

**АКВАКУЛЬТУРА
AQUACULTURE**

Научная статья

УДК 597.552.511–135:551.463.6

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-223-231

EDN: ZHQT DY

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ ПОНИЖЕННОЙ
ТЕМПЕРАТУРЫ ВОДЫ НА ООГЕНЕЗ МОЛОДИ КЕТЫ****О.В. Зеленников***Санкт-Петербургский государственный университет,
199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9

Аннотация. Исследовали состояние яичников у самок кеты, которых в течение двух недель на разных этапах эмбрионально-личиночного развития выдерживали при пониженной температуре воды. Перемещение зародышей и личинок из воды с температурой 10,0–12,0 °С в воду с температурой 1,3–1,8 °С приводило у подопытных рыб во всех вариантах к замедлению как соматического роста, так и развития фонда половых клеток. Впоследствии дефицит массы тела и массы яичников у подопытных рыб компенсирован не был. При этом относительное уменьшение массы половых желез произошло только за счет их соматической составляющей, в среднесрочной перспективе не затронув фонд половых клеток. Уже через 50 сут после окончания воздействия состояние яичников у контрольных и подопытных рыб не различалось независимо от того, при каком исходном состоянии гонад зародышей и личинок выдерживали при пониженной температуре.

Ключевые слова: кета, *Oncorhynchus keta*, пониженная температура, яичники, ооциты

Для цитирования: Зеленников О.В. Экспериментальный анализ влияния пониженной температуры воды на оогенез молоди кеты // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 1. — С. 223–231. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-223-231. EDN: ZHQT DY.

Original article

**Experimental analysis of the effect of low water temperature
on oogenesis of juvenile chum salmon****Oleg V. Zelennikov**St. Petersburg State University, 7/9, Universitetskaya Emb., St. Petersburg, 199034, Russia
D.Biol., assistant professor, oleg_zelennikov@rambler.ru, ORCID 0000-0001-8779-7419

Abstract. The state of gonads is examined for juvenile chum salmon exposed for two weeks at low water temperature, for different stages of their embryonic-larval development. The transfer of the embryos and larvae from the water with temperature of 10.0–12.0 °C to the water with temperature of 1.3–1.8 °C slowed both somatic growth of the fish and development of their germ cells in all cases. The deficit in body weight and ovarian weight of experimental fish was not compensated later. However, the gonad weight was decreased in the somatic component and did not affect the fund of germ cells, in the medium term. The state of ovaries

* Зеленников Олег Владимирович, доктор биологических наук, доцент, oleg_zelennikov@rambler.ru, ORCID 0000-0001-8779-7419.

© Зеленников О.В., 2024

did not differ between the control and experimental groups of fish 50 days after the end of exposure, regardless of the initial condition of gonads in the experiment.

Keywords: chum salmon, *Oncorhynchus keta*, low temperature, ovary, oocyte

For citation: Zelennikov O.V. Experimental analysis of the effect of low water temperature on oogenesis of juvenile chum salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 1, pp. 223–231. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-223-231. EDN: ZHQTDY.

Введение

В настоящее время в биотехнику воспроизводства тихоокеанских лососей внедрена и активно используется техника отолитного маркирования, которая позволяет выявлять производителей заводского происхождения на любом расстоянии от рыбоводных предприятий [Ugawa et al., 2003; Мякишев и др., 2019] и открывает новые возможности для исследования рыб. Вместе с тем распространению техники отолитного маркирования мешает сложившееся у большинства специалистов убеждение в том, что температурные манипуляции, в результате которых на отолитах зародышей формируется метка, имеют отсроченные негативные последствия для выживания и развития молоди. В результате в Сахалинской области, где в России выращивают около 90 % молоди тихоокеанских лососей [Леман и др., 2015], в настоящее время массово и регулярно рыбоводную продукцию маркируют только на федеральных заводах, находящихся в управлении Сахалинского филиала Главрыбвода. На заводах частной формы собственности, которых в области абсолютное большинство, а также на федеральных заводах, взятых в аренду частными рыбопромышленными компаниями, молодь либо не маркируют, либо делают это разово для решения конкретных задач, например получения сертификата MSC.

В частности, у специалистов вызывает сомнение безопасность искусственно созданных перепадов температур для развития яичников, особенно с учетом того, что темп роста ооцитов у молоди лососевых рыб прямо связан с возрастом полового созревания производителей [Иевлева, 1985; Мурза, Христофоров, 1991; Коломыцев и др., 2018].

С учетом появившихся сомнений цель нашей работы — экспериментальный анализ влияния пониженной температуры воды на ход развития ооцитов у молоди кеты при различном исходном состоянии половых желез.

Материалы и методы

Зародышей кеты *Oncorhynchus keta* Walbaum на этапе пигментации глазных бокалов в возрасте 32 сут (275,1 градусо-дня) перевезли с Березняковского рыбоводного завода Сахалинской области в лабораторию ихтиологии СПбГУ и разместили в инкубационной системе с оборотным водоснабжением, где содержали при температуре воды от 9,9 до 12,0 °С. В ходе проведения эксперимента кету шестью партиями по 150 особей при различном исходном состоянии гонад перемещали в другую проточную систему, где выдерживали в течение двух недель при температуре воды от 1,3 до 1,8 °С (рис. 1). Рыб из одной системы в другую переносили при естественном остывании (нагреве) воды примерно в течение 30 мин. После окончания воздействия в последнем опыте рыб всех партий разместили в пластиковых бассейнах установки замкнутого водоснабжения объемом сначала 150, а по мере роста рыб — 500 л, где при температуре от 17,8 до 18,2 °С выращивали до возраста 112 сут. Молодь перевели на внешнее питание с возраста 62 сут. Рыб кормили гранулированным кормом производства «Биомар», который задавали 5–6 раз в день в объеме 1,5 % от массы тела в сутки.

Зародышей и личинок фиксировали в жидкости Буэна в начале и в конце периода воздействия в каждом из опытов, а также всех рыб в возрасте 112 сут (рис. 1). В процессе гистологической обработки, проведенной по стандартной методике [Микодина и др., 2009], от каждой особи готовили по 80–100 серийных поперечных срезов обеих гонад, которые окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну. Для оценки состояния яичников у каждой самки на трех срезах обеих гонад, взятых с промежу-

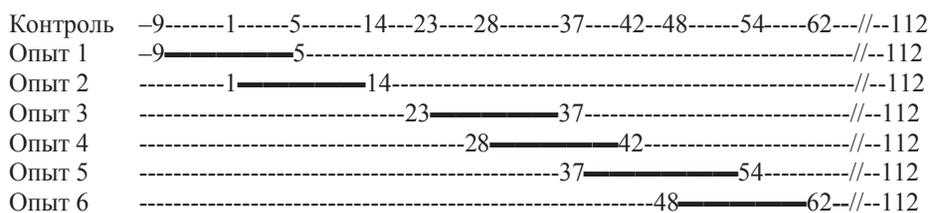


Рис. 1. Схема опытов, в ходе которых зародышей и личинок кеты выдерживали при температуре 9,9–12,0 °С (пунктир) и 1,3–1,8 °С (сплошная линия). Цифрами указан возраст рыб, сут, до (с минусом) и после пика вылупления в начале и конце периода воздействия, а также в момент фиксации рыб

Fig. 1. Scheme of the experiments with exposure of chum salmon embryos and larvae at the temperature of 1.3–1.8°C in the experimental group (solid line) and 9.9–12.0 °C in the control group (dotted line). The numbers indicate the age of fish (days) before (with minus) and after the hatching at the beginning and end of the exposure period and in the time of sampling

ком в 10 срезов, определяли площадь их поперечного сечения, подсчитывали число половых клеток всех периодов развития и измеряли большой и малый диаметр 10 наиболее крупных ооцитов в каждом из яичников (за диаметр ооцита принимали их полусумму). Всего гистологически обработали и исследовали гонады у 365 особей. При статистическом анализе достоверность различий средних показателей выявляли при уровне $p < 0,05$ и определяли с использованием критерия Манна-Уитни.

Результаты и их обсуждение

Во всех вариантах опыта после перемещения зародышей и личинок кеты в воду с пониженной температурой их рост практически прекращался. После завершения воздействия в каждом из шести вариантов опыта темп роста рыб восстанавливался, однако дефицит массы тела, возникший в ходе воздействия, компенсирован не был. Отставание в массе тела зависело от возраста рыб. Меньше всего от контрольных рыб по массе тела отличались подопытные рыбы в опыте 1, которых выдерживали при пониженной температуре в период эмбрионального развития. В остальных вариантах масса подопытных мальков различалась достоверно (см. таблицу).

Состояние яичников у молоди кеты в возрасте 112 сут после содержания при пониженной температуре в разном возрасте (над чертой — $M \pm m$, под чертой — lim)
 State of ovaries in juvenile chum salmon at age of 112 days for the fish exposed at low temperature in different ages ($M \pm m$ in numerator, lim in denominator)

Вариант	Число рыб	Масса рыб, г	Длина по Смитту (L), мм	Масса гонад, мг	Площадь среза гонад, $\times 10^{-3}$ мм ²	Кол-во ооцитов превител-логенеза, шт.	Диаметр ооцитов, мкм
Конт-роль	26	$3,16 \pm 0,17$ 1,60–4,69	$68,8 \pm 1,4$ 53–80	$6,1 \pm 0,2$ 4,5–9,0	$57,90 \pm 2,95$ 31,5–90,0	$11,8 \pm 0,5$ 6,5–18,0	$106,9 \pm 1,8$ 91,2–127,8
Опыт 1	10	$2,60 \pm 0,28$ 1,45–4,40	$66,1 \pm 2,0$ 53–77	$5,3 \pm 0,4$ 4,0–8,0	$49,50 \pm 3,11$ 33,5–65,0	$12,7 \pm 1,1$ 8,0–19,0	$108,6 \pm 2,2$ 99,0–119,4
Опыт 2	19	$2,24 \pm 0,14^*$ 1,15–3,25	$65,0 \pm 1,2$ 57–73	$5,6 \pm 0,2$ 4,0–7,5	$56,70 \pm 4,52$ 22,5–104,0	$13,9 \pm 0,9^*$ 9,0–23,5	$111,8 \pm 1,7$ 97,5–122,4
Опыт 3	9	$1,94 \pm 0,12^*$ 1,56–2,67	$61,2 \pm 1,1^*$ 58–67	$4,6 \pm 0,2^*$ 4,0–5,5	$39,60 \pm 2,97^*$ 29,5–52,0	$11,9 \pm 1,3$ 8,0–18,0	$110,4 \pm 2,3$ 101,4–124,2
Опыт 4	19	$1,93 \pm 0,09^*$ 1,49–2,90	$61,3 \pm 0,8^*$ 56–72	$3,9 \pm 0,2^*$ 2,5–5,0	$39,0 \pm 2,24^*$ 22,5–57,5	$13,5 \pm 0,7$ 9,0–20,0	$100,6 \pm 2,4^*$ 76,2–114,6
Опыт 5	18	$1,98 \pm 0,15^*$ 1,17–3,00	$61,3 \pm 1,3^*$ 52–70	$4,3 \pm 0,3^*$ 3,0–7,5	$43,20 \pm 1,97^*$ 28,0–57,5	$11,9 \pm 0,5$ 8,0–17,0	$107,2 \pm 2,6$ 87,0–130,8
Опыт 6	19	$2,02 \pm 0,15^*$ 0,84–3,19	$59,0 \pm 1,2^*$ 49–68	$4,2 \pm 0,2^*$ 2,5–6,0	$39,60 \pm 2,52^*$ 19,5–66,5	$11,2 \pm 0,6$ 5,5–15,0	$101,6 \pm 2,3$ 84,0–121,2

* Различия с контролем достоверны ($p < 0,05$).

За 9 сут до массового вылупления половые клетки у всех зародышей были представлены только гониями в количестве 1–3 на поперечный срез (рис. 2, А). Вскоре после вылупления у молоди кеты произошла дифференцировка пола и уже в возрасте 10 сут, помимо гониев, в яичниках присутствовали ооциты периода ранней профазы мейоза (мейоциты), преимущественно в состоянии зиготены (рис. 2, Б). К возрасту 25 сут при общем увеличении числа мейоцитов появились ооциты в состоянии пахитены (рис. 2, В), а к возрасту 37 сут — ооциты начала периода превителлогенеза (рис. 2, Г). В дальнейшем доля мейоцитов уменьшалась, а доля ооцитов периода превителлогенеза на срезах увеличивалась с формированием их единственной генерации (рис. 3, А, Б). Отметим, что состояние половых желез у рыб в каждом возрасте было сходным; при появлении ооцитов периодов ранней профазы мейоза и превителлогенеза эти клетки присутствовали в гонадах всех изученных рыб. Таким образом, в момент начала воздействия в вариантах 1 и 2 в гонадах зародышей кеты присутствовали только гонии; в вариантах 3 и 4 старшую генерацию половых клеток составляли ооциты периода ранней профазы мейоза, а в вариантах 5 и 6 — ооциты периода превителлогенеза.

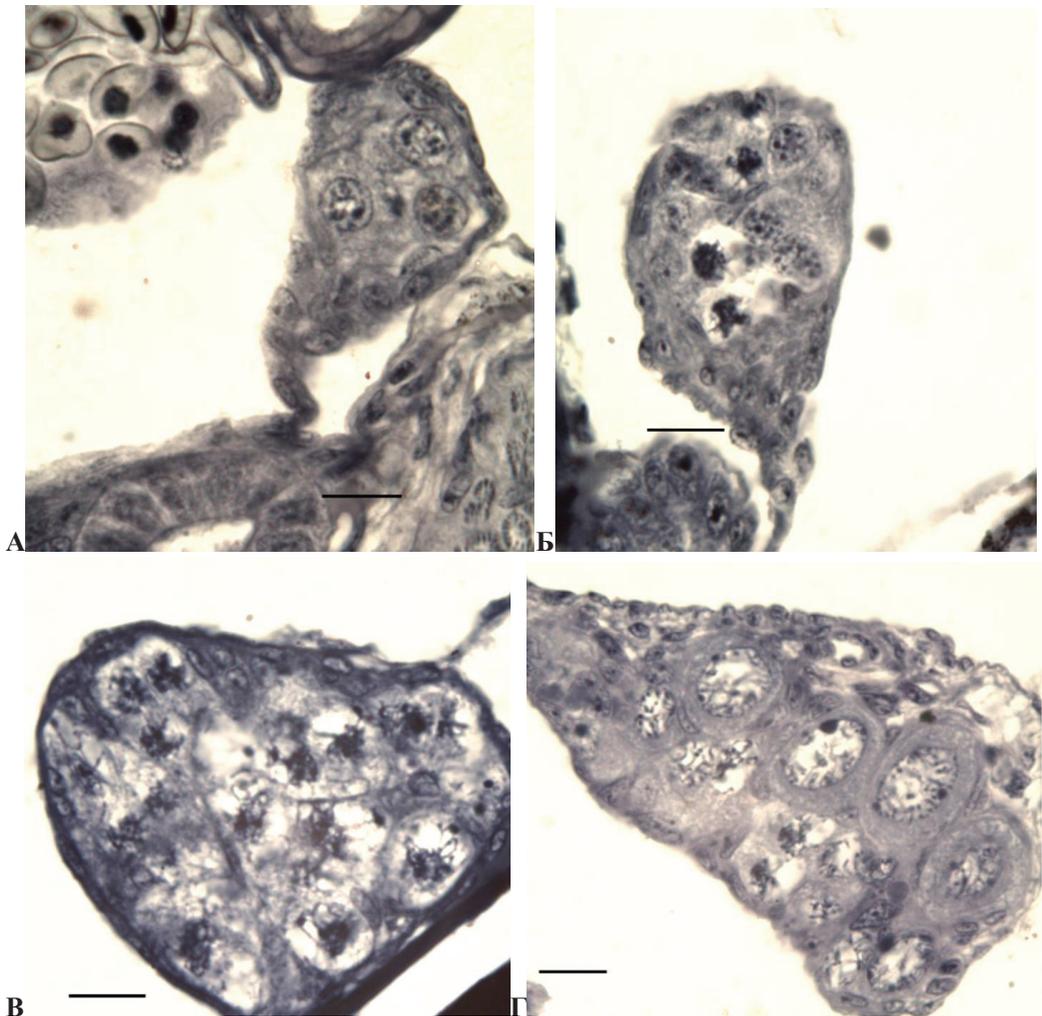


Рис. 2. Состояние яичников у зародышей кеты за 9 сут до вылупления (А) и у личинок в возрасте 10 (Б), 25 (В) и 37 сут (Г) после вылупления при выращивании в лаборатории при температуре от 10 до 12 °С. Пояснения в тексте. Масштаб: 20 мкм

Fig. 2. State of ovaries in embryos of chum salmon 9 days before hatching (А), and in the larvae at the age of 10 (Б), 25 (В) and 37 days (Г) after hatching for the fish reared in laboratory at the temperature of 10–12 °С. Scale bar: 20 μm . See detailed explanation in the text

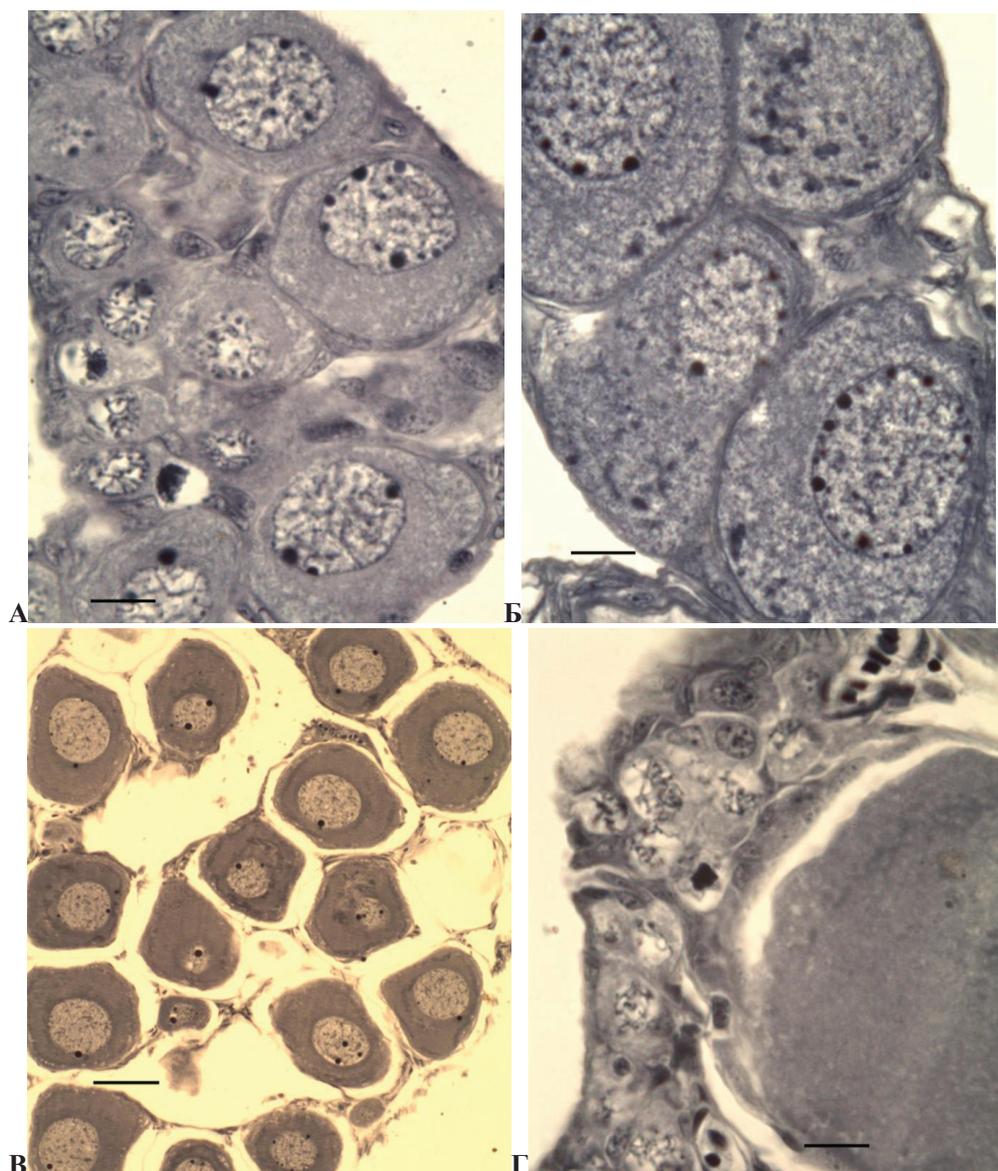


Рис. 3. Состояние яичников у личинок и мальков кеты в возрасте 42 (А), 62 (Б) и 112 сут (В, Г) после вылупления при выращивании в лаборатории при температуре от 10 до 12 °С. Можно видеть многочисленные ооциты периодов ранней профазы мейоза и превителлогенеза. Пояснения в тексте. Масштаб: А, Б, Г = 20 мкм; В = 50 мкм

Fig. 3. State of ovaries in larvae and fry of chum salmon at the age of 42 (A), 62 (B) and 112 days (B, Г) after hatching for the fish reared in laboratory at the temperature of 10–12 °C. Numerous oocytes in the early phases of meiosis and previtellogenesis can be seen. Scale bar: A, Б, Г = 20 μ m; В = 50 μ m. See detailed explanation in the text

В момент окончания воздействия состояние гонад у рыб в каждом опыте было практически таким же, как и в его начале. Так, в возрасте 10 сут у рыб контрольного варианта в яичниках уже присутствовали ооциты периода ранней профазы мейоза. В отличие от этого, у подопытных рыб в варианте 2 как в начале воздействия в возрасте 1 сут, так и в его конце в возрасте 14 сут фонд половых клеток составляли только гонии. В возрасте 37 сут у рыб контрольного варианта в яичниках уже присутствовали ооциты начала периода превителлогенеза, а у рыб в варианте 4 в возрасте 42 сут — по-прежнему только мейоциты.

В возрасте 112 сут в яичниках всех контрольных и подопытных самок уже была сформирована старшая и единственная функциональная генерация половых клеток, состоящая из сходных по размеру ооцитов периода превителлогенеза (рис. 3, В). При этом у всех особей еще продолжалось размножение гониев и их дальнейшее развитие с инициированием новых мейотических циклов (рис. 3, Г), так как это происходит у самок всех видов тихоокеанских лососей при длительной задержке в пресной воде [Зеленников, 2019].

При сравнении состояния яичников у контрольных и подопытных рыб было установлено, что масса гонад у последних во всех опытах была меньше. При этом в четырех вариантах, где на молодь оказывали воздействие в более позднем возрасте, различия оказались достоверными (см. таблицу). Достоверному уменьшению массы яичников соответствовало и уменьшение их площади на поперечных срезах. Вместе с тем состояние фонда половых клеток у контрольных и подопытных рыб оказалось практически одинаковым. Число ооцитов периода превителлогенеза, в среднем приходящихся на один поперечный срез, у рыб разных вариантов не различалось, а у подопытных самок за исключением варианта б было даже больше, чем у контрольных особей. У самок во всех вариантах был сходным и диаметр ооцитов периода превителлогенеза (см. таблицу), что свидетельствовало о сходном темпе роста этих клеток.

Обсуждая полученные данные, в первую очередь отметим, что кета, обладая выраженным хомингом и являясь самым рентабельным объектом разведения для пастбищного воспроизводства в роду тихоокеанских лососей [Хованский, 2006], оказывается и одним из самых изучаемых видов рыб. Однако, несмотря на широкую научную востребованность, данных об использовании молоди кеты в качестве модельного объекта для лабораторных исследований найти не удалось, по крайней мере при изучении репродуктивной биологии. Учитывая это обстоятельство, при планировании экспериментов опирались не только на собственные предварительные данные [Зеленников, 2021] и разноплановые данные по исследованию оогенеза кеты при различных условиях [Robertson, 1953; Лукина и др., 1988; Коломыцев и др., 2018], но главным образом на сведения об экспериментальном исследовании оогенеза у молоди других видов тихоокеанских лососей [Nakamura et al., 1974; Feist et al., 1990; Estay et al., 1998]. В результате удалось весьма точно выполнить поставленную задачу, оказать сходное термическое воздействие на рыб, имеющих половые клетки в трех разных периодах развития — гонии, ооциты периода ранней профазы мейоза и ооциты периода превителлогенеза.

Восстановление темпа роста у подопытных рыб после окончания воздействия ожидалось, поскольку было показано ранее в опытах с разными факторами, причем как после [Чмилевский, 2017], так и во время воздействия [Tam et al., 1986]. С учетом ранее полученных данных [Зеленников, 2021] ожидалось и то, что дефицит массы тела у подопытных рыб, образовавшийся после окончания воздействия, не будет компенсирован. Анализируя последствия термического воздействия на развитие яичников, мы можем видеть два разнонаправленных эффекта. С одной стороны, у подопытных рыб выявили достоверное уменьшение размеров яичников. Однако произошло это только за счет соматической составляющей гонад и, по всей видимости, как следствие относительного уменьшения массы самих рыб. С другой стороны, состояние фонда ооцитов у контрольных и подопытных рыб оказалось практически одинаковым, независимо от того, при каком исходном состоянии яичников у молоди кеты оказывали воздействие.

В свою очередь отметим, что при формировании отолитной метки рыбоводы создают для зародышей и личинок перепад температуры в 3,5 °С. В нашем случае перемещение рыб из одного инкубатора в другой и обратно осуществлялось с перепадом температуры около 10 °С в течение примерно 30 мин, и такое воздействие уже в среднесрочной перспективе не привело к изменению в состоянии фонда половых клеток. Впрочем, при современном уровне развития воспроизводительной системы эти

данные, соответствующие давно сформулированным тезисам о надежности функционирования воспроизводительной системы у рыб [Персов, 1972], также нельзя считать неожиданными. Так, в проведенной ранее экспериментальной работе сублетальное кислотное воздействие не повлияло на темп роста ооцитов у молоди горбуши, даже несмотря на то, что за время опыта привело к гибели 48,7 % мальков [Зеленников и др., 2007]. То, что внешнее воздействие, оказанное на зародышей и молодь рыб, может в среднесрочной и отдаленной перспективе не привести у них к нарушению в развитии фонда ооцитов, ранее было показано и на других видах рыб [Чмилевский, 2017].

Заключение

По совокупности полученных данных мы можем заключить, что выдерживание зародышей и личинок при пониженной температуре привело к замедлению темпа их роста и уменьшению массы яичников. Впоследствии темп роста у подопытных рыб восстановился, но дефицит массы тела, возникший в период термического воздействия, компенсирован не был. Не был компенсирован и дефицит массы яичников. Вместе с тем пониженная температура воды, замедлив развитие половых клеток непосредственно в период воздействия, не оказала видимого влияния на оогенез впоследствии — ни на формирование фонда половых клеток, ни на темп роста ооцитов старшей генерации.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражает благодарность руководству Сахалинского филиала Главрыбвода за помощь в организации перевозки зародышей кеты с Сахалина в лабораторию ихтиологии СПбГУ, а также сотрудникам СПбГУ Ю.Н. Городилову, К.Е. Федорову, А.А. Ивойлову, Н.О. Тихомировой и Н.В. Пименовой за помощь в содержании молоди кеты.

The author is grateful to managers of the Sakhalin branch of the Main Fisheries Administration (Glavrybvod) for their assistance in transportation the chum salmon embryos from Sakhalin to the Laboratory of Ichthyology in St. Petersburg State University and to Yu.N. Gorodilov, K.E. Fedorov, A.A. Ivoilov, N.O. Tikhomirova, and N.V. Pimenova (St. Petersburg State University) for their help in laboratory maintenance of the juveniles.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.
The study has no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Фиксацию рыб проводили в соответствии с правилами Европейской Конвенции о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов (Страсбург, 18 марта 1986 г). Рыб предварительно усыпляли, используя для этого раствор менокаина.

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

The fish were fixed in accordance with the rules of the European Convention for the Protection of Vertebrate Animals Used for Experiments (Strasbourg, March 18, 1986). The fish were first euthanized using menacoin solution.

The author declares that he has no conflict of interest.

Список литературы

Зеленников О.В. Влияние процессов раннего оогенеза на развитие воспроизводительной системы у рыб : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 2021. — 43 с.

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., Сабанова Е.В., Мищенко О.В. Влияние закисления воды на оогенез горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиол. — 2007. — Т. 47, № 2. — С. 269–272.

Иевлева М.Я. Оценка темпа полового развития смолтов нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) р. Озерной (Камчатка) при прогнозировании возрастной структуры половозрелой части популяции // *Вопр. ихтиол.* — 1985. — Т. 25, № 3. — С. 452–458.

Коломыцев В.С., Лапшина А.Е., Зеленников О.В. Состояние яичников у молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) осенней и летней рас при выращивании на рыбоводных заводах Сахалинской области // *Биол. моря.* — 2018. — Т. 44, № 1. — С. 36–40.

Леман В.Н., Б.П. Смирнов, Точилина Т.Г. Пастбищное лососеводство на Дальнем Востоке: современное состояние и существующие проблемы // *Тр. ВНИРО.* — 2015. — Т. 153. — С. 105–120.

Лукина Н.А., Свимонишвили Т.Н., Городилов Ю.Н. Гаметогенез у кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) в зародышево-личиночный период и при подращивании молоди в режимах разных постоянных температур // *Сб. науч. тр. ГосНИОРХ.* — 1988. — Вып. 276. — С. 80–93.

Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др. Гистология для ихтиологов: опыт и советы : моногр. — М. : ВНИРО, 2009. — 112 с.

Мурза И.Г., Христофоров О.Л. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи : метод. указания. — Л. : ГосНИОРХ, 1991. — 102 с.

Мякишев М.С., Иванов М.А., Зеленников О.В. К вопросу о мечении молоди тихоокеанских лососей и эффективности работы рыбоводных заводов // *Биол. моря.* — 2019. — Т. 45, № 5. — С. 342–348. DOI: 10.1134/S0134347519050085.

Персов Г.М. Надежность функционирования воспроизводительной системы рыб // *Вопр. ихтиол.* — 1972. — Т. 12, № 2(73). — С. 258–272.

Хованский И.Е. Эколого-физиологические и биотехнологические факторы эффективности лососеводства (на примере искусственного разведения тихоокеанских лососей на северном побережье Охотского моря) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Хабаровск, 2006. — 47 с.

Чмилевский Д.А. Оогенез рыб в норме и при экстремальных воздействиях : моногр. — СПб. : СПбГУ, 2017. — 156 с.

Estay F., Neira R., Diaz N.F. et al. Gametogenesis and sex steroid profiles in cultured coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*, Walbaum) // *J. Exp. Zool.* — 1998. — Vol. 280, № 6. — P. 429–438.

Feist G., Schreck C.B., Fitzpatrick M.S., Redding J.M. Sex steroid profiles of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) during early development and sexual differentiation // *General and Comparative Endocrinology.* — 1990. — Vol. 80, № 2. — P. 299–313. DOI: 10.1016/0016-6480(90)90174-k.

Nakamura M., Takahashi H., Hiroi O. Sex differentiation of the gonad in the masu salmon, *Oncorhynchus masou* // *Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery.* — 1974. — № 28. — P. 1–8.

Robertson J.G. Sex differentiation in the pacific salmon *Oncorhynchus keta* (Walb.) // *Can. J. Zool.* — 1953. — Vol. 31, № 2. — P. 73–79. DOI: 10.1139/z53-007.

Tam W.H., Payson P.D., Roy R.J.J. Retardation and recovery of growth in brook trout try (*Salvelinus fontinalis*) exposed for various durations to acidified water // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* — 1986. — Vol. 43, № 10. — P. 2048–2050.

Urawa S., Seki J., Kawana M. et al. Origins of juvenile chum salmon caught in the Okhotsk Sea during the fall of 2000 // *NPAFC. Doc.* — 2003. — № 721. — P. 721–725.

References

Zelennikov, O.V., Influence of early oogenesis processes on the development of inflammation of the system in fish, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Moscow, 2021.

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., Sabanova, E.V., and Mishchenko, O.V., Effect of water acidification on the oogenesis of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, *J. Ichthyol.*, 2007, vol. 47, no. 3, pp. 254–257.

Ievleva, M.Ya., Estimation of the sexual development rate in sockeye smolts, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae), from the Ozernaya River (Kamchatka) in predicting the age structure of the adult population, *Voпр. Ikhtiол.*, 1985, vol. 25, no. 3, pp. 452–458.

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. doi 10.1134/S1063074018010066

Leman, V.N., Smirnov, B.P., and Tochilina, T.G., Pacific Salmon Hatchery Program on Russian Far East: Current Status and Essential Problem, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 153, pp. 105–120.

Lukina, N.A., Svimonishvili, T.N., and Gorodilov, Yu.N., Gametogenesis in chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walb.) during the embryonic-larval period and during the growing of juveniles in different constant temperatures, *Sb. Nauchn. Tr. — Gos. Nauchno-Issled. Inst. Ozern. Rechn. Rybn. Khoz.*, 1988, vol. 276, pp. 80–93.

Mikodina, E.V., Sedova, M.A., Chmilevskii, D.A., Mikulin, A.E., P'yanova, S.V., and Poluektova, O.G., *Gistologiya dlya ikhtiologov: Opyt i sovery* (Histology for Ichthyologists: Experience and Advice), Moscow: VNIRO, 2009.

Murza, I.G. and Khristoforov, O.L., *Opredeleniye stepeni zrelosti gonad i prognozirovaniya vozrasta dostizheniya polovoy zrelosti u atlanticheskogo lososya i kumzh (Metodicheskie rekomendatsii)* (Estimation of the gonads maturity stages and prediction of age at sexual maturity in the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.): Methodical instruction), Leningrad: GosNIORh, 1991.

Myakishev, M.S., Ivanova, M.A., and Zelennikov, O.V., Marking of salmon juveniles and the efficiency of fish farming, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2019, vol. 45, no. 5, pp. 363–369. doi 10.1134/S1063074019050080

Persov, G.M., Reliability of functioning of the reproductive system of fish, *Vopr. Ikhtiol.*, 1972, vol. 12, no. 2(73), pp. 258–272.

Khovanskiy, I.E., Ecological, physiological and biotechnological factors of the efficiency of salmon breeding (on the example of artificial breeding of Pacific salmon on the northern coast of the Sea of Okhotsk), *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Khabarovsk, 2006.

Chmilevsky, D.A., *Oogenez ryb v norme i pri ekstremal'nykh vozdeystviyakh* (Oogenesis of fish under normal conditions and under extreme influences), St. Petersburg: St. Petersburg State University, 2017.

Estay, F., Neira, R., Diaz, N.F., Valladares, L., and Torres, A., Gametogenesis and sex steroid profiles in cultured coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*, Walbaum), *J. Exp. Zool.*, 1998, vol. 280, no. 6, pp. 429–438.

Feist, G., Schreck, C.B., Fitzpatrick, M.S., and Redding, J.M., Sex steroid profiles of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) during early development and sexual differentiation, *General and Comparative Endocrinology*, 1990, vol. 80, no. 2, pp. 299–313. doi 10.1016/0016-6480(90)90174-k

Nakamura, M., Takahashi, H., and Hiroi, O., Sex differentiation of the gonad in the masu salmon, *Oncorhynchus masou*, *Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery*, 1974, no. 28, pp. 1–8.

Robertson, J.G., Sex differentiation in the pacific salmon *Oncorhynchus keta* (Walb.), *Can. J. Zool.*, 1953, vol. 31, no. 2, pp. 73–79. doi 10.1139/z53-007

Tam, W.H., Payson, P.D., and Roy, R.J.J., Retardation and recovery of growth in brook trout (*Salvelinus fontinalis*) exposed for various durations to acidified water, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1986, vol. 43, no. 10, pp. 2048–2050.

Urawa, S., Seki, J., Kawana, M., Saito, T., Crane, P.A., Seeb, L.W., Fukuwaka, M., Rogatnykh, A., and Akinicheva, E., Origins of juvenile chum salmon caught in the Okhotsk Sea during the fall of 2000, *NPAFC Doc.*, 2003, no. 721, pp. 721–725.

Поступила в редакцию 12.12.2023 г.

После доработки 19.12.2023 г.

Принята к публикации 1.03.2024 г.

The article was submitted 12.12.2023; approved after reviewing 19.12.2023;

accepted for publication 1.03.2024