



УДК 597.442

Обзор данных о роли кортизола на завершающих этапах нерестовой миграции и репродуктивного цикла у представителей осетровых (Acipenseridae)

Л.В. Баюнова

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова Российской академии наук, пр. Мориса Тореза 44, 194223 Санкт-Петербург, Россия; e-mails: bayunova@iephb.ru, bayunoval@mail.ru

РЕЗЮМЕ

В обзоре приводятся данные о роли кортизола (F) на завершающих этапах репродуктивного цикла у представителей проходных осетровых (Acipenseridae) Волго-Каспийского региона: русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt et Ratzeburg, 1833), севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771) и белуги (*Huso huso* (Linnaeus, 1758)), полученные с применением специального варианта иммуноферментного анализа (ИФА), что позволяло сравнивать показатели разных лет. Исследована динамика уровня F в сыворотке крови (СК) и состояние интерренальной железы (ИЖ) у осетровых в период нагула в море, в начале анадромной миграции, а также при осуществлении размножения в условиях рыбоводных заводов. Более высокие уровни F в СК и высокая функциональная активность ИЖ характерны для мигрантов осетровых при заходе в реку по сравнению с данными для рыб в период нагула в море. Резервирование производителей осетровых в условиях рыбоводных заводов приводило к снижению уровня F в СК, а гормональная стимуляция созревания вызывала повышение этого показателя. Приведены также данные о содержании F в ооцитах и полостной (целомической) жидкости при созревании самок осетровых. Оценены «профили» F у производителей осетровых при стрессорных воздействиях, неизбежных в условиях рыбоводных предприятий, а также при экспериментально смоделированных стрессорных воздействиях. Обсуждены особенности взаимодействия гипоталамо-гипофизарно-гонадной и гипоталамо-гипофизарно-интерренальной осей у осетровых при резервировании на рыбоводных заводах и при гормональной стимуляции созревания рыб. Особое внимание уделено обобщению данных, которые содержатся в работах, выполненных в конце 90-х – начале 2000-х годов под руководством д.б.н., проф. И.А. Баранниковой (1926–2017), памяти которой и посвящен обзор.

Ключевые слова: анадромная миграция, гормональная стимуляция, кортизол, белуга, русский осетр, севрюга, стресс

Review of data on the role of cortisol at the final stages of spawning migration and the reproductive cycle in sturgeons (Acipenseridae)

L.V. Bayunova

Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry of the Russian Academy of Sciences, Morisa Toreza Pr. 44, 194223 Saint Petersburg, Russia, e-mails: bayunova@iephb.ru, bayunoval@mail.ru

ABSTRACT

This review presents data on the role of cortisol (F) at the final stages of the reproductive cycle in migratory sturgeons (Acipenseridae) of the Volga-Caspian region: Russian sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt et Ratzeburg, 1833), stellate sturgeon (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771) and beluga (*Huso huso* (Linnaeus, 1758)) obtained using a special variant of enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA), which allowed us to compare the indicators of different years. The dynamics of F level in blood serum (BS) and the state of the interrenal gland (IG) in sturgeons were studied during feeding in the sea and at the beginning of the anadromous migration, as well as at the reproduction in the conditions of hatcheries. Higher levels of F in BS and high functional activity of IG are

characteristic of sturgeon migrants when entering the river compared with data for fish during feeding in the sea. Reservation of sturgeon breeders at the hatchery led to decrease of the F serum level; and hormonal stimulation of maturation caused an increase in this indicator. Data on the F content in oocytes and abdominal (coelomic) fluid during maturation of female sturgeon are also presented. The F “profiles” were evaluated in sturgeon breeders under stress impacts that are unavoidable at the conditions of hatchery enterprises, as well as under experimentally simulated stress impacts. Peculiarities of the interaction of the hypothalamic-pituitary-gonadal and hypothalamic-pituitary-interrenal axes in sturgeons during reservation at hatcheries and during hormonal stimulation of fish maturation are discussed. Particular attention is paid to the compilation of data contained in the works performed in the late 90s – early 2000s under the guidance of Dr. Sc., prof. I.A. Barannikova (1926–2017), to whose memory the review is dedicated.

Keywords: anadromous migration, hormonal stimulation, cortisol, beluga, Russian sturgeon, stellate sturgeon, stress

ВВЕДЕНИЕ

Значительная часть осетровых рыб ведет проходной образ жизни, совершая миграции из морей в реки для размножения. В регуляции метаболизма в связи с осуществлением миграций и приспособлении к изменяющейся осмоларности среды важное значение имеют кортикостероиды. Основным кортикостероидом у осетровых является кортизол (F) – вещество «F» Кендалла (Idler and Truscott 1980; Webb et al. 2007). У осетровых источником кортикостероидов служат островки интерреналовой ткани (гомолог коры надпочечников) в почке (Баранникова [Barannikova] 1975), вырабатывающие кортикостероиды под действием адренкортикотропного гормона (АКТГ) гипофиза, а адренкортикотропоциты гипофиза находятся под влиянием кортикотропин-релизинг-гормона гипоталамуса (Belenky et al. 1985). Электронно-микроскопическое исследование клеток интерреналовой железы (ИЖ) у молоди русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt et Ratzeburg, 1833), белуги (*Huso huso* (Linnaeus, 1758)) и сибирского осетра (*Acipenser baerii* Brandt, 1869) позволило выявить в них структуры, характерные для стероидсекретирующих клеток (Васильева [Vasil'eva] 1981).

Было проведено гистофизиологическое исследование становления и функционирования гипоталамо-гипофизарно-интерреналовой оси (ГГИО): после введения синтетического АКТГ у гипофизэктомированной молоди *A. baerii* наблюдалось усиление активности клеток ИЖ (Баранникова и др. [Barannikova et al.]1983); применение теплового шока приводило к усилению

активности клеток ИЖ у личинок осетровых в раннем онтогенезе, хотя кортикотропоциты в гипофизе еще не были активны (Баранникова и др. [Barannikova et al.] 1981a). У осетровых обнаружены АКТГ-иммунопозитивные клетки не только в гипофизе, но и в туберальном ядре гипоталамуса (Беленький и др. [Belenky et al.]1990). Показано, что тропный гормон АКТГ-иммунопозитивных клеток гипоталамуса у гипофизэктомированной молоди севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771) включается в процесс осморегуляции через парааденогипофизарный путь (Крайushkina and Semenova 2010).

Динамика уровней стероидных гормонов (в том числе и F), в сыворотке крови (СК) является одним из показателей, отражающих физиологическое состояние рыб. К настоящему времени большинство данных получено на представителях Teleostei, в основном на молоди и рыбах в условиях аквакультуры. Что касается хрящевых ганоидов (Chondrostei), в особенности «диких» нерестовых мигрантов, то данные весьма немногочисленны (Pankhurst 2011; Webb and Doroshev 2011). Содержание стероидов в СК изменяется в зависимости от стадии репродуктивного цикла, сезонных и суточных ритмов, фазы развития миграционного импульса, условий вылова, резервирования производителей и наличия стрессорных воздействий (Barannikova et al. 2002a; Webb and Doroshev 2011).

На представителях Teleostei показано, что сигнальный путь F в тканях-мишенях включает активацию ядерных транскрипционных факторов – нескольких глюкокортикоидных рецепторов и одного минералокортикоидного; еще один механизм действия F может включать

сигнализацию путем связывания с белками мембраны (Aluru and Vijayan 2009). У рыб F совмещает функции минералкортикоида и глюкокортикоида, вызывая дифференциацию хлоридных клеток в жабрах, увеличивая активность $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATP}$ -азы в жабрах и почке и действуя на углеводный, белковый и жировой обмен (Wendelaar Bonga 1997; Kravushkina et al. 2006). Стимулирующее влияние F оказывает на процессы глюконеогенеза и липолиза (Vijayan et al. 1994).

Увеличение уровня F в плазме или СК считается индексом стресса у рыб (Billard et al. 1981). Мониторинг стресс-реакции является одним из способов оценки физиологического состояния рыб (Simide et al. 2018). У лучеперых рыб (Actinopterygii) первичные стрессорные реакции касаются в первую очередь изменений в циркулирующих уровнях F и катехоламинов. Вторичные реакции включают в себя изменения гематологических показателей, уровней глюкозы, лактата и основных ионов в СК, а также уровня гликогена и белков теплового шока (hsp) в тканях. Третичные реакции, включая изменения репродуктивных показателей, темпов роста, сопротивляемости к заболеваниям и поведения и, в конечном счете, выживаемости, могут прямо или косвенно быть результатом этих первичных и вторичных реакций (Barton 2002; Pankhurst and Van Der Kraak 1997; Shreck 2010).

Данные о содержании кортикостероидов в СК у *A. gueldenstaedtii* в морской период жизни и в начале анадромной миграции в р. Волгу в 70-е гг. прошлого века были получены с применением флюорометрического метода; функция ИЖ была изучена с использованием морфологических критериев (Баранникова и др. [Barannikova et al.] 1978). Изменения концентрации F в СК у *A. gueldenstaedtii* в 80-е гг. (в период наиболее глубоких негативных изменений в физиологическом состоянии осетровых, связанных с загрязнением Волго-Каспийского бассейна) были выяснены с применением радиоиммунологического анализа (РИА) (Баранникова и др. [Barannikova et al.] 1990).

Целью написания настоящего обзора было обобщение данных конца 90-х – начала 2000-х гг. относительно содержания F в СК у проходных осетровых Волго-Каспийского региона (русского осетра – *Acipenser gueldenstaedtii*,

севрюги – *A. stellatus* и белуги – *Huso huso*), полученных с применением специального варианта иммуноферментного анализа (ИФА), что позволяло сравнивать показатели разных лет (Baunova et al. 2002). Также приведены данные о содержании F в ооцитах и полостной (целомической) жидкости (ПЖ) и данные гистологического исследования ИЖ у осетровых в этот период – время относительной стабилизации экологической обстановки в регионе. Особое внимание уделено обобщению данных, которые содержатся в работах, выполненных под руководством д.б.н., проф. Ирины Алексеевны Баранниковой (1926–2017). И.А. Баранникова долгие годы отдала работе на кафедрах ихтиологии и гидробиологии, сравнительной физиологии и общей физиологии биологического факультета СПбГУ, продолжая традиции, заложенные своим учителем д.б.н., проф. Николаем Львовичем Гербильским (1900–1967).

ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ КОРТИЗОЛА В КРОВИ И СОСТОЯНИЕ ИНТЕРРЕНАЛОВОЙ ЖЕЛЕЗЫ У ОСЕТРОВЫХ В МОРСКОЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ И В НАЧАЛЕ АНАДРОМНОЙ МИГРАЦИИ В ВОЛГУ

Значительная часть жизненного цикла проходных осетровых проходит в период нагула в море, продолжающегося от 4–5 лет (севрюга) до 10–14 (русский осетр) и 16–17 и более лет (белуга). Большую часть морского периода жизни гонады у проходных осетровых находятся на II стадии зрелости (СЗГ) по 6-балльной шкале, что соответствует у самок протоплазматическому росту ооцитов периода превителлогенеза, а у самцов – раннему сперматогенезу (Трусов [Trusov] 1964). В различные сезоны у русского осетра в северной части Каспийского моря содержание F в СК составляет ~20–40 нг/мл. Разницы по этому показателю у самцов и самок не выявлено. У севрюги и белуги на II СЗГ также выявлены близкие уровни F в СК, что подчеркивает общий характер закономерности (Barannikova et al. 1999; Баранникова и др. [Barannikova et al.] 2000a). Исследование состояния ИЖ свидетельствовало об умеренной ее активности; характерно отчетливо выраженное строение телец ИЖ; в секреторной ткани при-

существовало большое количество вакуолей, содержащих липиды. При дальнейшем развитии гонад у самок происходит накопление желтка ооцитами, т. е. вителлогенез, а у самцов – деление сперматогоний и образование сперматоцитов I и II порядков. Начало этого периода обозначается как II–III СЗГ. У части самок вся цитоплазма ооцитов заполнена глыбками желтка (III СЗГ). При этом у русского осетра, севрюги и белуги установлено увеличение содержания F в СК в среднем до 50–70 нг/мл (Баранникова и др. [Barannikova et al.] 2000a).

В Волгу в начале весны заходят мигранты русского осетра яровой формы с гонадами, близкими к зрелости (IV СЗГ), когда у самок ооциты достигли дефинитивных размеров, их поляризация завершена: ядро лежит в зоне мелкозернистого желтка у анимального полюса, а у самцов в канальцах семенников преобладают спермии. Миграция озимого осетра начинается также весной, продолжается летом и осенью. Половые железы озимого осетра в начале весенне-летней миграции весьма далеки от зрелости (III СЗГ). Осенью в Волгу заходят более зрелые рыбы (III–IV СЗГ). У яровых мигрантов *A. gueldenstaedtii* с гонадами на IV СЗ в начале анадромной миграции установлено достоверное увеличение уровня F до 100–130 нг/мл, у озимых мигрантов с гонадами на III СЗ – до 90–120 нг/мл, а у яровых мигрантов севрюги – до 250 нг/мл (Баранникова и др. [Barannikova et al.] 2000a; 2003a). Половые различия при этом не наблюдались. У яровых мигрантов белуги (IV СЗГ) также отмечалось более активное состояние ИЖ (вплоть до функционального напряжения и истощения) и более высокое содержание F в СК (~150–200 нг/мл) по сравнению с рыбами, половые железы которых находились на более ранних стадиях развития (Barannikova et al. 2000b; Баюнова и др. [Bayunova et al.] 2001). Отмеченные закономерности указывают на важную роль F в регуляторных механизмах, связанных с изменением метаболизма при осуществлении анадромной миграции, в ходе которой происходят такие энергоемкие процессы, как перестройка осморегуляторной системы и завершение гаметогенеза (Barannikova et al. 2003a; Баранникова и др. [Barannikova et al.] 2003b). Значение F в осуществлении анадромной миграции у осетровых подтверждается тем, что высокие уровни F в

СК и высокая функциональная активность ИЖ характерны как для яровых, так и для озимых осетровых, мигрирующих в реку одновременно, но имеющих половые железы в различном состоянии. Эти результаты согласуются с данными, полученными ранее на материале, собранном у плотины Волжской ГЭС. У *A. gueldenstaedtii* в районе плотины после зимовки в реке в преднерестном состоянии (IV СЗГ) содержание F в СК самок и самцов было значительно ниже, чем у яровых осетров с таким же состоянием гонад в начале миграции в дельте Волги (Баранникова и др. [Barannikova et al.] 1990).

Большой интерес представляют данные о гормональном статусе осетровых с нарушениями состояния половых желез (Романов и Шевелева [Romanov and Sheveleva] 1992; Баранникова и др. [Barannikova et al.] 1997; 2002b). Наблюдаемые нарушения были весьма разнообразны по степени выраженности и по состоянию гонад у рыб в период, когда произошли патологические изменения. Было установлено снижение уровней половых стероидов в СК у *A. gueldenstaedtii* с нарушениями репродуктивной функции как в море, так и в реке (Баранникова и др. [Barannikova et al.] 2002b). Уровень F в СК у осетров с явлениями атрезии яйцевых фолликулов был довольно высоким (~200 нг/мл) и не отличался от концентрации этого гормона у осетров в состоянии анадромной миграции. У осетров с более глубокими нарушениями функции гонад уровень F в СК был ниже, чем у мигрантов с нормальным состоянием гонад. У осетров с нарушениями функции гонад выявлено увеличение размеров ядер секреторных клеток ИЖ и наличие в ней фолликулообразных структур, что является проявлением повышения ее функциональной активности (Баранникова и др. [Barannikova et al.] 2000a).

ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ КОРТИЗОЛА В КРОВИ У ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ОСЕТРОВЫХ В ХОДЕ РЕЗЕРВИРОВАНИЯ НА РЫБОВОДНОМ ЗАВОДЕ ПЕРЕД ГОРМОНАЛЬНОЙ СТИМУЛЯЦИЕЙ

В конце 90-х – начале 2000-х годов биотехника работы с производителями осетровых Волго-Каспийского региона включала в себя такие процедуры, как их отлов на тонях Волги,

Таблица 1. Содержание кортизола (нг/мл) в сыворотке крови у самок себрюги после гормональной стимуляции созревания глицериновым гипофизарным препаратом при разных сроках резервирования.

Table 1. Blood serum cortisol levels (ng/ml) in stellate sturgeon females after hormonal stimulation of maturation by glycerin pituitary preparation at the different holding periods.

Сроки резервирования Holding periods	Характеристика самок себрюги Characteristics of stellate sturgeon females			
	Интактные Intact	Созревшие, >50% РЭ Matured, >50% DE	Созревшие, 0% РЭ Matured, 0% DE	Несозревшие Nonmatured
3 ч после доставки 3 h after delivery	186.2 ± 16.40 ^b (16)	–	–	–
24–26 ч в бассейне 24–26 h in the tank	55.2 ± 7.15 ^{dxxx} (14)	124.1 ± 23.04 ^{2xxx} (9)	167.3 ± 26.81 ^{3xxx} (10)	221.4 ± 30.55 ^{3*xxx} (15)
11–19 суток в пруду 11–19 days in the pond	60.5 ± 8.52 ^{dxxx} (29)	51.6 ± 4.29 ^{sxxx} (67)	49.0 ± 5.65 ^{bxx} (20)	83.2 ± 13.49 ^{c*xxx} (36)
22–30 суток в пруду 22–30 days in the pond	37.5 ± 5.23 ^{dxx} (12)	31.8 ± 3.58 ^{bxx} (47)	34.6 ± 7.80 ^b (7)	27.6 ± 5.98 ^c (11)
32–50 суток в пруду 32–50 days in the pond	13.9 ± 4.49 ^d (5)	18.0 ± 2.95 ^c (43)	19.2 ± 5.36 ^c (3)	13.5 ± 9.56 ^c (3)

Примечания: в скобках указано число самок, данные представлены как $M \pm SEM$. Достоверности отличий между группами выявлены с применением двухвыборочного t -критерия Стьюдента для независимых выборок. Достоверность различий в столбцах таблицы по сравнению с самками через 24–26 ч резервирования в бассейне при: ^a – $p < 0.05$; ^b – $p < 0.01$; ^c – $p < 0.001$. Достоверность различий в столбцах таблицы по сравнению с самками через 3 ч после доставки при: ^d – $p < 0.001$. Достоверность различий в столбцах таблицы по сравнению с самками через 32–50 суток резервирования в пруду при: ^{xx} – $p < 0.01$; ^{xxx} – $p < 0.001$. Достоверность различий в строках таблицы по сравнению с интактными самками при: ¹ – $p < 0.05$; ² – $p < 0.01$; ³ – $p < 0.001$. Достоверность различий в строках таблицы по сравнению с успешно созревшими самками (>50% развивающихся эмбрионов (РЭ)) при: * – $p < 0.05$.

Notes: the number of females is shown in parentheses, data are presented as $M \pm SEM$. Significances of differences between groups were revealed using two-sample Student t -test for independent samples. The significance of differences in table columns compared to females after 24–26 hours of reservation in the pond at: ^a – $p < 0.05$; ^b – $p < 0.01$; ^c – $p < 0.001$. The significance of differences in table columns compared to females 3 hours after delivery at: ^d – $p < 0.001$. The significance of differences in table columns compared to females after 32–50 days of reservation in the pond at: ^{xx} – $p < 0.01$; ^{xxx} – $p < 0.001$. The significance of differences in the table rows compared to intact females at: ¹ – $p < 0.05$; ² – $p < 0.01$; ³ – $p < 0.001$. The significance of differences in table rows compared to successfully matured females (> 50% of developing embryos (DE)) at: * – $p < 0.05$.

доставка на рыбоводные заводы, сортировка рыб (в зависимости от их физиологического состояния, степени зрелости и принадлежности к определенной биологической группе – яровые или озимые), отсадка на выдерживание до периода наступления нерестовых температур, стимуляция гормональными препаратами. Следует отметить, что в начале 2000-х гг. озимый осетр стал основным объектом разведения на рыбоводных заводах Волги (Баранникова и др. [Barannikova et al.] 2005a; 2008). Себрюга в основном была представлена яровой формой, у белуги использовались и яровые, и озимые производители. После отлова из реки яровые производители осетровых резервировались на заводах при естественном температурном режиме в пластиковых или бетонных бассейнах

или в проточных прудах от нескольких дней до нескольких недель. Озимые производители содержались на рыбоводных заводах 8–11 месяцев до завершения гаметогенеза и получения зрелых половых клеток весной будущего года.

Показано, что длительное резервирование озимого осетра приводит к снижению содержания F в крови. У интактных самцов озимого осетра в конце апреля до наступления нерестовой температуры (14 °C) уровень F в СК был меньше, чем у яровых самцов после более короткого периода резервирования в бассейнах Александровского осетрового рыбоводного завода (АОРЗ) (~8 и ~15 нг/мл соответственно), тогда как уровни половых стероидов, в частности тестостерона, в СК рыб этих двух групп были высокими ~100–130 нг/мл (Баюнова и др. [Bayunova et al.] 2001;

Груслова и др. [Gruslova et al.] 2003). У интактных самок белуги уровень F весной через сутки резервирования в бассейне после доставки на АОРЗ соответствовал ~80 нг/мл, а у рыб через 6 месяцев резервирования – ~25 нг/мл (Semenkova et al. 1999). Среди мигрантов севрюги в весенне-летний период встречалось много особей, сравнительно далеких от зрелости, что требовало специальных условий их резервирования до получения зрелых половых клеток. Самок севрюги с гонадами на IV и III–IV СЗ, доставленных на АОРЗ в апреле и мае соответственно, выдерживали в проточных прудах в течение 2–7 недель до наступления нерестовых температур (16 °С). Самки с гонадами на IV СЗ, отловленные в июне, подвергались гормональной стимуляции сразу после доставки на завод. Самцов отлавливали в дельте Волги с середины мая до начала июня и выдерживали в бассейнах от 2 до 8 суток при плотности посадки 15 самцов на бассейн. По нашим обобщенным за ряд лет данным у интактных самок и самцов севрюги через 3 ч после доставки на АОРЗ содержание F в СК составило 186.2 ± 16.4 и 92.3 ± 12.51 нг/мл соответственно (Табл. 1, 2). Эти рыбы были пойманы в состоянии нерестовой миграции, когда уровень F у осетровых наиболее высок (Баранникова и др. [Barannikova et al.] 2000a). Отлов из реки, накопление рыб в живорыбном судне («прорези»), доставка на завод являются стрессовыми для производителей, что, вероятно, также способствовало сохранению повышенного уровня F в СК этих рыб. По мере выдерживания (до 32–50 суток) интактных самок севрюги в прудах содержание F уменьшалось до 9–12 нг/мл (Табл. 1). В прудах происходила адаптация производителей, ооциты у самок достигали дефинитивных размеров, ядро смещалось к периферии ооцита, и таких самок с гонадами на IV завершённой СЗ можно было использовать в рыбоводном процессе при наступлении нерестовых температур. Выявленные закономерности, очевидно, свидетельствуют о менее интенсивном метаболизме у производителей осетровых после исключения речного периода миграции и при длительном резервировании на рыбоводном заводе. При этом при отсутствии экзогенного питания у самок и самцов осетровых происходит завершение процессов гаметогенеза и появляется готовность к гормональной стимуляции.

ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ КОРТИЗОЛА В КРОВИ, ПОЛОСТНОЙ ЖИДКОСТИ И ООЦИТАХ У ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ОСЕТРОВЫХ В ХОДЕ СОЗРЕВАНИЯ ПОСЛЕ ГОРМОНАЛЬНОЙ СТИМУЛЯЦИИ

В конце 90-х годов для гормональной стимуляции созревания производителей ещё использовали гипофизы осетровых в форме легко дозируемого глицеринового гипофизарного препарата (ГПП). С 2000-х годов ввиду невозможности промышленной заготовки гипофизов осетровых рыб стимуляция проводилась исключительно сурфагоном – суперактивным аналогом гонадотропин-релизинг гормона млекопитающих (Гн-РГ), как правило, на нижнем пределе нерестовых температур в виде дробных инъекций или путем однократного введения при повышении нерестовой температуры (Гончаров и др. [Goncharov et al.] 1991; Тренклер [Trenkler] 2010; Williot and Chebanov 2018). Качество полученных зрелых половых клеток у самок оценивали с помощью определения доли развивающихся эмбрионов (% РЭ) в середине гастрюляции (Dettlaff et al. 1993); качество спермы самцов оценивали по 5-балльной шкале (Персов [Persov] 1947).

У рыб, созревших после гормональной стимуляции, уровень F в СК в момент получения половых продуктов зависел от того, когда рыбы были выловлены и как долго они находились в бассейнах и прудах. Так, по многолетним наблюдениям у белуги после созревания под действием ГПП уровень F у яровых рыб составлял в среднем 55–66 нг/мл, у озимых – 33–35 нг/мл, а у русского осетра – 20–30 и 10–15 нг/мл соответственно. У яровых самок севрюги (с разными сроками выдерживания в прудах) после успешного созревания содержание F в СК было также больше, чем у озимых (50–70 и 15–25 нг/мл соответственно). На самках севрюги яровой формы были получены более детальные данные, характеризующие зависимость уровня F в СК в момент получения половых продуктов от сроков выдерживания рыб в прудах. Высокие концентрации F в крови наблюдались при созревании у рыб, которых подвергли гормональной стимуляции в течение суток после доставки на завод. По мере выдерживания уровень F снижался как у самок с разными показателями РЭ,

так и у незрелых рыб (Табл. 1). Такое снижение объясняется тем, что во время анадромной миграции ИЖ находится в активном состоянии (Баранникова и др. [Barannikova et al.] 2000a), а после срыва миграции, при резервировании рыб, ее активность снижается. Вероятно, в ходе резервирования чувствительность ИЖ к АКТГ, который входит в состав ГПП, также изменяется. При длительном выдерживании исчезает разница в уровне F у интактных, незрелых и у созревших самок с разными показателями РЭ, хотя при более коротких сроках резервирования такая разница выявлена (Табл. 1).

Динамика уровней гормонов в СК в ходе созревания у производителей севрюги яровой формы изучалась также при прижизненном взятии проб крови из каудальной вены. После 14-дневного резервирования в пруду уровень F у самок севрюги значительно снизился по сравнению с уровнем после доставки на АОРЗ (со 191.0 ± 26.11 до 91.1 ± 10.12 нг/мл, $p < 0.001$; Рис. 1А). Было выявлено значительное повышение уровня F и тестостерона в СК после введения гормональных препаратов, а к моменту овуляции у самок и в конце спермиации у самцов уровни этих гормонов в СК снижались. Так, при использовании схемы двукратного инъекционного введения самок севрюги первая (сенситизирующая) доза ГПП не повлияла на уровень F в крови. Увеличение концентрации F отмечено у самок севрюги после введения второй (разрешающей) дозы ГПП (Рис. 1А). К моменту овуляции уровень F уменьшился со 159.4 ± 35.23 до 99.1 ± 22.96 нг/мл ($p < 0.05$). В случае использования ГПП увеличение уровня F за 10–14 ч до овуляции у самок севрюги и в начале спермиации у самцов могло бы быть объяснено действием АКТГ, который может присутствовать в составе гипофизарного препарата, хотя специальных исследований активности АКТГ в составе ГПП не проводилось (Semenkova et al. 2002).

У самцов персидского осетра (*Acipenser persicus* Borodin, 1897) иранские исследователи обнаружили сходную динамику уровня F в СК при созревании под действием препарата гипофиза: пик уровня F был выявлен в начале спермиации и соответствовал ~200 нг/мл, через 12 ч этот показатель снизился до ~90 нг/мл (Hajirezaee et al. 2011). Ранее было показано, что у осетровых введение ГПП вызывало усиление

функциональной активности не только стероидогенной ткани гонад, но и периферических желез – ИЖ и щитовидной, тогда как введение очищенного гонадотропина не приводило к активизации периферических желез (Баранникова и др. [Barannikova et al.] 1981b). В другом опыте нами было отмечено достоверное повышение уровня F в СК самок севрюги через 7 ч после введения разрешающей дозы сурфагона (Рис. 1В). У самцов севрюги уровень F достоверно увеличился через 8 ч после инъекции сурфагона, что в опыте совпало с началом спермиации (Bayunova et al. 2006). Сходные результаты были получены на северодвинской стерляди (*Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758): как после однократного введения ГПП, так и после двукратного введения сурфагона у самок пик уровня F наблюдался за 22–23 ч до овуляции. У самцов стерляди пик уровня F был выявлен в начале спермиации – через 9 ч после введения ГПП или через 13 ч после введения сурфагона (Баранникова и др. [Barannikova et al.] 2005b). Тот факт, что повышение концентрации F в СК созревающих рыб происходит под действием сурфагона, стимулирующего выведение эндогенного гонадотропина, позволяет предполагать участие F в регуляции процесса созревания.

Гормональный состав СК и ПЖ может оказывать влияние на уровень стероидов в ооцитах, что, в свою очередь, определяет ход эмбрионального развития (Pottinger and Mosuwe 1994; Voiko et al. 2003). У самок севрюги после овуляции в ПЖ были выявлены стабильные уровни F – 8.6 ± 0.9 нг/мл, а в СК этот показатель был выше – 57.3 ± 8.4 нг/мл. Стабилизация этого параметра в ПЖ обеспечивается не только при высоких, но и при относительно низких его значениях в СК (Barannikova et al. 2002a). У некоторых костистых рыб концентрации стероидных гормонов в СК и ПЖ оказались сходны, однако при увеличении уровня F в крови под действием стресса его содержание в ПЖ не изменялось (Contreras-Sanches et al. 1995). Интересно отметить, что по данным иранских исследователей уровень F в семенной жидкости у самцов *A. persicus* составил 8–14 нг/мл, тогда как в СК этот показатель соответствовал 80–90 нг/мл (Hajirezaee et al. 2011). Вероятно, существуют механизмы, стабилизирующие концентрации некоторых гормонов и метаболитов в ПЖ у са-

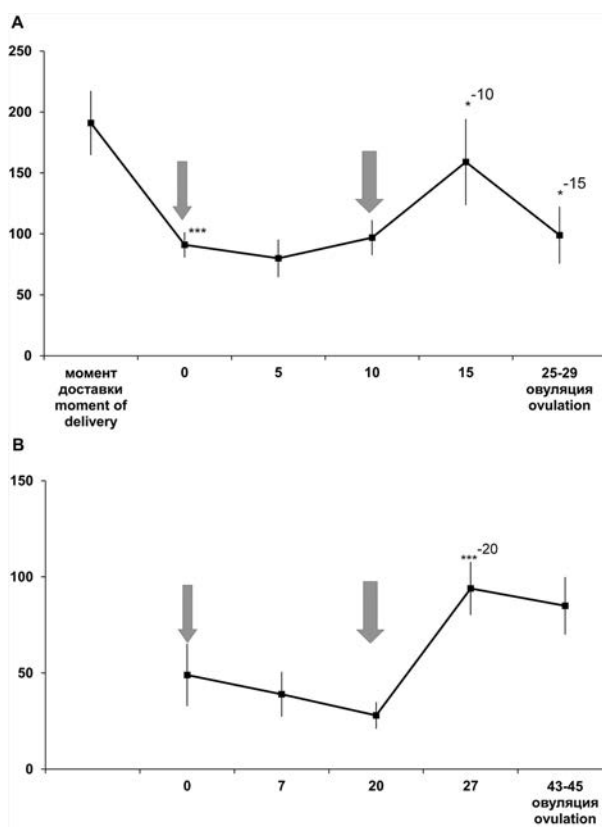


Рис. 1. Динамика содержания кортизола в сыворотке крови у самок севрюги, созревающих под действием двукратного введения глициринового гипофизарного препарата ($n=8$) в дозах 4+90 лягушачьих единиц на самку (А) и под действием двукратного введения сурфагона ($n=7$) в дозах 0.5+20 мкг на самку (В). Обозначения: по оси абсцисс – время после введения первой дозы препарата, ч; по оси ординат – концентрация кортизола, нг/мл. Моменты введения препаратов указаны стрелками. Данные представлены как $M \pm SEM$; достоверности отличий выявлены с применением парного t -критерия Стьюдента для зависимых выборок. Отличия достоверны при: * – $p < 0.05$; *** – $p < 0.001$ (без индекса – по отношению к моменту доставки; с индексами (10, 15, 20) – по отношению к соответствующему моменту времени). По: Semenkov et al. 2002; Bayunova et al. 2006.

Fig. 1. Dynamics of blood serum cortisol levels in stellate sturgeon females ovulated under the influence of double administration of glycerin pituitary preparation ($n=8$) in doses of 4+90 frog units per female (A) and under the influence of double administration of GnRH ($n=7$) in doses of 0.5+20 µg per female (B). Designations: X axis – time after administration of the first dose of the drug, h; Y axis – cortisol concentration, ng/ml. Moments of drug administration are indicated by arrows. Data are presented as $M \pm SEM$; significant differences were identified using paired t -Student test for dependent samples. The differences are significant at: * – $p < 0.05$; *** – $p < 0.001$ (without index – in relation to the moment of delivery; with indexes (10, 15, 20) – in relation to the corresponding time point). After: Semenkov et al. 2002; Bayunova et al. 2006.

мок и в семенной жидкости у самцов осетровых рыб на оптимальном уровне, что важно для сохранности половых клеток от неблагоприятного воздействия высоких концентраций кортикостероидов.

В ряде работ, выполненных на костистых рыбах, показано, что на начальных этапах эмбрионального развития уровень половых стероидов и F в оплодотворенных яйцеклетках значительно снижается, а затем, в ходе формирования эндокринной системы эмбриона, увеличивается, иногда достигая пика перед вылуплением (Brooks et al. 1995; Pankhurst 2011). По нашим данным уровень F в СК у самок севрюги после вылова из реки был значительно выше, чем у самок, созревших на АОРЗ, однако содержание F в ооцитах у этих групп рыб практически не различалось. При диапазоне концентраций F в СК у разных особей от 16.2 до 171.1 нг/мл его уровень в яйцеклетках оставался значительно ниже – от 6.4 до 13.3 нг/г (Дюбин и др. [Dyubin et al.] 2000). Показано, что содержание F в неоплодотворенных яйцеклетках у *A. persicus* составляло 3.58 ± 0.74 нг/г (Falahatkar et al. 2013), а у белого осетра (*Acipenser transmontanus* Richardson, 1836) этот показатель был выше – 21.54 ± 3.53 нг/г (Simontacchi et al. 2009). Содержание F быстро и значительно снизилось после оплодотворения у *A. persicus* до 1.75 ± 0.28 нг/г, у *A. transmontanus* – до 3.76 ± 0.53 нг/г, что могло быть связано со свободной диффузией F (Simontacchi et al. 2009). Уровень F не изменялся в ответ на острый стрессовый тест на различных стадиях развития до вылупления потомства (Falahatkar et al. 2013). На примере русского осетра показано, что созревание гормонозависимых функциональных механизмов приурочено к концу предличиночного развития и маркируется наибольшими показателями уровней тироксина, F и циклического аденозинмонофосфата (Voiko et al. 2003). Проблемы взаимосвязи гормонального баланса в биологических жидкостях, контактирующих с гонадами, с гормональным статусом ооцитов и особенностями эмбрионального развития требуют дальнейших исследований.

Синтез созревающими овариальными фолликулами и фрагментами семенников, наряду с половыми стероидами, также и F позволяет предполагать его участие в осуществлении репродуктивной функции у осетровых (Webb et

al. 2002). Овариальные фолликулы, взятые от самок стерляди до гормональной стимуляции и через 5 ч после нее, продуцировали F, а при добавлении в инкубационную среду прогестерона выработка F увеличивалась (Baupova 2016a). Наличие рецепторов к F в семенниках у ряда костистых, высокий уровень F и его конъюгированных форм в крови и семенной жидкости в период спермиации у этих рыб свидетельствуют о паракринном влиянии F на завершающий этап развития половых желез (Vizziano-Cantonnet et al. 2015). При использовании краткосрочной экспозиции овариальных фолликулов в растворе стероидов было показано, что минералкортикоиды 11-дезоксикортизол и 11-дезоксикортизон вызывали растворение зародышевого пузырька (ядра) дозозависимым образом в ооцитах севрюги, стерляди и сибирского осетра (Semenkova et al. 2006a, b; 2008; Baupova 2016b). Кортикостероиды, как и прогестины, непосредственно влияющие на процесс овуляции у рыб, относятся к группе С21-стероидов. Есть мнение, что кортикостероиды, которые в небольшом количестве вырабатываются в гонадах, можно назвать специфическими прогестинами, функциональные особенности которых связаны с оксигенированным состоянием атомов углерода в 11-м и в 21-м положениях (Kime 1993).

ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГИПОТАЛАМО-ГИПОФИЗАРНО-ГОНАДНОЙ И ГИПОТАЛАМО-ГИПОФИЗАРНО-ИНТЕРРЕНАЛОВОЙ ОСЕЙ У ОСЕТРОВЫХ В ХОДЕ СОЗРЕВАНИЯ

Уровень F в СК является одним из наиболее часто измеряемых параметров, использующихся для оценки стресса и уровня благополучного физиологического состояния («welfare») у осетровых (Shreck 2010; Barton 2002; Pankhurst 2011; Falahatkar et al. 2013; Simide et al. 2018). При оценке уровня F в СК у производителей осетровых в ходе созревания на рыболовных заводах под действием гормональной стимуляции учитывается его роль как индекса стресса, так и одного из регуляторов половой функции. У хрящевых ганоидов содержание F в крови составляет от минимального (0.66 нг/мл у белого лопатоноса (*Scaphirhynchus albus* Forbes et Richardson, 1905) в спокойном состоянии) до

максимального (470 нг/мл у *A. stellatus* после стрессорного воздействия) (Webb et al. 2007), что сходно с данными для большинства костистых рыб (Barton 2002). Такой широкий диапазон частично связан с межвидовыми вариациями, суточными и сезонными колебаниями уровня F, возрастом и СЗГ, а также с условиями процедуры отбора проб, наличием стрессорных факторов и условиями окружающей среды (Pankhurst 2011). После острого стрессорного воздействия (краткосрочная иммобилизация, выдерживание на воздухе, хендлинг) уровень F у ряда видов костистых рыб значительно увеличивается (в зависимости от температуры воды) в течение 2.5–120 минут, и через 2–6 ч (максимум через 24–48 ч) его уровень возвращается к норме. Если стрессор хронический (длительное беспокойство рыб, воздействие солей тяжелых металлов, органических загрязнителей, кислот, резких изменений температуры), уровень F долго остается повышенным (Pankhurst 2011). После индукции острого стресса у осетровых пик уровня F в крови возникает довольно быстро (30–60 мин), а возвращение концентрации F к базальным уровням происходит в течение нескольких часов (Belanger et al. 2001; Barton 2002). В случаях длительного стрессорного воздействия мониторинг уровня F можно рассматривать как показатель хронической реакции на стресс (Lankford et al. 2003). Уровень F в СК является информативным физиологическим параметром в экспериментальных условиях, но в настоящее время в аквакультуре для оценки «welfare» рекомендуют использование многомерного анализа комплекса физиологических параметров в образцах проб крови (активность лизоцима и комплемента, общая антиоксидантная способность и содержание активных форм кислорода, уровень экспрессии генов *hsp 70* и *hsp 90*) (Simide et al. 2018).

В ходе рыболовного процесса происходит как острое, кратковременное воздействие стресса на производителей, так и хроническое, или же сочетание этих воздействий. Так, самки севрюги, которые находились в течение 20–30 мин в неводе на воздухе при отлове из пруда после резервирования, имели уровень F в крови ~140 нг/мл. Через 18 ч после стрессорного воздействия, когда эти самки находились в бассейне в спокойном состоянии, уровень F возвращался к ~30 нг/мл.

Пребывание в неводе в течение 10–15 мин у рыб из другой группы не вызвало увеличения уровня F в крови, тогда как уровень тестостерона у рыб из обеих групп был стабилен и соответствовал 100–130 нг/мл (Baunova et al. 2002).

В условиях эксперимента на рыбоводном заводе нами были смоделированы некоторые острые стрессорные воздействия, оказываемые на производителей осетровых. Самцы русского осетра отреагировали на асфиксию в течение 30 мин повышением в 3–4 раза исходного (33.5 нг/мл) уровня F в СК через 40–55 мин после начала воздействия. Содержание F снизилось к исходному уровню через 20 ч после воздействия, тогда как содержание глюкозы оставалось высоким. Содержание тестостерона значительно снизилось после асфиксии и оставалось в диапазоне 30–40% от исходного уровня через 20 ч после воздействия (Baunova 2002). Ранее у зрелых самок русского осетра под влиянием динамической нагрузки (ускоренное плавание) мы отмечали двукратное повышение уровня F в течение часа от начала воздействия и снижение этого показателя к исходному уровню через 24 часа. При этом также отмечалось снижение уровней тестостерона и эстрадиола в СК (Bukovskaya and Baunova 1996).

Изучение взаимодействия гипоталамо-гипофизарно-гонадной оси и ГГИО включает в себя два основных направления: 1) воздействие стресса на физиологию размножения и репродуктивное поведение; 2) влияние на стрессовый ответ репродуктивного поведения и физиологических изменений в организме при репродукции (Greenberg and Wingfield 1987). В опыте острому стрессорному воздействию были подвергнуты самки севрюги, созревающие под действием ГПП на Волжском осетровом рыбоводном заводе. У самок через 3 ч после инъекции ГПП 30-минутный хендлинг вызывал увеличение уровня F в крови до 150–200 нг/мл; уровень F возрастал и у самок из контроля, также получивших ГПП, хотя и в меньшей степени. Через 5–11 ч после воздействия уровень F у севрюги соответствовал исходному (Рис. 2). В контрольной группе снижение уровня F произошло раньше, а ко времени овуляции уровень F был низким у всех рыб. Динамика уровней половых стероидов при созревании была сходна у всех самок, и у всех самок показатель РЭ со-

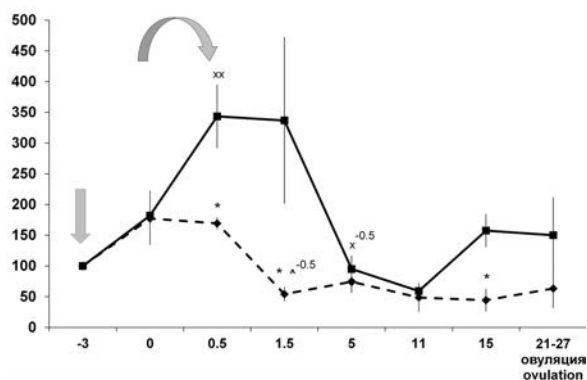


Рис. 2. Влияние введения глициринового гипофизарного препарата (ГПП) в дозе 55 лягушачьих единиц на самку и 30-минутного хендлинга на уровень кортизола в сыворотке крови у самок севрюги. Обозначения: ■ – стресс (30-минутный хендлинг); ◆ – контроль. По оси абсцисс – время по отношению к началу хендлинга, ч; по оси ординат – концентрация кортизола, % от исходного уровня. Момент введения ГПП указан прямой стрелкой. Период оказания стрессорного воздействия (30-минутного хендлинга) обозначен изогнутой стрелкой. Данные представлены как $M \pm SEM$. Исходная концентрация кортизола (принятая за 100 %) у самок, подвергнутых хендлингу, составила 47.4 ± 15.55 нг/мл ($n=4$), у контрольных самок – 50.5 ± 10.89 нг/мл ($n=3$). Достоверности отличий между группами выявлены с применением двухвыборочного t -критерия Стьюдента для независимых выборок. Отличия между опытной и контрольной группами достоверны при: * – $p < 0.05$. Достоверности отличий внутри каждой группы выявлены с применением парного t -критерия Стьюдента для зависимых выборок. Отличия в опытной группе достоверны при: x – $p < 0.05$; xx – $p < 0.01$ (без индекса – по отношению к исходному уровню; с индексом $^{(0.5)}$ – по отношению к соответствующему моменту времени). Отличия в контрольной группе достоверны при: ^ – $p < 0.05$ (с индексом $^{(0.5)}$ – по отношению к соответствующему моменту времени). По: Bukovskaya et al. 1999.

Fig. 2. Influence of glycerinic pituitary preparation (PP) administration in dose of 55 frog units per female and 30-minute handling on blood serum cortisol levels in stellate sturgeon females. Designations: ■ – stress (30-minute handling); ◆ – control. X axis – time in relation to the start of handling, h; Y axis – cortisol concentration, % of the initial level. The moment of PP administration is indicated by straight arrow. The period of stress exposure (30-minute handling) is indicated by curved arrow. Data are presented as $M \pm SEM$. The initial concentration of cortisol (taken as 100%) in females subjected to handling was 47.4 ± 15.55 ng/ml ($n = 4$), in control females – 50.5 ± 10.89 ng/ml ($n = 3$). Significances of differences between groups were revealed using two-sample Student t -test for independent samples. Differences between the experimental and control groups are significant at: * – $p < 0.05$. Significance of differences within each group was revealed using paired Student t -test for dependent samples. The differences in the experimental group are significant at: x – $p < 0.05$; xx – $p < 0.01$ (without index – in relation to the initial level; with index $^{(0.5)}$ – in relation to the corresponding time point). Differences in the control group are significant at: ^ – $p < 0.05$ (with index $^{(0.5)}$ – relative to the corresponding time point). After: Bukovskaya et al. 1999.

ответствовал 75–95%. Таким образом, самки сеvрюги, подвергнутые хендлингу вскоре после отлова из реки у мест нерестилищ, демонстрировали четкое повышение уровня F в ответ на стресс (Bukovskaya et al. 1999). В другом опыте у самок сеvрюги, отловленных в дельте Волги, которые в преднерестном состоянии после доставки с мест отлова на АОРЗ предварительно выдерживались в прудах в течение 21 дня, была выявлена дисперсия реакции на 30-минутную динамическую нагрузку. Только половина самок давала типичный пик уровня F и глюкозы в СК через 1 час после стрессорного воздействия и затем после введения ГП. Это могло быть обусловлено изменением уровня гормональной рецепции вследствие нарушения нормального хода нерестовой миграции и длительного выдерживания в пруду. Однако в целом динамическая нагрузка не оказала негативного влияния на процесс созревания самок, показатели РЭ у самок сеvрюги в этом опыте соответствовали нормативным (60–90%). У самцов сеvрюги, подвергнутых такому же воздействию вскоре после отлова из реки (в состоянии миграции), через 1 ч после воздействия не наблюдалось повышения уровней F и глюкозы; динамика уровня тестостерона также не отличалась у контрольных и стрессированных рыб, все особи дали сперму отличного качества после стимуляции созревания ГП. Видимо, динамическая нагрузка использованной интенсивности не являлась для этих самцов стрессом (Baunova et al. 2002). Б.Ф. Гончаров отмечал, что реакция на стрессоры у самок сеvрюги может изменяться в зависимости от состояния фолликулов, и возможно, от состояния организма самки. После кратковременного стрессорного воздействия у самок реакция фолликулов на гормоны гипофиза *in vitro* не ухудшалась, а в ряде случаев даже улучшалась (Goncharov and Polupan 1999).

По нашим данным у самцов сеvрюги с низким (1 балл) и высоким (5 баллов) качеством спермы в отдельные годы выявлялась разница по содержанию F: 105.9 ± 16.74 и 56.3 ± 14.35 нг/мл соответственно (Baunova et al. 2002). У самок сеvрюги с показателем РЭ >50% и у незрелых самок в ряде случаев также выявлялась разница по уровню F в СК: у незрелых рыб уровень F был в 1.5 раза выше (Табл. 1). Влияние стрессорных воздействий на качество гамет опосреду-

ется, очевидно, действием стресса на секрецию и обмен половых стероидов. При этом большое значение имеет этап жизненного цикла, во время которого рыбы подвергаются стрессорному воздействию. Отмечают, что зрелые поствителлогенные фолликулы мало чувствительны к острому стрессорному воздействию (Carragher and Pankhurst 1991). При имплантации самкам радужной форели за 6 недель до овуляции капсул с F и при инкубации ооцитов с F *in vitro* не было отмечено существенного влияния повышенного уровня F на качество гамет и потомства (Brooks et al., 1995). Эпизодический острый стресс у самок радужной форели за 9 месяцев до сезона размножения приводил к задержке овуляции и уменьшению размера половых клеток, у самцов же – к уменьшению количества спермы (Campbell et al. 1992; Contreras-Sanchez et al. 1995). Уменьшение размера яйцеклеток объясняют нарушением выработки вителлогенина в печени в результате уменьшения количества рецепторов к эстрадиолу в клетках этого органа у незрелых рыб, или в результате понижения уровня эстрадиола в крови вследствие нарушения его синтеза у зрелых рыб (Pottinger et al. 1991).

Резервирование производителей в бетонных бассейнах при нерестовых температурах и при высокой плотности посадки может привести к развитию у них хронической стрессорной реакции. Хронический стресс вызывает снижение уровня половых стероидов, что, в свою очередь, снижает эффективность рыбоводных мероприятий, приводя к увеличению числа незрелых производителей и к снижению качества половых продуктов у созревших рыб. При этом в ряде случаев наблюдалось значительное повышение уровня F, однако затем мог наступать период истощения, и содержание F в СК падало. На примере самок белуги было проведено сравнение уровня F у погибающих особей и рыб, давших половые продукты хорошего качества. По материалам разных лет в норме содержание F у самок в условиях завода составляло от 50 до 80 нг/мл, а у единичных особей белуги с травмами, погибающих при наступлении нерестовых температур, уровень F был ~200 нг/мл (Baunova, unpublished data). Выдерживание самцов русского осетра в бетонных бассейнах при нерестовых температурах приводило к увеличению уровня F в СК к 10-му дню

Таблица 2. Содержание кортизола (нг/мл) в сыворотке крови у самцов севрюги после гормональной стимуляции созревания глицериновым гипофизарным препаратом при разных сроках резервирования в бассейнах.**Table 2.** Blood serum cortisol levels (ng/ml) in stellate sturgeon males after hormonal stimulation of maturation by glycerin pituitary preparation at different holding periods in the tanks.

Сроки резервирования Holding periods	Характеристика самцов севрюги Characteristics of stellate sturgeon males	
	Интактные Intact	Созревшие Matured
3 ч после доставки 3 h after delivery	92.3 ± 12.51 (28)	–
20–22 ч 20–22 h	53.0 ± 28.06 (7)	69.8 ± 22.28 (7)
2 суток 2 days	50.6 ± 10.10 ^{bx} (12)	63.5 ± 17.01 (7)
3–4 суток 3–4 days	48.1 ± 15.56 ^{ax} (14)	78.5 ± 8.72 ^{xx} (41)
5–6 суток 5–6 days	–	77.9 ± 9.91 ^{xx} (24)
7–8 суток 7–8 days	88.1 ± 12.32 (10)	39.4 ± 7.64 ¹ (5)

Примечания: в скобках указано число самцов, данные представлены как $M \pm SEM$. Достоверности отличий между группами выявлены с применением двухвыборочного t -критерия Стьюдента для независимых выборок. Достоверность различий в столбцах таблицы по сравнению с самцами через 3 ч после доставки при: ^a – $p < 0.05$; ^b – $p < 0.01$. Достоверность различий в столбцах таблицы по сравнению с самцами через 7–8 суток резервирования в бассейне при: ^x – $p < 0.05$; ^{xx} – $p < 0.01$. Достоверность различий в строках таблицы по сравнению с интактными самцами при: ¹ – $p < 0.01$.

Notes: the number of males is shown in parentheses, data are presented as $M \pm SEM$. Significances of differences between groups were revealed using two-sample Student t -test for independent samples. The significance of differences in the table columns compared to males 3 hours after delivery at: ^a – $p < 0.05$; ^b – $p < 0.01$. The significance of differences in the table columns compared to males after 7–8 days of reservation in the tank at: ^x – $p < 0.05$; ^{xx} – $p < 0.01$. The significance of differences in the table rows compared to intact males at: ¹ – $p < 0.01$.

резервирования (в среднем с 30 до 130 нг/мл) и к уменьшению уровня тестостерона, в среднем со 160 до 120 нг/мл (Baunova et al. 2002). У самцов севрюги, пойманных в начале нерестовой миграции в Волгу, достаточно высокий уровень F в СК уменьшался в 2 раза при кратковременном выдерживании в бассейнах АОРЗ (2–4 дня) при относительно небольшой плотности посадки (1 самец/м³). При более длительном (7–8 суток) выдерживании в бассейнах при нерестовой температуре уровень F снова возрастал; у части особей появлялись потертости кожных покровов, свидетельствовавшие о том, что рыбы находились в угнетенном физиологическом состоянии (Табл. 2). Взаимодействие гипоталамо-гипофизарно-гонадной оси и ГГИО у рыб достаточно сложно. Даже на примере одного лишь гормона F видно, что его функция изменяется в

самых широких пределах – от участия в процессах созревания и осуществления миграционного поведения до торможения репродуктивных процессов в неблагоприятных условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования, проведенные на 3 видах осетровых, показали, что содержание F в крови изменяется в зависимости от фазы репродуктивного цикла, физиологического состояния и условий содержания рыб. В начале анадромной миграции в Волгу выявлены более высокие уровни F в СК и более высокая функциональная активность ИЖ у производителей осетровых по сравнению с данными для рыб в период нагула в море. Резервирование производителей осетровых в условиях рыбоводных заводов после сры-

ва нерестовой миграции приводило к снижению уровня F в СК. Наиболее благоприятными для резервирования производителей являются проточные пруды. При выдерживании самок севрюги и русского осетра при оптимальных температурах в прудах содержание F в сыворотке крови уменьшалось, а уровни половых стероидов, сниженные после доставки самок на рыбоводный завод, в начальный период резервирования увеличивались и в дальнейшем оставались стабильными.

При оценке уровня F в крови производителей осетровых в ходе созревания на рыбоводных заводах под действием гормональной стимуляции учитывалась его роль как индекса стресса, так и одного из регуляторов половой функции. При созревании производителей осетровых после гормональной стимуляции происходило повышение содержания F и половых стероидов (андрогенов и прогестинов) в СК в течение нескольких часов после стимуляции; снижение уровня F и андрогенов к началу овуляции у самок; снижение уровня F, андрогенов и прогестинов к концу спермиации у самцов. При этом при использовании в качестве стимуляторов созревания как гипофизарного препарата осетровых, так и сурфагона происходили сходные изменения уровня исследованных стероидов в крови. Созревающие овариальные фолликулы и фрагменты семенников, наряду с половыми стероидами, синтезируют F, что подтверждает его участие в осуществлении репродуктивной функции у осетровых. Содержание F в ооцитах и ПЖ у самок и в семенной жидкости у самцов осетровых было стабильно невысоким, вероятно, вследствие наличия механизмов защиты половых клеток от повреждающего воздействия высоких уровней глюкокортикоидов.

Кратковременные стрессорные воздействия приводили к увеличению в 2–3 раза содержания F и глюкозы в крови у осетровых через 30–60 минут от начала воздействия, а через 22–24 часа концентрации F и глюкозы возвращались к исходным уровням, поэтому для снижения вредных последствий стресса у производителей осетровых необходимо проводить биотехнические приемы (отлов, пересаживание в бассейны) в возможно более короткие сроки – не более 30 мин. Четких видовых отличий по уровню F между исследованными видами обнаружено не

было. Под действием хронического стресса (повышенные плотности посадки, травмы) уровень F в крови рыб также увеличивался в несколько раз по сравнению с базовым уровнем. Как показали наши исследования, при соблюдении основных правил биотехники при работе с производителями может произойти кратковременное повышение уровня F, которое не оказывает негативного влияния на результат гормонального воздействия и/или качество половых продуктов. При несоблюдении условий содержания производителей, при травмировании их, длительной асфиксии и пр. может развиваться хроническая стрессорная реакция. Хронический стресс приводит к повышению уровня F и снижению уровня половых стероидов, что, в свою очередь, снижает эффективность рыбоводных мероприятий, приводя к увеличению числа незрелых рыб и к снижению качества половых продуктов у созревших производителей.

Анализ полученных результатов позволяет заключить, что данные о динамике содержания F и половых стероидов в крови самок и самцов осетровых способствуют пониманию процессов, происходящих в организме рыб на завершающих этапах репродуктивного цикла и могут быть использованы при разработке и совершенствовании схем гормональной стимуляции созревания производителей на рыбоводных заводах. Дальнейшее исследование этого вопроса (в частности, особенностей сигналинга F у осетровых) представляет интерес как с точки зрения сравнительной эндокринологии, так и в практическом аспекте с целью оптимизации рыбоводного процесса.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по госзаданию Министерства науки и высшего образования РФ по направлению 4 – АААА-А18-118012290427-7. Автор сердечно благодарен рецензентам, которые взяли на себя труд просмотреть и оценить работу.

ЛИТЕРАТУРА

Aluru N. and Vijayan M.M. 2009. Stress transcriptomics in fish: A role for genomic cortisol signaling. *General and Comparative Endocrinology*, 164(2–3): 142–150. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2009.03.020>

- Barton B.A. 2002.** Stress in fishes: a diversity of responses with particular reference to changes in circulating corticosteroids. *Integrative and Comparative Biology*, **42**(3): 517–525. <https://doi.org/10.1093/icb/42.3.517>
- Barannikova I.A. 1975.** Functional basis of fish migration. Nauka, Leningrad, 210 p. [In Russian].
- Barannikova I.A., Vasil'eva E.V., Trenkler I.V. and Tsepelovan P.G. 1978.** Interrenal gland in the life cycle of the migratory sturgeons (*Acipenseridae*). *Voprosy Ikhtiologii*, **18**(4): 719–734. [In Russian].
- Barannikova I.A., Bayunova N.N. and Strelbitskaya A.A. 1981a.** Formation of interrenal gland function in sturgeon ontogenesis and its reaction to changes in temperature. *Voprosy Ikhtiologii*, **21**(6): 1084–1092. [In Russian].
- Barannikova I.A., Boev A.A., Zenkevich G.A., Lacey Z.M. and Soltitskaya L.O. 1981b.** The results of using purified sturgeon gonadotropin in comparison with other pituitary preparations for sturgeon maturation stimulation (*Acipenser gueldenstaedtii* Br.). *Voprosy Ikhtiologii*, **21**(4): 719–726. [In Russian].
- Barannikova I.A., Vasil'eva E.V., Dyubin V.P. and Krasnodembskaya K.D. 1983.** The influence of hypophysectomy and salt and hormonal impacts on the state of the interrenal gland of the Siberian sturgeon. *Cytology*, **25**(2): 168–176. [In Russian].
- Barannikova I.A., Bukovskaya O.S. and Dyubin V.P. 1990.** Hormonal characteristics of sturgeon in the current state of the ecosystem of the Volga-Caspian basin. In: V.I. Luk'yanenko (Ed.). *Physiological and biochemical status of the Volga-Caspian sturgeons in normal and muscle tissue stratification*. IBV. ASSSR, Rybinsk: 100–109.
- Barannikova I.A., Bayunova L.V. and Saenko I.I. 1997.** Dynamics of steroid hormones in sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii* Br.) with different characteristics of gonads at the beginning of anadromous migration to the Volga. *Voprosy Ikhtiologii*, **37**: 312–318. [In Russian].
- Barannikova I.A., Bayunova L.V., Dyubin V.P. and Semenkova T.B. 1999.** Interrenal function and serum cortisol levels during the migratory cycle of sturgeons. *Journal of Applied Ichthyology*, **15**(4–5): 306–306. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.1999.tb00304.x>
- Barannikova I.A., Bayunova L.V., Dyubin V.P., Saenko I.I. and Semenkova T.B. 2000a.** Cortisol content in blood serum and function of interrenal gland in the life cycle of sturgeon *Acipenser gueldenstaedtii*. *Voprosy Ikhtiologii*, **40**(3): 379–388. [In Russian].
- Barannikova I.A., Artyukhin E.N., Bayunova L.V., Dyubin V.P. and Semenkova T.B. 2000b.** Steroids profiles in giant sturgeon females (*Huso huso* (L.)) at the beginning of anadromous migration and at induced ovulation after reservation. In: B. Norberg et al. (Eds.). *Proceedings of the 6th International Symposium on Reproductive Physiology of Fish*. Bergen: 420.
- Barannikova I.A., Dyubin V.P., Bayunova L.V. and Semenkova T.B. 2002a.** Steroids in the control of reproductive function of fish. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, **32**(2): 141–148. <https://doi.org/10.1023/A:1013923308125>
- Barannikova I.A., Bayunova L.V., Saenko I.I. and Semenkova T.B. 2002b.** Steroid hormone content in the blood serum of the Russian sturgeon *Acipenser gueldenstaedtii* at disturbances of the reproductive function in comparison with the normal sexual cycle. *Voprosy Ikhtiologii*, **42**(2): 221–224. [In Russian].
- Barannikova I.A., Bayunova L.V., Gruslova A.B. and Semenkova T.B. 2003a.** Steroids in sturgeon's migration regulation. *Fish Physiology and Biochemistry*, **28**(1): 263–264. <https://doi.org/10.1023/B:FISH.0000030547.91353.83>
- Barannikova I.A., Baiunova L.V., Semenkova T.B. and Gruslova A.B. 2003b.** Steroid hormones in the regulation of migration in fishes (study of the Russian sturgeon). *Rossiiskii fiziologicheskii zhurnal imeni I.M. Sechenova*, **89**(11): 1380–1387. [In Russian].
- Barannikova I.A., Bayunova L.V., Gruslova A.B., Semenkova T.B. and Trenkler I.V. 2005a.** Hiemal forms in the population of sturgeon *Acipenser gueldenstaedtii* in the Volga in the modern period and possibilities for their reproduction. *Voprosy Ikhtiologii*, **54**(3): 369–374. [In Russian].
- Barannikova I.A., Bayunova L.V., Kolmakov N.N. and Semenkova T.B. 2005b.** The dynamics of steroid hormones in blood under hormonal stimulation of maturation in the Northern Dvina sterlet (*Acipenser ruthenus* L.). *Voprosy Ikhtiologii*, **45**(1): 131–139. [In Russian].
- Barannikova I.A., Bayunova L.V., Semenkova T.B. and Trenkler I.V. 2008.** Changes in the physiological state of hiemal form of the Russian sturgeon *Acipenser gueldenstaedtii* in the Volga after holding and hormonal impacts. *Journal of Ichthyology*, **48**(5): 402–407. <https://doi.org/10.1134/s0032945208050044>
- Bayunova L.V., Pisevich S.B. and Semenkova T.B. 2001.** Content of steroid hormones and some metabolites in blood serum of sturgeon and beluga breeders of different biological groups after hormonal stimulation of maturation. In: N.D. Ozerniuk (Ed.). *Ecological problems of fish ontogenesis*. Physiological and biochemical aspects. Moscow: 46–56. [In Russian].
- Bayunova L.V., Barannikova I.A. and Semenkova T.B. 2002.** Sturgeon stress reactions in aquaculture. *Journal of Applied Ichthyology*, **18**: 397–404. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0426.2002.00410.x>
- Bayunova L.V., Canario A.V.M., Semenkova T.B., Dyubin V.P., Sverdlova O.A., Trenkler I.V. and Barannikova I.A. 2006.** Sex steroids and cortisol levels in the blood of stellate sturgeon (*Acipenser stellatus* Pallas) during final maturation induced by LH-RH-analogue. *Journal of Applied Ichthyo-*

- logy, **22**: 334–339. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2007.00980.x>
- Bayunova L.V. 2016a.** The effect of hormonal stimulation on steroid levels in tissue incubates of the sterlet (*Acipenser ruthenus* L.). *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, **52**(1): 17–27. <https://doi.org/10.1134/S0022093016010026>
- Bayunova L.V. 2016b.** The effect of four C21-steroids on oocyte maturation in Siberian sturgeon (*Acipenser baeri* Brandt). *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, **52**(6): 431–439. <https://doi.org/10.1134/S123456781606001X>
- Belenky M.A., Kuzik V.V., Chernigovskaya E.V. and Polenov A.L. 1985.** The hypothalamo-hypophysial system in Acipenseridae. *General and Comparative Endocrinology*, **60**(1): 20–26. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(85\)90287-4](https://doi.org/10.1016/0016-6480(85)90287-4)
- Belenky M.A., Gonsales G., Lederis K. and Polenov A.L. 1990.** ACTH-like immunoreactivity in the hypothalamus and hypophysis of sterlet *Acipenser ruthenus*. *Zhurnal Evoliutsionnoi Biokhimii i Fiziologii*. **26**(2): 98–104. [In Russian].
- Belanger J.M., Son J.H., Laugero K.D., Moberg G.P., Doroshov S.I., Lankford S.E. and Cech Jr. J.J. 2001.** Effects of shortterm management stress and ACTH injections on plasma cortisol levels in cultured white sturgeon, *Acipenser transmontanus*. *Aquaculture*, **203**: 165–176. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(01\)00620-2](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00620-2)
- Billard R., Bry C. and Gillet C. 1981.** Stress, environment and reproduction in teleost fish. In: A.D. Pickering (Ed.). *Stress and Fish*. Academic Press, London: 185–208.
- Boiko N.E., Kornienko G.G. and Vorobyeva O.A. 2002.** Cortisol and thyroid hormones at early stages of the development of the Russian sturgeon, *Acipenser guldenstadtii* Brandt. *Journal of Environmental Protection and Ecology*, **3**(3): 678–681.
- Brooks S., Pottinger T.G., Tyler C.R. and Sumpter J.P. 1995.** Does cortisol influence egg quality in the Rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*? In: F.W. Goetz and P. Thomas (Eds.). *Reproductive Physiology of Fish*. Proceedings of the Fifth International Symposium, 2–8 July 1995. Austin, USA: 180.
- Bukovskaya O.S., Bayunova L.V., Blokhin S.V. and Boev A.A. 1999.** The effects of acute stress on hormonal levels in the serum of russian and stellate sturgeons during induced maturation. *Journal of Applied Ichthyology*, **15**(4–5): 308–309.
- Bukovskaya O.S. and Bayunova L.V. 1996.** Effects of confinement and hormonal administration on steroid levels in sturgeon spawners. *Abstracts book "Fish reproduction'96"*, 9–12 sept. 1996. Ceske Budejovice, Czech Republic: 18–19.
- Vasil'eva E.V. 1981.** Morphometric analysis of the fine structure of the interrenal gland of the Siberian sturgeon under salt influence. *Cytology*, **23**(10): 1116–1121. [In Russian].
- Campbell P.M., Pottinger T.G. and Sumpter J.P. 1992.** Stress reduced and quality of gametes produced by rainbow trout. *Biology of Reproduction*, **47**(6): 1140–1150. <https://doi.org/10.1095/biolreprod47.6.1140>
- Carragher J.F. and Pankhurst N.W. 1991.** Stress and reproduction in a commercially important marine fish, *Pagrus auratus* (Sparidae). In: A.P. Scott et al. (Eds.). *Reproductive Physiology of Fish 1991*. FishSymp 91. Sheffield: 253–255.
- Contreras-Sanchez W.M., Schreck C.B. and Fitzpatrick M.S. 1995.** Effect of stress on the reproductive physiology of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. In: F.W. Goetz and P. Thomas (Eds.). *Reproductive Physiology of Fish*. Proceedings of the Fifth International Symposium, 2–8 July 1995. Austin, USA: 183.
- Detlaff T.A., Ginsburg A.S. and Schmalhausen O.I. 1993.** Sturgeon Fishes: Developmental Biology and Aquaculture. Springer-Verlag, Berlin (translation: G.G.Gause and S.G.Vassetzky). Berlin. 300 p.
- Dyubin V.P., Barannikova I.A., Bayunova L.V. and Semenkova T.B. 2000.** Biochemical parameters of blood serum, ovarian liquid and oocytes in stellate sturgeon (*Acipenser stellatus* Pallas) during final maturation. *Vestnik Sankt-Petersburgskogo Universiteta. Seriya 3*, **1**(3): 85–90. [In Russian].
- Falahatkar B., Akhavan S.R. and Ghaedi G. 2013.** Egg cortisol response to stress at early stages of development in Persian sturgeon *Acipenser persicus*. *Aquaculture International*, **22**(1): 215–223. <https://doi.org/10.1007/s10499-013-9669-y>
- Goncharov B.F., Igumnova L.V., Polupan I.S. and Savel'eva E.A. 1991.** The comparison of the effects of gonadotropin-releasing hormone synthetic analog and sturgeon fish pituitary glands on maturation of sex products in sturgeon fishes. *Ontogenez*, **22**: 514–524. [In Russian].
- Goncharov B.F. and Polupan I.S. 1999.** Stress affects the physiological state of the sturgeon ovarian follicles and female reproduction potencial. *Journal of Applied Ichthyology*, **15**(4–5): 340–341. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.1999.tb00364.x>
- Greenberg N. and Wingfield J. 1987.** Stress and reproduction: reciprocal relationships. In: D.O. Norris and R.E. Jones (Eds.). *Hormones and reproduction in fishes, amphibians and reptiles*. Plenum Press, New-York and London: 461–503.
- Gruslova A.B., Bayunova L.V. and Trenkler I.V. 2003.** Serum steroid hormone concentrations in females of russian sturgeon (*Acipenser guldenstaedtii*) with normal maturation after hormonal stimulation and with gonad dysfunction. *Rossiiskii fiziologicheskii zhurnal imeni I.M. Sechenova*, **89**(11): 1388–1395. [In Russian].

- Hajirezaee S., Rafiee G. and Hushangi R. 2011.** Comparative analysis of milt quality and steroid levels in blood and seminal fluid of Persian sturgeon males, *Acipenser persicus* during final maturation induced by hormonal treatment. *Biologia*, **66**(1): 160–169. <https://doi.org/10.2478/s11756-010-0140-5>
- Idler D.R. and Truscott B. 1980.** Phylogeny of vertebrate adrenal corticosteroids. In: P. Pang and A. Eppl (Eds.). *Evolution of Vertebrate Endocrine Systems*. Texas Tech University: 357–372.
- Kime D.E. 1993.** “Classical” and “non-classical” reproductive steroids in fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **3**(2): 160–180. <https://doi.org/10.1007/BF00045230>
- Krayushkina L.S. and Semenova O.G. 2010.** Morphofunctional changes of the interrenal gland and of ultrastructure of chloride cells in intact and hypophysectomized juveniles of starred sturgeon *Acipenser stellatus* (Acipenseridae) in the course of adaptation to sea water. *Journal of Ichthyology*, **50**(8): 671–681. <https://doi.org/10.1134/S0032945210080126>
- Krayushkina L.S., Semenova O.G. and Vyushina A.V. 2006.** Level of serum cortisol and Na⁺/K⁺ATP-ase activity of gills and kidneys in different acipenserids. *Journal of Applied Ichthyology*, **22**(s1): 182–187. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2007.00948.x>
- Lankford S.E., Adams T.E. and Cech J.J. 2003.** Time of day and water temperature modify the physiological stress response in green sturgeon, *Acipenser medirostris*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology*, **135**(2): 291–302. [https://doi.org/10.1016/s1095-6433\(03\)00075-8](https://doi.org/10.1016/s1095-6433(03)00075-8)
- Pankhurst N.W. 2011.** The endocrinology of stress in fish: an environmental perspective. *General and Comparative Endocrinology*, **170**(2): 265–275. <https://doi.org/10.1016/j.yjgcn.2010.07.017>
- Pankhurst N.M. and Van der Kraak G. 1997.** Effects of stress on reproduction and growth of fish. In: G.K. Iwama et al. (Eds.). *Fish Stress and Health in Aquaculture*. Cambridge University Press, Cambridge: 73–93.
- Persov G.M. 1947.** The state of the stellate sturgeon's testicles during spawning migration, spawning and return. In: N.L. Gerbil'skiy (Ed.). *Trudy Laboratorii osnov rybovodstva*. T. 1. Leningrad: 177–185. [In Russian].
- Pottinger T.G., Campbell P.M. and Sumpter J.P. 1991.** Stress-induced disruption of the salmonid liver-gonadal axis. In: A.P. Scott et al. (Eds.). *Reproductive Physiology of Fish 1991*. FishSymp 91. Sheffield: 114–116.
- Pottinger T.G. and Mosuwe E. 1994.** The corticosteroidogenic response of brown and rainbow trout alevins and fry to environmental stress during a ‘critical period’. *General and Comparative Endocrinology*, **95**(3): 350–362. <https://doi.org/10.1006/gcen.1994.1133>
- Romanov A.A. and Sheveleva N.N. 1992.** Disturbances in gonadogenesis in Caspian sturgeons (Acipenseridae). *Voprosy Ikhtologii*, **32**(5): 176–180. [In Russian].
- Semenkova T., Barannikova I., Kime D., McAllister B., Bayunova L., Dyubin V. and Kolmakov N. 2002.** Sex steroid profiles in female and male stellate sturgeon (*Acipenser stellatus* Pallas) during final maturation induced by hormonal treatment. *Journal of Applied Ichthyology*, **18**(4–6): 375–381. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0426.2002.00368.x>
- Semenkova T.B., Bayunova L.V., Boev A.A. and Dyubin V.P. 1999.** Effects of stress on serum cortisol levels of sturgeon in aquaculture. *Journal of Applied Ichthyology*, **15**(4–5): 270–272. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.1999.tb00249.x>
- Semenkova T.B., Canário A.V.M., Bayunova L.V., Couto E., Kolmakov N.N. and Barannikova I.A. 2006a.** Sex steroids and oocyte maturation in the sterlet (*Acipenser ruthenus* L.). *Journal of Applied Ichthyology*, **22**(s1): 340–345. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2007.00981.x>
- Semenkova T.B., Bayunova L.V., Webb M.A.H., Kolmakov N.N., Romanov A.G. and Barannikova I.A. 2006b.** Effect of progestins on germinal vesicle break down in sturgeon follicles in vitro. *Journal of Applied Ichthyology*, **22**(s1): 353–357. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2007.00983.x>
- Semenkova T.B., Bayunova L.V., Wuertz S., Kirschbaum F. and Barannikova I.A. 2008.** Effect of C21 steroids on germinal vesicle break down in sturgeon follicles in vitro. *Cybiurn*, **32**(2): 268–269.
- Schreck C.B. 2010.** Stress and fish reproduction: The roles of allostasis and hormones. *General and Comparative Endocrinology*, **165**(3): 549–556. <https://doi.org/10.1016/j.yjgcn.2009.07.004>
- Simontacchi C., Negrato E., Pazzaglia M., Bertotto D., Poltronieri C. and Radaelli G. 2009.** Whole-body concentrations of cortisol and sex steroids in white sturgeon (*Acipenser transmontanus*, Richardson 1836) during early development and stress response. *Aquaculture International*, **17**(1): 7–14. <https://doi.org/10.1007/s10499-008-9174-x>
- Simide R., Gaillard S. and Richard S. 2018.** The blood indicators of Siberian sturgeon welfare. In: P. Williot et al. (Eds.). *The Siberian Sturgeon (Acipenser Baerii, Brandt, 1869)*. Volume 2 – Farming: 451–477. https://doi.org/10.1007/978-3-319-61676-6_20
- Trenkler I.V. 2010.** Methodical recommendations for stimulation of maturation in sturgeon females and males at the hatcheries of the Volga Delta. VIS, Saint Petersburg, 44 p. [In Russian].
- Trusov V.Z. 1964.** Some peculiarities of maturation and maturity scale of sturgeon glands. *Proceedings of VNIRO*, **56**: 69–78. [In Russian].
- Webb M.A., Feist G.W., Trant J.M., Van Eenennaam J.P., Fitzpatrick M.S., Schreck C.B. and**

- Doroshov S.I. 2002.** Ovarian steroidogenesis in white sturgeon (*Acipenser transmontanus*) during oocyte maturation and induced ovulation. *General and Comparative Endocrinology*, **129**(1): 27–38. [https://doi.org/10.1016/s0016-6480\(02\)00508-7](https://doi.org/10.1016/s0016-6480(02)00508-7)
- Webb M.A.H., Allert J.A., Kappenman K.M., Marcos J., Feist G.W., Schreck C.B. and Shackleton C.H. 2007.** Identification of plasma glucocorticoids in pallid sturgeon in response to stress. *General and Comparative Endocrinology*, **154**(1–3): 98–104. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2007.06.002>
- Webb M.A.H. and Doroshov S.I. 2011.** Importance of environmental endocrinology in fisheries management and aquaculture of sturgeons. *General and Comparative Endocrinology*, **170**(2): 313–321. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2010.11.024>
- Wendelaar Bonga S.E. 1997.** The stress response in fish. *Physiological Reviews*, **77**(3): 591–625. <https://doi.org/10.1152/physrev.1997.77.3.591>
- Williot P. and Chebanov M. 2018.** Controlled Reproduction of Farmed Siberian Sturgeon *Acipenser baerii* Brandt. In: P. Williot et al. (Eds.). *The Siberian Sturgeon (Acipenser Baerii, Brandt, 1869)*. Volume 2 – Farming: 13–47. https://doi.org/10.1007/978-3-319-61676-6_2
- Vijayan M.M., Reddy P.K., Leatherland J.F., and Moon T.W. 1994.** The effects of cortisol on hepatocyte metabolism in rainbow trout: A study using the steroid analogue RU486. *General and Comparative Endocrinology*, **96**(1), 75–84. <https://doi.org/10.1006/gcen.1994.1160>
- Vizziano Cantonnet D., Mateo M., Alberro A., Barrios F. and Fostier A. 2015.** 17, 20 β -P and cortisol are the main in vitro metabolites of 17-hydroxy-progesterone produced by spermiating testes of *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1823) (Perciformes: Sciaenidae). *Neotropical Ichthyology*, **13**(3): 613–624. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20150013>

Представлена 9 октября 2019; принята 6 декабря 2019.