мая старшую генерацию половых клеток у самок составляли ооциты периода превителлогенеза, диаметр которых увеличился до 200–220 мкм. О росте ооцитов наглядно можно судить по микрофотографиям, на которых изображение представлено при одном увеличении. Следует, впрочем, отметить, что масса самки, гонада которой представлена на левом снимке (рис. 1, а), была меньше среднего значения для рыб своего возраста — 3,91 г, а самка, яичник которой можно видеть на правом снимке (рис. 1, б), была самой крупной из исследованных в работе — 25,9 г.

Состояние гонад у самцов принципиально различалось как анатомически, так и по микроструктурной организации. У большего числа рыб семенники имели вид тонких нитей, масса которых варьировала от 3 до 19 мг. Как правило, наиболее крупные гонады были у наиболее крупных особей. Гонады у таких рыб представляли малодифференцированные половые железы, фонд половых клеток в которых состоял только из немногочисленных гоний. Можно сделать вывод, что такие гонады были характерны для будущих проходных самцов. Длина и масса этих рыб в каждом возрасте были практически такими же, как и у самок (см. таблицу).

Гонады у самцов второй группы развивались по карликовому типу, и в большинстве случаев идентификация таких рыб не представляла трудности. Их гонады занимали значительную или большую часть полости тела (рис. 1, в), находились в III стадии зрелости, имели массу более 20 мг, а при гистологической обработке можно было выявить многочисленные половые клетки на разных этапах мейотического цикла (рис. 1, г). Вместе с тем у отдельных рыб даже в ходе гистологической обработки оказалось затруднительно определить направление жизненной стратегии. Например, у одного из исследованных самцов при массе тела 6,97 г масса семенников составила всего 20 мг, т.е. была незначительно больше, чем гонады у рыб, которых мы отнесли к группе будущих проходных самцов. Однако при гистологической обработке мы выявили у этой особи сперматоциты, т.е. волну активного сперматогенеза, указывающую на путь развития в

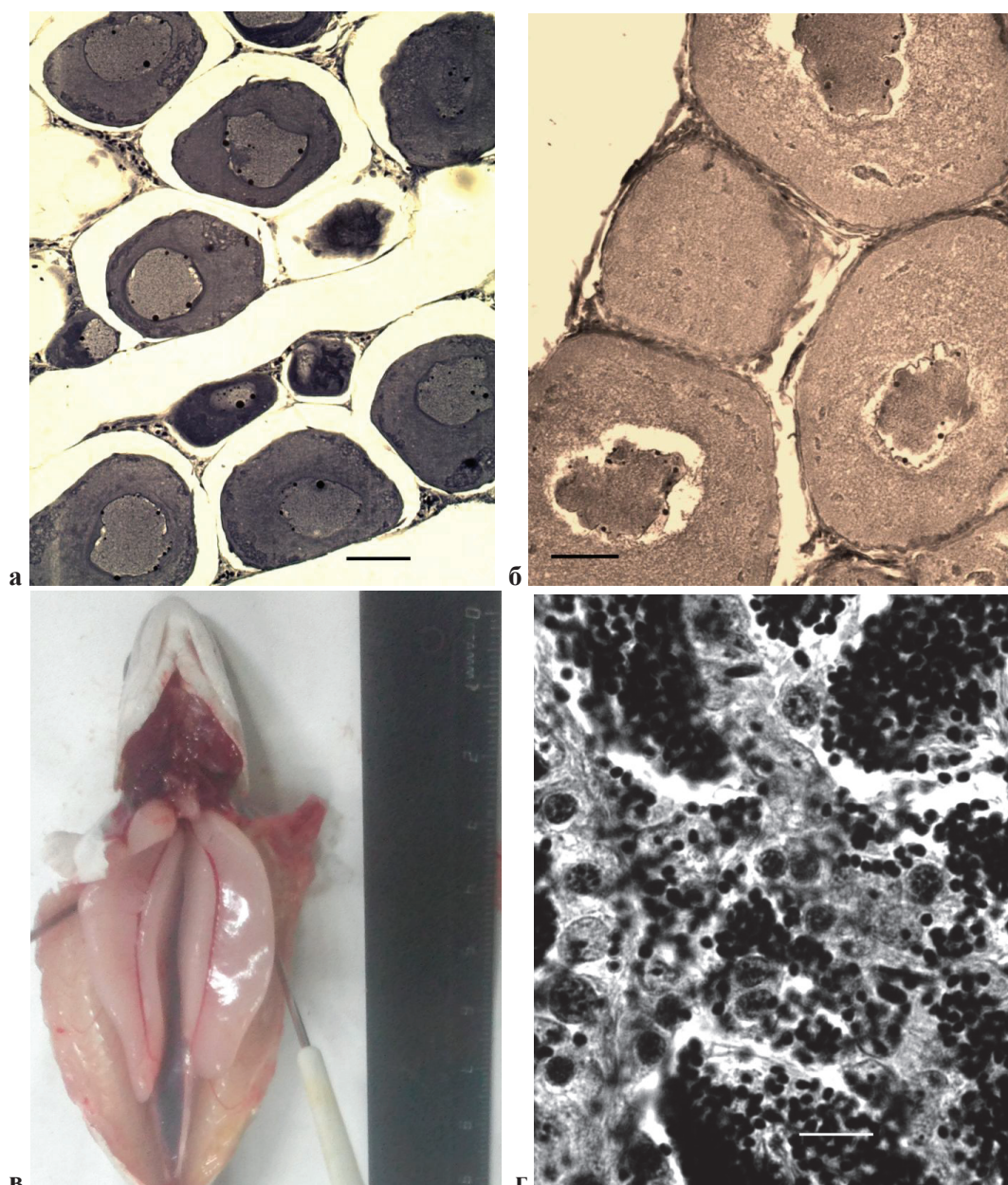


Рис. 1. Состояние яичников у молоди сима 13.08.17 г. (а) и 3.05.18 г. (б) и семенников у карликовых самцов сима на анатомическом (в) и гистологическом (г) уровнях

Fig. 1. State of ovaries in juvenile cherry salmon on August 13, 2017 (а) and May 3, 2018 (б); state of testes in males of resident form at anatomical (в) and histological (г) levels. Both goni and mature sperm could be seen, the sex cells of older generation consist of previtellogenic oocytes

направлении карликового самца (рис. 2, а). У другого самца при массе тела 8,73 г масса семенников оказалась больше — 32 мг. Однако, несмотря на это, фонд половых клеток был представлен только гониями (рис. 2, б). Вместе с тем этого самца мы также отнесли к группе карликовых, руководствуясь анализом микроанатомической структуры ткани семенников, и в частности развитием семенных канальцев и незначительным числом гониев на сравнительно большой площади половой железы. С учетом выявленных особенностей мы полагаем, что у такого экземпляра в гонадах уже могли быть мейотические преобразования, по крайней мере в виде хорошо известной для лососевых

Характеристика молоди симы после воздействия экзогенного эстрадиола
Characteristics of juvenile cherry salmon after exposure to exogenous estradiol

Дата	Самки				Самцы проходные				Самцы карпиковые			
	Число рыб	Масса рыб, г	Длина рыб, мм	Масса гонад, мг	Число рыб	Масса рыб, г	Длина рыб, мм	Масса гонад, мг	Число рыб	Масса рыб, г	Длина рыб, мм	Масса гонад, мг
Контроль												
01.08.17	11	6,21 ± 0,64 3,48–10,20	78,7 ± 2,6 63–93	10,2 ± 0,7 5–15	6	6,18 ± 0,78 3,84–9,49	79,7 ± 2,7 73–92	5,8 ± 1,9 2–14	3	9,09 ± 1,13 6,92–10,70	88,0 ± 2,3 84–92	477,7 ± 242,6 22–850
13.08.17	12	5,48 ± 0,41 3,51–7,68	75,6 ± 1,6 66–83	9,6 ± 1,5 8–12	5	7,20 ± 1,47 4,32–12,60	82,2 ± 5,1 72–100	4,3 ± 1,3 3–7	3	8,60 ± 2,19 5,68–12,90	85,7 ± 5,9 77–97	120,3 ± 70,6 24–258
30.09.17	5	9,25 ± 2,11 3,58–14,10	89,8 ± 6,8 70–104	15,2 ± 2,4 10–23	5	8,99 ± 0,69 6,53–10,40	93,4 ± 2,2 85–97	3,6 ± 0,4 3–5	5	12,1 ± 1,5 7,0–15,4	97,8 ± 3,4 85–103	333,2 ± 125,8 20–638
01.11.17	8	11,9 ± 1,1 8,67–19,00	99,9 ± 2,4 92–115	18,1 ± 1,2 14–23	8	11,3 ± 1,4 5,32–18,10	108,5 ± 12,8 79–194	5,4 ± 1,0 2–9	4	12,7 ± 2,0 8,73–17,40	101,2 ± 4,5 91–112	106,0 ± 34,6 32–194
17.12.17	22	9,54 ± 0,40 6,04–14,40	93,0 ± 1,5 80–106	19,1 ± 1,1 9–32	18	10,0 ± 0,6 6,06–15,60	93,7 ± 1,5 81–105	5,7 ± 1,2 3–19	10	12,6 ± 0,8 8,58–18,00	100,4 ± 1,9 90–105	63,6 ± 12,4 27–134
22.02.18	16	14,2 ± 0,7 10,0–19,7	110,6 ± 1,7 97–126	33,4 ± 2,1 22–49	10	11,8 ± 1,1 6,38–15,50	105,3 ± 3,1 88–108	6,7 ± 1,6 4–10	4	17,4 ± 3,7 10,8–25,4	117,2 ± 7,5 103–133	182,0 ± 76,5 49–379
03.05.18	16	16,9 ± 1,1 6,42–25,90	119,5 ± 2,9 86–133	38,1 ± 3,0 12–62	7	16,5 ± 2,0 8,94–22,50	117,4 ± 4,6 100–132	5,7 ± 1,2 4–7	6	20,8 ± 4,4 9,41–34,50	124,7 ± 7,9 100–147	1261,7 ± 469,9 32–3104
Опыт												
13.09.17	9	7,56 ± 1,18 1,15–14,40	82,6 ± 4,7 49–96	14,4 ± 2,1 8–23	7	7,74 ± 0,82 5,43–11,10	85,1 ± 2,9 76–96	7,3 ± 1,7 3–12	–	–	–	–
13.10.17	8	9,60 ± 1,15 5,47–16,50	90,6 ± 3,3 75–108	20,9 ± 2,3 12–26	10	9,58 ± 0,87 5,46–13,80	90,9 ± 2,9 75–103	3,9 ± 0,8 2–9	–	–	–	–
15.11.17	8	9,73 ± 0,40 8,25–11,40	91,7 ± 1,5 86–98	20,7 ± 1,2 16–25	7	8,19 ± 1,20 4,48–14,00	86,4 ± 4,3 71–103	5,9 ± 1,8 3–13	–	–	–	–
17.12.17	25	10,7 ± 0,7 4,22–19,40	93,0 ± 2,1 67–115	23,4 ± 1,7 8–45	24	10,4 ± 0,7 4,51–16,00	93,7 ± 2,1 72–109	5,4 ± 0,9 3–16	–	–	–	–
22.02.18	16	11,8 ± 0,8 5,93–18,30	104,4 ± 2,4 85–120	35,0 ± 2,9 15–55	8	14,6 ± 1,8 10,0–24,5	110,4 ± 4,3 98–125	3,7 ± 0,7 3–5	4	14,9 ± 1,4 11,2–17,6	112,5 ± 3,1 104–118	54,2 ± 11,1 34–86
03.05.18	13	16,5 ± 1,1 9,31–25,20	120,0 ± 2,7 100–137	50,5 ± 3,3 35–80	8	13,4 ± 1,6 7,34–19,90	109,7 ± 4,6 90–129	3,2 ± 1,0 2–7	7	24,6 ± 4,5 11,9–47,2	127,9 ± 6,7 107–160	2022,1 ± 811,9 26–5655

рыб [Кузнецов, Мосягина, 2009] попытки сперматогенеза. У рыб, отнесенных нами к группе проходных самцов, более многочисленные гонии располагались компактнее, а в гонадах отсутствовали участки, лишенные половых клеток (рис. 2, в). Для сравнения, еще у одного самца в гонадах, масса которых также составила 32 мг, уже можно было увидеть волну активного сперматогенеза (рис. 2, г).

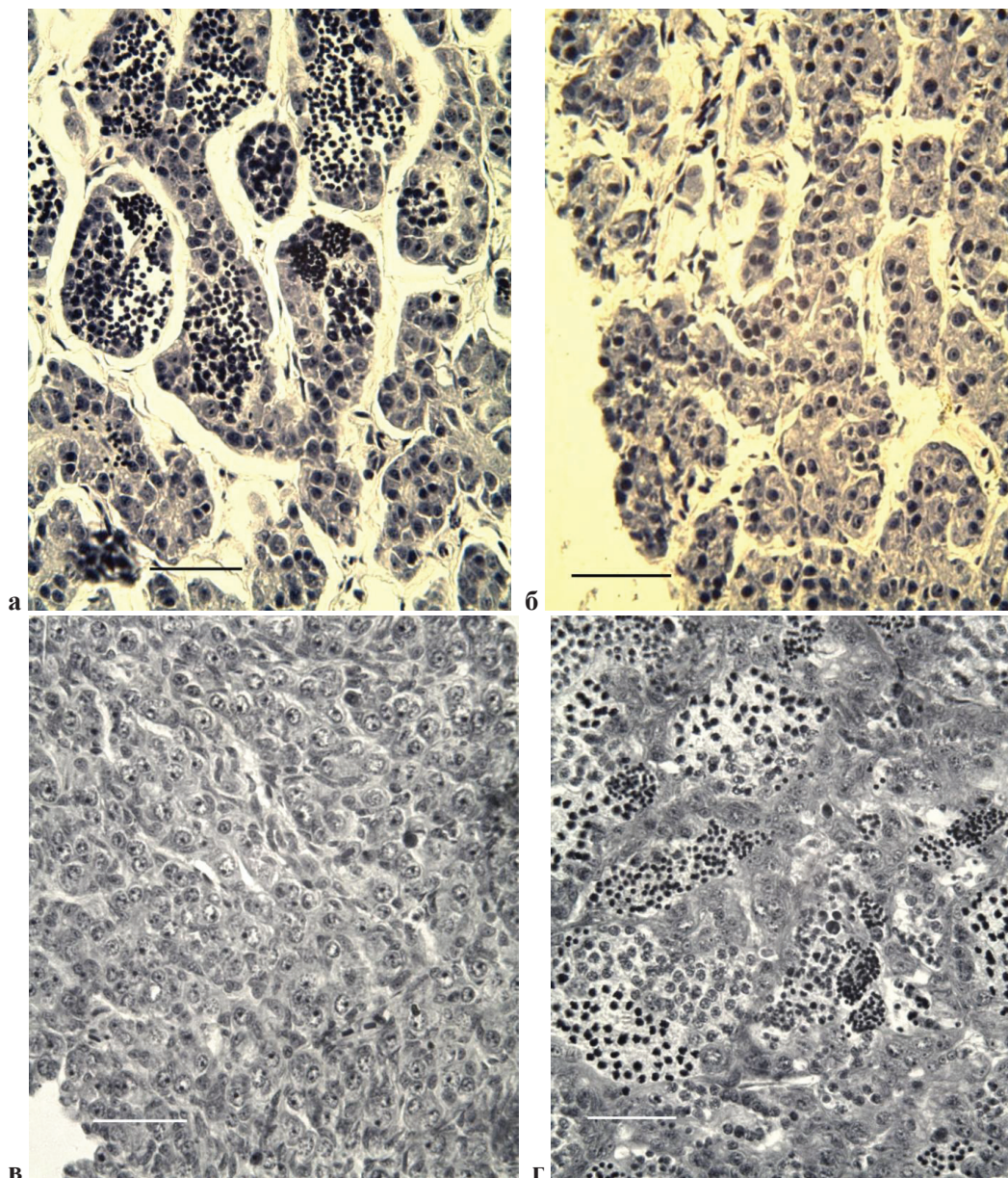


Рис. 2. Состояние фонда половых клеток у самцов сима при массе семенников 20 мг (а), 32 (б), 11 (в) и 32 мг (г)

Fig. 2. State of the sex cell fund in the male of cherry salmon with testes of 20 (а), 32 (б), 11 (в), and 32 mg (г) weight

Обобщая полученные данные, мы можем заключить, что среди 184 рыб контрольной группы, гонады которых были исследованы гистологически, мы выявили 90 самок, 59 будущих проходных и 35 карликовых самцов. Отметим также, что длина и масса карликовых самцов были больше, чем длина и масса самок и будущих проходных самцов (см. таблицу). Несмотря на то что в связи с малым объемом выборки эти различия

практически во всех случаях были недостоверными, все-таки тот факт, что размеры резидентных самцов были больше размеров рыб двух других групп абсолютно в каждом возрасте, косвенно указывает на выбор резидентной стратегии преимущественно доминантными особями.

Опыт. Во всех выборках рыб, взятых случайным образом в подопытной группе, оказалось 79 самок и 75 самцов. Масса самок увеличилась в среднем с 7,56 до 16,50 г при максимальном значении 25,2 г (см. таблицу), т.е. за период исследования изменилась в таком же диапазоне, как и масса рыб в контроле. У всех особей старшую генерацию составляли ооциты периода превителлогенеза (рис. 3, а).

Масса самцов была сопоставима с массой самок в каждом возрасте. У всех 48 самцов, зафиксированных 13 сентября, 13 октября, 15 ноября и 17 декабря, семенники представляли собой малодифференцированные половые железы, масса которых варьировала от 2 до 16 мг, а фонд половых клеток был представлен только гониями. Микроанатомическое состояние гонад у некоторых рыб позволяло предположить, что в их гонадах уже осуществлялся мейоз половых клеток. В частности, в таких семенниках были малочисленные и редко расположенные гонии (или группы гониев), а значительную часть гонад на срезах занимали оптически пустые участки (рис. 3, б).

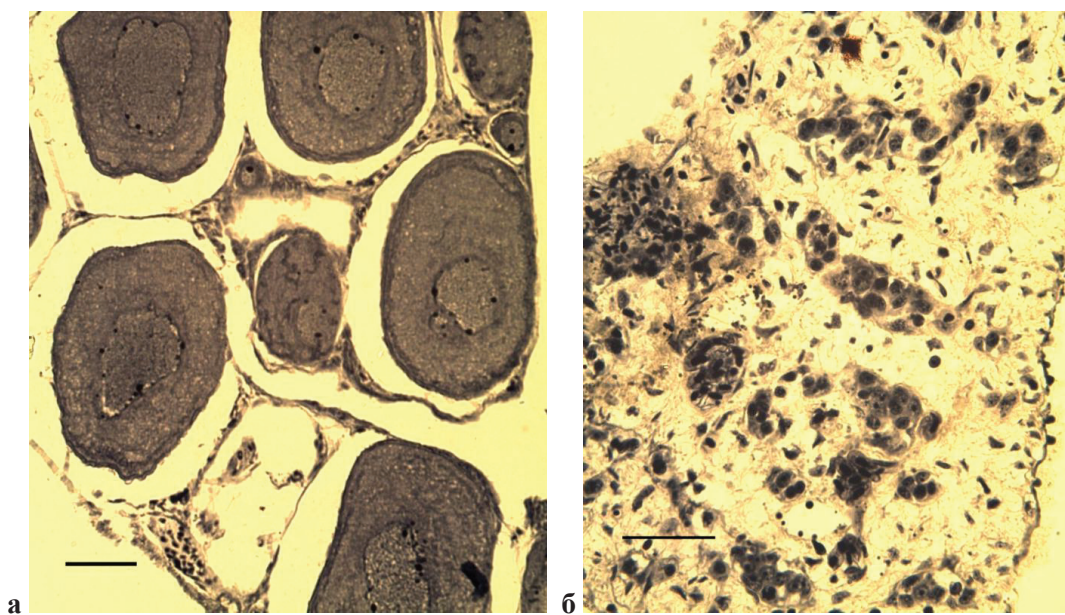


Рис. 3. Состояние гонад у молоди симы подопытного варианта: старшая генерация половых клеток в яичниках, представленная ооцитами периода превителлогенеза (а), и семенники отдельных особей с редко расположенными гониями и обширными участками гонад между ними (б)

Fig. 3. State of gonads in juvenile cherry salmon from the experimental group: the oldest generation of sex cells in ovaries represented by previtellogenic oocytes (а) and testes of some males with sparsely located gonias and vast areas of gonads between them (б)

Иную картину выявили в группе рыб, зафиксированных 22 февраля. У 8 самцов масса гонад по-прежнему составляла 3–5 мг, а фонд половых клеток был представлен гониями. Вместе с тем у 4 особей гонады были значительно крупнее — от 34 до 86 мг, и в них осуществлялись мейотические преобразования, характерные для карликовых самцов. У рыб, зафиксированных 3 мая, процессы формирования группы резидентных особей были еще более выраженными. Если 8 рыб, исследованных в этом возрасте, мы отнесли к группе будущих проходных самцов, то 7 особей развивались по резидентному типу. В их гонадах, масса которых варьировала в наиболее широком диапазоне — от 26 до 5655 мг (см. таблицу), наблюдали волну активного сперматогенеза. Как и в контроле, в подопытной группе карликовые самцы в среднем также во всех

фиксациях были крупнее и самок, и будущих проходных самцов во всех возрастных группах. И хотя эти различия были достоверными только у рыб, зафиксированных 3 мая, явно проявляется тенденция более быстрого темпа роста резидентных самцов.

По совокупности полученных данных мы установили, что число карликовых самцов среди контрольных рыб составило 19,0 % от общего числа мальков и 37,2 % от общего числа самцов. Следует отметить, что масса гонад у резидентных особей варьировала в очень широком диапазоне, и нельзя исключать, что в определении жизненной стратегии рыб, имеющих относительно некрупные семенники, мы, даже имея гистологические препараты, могли ошибиться, отнеся их в группу карликовых самцов. Однако ошибиться мы могли только в 3 случаях из 35, поскольку у остальных рыб, помимо гониев, присутствовали половые клетки разного состояния вплоть до зрелых спермиев. В отличие от контроля, ни у одного из самцов подопытной группы, исследованных до 17 декабря включительно, не удалось выявить мейотических преобразований в гонадах. При анализе микроанатомической структуры гонад отдельных особей мы можем полагать, что такие преобразования ранее осуществлялись, особенно если учесть, что по состоянию гонад будущие резидентные особи выделяются при массе от 4 г [Utoh, 1977]. В момент начала гормонального воздействия масса абсолютного большинства подопытных рыб была больше. При этом и сама масса рыб соответствовала массе сима на юге Сахалинской области [Никифоров, Игнатьев, 2008], и динамика их роста, замедленная в летне-осенний период, также соответствовала темпу роста молоди сима в естественных условиях [Takami et al., 1998].

Необходимо отметить, что даже среди тихоокеанских лососей, которые являются одними из самых изучаемых рыб в мире, сима выделяется исследовательским интересом к ней, непропорциональным ее относительной малочисленности. Этот интерес в значительной мере объясняется самой высокой степенью внутривидовой дифференциации сима [Kato, 1991; Иванков и др., 2003] в пределах ее самого узкого ареала по сравнению с близкородственными видами. Много работ посвящено и карликовым самцам, у которых исследовали роль преоптического ядра в ускоренном созревании [Aida, Amano, 1995], динамику гонадотропных и половых стероидных гормонов [Amano et al., 2001], влияние на ускоренное развитие воздействия тестостерона и фотопериода [Amano et al., 2004] и др. Вместе с тем использование гормонов эстрогенов для подавления активной волны сперматогенеза у карликовых самцов обнаружить не удалось, хотя есть работы с анализом синтеза эстрадиола стероидсекреторными клетками [Kagava et al., 1982] и феминизации самцов при использовании эстрадиола [Nakamura, 1981].

Можно предположить, что с учетом имеющихся в литературе данных нам удалось применить желательный режим гормонального воздействия, чтобы не допустить перепределение пола у самцов. В частности учитывали, что для передифференцировки семенников в яичники в большей степени имеет значение не концентрация гормонального препарата, а продолжительность гормонального воздействия [Гомельский, 1980; Piferrer, 2001]. Состояние яичников контрольных и подопытных рыб было сходным, а гонии, мейоциты и ооциты самого начала периода превителлогенеза, присутствовавшие в гонадах тех и других, являются обычными для самок тихоокеанских лососей с длительным периодом речного развития. Ранее было показано, что размножение гониев у самок, по крайней мере до окончания пресноводного периода жизни, не прекращается и не ослабевает [Зеленников, 2019].

Вместе с тем гормональное воздействие явно оказало влияние на развитие семенников. И если у будущих проходных самцов семенники представляли собой мало-дифференцированные половые железы и влияние на них гормонального препарата оказалось не очевидным, то отсутствие карликовых самцов среди подопытных рыб мы, безусловно, связываем с гормональным воздействием.

Почему же последствия воздействия эстрадиолом оказались кратковременными? Для ответа на этот вопрос вспомним, что самцы-резиденты становятся карликовыми только после того, как самки и проходные самцы выходят в морскую среду и темп их

роста относительно ускоряется. При совместном же выращивании в пресной воде резидентные самцы в среднем всегда крупнее будущих проходных особей обоих полов [Погодин и др., 2019]. И в нашем случае карликовые самцы в каждом возрасте были крупнее будущих проходных рыб. Следует также учесть, что резидентную стратегию развития у лососевых рыб выбирают доминантные или наиболее социально успешные особи, которые при совместном выращивании занимают наиболее комфортные условия, вытесняя на периферию менее успешных самцов, и, в конечном итоге, фактически вынуждая их совершить миграцию в море [Павлов и др., 2012]. Можно предположить, что резидентные особи не теряли своего доминирующего положения и после того, как воздействие гормонального препарата закончилось, и у них вновь начался активный сперматогенез.

То, что гормональное воздействие лишь кратковременно предотвращает мейотические преобразования в гонадах резидентных самцов, снижает возможности практического использования. Как известно, наиболее продуктивно молодь симы на рыбоводных заводах выращивать до крупной сеголетки или годовика [Irvine et al., 1996], т.е. выпускать задолго до ее покатной миграции. Не исключено, что более долгий эффект может быть получен при совместном использовании гормонального воздействия и изменения фотопериода [Amano et al., 2004]. Представляется возможным также добиться с использованием гормонального воздействия тотальной миграции самцов при их акселерированном выращивании. Например, на Малкинском ЛРЗ, применяя геотермальные воды, стимулируют смолтификацию молоди чавычи и нерки в возрасте 0+ [Попова и др., 2005].

Заключение

По совокупности полученных данных мы можем заключить, что экзогенный эстрадиол, заданный с кормом, не оказав видимого влияния на самок и будущих проходных самцов симы, повлиял на формирование карликовых самцов. В течение по крайней мере 3,5 мес. после завершения гормонального воздействия из 48 самцов мы не выявили ни одной особи, у которой в гонадах осуществлялись бы мейотические преобразования. В контрольной группе среди 50 самцов, обследованных в этот период, таких было 38,0 %. Таким образом, гормональное воздействие предотвратило мейотические преобразования в гонадах самцов. В практическом плане не исключено, что молодь, у которой период начала миграции в море совпадет с физиологической невозможностью избрать резидентную стратегию развития, выйдет в прибрежье. Это вероятно, даже если ранее у нее осуществлялись мейотические деления. Ведь мысль о том, что молодь симы, достигнув полового созревания в пресной воде, затем совершает морскую миграцию, ранее уже высказывалась неоднократно [Крыхтин, 1962; Tsiger et al., 1994].

Благодарности

Авторы выражают благодарность специалистам рыбоводных заводов М.А. Ивановой, В.А. Киселеву, В.В. Аношкину, И.А. Келяшову, а также всем работникам Анивского и Охотского ЛРЗ за помощь в содержании рыб и проведении экспериментальной работы.

Финансирование работы

Работа не имела спонсорского финансирования.

Соблюдение этических стандартов

Фиксацию рыб проводили в соответствии с правилами Европейской конвенции о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях (Стасбург, 18 марта 1986 г.).

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Информация о вкладе авторов

О.В. Зеленников предложил методику экспериментальной работы, участвовал в проведении некоторых фиксаций, выполнил гистологическую обработку гонад всех рыб и написал статью; М.С. Мякишев организовал проведение экспериментальной работы, участвовал в проведении всех фиксаций; А.А. Ворожцова участвовала в проведении экспериментальной работы и всех фиксаций.

Список литературы

- Гомельский Б.И. Гормональное переопределение пола у рыб и возможности его применения в рыбоводстве // Тр. ВНИИПРХ. — 1980. — Вып. 28. — С. 117–135.
- Зеленников О.В. Гаметогенез тихоокеанских лососей. 3. Сравнительный анализ состояния гонад у молоди тихоокеанских лососей в связи с формированием плодовитости // Тр. ЗИН РАН. — 2019. — Т. 323, № 4. — С. 429–441. DOI: 10.31610/trudyzin/2019.323.4.429.
- Зеленников О.В., Проскуряков К.А., Рудакова Г.С., Мякишев М.С. Сравнительная характеристика молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) при ее естественном и заводском воспроизводстве в Сахалинской области // Биол. моря. — 2020. — Т. 46, № 1. — С. 14–23. DOI: 10.31857/S0134347520010118.
- Зеленников О.В., Юрчак М.И. Гаметогенез тихоокеанских лососей. 1. Состояние гонад у молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* при ее естественном и заводском воспроизводстве в Сахалинской области // Вопр. ихтиол. — 2019. — Т. 59, № 6. — С. 741–744. DOI: 10.1134/S0042875219060195.
- Иванков В.Н., Борисов Е.Э., Рутенко О.А. Эколого-географическая дивергенция и межпопуляционная изменчивость симы *Oncorhynchus masou* (на примере популяций Приморья и Сахалина) // Биол. моря. — 2003. — Т. 29, № 1. — С. 23–29.
- Коломыцев В.С., Лапшина А.Е., Зеленников О.В. Состояние яичников у молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) осенней и летней рас при ее выращивании на рыбоводных заводах Сахалинской области // Биол. моря. — 2018. — Т. 44, № 1. — С. 36–40.
- Крупяно Н.И., Скирин В.И. Проблемы и перспективы искусственного воспроизводства симы на рыбозаводных заводах Приморья // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2001. — Вып. 1. — С. 350–358.
- Крыхтин М.Л. Материалы о речном периоде жизни молоди симы // Изв. ТИНРО. — 1962. — Т. 48. — С. 84–132.
- Кузнецов Ю.К., Мосягина М.В. Особенности гаметогенеза самцов палии (*Salvelinus alpinus complex*) в условиях специализированного рыбоводного хозяйства // Вестн. СПбГУ. Сер. 3 Биология. — 2009. — Вып. 3. — С. 58–68.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др. Гистология для ихтиологов: Опыт и советы : моногр. — М. : ВНИРО, 2009. — 112 с.
- Мякишев М.С., Иванова М.А., Киселев В.А., Зеленников О.В. Экспериментальный анализ современного воспроизводства симы *Oncorhynchus masou* на рыбоводных заводах Сахалинской области // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 198. — С. 195–208. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-195-208.
- Никифоров С.Н., Игнатьев Ю.И. Биология молоди симы *Oncorhynchus masou* (Brevoort) (Salmonidae) в водотоках южной части Сахалина // Тр. СахНИРО. — 2008. — Т. 10. — С. 57–76.
- Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. Различия размерных и весовых показателей и особенностей питания заводской молоди черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax* Pall.) из двух пространственных группировок // ДАН. — 2012. — Т. 445, № 4. — С. 479–481.
- Погодин В.П., Борзов С.И., Мякишев М.С. и др. Опыт двухлетнего выращивания молоди симы *Oncorhynchus masou* на рыбоводном заводе острова Итуруп // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 196. — С. 182–192. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-196-182-192.
- Попова Т.А., Чебанов Н.А., Лашина Е.С. Искусственное воспроизводство чавычи на Камчатке // Рыб. хоз-во. — 2005. — № 1. — С. 48–50.
- Aida K., Amano M. Salmon GnRH gene expression following photoperiod manipulation in precocious male Masu salmon // Proc. of the Fifth Intern. Symp. on the Reproductive Physiology of Fish / eds F.W. Goetz, P. Thomas. — Austin : University of Texas, 1995. — P. 161–163.
- Amano M., Iigo M., Ikuta K. et al. Disturbance of plasma melatonin profile by high dose melatonin administration inhibits testicular maturation of precocious male masu salmon // Zool. Sci. — 2004. — Vol. 21, № 1. — P. 79–85. [https://doi.org/10.2108/0289-0003\(2004\)21\[79:DOPMPB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2108/0289-0003(2004)21[79:DOPMPB]2.0.CO;2)

Amano M., Ikuta K., Kitamura S., Aida K. Effects of photoperiod on pituitary gonadotropin levels in masu salmon // J. Exp. Zool. — 2001. — Vol. 289, № 7. — P. 449–455. DOI: 10.1002/jez.1026.

Devlin R.H., Nagahama Y. Sex determination and sex differentiation in fish: An overview of genetic, physiological, and environmental influences // Aquaculture. — 2002. — Vol. 208, № 3–4. — P. 191–364. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00057-1](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00057-1)

Haugen T., Andersson E., Norberg B., Taranger G.L. The production of hermaphrodites of Atlantic cod (*Gadus morhua*) by masculinization with orally administered 17- α -methyltestosterone, and subsequent production of all-female cod populations // Aquaculture. — 2011. — Vol. 311, № 1–4. — P. 248–254. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2010.12.003.

Irvine J.R., Miyakoshi Y., Hayano H. et al. Assessment of hatchery origin and wild masu salmon (*Oncorhynchus masou*) smolts in the Masuho River, 1995 // Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery. — 1996. — Vol. 50. — P. 1–16.

Kagawa H., Young G., Adachi S., Nagahama Y. Estradiol-17 β production in amago salmon *Oncorhynchus rhodurus* ovarian follicles: role of thecal and granulosa cells // Gen. Comp. Endocrinol. — 1982. — Vol. 47, Iss. 4. — P. 440–448. DOI: 10.1016/0016-6480(82)90122-8.

Kato F. Life histories of masu and amago salmon (*Oncorhynchus masou* and *Oncorhynchus rhodurus*) // Pacific Salmon Life Histories / eds C. Groot and L. Margolis. — Vancouver : UBC Press, 1991. — P. 447–522.

Nakamura M. Feminization of masu salmon *Oncorhynchus masou* by administration of estradiol-17 β // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. — 1981. — Vol. 47, № 11. — P. 1529. <https://doi.org/10.2331/suisan.47.1529>

Piferrer F. Endocrine sex control strategies for the feminization of teleost fish // Aquaculture. — 2001. — Vol. 197, Iss. 1–4. — P. 229–281. DOI: 10.1016/S0044-8486(01)00589-0.

Raloff J. Salmon puzzle: Why did males turn female? // Science News. — 2000. — Vol. 158, № 26–27. — P. 404–405.

Takami T., Aoyama T., Nagata M. et al. Individual growth and life-history divergence of juvenile masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in a northern Japan stream // Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery. — 1998. — Vol. 52. — P. 21–29.

Tsiger V.V., Skirin V.I., Krupyanko N.I. et al. Life history forms of male masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in South Primor'e, Russia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1994. — Vol. 51, № 1. — P. 197–208. DOI: 10.1139/f94-022.

Tzchori I., Degani G., Elisha R. et al. The influence of phytoestrogens and oestradiol-17 β on growth and sex determination in the European eel (*Anguilla anguilla*) // Aquaculture Research. — 2004. — Vol. 35, № 13. — P. 1213–1219.

Utoh H. Study of the mechanism of differentiation between the stream resident form and the seaward migratory form in masu salmon, *Oncorhynchus masou* Brevoort. II. Growth and sexual maturity of precocious masu salmon parr // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. — 1977. — Vol. 28(2). — P. 66–73 (in Japanese).

Yamamoto T. Artificially induced sex-reversal in genotypic males of the medaka (*Orizias latipes*) // J. Exp. Zool. — 1953. — Vol. 123, № 3. — P. 571–594.

References

Gomelsky, B.I., Hormonal sex redefinition in fish and the possibility of its use in fish farming, Tr. VNIIPRKH, 1980, Iss. 28, pp. 117–135.

Zelennikov, O.V., Gametogenesis of the pacific salmon. 3. Comparative analysis of the state of gonads in juvenile pacific salmon due to fertility formation, Trudy ZIN RAN, 2019, vol. 323, no. 4, pp. 429–441. doi 10.31610/trudyzin/2019.323.4.429

Zelennikov, O.V., Proskuryakov, K.A., Rudakova, G.S., and Myakishev, M.S., The comparative characteristics of naturally produced and hatchery-reared juvenile pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792), from Sakhalin Oblast, Russ. J. Mar. Biol., 2020, vol. 46, no. 1, pp. 12–21. doi 10.31857/S0134347520010118

Zelennikov, O.V. and Yurchak, M.I., Gametogenesis of pacific salmon: 1. The state of gonads of juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* under the conditions of its natural and hatchery reproduction in Sakhalin oblast, J. Ichthyol., 2019, vol. 59, no. 6, pp. 966–969. doi 10.1134/S0042875219060195

Ivankov, V.N., Borisovets, E.E., and Rutenko, O.A., Ecological and geographical divergence and interpopulation variability of the masu salmon *Oncorhynchus masou* as illustrated by populations from Primorye and Sakhalin, Russ. J. Mar. Biol., 2003, vol. 29, no. 1, pp. 12–17.

- Kolomytsev, V.S., Lapshina, A.E., and Zelennikov, O.V.**, The condition of ovaries in hatchery-reared juvenile summer- and fall-run chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792), in Sakhalin Oblast, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2018, vol. 44, no. 1, pp. 36–41.
- Krupyanko, N.I. and Skirin, V.I.**, Problems and prospects of artificial reproduction of masu salmon at fish hatcheries of Primorsky Krai, *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* (Readings Commemorating Vladimir Yakovlevich Levanidov), Vladivostok: Dal'nauka, 2001, vol. 1, pp. 350–358.
- Krykhtin, M.L.**, Materials on the riverine period in the life history of juvenile masu salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1962, vol. 48, pp. 84–132.
- Kuznetsov, Ju.K. and Mosyagina, M.V.**, The peculiarities in gametogenesis of males of the paliya (*Sahelinus alpinus complex*) in conditions of specialized fish farming, *Vestn. S.-Peterb. Univ. Ser. 3: Biol.*, 2009, vol. 3, pp. 58–68.
- Mikodina, E.V., Sedova, M.A., Chmylevskii, D.A., Mikulin, A.E., P'yanova, S.V., and Poluektova, O.G.**, *Gistologiya dlya ikhtologov: Opyt i sovety* (Histology for Ichthyologists: Experience and Advice), Moscow: VNIRO, 2009.
- Myakishev, M.S., Ivanova M.A., Kiselev V.A., and Zelennikov, O.V.**, Experimental analysis of modern state of reproduction for cherry salmon *Oncorhynchus masou* at the fish farms of Sakhalin Region, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 198, pp. 195–208. doi 10.26428/1606-9919-2019-198-195-208
- Nikiforov, S.N. and Ignat'ev, Yu.I.**, Biology of the juvenile *Oncorhynchus masou* (Brevoort) (Salmonidae) in watercourses of southern Sakhalin, *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 10, pp. 57–76.
- Pavlov, D.S., Kostin, V.V. and Ponomareva, V.Y.**, Differences in length, weight, and feeding characteristics of hatchery-reared juvenile black sea trout (*Salmo trutta labrax* Pall.) from two spatial groups, *Doklady Biological Sciences*, 2012, vol. 445, no. 1, pp. 265–267.
- Pogodin, V.P., Borzov, S.I., Myakishev, M.S., Varaksin, I.A., and Zelennikov, O.V.**, Experience of two-year rearing of cherry salmon *Oncorhynchus masou* juveniles at fish farm on Iturup Island, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 196, pp. 182–192. doi 10.26428/1606-9919-2019-196-182-192
- Popova, T.A., Chebanov, N.A., and Lashina, E.S.**, Chinook salmon artificial reproduction in Kamchatka, *Rybn. Khoz.*, 2005, no. 1, pp. 48–50.
- Aida, K. and Amano, M.**, Salmon GnRH gene expression following photoperiod manipulation in precocious male Masu salmon, in *Reproductive Physiology of Fish, Proc. Fifth Int. Symp.*, Goetz, F.W. and Thomas, P., eds., Austin: Univ. of Texas, 1995, pp. 161–163.
- Amano, M., Iigo, M., Ikuta, K., Kitamura, S., Okuzawa, K., Yamada, H., and Yamamoti, K.**, Disturbance of plasma melatonin profile by high dose melatonin administration inhibits testicular maturation of precocious male masu salmon, *Zool. Sci.*, 2004, vol. 21, no. 1, pp. 79–85. [https://doi.org/10.2108/0289-0003\(2004\)21\[79:DOPMPB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2108/0289-0003(2004)21[79:DOPMPB]2.0.CO;2)
- Amano, M., Ikuta, K., Kitamura, S., and Aida, K.**, Effects of photoperiod on pituitary gonadotropin levels in masu salmon, *J. Exp. Zool.*, 2001, vol. 289, no. 7, pp. 449–455. doi 10.1002/jez.1026
- Devlin, R.H. and Nagahama, Y.**, Sex determination and sex differentiation in fish: An overview of genetic, physiological, and environmental influences, *Aquaculture*, 2002, vol. 208, no. 3–4, pp. 191–364. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00057-1](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00057-1)
- Haugen, T., Andersson, E., Norberg, B., and Taranger, G.L.**, The production of hermaphrodites of Atlantic cod (*Gadus morhua*) by masculinization with orally administered 17- α -metgyltestosterone, and subsequent production of all-female cod populations, *Aquaculture*, 2011, vol. 311, no. 1–4, pp. 248–254. doi 10.1016/j.aquaculture.2010.12.003
- Irvine, J.R., Miyakoshi, Y., Hayano, H., Fujiwara, M., Sugiwaka, K., Miyamoto, M., and Nagata, M.**, Assessment of hatchery origin and wild masu salmon (*Oncorhynchus masou*) smolts in the Masuho River, 1995, *Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery*, 1996, vol. 50, pp. 1–16.
- Kagawa, H., Young, G., Adachi, S., and Nagahama, Y.**, Estradiol-17 β production in amago salmon *Oncorhynchus rhodurus* ovarian follicles: role of thecal and granulosa cells, *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1982, vol. 47, no. 4, pp. 440–448. doi 10.1016/0016-6480(82)90122-8
- Kato, F.**, Life histories of masu and amago salmon (*Oncorhynchus masou* and *Oncorhynchus rhodurus*), in *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., eds., Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 447–522.
- Nakamura, M.**, Feminization of masu salmon *Oncorhynchus masou* by administration of estradiol-17b, *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1981, vol. 47, no 11, pp. 1529. <https://doi.org/10.2331/suisan.47.1529>

Piferrer, F., Endocrine sex control strategies for the feminization of teleost fish, *Aquaculture*, 2001, vol. 197, no. 1–4, pp. 229–281. doi 10.1016/S0044-8486(01)00589-0

Raloff, J., Salmon puzzle: Why did males turn female?, *Science News*, 2000, vol. 158, no. 26–27, pp. 404–405.

Takami, T., Aoyama, T., Nagata, M., Miyamoto, M., Ohkubo, S., and Kawamura, H., Individual growth and life-history divergence of juvenile masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in a northern Japan stream, *Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery*, 1998, vol. 52, pp. 21–29.

Tsiger, V.V., Skirin, V.I., Krupyanko, N.I., Kashkin, K.A., and Semenchenko, A.Yu., Life history forms of male masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in South Primor’e, Russia, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1994, vol. 51, № 1, pp. 197–208. doi 10.1139/f94-022

Tzchori, I., Degani, G., Elisha, R., Eliyahu, R., Hurvitz, A., Vaya, J., and Moav, B., The influence of phytoestrogens and oestradiol-17 β on growth and sex determination in the European eel (*Anguilla anguilla*), *Aquaculture Research*, 2004, vol. 35, no. 13, pp. 1213–1219.

Utoh, H., Study of the mechanism of differentiation between the stream resident form and the seaward migratory form in masu salmon, *Oncorhynchus masou* Brevoort. II. Growth and sexual maturity of precocious masu salmon parr, *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1977, vol. 28, no. 2, pp. 66–73 (in Japanese).

Yamamoto, T., Artificially induced sex-reversal in genotypic males of the medaka (*Orisias latipes*), *J. Exp. Zool.*, 1953, vol. 123, no. 3, pp. 571–594.

Поступила в редакцию 7.10.2020 г.

После доработки 1.12.2020 г.

Принята к публикации 26.02.2021 г.