

Министерство сельского хозяйства  
Федеральное агентство по рыболовству  
Федеральное государственное бюджетное научное учреждение  
«Всероссийский научно-исследовательский институт  
рыбного хозяйства и океанографии»  
Филиал по пресноводному рыбному хозяйству ФГБНУ «ВНИРО»  
(«ВНИИПРХ»)

На правах рукописи



Воробьев Александр Павлович

**ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРНОГО РЕЖИМА ВОДЫ В МЕЖНЕРЕСТОВЫЙ  
ПЕРИОД НА ГАМЕТОГЕНЕЗ И РЕПРОДУКТИВНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ  
САМОК СИБИРСКОГО ОСЕТРА (*ACIPENSER BAERII* BRANDT, 1869)  
В УСЛОВИЯХ ИНДУСТРИАЛЬНЫХ ХОЗЯЙСТВ**

4.2.6. Рыбное хозяйство, аквакультура и промышленное рыболовство

Диссертация на соискание учёной степени кандидата  
биологических наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук, старший научный сотрудник

Мельченков Евгений Алексеевич

Москва – 2023

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	3
Глава 1 СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ ГАМЕТОГЕНЕЗА СИБИРСКОГО ОСЕТРА В УСЛОВИЯХ ИНДУСТРИАЛЬНЫХ ХОЗЯЙСТВ (Обзор литературы).....	8
Глава 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	18
Глава 3 РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	23
3.1. Оогенез самок сибирского осетра ленской популяции.....	23
3.2. Влияние процессов резорбции половых продуктов на рыбоводно- биологические показатели самок.....	32
3.3. Влияние условий индустриальных хозяйств на оогенез сибирского осетра.....	48
3.3.1. Влияние температуры воды на межнерестовый интервал осетровых рыб.....	48
3.3.2. Гистологическая картина оогенеза сибирского осетра в период межнерестового интервала.....	60
3.4. Влияние различной температуры воды на протекание половых циклов и ритм размножения рыб.....	91
3.5. Рыбоводно-биологическая оценка молоди сибирского осетра, полученной от групп производителей, содержащихся в преднерестовый период при различной сумме тепла.....	103
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	109
РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ИСПОЛЬЗОВАНИЮ НАУЧНЫХ ВЫВОДОВ.....	110
ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ.....	112
Перечень сокращений.....	113
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	114
ПРИЛОЖЕНИЯ .....	131

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность.** Численность осетровых рыб в природных водоёмах в последние десятилетия имеет тенденцию к непрерывному снижению, поэтому многообещающим направлением в развитии аквакультуры стало индустриальное осетроводство, основой которого является создание маточных стад и организация искусственного воспроизводства в условиях, кардинально отличающихся от естественной среды обитания. В настоящее время на индустриальных предприятиях, в сочетании с установками замкнутого водообеспечения проводятся работы по получению половых продуктов в течение 6-8 месяцев в год, что вызывает определенные трудности по выводу производителей в нерестовый режим в необходимые сроки и использования этих особей для целей воспроизводства в последующем. На ритм размножения могут повлиять и нарушения гидрологического и гидрохимического режимов в преднерестовый период, в том числе возникновение стрессовых ситуаций, не востребованность зрелых половых продуктов в данный период времени и многое другое. Все эти факторы могут являться основополагающими для исследований малоизученного процесса гаметогенеза у сибирского осетра в неспецифических для него условиях индустриальных хозяйств. Для успешного решения поставленных задач необходимо всестороннее изучение процесса резорбции у сибирского осетра при прохождении половых циклов в зависимости от температуры воды как одного из основных факторов, влияющих на созревание объектов аквакультуры, в том числе при содержании в условиях тепловодных хозяйств.

Эти знания позволяют оптимизировать рыбоводные технологические процессы и направят их развитие в нужном для человека направлении, создавая при этом необходимые условия для стабильного созревания самок осетровых рыб при прохождении ими отдельных звеньев полового цикла, что является актуальным направлением исследований, позволяющим оценить влияние температуры воды на протекание процесса гаметогенеза и позволит разработать и совершенствовать методы управления созреванием сибирского осетра в условиях промышленных осетровых хозяйств различного типа.

**Степень разработанности темы.** Сибирский осетр один из основных объектов товарной аквакультуры России. В 1981 году во ВНИИПРХ было получено первое потомство от производителей сибирского осетра выращенных в условиях тепловодного индустриального хозяйства (Смольянов, 1987). С этого времени сибирский осетр вошел в практику товарного осетроводства не только в России, но и далеко за ее пределами (Кривцов, Козовкова, 1997; Майоров, Хрисанфов, 2016; Arlati, Bronzi, 1995; Bronzi et al., 1999; Williot, 2001; Bronzi et al., 2019). Вопросами изучения гаметогенеза осетровых рыб занимались как отечественные, так и зарубежные исследователи. Проведенные авторами исследования половых циклов при естественной температуре воды носили в основном отрывочный характер (Акимова, 1985; Шихшабеков, 1985; Подушка, 1989, 1999, 2000; Сакун, Свирский, 1992; Чмилевский, 2000; Микодина и др., 2009; Рабазанов, 2010; Чебанов, Галич, 2013, Williot, Brun, 1998). Гаметогенез сибирского осетра в условиях тепловодных хозяйств оставался малоизученным. Исследования по изучению взаимосвязи процесса оогенеза с температурой воды в условиях индустриальных хозяйств различного типа подтвержденным гистологическим материалом с оценкой ее влияния на половые циклы и разработкой практических рекомендаций для рыбоводных хозяйств отрасли по повышению продуктивности маточных стад сибирского осетра впервые выполнены во ВНИИПРХ (Мельченков и др., 2018, 2019, 2020; Воробьев, 2019, 2022, 2023; Илясова и др., 2020).

**Цель и задачи исследований.** Целью настоящих исследований являлось изучение влияния температурного режима воды в межнерестовый период на гаметогенез и репродуктивные показатели самок сибирского осетра в условиях индустриальных хозяйств различного типа.

В процессе выполнения работы решались следующие задачи:

- изучить развитие воспроизводительной системы сибирского осетра на разных этапах онтогенеза в зависимости от суммы тепла;
- проанализировать влияние температуры воды на продолжительность резорбции половых продуктов самок сибирского осетра;

- оценить влияние пропуска нереста и условий дальнейшего выращивания на репродуктивные характеристики осетровых рыб и их потомство;
- исследовать влияние различной температуры воды на протекание половых циклов, ритм размножения рыб.

**Научная новизна.** Впервые отражены процессы прохождения оогенеза у сибирского осетра при формировании ремонтно-маточных стад и межнерестового интервала в зависимости от температуры воды.

Установлены технологические аспекты, влияющие на развитие воспроизводительной системы и продуктивность самок сибирского осетра.

Приведена оценка влияния пропуска нереста и условий дальнейшего выращивания на репродуктивные характеристики самок сибирского осетра и их потомства в условиях индустриальных хозяйств.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** На основании выполненных исследований получен комплекс данных, позволяющих представить отличительную характеристику половых циклов самок сибирского осетра. Определены технологические аспекты, влияющие на продуктивность самок сибирского осетра в условиях индустриальных хозяйств. Разработаны рекомендации по повышению продуктивности маточных стад сибирского осетра за счет управления созреванием самок в индустриальных условиях. Используется в отделе Конаковский Филиала по пресноводному рыбному хозяйству ФГБНУ «ВНИИПРХ» («ВНИИПРХ»), г. Конаково Тверской области.

**Методология и методы диссертационного исследования.** В исследованиях использованы методы, включающие анализ литературных источников, посвященных вопросу развития гаметогенеза, оценке влияния температуры воды на репродуктивную способность, половые циклы у сибирского осетра в условиях индустриальных хозяйств.

На основании экспериментальных и производственных работ приведена общая характеристика половых циклов самок сибирского осетра в разных условиях содержания. Определены технологические аспекты, влияющие на продуктивность самок сибирского осетра.

Оценку морфологических и гистологических характеристик производителей проводили по общепринятым методикам (Ромейс, 1953; Сакун, Буцкая, 1963; Правдин, 1966; Казанский и др., 1978; Баранов и др., 1979).

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Протекание процессов гаметогенеза зависит от суммы тепла, что дает возможность смещения половых циклов с целью получения высококачественных половых продуктов в необходимые сроки от производителей сибирского осетра в условиях индустриальных хозяйств.

2. Под воздействием температурного фактора на гаметогенез сибирского осетра в нетрадиционные сроки меняется общая структура маточного стада, сопровождающаяся изменением режима воспроизводства.

3. Технологические решения по управлению процессом резорбции после пропуска нереста на репродуктивные характеристики самок сибирского осетра и их потомства дают возможность корректировки ритма размножения за счет создания оптимальных условий для созревания.

**Степень достоверности и апробация результатов.** В представленной диссертационной работе применялись актуальные методики отбора и обработки гистологических проб. Методы, использованные при выполнении работы соответствуют поставленным целям и задачам. Представленные выводы базируются на анализе и обобщении полученных результатов и отвечают сформулированным задачам. Научные положения подтверждаются многочисленными экспериментальными данными, которые получены в результате исследований. Основные положения и результаты диссертационной работы доложены и обсуждены на совещаниях молодых ученых, заседаниях научно-методических советов и ученого совета филиала по пресноводному рыбному хозяйству ФГБНУ «ВНИРО» («ВНИИПРХ») по проблемам индустриальной аквакультуры, международных конференциях: «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса (Москва, 2019, 2022), «Актуальные вопросы пресноводной аквакультуры» (Москва, 2022), «Комплексные исследования в рыбной отрасли» (Владивосток, 2023).

**Публикации.** По результатам исследования опубликовано 13 печатных работ, в том числе, в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК – 5, материалах международных конференций – 3.

**Объём и структура диссертации.** Диссертация представлена на 141 странице. Включает введение, 3 главы основной части, заключение, включающее выводы, рекомендации по использованию научных выводов, перспективы дальнейшей разработки темы, перечень сокращений, список использованной литературы и приложения. Основная часть включает 72 рисунка и 30 таблиц. В списке литературы 150 источников, в том числе 22 источника – иностранных авторов. Приложение состоит из двух разделов; включает 4 таблицы и 3 рисунка.

**Благодарности.** Автор выражает искреннюю признательность и благодарность научному руководителю – д.б.н., ст. науч. сотруднику Е.А. Мельченкову, а также сотрудникам лаборатории осетроводства и акклиматизации – д.б.н., ст. науч. сотруднику В.А. Илясовой, к.б.н. В.В. Калмыковой за всестороннюю помощь, поддержку, ценные советы и рекомендации на всех этапах реализации работы.

# Глава 1 СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ ГАМЕТОГЕНЕЗА СИБИРСКОГО ОСЕТРА В УСЛОВИЯХ ИНДУСТРИАЛЬНЫХ ХОЗЯЙСТВ

## (Обзор литературы)

Все осетровые рыбы семейства *Acipenseridae* – реликты девона-карбона палеозойской эры с расцветом в мезозое, появившиеся на Земле свыше 200 млн лет назад и обитающие в Северном полушарии планеты (Лебедев, 1961; Яковлев, 1977; Мильштейн, 1982; Макаров и др., 2000; Bemis et al., 1997; Ruban et al., 2015). По мнению Л.А. Несова и М.Н. Казнышкина (Несов, Казнышкин, 1983) наиболее древние находки представителей рода *Acipenser* были известны из верхнемеловых отложений (95-65 млн. лет назад).

Г.И. Рубан отмечал (Рубан, 1999), что осетровые издревле привлекали внимание исследователей, как особо значимые в хозяйственном отношении виды рыб и сибирский осетр не составлял исключения. Но в силу меньшей освоенности многих районов Сибири и труднодоступности мест обитания осетра, этот вид, особенно в водоемах Восточной Сибири, до начала 1960-х годов оставался относительно мало изученным.

По мнению В.Я. Бирштейна (Birstein, DeSalle, 1998) предок сибирского осетра проник в сибирские реки из Понто-Каспийского бассейна в середине плейстоцена через систему подпорных приледниковых озер, существовавших во время максимального оледенения. По данным А.А. Величко и Е.А. Цепкина (Величко и др., 1994; Цепкин, 1995) восточные и юго-восточные границы современного распространения сибирского осетра были обусловлены границами последнего оледенения 18000-20000 лет назад и с позднего плиоцена (7000 лет назад) до настоящего времени не изменились.

Всего в мире насчитывается 23 вида семейства осетровых (*Acipenseridae*), большинство которых – проходные рыбы. Это свидетельствует о том, что всю жизнь они проводят в море и только для нереста заходят в реки (Бубунец, 2016).

Ряд авторов отмечает (Атлас пресноводных рыб России, 2002; Рубан и др., 2015; Хрусталев и др., 2016), что сибирский осетр (*Acipenser baerii* Brandt, 1869) – чисто пресноводная речная и озерная рыба, обитающая в крупных реках Сибири от Оби до Колымы, а также в озере Байкал. По данным П.А. Дрягина и Н.П. Вотинова (Дрягин, 1948; Вотинов и др., 1975) ареал вида чрезвычайно широк, в меридиональном направлении он простирается от 73-74° с.ш. (р. Лена, Обская губа) до 48-49° с.ш. в реках Черный Иртыш, Селенга, а по долготе на 97°.

Вид представлен несколькими популяциями, частично или полностью изолированными друг от друга: обской, енисейской, тазовской, хатангской, ленской и др. (Промысловые рыбы России, 2006). Г.И. Рубан пишет (Рубан, 1998, 1999), что были попытки выделить несколько подвидов, но различия между северными и южными популяциями превышали различия между популяциями разных речных бассейнов, что делает выделение отдельных подвидов необоснованным.

Исходя из литературных данных (Берг, 1948; Рубан, 1998; Sokolov, Vasil'ev, 1989) форма тела, как и у всех других видов осетров, удлиненная, веретеновидная. Длина рыла сильно варьирует. Видовым признаком являются веерообразные жаберные тычинки. Их число колеблется от 20 до 49. Нижняя губа прервана. В спинном плавнике 30-58 лучей, в анальном – 15-33. Спинных жучек – 10-20, боковых – 32-62, брюшных – 7-16. Жучки у молодых экземпляров очень острые. Между рядами жучек разбросаны мелкие костные пластинки. Окраска спины и боков тела от светло-серой до темно-коричневой, брюхо серовато-белое. Относится к 240-хромосомной группе осетров (Васильев, Соколов, 1980).

В бассейне Оби и в Байкале в прошлом достигал длины 2 м и массы 200-210 кг, обычно не более 65 кг. В реках Восточной Сибири значительно мельче – не более 16-20 кг. Максимальный известный возраст сибирского осетра – 60 лет (Атлас пресноводных рыб России, 2002).

В естественных условиях питается донными организмами (ракообразными, личинками насекомых, червями, моллюсками). У крупных особей в спектр питания входит и рыба. Растет медленно. Самцы созревают в 10-15, самки – в 15-

25 лет. В природе особи сибирского осетра ленской популяции впервые созревают в возрасте 10-12 лет при массе 1,5-2,0 кг (Шебанин и др., 1996; Рубан, 1999).

Абсолютная плодовитость ленской популяции сибирского осетра составляет 16,5-91,7 тыс. икринок. Относительная плодовитость – 7,2-32,7 тыс. штук. Средняя плодовитость составляет порядка 30 тыс. штук (Майоров, Хрисанфов, 2016).

Исследования по рыбоводному освоению сибирского осетра были начаты в 60-х годах сотрудниками Московского государственного университета и Центрального производственного акклиматизационного управления Минрыбхоза СССР (Новосадова, 2013). Для этих целей был организован временный рыбоводный пункт в нижнем течении р. Лена в месте впадения в нее р. Натара, в районе естественных нерестилищ ленского осетра (Соколов, 1966; Соколов, Малютин, 1977; Бердичевский и др., 1979).

Начиная с 1964 г., работа выполнялась ежегодно вплоть до 1989 г. в плановом порядке сотрудниками ЦПАУ и Якутрыбвода. Постоянными ее участниками были доцент кафедры ихтиологии МГУ Л.И. Соколов и сотрудница Института эволюционной морфологии и экологии животных (ИЭМЭЖ АН СССР) Н.В. Акимова, которые проводили биологический анализ поступающих от рыбаков осетров. Состав группы работников ЦПАУ также в основном был постоянным: В.П. Добрачев, Н.З. Строганова, М.С. Грибов, О.Б. Русанов. Руководителем экспедиции до 1988 г. был В.С. Малютин. В.Д. Лебедев, не принимая непосредственного участия в производственных процессах, всегда был в курсе этих работ и оказывал очень большую научно-методическую помощь (Малютин и др., 1978; Малютин, Рубан, 2009).

На протяжении существования временного рыбоводного пункта, сотрудники ЦПАУ и подведомственных ему региональных производственно-акклиматизационных станций доставляли живую икру ленского осетра на многочисленные осетровые заводы СССР: Орловский, Конаковский, Донской, Волгоградский, Плавучий рыбзавод (ПРВЗ-1) и все ОРЗ Севкаспрыбвода, где

происходила доинкубация икры, подрашивание личинок и молоди, формирование маточного стада (Смольянов, 1979, 1981; Краснодембская и др., 1983).

В дальнейшем молодь ленского осетра выпускалась в многочисленные водоемы СССР, в том числе в водохранилища: Московской области, Чебоксарское, Горьковское, Дубосарское (Молдавия), Токтогульское (Киргизия), бассейны рек Волга и Ока, а также в озера Селигер, Ладожское, Псковско-Чудское и т.д. (Смольянов, 1989; Майоров, Хрисанфов, 2016; Paaver, 1999).

Несмотря на многочисленные случаи вылова осетров в естественных водоемах европейской части России, естественное размножение этой рыбы практически не наблюдалось. Начиная с 1970 г. и до конца 80-х годов прошлого столетия, благодаря деятельности ЦПАУ, ремонтно-маточные стада ленского осетра были созданы и функционировали на многих рыбоводных предприятиях Советского Союза (Кривцов, Козовкова, 1997; Майоров, Хрисанфов, 2016).

Значительные хозяйствственные результаты были получены при использовании ленского осетра в товарном осетроводстве и, особенно, в тепловодном. Инициатором этого направления работ был главный рыбовод Конаковского тепловодного завода ВНИИПРХ И.И. Смольянов, который в 1973 г. по договоренности с ЦПАУ получил с Натарского пункта первую партию икры ленского осетра – 61 тыс. шт. Примерно такое же количество через ВНИРО было передано в 1972 г. в Донрыбокомбинат. Разработку технологии выращивания ленского осетра в условиях тепловодного хозяйства проводили совместно специалисты ВНИИПРХ (в первую очередь И.И. Смольянов), МГУ (Л.И. Соколов), ИЭМЭЖ АН СССР (Н.В. Акимова) и ЦПАУ (В.С. Малютин). На основании собранных материалов подготовлена брошюра, в которой впервые была описана рабочая схема организации таких работ (Смольянов, 1987). Производители сибирского осетра на Конаковском заводе впервые созрели в 1981 г. (Никитенко, 1981; Бердичевский и др. 1983; Мельченков, Канидьев, 2015; Тяпугин, 2021). Это были две самки генерации 1973 и 1974 г. массой 7,9 и 10,0 кг. Необходимо отметить, что ранее сотрудники Конаковского завода не занимались разведением осетровых и не имели опыта в этой области. Тем не менее, процент

оплодотворения икры составил 35-92 %, а выход предличинок после инкубации – около 53 %. За два месяца выращивания масса молоди достигла 3-9 г. Температура воды в зимний период на заводе составляла 10-11 °C, а в летний – 23-27 °C, что вызвало повышенную смертность личинок и мальков (около 90 %) (Малютин, Рубан, 2009). Тем не менее, маточное стадо на Конаковском заводе было сформировано, и это рыбоводное предприятие на несколько лет стало основным поставщиком посадочного материала ленского осетра в другие хозяйства в России и за рубеж (Смольянов, 1989; Петрова и др., 1990; Бубунец, Лабенец, 2003; Бубунец, 2016).

На основе полученного в 1976 г. с Конаковского завода посадочного материала были созданы маточные стада ленского осетра в Молдавии (созревание производителей отмечено в 1983 г.), в Костромском тепловодном хозяйстве (созревание в 1985 г.) и в подсобном рыбоводном хозяйстве при Нарвской ГРЭС (созревание в 1983 г.). В 1987 г. было создано маточное стадо при рыбоводном цехе Химкомбината «Енисей» в Красноярске (Малютин, Рубан, 2009).

Ряд авторов отмечает (Бурцев и др., 1984; Петрова и др., 1990, 1991; Кривошеин, 2006; Петрова и др., 2008), что в искусственных условиях рост ускоряется в 7-10 раз (восьмилетний сибирский осетр, обитающий в реке Лене весит чуть больше килограмма, в то время как особи аналогичного возраста, выращенные в условиях Конаковского завода – 7-10 кг), созревание производителей – в два-три раза.

В тепловодных хозяйствах самцы созревают в три-четыре года, самки – в шесть-семь лет (Смольянов, 1987; Paschos et al., 2008). Наиболее ранний возраст полового созревания отмечался в тепловодных хозяйствах у самцов в два года, у самок – в пять лет. Массовое созревание происходит на год – два позже. В тепловодных хозяйствах, где сумма тепла превышает 5500 градусо-дней, самки созревают в возрасте пяти-семи лет. Отмечено созревание самок в возрасте четырех-пяти лет при сумме тепла около 8 тыс. градусо-дней (Соколов, Малютин, 1977; Акимова, 1985; Мельченков и др., 2018, 2019).

Самки сибирского осетра в прудах имеют преимущественно двухлетний половой цикл, а в бассейновых и садковых хозяйствах большая или меньшая часть рыб может созревать ежегодно. В естественных условиях межнерестовые интервалы у производителей этого вида составляют не менее 2-3 лет (Подушка, 1999). По данным французских исследователей (Williot, Brun, 1998) в течении пятилетнего эксперимента в индустриальных условиях 35-63 % самок имели двухлетний половой цикл.

Существуют предельные размеры, которых достигают ленские осетры в рыбоводных хозяйствах. Максимальная масса самок близка к 20 кг, но в большинстве случаев рыбы не достигают такой величины. Самцы в среднем мельче самок. Прекращение приростов массы наступает не при первом созревании, а позже (Подушка, 1999; Кончиц, Савончик, 2010).

В 1980 г. с Конаковского завода по решению Минрыбхоза 300 сеголеток ленского осетра в порядке обмена живым рыбопосадочным материалом были переданы во Францию, где впоследствии было сформировано его маточное стадо (Подушка, Куриличев, 1984; Малютин, Рубан, 2009; Williot, Brun, 1982). В тоже время ряд авторов отмечает, что молодь сибирского осетра завозилась во Францию ещё раньше – в 1975 году (Barrucand et al., 1978; Williot, Rouault, 1982; Williot, 2009). Это позволило со временем начать получение товарной пищевой икры и продавать посадочный материал в другие страны (Arlati, Bronzi, 1995; Bronzi et al., 1999; Williot, 2001). В 1982 г. с Конаковского завода сеголетки осетра были отправлены в Венгрию и в 1987 г. созрели первые самки (Pinter, 1991; Ronyai et al., 1991). В начале 21 века ленский осётр является основой осетровой аквакультуры во многих странах; его разводят в России, Молдове, Чехии, Венгрии, Германии, Франции, Италии, Чили, Уругвае, ЮАР и многих других странах. В ряде стран получают пищевую икру от имеющихся в аквакультуре стад этого осетра. Так, во Франции ежегодно получали около 10 т икры, в Уругвае – 5 т (Малютин, 2000; Богерук и др., 2001, Малютин, Рубан, 2009).

В 1999 году преобладающими видами осетровых рыб (с точки зрения тоннажа) выращиваемых для товарной продукции в западной Европе были: белый

осетр (*Acipenser transmontanus* Richardson, 1836) в Италии (46 %), сибирский осетр ленской популяции (*Acipenser baerii* Brandt, 1869) во Франции, Германии, Италии и Испании (35 %), азиатический осетр (*Acipenser naccarii* Bonaparte, 1836) в Италии и Испании (13 %) и русский осетр (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt & Ratzeburg, 1833) в небольшом количестве.

Общий объем продукции был равен примерно 1300 т, что заметно выше, чем 900 т в предыдущие годы. Между тем, значительное производство пищевой икры развилось во Франции и Италии, которое достигло 6 т, происходящее от двух разных видов – сибирского и белого осетров, соответственно (Williot et al., 2001).

В 2008 году оценочное мировое производство аквакультурной черной икры по всем видам в мировом масштабе составляло порядка 110-120 т, происходящее из примерно 80 хозяйств в 16 странах (Италия, США, Франция, Россия, Германия, Уругвай, Китай, Болгария, Саудовская Аравия, Румыния, Израиль, Венгрия, Бельгия, Молдавия, Беларусь) (Bronzi et al., 2011).

Производство аквакультуры осетровых значительно увеличилось за последние 20 лет из-за высокого спроса на икру на мировом рынке (Bronzi, Rosenthal, 2014).

По данным зарубежных авторов в 2017 году общий мировой объем продукции осетровых достиг 102327 т. Из этого объема около 79638 т было получено в Китае, который на сегодняшний момент является мировым лидером по производству продукции аквакультуры. Россия же по выращиванию осетровой продукции на 2017 год занимала 2 место – 6800 т, Армения – 6000 т (3 место), Иран – 2514 т (4 место). Из 25 видов семейства *Acipenseridae* 13 выращивают для производства товарной осетрины, а также четыре гибридных формы, где доминирует *Acipenser baerii* (сибирский осетр), продукция которого достигла в 2016 году 39,5 % от общего объема, на втором месте разместились гибриды *Huso dauricus* × *Acipenser schrenckii* (К×АО) и *Acipenser baerii* × *Acipenser schrenckii* (СО×АО) – 35,6 %, тройку замкнул *Acipenser schrenckii* (амурский осетр) – 10,2 %. Глобальное производство черной икры из года в год увеличивается и в 2017 году достигло примерно 364 т. Лидер – Китай, производил более 100 т этого ценного

продукта в 2017 году, Россия – 49 т (2 место), Италия – 43 т (3 место), Франция – 37 т (4 место). Основными видами и гибридами – поставщиками черной икры в 2016 году являлись – *Acipenser baerii* (31 % от общего объема), *Acipenser gueldenstaedtii* (20 %), гибрид *Huso dauricus* × *Acipenser schrenckii* (13 %) и *Acipenser transmontanus* (12 %), оставшиеся 24 % приходятся на другие виды осетровых (Bronzi et al., 2019).

Кроме того, сибирский осетр ленской популяции представляет интерес для целей гибридизации. К настоящему времени получены и используются в рыбоводстве гибриды сибирского осетра и калуги, сибирского осетра и стерляди, сибирского и русского, сибирского и амурского осетров, сибирского и сахалинского осетров, а также сибирского осетра и белуги (Крылова и др., 1997, Баранов, 2000; Сафонов, Филиппова, 2000; Сафонов, 2003; Ефимов, 2004; Подушка, Армянинов, 2006; Петрова и др., 2008а; Подушка, 2008; Шишанова, Липпо, 2008; Филиппова, Зуевский, 2009; Калмыков и др., 2010; Новосадов, 2011; Рачек и др., 2013; Подушка и др., 2014; Закари, 2018; Kolman, Krylova, 1999; Chebanov et al., 2018; Мельченков и др., 2021, 2022).

Особая ценность сибирского осетра ленской популяции – это устойчивость к высоким температурам, пластичность, питание гранулированными кормами. Наиболее интенсивно растет на теплых водах при температуре 15-25 °С (Кривошеин, 2007).

В 2000 году товарное выращивание осетровых рыб по видовому составу в России состояло примерно из 30 % сибирского осетра, 30 % русского осетра, 20 % гибрида РО×СО, 10 % бестера (Б×С) и 5 % стерляди. Тогда годовое производство сибирского осетра в России достигло 500 т, в 2003 году уже до 750 т и более чем 80 % этого объема было выращено в тепловодных хозяйствах, использующих техническую воду электростанций. В 2015 году показатель относительной валовой продукции вида (в %) был следующим: стерлянь – 35; сибирский осетр – 30; гибрид РО×СО – 18; русский осетр – 8; бестер – 3; белуга, севрюга, калуга, амурский осетр, а также гибриды – 6 %. За десятилетний период (с 2006 по 2015 гг.) товарное выращивание сибирского осетра в России увеличилось более чем в 2

раза с 800 до 1800 т. Тем временем производство пищевой икры увеличилось более чем в 6 раз к 2015 году и достигло 19 т (Chebanov, Williot, 2018).

В России по информации ВНИРО, в 2013 г. общее количество выращенных в аквакультуре товарных гидробионтов составило 155,54 тыс. т, из них осетровых 2,21 % (3430 т), легальный вылов – 79 т. При этом для получения товарной (пищевой) продукции в рыбоводных хозяйствах в значительных масштабах выращиваются наиболее освоенные объекты товарного осетроводства: бестер (1598 т), сибирский осетр (1266 т) и стерлядь (402 т), что составляет соответственно 46,6, 36,9 и 11,7 % от общего объема выращенных осетровых. На остальные виды приходится оставшиеся 4,8 %: русский осетр – 86 т (2,5 %), белуга – 48 т (1,4 %), севрюга – 30 т (0,9 %) (Бубунец, 2016). В 2021 г. общее количество выращенных в аквакультуре товарных гидробионтов увеличилось и составило 356,6 тыс. т, из них осетровых 1,7 % (6200 т) (сайт [fish.gov.ru/news](http://fish.gov.ru/news)).

Многолетний мировой опыт использования сибирского осетра ленской популяции в аквакультуре подтвердил правоту В.Д. Лебедева, предвидевшего успех такого использования и представившего для него теоретические обоснования (Малютин, 1991). В аквакультуре России сибирский осетр используется с 1981 года, после того как во ВНИИПРХ под руководством И.И. Смольянова впервые в мире было получено потомство от сформированного в условиях индустриального хозяйства маточного стада этого вида (Мельченков и др., 2020).

При изучении репродуктивных характеристик сибирского осетра особое значение приобретают результаты гистологического анализа половых желез, являющимся одним из важных методов изучения воспроизводительной функции.

Многие ученые (Мейен, 1944; Гербильский, 1947; Дрягин, 1949; Казанский, 1949, 1956, 1975; Сакун, Буцкая, 1963; Серебрякова 1964; Трусов, 1964; Кошелев, 1965, 1981, 1984; Турдаков, 1972; Казанский и др., 1978; Детлаф и др., 1981; Акимова, 1985; Шихшабеков, 1985; Подушка, 1989, 1999, 2000; Сакун, Свирский, 1992; Чмилевский, 2000; Микодина и др., 2009; Рабазанов, 2010; Чебанов, Галич, 2013) в своих исследованиях использовали гистологические методы для

выявления взаимосвязи жизнедеятельности организма с условиями существования в естественных и в искусственных условиях с целью формирования путей управления процессами развития организма. Разную продолжительность гаметогенеза и случаи его задержки в естественной среде обитания у осетровых рыб в своих работах отмечали В.А. Мейен (Мейен, 1944), П.А. Дрягин (Дрягин, 1949), Н.Л. Гербильский (Гербильский, 1947) и Г.И. Рубан (Рубан, 1999).

Знание особенностей протекания процесса оогенеза позволяют создать основу для управления половыми циклами сибирского осетра в условиях индустриальных хозяйств (Илясова, 1995; Илясова и др., 2020, 2022; Мельченков и др., 2020).

## Глава 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Одним из главных факторов определяющим отличия рыбоводных хозяйств, использующих в своей работе водоисточник с естественной температурой и индустриальных предприятий, является температура воды, которая наряду с другими абиотическими и биотическими факторами среды оказывает основополагающее влияние на протекание процесса гаметогенеза и формирование половых продуктов у осетровых рыб. Учитывая, что условия эксперимента предполагали идентичные условия содержания по группам рыб (плотности посадки, подкормка, рыбоводные емкости и т.д.) в наших исследованиях основное внимание уделялось температуре воды, сумме тепла, полученное рыбой в период проведения исследований и оценка влияния этих факторов на половые циклы производителей.

Исследования проводились в отделе «Конаковский» и ОСПХ «Якоть» филиала по пресноводному рыбному хозяйству ФГБНУ «ВНИРО» («ВНИИПРХ») за период с 2016-2019 гг. Объём исследованного материала представлен в таблице 1.

**Таблица 1 – Количество исследованного материала**

Количество проведенных исследований	Значение
В экспериментах использовано производителей	40
Исследовано производителей на морфометрические показатели	37
Биопсийные пробы на определение стадий зрелости и гистологический анализ	374
Исследование проб неоплодотворенной икры	1100
Исследование проб оплодотворенной икры	3300
Исследование проб молоди	3250
Изготовлено и исследовано гистологических срезов икры	15330

Объектами исследований являлись впервые нерестующие самки сибирского осетра ленской популяции генерации 2008 г., шестого поколения доместикации,

культивируемые в условиях прямоточного бассейнового цеха (ПБЦ) со среднегодовой суммой тепла 5500 (365 суток, 15,0 °C) градусо-дней и цеха длительного выдерживания (ЦДВ) установки замкнутого цикла водообеспечения. Контрольная группа самок сибирского осетра включала 5 особей средней массой 11,2 кг (9,2-12,8 кг) со средним коэффициентом поляризации ооцитов 6,8 (6,0-7,5) на конец декабря 2016 года – в конце января 2017 года от данной группы получили половые продукты. Экспериментальная группа состояла из 15 зрелых самок средней массой 11,5 кг (9,1-14,0 кг) со средним коэффициентом поляризации ооцитов 8,9 (7,4-11,4) на конец декабря 2016 года – их поместили в разные условия содержания для прохождения процесса резорбции ооцитов.

При оценке влияния температуры воды на процесс гаметогенеза, а также смещение сроков созревания и качество полученного потомства для экспериментальных групп в 2017 году были смоделированы различные условия содержания производителей: 5 самок первой группы (опыт 1) содержались в «оптимальных» условиях прямоточного бассейнового хозяйства с общей суммой тепла 4542 (245 суток, 18,5 °C) градусо-дней; для 5 самок второй группы (опыт 2) были созданы комбинированные условия содержания (прямоточный бассейн – пруд – прямоточный бассейн) для моделирования и получения общей суммы тепла 3617 (245 суток, 14,7 °C) градусо-дней; 5 самок третьей группы (опыт 3) размещались в бассейне цеха длительного выдерживания УЗВ при сумме тепла 2446 (245 суток, 10 °C) градусо-дней.

Эксперименты начались 7 марта 2017 года, когда группу «опыт 3» перевели в цех длительного выдерживания УЗВ отдела Конаковский. Опыт закончился 15 ноября 2017 года после проведения осенней бонитировки перед зимовкой, к этому времени все самки уже находились в идентичных условиях – прямоточном цехе отдела «Конаковский». Спустя год единственная из 15 опытных особей самка №7620 (опыт 1) к зиме 2018 года созрела, и было получено потомство.

В 2018 г. к изначальной первой контрольной группе рыб (условия прямоточного бассейнового хозяйства) дополнительно была введена новая контрольная группа рыб того же поколения и генерации средней массой 12,3 кг

(9,0-15,1 кг), от которой было получено потомство, а также экспериментальная (повтор «опыта 1») – 10,8 кг (8,9-13,9 кг). В дальнейшем за самками вели мониторинг и брали щуповые пробы вплоть до ноября 2018 года.

В качестве стимулятора полового созревания самок использовали гипофиз карповых рыб (предварительная инъекция 10 % от разрешающей – 5-6 мг/кг с интервалом в 12 часов). Получение половых продуктов от производителей проводили по методу С.Б. Подушка (Подушка, 1986), оплодотворение икры осуществляли полусухим способом. Для обесклейвания икры использовали суспензию танина (2,5 г на 5 л воды). Для наблюдения за развитием икры периодически отбирали пробы с таким расчетом, чтобы не пропустить контрольные стадии развития (четыре бластомера, большая желточная пробка, широкая нервная пластинка, подвижный эмбрион) (Детлаф и др., 1981).

Подращивание личинок сибирского осетра проводили в прямоточных лотках Ейского типа, с двойной повторностью с использованием стартовых кормов Inicio Plus фирмы Biomar и Advance фирмы Coppens.

Схема исследований представлена на рисунке 1.

Для качественного выражения степени зрелости ооцитов определяли коэффициент поляризации ядра (Казанский и др., 1978) с предварительной фиксацией в жидкости Серра. В рыбоводной практике коэффициент поляризации ( $K_p$ ) принято выражать отношением (1):

$$K_p = \frac{l}{L} \times 100, \quad (1)$$

где  $l$  – расстояние от ядра до оболочки аниального полюса ооцита;

$L$  – наибольшее расстояние по оси от аниального до вегетативного полюса.

Чем меньше значение  $l$ , тем больше поляризован ооцит и тем он ближе к завершению IV стадии созревания гонад.

Диаметр ооцитов измеряли при помощи окуляра-микрометра (не менее 10 икринок от каждой самки).

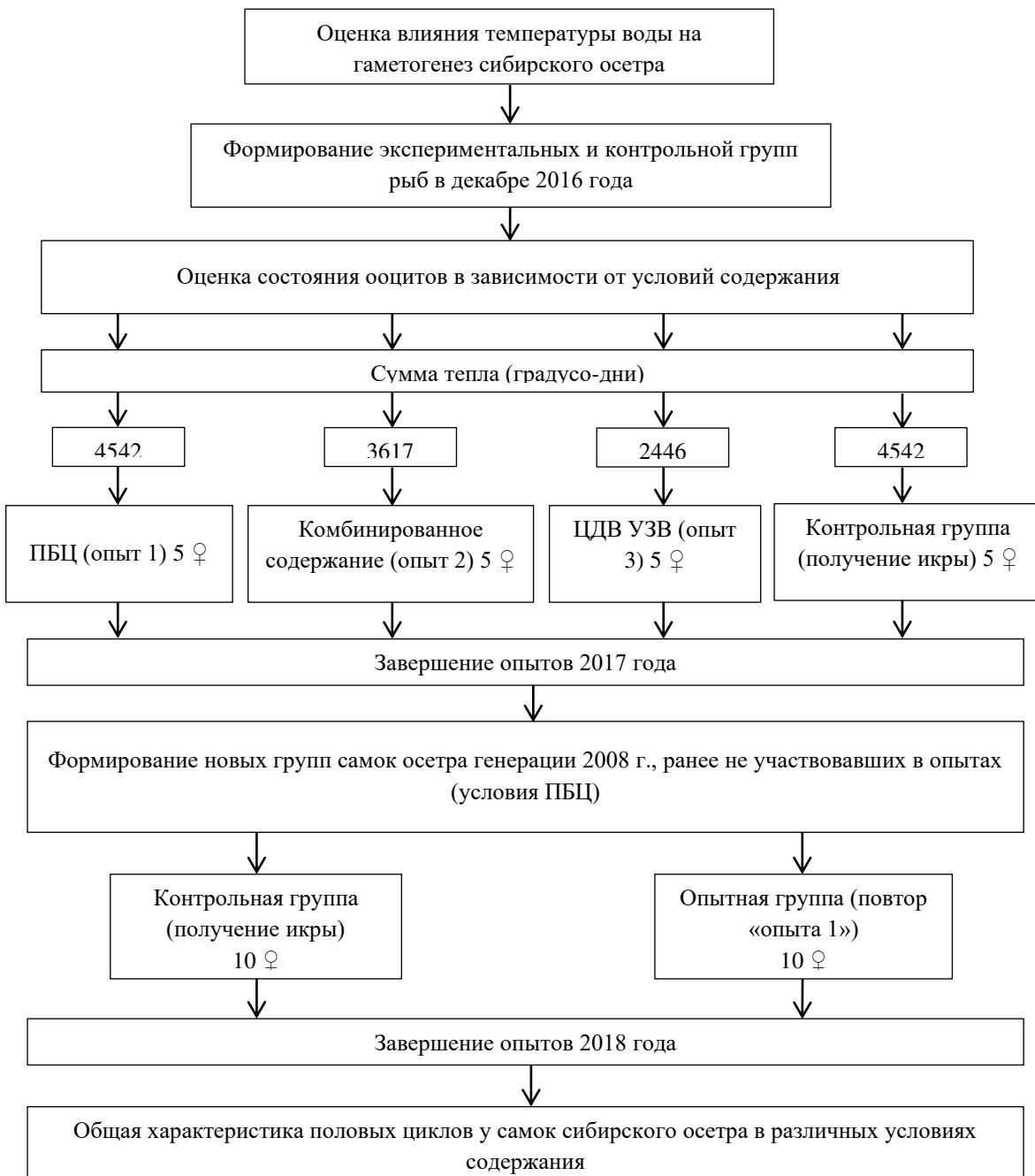


Рисунок 1 – Схема исследований

Для приготовления поперечных срезов толщиной 7-8 мкм использовался микротом РОТМИК-2; в дальнейшем они были освобождены от парафина и окрашены железным гематоксилином по Гейденгайну. Изучение и анализ гистологических срезов проводили с использованием микроскопа Микромед-2 и цифровой камеры серии TouрSam.

Определение морфометрических данных рыб проводили по методам, разработанным В.Д. Крыловой и Л.И. Соколовым (Крылова, Соколов, 1981)

(Приложение А). Обработку данных осуществляли с помощью стандартной программы Microsoft Office Excel 2010. Для всех морфометрических признаков были вычислены стандартные статистические параметры: средняя ( $M$ ), её ошибка ( $\pm m$ ), и коэффициент вариации (CV). Рассчитывали коэффициент массонакопления (Стандартная модель массонакопления ..., 1978).

## Глава 3 РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Выращивание осетра в условиях индустриальных хозяйств базируется на формировании маточных стад, получению от них потомства, выращиванию посадочного материала для целей реакклиматизации и получения товарной продукции. Поэтому вопрос созревания самок и организация воспроизводства в несвойственных для них условиях при высоких годовых суммах тепла 5000 градусо-дней и более представляет определенный большой научный и производственный интерес.

### **3.1 Оогенез самок сибирского осетра ленской популяции**

В развитии яйцевых клеток выделяют четыре периода: синаптенный путь, протоплазматический рост (превителлогенез), трофоплазматический рост (вителлогенез), период созревания.

У молоди сибирского осетра в возрасте двух месяцев (средняя масса 3,2 г) гонады находятся в индифферентном состоянии (рисунок 2).

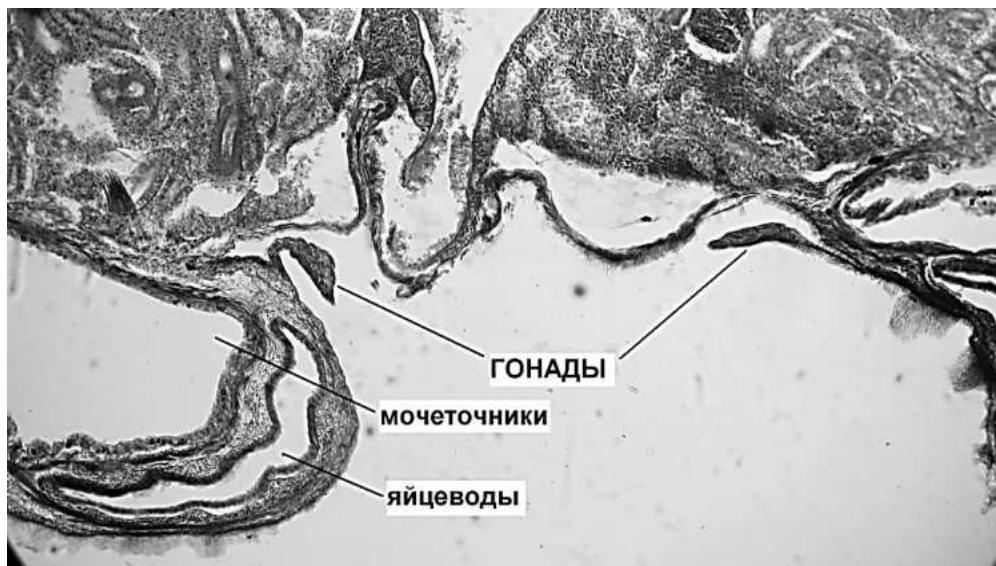


Рисунок 2 – Фрагмент гонады сибирского осетра в возрасте 2 месяца, ок.10×об.10×

У годовиков сибирского осетра гонады представлены лентовидными тонкими тяжами. У анального отверстия левая и правая часть гонад соединяются. Коэффициент зрелости равен 0,2 (рисунок 3).



Рисунок 3 – Гонады сибирского осетра в возрасте 365 суток (показано стрелкой),  
сумма тепла 5829 градусо-дней

Для яичников характерна I-II полужировая стадия зрелости. Появление ооцитов синаптенного пути, которые характеризуются преобразованием ядра клетки, является показателем цитологической дифференцировки пола (рисунок 4А). Яйцевые пластины в гонадах небольшие, все пространство заполнено ооцитами однослойного фолликула периода протоплазматического роста (рисунок 4Б).

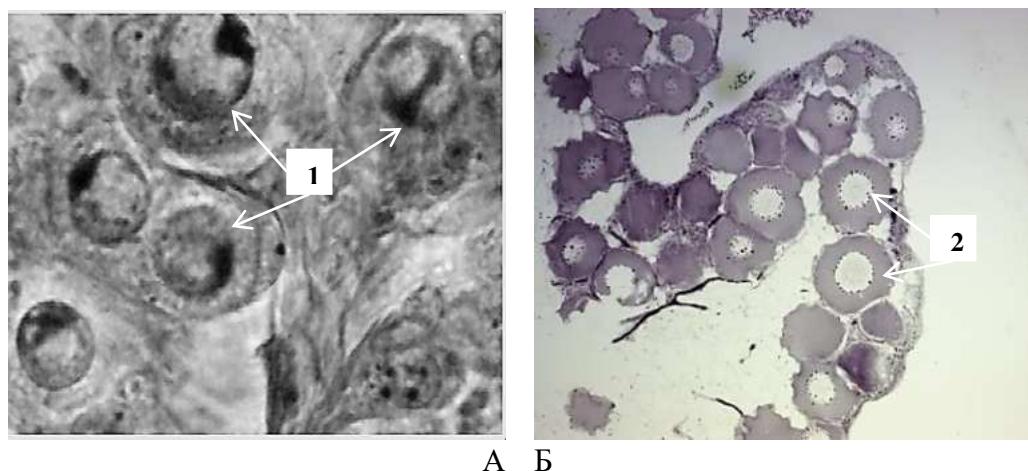


Рисунок 4 – Ооциты в яичнике самки сибирского осетра в возрасте 365 суток:  
А) синаптенного пути (1), ок.10× об.100×; Б) протоплазматического роста (2), ок.10×об.10×

В возрасте 730 суток масса рыб в среднем составляет 1085 г (в последующие годы средняя навеска доходила до 1550 г и более), коэффициент зрелости увеличивается до 0,5. При вскрытии можно легко определить пол, у самок имеется щель-борозда (рисунок 5).

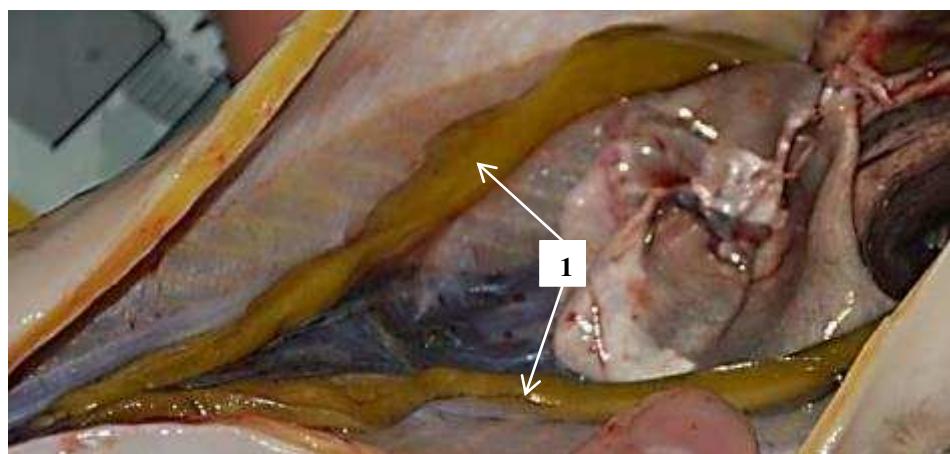


Рисунок 5 – Гонады самки сибирского осетра в возрасте 730 суток, сумма тепла 11526 градусо-дней: 1 – щель-борозда в генеративной ткани

В возрасте 1095 суток масса тела в среднем увеличивается до 2584 г при коэффициенте зрелости 1,1. На фоне жировых тел гонады имеют вид округлых тяжей, выделяется характерная для самок щель-борозда (рисунок 6).



Рисунок 6 – Гонада самки сибирского осетра в возрасте 1095 суток, сумма тепла 16866 градусо-дней: 1 – щель-борозда в генеративной ткани; 2 – жировая ткань

Период протоплазматического роста ооцитов является самым длительным, в естественных водоемах у сибирского осетра он длится до 7-9-летнего возраста (Акимова и др., 1980). В индустриальных условиях отдела Конаковский данный период протекает быстрее – от одного до пяти лет.

В возрасте 1460 суток самки в среднем достигают 3890 г при коэффициенте зрелости 3,0. Визуально гонады находятся на II жировой стадии зрелости и имеют вид массивных светлых тел с множеством сформированных яйцевых пластин.

Вдоль яичника проходит крупный кровеносный сосуд, зернистые ооциты указывают на завершение периода протоплазматического роста (рисунок 7).

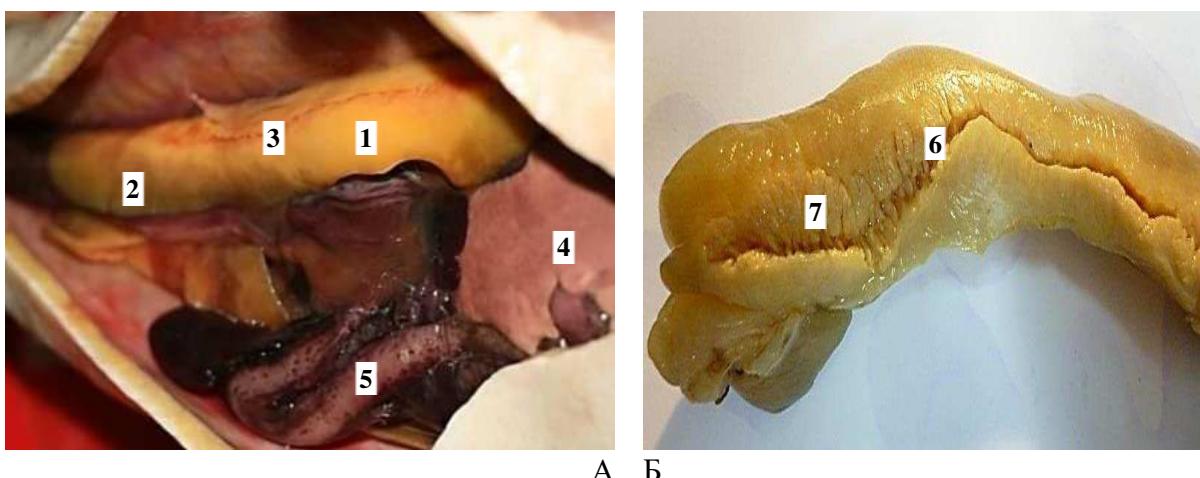


Рисунок 7 – Внешний вид яичника самки сибирского осетра в возрасте 1460 суток, сумма тепла 22697 градусо-дней: А) общий вид; Б) гонада: 1 – генеративная ткань; 2 – жировая ткань; 3 – кровеносный сосуд; 4 – печень; 5 – кишечник; 6 – щель – борозда; 7 – яйцевые пластины

В возрасте 1460 суток продолжает осуществляться протоплазматический рост ооцитов, характеризующий II жировую стадию зрелости.

Ооциты расположены несколькими рядами по краям яйценосных пластин, средняя часть которых заполнена жировой тканью, диаметр самых крупных клеток составляет 325 мкм (рисунок 8).

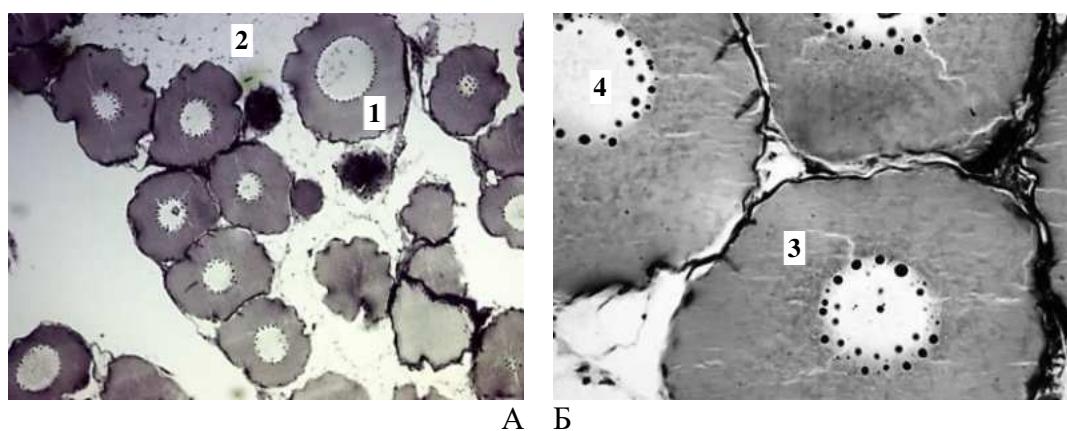


Рисунок 8 – Гистологическая картина яичника II жировой стадии зрелости: А) ув. ок.10×об.10×; Б) ув. ок.10× об.40×. 1 – превителлогенные ооциты в яйцевой пластине; 2 – жировая ткань, 3 – ооцит протоплазматического роста; 4 – ядро с ядрышками

При достижении пятилетнего возраста (1825 суток) начинается период вителлогенеза. Характер роста ооцитов изменяется не только за счет увеличения объема цитоплазмы, но и в результате накопления трофических веществ – жира и желтка, данный этап еще называется периодом трофоплазматического роста (рисунок 9).



Рисунок 9 – Внешний вид яичника самки III стадии зрелости, на фоне пигментированных ооцитов присутствует жировая ткань, сумма тепла 28181 градусо-дней

Дальнейший анализ развития половых клеток в возрасте шести лет (2190 суток) существенно дополняется с использованием прижизненного взятия проб фрагментов гонад методом биопсии.

В гонадах III стадии зрелости вителлогенные ооциты достигают размеров от 1,8 до 2,0 мм с присутствующей пигментацией (рисунок 10).

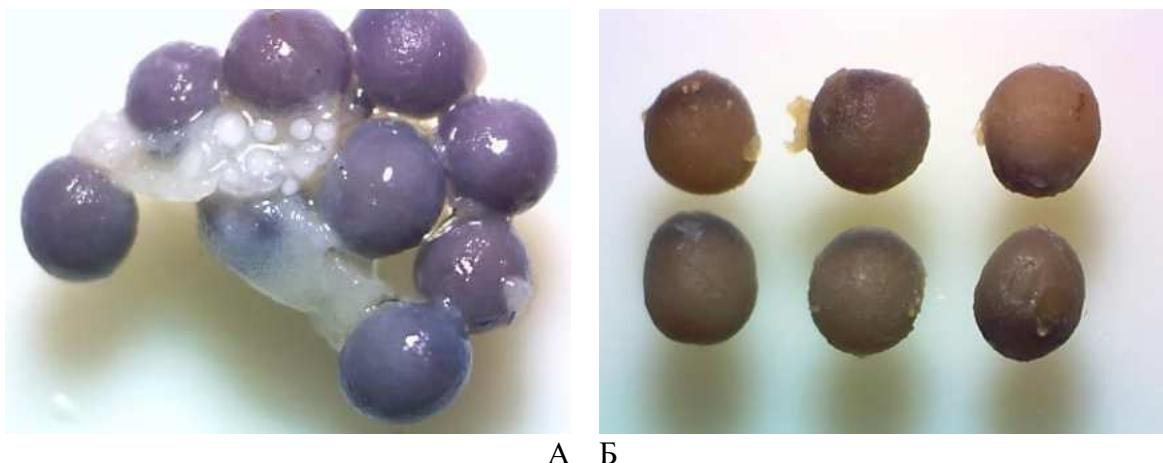


Рисунок 10 – Ооциты III стадии зрелости периода трофоплазматического роста: А) фрагмент щуповой пробы; Б) показательный пример синхронного роста ооцитов на этом этапе

Вместе с накоплением питательных веществ, происходит формирование оболочек. Снаружи ооцит покрыт фолликулярной, под ней расположены наружная – радиально исчерченная и внутренняя желточная оболочки. Ядерный пузырек находится в центре ооцита, а в кариоплазме ядра в большом количестве присутствуют ядрышки разных размеров, часть из которых расположена в центре ядра, а остальные по периферии ядерной оболочки (рисунок 11). При трофоплазматическом росте ооцитов перед последними делениями мейоза с хромосомами происходят преобразования, которые имеют вид «ламповых щеток», хорошо видимых под микроскопом.

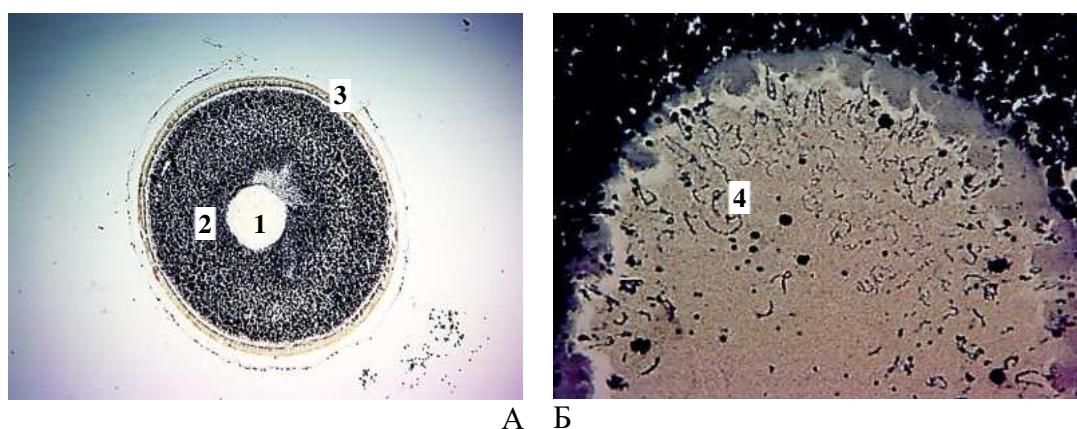


Рисунок 11 – Ооцит периода вителлогенеза:

А) ув. ок.10× об.4×; Б) ув. ок.10×об.40×. 1 – ядро; 2 – желток; 3 – оболочки, 4 – ооцит с хромосомами типа «ламповых щеток»

При достижении яйцеклетками дефинитивных размеров гонады самок переходят в IV стадию зрелости, которая подразделяется на две подстадии: IV незавершенная (рисунок 12А) и IV завершенная. Для успешного созревания и нереста обязательное условие – синхронный рост ооцитов. Переход из первой подстадии во вторую характеризуется смещением ядра яйцеклетки к анистотому полюсу в зону мелкозернистого желтка. Крупнозернистый желток локализируется на вегетативном полюсе уже овальной икринки. Интенсивное накопление питательных веществ завершается осенью. Рыбы в зимовку уходят в IV завершенной стадии со зрелыми половыми продуктами.

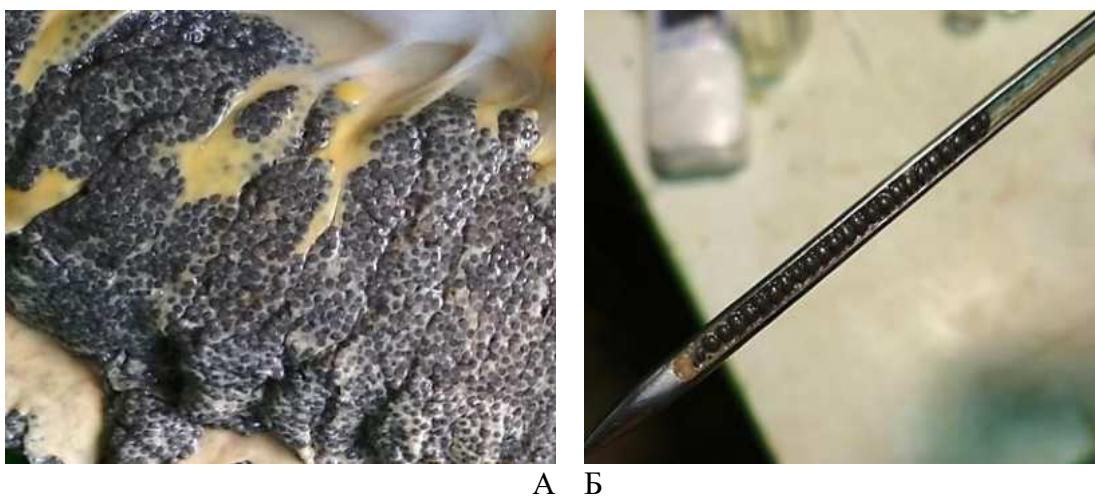


Рисунок 12 – Общий вид гонад на IV незавершенной стадии:  
А) участок гонады; Б) щуп с ооцитами

Оценка готовности самок к нересту проводится прижизненно - методом биопсии, где критерием к искусственному воспроизведству является положение ядра в ооците, именуемое коэффициентом поляризации ( $K_p$ ). Проба берется с помощью стального щупа (рисунок 12Б).

Положительная реакция на гипофизарную инъекцию наступает в том случае, если показатель  $K_p$ , выраженный в %, равен от 3,0 до 14,0. Однако для получения высококачественного потомства желательно отбирать самок с коэффициентом поляризации икры 3-6. Показатель  $K_p$  равный 1-2 говорит о начале перезревания икры в яичнике. Для определения степени готовности ооцитов IV завершённой стадии зрелости (рисунок 13А) с соответствующим коэффициентом поляризации проводится поперечный срез фиксированных икринок по центру с ориентацией (пигментные кольца) на мелкозернистый желток (рисунок 13Б).



А Б

Рисунок 13 – Фрагмент гонады и срез ооцита на IV завершённой стадии зрелости, сумма тепла 33553 градусо-дня: А) внешний вид икры; Б) гистологическая картина ооцита IV завершенной стадии зрелости, ув. ок.10×об.10×. 1 – ядро; 2 – мелкозернистый желток; 3 – крупнозернистый желток; 4 – оболочки ооцита

После нереста у рыб наступает «выбой», в гонадах происходит резорбция небольшого количества невыметанной икры и спавшихся фолликулов. Одновременно осуществляется дальнейший рост ооцитов однослойного фолликула новой генерации половых клеток, что характеризует VI-II стадию зрелости гонад (рисунок 14).

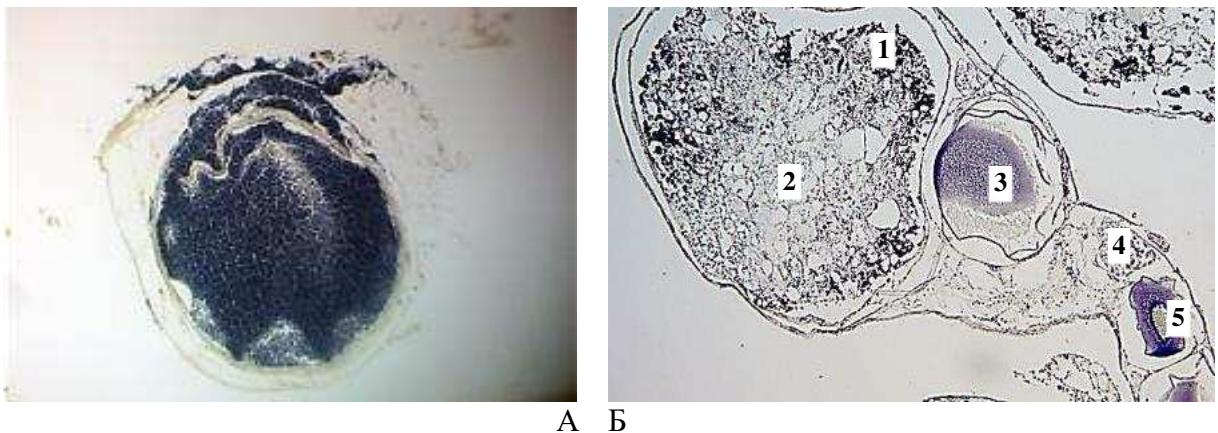


Рисунок 14 – Гистологические картины VI-II стадии зрелости гонад:

- А) первый этап резорбции ооцитов - разрушение ядра и оболочек икры, ув. ок.10×об.4×;
- Б) второй этап – резорбция желтка и жира, ув. ок.10×об.10×. 1 – резорбция желтка; 2 – резорбция жира; 3 – опустевший фолликул; 4 – атретический фолликул; 5 – ооцит однослойного фолликула

Морфо-биологические показатели и характеристика гонад сибирского осетра в различном возрасте представлены в таблице 2.

Таблица 2 – Морфо-биологические показатели и состояние гонад самок сибирского осетра различного возраста

Возраст	Сумма тепла, градусо-дней		Масса, г		Коэффициент зрелости	Характеристика гонад
	годовая	общая	Тела	гонад		
2 месяца	-	-	3,2	-	-	Индифферентный период, начало анатомической дифференцировки гонад, первичные гонии размером до 9 мкм
Годовик	5829	5829	290,0	1,0	0,3	Цитологическая дифференцировка пола, I-II стадия зрелости. Размер ооцитов – от 11,5 до 46,9 мкм, в среднем – $21,7 \pm 1,5$ мкм
Двухгодовик	5697	11526	1085,0	5,1	0,5	II полужировая стадия зрелости: развитие ооцитов протоплазматического роста
Трёхгодовик	5340	16866	2584,0	28,4	1,1	II полужировая стадия зрелости: развитие ооцитов протоплазматического роста
Четырёхгодовик	5827	22693	3890,0	116,7	3,0	II жировая стадия, жировая ткань на гонадах составляет 60 %
Пятигодовик	5488	28181	6345,0	800,4	12,6	III стадия зрелости, ооциты фазы трофоплазматического роста размером $1900 \pm 120$ мкм (от 1800 до 2000 мкм)
Шестигодовик	5372	33553	9300,0	*	*	IV стадия зрелости. Первое созревание самок – 30%
Семигодовик (производители)	5900	39453	10670,0	*	*	IV стадия зрелости

Примечание – \* пробы взяты методом биопсии

Из рассмотренных материалов видно, что прохождение оогенеза самок в условиях индустриальных хозяйств занимают определенный временной интервал, зависящий от температуры воды. В искусственных условиях на предприятиях со среднегодовой суммой тепла 5636 градусо-дней для достижения половой зрелости первой группе (30 % самок) при среднесуточной температуре воды 15,3 °C потребовалось 2190 суток с общей суммой тепла 33553 градусо-дней.

### **3.2 Влияние процессов резорбции половых продуктов на рыбоводно-биологические показатели самок**

В экспериментальных работах 2017 года участвовали три группы впервые нерестующих самок сибирского осетра ленской популяции генерации 2008 года в возрасте 9 лет (по 5 рыб в каждой группе) и контрольная группа, отнерестившаяся в том же году – всего 20 меченых индивидуальными электронными метками самок. За начало опыта было принято 7.03.2017 г., когда группу «опыт 3» перевели на зимовку в условия цеха длительного выдерживания УЗВ, которая завершилась 19.09.2017 г.

Для выявления особенностей протекания процесса резорбции у сибирского осетра и оценки влияния основного абиотического фактора среды (температуры воды) на процессы гаметогенеза, были смоделированы различные температурные условия содержания производителей в отделе «Конаковский» филиала по пресноводному рыбному хозяйству ФГБНУ «ВНИРО» («ВНИИПРХ»): прямоточном бассейновом участке с суммой тепла 4542 (245 суток, 18,5 °C) градусо-дней (опыт 1), при комбинированном содержании одной группы сибирского осетра на прямоточном бассейновом участке и пруду ОСПХ «Якоть» – 3617 (245 суток, 14,7 °C) градусо-дней (опыт 2), а также в цехе длительного выдерживания УЗВ с суммой тепла 2446 (245 суток, 10,0 °C) градусо-дней (опыт 3).

В экспериментальных работах использовались производители сибирского осетра ленской популяции. Рыбоводно-биологическая характеристика и исходное состояние ооцитов в яичниках данных групп рыб, участвующих в эксперименте, представлено в таблицах 3-5.

Таблица 3 – Исходная рыбоводно-биологическая характеристика контрольной группы самок сибирского осетра, содержащейся в бассейне с прямоточной подачей воды от 27.12.2016 г.

№ п/п	Чип	Масса, кг	Обхват, см	Длина, см		Ооциты IV стадии зрелости	
				L	L	K <sub>п</sub>	диаметр, мм

## Продолжение таблицы 3

1	9314	9,20	48,0	114,0	99,5	7,4	2,9
2	3143	12,8	57,0	134,5	121,5	6,0	2,7
3	7873	11,6	49,0	122,3	108,5	7,5	2,8
4	9740	11,5	52,0	118,0	104,0	6,6	2,5
5	6284	10,8	50,0	117,0	108,0	6,7	2,8
<b><i>M±m</i></b>		<b><i>11,2±0,9</i></b>	<b><i>51,2±2,6</i></b>	<b><i>121,2±5,8</i></b>	<b><i>108,3±5,4</i></b>	<b><i>6,8±0,49</i></b>	<b><i>2,7±0,11</i></b>
<b><i>CV, %</i></b>		<b><i>11,8</i></b>	<b><i>7,0</i></b>	<b><i>6,6</i></b>	<b><i>7,6</i></b>	<b><i>9,0</i></b>	<b><i>5,5</i></b>

У всех самок состояние гонад характеризовалось как IV завершенная стадия зрелости с коэффициентом поляризации ядра ооцитов ( $K_p$ ) от 11,4 до 6,0.

Таблица 4 – Исходная рыбоводно-биологическая характеристика экспериментальных групп самок сибирского осетра содержащихся в прямоточных бассейнах от 28.12.2016 г.

№ п/п	Чип	Масса, кг	Обхват, см	Длина, см		Ооциты IV стадии зрелости	
				L	l	$K_p$	диаметр, мм
1	7620 <sup>1</sup>	11,7	53,0	126,0	112,5	8,7	2,6
2	9593 <sup>1</sup>	13,2	53,0	123,0	109,5	7,5	2,7
3	3005 <sup>1</sup>	13,2	51,0	133,5	119,0	7,4	2,8
4	6053 <sup>1</sup>	12,2	50,0	125,0	115,5	8,6	2,7
5	9720 <sup>1</sup>	11,1	55,0	123,0	109,0	9,9	2,6
6	0311 <sup>2</sup>	10,2	50,0	119,0	107,0	9,9	2,7
7	4095 <sup>2</sup>	11,1	50,0	123,0	111,0	8,4	2,6
8	7890 <sup>2</sup>	9,1	48,0	114,5	103,3	9,0	2,8
9	2355 <sup>2</sup>	14,0	54,0	136,0	119,5	9,1	2,7
10	7503 <sup>2</sup>	12,0	54,0	121,5	109,5	9,9	2,8
<b><i>M±m</i></b>		<b><i>11,8±1,1</i></b>	<b><i>51,8±2,0</i></b>	<b><i>124,5±4,5</i></b>	<b><i>111,6±4,0</i></b>	<b><i>8,8±0,7</i></b>	<b><i>2,7±0,1</i></b>
<b><i>CV, %</i></b>		<b><i>12,6</i></b>	<b><i>4,4</i></b>	<b><i>5,1</i></b>	<b><i>4,6</i></b>	<b><i>10,4</i></b>	<b><i>3,0</i></b>

Примечание: <sup>1</sup> – опыт 1; <sup>2</sup> – опыт 2

Таблица 5 – Исходная рыбоводно-биологическая характеристика экспериментальной группы самок сибирского осетра (опыт 3 – цех длительного выдерживания), содержащихся в прямоточных бассейнах от 28.12.2016 г.

№ п/п	Чип	Масса, кг	Обхват, см	Длина, см		Ооциты IV стадии зрелости	
				L	1	K <sub>п</sub>	диаметр, мм
1	9716	10,1	48,0	119,0	106,5	9,0	2,7
2	7696	11,3	50,0	117,0	112,5	7,8	2,6
3	6472	9,8	50,0	118,0	103,5	8,7	2,9
4	6475	11,1	51,0	127,0	113,0	8,5	2,8
5	6269	12,1	53,0	123,0	110,0	11,4	2,7
<i>M±m</i>		<i>10,9±0,7</i>	<i>50,4±1,3</i>	<i>120,8±3,4</i>	<i>109,1±3,3</i>	<i>9,1±0,9</i>	<i>2,7±0,1</i>
<i>CV, %</i>		<i>8,6</i>	<i>3,6</i>	<i>3,4</i>	<i>3,7</i>	<i>15,1</i>	<i>4,2</i>

Таблица 6 – Рыбоводно-биологическая характеристика групп самок сибирского осетра на 50 сутки от начала эксперимента (07.03.2017-26.04.2017) 554 градусо-дней

№ п/п	Чип	Масса, кг	Обхват, см	Длина, см		Ооциты IV стадии зрелости	
				L	1	K <sub>п</sub>	диаметр, мм
1	7620 <sup>1</sup>	12,0	52,0	126,0	112,5	4,2	2,6
2	9593 <sup>1</sup>	13,0	54,5	123,0	109,5	3,5	2,7
3	3005 <sup>1</sup>	13,8	54,0	133,5	119,0	3,3	2,8
4	6053 <sup>1</sup>	12,4	51,0	125,0	115,5	3,4	2,7
5	9720 <sup>1</sup>	9,0	44,5	123,0	109,0	3,8	2,6
6	0311 <sup>2</sup>	10,6	49,0	119,0	107,0	8,4	2,7
7	4095 <sup>2</sup>	11,2	48,0	123,0	111,0	4,4	2,6
8	7890 <sup>2</sup>	11,9	53,0	114,5	103,3	4,6	2,8
9	2355 <sup>2</sup>	14,8	54,5	136,0	119,5	3,6	2,7
10	7503 <sup>2</sup>	12,2	53,5	121,5	109,5	3,8	2,8
<i>M±m</i>		<i>12,1±1,2</i>	<i>51,4±2,6</i>	<i>124,5±4,5</i>	<i>111,6±4,0</i>	<i>4,3±0,9</i>	<i>2,7±0,1</i>
<i>CV, %</i>		<i>13,5</i>	<i>6,4</i>	<i>5,1</i>	<i>4,6</i>	<i>35,0</i>	<i>3,0</i>

Примечание: <sup>1</sup> – опыт 1; <sup>2</sup> – опыт 2

Таблица 7 – Рыбоводно-биологическая характеристика группы самок сибирского осетра (опыт 3 – цех длительного выдерживания) на 50 сутки от начала эксперимента (07.03.2017-26.04.2017) 382 градусо-дней

№ п/п	Чип	Масса, кг	Обхват, см	Длина, см		Ооциты IV ст. зрелости	
				L	1	K <sub>п</sub>	диаметр, мм
1	9716	10,3	48,0	119,0	106,5	8,5	2,7
2	7696	11,3	50,0	117,0	112,5	6,9	2,6
3	6472	9,9	50,0	118,0	103,5	8,4	2,9
4	6475	11,1	51,0	127,0	113,0	8,2	2,8
5	6269	12,0	53,0	123,0	110,0	9,0	2,7
<i>M±m</i>		<i>10,9±0,7</i>	<i>50,4±1,3</i>	<i>120,8±3,4</i>	<i>109,1±3,3</i>	<i>8,2±0,5</i>	<i>2,7±0,1</i>
<i>CV, %</i>		<i>7,6</i>	<i>3,6</i>	<i>3,4</i>	<i>3,7</i>	<i>9,6</i>	<i>4,2</i>

Рыбоводно-биологическая характеристика и состояние ооцитов в яичниках сибирского осетра всех групп, участвующих, в эксперименте спустя 105 суток, представлено в таблицах 8-10.

Таблица 8 – Рыбоводно-биологическая характеристика группы самок сибирского осетра (опыт 1) на 105 сутки от начала эксперимента (07.03.2017-19.06.2017) 1619 градусо-дней

№ п/п	Чип	Масса, кг	Обхват, см	Длина, см		Диаметр ооцитов, мм	
				L	1	резорб. ооциты	III стадии
1	7620	11,1	48,0	126,0	112,5	2,12	0,90
2	9593	11,2	48,0	123,0	109,5	1,70	0,90
3	3005	11,7	46,0	133,5	119,0	1,88	0,55
4	6053	11,4	47,0	125,0	115,5	2,30	1,75
5	9720	8,0	42,0	123,0	109,0	1,80	1,35
<i>M±m</i>		<i>10,7±1,1</i>	<i>46,2±1,8</i>	<i>126,1±3,0</i>	<i>113,1±3,3</i>	<i>2,0±0,2</i>	<i>1,1±0,4</i>
<i>CV, %</i>		<i>14,2</i>	<i>5,4</i>	<i>3,4</i>	<i>3,7</i>	<i>12,5</i>	<i>42,7</i>

Таблица 9 – Рыбоводно-биологическая характеристика группы самок сибирского осетра (опыт 2) на 105 сутки от начала эксперимента (07.03.2017-19.06.2017) 1566 градусо-дней

№ п/п	Чип	Масса, кг	Обхват, см	Длина (L), см	Диаметр ооцитов, мм	
					резорб. ооциты	III стадии
1	0311	9,5	48,0	119,0	2,27	0,75
2	4095	10,7	46,0	123,0	2,68	0,45
3	7890	11,2	52,0	114,5	3,11	0,75
4	2355	13,9	52,0	136,0	2,15	0,65
5	7503	11,4	49,0	121,5	2,95	0,65
<i>M±m</i>		<i>11,3±1,0</i>	<i>49,4±2,1</i>	<i>122,8±5,4</i>	<i>2,6±0,3</i>	<i>0,7±0,1</i>
<i>CV, %</i>		<i>14,2</i>	<i>5,3</i>	<i>6,6</i>	<i>15,8</i>	<i>18,8</i>

Таблица 10 – Рыбоводно-биологическая характеристика группы самок сибирского осетра (опыт 3) на 105 сутки от начала эксперимента (07.03.2017-19.06.2017) 783 градусо-дня

№ п/п	Чип	Масса, кг	Обхват, см	Длина, см		Ооциты IV ст. зрелости	
				L	1	K <sub>п</sub>	диаметр, мм
1	9716	10,0	48,0	119,0	106,5	8,0	2,7
2	7696	10,9	49,0	117,0	112,5	6,0	2,6
3	6472	9,6	49,0	118,0	103,5	7,8	2,9
4	6475	10,8	50,0	127,0	113,0	7,2	2,8
5	6269	11,8	52,0	123,0	110,0	8,2	2,7
<i>M±m</i>		<i>10,6±0,7</i>	<i>49,6±1,1</i>	<i>120,8±3,4</i>	<i>109,1±3,3</i>	<i>7,4±0,7</i>	<i>2,7±0,1</i>
<i>CV, %</i>		<i>8,1</i>	<i>3,1</i>	<i>3,4</i>	<i>3,7</i>	<i>11,9</i>	<i>4,2</i>

За рассматриваемый период содержания самок в прямоточных бассейнах отдела Конаковский, равный 105 суткам, при средней температуре воды 15,4 °С сумма тепла составила 1619 градусо-дней; в бассейнах цеха длительного выдерживания средняя температура воды и сумма тепла составили 7,4 °С и 783 градусо-дней, при комбинированном содержании в прямоточном бассейне (101

сутки) и ОСПХ «Якоть» (4 суток) – 14,9 °С и 1566 градусо-дней. На 105-е сутки у всех самок, кроме содержащихся в цехе длительного выдерживания, происходит процесс резорбции зрелых ооцитов и рост новой генерации – ооцитов II и III стадии зрелости. В щуповых пробах присутствовали ооциты VI стадии на начальных фазах резорбции – атрезии желтка, имеющие неправильную форму, мраморную окраску. Рядом с ними развиваются ооциты фаз протоплазматического роста II стадии зрелости, имеющие ядро с многочисленными ядрышками и две оболочки – собственную и фолликулярную, также представлены ооциты трофоплазматического роста III стадии зрелости (от 500 и более мкм).

На 134-е сутки содержания самок в прямоточном бассейне при средней температуре воды 17,0 °С сумма тепла составила 2280 градусо-дней, в бассейне цеха длительного выдерживания средняя температура воды и сумма тепла были 7,1 °С и 948 градусо-дней, при комбинированном содержании в прямоточных бассейнах (101 сутки) и пруду ОСПХ «Якоть» (33 суток) – 15,0 °С и 2010 градусо-дней (таблицы 11-14).

Таблица 11 – Рыбоводно-биологическая характеристика контрольной группы самок сибирского осетра, находящихся в бассейне с прямоточной подачей воды на 134 сутки от начала опыта (07.03.2017-27.07.2017) 2280 градусо-дней

№ п/п	Чип	Масса, кг	Обхват, см	Длина (L), см	Диаметр ооцитов, мм		Стадия зрелости
					резорб.	новой генерации	
1	9314	8,1	45,0	113,5	нет	1,2	III
2	3143	9,3	41,5	131,0	-	-	-
3	7873	11,1	49,5	124,8	нет	0,9	III
4	9740	11,7	53,0	121,0	нет	1,94	III-IV
5	6284	8,1	45,8	117,5	нет	0,8	III
<i>M±m</i>		<i>9,6±1,4</i>	<i>46,7±3,2</i>	<i>121,4±5,7</i>		<i>1,2±0,4</i>	
<i>CV, %</i>		<i>17,3</i>	<i>9,2</i>	<i>6,5</i>		<i>42,6</i>	

Таблица 12 – Рыбоводно-биологическая характеристика группы самок сибирского осетра (опыт 1) на 134 сутки от начала эксперимента (07.03.2017-27.07.2017) 2280 градусо-дней

№ п/п	Чип	Масса, кг	Обхват, см	Длина (L), см	Диаметр ооцитов, мм		Стадия зрелости
					резорб.	новой генерации	
1	7620	11,2	48,0	126,0	1,3	1,60	III
2	9593	10,8	47,5	123,0	1,0	0,80	III
3	3005	11,2	45,5	133,5	1,4	0,60	III
4	6053	11,1	46,5	125,0	-	1,68	III
5	9720	7,9	42,0	123,0	1,5	0,61	III
<i>M±m</i>		<i>10,5±1,0</i>	<i>45,9±1,7</i>	<i>126,1±3,0</i>	<i>1,3±0,2</i>	<i>1,1±0,5</i>	
<i>CV, %</i>		<i>13,4</i>	<i>5,2</i>	<i>3,4</i>	<i>16,6</i>	<i>50,8</i>	

Таблица 13 – Рыбоводно-биологическая характеристика экспериментальной группы самок сибирского осетра (опыт 2) на 134 сутки от начала эксперимента (07.03.2017-27.07.2017) 2010 градусо-дней

№ п/п	Чип	Масса, кг	Обхват, см	Длина (L), см	Диаметр ооцитов, мм		Стадия зрелости
					резорб.	новой генерации	
1	0311	9,10	46,0	118,0	1,6	0,45	II
2	4095	9,5	45,0	125,0	1,7	0,50	II-III
3	7890	9,8	49,0	126,0	2,0	0,61	II-III
4	2355	12,7	49,0	136,0	1,8	0,55	II-III
5	7503	10,9	50,0	127,0	1,1	0,75	III
<i>M±m</i>		<i>10,4±1,1</i>	<i>47,4±1,5</i>	<i>122,8±5,4</i>	<i>1,6±0,2</i>	<i>0,6±0,1</i>	
<i>CV, %</i>		<i>14,0</i>	<i>3,8</i>	<i>6,6</i>	<i>20,5</i>	<i>20,3</i>	

Рыбоводно-биологическая характеристика и состояние ооцитов в яичниках сибирского осетра всех групп, участвующих в экспериментальных работах, включая контрольные и экспериментальные группы на 245 сутки (завершение опытов 2017 г.), представлены в таблицах 15-18. Сумма тепла за исследуемый

период составила в контроле и опыте 1 – 4542 градусо-дня, опыте 2 – 3617 и опыте 3 – 2446 градусо-дней.

Таблица 14 – Рыбоводно-биологическая характеристика группы самок сибирского осетра (опыт 3) на 134 сутки от начала эксперимента (07.03.2017-27.07.2017) 948 градусо-дней

№ п/п	Чип	Масса, кг	Обхват, см	Длина (L), см	Характеристика ооцитов IV стадии	
					K <sub>п</sub>	диаметр, мм
1	9716	9,9	48,0	119,0	7,5	2,7
2	7696	10,7	48,5	117,0	6,0	2,6
3	6472	9,4	49,0	118,0	7,7	2,9*
4	6475	10,5	49,0	127,0	7,0	2,8
5	6269	11,6	52,0	123,0	7,9	2,7
<i>M±m</i>		<i>10,4±0,6</i>	<i>49,3±1,1</i>	<i>120,8±3,4</i>	<i>7,2±0,6</i>	<i>2,7±0,1</i>
<i>CV, %</i>		<i>8,0</i>	<i>3,2</i>	<i>3,4</i>	<i>10,5</i>	<i>4,2</i>
* отмечен 1 ооцит в фазе резорбции						

У контрольной группы рыб, культивируемых в прямоточном бассейне отдела Конаковский, ооциты 20 % производителей находились на II стадии, 60 % рыб – III стадии развития, 20 % самок имеют гонады IV незавершенной стадии зрелости. Средний диаметр ооцитов новой генерации IV стадии зрелости составлял 2,65 мм, ооцитов III стадии – 1,0-1,78 мм, ооцитов II стадии – до 0,5 мм (таблица 15).

Таблица 15 – Рыбоводно-биологическая характеристика контрольной группы самок сибирского осетра, содержащейся в отделе Конаковский в бассейне с прямоточной подачей воды на 245 сутки от начала опыта (07.03.2017-15.11.2017) 4542 градусо-дней

№ п/п	Чип	Масса, кг	Обхват, см	Длина, см		Характеристика ооцитов		
				L	l	K <sub>п</sub>	диаметр, мм	стадия зрелости
1	9314	10,3	49,5	116,0	100,5	-	1,6	III
2	3143	9,0	42,0	134,5	121,5	-	до 0,5	II

3	7873	11,6	49,5	123,0	109,0	-	1,0	III
4	9740	13,5	55,5	121,0	107,0	0,14	2,65	IV
5	6284	10,8	49,5	118,0	108,0	-	1,78	III
$M \pm m$		$11,0 \pm 1,2$	$49,2 \pm 2,9$	$122,5 \pm 5,0$	$109,2 \pm 4,9$			
$CV, \%$		$15,1$	$9,7$	$5,9$	$7,0$			

У экспериментальной группы рыб, содержащихся в прямоточном бассейне отдела Конаковский, 60 % самок находятся на III стадии, 20 % – III-IV, 20 % – IV стадии зрелости ооцитов. Средний диаметр ооцитов новой генерации IV стадии зрелости – 2,88 мм, коэффициент поляризации ядра 17,0, III-IV – 2,12 мм, III стадии – 1,49 мм (таблица 16).

Таблица 16 – Рыбоводно-биологическая характеристика группы самок сибирского осетра (опыт 1) на 245 сутки от начала эксперимента (07.03.2017-15.11.2017) 4542 градусо-дней

№	Чип	Масса, кг	Обхват, см	Длина, см		Характеристика ооцитов		
				L	I	К <sub>п</sub>	диаметр, мм	стадия зрелости
1	7620	13,1	53,5	128,0	115,0	17,0	2,88	IV
2	9593	13,3	55,0	126,0	111,5	-	1,47	III
3	3005	13,9	52,0	139,0	123,0	-	1,26	III
4	6053	14,2	53,5	129,0	118,0	-	2,12	III-IV
5	9720	11,2	52,5	123,0	109,5	-	1,75	III
$M \pm m$		$13,1 \pm 0,8$	$53,3 \pm 0,8$	$129,0 \pm 4,0$	$115,4 \pm 4,1$			
$CV, \%$		$8,9$	$2,2$	$4,7$	$4,6$			

Во второй экспериментальной группе рыб после летнего содержания в пруду ОСПХ «Якоть» все самки находятся на III стадии, размеры ооцитов варьируют от 0,75 до 1,69 мм, у двух особей имеются резорбирующие ооциты (таблица 17).

Таблица 17 – Рыбоводно-биологическая характеристика группы самок сибирского осетра (опыт 2) на 245 сутки от начала эксперимента (07.03.2017-15.11.2017) 3617 градусо-дней

№ п/п	Чип	Масса, кг	Обхват, см	Длина, см		Характеристика ооцитов	
				L	l	диаметр, мм	стадия зрелости
1	0311	10,06	46,5	121,5	119,0	0,94	III
2	4095	10,54	47,0	124,0	111,0	1,34	VI
						0,77	III
3	7890	11,08	49,5	126,0	112,0	1,12	III
4	2355	12,9	49,5	135,0	121,0	0,63	VI
						0,75	III
5	7503	12,8	52,5	124,5	112,0	1,69	III
<i>M±m</i>		<i>11,5±1,1</i>	<i>49,0±1,8</i>	<i>126,2±3,5</i>	<i>115,0±4,0</i>		
<i>CV, %</i>		<i>11,4</i>	<i>4,9</i>	<i>4,1</i>	<i>4,0</i>		

Экспериментальная группа самок, находящаяся в условиях искусственной зимовки (цех длительного выдерживания отдела Конаковский), имела ооциты II-III стадии с диаметром от 0,5 до 1,2 мм, при этом средний размер резорбирующих ооцитов составлял 2,5 мм (таблица 18).

Таблица 18 – Рыбоводно-биологическая характеристика группы самок сибирского осетра (опыт 3) на 245 сутки от начала эксперимента (07.03.2017-15.11.2017) 2446 градусо-дней

№ п/п	Чип	Масса, кг	Обхват, см	Длина, см		Характеристика ооцитов		
				L	l	диаметр, мм	стадия зрелости	
1	9716	9,26	46,0	118,5	106,0	2,3	VI	
						0,5-1,2	II-III	
2	6472	8,48	46,5	118,5	103,5	2,65	VI	
						0,5-1,2	II-III	
<i>M±m</i>		<i>8,9±0,4</i>	<i>46,3±0,3</i>	<i>118,5±0,5</i>	<i>104,8±1,3</i>			
<i>CV, %</i>		<i>6,2</i>	<i>0,8</i>	<i>0,6</i>	<i>1,7</i>			

Оценка состояния гонад исследуемых рыб на конец эксперимента (ноябрь 2017 г.) позволила установить не только общую закономерность (последовательное прохождение стадий зрелости) но и выявить индивидуальные особенности самок по продолжительности протекания репродуктивных циклов рыб одного возраста, содержащихся в идентичных условиях и подвергшихся воздействию одного абиотического фактора среды – температуры воды.

В таблице 19 представлена характеристика ооцитов контрольной и опытных групп самок сибирского осетра в разных условиях содержания.

Таблица 19 – Сравнительная характеристика состояния гонад контрольной и опытных групп самок сибирского осетра

Условия содержания, сумма тепла, градусо-дней	Характеристика состояния ооцитов	
	28.12.2016 г.	15.11.2017 г.
прямоточные бассейны отдела Конаковский (контроль) 5100*/4542**	IV завершенная стадия зрелости с коэффициентом поляризации ядра ооцитов 6,8; диаметр ооцитов – 2,7 мм	60 % самок на III стадии, 20 % – IV, 20 % – на II. Средний диаметр ооцитов новой генерации IV стадии зрелости – 2,65 мм, коэффициент поляризации ядра 14,0; ооциты III стадии – 1,46 мм.
прямоточные бассейны отдела Конаковский (опыт 1) 5100*/4542**	IV завершённая стадия зрелости с коэффициентом поляризации ядра ооцитов 8,4; диаметр ооцитов – 2,7 мм	60 % самок на III стадии зрелости, 20 % – III-IV, 20 % – на IV. Диаметр ооцитов новой генерации IV стадии – 2,88 мм, коэффициент поляризации ядра 17,0; диаметр ооцитов III-IV стадии – 2,12 мм; диаметр ооцитов III стадии – 1,49 мм.
комбинированное содержание (бассейн-пруд-бассейн) (опыт 2) 4175*/3617**	IV завершенная стадия зрелости с коэффициентом поляризации ядра ооцитов 9,2, диаметр ооцитов – 2,7 мм	100 % самок имеют ооциты III стадии зрелости, из них 40 % находятся на завершающем этапе резорбции. Средний диаметр резорб. ооцитов – от 1,34 до 0,63 мм, III стадии – 0,75-1,69 мм
цех длительного выдерживания отдела Конаковский (опыт 3) 3004*/2446**	IV завершенная стадия зрелости с коэффициентом поляризации ядра ооцитов 8,9; диаметр ооцитов – 2,7 мм	Резорбция зрелых ооцитов и рост новой генерации II-III стадии. Диаметр резорб. ооцитов – 2,5 мм, II-III стадии – 0,5-1,2 мм

Примечание \* – сумма тепла с начала формирования экспериментальных групп;  
\*\*сумма тепла за период эксперимента

Для подтверждения зависимости продолжительности формирования гонад от температуры воды были проведены гистологические исследования развития

яичников опытных групп самок сибирского осетра в различных условиях выращивания.

Анализ фиксированных ооцитов сибирского осетра контрольной и опытных групп (январь-апрель) показал смещение ядра в направлении анимального полюса, из зоны крупнозернистого желтка с переходом в зону мелкозернистых желточных включений, что соответствовало IV завершённой стадии зрелости (рисунок 15А, Б).

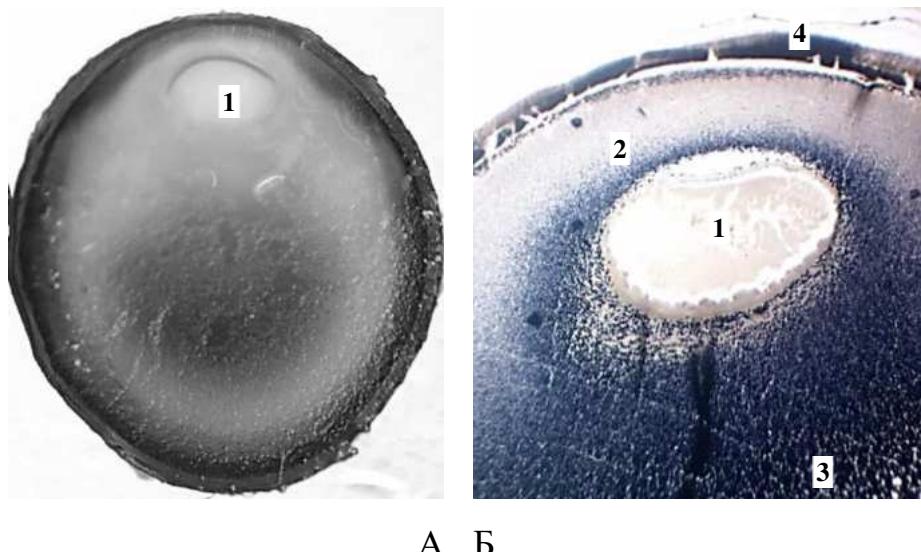
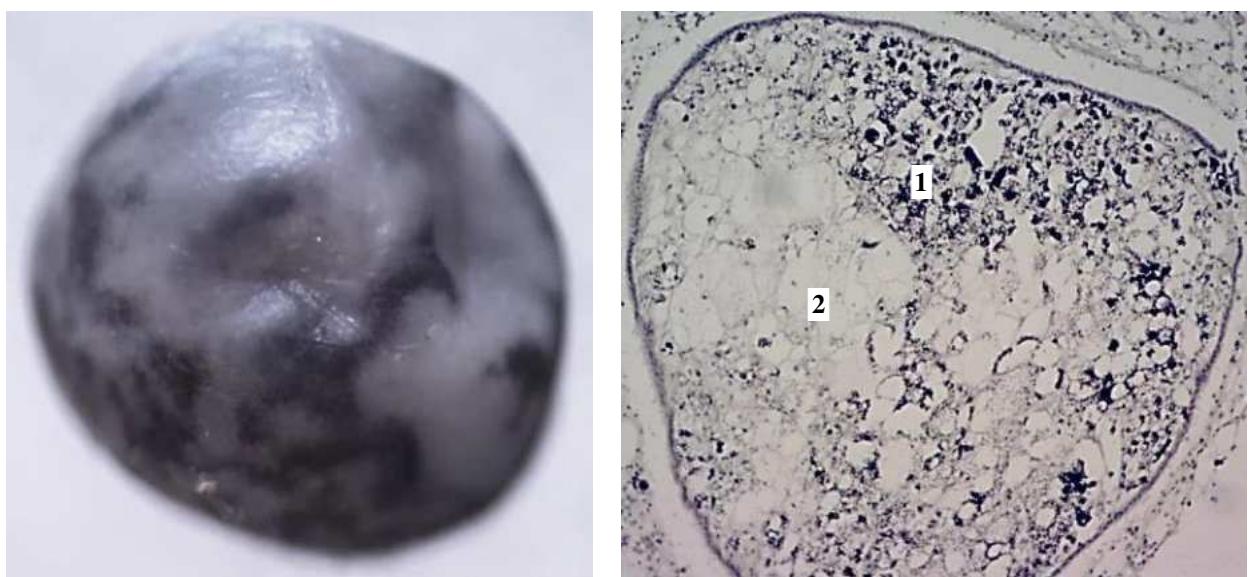


Рисунок 15 – Ооцит сибирского осетра

А – январь 2017 г., (контрольная группа), ув.15; Б – Расположение ядра в ооците сибирского осетра с  $K_p = 3,0$ , в апреле (опытные группы 1 и 2), ув. ок.10× об.10×. 1 – ядро, 2 – мелкозернистый желток; 3 – крупнозернистый желток; 4 – оболочки ооцита

В июне (20.06.2017 г.) на 105 сутки эксперимента у всех самок, кроме содержащихся в цехе длительного выдерживания отдела Конаковский, происходит процесс резорбции зрелых ооцитов и рост новой генерации – ооцитов II и начала III стадии зрелости (рисунки 16-21). На рисунках 16А, 17А представлена сходная картина состояния ооцитов самок, содержащихся в прямоточных бассейнах отдела Конаковский (опыт 1) и группы комбинированного содержания (опыт 2). У данных групп ооциты имеют неправильную форму и «мраморную» окраску. На гистологических срезах обеих групп (рисунки 16 Б, 17 Б) присутствуют ооциты VI стадии зрелости с резорбцией желтка и жира. Рядом с ними развиваются базофильные ооциты однослойного

фолликула, имеющие ядро с многочисленными ядрышками, а также единичные ооциты трофоплазматического роста.



А Б

Рисунок 16 – Ооцит сибирского осетра в фазе резорбции, июнь 2017 г., отдел Конаковский (опыт 1). А – внешний вид – «мраморная» окраска резорбирующегося ооцита; Б – гистологический срез резорбирующегося ооцита: 1 – резорбция желтка, 2 – резорбция жира, ок.10×об.10×



А Б

Рисунок 17 – Резорбция ооцитов сибирского осетра из группы комбинированного содержания (опыт 2). А – общий вид, ув.20; 1 – резорбция зрелых ооцитов; 2 – ооциты новой генерации; Б – гистологический срез резорбирующегося ооцита, ув. ок.10×об.10×: 3 – резорбция желтка, 4 – резорбция жира

В июле на 134 сутки эксперимента завершается процесс резорбции ооцитов у опытных групп рыб, содержащихся в прямоточных бассейнах отдела

Конаковский (опыт 1) и пруду ОСПХ «Якоть» (опыт 2). В ооцитах новой генерации начинается процесс вителлогенеза (рисунок 18).

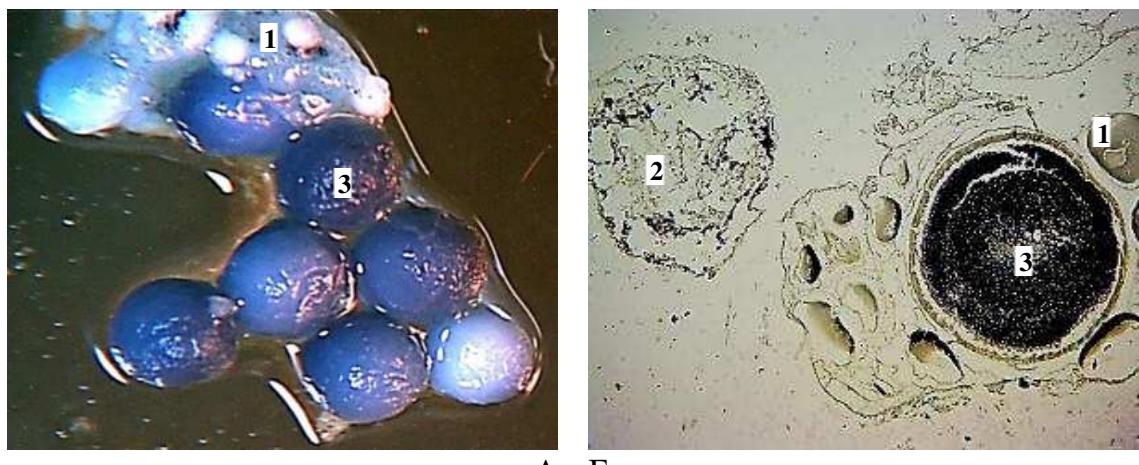


Рисунок 18 – Ооциты новой генерации III стадии зрелости сибирского осетра, содержащегося в прямоточных бассейнах отдела Конаковский и пруду ОСПХ «Якоть» (опыт 1, 2), июль 2017 г.,  
А – ув.20, Б – ув. ок.10×об.4×: 1 – ооциты превителлогенеза; 2 – остаточная резорбция;  
3 – ооциты трофоплазматического роста

У самок из цеха длительного выдерживания (опыт 3) ооциты сохраняются на IV стадии зрелости, но у одной особи осетра отмечены отдельные ооциты в состоянии резорбции (рисунок 19).

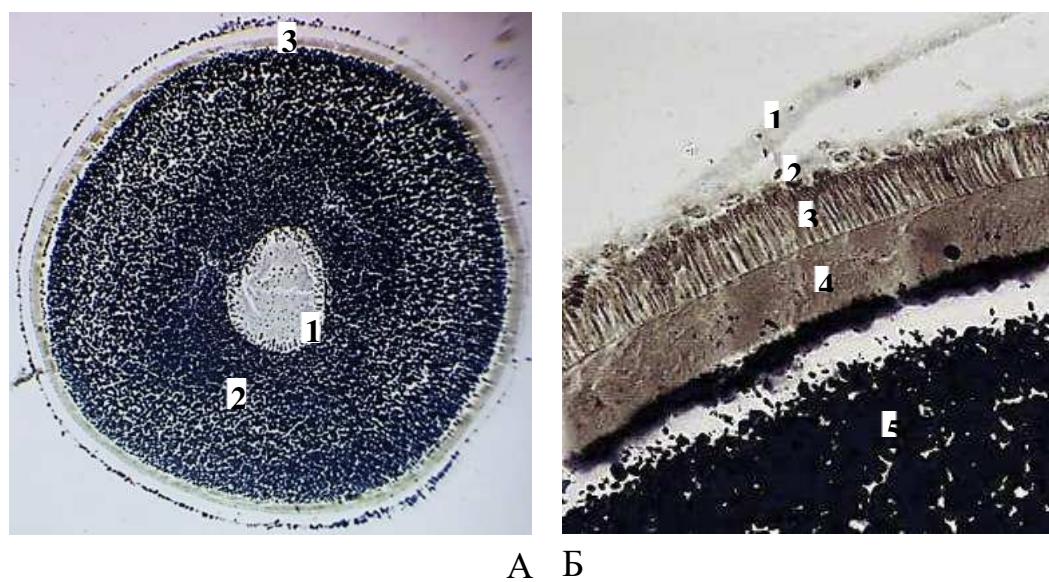
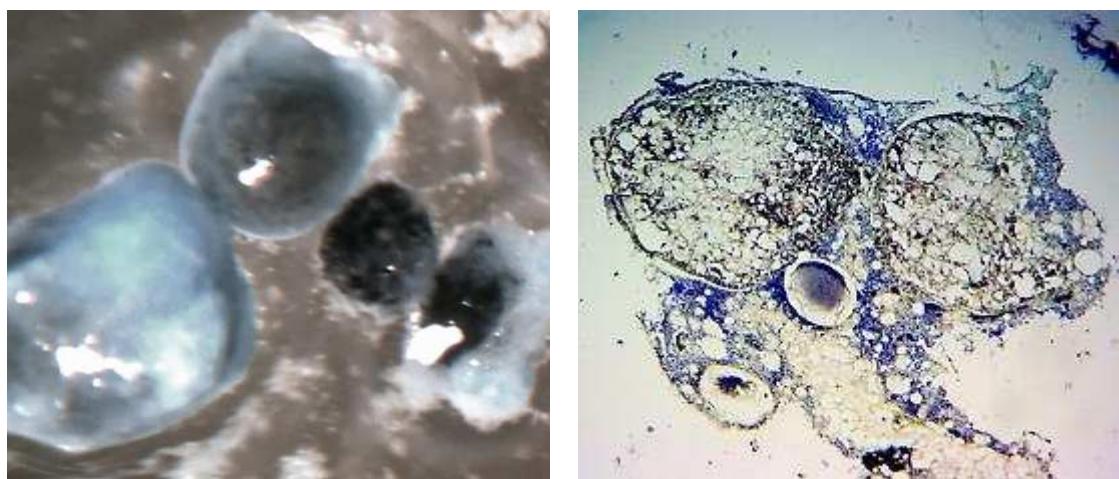


Рисунок 19 – Ооцит сибирского осетра (опыт 3), июль 2017 г. А – внешний вид, ув. ок.10× об.4×: 1 – ядро с ядрышками; 2 – желток; 3 – оболочки ооцита; Б – сформированные оболочки ооцита, ув. 10× об.40×: 1 – соединительная оболочка; 2 – фолликулярная оболочка; 3 – радиально – исчерченная оболочка; 4 – студенистая оболочка; 5 – желток

При комбинированном содержании в ноябре (опыт 2) с общей суммой тепла 3617 градусо-дней ооциты продвинулись в развитии и находятся в процессе интенсивного накопления желтка, при этом ещё присутствует остаточная резорбция отдельных икринок (рисунок 20).



А Б

Рисунок 20 – Резорбция ооцитов осетра после выращивания в прудах ОСПХ «Якоть» (ноябрь).

А – внешний вид, ув. 20; Б – фрагмент гистологического среза, 2 этап: резорбция желтка и жира, ув. ок.10×об.4×

У производителей осетра в ноябре (245 сут.), содержащихся в условиях низких температур с общей суммой тепла 2446 градусо-дней (опыт 3), процесс резорбции замедлен и на конец вегетационного периода в гонадах ещё наблюдается резорбция ооцитов с одновременным формированием новой генерации половых клеток (рисунок 21).

Лучшие показатели развития половых клеток были в экспериментальной (опыт 1) и контрольной группах самок сибирского осетра, находящихся в условиях прямоточного бассейнового цеха отдела Конаковский – этому способствовало кормление, а также максимальная сумма тепла – 4542 градусо-дней по сравнению с другими опытными группами (опыт 2 и 3). В контрольной группе у одной особи ооциты представлены IV незавершенной стадией зрелости с коэффициентом поляризации 14,0, три самки находятся на III стадии зрелости гонад, одна особь – II стадии зрелости.

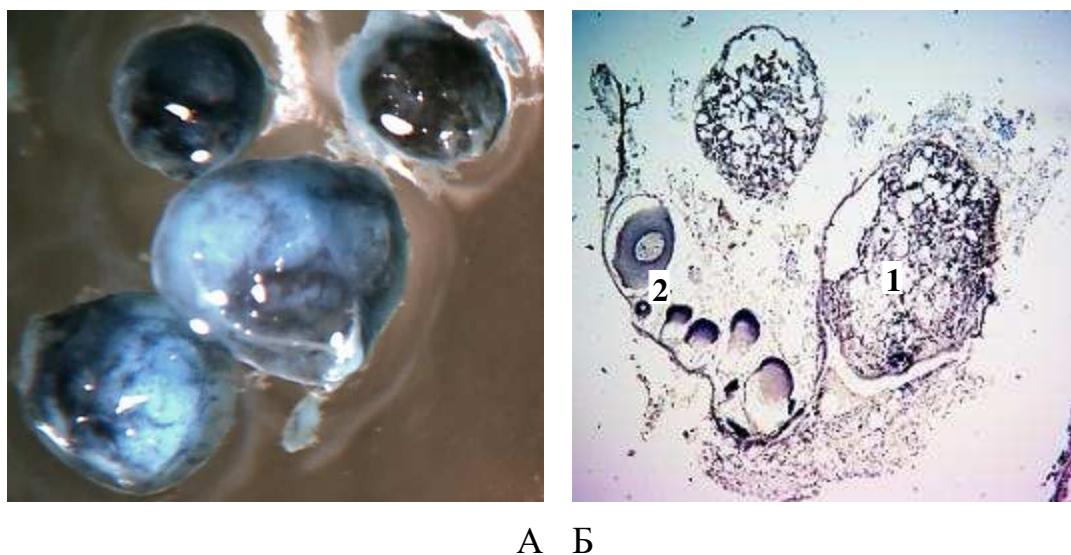


Рисунок 21 – Резорбция ооцитов самки осетра (опыт 3). А – внешний вид, ув.20; Б – фрагмент гистологического среза, ув. ок.10×об.4×: 1 – резорбция желтка и жира; 2 – ооциты протоплазматического роста

В экспериментальной группе (опыт 1) одна самка находится на IV незавершенной стадии зрелости с коэффициентом поляризации ядра 17,0, ещё одна особь – III-IV стадии зрелости, у последующих трех особей наблюдается III стадия зрелости гонад.

Положительные результаты по сравнению с содержанием в цехе длительного выдерживания были получены у экспериментальной группы сибирского осетра содержащейся по комбинированной схеме (отдел Конаковский – ОСПХ «Якоть» – отдел Конаковский). У всех самок ооциты находятся на III стадии зрелости, но у двух особей ещё продолжается процесс резорбции ооцитов прошлой генерации.

В группе осетра, содержащейся в цехе длительного выдерживания (средняя температура 7,5 °C) процесс резорбции зрелых ооцитов и рост ооцитов протоплазматического роста протекает медленнее. Диаметр резорбирующихся ооцитов различен, что, вероятно, связано с активностью фолликулярных клеток.

Сравнительный анализ процессов резорбции, протекающих в яичниках осетровых рыб, показал его зависимость в большей степени от температуры воды. С повышением температуры и увеличением суммы тепла, получаемой рыбой, скорость протекающих процессов увеличивается, а с понижением температуры –

уменьшается. Данный фактор позволяет управлять процессом созревания рыб, особенно в условиях рыбоводных хозяйств с регулированием температурного режима воды.

### **3.3 Влияние условий индустриальных хозяйств на оогенез сибирского осетра**

Гистологические исследования половых желез самок сибирского осетра, участвующих в экспериментах с 2017 г., позволили установить не только общие закономерности, но и выявить индивидуальные особенности репродуктивных циклов рыб одного возраста, содержащихся в идентичных условиях и подвергшихся воздействию одного из абиотических факторов среды – температуры воды.

#### **3.3.1 Влияние температуры воды на межнерестовый интервал осетровых рыб**

В 2018 г. для получения новых сведений по степени влияния температуры на гаметогенез в межнерестовый период экспериментальные группы сибирского осетра в ноябре 2017 г. были дополнены ещё одной группой самок, находящихся на IV стадии зрелости гонад. Это позволило в совокупности с данными по прохождению процессов гаметогенеза других групп рыб расширить показатели динамики стадий зрелости гонад самок сибирского осетра в зависимости от суммы тепла.

Из таблиц 20, 21 можно сделать вывод, что реализация генеративной функции в пределах каждой экспериментальной группы в равной степени зависела как от суммы тепла, так и от индивидуальных особенностей каждой самки. Анализ оогенеза в межнерестовый период 15 самок показал, что для формирования новой генерации икры особям может потребоваться от 3264 до 8221 градусо-дней. Самкам, прошедшим процесс резорбции, требуется от 3264 (153 суток, 21,3 °C) до 8221 (488 суток, 16,8 °C) (в среднем 5544) градусо-дней,

самкам, участвующим в воспроизведстве – от 3886 (184 суток, 21,1 °C) до 6460 (454 суток, 14,2 °C) (в среднем 4954) градусо-дней.

Таблица 20 – Динамика стадий зрелости гонад самок сибирского осетра в зависимости от суммы тепла (группы 2017 г.)

Год		2017											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Градусо-дни		281	556	831	1236	1803	2524	3278	3945	4539	5067	5361	5592
Контроль	9740	V	VI-II	VI-II	II	II	II-III	III	III	III	IV	IV	IV
	7873	V	VI-II	VI-II	II	II	II	II	II	II	II	II	II
	3143	V	VI-II	VI-II	II	II	II	II	II	II	II	II	II
	6284	V	VI-II	VI-II	II	II	II-III	III	III	III	III	III	III
	9314	V	VI-II	VI-II	II	II	II-III	III	III	III	III	III	III
Опыт 1	9593	IV	IV	IV	IV	VI	VI	VI-II	II-III	III	III	III	III
	3005	IV	IV	IV	IV	VI	VI	VI-II	II-III	III	III	III	III
	9720	IV	IV	IV	IV	VI	VI	VI-II	II-III	III	III	III	III
	6053	IV	IV	IV	IV	VI	VI-II	II-III	III	III	III	III	IV
	7620	IV	IV	IV	IV	VI	VI	VI-II	II-III	III	IV	IV	IV
Градусо-дни		281	556	831	1236	1803	2332	2835	3367	3857	4385	4679	4910
Опыт 2	7890	IV	IV	IV	IV	VI	VI	VI-II	VI-II	VI-II	II-III	II	III
	2355	IV	IV	IV	IV	VI	VI	VI-II	VI-II	VI-II	VI-II	VI-II	VI-II
	0311	IV	IV	IV	IV	VI	VI	VI-II	VI-II	VI-II	II-III	II	III
	4095	IV	IV	IV	IV	VI	VI	VI-II	VI-II	VI-II	VI-II	VI-II	VI-II
	7503	IV	IV	IV	IV	VI	VI	VI-II	VI-II	VI-II	II-III	II	III
Градусо-дни	-	-	205	415	654	858	1063	1289	1688	2216	2510	2741	
Опыт 3	9716	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	VI	VI	VI	VI	VI
	6472	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	VI	VI	VI	VI	VI
	7696*	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	VI				
	6475*	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	VI				
	6269*	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	VI				

\* отход производителей в последний закрашенный месяц перед пустой ячейкой

Год	2017		2018										
	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Градусо-дни	5361	5592	5833	6119	6361	6741	7466	8104	8774	9457	10005	10608	10993
Контроль	9740*	IV	IV	IV									
	7873*	II	II	II	II	II	II						
	3143	II	II	II	II								
	6284*	III	III	III	III	III	IV	IV	IV	IV			
	9314*	III	III	III	III	III	IV	IV	IV	IV			
Опыт 1	9593*	III	IV										
	3005	III	IV	IV	IV	IV							
	9720	III	III	III	III	III	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV
	6053	III	IV	IV	IV	IV	IV	IV	VI-II	VI-II	III	III	III
	7620	IV	IV	IV	V	VI-II	VI-II	II	II	II-III	IV	IV	IV
Градусо-дни	4679	4910	5151	5437	5679	6059	6784	7422	8092	8775	9323	9926	10311
Опыт 2	7890*	III	IV	IV	IV								
	2355	VI-II	II	II	II	II	II						
	0311*	III	III	III	III	III	III						
	4095*	VI-II	VI-II	VI-II	VI-II	VI-II	II	II					
	7503	III	III	III	III	III	III	IV	IV	IV	IV	IV	IV
Градусо-дни	2510	2741	2982	3268	3510	3890	4615	5253	5923	6606	7154	7757	8142
Опыт 3	9716	VI-II	VI-II	VI-II	VI-II	VI-II	VI-II	II	II	II	III	III	III
	6472	VI-II	VI-II	VI-II	VI-II	VI-II	VI-II	II	II	II	II	II	II
	* отход производителей в последний закрашенный месяц перед пустой ячейкой												

<b>II</b>	Преобладают ооциты II стадии зрелости
<b>III</b>	Преобладают ооциты III стадии зрелости
<b>IV</b>	Преобладают ооциты IV стадии зрелости
<b>V</b>	Нерест
<b>VI-II</b>	Посленерестовое состояние, процесс резорбции и оогенеза

В одной группе самок, состоящей из 5 особей и содержащихся в межнерестовый период в одинаковых условиях, сумма тепла может колебаться в широком диапазоне от 3831 (184 суток, 20,8 °C) до 8221 (488 суток, 16,8 °C) градусо-дней. Это подтверждается практическими результатами по периодичности межнерестового созревания самок сибирского осетра в отделе Конаковский.

Таблица 21 – Динамика стадий зрелости гонад самок сибирского осетра в зависимости от суммы тепла (группы 2018 г.)

Год, месяцы	2017		2018										
	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Градусо-дни	294	525	766	1052	1294	1674	2399	3037	3707	4390	4938	5541	5926
Контроль	7064	IV	IV	IV	V	VI-II	VI-II	II	II	II-III	III-IV	IV	IV
	9723	IV	IV	IV	V	VI-II	VI-II	II	II	II-III	III-IV	IV	IV
	5220	IV	IV	IV	V	VI-II	VI-II	VI-II	II	II	II-III	III	III
	6404	IV	IV	IV	V	VI-II	VI-II	VI-II	II	II	II-III	III	III
	7669	IV	IV	IV	V	VI-II	VI-II	VI-II	II	II-III	III	III	III
	9714	IV	IV	IV	IV	V	VI-II	VI-II	VI-II	II	III	III-IV	IV
	9733	IV	IV	IV	IV	V	VI-II	VI-II	VI-II	II	II-III	III	III
Опыт 1, 2018	8507	IV	IV	IV	IV	IV	IV	VI	VI-II	VI-II	II-III	III	III
	9731	IV	IV	IV	IV	IV	IV	VI	VI-II	VI-II	II	IV	IV
	6274	IV	IV	IV	IV	IV	IV	VI	VI-II	VI-II	II	IV	IV
	9721	IV	IV	IV	IV	IV	IV	VI	VI-II	VI-II	II-III	III	III
	5067	IV	IV	IV	IV	IV	IV	VI	VI-II	VI-II	VI-II	II-III	III
Обозначения см. в таблице 20													

При этом наблюдается большой диапазон колебаний временного интервала прохождения половых циклов, резорбционный процесс ооцитов наблюдается у самок всех групп, независимо от прохождения нереста или его отсутствия. В связи с этим трудно уловить у группы самок, участвующих в экспериментальных работах 2017 г., чёткую взаимосвязь температуры воды и периода протекания

резорбции. При средней температуре воды 21,5 °С и сумме тепла 1288 градусо-дней у самок № 9593, 3005, 9720 и 7620 продолжительность процесса резорбции составляет 60 суток, в то же время самкам № 2355, 0311, 4095, 7503, содержащихся при температуре 18,3 °С и получивших сумму тепла 1096 градусо-дней – те же 60 суток. У самок № 9716, 6472 при средней температуре 11,2 °С на этот цикл потребовалось 150 суток. У группы опытных самок, не участвующих в нересте (2018 г.), при температуре воды 24,2 °С этот процесс при общей сумме тепла 725 градусо-дней занял всего 30 суток. Аналогичные закономерности наблюдаются и при прохождении других стадий оогенеза.

В то же время у групп самок, участвующих в экспериментах 2018 г., закономерность развития половых клеток в годовом цикле в зависимости от температуры воды просматривается более чётко. Например, для прохождения VI-II стадии самкам при температуре 16,5 °С и сумме тепла 1985 градусо-дней потребовалось 120 суток, при температуре 19,4 °С и сумме тепла 1743 градусо-дней – 90 суток, при средней температуре 21,8 °С и сумме тепла 1308 градусо-дней – 60 суток. Однако и в этой группе отдельным самкам для прохождения данной стадии оогенеза при более низкой температуре воды 10,4 °С и общей сумме тепла 622 градусо-дня потребовалось меньше времени, всего 60 суток.

Сравнивая показатели влияния температуры воды на продолжительность стадий созревания ооцитов можно отметить, что эти процессы интенсивнее протекают при более высокой температуре воды, что положительно сказывается на годовой динамике развития ооцитов. Изменение температуры воды в сторону понижения при преднерестовом и посленерестовом выдерживаниях производителей проявляет отрицательное воздействие на процесс размножения рыб. Нарушение температурного режима оказалось разное влияние на репродуктивную активность самок. Практически у всех самок осетра понижение годовой суммы тепла до 4910 градусо-дней повлекло за собой продление репродуктивного цикла за счёт увеличения сроков прохождения процесса резорбции, и ооциты на конец года находились на VI-II и III стадиях зрелости. В дальнейшем это вызвало асинхронное развитие ооцитов. По окончании второго

вегетационного периода у одних самок они находились на уровне протоплазматического роста, у других на IV стадии зрелости.

Асинхронность созревания ооцитов отмечается у самок как участвующих в нересте, так и не участвующих. Это прослеживается в протекании процесса оогенеза у группы самок 2018 г. получивших одинаковую сумму тепла 5541 градусо-дней. В этом случае ситуация складывается более благоприятно. Несмотря на то, что у самок, намеренно пропустивших нерест (опытная группа) процесс резорбции несколько затянулся по сравнению с самками контрольной группы; при выживаемости самок в контрольной группе равной 70% созрело три самки (42,9 %), в опыте – при выживаемости 50 % созрело две самки (40 %).

На данном этапе исследования показали, что пропуск нереста при сумме тепла более 5500 градусо-дней за исключением потери половых продуктов в первый нерестовый период не оказывает значительного воздействия на окончание процесса оогенеза в следующий период. С учетом анализа многолетних данных отдела Конаковский, повторно созревает до 80 % (40-80 %) особей, пропустивших нерестовый период против 60 % (42,9-60 %) участвующих в нересте.

Наиболее ярко выражен фактор влияния суммы тепла на гаметогенез сибирского осетра. Понижение суммы тепла за вегетационный период ниже 4500 градусо-дней отрицательно сказывается на продолжительности формирования новой генерации икры и количестве созревших особей.

Можно предположить, что при сложившихся неблагоприятных экологических условиях (нарушение температурного режима) и других факторов, отрицательно влияющих на процесс размножения, при которых отдача половых продуктов вообще не происходит, зрелые яйцеклетки резорбируются и у большей части самок в течение года проходит процесс резорбции ооцитов и новая генерация икры формируется только к следующему нерестовому периоду.

Результаты проведённых исследований позволили представить шкалы зрелости для каждой самки отдельно и группы в целом. На диаграммах (рисунки 22-27) отражены данные по сумме тепла, востребованной самками для прохождения каждой стадии развития ооцитов, на которых видно, что у самок,

находящихся в одинаковых условиях формирование новой генерации икры протекает асинхронно, что, по-видимому, связано с индивидуальными особенностями каждой особи.

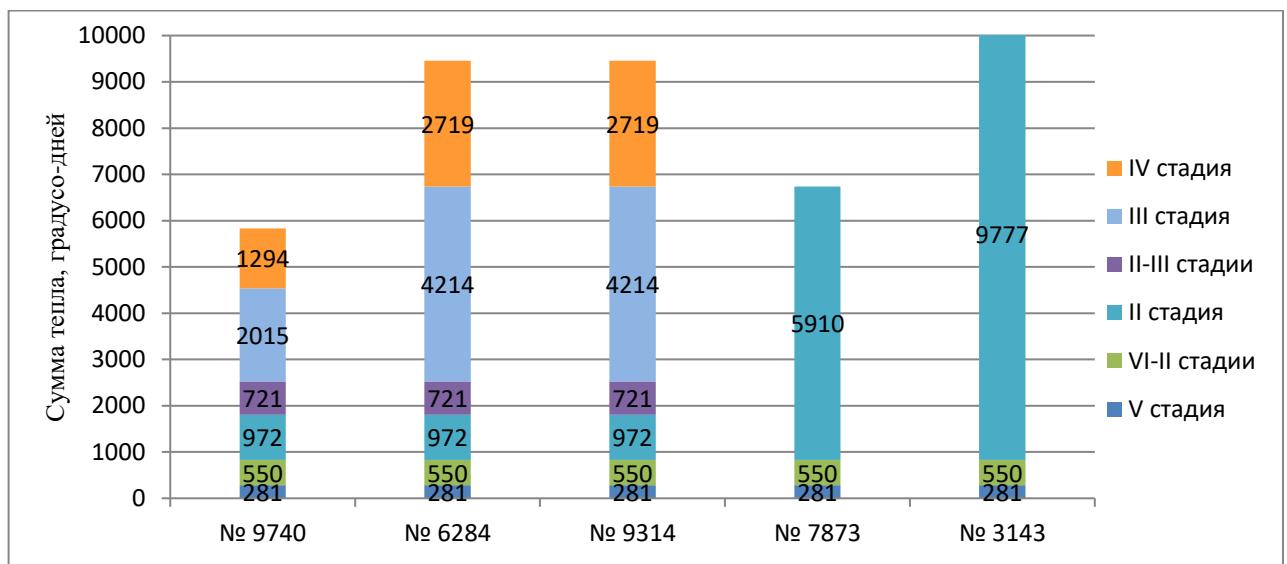


Рисунок 22 – Динамика стадий зрелости гонад самок сибирского осетра в зависимости от суммы тепла (контроль 2017 г.)

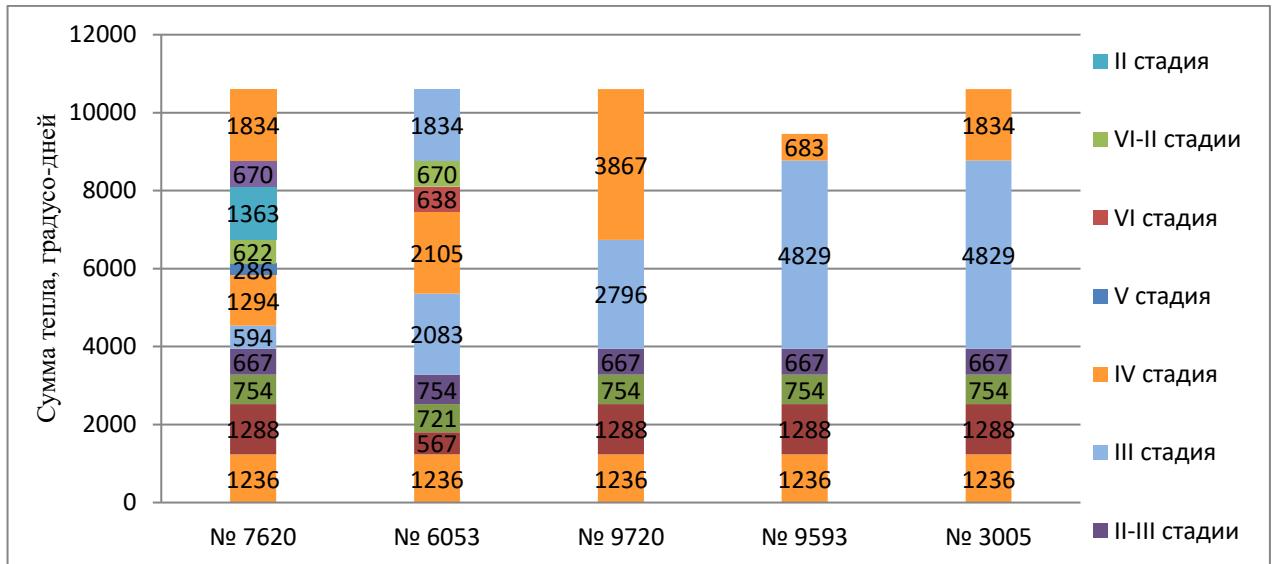


Рисунок 23 – Динамика стадий зрелости гонад самок сибирского осетра в зависимости от суммы тепла (опыт 1, прямоточные бассейны отдела Конаковский, 2017 г.)

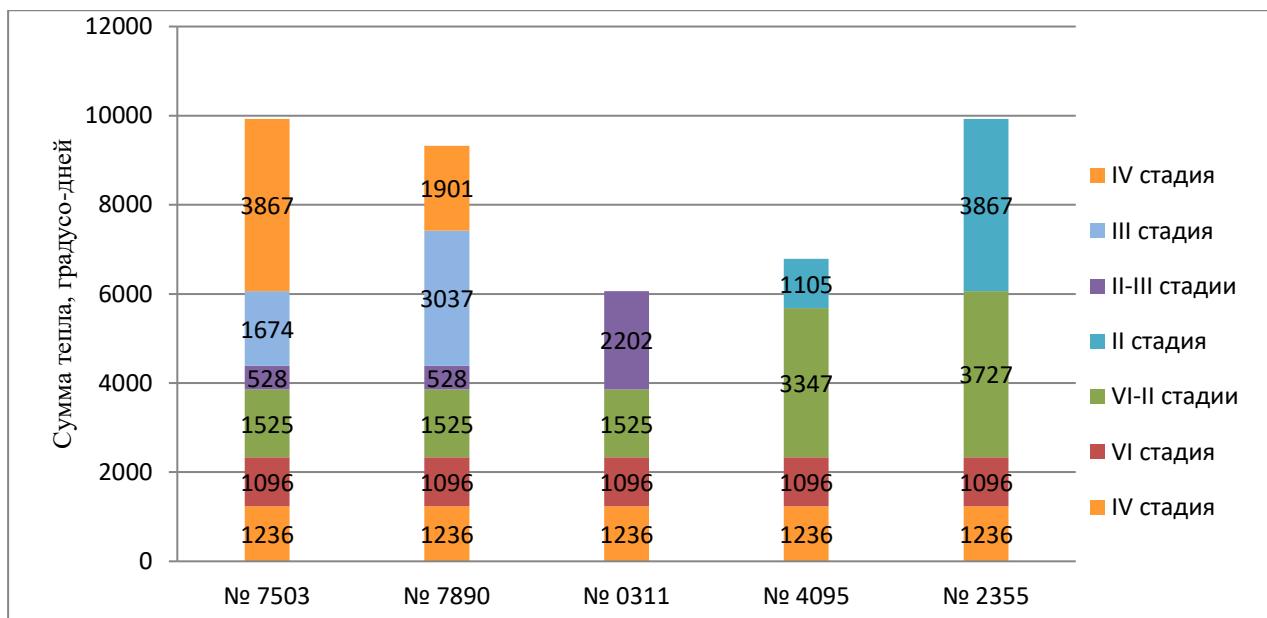


Рисунок 24 – Динамика стадий зрелости гонад самок сибирского осетра в зависимости от суммы тепла (опыт 2, комбинированное содержание, 2017 г.)

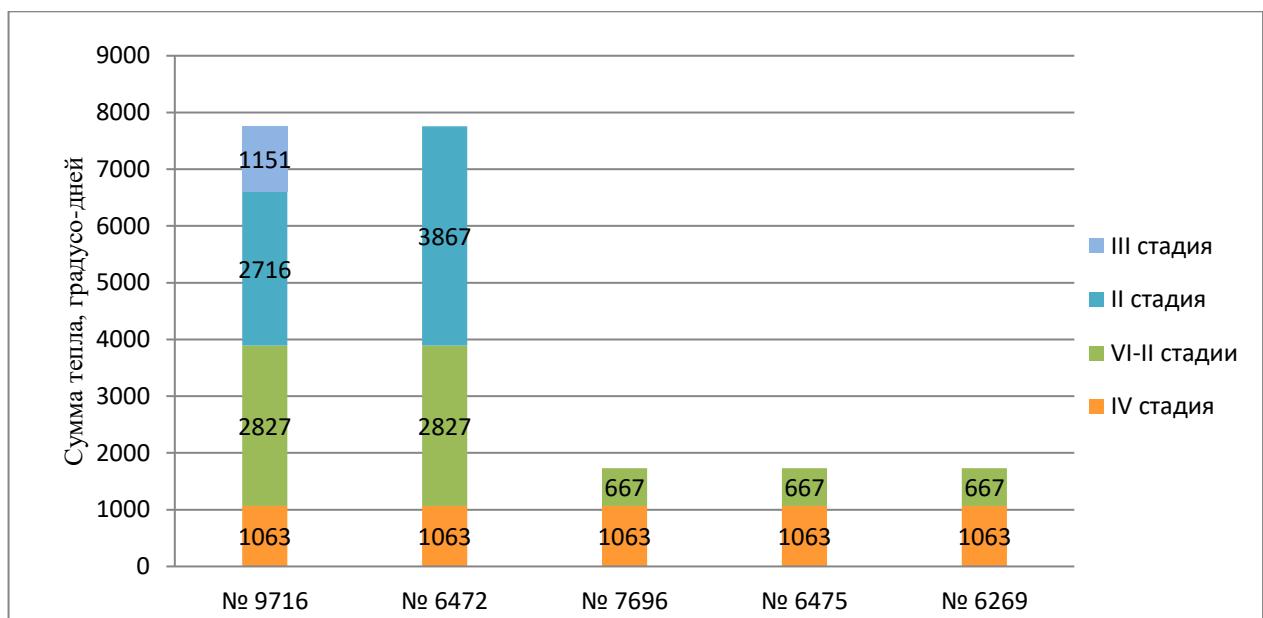


Рисунок 25 – Динамика стадий зрелости гонад самок сибирского осетра в зависимости от суммы тепла (опыт 3, цех длительного выдерживания, 2017 г.)

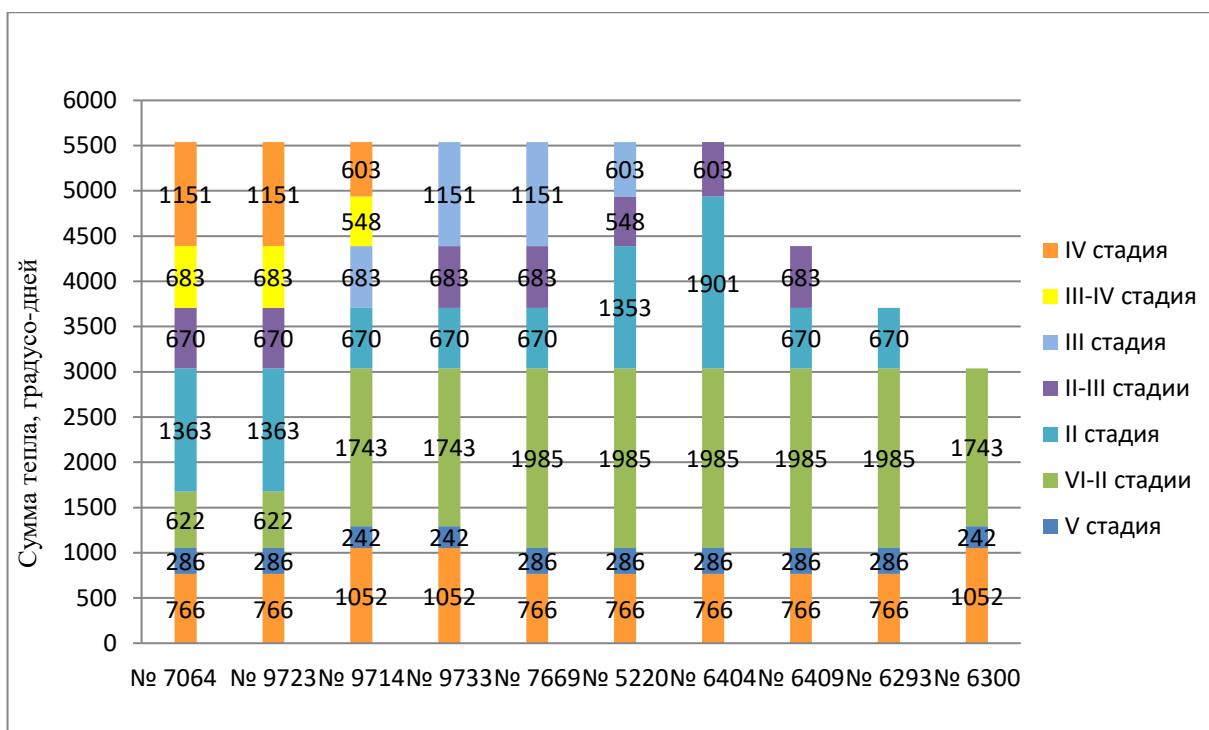


Рисунок 26 – Динамика стадий зрелости гонад самок сибирского осетра в зависимости от суммы тепла (контроль, 2018 г.)

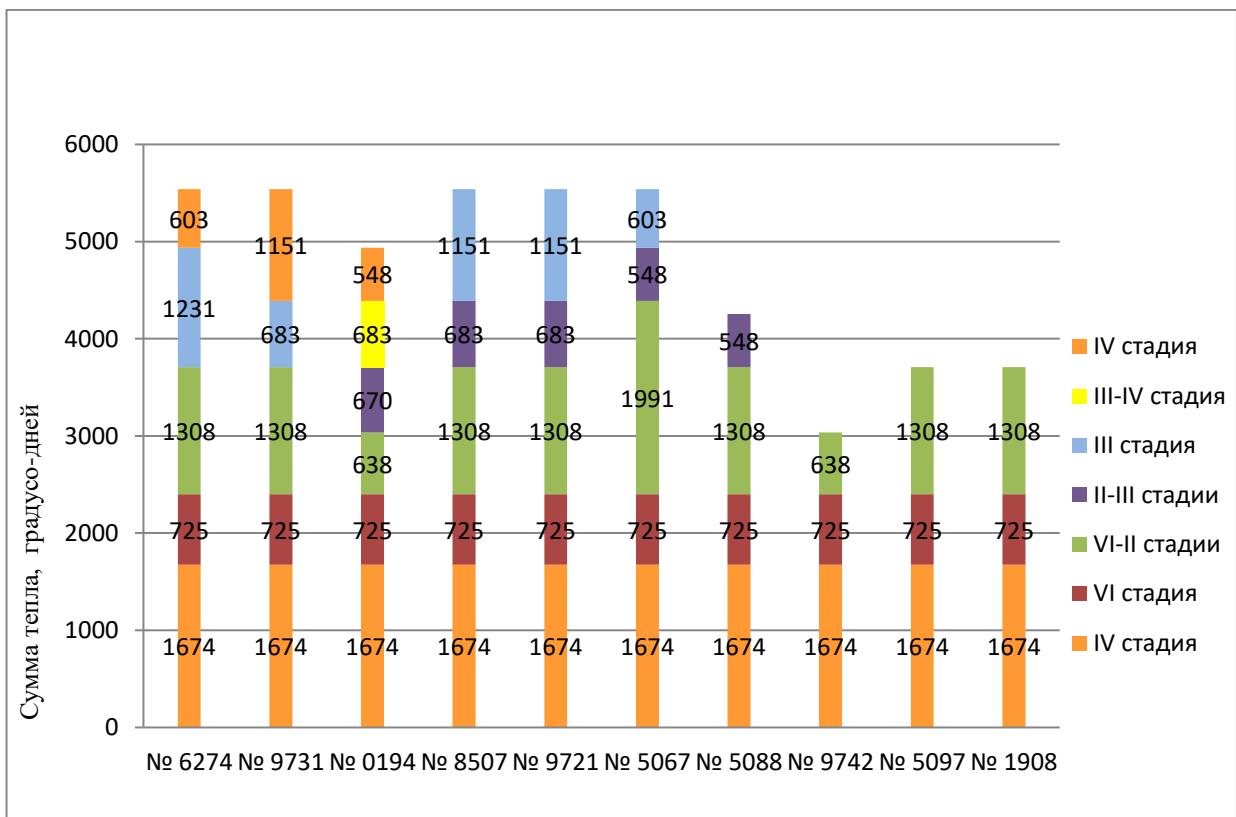


Рисунок 27 – Динамика стадий зрелости гонад самок сибирского осетра в зависимости от суммы тепла (опыт 1, прямоточные бассейны отдела Конаковский, 2018 г.)

Изменения температурного режима при содержании рыбы и пропуск нереста больше всего оказывают влияние на продолжительность протекания репродуктивных циклов (таблица 22).

Таблица 22 – Сравнительные данные по времени развития ооцитов у опытных групп сибирского осетра на разных стадиях оогенеза в межнерестовый период, 2017-2018 гг.

Стадии зрелости	Период времени, сутки	Сумма тепла, градусо-дни
II	60-570	972-9777
II-III	30	528-721
III	30-330	594-4829
IV	30-210	683-4274
VI	30-150	226-1678
VI-II	20-300	754-3727

Результаты влияния изменений генеративного обмена, связанные с процессами резорбции и последующим вителлогенезом у рыб в межнерестовый период, представлены на рисунках 28-32.



Рисунок 28 – Динамика изменения массы самок сибирского осетра в зависимости от стадий зрелости яичников

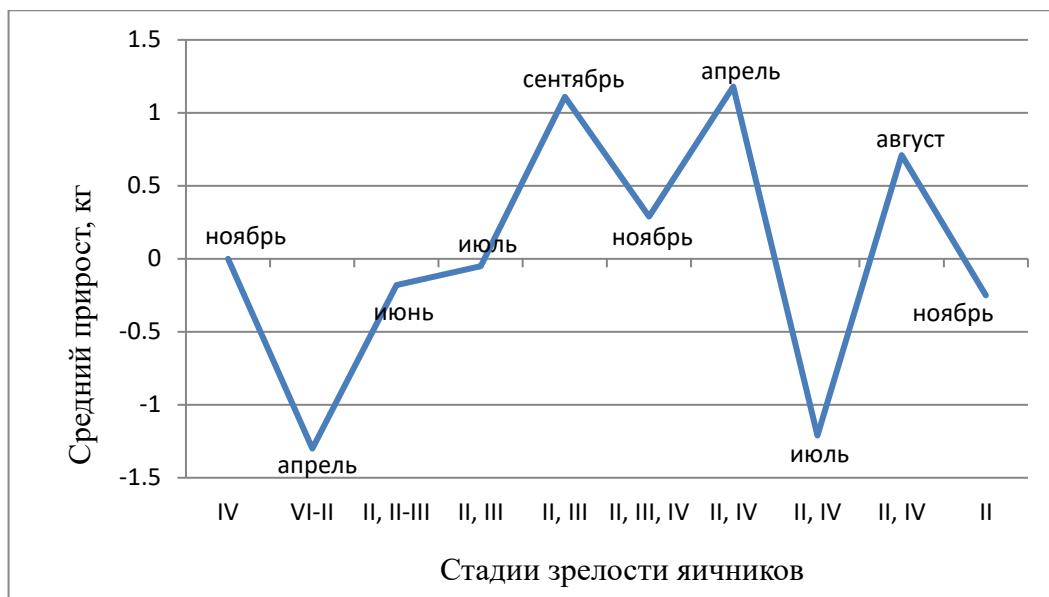


Рисунок 29 – Зависимость прироста массы тела от стадий зрелости у самок сибирского осетра, контроль, отдел Конаковский, 2017 г.



Рисунок 30 – Зависимость прироста массы тела от стадий зрелости у самок сибирского осетра, опыт 1, отдел Конаковский, 2017 г.



Рисунок 31 – Зависимость прироста массы тела от стадий зрелости у самок сибирского осетра, опыт 2, комбинированное содержание, 2017 г.

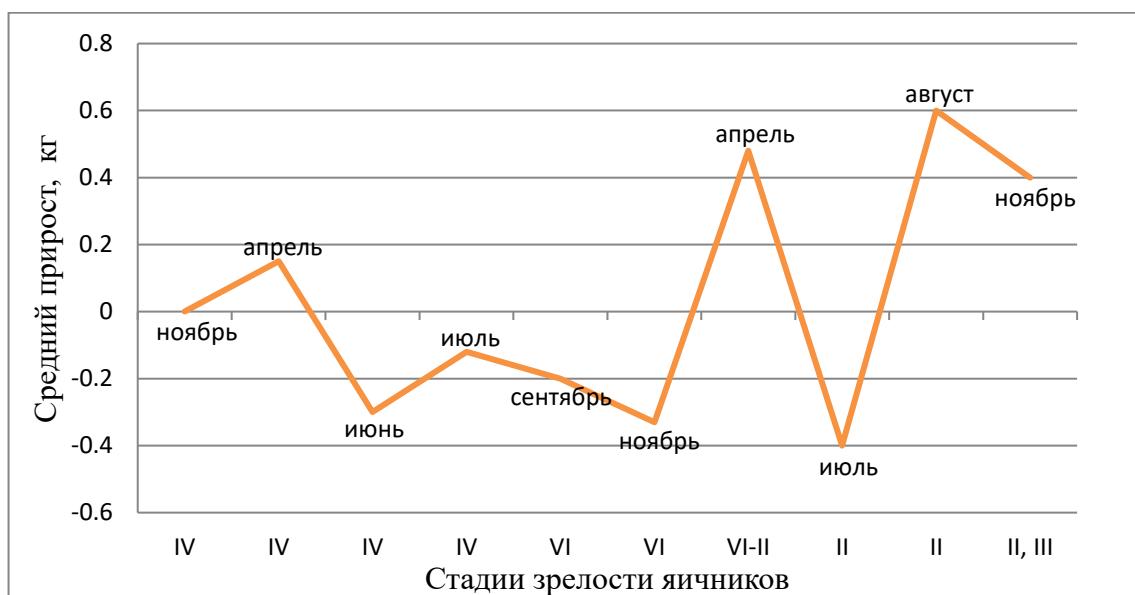


Рисунок 32 – Зависимость прироста массы тела от стадий зрелости у самок сибирского осетра, опыт 3, цех длительного выдерживания, 2017 г.

При рассмотрении прироста массы сибирского осетра в межнерестовый период установлено, что во время прохождения процесса резорбции ооцитов у самок наблюдается снижение массы тела. С увеличением температуры воды и

началом протоплазматического роста ооцитов (VI-II стадия) самки в связи с изменением генеративного обмена начинают восстанавливать массу тела.

Следует отметить, что при прохождении гаметогенеза в период созревания самок и развитии половых клеток в межнерестовый период наиболее продолжительной является II стадия превителлогенеза.

### **3.3.2. Гистологическая картина оогенеза сибирского осетра в период межнерестового интервала**

Формирование половых продуктов в межнерестовый период включает в себя процесс резорбции оставшихся в теле самки невыметанных икринок и формирование новой генерации ооцитов. Исследования показали, что протяженность межнерестового периода зависит не только от температуры воды и общей суммы тепла, полученной самками в течение преднерестового периода, но и от их индивидуальных особенностей.

В представленных материалах рассматриваются вопросы индивидуальных особенностей процесса развития половых клеток у самок сибирского осетра в межнерестовый период. Протекание оогенеза разных опытных групп сибирского осетра 2018 года и процессы резорбции, содержащихся в различных условиях индустриального хозяйства отражены на гистологических срезах.

На рисунке 33 представлена созревшая яйцеклетка контрольной самки с завершенной дифференциацией желтка. В анимальной области находится цитоплазма и мелкозернистый желток. Эта часть значительно светлее окрашена в сравнении с вегетативной частью, которая заполнена интенсивно окрашенным крупнозернистым желтком, что соответствует V стадии зрелости. Гистологический анализ строения исследуемых зрелых ооцитов контрольной группы и высокий процент оплодотворения у этих самок указывает на соответствие характерному и нормальному развитию половых клеток осетровых рыб (Гинзбург, Детлаф, 1969).

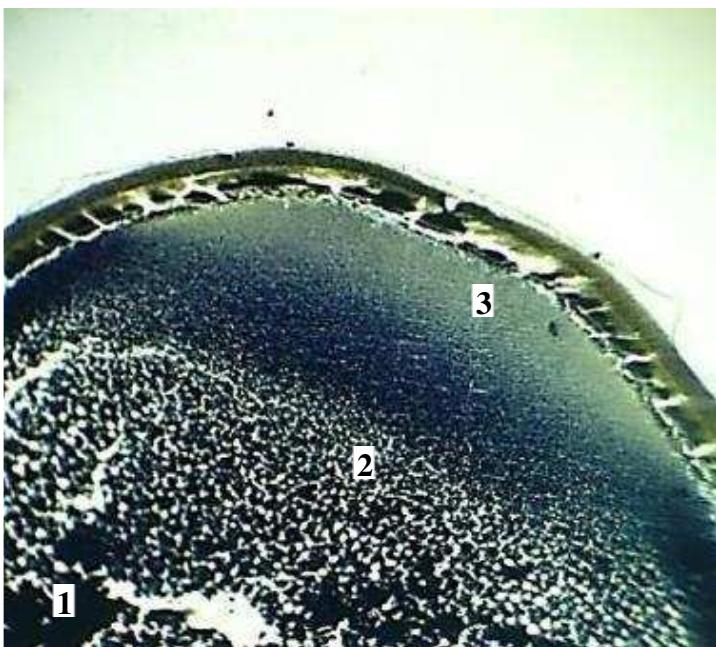


Рисунок 33 – Зрелый овулировавший ооцит самки сибирского осетра контрольной группы, ув. ок.10× об.4×: 1 – крупнозернистый желток; 2 – мелкозернистый желток; 3 – цитоплазма

Весной у самок экспериментальной группы, отсаженных в прямоточный бассейн отдела Конаковский, наблюдалась первая фаза резорбции ооцитов, что характеризовалось следующими изменениями – набухание, расслоение и нарушение строения оболочек. Эти процессы происходят одновременно и в ядре. Процесс резорбции осуществляют кубические клетки фолликулярного эпителия. Сходное состояние ооцитов в первой фазе резорбции наблюдается и у самок № 5067, 5088, 9742, 8507, 9731, 6274, 9721 (рисунок 34).

Известно, что массовая резорбция ооцитов идет в определенном порядке, которую можно разделить на фазы по аналогии с процессом оогенеза. При первой фазе повреждается оболочка ооцита – она набухает и расслаивается, исчезает радиальная исчерченность, одновременно исчезает ядро ооцита. Клетки фолликулярного эпителия, увеличиваясь в высоте, активно поглощают частицы оболочек. Во время второй фазы клетки фолликулярного эпителия фагоцитируют глыбки желтка, обеспечивая резорбцию. Третья фаза характеризуется резорбцией жира, она по сравнению с резорбцией желтка у осетровых рыб, проходит во временном плане медленно из-за большого количества жировых включений.

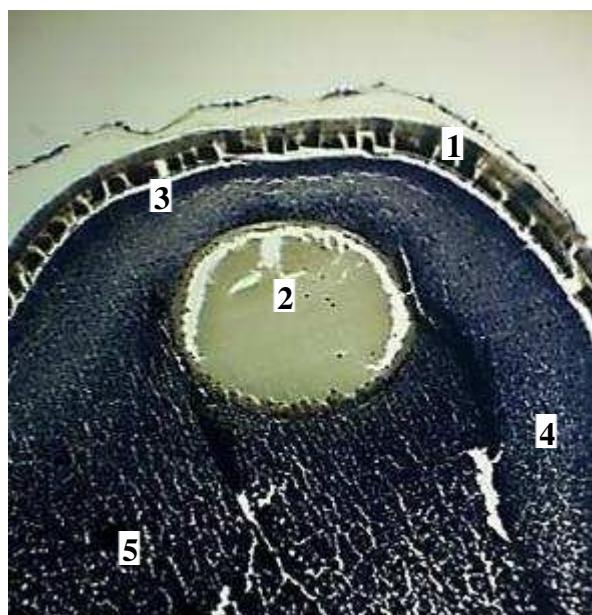


Рисунок 34 – Состояние ооцита сибирского осетра в первой фазе резорбции (11.04.2018 г., ув. ок.10× об.4×): 1 – оболочки ооцита; 2 – ядро; 3 – цитоплазма; 4 – мелкозернистый желток; 5 – крупнозернистый желток

Четвертая фаза – превращение атретического фолликула в скопление клеток, богатых пигментом (Казанский, 1949; Трусов, 1964; Фалеева, 1965, 1967; Детлаф и др., 1981). Именно этим порядком фаз резорбции будем пользоваться при анализе и описании результатов исследований.

Процесс резорбции осуществляется не только клетками фолликулярного эпителия, но и другими системами организма. На гистологическом препарате среза половой железы самки № 5088 (рисунок 35) видно, что с левой стороны к ооциту тесно прилегает жировой участок яичника, в клетки которого через образовавшиеся отверстия или щели в наружных оболочках ооцита путем экзоцитоза происходит перемещение крупнозернистого желтка. Все это необходимо для последующего расщепления до простых биологических веществ, которые будут использоваться в биосинтезе новой генерации половых клеток, начинаящегося с размножения оогоний. Это подтверждает, что резорбция – естественный процесс в организме.

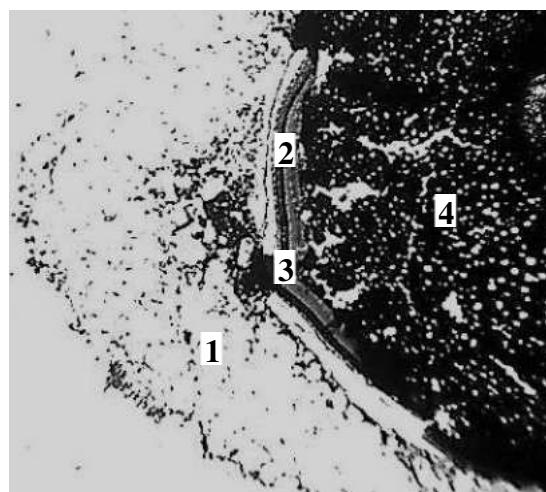


Рисунок 35 – Ооцит самки № 5088, экзоцитоз из ооцита глыбок крупнозернистого желтка в жировые клетки гонады, ув. ок.10x об.4x: 1 – жировая ткань с глыбками желтка; 2 – оболочки ооцита – фолликулярная, радиально-исчерченная, студенистая; 3 – щель в оболочках с вытекающим желтком; 4 – крупнозернистый желток

В то же время встречаются участки гонад с атретическими телами, на которых хорошо просматриваются пустые фолликулы с цилиндрическими клетками (рисунок 36).

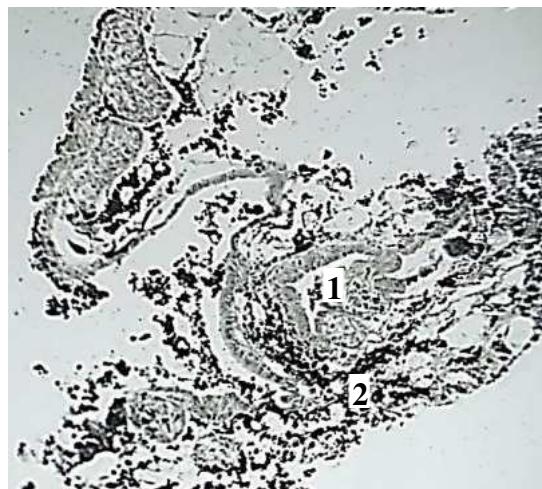


Рисунок 36 – Фрагмент участка яичника самки № 5088 с цилиндрическими клетками опустевшего фолликула, ув. ок.10x об.4x: 1 – опустевший фолликул с цилиндрическими клетками. 2 – жировая ткань с глыбками желтка

По краям стромы гонады (яйцевой пластины) видны гнезда оогоний в процессе размножения (деления), что приводит к увеличению их численности.

После определенного количества делений проходит период ядерных преобразований – ранняя профаза мейоза, ооциты синаптенного пути увеличиваются в размерах до 10-20 мкм. Появление ооцитов синаптенного пути является показателем цитологической дифференцировки пола (рисунок 37).

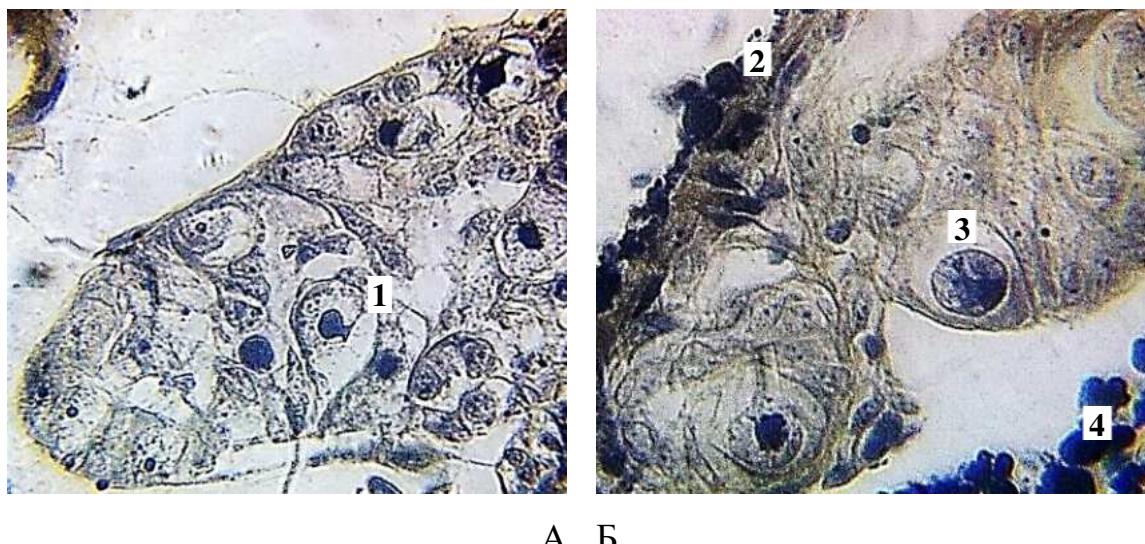


Рисунок 37 – Фрагмент участка яичника самки № 5088, ув. ок.10× об.100×

1 – гнезда размножающихся оогоний; 2 – строма гонады; 3 – ооцит синаптенного пути;  
4 – глыбки желтка в процессе резорбции

Через 85 суток (июль 2018 г.) на срезах фрагментов ооцитов самок № 5067, 5088, 8507, 9731, 5097 новой экспериментальной группы, содержащихся в прямоточном бассейне отдела Конаковский просматривается самая длительная – вторая фаза резорбции желтка и жира, у осетровых она проходит во временном плане долго из-за большого количества жировых и желточных включений, поэтому процессы резорбции по каждой особи показываем индивидуально.

У самки с электронной меткой (чипом) № 5067 в гонадах превалируют процессы резорбции желтка (рисунок 38).

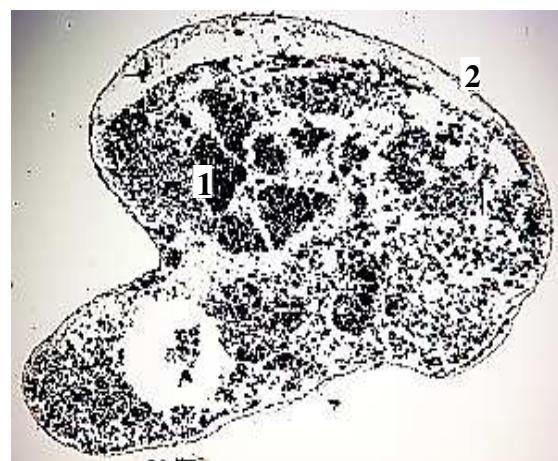
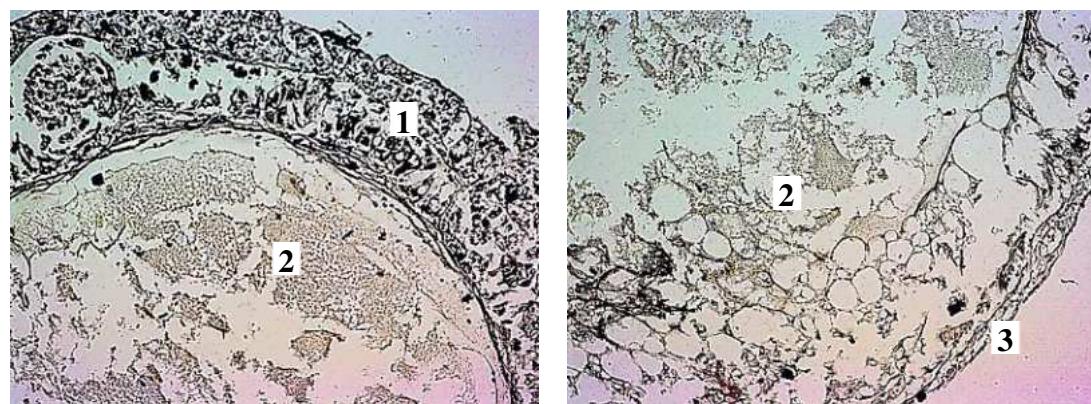


Рисунок 38 – Фрагменты участков гонады самки № 5067 (вторая фаза резорбции желтка и жира, ув.ок.10× об.4×: 1 – жировая ткань с гранулами крупнозернистого желтка; 2 – фолликулярная оболочка

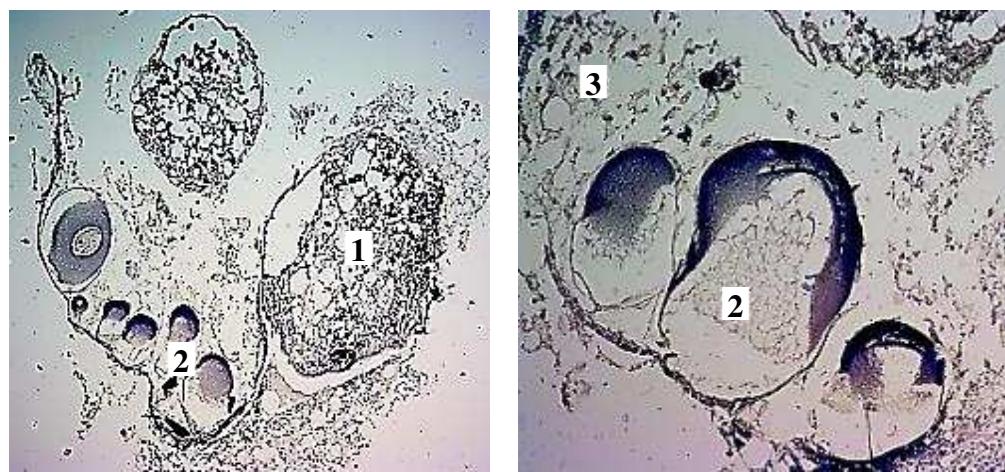
У самки № 5088 наблюдается в большей степени резорбция жировых клеток (рисунок 39).



А Б

Рисунок 39 – Фрагменты (А, Б) участков гонады самки № 5088 (вторая фаза резорбции жира и желтка): 1 – жировая ткань с гранулами крупнозернистого желтка; 2 – жировая рыхлая ткань; 3 – фолликулярная оболочка резорбирующегося ооцита Ув.ок.10× об.40×

У самок № 8507 и 5067 показаны не только фаза второго этапа резорбции желтка и жира, но и резорбция ооцитов начала протоплазматического роста, расположенных вдоль краев яйцевых пластин (рисунок 40).

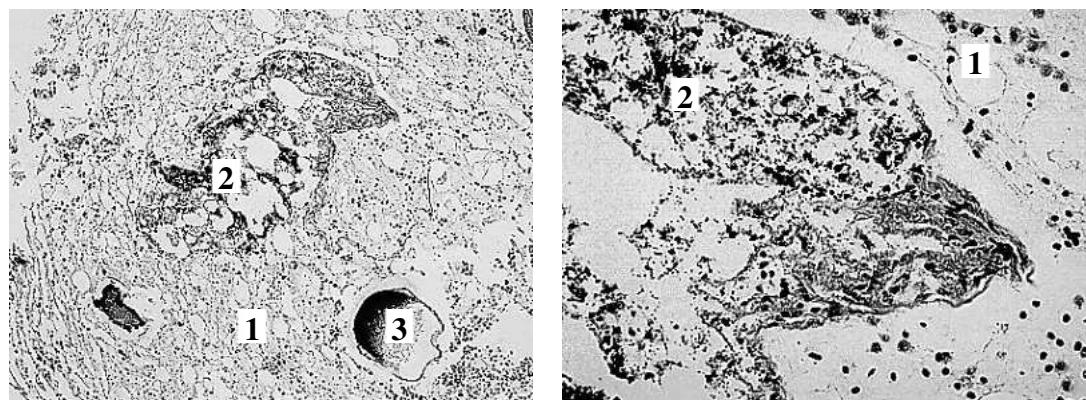


А Б

Рисунок 40 – Фрагменты участков яйцевой пластины гонады самок № 8507 и 5067.

А – ув.ок.10× об.4×; Б – ув.ок.10× об.10×: 1 – резорбция в ооцитах желтка и жира;  
2 – резорбция продвинутых ооцитов протоплазматического роста; 3 – жировая ткань  
гонады с гранулами крупнозернистого желтка

У самки № 5097 показаны этапы второй и третьей фазы резорбции в ооцитах дефинитивного размера с присутствием клеток крови, обеспечивающих ускорение резорбции желтка и жира (рисунок 41).



А Б

Рисунок 41 – Фрагменты участков гонады самки № 5097: А – ув.ок.10× об.4×;  
Б – ув.ок.10× об.40×. 1 – клетки крови в жировой ткани; 2 – резорбция желтка и жира;  
3 – резорбция продвинутых ооцитов протоплазматического роста

На срезах яйцевых пластин гонадной ткани у самки № 9731 присутствуют разнообразные процессы резорбции жира, желтка и атретических тел с помощью фолликулярных и кровяных клеток. В продвинутых ооцитах

протоплазматического роста наблюдается первичный синтез жира и желтка (рисунок 42).

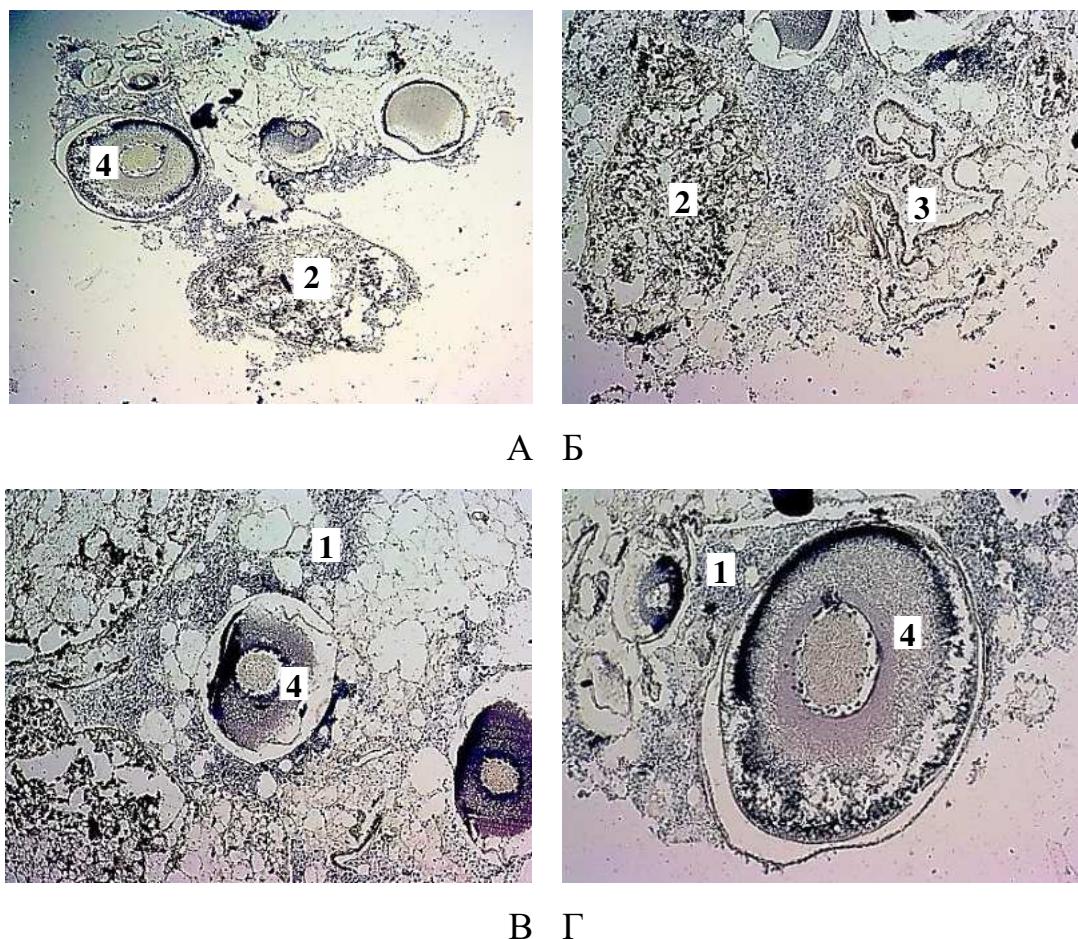


Рисунок 42 – Фрагменты участков гонады самки № 9731: А – ув.ок.10× об.4×; Б, В, Г – ув.ок.10× об.10×. 1 – клетки крови в жировой гонадной ткани; 2 – резорбция в ооцитах желтка и жира; 3 – следы резорбции – атретические тела; 4 – ооциты протоплазматического роста

В первой декаде июля у наиболее зрелой самки № 0194 присутствовали единичные ооциты трофоплазматического роста, что характеризует начало III стадии зрелости. Признаком третьей стадии являются ооциты в фазе вакуолизации цитоплазмы жиром и ооциты с интенсивным накоплением желтка, имеющие светлые ядра с хорошо выраженным краем, по периферии которых расположены многочисленные ядрышки. На гистологическом препарате (рисунок 43) видно, что в яйцевой пластине наряду с ооцитами протоплазматического роста видны ооциты периода вителлогенеза, в которых осуществляется процесс

накопления трофических веществ – жира и желтка. Из жировой ткани гонады, внутрь ооцита через проводящие пути сформированных оболочек – фолликулярной, радиально-исчерченной и студенистой поступают глыбки желтка.

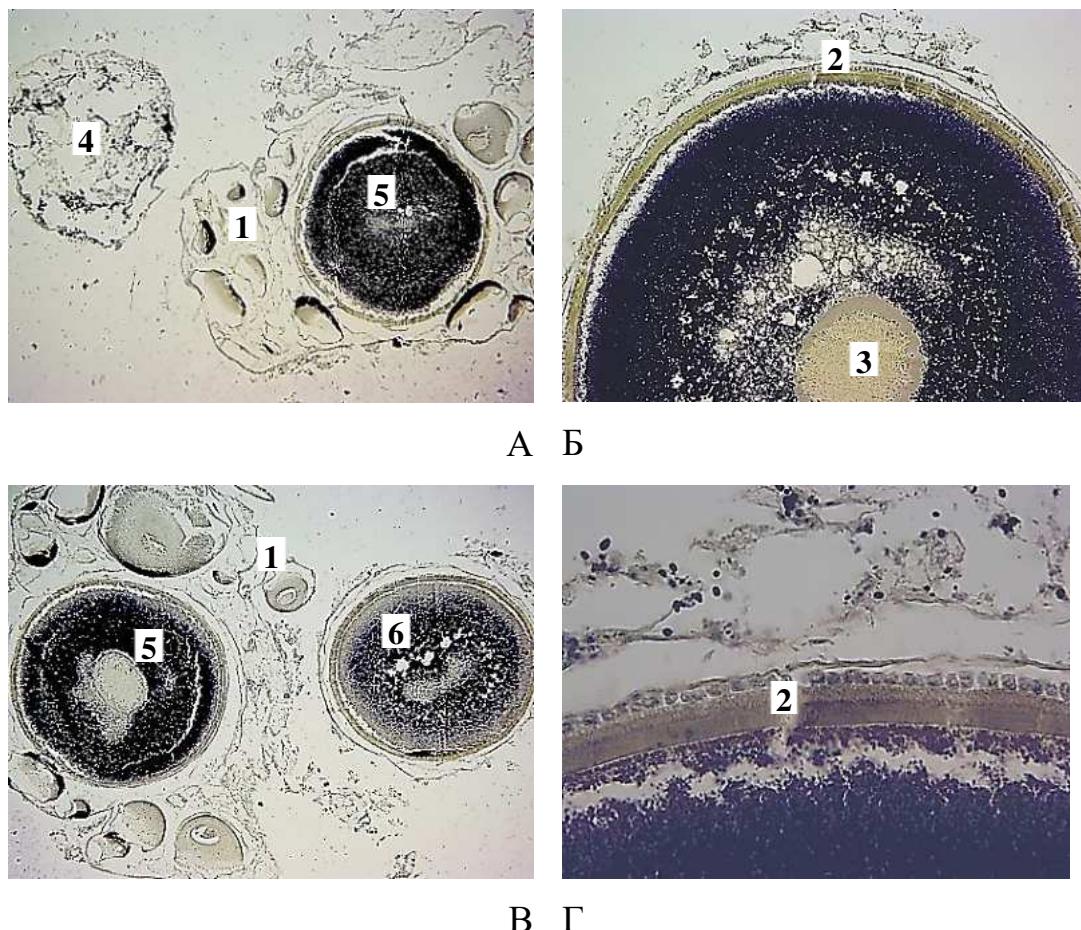


Рисунок 43 – Фрагменты гонадной ткани самки № 0194: А, В – ув.ок.10× об.4×; Б – ув.ок.10× об.10×; Г – ув.ок.10×об.40×. 1 – ооциты протоплазматического роста; 2 – оболочки ооцита – фолликулярная, радиально-исчерченная и студенистая; 3 – ядро; 4 – третья фаза резорбции; 5 – ооциты вителлогенеза; 6 – ооцит фазы вакуолизации цитоплазмы

В этот же период были взяты и проанализированы пробы от контрольной группы самок сибирского осетра № 7669, 9723, 6409, 6293, 5220, 7064, 6404, участвующих в нересте 01.02.18 г. и самки № 9733 – нерест 22.03.18 г.

На всех гистологических препаратах просматривается сходная гистологическая картина – II-VI стадия зрелости с неравномерным ростом

ооцитов, который в дальнейшем сглаживается. Крупные клетки с сетчатой структурой цитоплазмы уже готовы к накоплению трофических веществ, характеризующие II жировую стадию зрелости (рисунок 44).

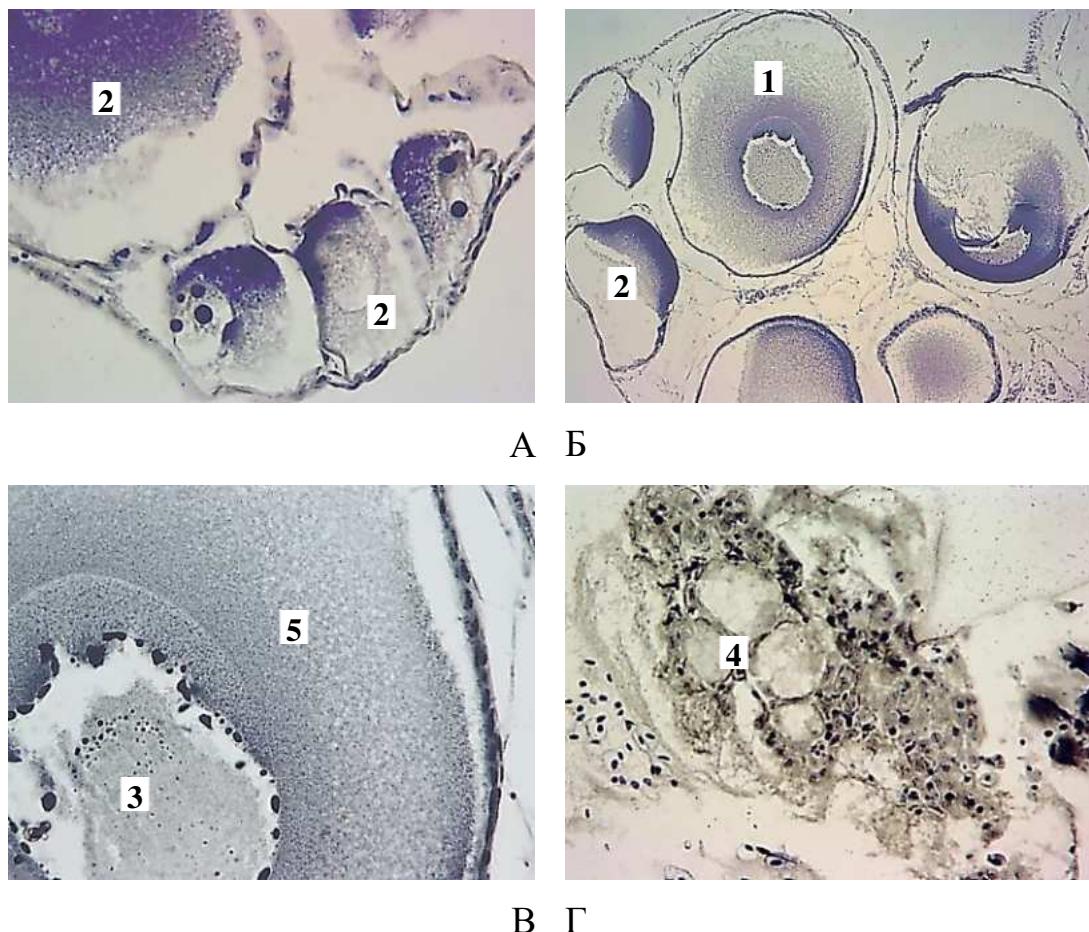
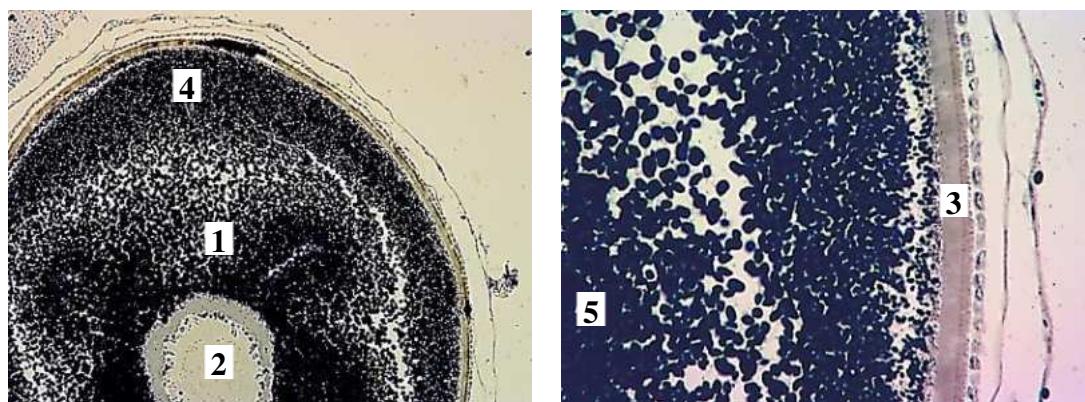


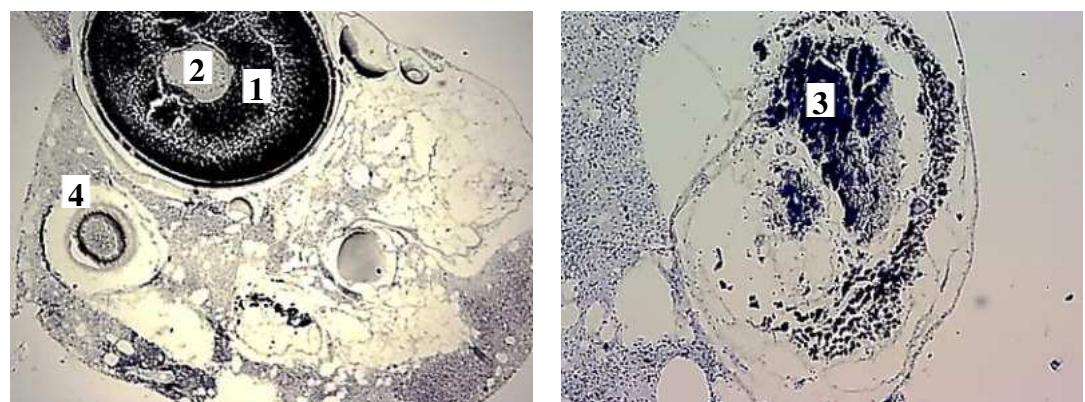
Рисунок 44 – Фрагменты гонадной ткани самки № 6409: А, Б – ув.ок.10× об.10×; В, Г – ув.ок.10× об.40×. 1 – ооцит протоплазматического роста; 2 – резорбирующийся ооцит превителлогенеза; 3 – ядро ооцита с ядрышками; 4 – следы резорбции в жировой ткани; 5 – сетчатая структура цитоплазмы ооцита превителлогенеза

У самок № 9723, 7064 в это же время наблюдается ускоренный рост ооцитов новой генерации, что характерно для гонад III стадии зрелости. На рисунках 45 и 46 видно, что в ооцитах полным ходом идет процесс вителлогенеза (накопление желтка) и активный процесс резорбции не выметанных икринок и пустых фолликулов.



А Б

Рисунок 45 – Фрагменты гонадной ткани самки № 9723: А – ув.ок.10× об.10×; Б – ув. ок.10× об.40×. 1 – ооцит трофоплазматического роста; 2 – ядро ооцита с ядрышками; 3 – сформированные оболочки – фолликулярная, радиально-исчерченная, студенистая и снаружи окружает соединительная; 4 – мелкозернистый желток; 5 – крупнозернистый желток



А Б

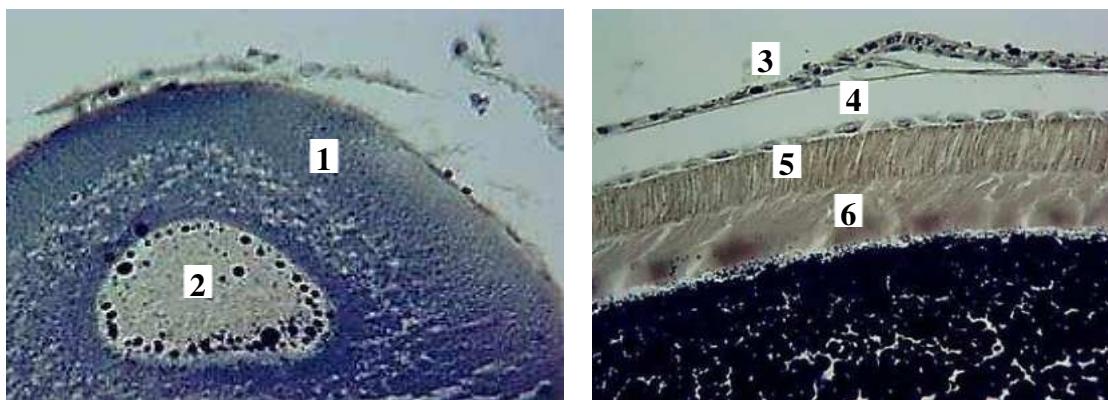
Рисунок 46 – Фрагменты гонадной ткани самки № 7064: А – ув.ок.10× об.4×; Б – ув.ок.10× об.10×. 1 – ооцит трофоплазматического роста; 2 – ядро ооцита; 3 – ооцит дефинитивных размеров в процессе резорбции; 4 – ооцит протоплазматического роста

Проанализировав процесс резорбции на начало июля у самок экспериментальной и контрольной групп, содержащихся при температурных условиях отдела Конаковский и зная временной интервал начальных процессов резорбции можно отметить следующее. Самки контрольной группы, участвовавшие в нересте 01.02.18 г., ранее при осеннем понижении температуры воды в ноябре 2017 г. имели коэффициент поляризации ядра ооцита ( $K_p$ ) 0,13-0,14. В то же время, у самок из экспериментальной группы, при тех же условиях

содержания коэффициент поляризации находился в пределах от 0,20 до 0,33. Гистологическая картина срезов фрагментов икры от самок этой группы на 11.04.2018 г., (см. рис. 33, 34), подтверждает, что все они находятся на IV завершенной стадии зрелости.

Для дальнейшего изучения процесса резорбции и развития половых клеток 22 августа, через 48 суток после последнего июльского взятия проб, у самок экспериментальной и контрольной групп опытов 2018 года были взяты биопсийные пробы.

У трех самок контрольной группы № 7064, 9714, 9723 на всех гистологических срезах наблюдается завершение процесса вителлогенеза, прошла дифференциация ооцитов со сформированными оболочками крупнозернистого, мелкозернистого желтка с миграцией ядерного пузырька к анимальному полюсу (рисунок 47).



А Б

Рисунок 47 – Ооциты самок при завершении процесса вителлогенеза, № 7064, 9714, 9723: А – ув. ок.10× об.10×; Б – ув. ок.10× об. 40×.

1 – вителлогенный ооцит; 2 – ядро с ядрышками; оболочки ооцитов: 3 – соединительная; 4 – фолликулярная; 5 – радиально-исчерченная; 6 – студенистая

У следующих пяти самок контрольной группы опытов 2018 г. с № 9733, 6404, 6409, 5220, 7669 на гистологических срезах наблюдаются ооциты последней фазы резорбции жира, ооциты протоплазматического роста и гнезда с делящимися оогониями (рисунок 48).

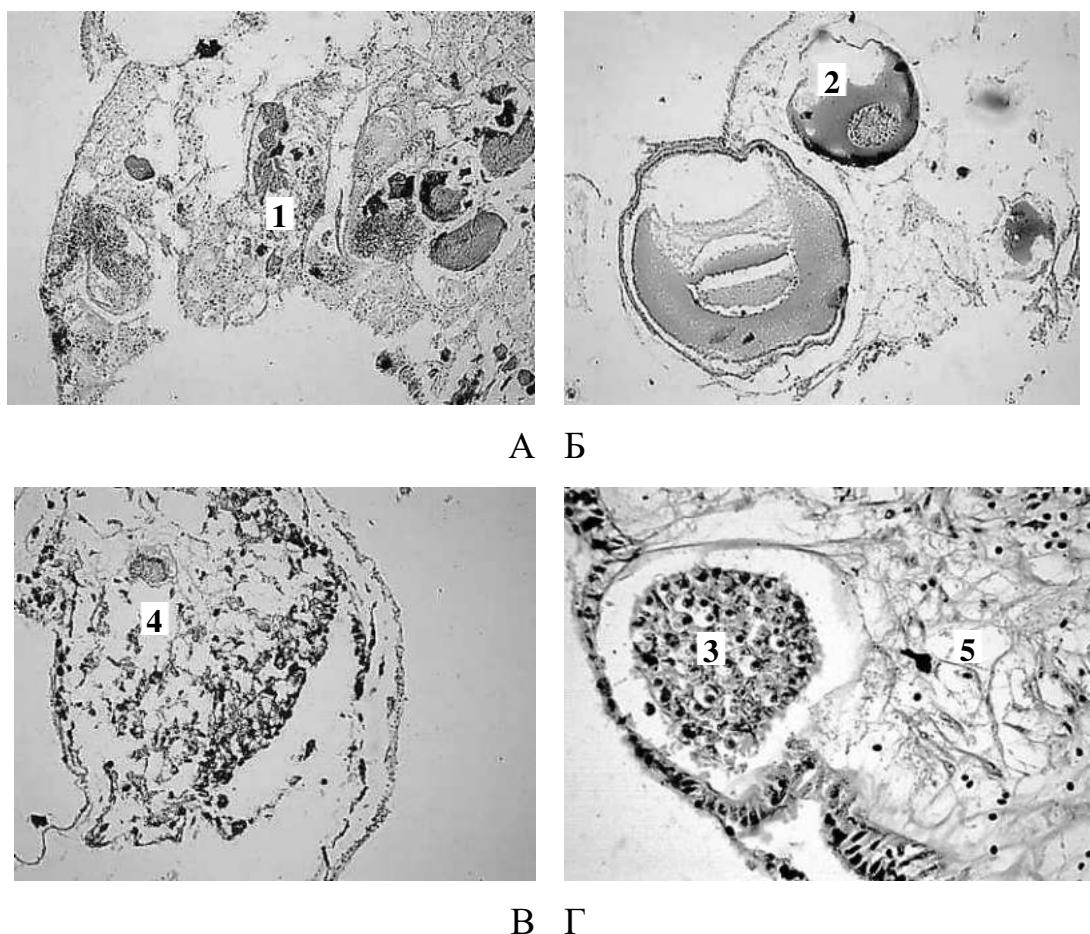


Рисунок 48 – Фрагменты гонадной ткани самок № 9733, 6404, 6409, 5220, 7669:

А – ув. ок.10× об.4×; Б, В – ув. ок.10× об.10×; Г – ув. ок.10× об. 40×. 1 – яйцевая пластина; 2 – ооцит протоплазматического роста; 3 – в гнездах делящиеся оогонии; 4 – ооцит в процессе резорбции желтка и жира; 5 – жировая ткань

У самок экспериментальной группы 2018 г. № 9731, 5561, 6274, содержащихся в прямоточных условиях отдела Конаковский в августе, для ооцитов характерна IV незавершенная стадия зрелости процесса вителлогенеза. В ооцитах со сформированными оболочками происходит дифференциация крупнозернистого и мелкозернистого желтка с миграцией ядерного пузырька к анимальному полюсу (рисунок 49).

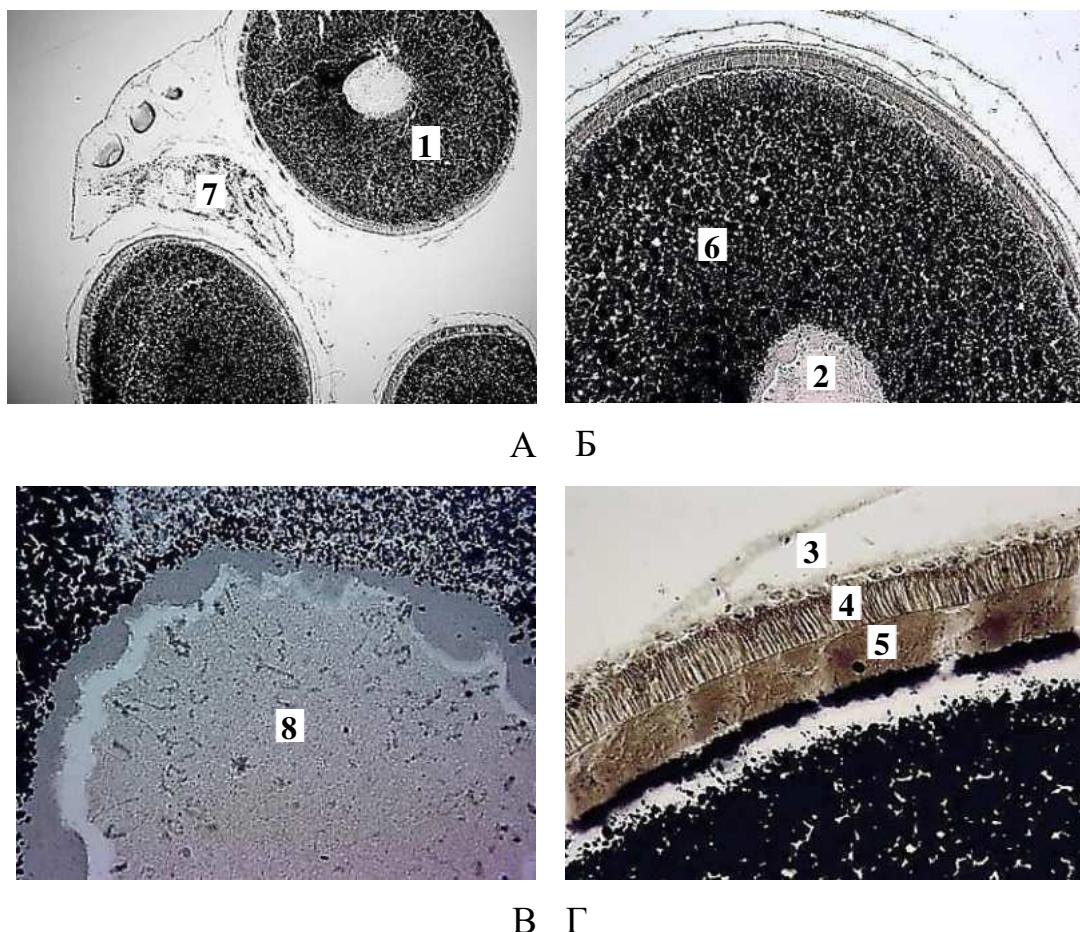


Рисунок 49 – Фрагменты гонадной ткани самок № 9731, 5561, 6274:  
 А – ув. ок.10× об. 4×; Б – ув. ок.10× об.10×; В, Г – ув. ок.10× об. 40×.

1 – ооцит трофоплазматического роста; 2 – ядерный пузырек; 3 – фолликулярная оболочка; 4 – радиально-исчерченная оболочка; 5 – студенистая оболочка; 6 – желток; 7 – ооцит в процессе резорбции желтка и жира; 8 – ядро с хромосомами типа «ламповых щеток»

В то же время у самок № 5067, 8507, 9721, 5088 из экспериментальной группы 2018 г., содержащихся в условиях отдела Конаковский, на гистологических срезах наблюдается иная картина – завершение последней фазы резорбции жира, развитие ооцитов протоплазматического и трофоплазматического роста, а также присутствие гнезд с делящимися оогониями (рисунок 50).

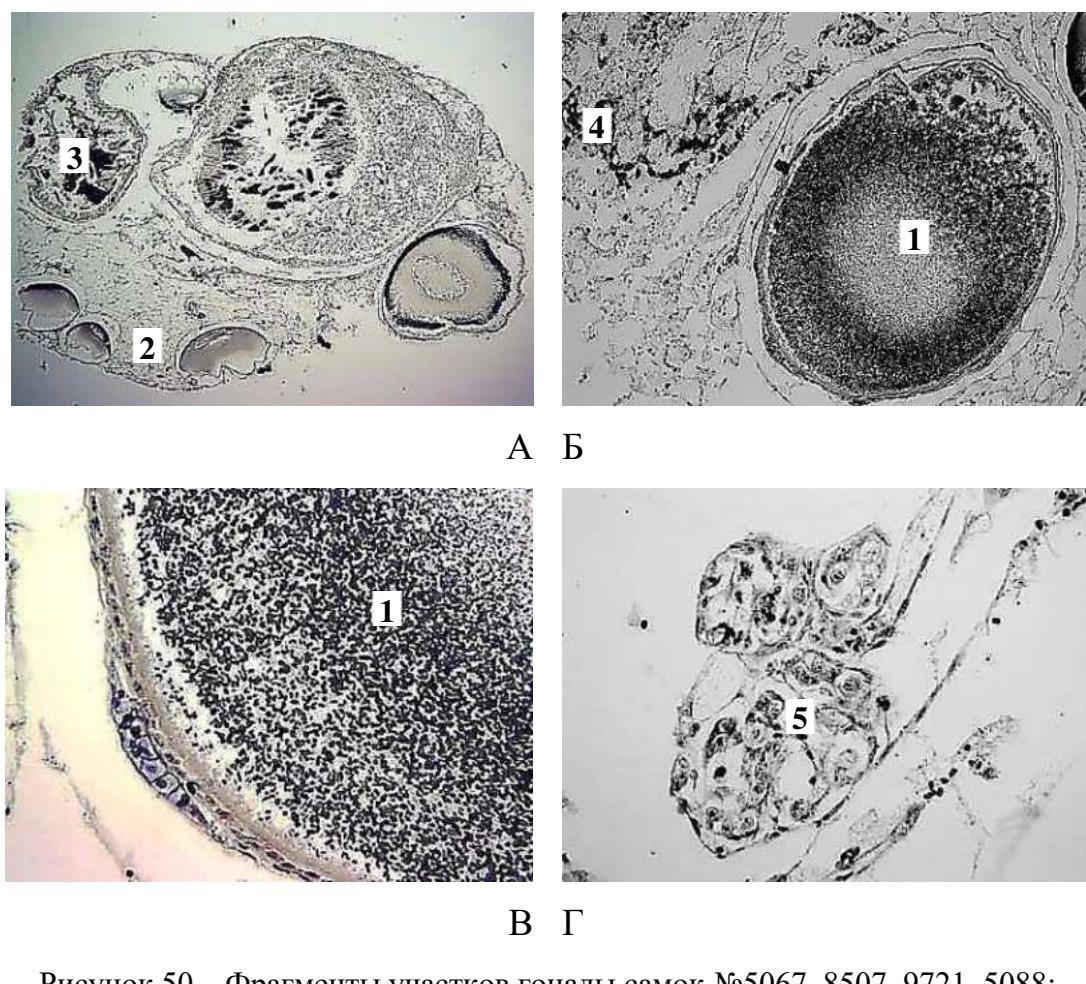


Рисунок 50 – Фрагменты участков гонады самок №5067, 8507, 9721, 5088:

А – ув. ок.10× об. 4×; Б – ув. ок.10× об. 10×; В, Г – ув. ок.10× об. 40×.

1 – ооцит трофоплазматического роста; 2 – ооциты протоплазматического роста;

3 – резорбция в ооцитах желтка и жира; 4 – следы резорбции и жировая ткань;

5 – гнезда с делящимися оогониями

Для более полной картины анализа резорбции половых клеток в годичном цикле в 2018 году были взяты пробы ткани гонад методом биопсии и продолжены наблюдения за самками сибирского осетра из опытов 2017 года.

У самок контрольной группы № 9314, 6284 после нереста 26.01.2017 г. в апреле 2018 г., методом биопсии провели отбор проб для оценки влияния резорбции на развитие половых клеток в годичном половом цикле, у которых отмечена III-IV незавершенная стадия зрелости ооцитов (рисунок 51). Ядерный пузырек находится в центре ооцита, по краям которого расположены крупные ядрышки. Желток и оболочки полностью сформированы. Видимые точечные просветы – жировые клетки, еще не заполненные желтком.

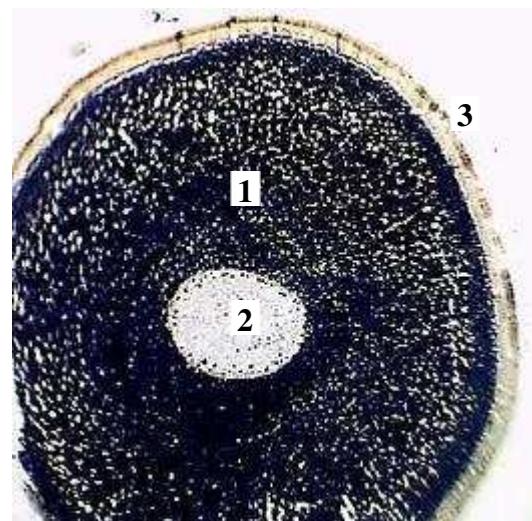


Рисунок 51 – Фрагменты гонадной ткани самок № 9314, 6284: ув.ок.10× об.4×.  
 1 – ооцит с крупнозернистым и мелкозернистым желтком; 2 – ядро с ядрышками;  
 3 – оболочки ооцита

У самки сибирского осетра № 3143 из контрольной группы наблюдается иная картина (рисунок 52). На срезах фрагментов гонады видны яйцевые пластины с резорбирующимися ооцитами протоплазматического роста.

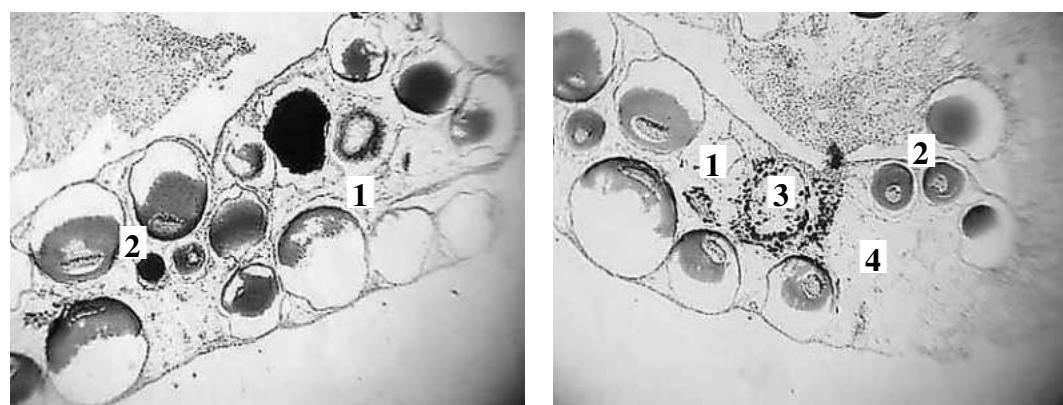


Рисунок 52 – Фрагменты гонадной ткани самки № 3143 на II стадии зрелости, А, Б –  
 ув.ок.10× об.4×. 1 – яйцевая пластина; 2 – ооциты протоплазматического роста;  
 3 – резорбирующийся желток; 4 – жировая ткань

Экспериментальная группа самок (опыт 1) № 3005, 9720, 6053, 9593, 7620 содержащихся в прямоточных условиях отдела Конаковский на апрель имела разнообразное строение половых клеток с преобладанием вителлогенеза.

Эти производители не были готовы к январскому нересту 2018 года, кроме особи № 7620, которая ввиду индивидуальной пластичности успела созреть.

Самка №9593 интересна разнообразием развития и преобразования в половых клетках, поэтому все процессы представлены более детально (рисунок 53).

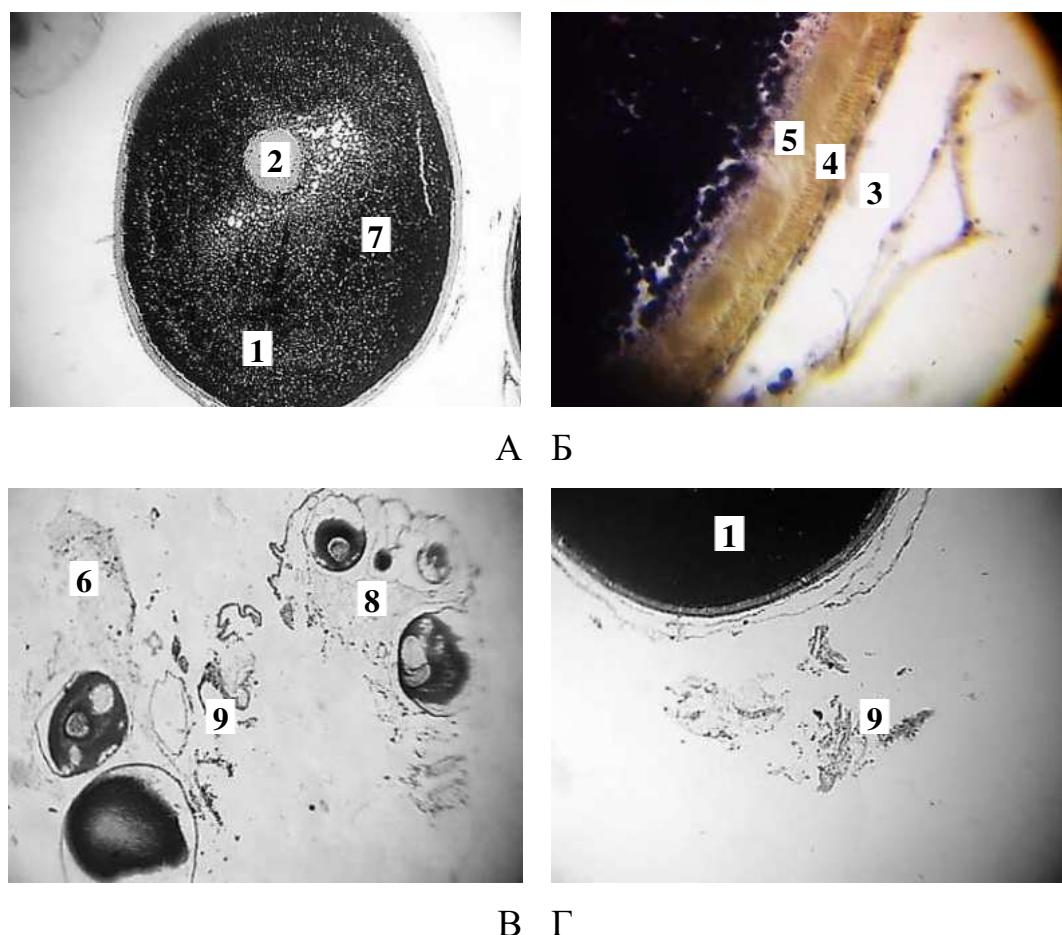
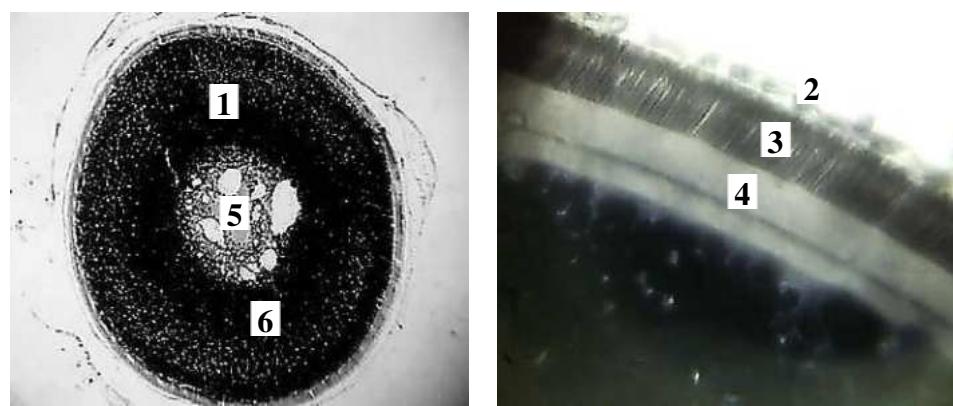


Рисунок 53 – Фрагменты гонадной ткани у самки № 9593, А, В, Г – ув. ок.10× об. 4×; Б – ув. ок.10× об. 40×. 1 – вителлогенный ооцит; 2 – ядро с ядрышками; оболочки ооцита: 3 – фолликулярная; 4 – радиально-исчерченная; 5 – студенистая; 6 – жировая ткань со следами резорбции; 7 – желток; 8 – яйцевая пластина с ооцитами протоплазматического роста; 9 – атретические тела

У этой особи проходит процесс вителлогенеза, что характеризует III стадию зрелости яичника. В центре ооцита трофоплазматического роста находится ядерный пузырек, где происходят преобразования с ядерными структурами. Желток и оболочки полностью сформированы. Просветы вокруг ядра – жировые капли, которые со временем заполняются желтковыми гранулами.

На фоне развивающихся ооцитов трофоплазматического роста видно большое количество атретических тел, находящихся в завершающей фазе резорбции.

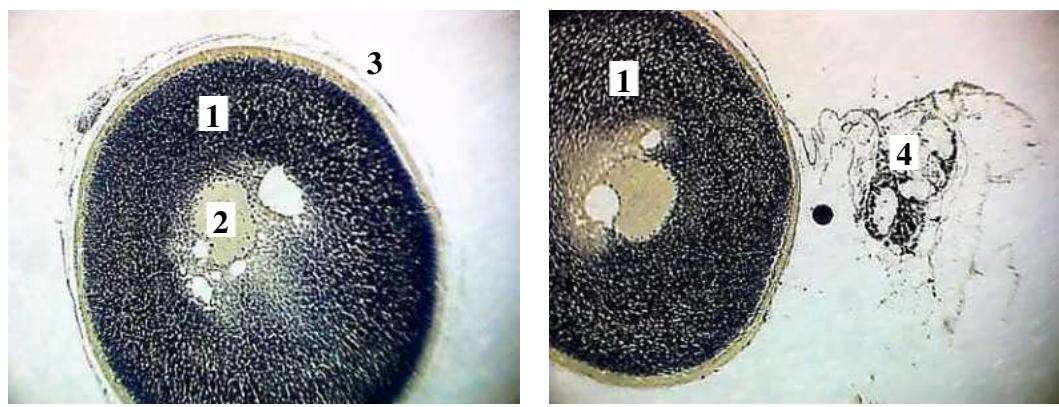
У самки № 9720 анализу подвергалось несколько икринок и кусочков тканей, попавших в желоб щупа, картина развития половых клеток сходна с самкой №9593. На рисунке 54 у ооцита трофоплазматического роста III стадии зрелости видны сформировавшиеся оболочки – фолликулярная, радиально-исчерченная и студенистая. Ядерный пузырек находится в центре, в котором происходят преобразования с ядерными структурами.



А Б

Рисунок 54 – Фрагменты гонадной ткани у самки № 9720, А – ув. об. 10× ок.4×; Б – ув. об. 10×х ок.100×. 1 – ооцит трофоплазматического роста; 2 – фолликулярная оболочка; 3 – радиально-исчерченная оболочка; 4 – студенистая оболочка; 5 – ядерный пузырек; 6 – желток

Такой же характер развития половых клеток трофоплазматического роста наблюдается и у самки № 3005 (рисунок 55).

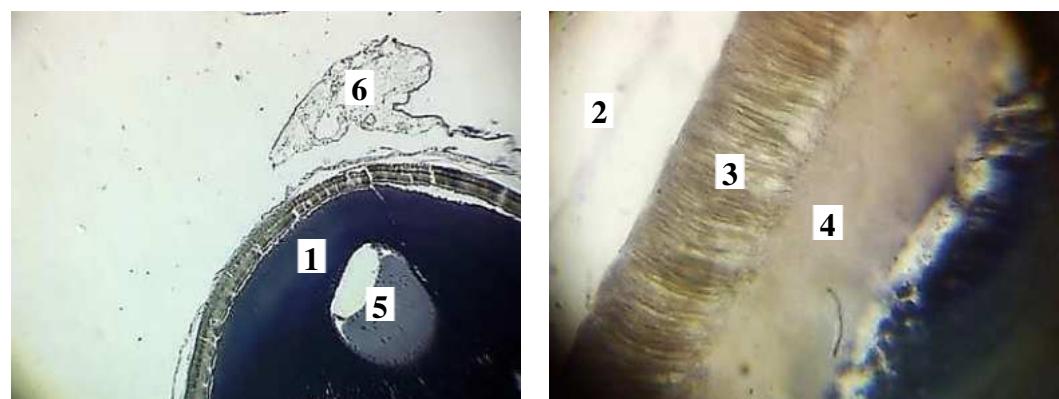


А Б

Рисунок 55 – Фрагменты гонадной ткани самки № 3005, А, Б – ув. об. 10× ок.4×

1 – ооцит трофоплазматического роста; 2 – ядерный пузырек с ядрышками по краям оболочки ядра; 3 – оболочки ооцитов; 4 – остаточная резорбция в жировой ткани

У самки № 6053 вителлогенез находится в завершающей фазе с присутствием следов резорбции. В ооцитах наблюдается четкое разделение мелкозернистого и крупнозернистого желтка. Ядро сместились в направлении амимального полюса. Границы ядра четко очерчены. В амимальной области сосредоточена основная часть цитоплазмы и мелкозернистый желток. Все эти признаки соответствует IV завершенной стадии зрелости гонад (рисунок 56).

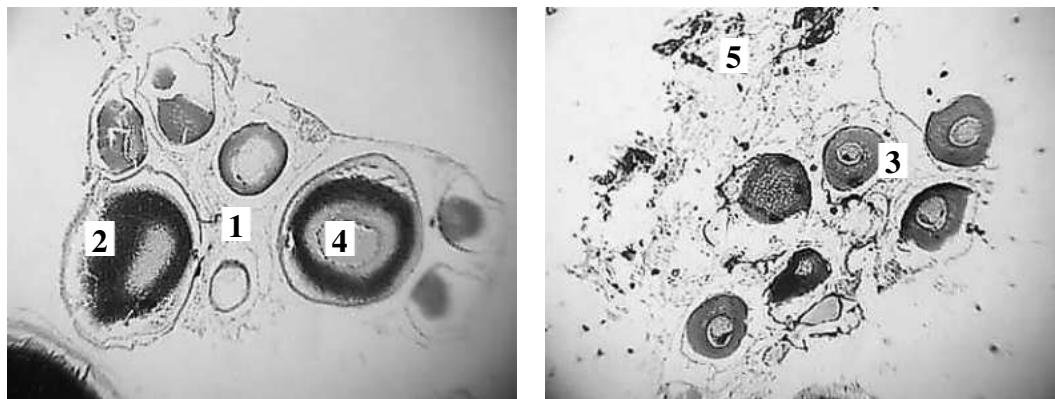


А Б

Рисунок 56 – Фрагменты гонадной ткани у самки № 6053,  
А – ув. ок. 10× об.10×; Б – ув. ок. 10× об.100×. 1 – ооцит IV завершенной стадии зрелости гонад; 2 – фолликулярная оболочка; 3 – радиально-исчерченная оболочка; 4 – студенистая оболочка; 5 – ядро на амимальном полюсе; 6 – атретическое тело

В группе комбинированного содержания (опыты 2017 г.) самки № 7890, 7503, 0311, 2355, находящиеся в прямоточных бассейнах отдела Конаковский в апреле имели разнообразное строение половых клеток.

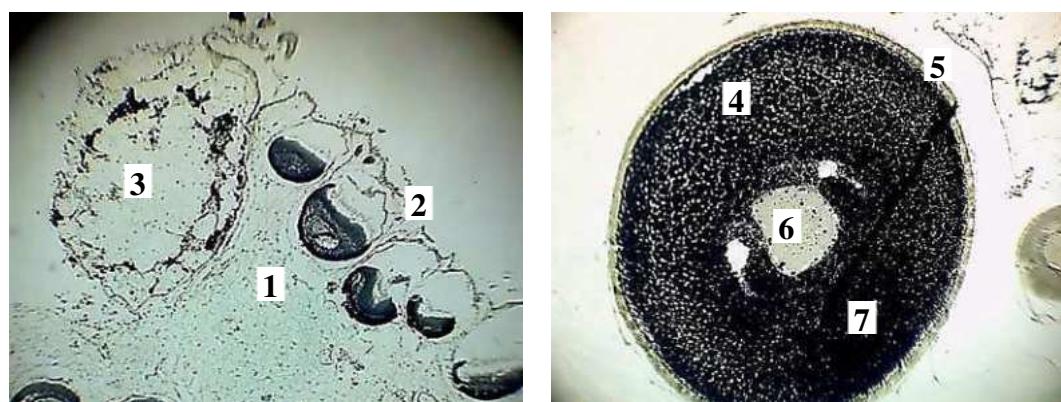
У самки №0311 на гистологических препаратах наблюдается картина, сходная с экспериментальной прямоточной группой отдела Конаковский. На фоне растущих ооцитов трофоплазматического роста происходит завершение процесса резорбции в еще оставшихся резорбирующихся половых клетках (рисунок 57).



А Б

Рисунок 57 – Фрагменты гонадной ткани самки № 0311, А, Б – ув. ок.10× об. 4×: 1 – яйцевая пластина; 2 – ооцит начала вителлогенеза; 3 – продвинутые ооциты протоплазматического роста; 4 – ядерный пузырек; 5 – следы резорбции

У самки № 7890 наблюдается трофоплазматический рост ооцитов, что соответствует III стадии зрелости гонад (рисунок 58).



А Б

Рисунок 58 – Фрагменты гонадной ткани самки № 7890, А, Б – ув. ок.10× об. 4×:  
1 – яйцевая пластина; 2 – ооциты превителлогенеза; 3 – ооцит 3 фазы резорбции;  
4 – ооцит трофоплазматического роста; 5 – оболочки; 6 – ядерный пузырек с ядрышками; 7 –  
желток

У самки № 7503 наблюдается завершение вителлогенеза (рисунок 59).

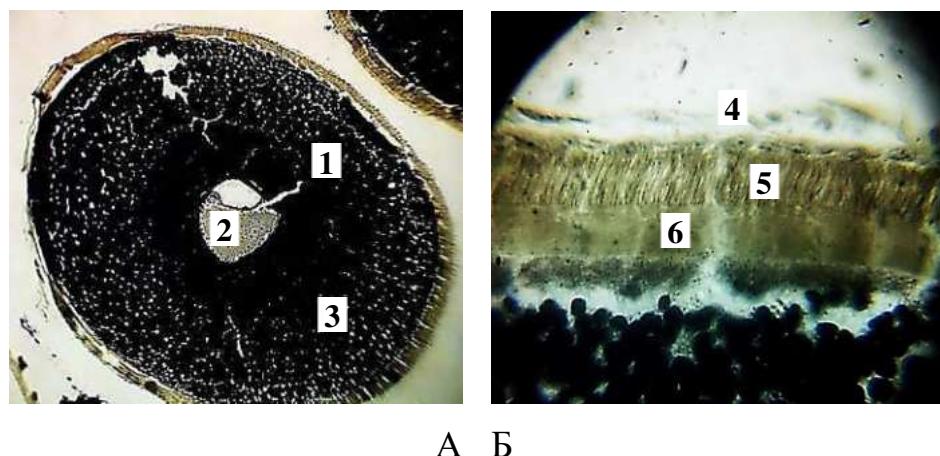


Рисунок 59 – Фрагменты гонадной ткани самки № 7503, А – ув. ок.10× об. 4×; Б – ок.10× об.100×: 1 – ооцит трофоплазматического роста; 2 – ядерный пузырек с ядрышками по краям оболочки ядра; 3 – желток; 4 – фолликулярная оболочка; 5 – радиально-исчерченная оболочка; 6 – студенистая оболочка

У самки № 2355 наблюдается некоторое отставание в развитии новой генерации половых клеток. Для гонад характерно преобладание II стадии зрелости. На фоне проходящих резорбционных процессов видны единичные вителлогенные ооциты (рисунок 60).

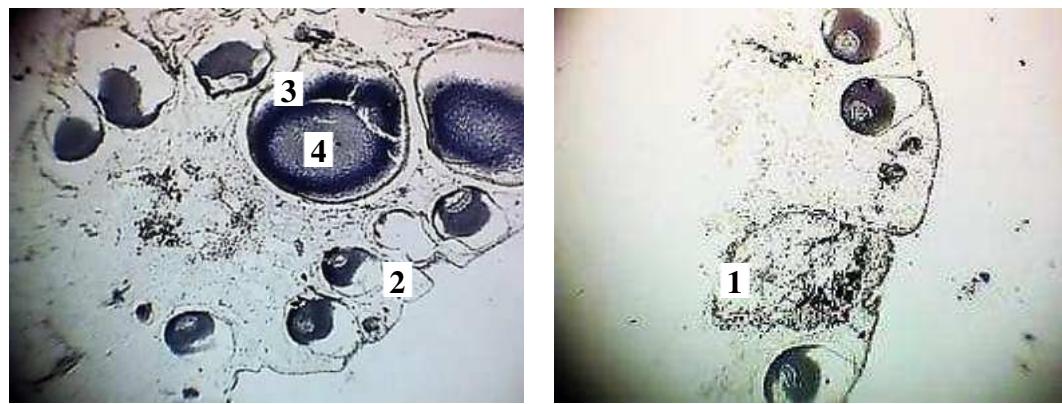


Рисунок 60 – Фрагменты гонадной ткани самки № 2355, А, Б – ув. ок.10× об.4×: 1 – резорбция жира и желтка в ооцитах; 2 – резорбция ооцитов протоплазматического роста по краям яйцевых пластин; 3 – единичный ооцит начала вителлогенеза; 4 – ядерный пузырек

При содержании в цехе длительного выдерживания УЗВ при пониженных температурах (опыты 2017 г.) на гистологических препаратах в апреле у самок № 9716, 6472 наблюдается существенное отличие в развитии половых клеток, которое связано с температурным фактором. Пребывание в условиях низких температур задержало резорбционные процессы и рост ооцитов вителлогенеза. Поэтому гонады находятся на II стадии зрелости, в которых по краям яйцевых пластин находятся гнезда с делящимися оогониями и единичные ооциты однослойного фолликула, так называемые ооциты малого роста (рисунок 61).

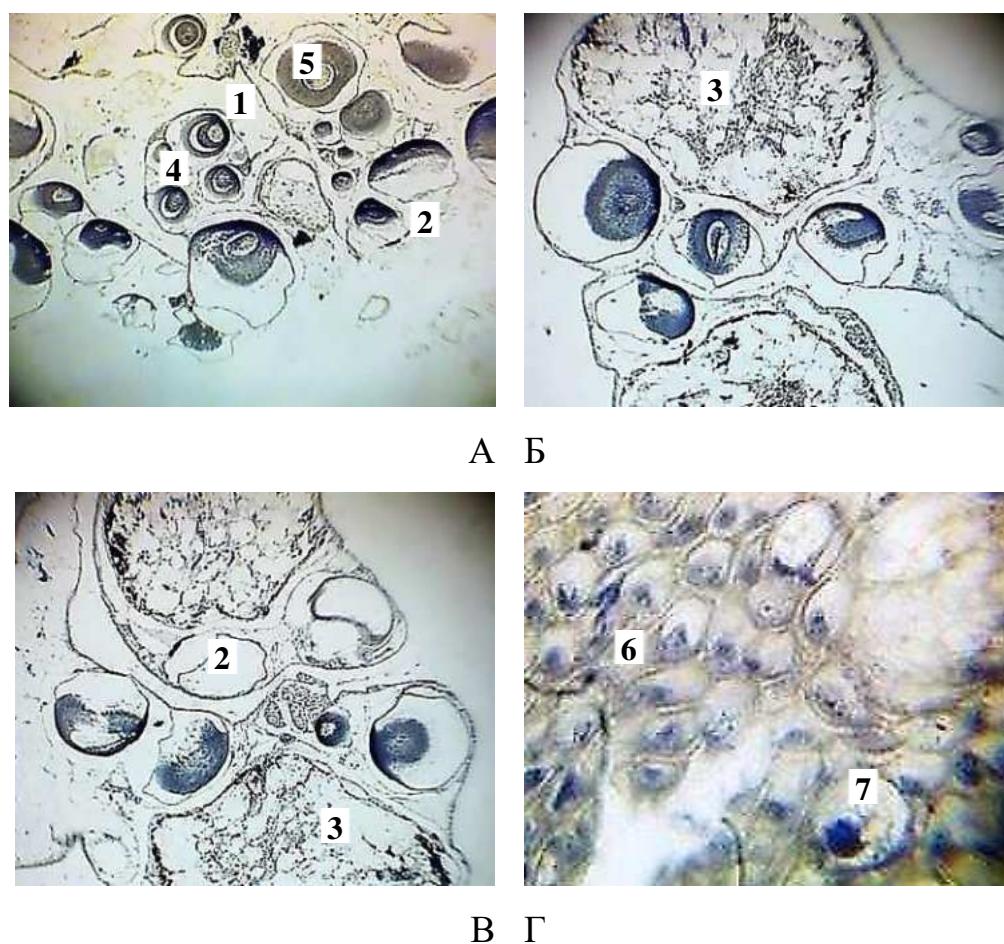


Рисунок 61 – Фрагменты гонадной ткани от самок № 9716, 6472,

А, Б, В – ув. ок.10× об. 10×; Г – ув. ок.10× об. 100×: 1 – яйцевая пластина; 2 – резорбция ооцитов протоплазматического роста по краям яйцевых пластин; 3 – резорбция жира и желтка в ооцитах прошлой генерации; 4 – ооциты протоплазматического роста; 5 – ядро; 6 – гнезда с митотическими делениями оогоний; 7 – ооцит синаптенного пути

В июле 2018 года гонады самок контрольной группы 2017 г. № 9314, 6284 находятся на IV незавершенной стадии зрелости. В ооцитах со сформированными оболочками происходит процесс дифференцировки крупнозернистого и мелкозернистого желтка к вегетативному и анимальному полюсам. На этот момент завершается процесс вителлогенеза. В ядре ооцитов хорошо различимы хромосомы типа «ламповых щеток», в которых происходит деспирализация с формированием многочисленных симметричных петель (рисунок 62).

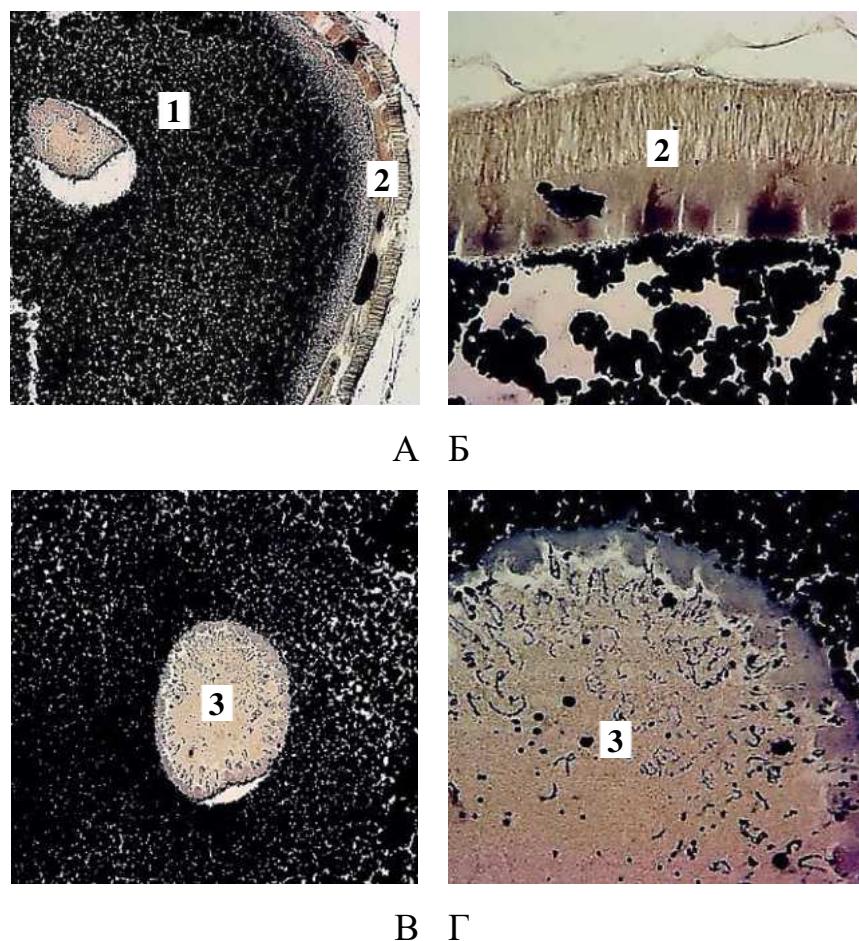


Рисунок 62 – Фрагменты участков гонады самок № 9314, 6284 на IV незавершенной стадии зрелости, А, В – ув. ок.10× об. 40×; Б, Г – ув. ок.10× об. 100× 1 – ооцит с крупнозернистым и мелкозернистым желтком; 2 – оболочки ооцита; 3 – ядро ооцита с хромосомами типа «ламповых щеток»

При анализе развития половых клеток у самок экспериментальной прямоточной группы отдела Конаковский 2017 г. № 9720, 3005, 9593 в июле 2018

г. гонады находятся в III и IV незавершенной стадиях зрелости. Развитие половых клеток данных самок аналогично контрольным особям – наблюдается наличие ооцитов дефинитивных размеров со сформированными оболочками и ядром с хромосомами типа «ламповых щеток» (рисунок 63).

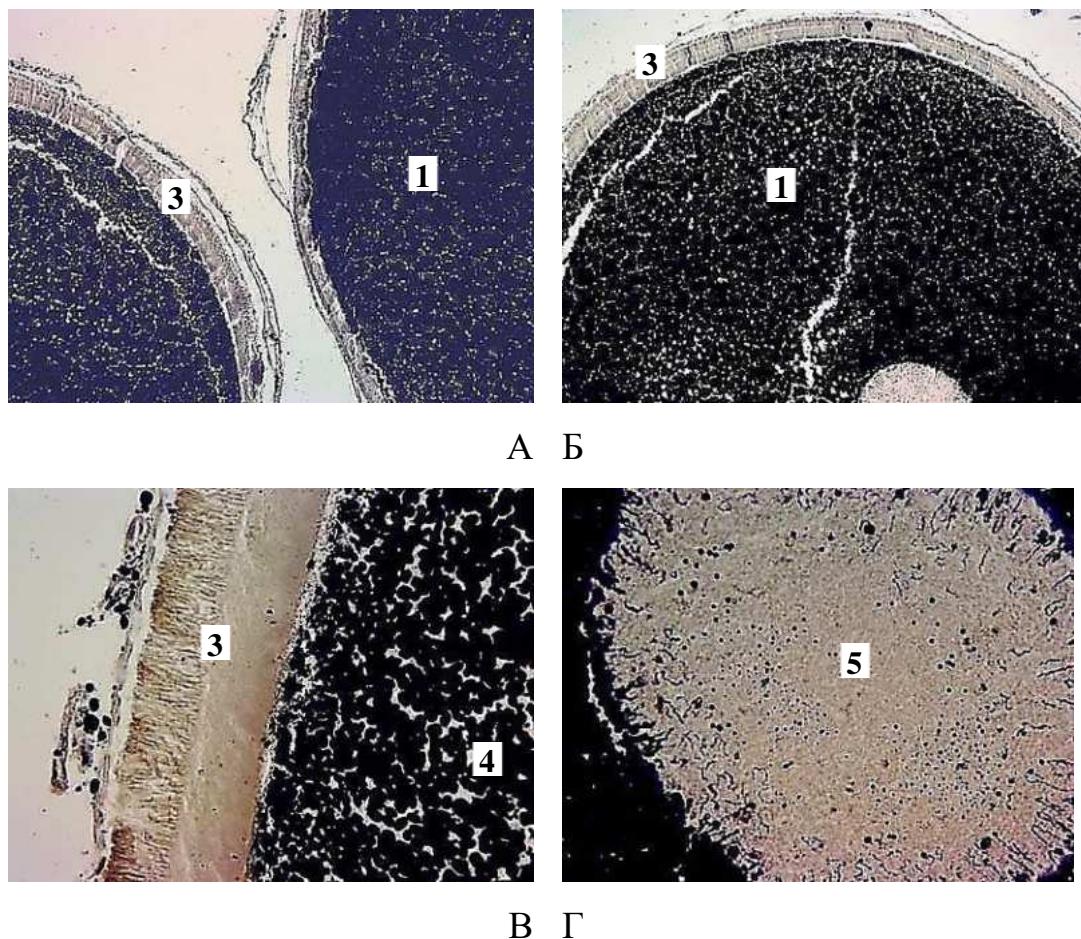


Рисунок 63 – Фрагменты участков гонады самок с чипами № 9720, 3005, 9593 в III и IV незавершенной стадии зрелости, А, Б – ув. ок.10× об. 10×; В, Г – ув. ок.10× об. 100×. 1 – ооцит; 2 – ядро; 3 – оболочки ооцита; 4 – желток; 5 – ядро с хромосомами типа «ламповых щеток»

У самки № 7620 этой же группы во фрагментах гонады наблюдается II-III стадия зрелости, на что дополнительно указывает резорбция остатков желтка в жировых клетках и наличие ооцитов протоплазматического роста (рисунок 64).

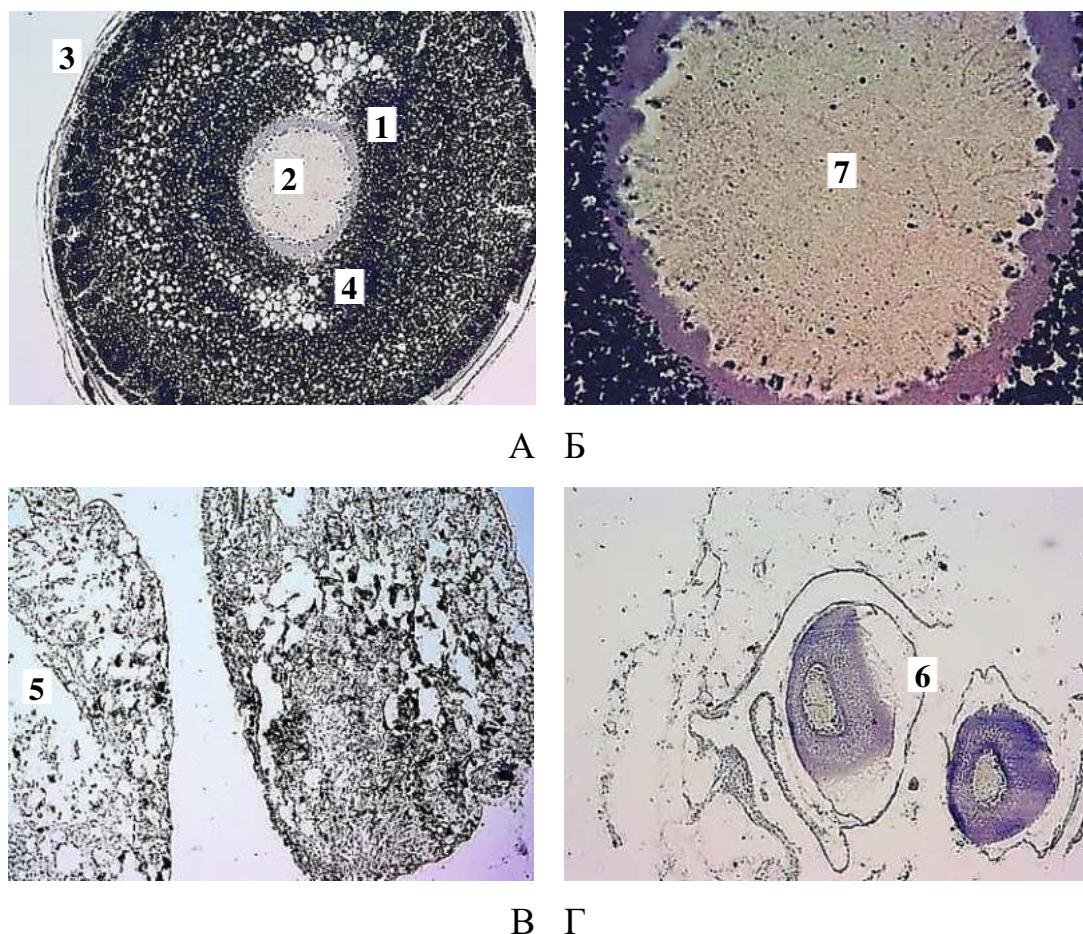


Рисунок 64 – Фрагменты участков гонады самки № 7620 на II-III стадия зрелости, А, В, Г – ув. ок.10× об. 10×; Б – ув. ок.10× об. 40×. 1 – ооцит; 2 – ядро; 3 – оболочки ооцита; 4 – желток; 5 – ооцит в процессе резорбции желтка и жира; 6 – ооциты протоплазматического роста; 7 – ядро с хромосомами типа «ламповых щеток»

Важно отметить, что самка № 7620 участвовавшая в нерестовой кампании 01.02.2018 г. через пять месяцев достигла III стадии зрелости. Это указывает на способность организма к ускоренному процессу резорбции и ежегодному половому циклу.

При анализе развития половых клеток экспериментальной группы комбинированного выращивания (бассейн – пруд – бассейн, опыты 2017 г.) в июле 2018 г. в условиях прямоточного бассейнового цеха у самок № 7503, 7890 гонады находятся на IV незавершенной стадии зрелости (рисунок 65).

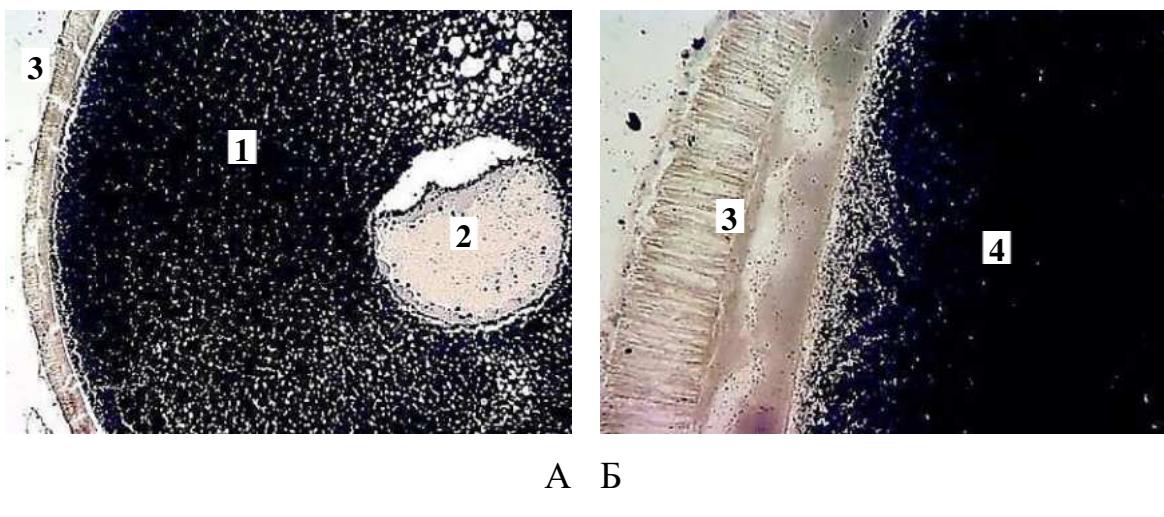


Рисунок 65 – Фрагменты участков гонады самок № 7503 и 7890 в IV незавершенной стадии зрелости, А – ув. ок.10× об. 10×; Б – ув. ок.10× об. 100×. 1 – ооцит; 2 – ядро с пристеночными ядрышками; 3 – оболочки ооцита; 4 – желток

В то же время у особи № 2355 из данной группы отмечается иная картина (рисунок 66). На гистологическом препарате фрагмента гонады присутствуют единичные ооциты протоплазматического роста, ооциты III фазы резорбции желтка и жира и паренхиматозные скопления жировых клеток.

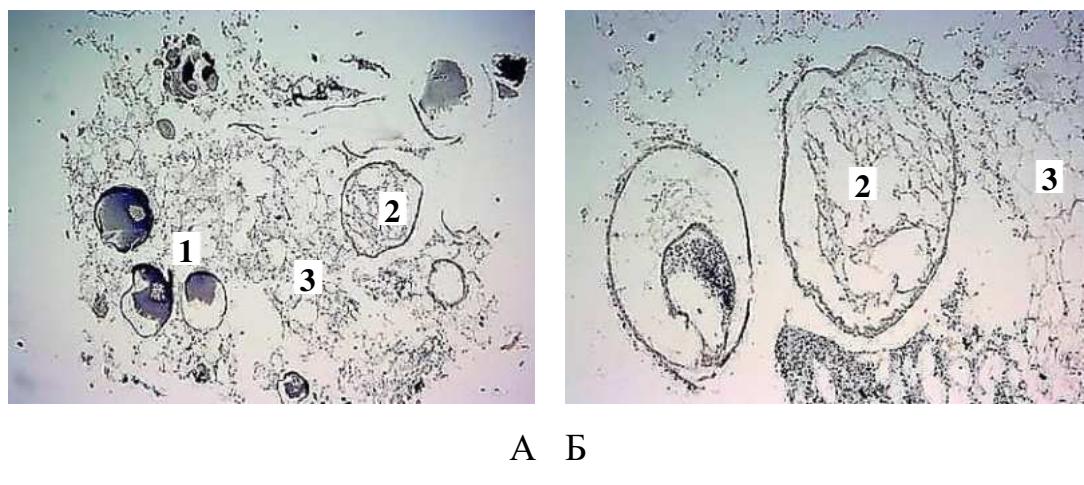


Рисунок 66 – Фрагменты участков гонады самок № 2355 в VI-II стадии зрелости, А – ув. ок.10× об. 4×; Б – ув. ок.10× об. 10×. 1 – ооциты протоплазматического роста; 2 – ооциты в процессе резорбции желтка и жира; 3 – паренхиматозные скопления клеток

Для дальнейшего изучения развития половых клеток и процессов резорбции в конце августа 2018 г. у всех самок (опыты 2017 г.) были взяты и проанализированы пробы гонад.

У самок контрольной группы № 6284 и 9314 отмечается сходная картина развития половых клеток – присутствие ооцитов трофоплазматического роста со сформированными оболочками, в которых осуществляется процесс вителлогенеза, наблюдается дифференциация крупнозернистого и мелкозернистого желтка, миграция ядерного пузырька к анимальному полюсу (рисунок 67).

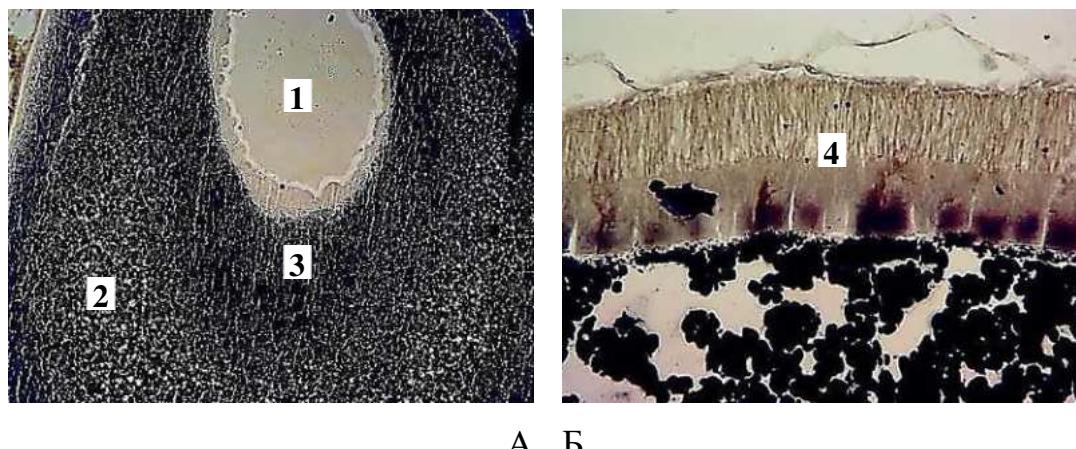


Рисунок 67 – Фрагменты гонадной ткани от самок № 6284, 9314, А – ув. ок.10× об.100×, Б – ув. ок.10× об.100×. 1 – миграция ядерного пузырька в вителлогененном ооците; 2 – крупнозернистый желток; 3 – мелкозернистый желток; 4 – оболочки ооцита

У самок экспериментальной прямоточной группы из отдела Конаковский (опыт 1), №9593, 9720, 7620 и 3005 гонады находятся на IV незавершенной стадии зрелости, что сходно с проанализированным ранее контрольным вариантом. В вителлогенных ооцитах с хорошо развитыми оболочками наблюдается дифференциация крупнозернистого и мелкозернистого желтка. Состояние и развитие половых клеток, а именно синхронность, говорит о возможности получения икры в зимний нерестовый период (рисунок 68).

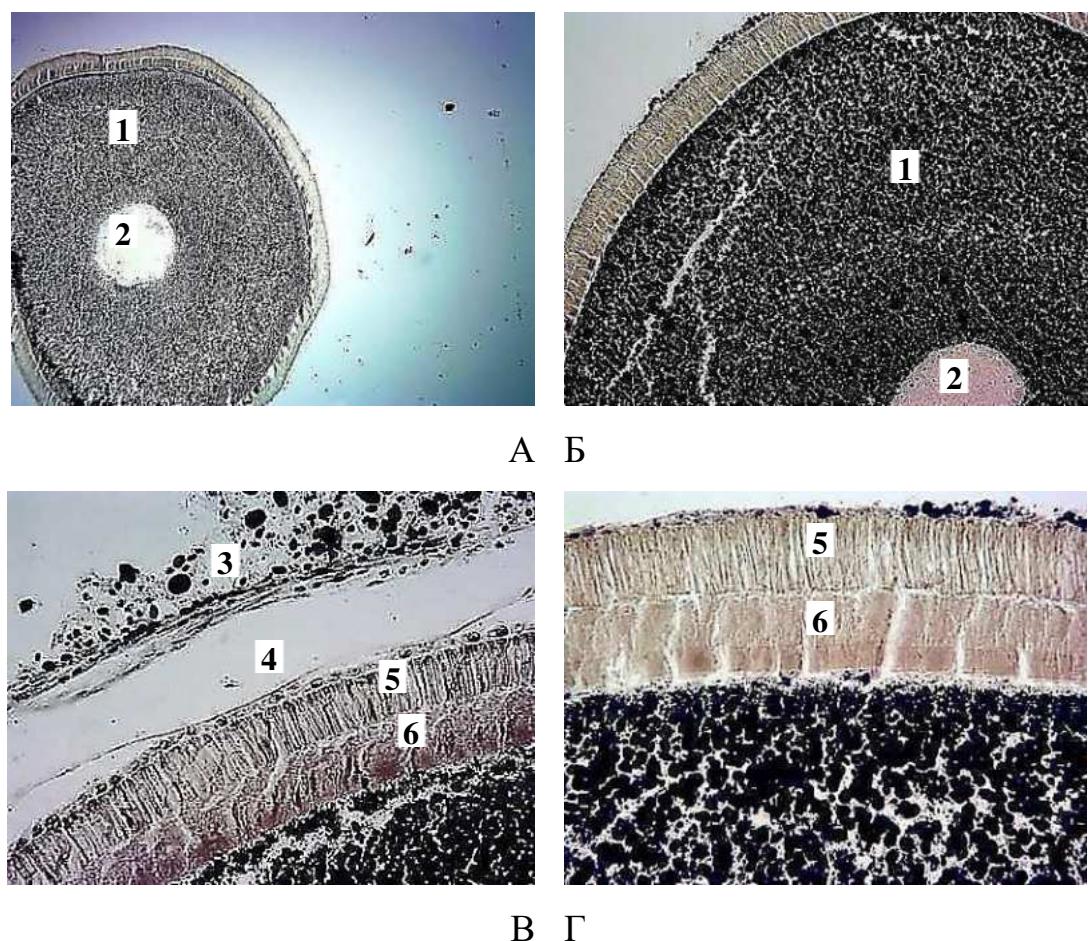


Рисунок 68 – Фрагменты гонадной ткани у самок № 9720, 9593, 7620, 3005,

А – ув. ок.10× об. 4×; Б – ув. ок.10× об.10×; В, Г – ув. ок.10× об. 40×; ув. ок.10× об.100×.

1 – ооцит трофоплазматического роста; 2 – ядро; оболочки ооцита:

3 – соединительная; 4 – фолликулярная; 5 – радиально-исчерченная; 6 – студенистая

У самки №6053 из данной группы наблюдается асинхронность в развитии половых клеток. Среди ооцитов периода вителлогенеза в пробе гонады присутствуют остаточная резорбция третьей фазы – жира и желтка и ооциты протоплазматического роста (рисунок 69).

Анализ состояния половых клеток у самок № 7503 и 7890 (комбинированное содержание, опыт 2), показывает сходную картину с опытной группой 1 (IV незавершенная стадия зрелости) при выращивании в прямоточном бассейновом цехе отдела Конаковский. В ооцитах трофоплазматического роста осуществляется процесс вителлогенеза (рисунок 70).

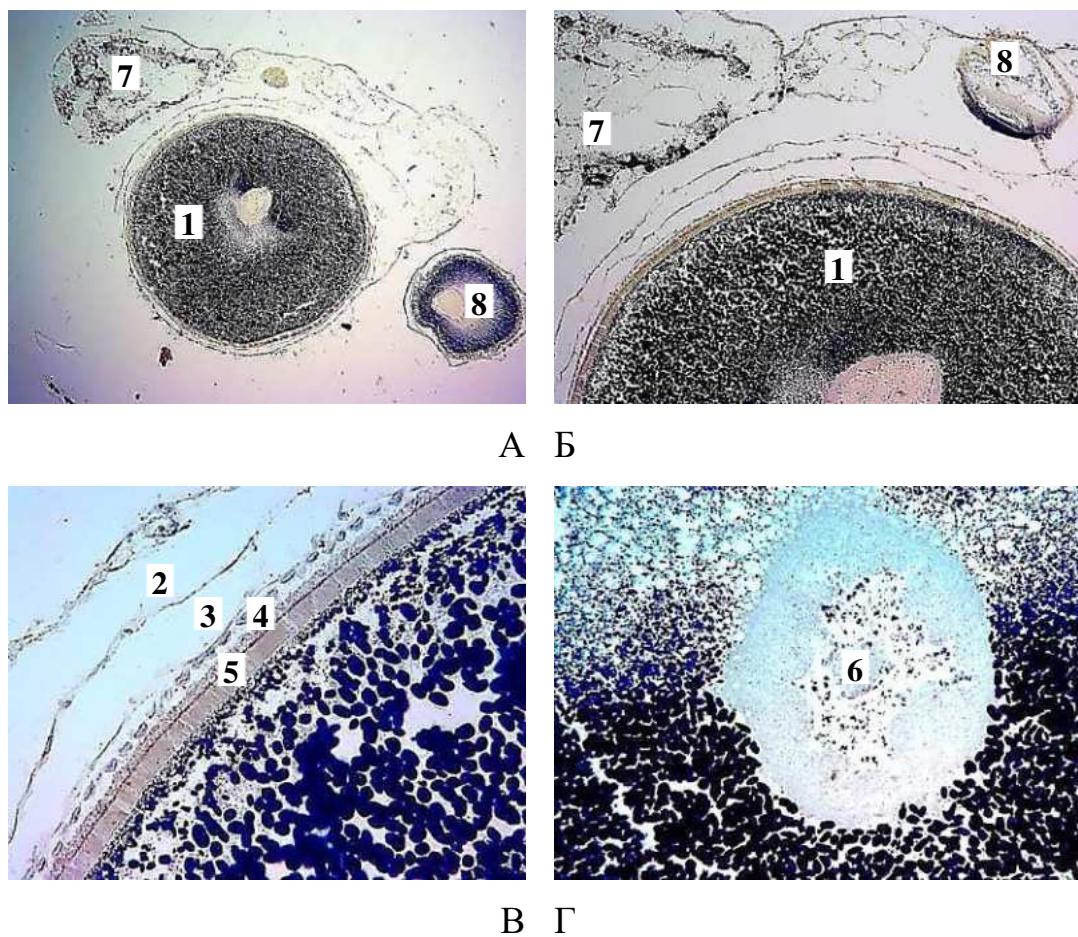


Рисунок 69 – Фрагменты гонадной ткани у самки № 6053, А – ув. ок.10× об. 4×; Б – ув. ок.10× об.10×; В, Г – ув. ок.10× об. 40×. 1 – ооцит трофоплазматического роста; оболочки ооцита: 2 – соединительная; 3 – фолликулярная; 4 – радиально-исчерченная 5 – студенистая; 6 – ядро с хромосомами типа «ламповых щеток»; 7 – резорбция жира и желтка в ооците; 8 – ооцит протоплазматического роста

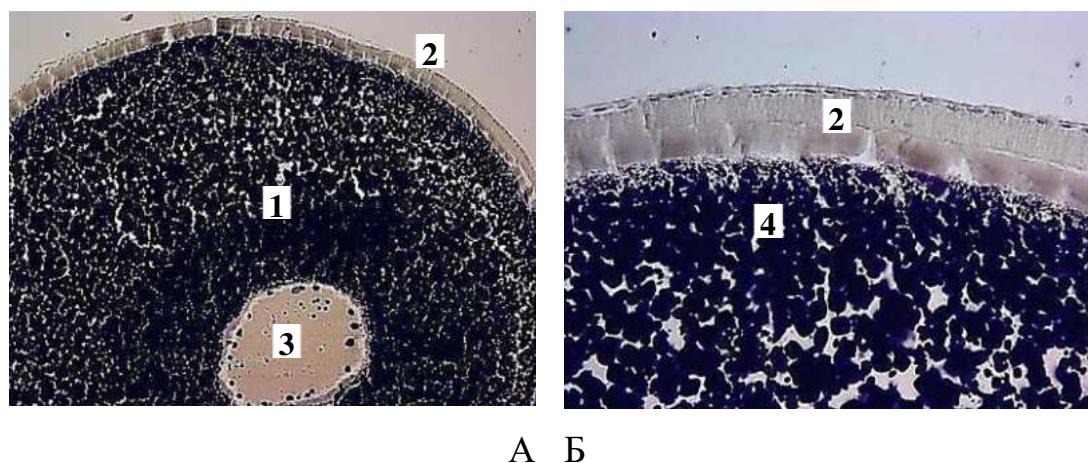


Рисунок 70 – Фрагменты гонадной ткани самок № 7503, 7890, А – ув. ок.10× об.10×; Б – ув. ок.10× об.40×. 1 – ооцит трофоплазматического роста; 2 – оболочки ооцита; 3 – ядро; 4 – желток

У самки № 2355 (комбинированное содержание, опыт 2) наблюдается II стадия зрелости гонад, то есть отставание в развитии половых клеток. В яйцевых пластинах при активном процессе резорбции жира и желтка видны гнезда размножающихся оогоний и ооциты протоплазматического роста (рисунок 71).

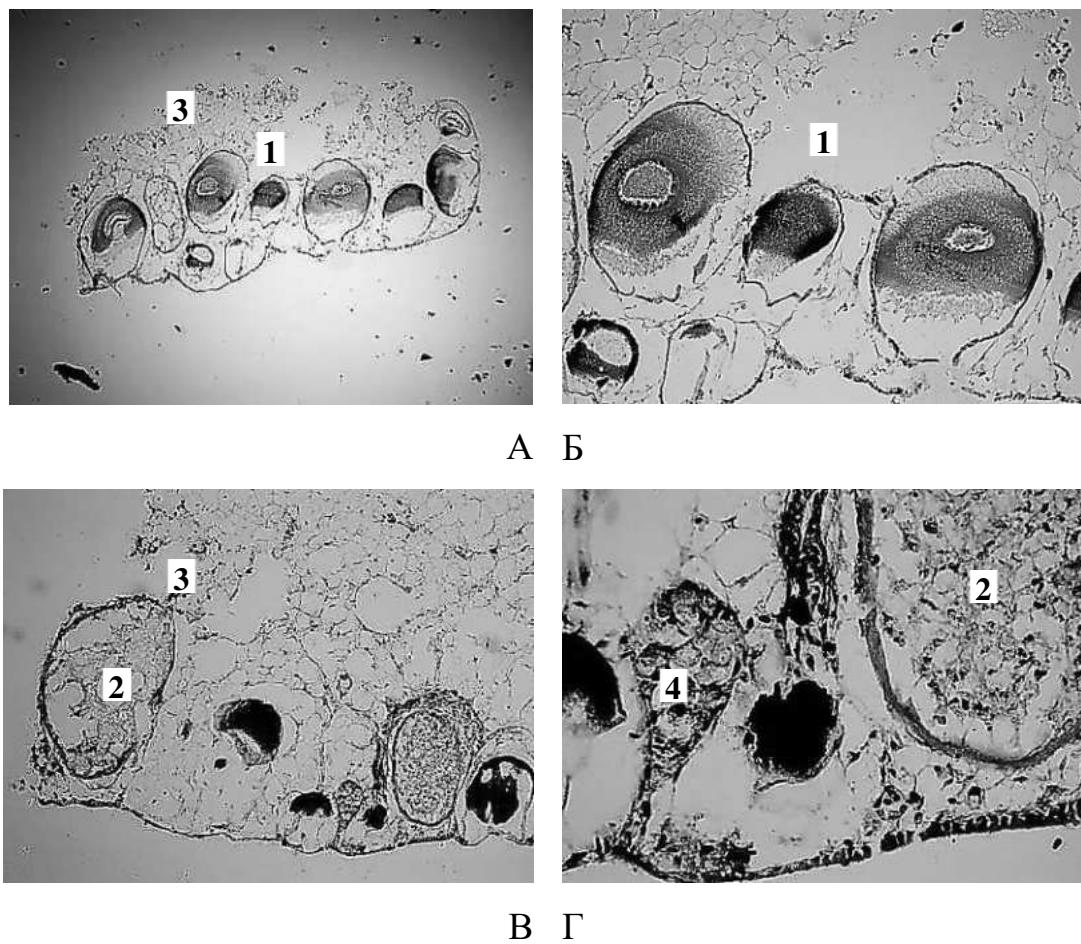


Рисунок 71 – Фрагменты гонадной ткани самки № 2355 на II стадии зрелости, А – ув. ок.10 × об.4×; Б, В – ув. ок.10× об.10×; Г – ув. ок.10× об. 40×. 1 – яйцевая пластина с ооцитами протоплазматического роста; 2 – следы резорбции жира и желтка в ооцитах; 3 – жировая ткань с глыбками желтка; 4 – гнезда размножающихся оогоний

У анализируемых самок № 9716, 6472 из опытной группы 3 (длительная зимовка УЗВ) в условиях прямоточного бассейнового цеха на конец августа 2018 г. наблюдается II стадия зрелости с завершением третьей и четвертой фаз резорбции ооцитов (рисунок 72). Выдерживание в условиях низких температур задерживает рост ооцитов трофоплазматического роста.

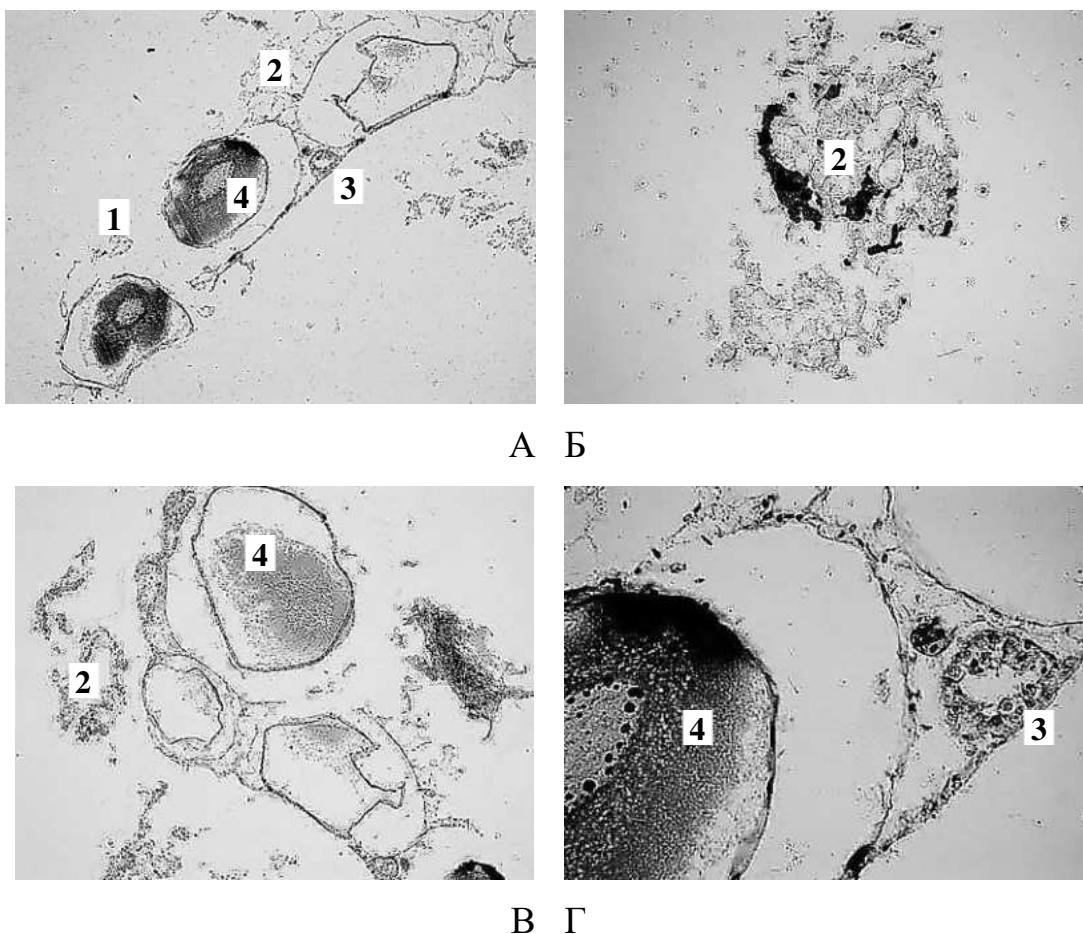


Рисунок 72 – Фрагменты гонадной ткани у самок № 9716, 6472, А, Б – ув. ок.10× об.4×; В – ув. ок.10× об.10×; Г – ув. ок.10× об. 40×. 1 – яйцевая пластина; 2 – жировая ткань с глыбками желтка; 3 – гнезда размножающихся оогоний; 4 – ооцит протоплазматического роста

В результате проведённых исследований впервые получены материалы по прохождению процессов резорбции и формированию новой генерации икры в половых циклах у индивидуально проанализированных самок сибирского осетра, содержащихся в различных условиях индустриального хозяйства. Анализ полученных результатов не выявил негативного влияния процесса резорбции на формирование новой генерации ооцитов в межнерестовый период, а также нарушений в развитии половых клеток, связанных с многолетним нахождением производителей в условиях индустриальных предприятий.

На основании сравнительного анализа протекания процесса гаметогенеза у отнерестившихся самок осетра (контроль) и экспериментальных групп рыб, пропустивших нерест и подвергшихся воздействию различных температур воды и

в дальнейшем, содержащихся в одинаковых температурных условиях установлено, что у опытных групп рыб наблюдается большая асинхронность во временном интервале формирования новой генерации ооцитов. Даже в одной группе проявляются индивидуальные особенности самок, сказывающиеся на прохождении различных стадий формирования ооцитов, что, в конечном счете, отражается на сроках созревания.

Часть самок сибирского осетра, отсаженных для прохождения резорбции и имеющих в начале года яичники в IV стадии зрелости к концу года снова готовы к нересту. Такие же результаты получены и у самок в контрольных вариантах, от которых получали икру. Это свидетельствует о том, что тотальная резорбция не выметанной икры не влияет на темп развития новой генерации половых клеток и не задерживает сроки повторного созревания самок.

Проведённые опыты дали основание полагать, что не только температура воды влияет на способность самок к ежегодному нересту, но и их индивидуальные способности по регулированию длительности межнерестовых половых циклов. Это даёт основание для проведения селекционной работы по формированию маточных стад из производителей с коротким межнерестовым циклом.

### **3.4 Влияние различной температуры воды на протекание половых циклов и ритм размножения рыб**

Осетровые относятся к рыбам с единовременным типом икрометания и синхронным созреванием ооцитов периода вителлогенеза. Тип икрометания тесно связан с характером оогенеза. Анализ гистологического строения половых клеток у самок при оогенезе выполнялся для уточнения времени размножения рыб, выяснения продолжительности преднерестового, нерестового, посленерестового периодов и ритма размножения особей при различных абиотических факторах среды.

Исследование ежегодного полового цикла осуществлялось в прямоточных бассейнах при годовой сумме тепла 5592 градусо-дней. У самок сибирского

осетра после овуляции и нереста в зимне-весенний период в половой железе проходят процессы резорбции невыметанных икринок и пустых фолликулов. Этот процесс занимает 2,5-3,0 месяца. Одновременно идет новая волна превителлогенеза, которая к концу процессов резорбции переходит в начальную фазу вителлогенеза – III стадию зрелости гонад. Отстающие или наиболее продвинутые в своём развитии половые клетки подвергаются резорбции. К концу резорбции синхронный процесс развития ооцитов становится закономерным для всего яичника. Таким образом, в летне-осенний сезон наблюдается синхронное развитие очередной генерации икры и завершение процесса вителлогенеза. На зимовку самки уходят в IV незавершенной стадии зрелости гонад, в ооцитах дефинитивных размеров оболочки сформированы, ядро овальной формы смещается к анимальному полюсу (таблица 23).

В первый год для самок с двухлетним половым циклом в летний сезон после нереста характерна повышенная асинхронность развития половых клеток, что приводит к увеличению длительности VI-II и II-III стадии зрелости гонад вплоть до конца рассматриваемого года. Здесь присутствует весь комплекс ооцитов в различных фазах резорбции и развивающиеся ооциты протоплазматического роста, включая ооциты начального этапа вителлогенеза. В зиму самки уходят во II-III стадии зрелости гонад.

Таблица 23 – Развитие половых клеток у самок сибирского осетра при ежегодном половом цикле

Гистологическая картина оогенеза		
ув. ок.10× об.4×	ув. ок.10× об.10×	ув., ок.10× об.40×
<i>Январь, февраль – 556*/556**</i>		
<p>В зимний период для гонад характерна IV-V стадия зрелости, заканчивается период вителлогенеза, при котором происходит овуляция икры и последующий нерест. У ооцитов дефинитивных размеров сформированы оболочки, ядро смещается к аниструальному полюсу.</p>		
<i>Март, апрель, май – 1247*/1803**</i>		
<p>Характерна VI-II стадия зрелости гонад, в половой железе проходят процессы резорбции невыметанных икринок и пустых фолликулов. Одновременно проходит развитие ооцитов протоплазматического роста.</p>		
<i>Июнь, июль, август – 2142*/3945**</i>		
<p>По окончании процессов резорбции и превителлогенеза половые клетки переходят в III стадию зрелости гонад, синхронного развития ооцитов периода вителлогенеза. Оболочки ооцитов сформированы, а ядро находится в центре клетки с хромосомами типа «ламповых щеток»</p>		
<i>Сентябрь, октябрь, ноябрь, декабрь – 1647*/5592**</i>		
<p>Завершается период вителлогенеза, IV незавершенная и IV завершенная стадии зрелости, ооциты дефинитивных размеров приобретают овальную форму. Ядро смещается к аниструальному полюсу. Оболочки ооцитов – соединительная, фолликулярная, радиально-исчерченная и сосудистая сформированы.</p>		

## Примечания:

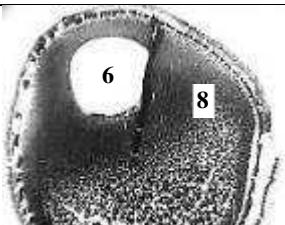
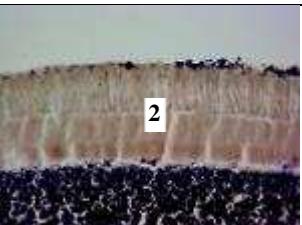
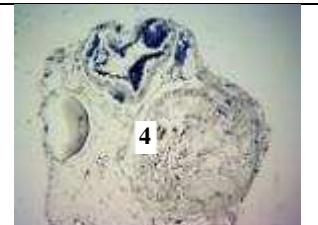
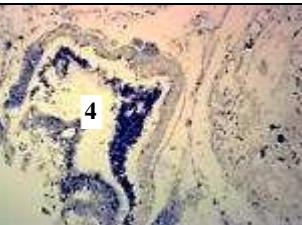
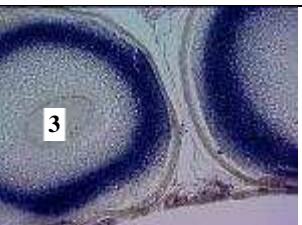
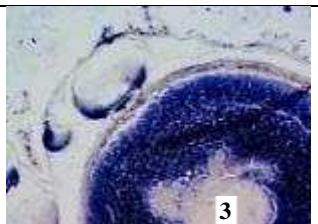
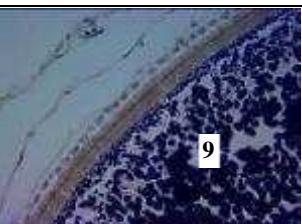
\* – сумма тепла за период, градусо-дней; \*\* – сумма тепла с нарастающим итогом, градусо-дней;  
 1 – вителлогенетический ооцит; 2 – оболочки ооцита: соединительная, фолликулярная, радиально-исчерченная, сосудистая; 3 – ооциты трофоплазматического роста; 4 – резорбция в ооцитах желтка и жира; 5 – ядро с хромосомами типа «ламповых щеток»; 6 – ядро в зоне анимального полюса; 7 – яйцевые пластины с ооцитами превителлогенеза; 8 – по оболочке ядра пристеночные ядрышки; 9 – цитоплазма; 10 – крупнозернистый желток.

Активный процесс вителлогенеза проходит уже следующей весной и длится все лето. В осенне-зимний период яичники у таких самок переходят в IV незавершенную стадию зрелости гонад, ооциты приобретают овальную форму, при которой наблюдается дифференциация мелкозернистого и крупнозернистого желтка и миграция зародышевого пузырька к анимальному полюсу. Самки созревают через один вегетационный период при сумме тепла 11331 (730 суток, 15,5 °C) градусо-дней (таблица 24).

У самок сибирского осетра, учитывая температурные условия содержания в посленерестовый период и индивидуальные генетические особенности особей, пропуск в формировании зрелых половых продуктов может составить два нерестовых периода и более.

В этом случае после нереста удлиняется период прохождения VI-II стадии зрелости гонад, замедляются процессы резорбции и роста ооцитов протоплазматического роста. На второй год в летний сезон активно проходит процесс превителлогенеза – размножение оогоний и малый рост ооцитов однослойного фолликула. Ооциты периода вителлогенеза наблюдаются весной следующего года. Присутствие в летних пробах синхронно развивающихся пигментированных ооцитов является показателем готовности самок в нересте следующего года (таблица 25). Самки созревают через два вегетационных периода при сумме тепла 14248 (1095 суток, 13,0 °C) градусо-дней.

Таблица 24 – Развитие половых клеток у самок сибирского осетра при двухлетнем половом цикле

Гистологическая картина оогенеза		
ув. ок.10× об.4×	ув. ок.10× об.10×	ув., ок.10× об.40×
<b>Первый год</b> Январь, февраль – 556*/556**		
		
В январе, феврале характерна IV-V стадия зрелости, заканчивается период вителлогенеза, при котором происходит овуляция икры и последующий нерест. У ооцитов дефинитивных размеров сформированы оболочки, ядро смещается к аниструальному полюсу.		
Март, апрель, май – 1247*/1803**		
		
С марта по май превалирует VI стадия зрелости гонад, отражающая резорбцию ооцитов в различных фазах.		
Июнь, июль, август – 2142*/3945**		
		
С июня по август для гонад характерна II-III стадия зрелости гонад, присутствует асинхронное развитие половых клеток, это развивающиеся ооциты протоплазматического роста, включая ооциты начального этапа вителлогенеза.		
Сентябрь, октябрь, ноябрь, декабрь – 1647*/5592**		
		
С сентября по декабрь гонады находятся на II-III стадии зрелости. Завершается протоплазматический рост ооцитов и переход к периоду вителлогенеза. Для гонад характерно асинхронное развитие ооцитов. В зиму самки уходят во II-III стадии зрелости гонад.		

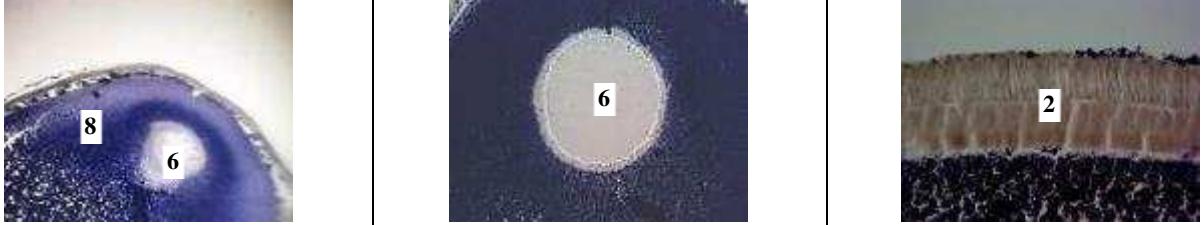
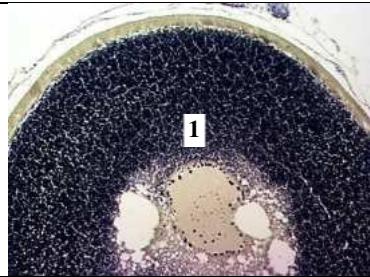
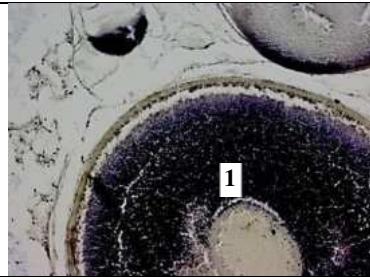
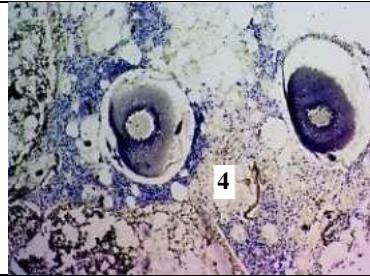
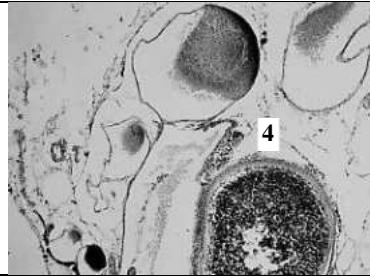
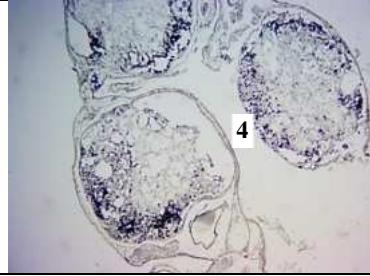
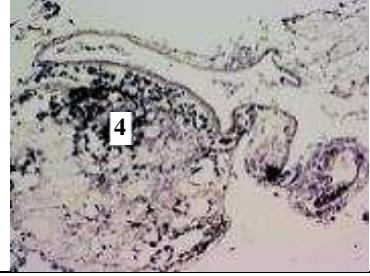
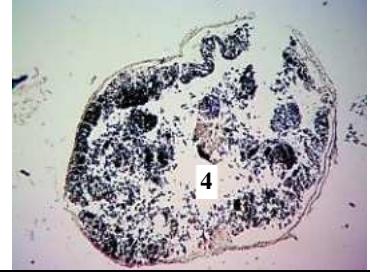
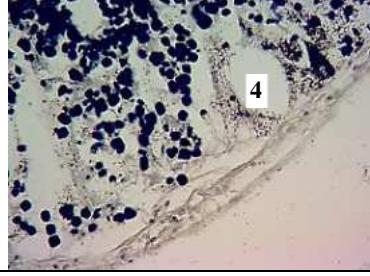
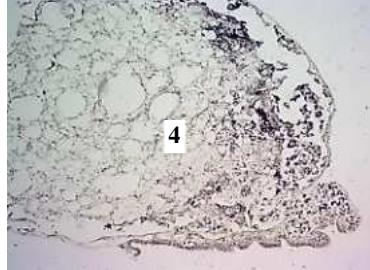
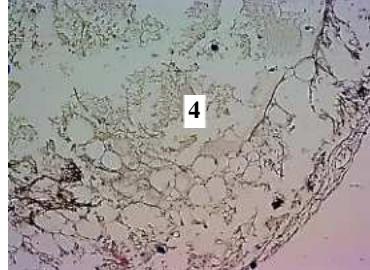
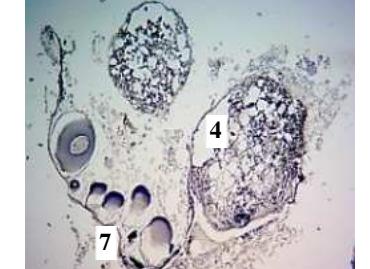
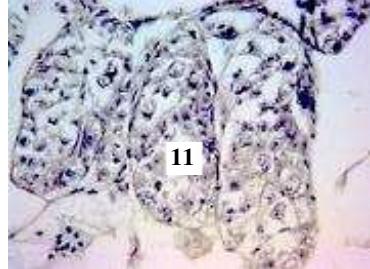
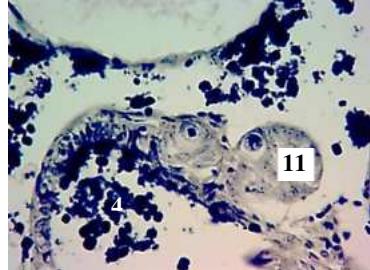
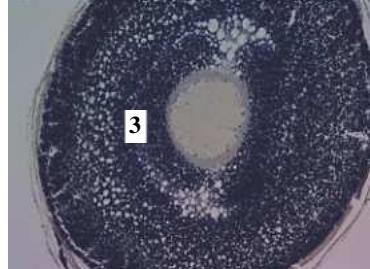
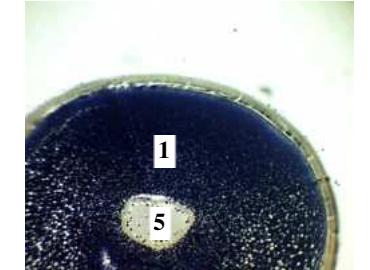
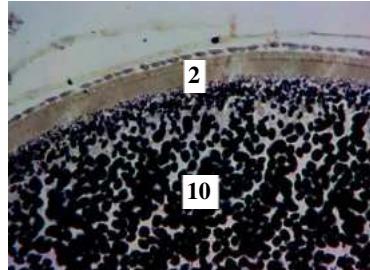
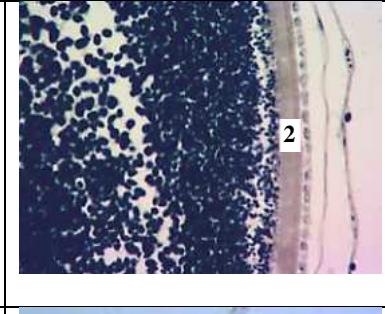
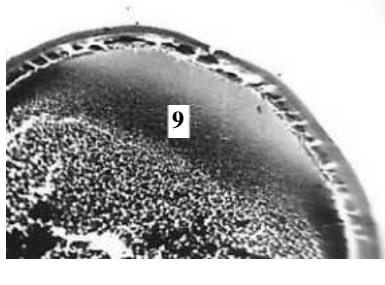
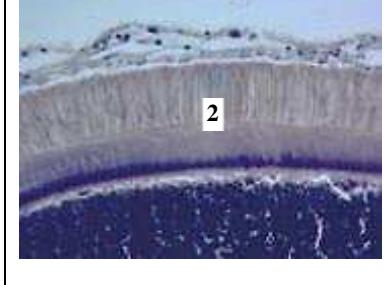
<p style="text-align: center;"><b>Второй год</b></p> <p style="text-align: center;">Январь, февраль, март, апрель, май – 1874*/7466**</p> 			
<p>На второй год, с января по май, проходит III стадия зрелости, осуществляется активный процесс вителлогенеза с элементами резорбции отстающих ооцитов, обеспечивая синхронизацию процесса развития пигментированных ооцитов круглой формы с ядром посередине.</p>			
<p style="text-align: center;">Июнь, июль, август – 1991*/9457**</p> 			
<p>С июня по август продолжается III стадия зрелости гонад. Для вителлогенных ооцитов характерно круглое ядро с хромосомами типа «ламповых щеток».</p>			
<p style="text-align: center;">Сентябрь, октябрь, ноябрь, декабрь – 1874*/11331**</p> 			
<p>В осенне-зимний период, с сентября по декабрь, яичники у самок переходят в IV незавершенную стадию зрелости, ооциты приобретают овальную форму. Зародышевый пузырек мигрирует к анимальному полюсу. На этой стадии в ооцитах наблюдается дифференциация мелкозернистого и крупнозернистого желтка. Это характеризует завершение вителлогенеза и готовность самок к нерестовому сезону.</p>			
<p>Примечания: * – сумма тепла за период, градусо-дней; ** – сумма тепла с нарастающим итогом, градусо-дней; 1 – вителлогенный ооцит; 2 – оболочки ооцита: соединительная, фолликулярная, радиально-исчерченная, сосудистая; 3 – ооциты трофоплазматического роста; 4 – резорбция в ооцитах желтка и жира; 5 – ядро с хромосомами типа «ламповых щеток»; 6 – ядро в зоне анимального полюса; 7 – яйцевые пластины с ооцитами превителлогенеза; 8 – цитоплазма; 9 – крупнозернистый желток.</p>			

Таблица 25 – Характеристика оогенеза у осетровых рыб на примере сибирского осетра при содержании в условиях искусственной зимовки в УЗВ (трехлетний половой цикл)

Описание развития половых клеток в течение трехлетнего полового цикла	Гистологическая картина оогенеза	
	ув. ок.10× об.10×	ув. ок.10× об.40×
В зимний период в декабре, яичники у самок переходят в IV завершенную стадию зрелости гонад, ооциты овальной формы, при которой наблюдается миграция зародышевого пузырька к анистотому полюсу. Это характеризует завершение вителлогенеза и готовность самок к нерестовому сезону.		Декабрь
При содержании производителей в условиях искусственной зимовки в УЗВ с января по апрель, в течение 4-х месяцев гистологический анализ не проводился.	Январь, февраль, март, апрель – 971*/971**	
С мая по июль самок продолжали содержать в УЗВ. В гонадах присутствуют вителлогенные ооциты с помесячным увеличением резорбционных процессов. Для гонад характерна IV-VI стадии зрелости.	Май – 239*/1210**	
	Июнь – 204*/1414**	

	Июль – 205*/1619**	
		
В августе, сентябре, октябре заканчивается посленерестовый период текущего полового цикла. В гонадах проходит резорбция пустых фолликулов и невыметанных икринок, которая продолжается длительное время. На первом этапе клетками фолликулярного эпителия разрушается радиальная оболочка, далее наступает самая длительная фаза – резорбция желтка и жира. Последняя, также длительная фаза – остаточная резорбция комочеков и нитей тканей.		Август – 226*/1845**
		
Сентябрь – 247*/2092**		
		
Октябрь – 528*/2620**		
		
Ноябрь, декабрь – 625*/3245**		
В ноябре, декабре для гонад характерна VI-II стадия зрелости периода протоплазматического роста или превителлогенеза с параллельно проходящими процессами резорбции.		

<b>Второй год</b> (5639 градусо-дней)	
<p>С января по декабрь продолжается длительный процесс резорбции желтка и жира, который показан во всем многообразии. Жир резорбируется медленнее, чем желток, поэтому здесь уже на месте ооцита видны участки рыхлой ткани, заполненные жиром. С этого момента в гнездах начинается размножение оогоний. С появлением ооцитов синаптенного пути осуществляется интенсивный рост ооцитов превителлогенеза и в осенне время при постепенном переходе во II-III стадию зрелости появляются ооциты начала трофоплазматического роста, в которых наблюдается начальный процесс вителлогенеза – накопление желтка и жира.</p>	     
<b>Третий год</b> (5364 градусо-дней)	
<p>На третьем году, с января по май в гонадах формируются синхронные вителлогенные ооциты. Снаружи ооцит покрыт оболочками – соединительной, фолликулярной и сосудистой. В центре клетки находится круглое ядро с хромосомами типа «ламповых щеток».</p>	   

<p>С июня по декабрь у самок происходит переход в IV незавершенную стадию зрелости гонад. Ооцит и ядро ооцита приобретают овальную форму.</p>		
<p>Ядро в ооцитах смещается в направлении анимального полюса, из зоны крупнозернистого желтка переходит в зону с мелкозернистыми желточными включениями. Это характеризует IV завершенную стадию зрелости гонад и готовность самок к нерестовому сезону.</p>		
<p><b>Примечание:</b>  * – сумма тепла за период, градусо-дней; ** – сумма тепла с нарастающим итогом, градусо-дней;  1 – вителлогенный ооцит; 2 – оболочки ооцита: соединительная, фолликулярная, радиально-исчерченная, сосудистая; 3 – ооциты трофоплазматического роста; 4 – резорбция в ооцитах желтка и жира; 5 – ядро с хромосомами типа «ламповых щеток»; 6 – ядро в зоне анимального полюса; 7 – яйцевые пластины с ооцитами превителлогенеза; 8 – ядро по оболочке с пристеночными ядрышками; 9 – цитоплазма; 10 – крупнозернистый желток; 11 – гнёзда оогоний.</p>		

Таким образом, при поддержании соответствующих температур в УЗВ продлевается нерестовый сезон у самок с мая по июль, яичники находятся на IV-VI стадии зрелости. После продления нерестового сезона у особей, которых в течении 4 месяцев на первом году исследований держали при средней температуре 7,5 °C и сумме тепла 971 градусо-дней, а с мая по июль при сумме тепла 1486 градусо-дней в медленном темпе продолжается развитие половых клеток.

После нереста с августа по сентябрь гонады находятся на VI-II стадии зрелости. На втором году с января по декабрь продолжается резорбция следов невыметанных вителлогенных ооцитов и начинается процесс превителлогенеза – размножение оогоний, малый рост ооцитов однослойного фолликула с базофильной цитоплазмой и ооцитов протоплазматического роста с светлой цитоплазмой максимального размера. Ооциты периода вителлогенеза наблюдаются весной второго года. Присутствие в летних пробах следующего года

синхронно развивающихся пигментированных ооцитов является показателем готовности самок к участию в нересте следующего года.

Искусственная зимовка в течение 6-ти месяцев при температуре 7,5 °C приводит к продлению нерестового сезона и несмотря на последующий пропуск одного нерестового сезона, третий год может быть использован при наличии зрелых самцов для получения половых продуктов от созревших самок.

В результате исследований по длительности межнерестовых интервалов показаны пути управления звеньями репродуктивного процесса для рыб в условиях тепловодных индустриальных хозяйств на примере сибирского осетра ленской популяции. Таким образом, для ежегодного, двухлетнего и трехлетнего половых циклов существует закономерный ход развития половых клеток, который характерен для рыб с единовременным икрометанием и синхронным развитием ооцитов периода вителлогенеза.

Длительность межнерестовых интервалов у самок при ежегодном, двухлетнем и трехлетнем половых циклах зависит от температурного фактора в градусо-днях. Для прогноза достаточно одного прижизненного анализа проб половых клеток через 6 месяцев после нереста в зимний период. Показателем ежегодного нереста является присутствие пигментированных ооцитов периода вителлогенеза. Присутствие ооцитов превителлогенеза и непигментированных ооцитов трофоплазматического роста через 6 месяцев после нереста, характеризует асинхронное развитие половых клеток протоплазматического и трофоплазматического роста, приводит к двухлетнему половому циклу, что дает верный прогноз созревания самок через один вегетационный период. Наличие ооцитов на VI-II стадии зрелости говорит о трехлетнем цикле созревания.

Показатели критериев предрасположенности к продолжительности межнерестовых периодов у сибирского осетра, разработанных на основании гистологического анализа биопсийных проб, представлены в таблице 26.

Таблица 26 – Критерии предрасположенности к ежегодному, двухлетнему и трехлетнему нересту как экспресс-метод определения готовности самок к нерестовому сезону

Критерий готовности	Гистологическая картина через 6 месяцев после нереста		
Половые циклы→	Ежегодный (5600*)	Двухлетний (11330*)	Трехлетний (14250*)
Увеличение Ок.10× об.4×			
Увеличение Ок.10× об.10×			
Увеличение Ок.10× об.40×			
Стадия зрелости гонад	III стадия зрелости	II – начало III стадии зрелости	VI-II стадии зрелости
Период развития половых клеток	Характерно синхронное развитие половых клеток периода вителлогенеза. Оболочки у желтковых ооцитов сформированы. Ядерный пузырек находится в центре клетки. В ядре видны хромосомы типа «ламповых щеток».	Характерно асинхронное развитие половых клеток. В яйцевых пластинах находятся ооциты протоплазматического роста и ооциты начала вителлогенеза с присутствием единичных ооцитов III фазы резорбции.	После нереста, с мая по июль, характерно асинхронное развитие половых клеток. В яйцевых пластинах видны остатки резорбции, новая генерация ооцитов протоплазматического роста и гнезда оогоний.

Управление звеньями репродуктивного процесса может быть применимо и для других видов осетровых рыб с единовременным типом икрометания и синхронным созреванием ооцитов вителлогенеза.

Для всех самок осетровых рыб в оогенезе характерен синхронный рост ооцитов в период вителлогенеза и единовременный нерест.

### **3.5 Рыбоводно-биологическая оценка молоди сибирского осетра, полученной от групп производителей, содержащихся в преднерестовый период при различной сумме тепла**

Современные индустриальные рыбоводные предприятия располагают различными цехами, позволяющими искусственно регулировать режим выращивания рыбы, в том числе выводить производителей в преднерестовое состояние в необходимые для рыбоводов сроки.

Поэтому возник определённый интерес к оценке влияния атрезии ооцитов в преднерестовый и посленерестовый периоды, а также при задержке половых продуктов у рыб в полости тела на рыбоводно-биологические показатели самок.

Были выполнены работы по воспроизводству и подращиванию молоди от контрольных и опытных групп сибирского осетра. Проведен сравнительный анализ рыбоводно-биологических параметров данных самок, а также их потомства.

Результаты получения половых продуктов от двух контрольных групп самок сибирского осетра генерации 2008 года (контроль 2017 и контроль 2018), нерестившихся 26.01.2017 и 1.02.2018 гг. и самки № 7620, прошедшей процесс резорбции половых продуктов в условиях прямоточного бассейнового хозяйства с годовой суммой тепла 5500 градусо-дней приведены в таблице 27.

Таблица 27 – Сравнительная рыбоводно-биологическая характеристика самки № 7620, прошедшей резорбцию и участвовавшей в нересте 1 февраля 2018 г и контрольных групп 2017 и 2018 гг.

Чип, группа рыб	Масса, кг		Кол-во икринок в 1 г, шт.	Относительная плодовитость, тыс. шт./кг	Оплодотворение, %	Процент развития икры на стадии, %			Выход предличинок	
	Самки	икры				желточной пробки	нервной пластиинки	подвиж. эмбр.	тыс. шт.	%
Опыт 1, №7620	13,2	0,95	63	4,53	91,0	89,7	85,0	76,8	20,0	35,6
Контроль 2017	11,2	0,84	61	4,7	74,6	72,6	87,4	87,2	27	53,6
Контроль 2018	12,3	1,2	60,6	6,04	83,6	80,8	78,1	68,0	26,2	46,1

Анализ средних рыбоводно-биологических показателей двух контрольных групп самок сибирского осетра показал, что за один вегетационный период прирост массы составил 1,1 кг. С возрастом увеличилась относительная и индивидуальная плодовитость с одновременным закономерным уменьшением количества икринок в 1 г. Изначально процент оплодотворения икры у самок старшей контрольной группы был несколько выше (на 9 %), однако процент выхода предличинок в 2017 году был выше и составил 53,6 % против 46,1 %.

Из таблицы 27 видно, что у контрольной группы 2017 г. и экспериментальной самки № 7620, относительная плодовитость находилась примерно на одном уровне, различие составило 3,6 %. В то же время у самок контрольной группы 2018 г. несмотря на более высокую массу, относительная плодовитость была выше на 22,2-25,0%, что, по-видимому, связано с условиями нагула и сроками отбора половых продуктов.

У самки № 7620 после прохождения резорбции за один вегетационный период относительная плодовитость уменьшилась, если сравнивать данную особь с контрольной группой самок.

При высоком проценте оплодотворения икры (91 %) выход предличинок от этой самки составил 35,6 %, что на 10,5 и 18 % соответственно ниже, чем у контрольных групп рыб.

Сравнительная рыбоводно-биологическая характеристика групп самок сибирского осетра, участвующих в исследованиях и их потомства представлены в таблице 28.

Таблица 28 – Сравнительная рыбоводно-биологическая характеристика самок и потомства сибирского осетра экспериментальной группы, прошедшей резорбцию и участвовавшей в нересте 2018 г. и контрольных групп 2017 и 2018 гг.

Показатели	Контроль				Опыт 1 (самка № 7620)		Сумма тепла, градусо-дни	
	2017 г.	K <sub>m</sub>	2018 г.	K <sub>m</sub>	2018 г.	K <sub>m</sub>	на этапе	общая от вылупления
Возраст/масса, год/кг	9/11,2	-	10/11,9	-	10/12,2	-	-	-
Относительная плодовитость, тыс. шт/кг	4,7	-	6,04	-	4,53	-	-	-
Кол-во икринок в 1 г, шт.	61	-	60,6	-	63,0	-	-	-
Выход предличинок от икры, %	53,6	-	45,1	-	35,3	-	-	-
Средняя масса молоди, г:								
вылупление	0,0149	-	0,0153	-	0,0137	-	138,3	-
10 сут.	0,074	0,052	0,067	0,047	0,058	0,044	178,1	316,4
14 сут	0,0976	0,030	0,128	0,073	0,109	0,068	74,1	390,5
21 сут	0,43	0,126	0,313	0,075	0,307	0,084	135,4	525,9
24 сут	0,51	0,044	0,604	0,166	0,74	0,230	38,4	564,3
30 сут	1,23	0,136	1,34	0,129	1,7	0,144	93	657,3
38 сут	2,5	0,107	2,9	0,121	2,9	0,087	131,8	789,1
Средний K <sub>m</sub> за период выращивания	-	0,088	-	0,093	-	0,094	-	-
Выход молоди, %	82,7	-	38,9	-	10,8	-	-	-
тыс.шт.	22,5	-	22,7	-	0,865	-	-	-

Из таблицы видно, что у самок сибирского осетра с возрастом икра становится крупнее, но к концу периода подращивания отставание по массе тела потомства младшей группы рыб той же генерации составило всего 13 %.

При этом, несмотря на самую низкую массу эмбрионов при вылуплении, на всём протяжении выращивания потомства от самки № 7620 молодь сохраняла высокий темп роста сравнимый с темпом роста от контрольной группы рыб 2018 г.

Исходя из материалов, трудно проследить взаимосвязь массы самок и её влияние на конечный результат выращивания молоди. Попытка оценить эту связь через коэффициент массонакопления ( $K_m$ ) показала, что общая картина изменения  $K_m$  потомства от большинства самок однотипна, наблюдается его постепенное увеличение до максимума в середине периода выращивания и последующее снижение.

Если предположить, что предельная скорость массонакопления сибирского осетра находится на уровне  $K_m = 0,190$  (Купинский и др., 2018), то за весь период выращивания (38 суток) достигнута средняя отметка в  $K_m$  по группам от 0,088 до 0,094. Это 46,3-49,4 % от максимально возможного. В 2019 году общий  $K_m$  по группам был несколько хуже – 0,085-0,091.

Сравнительные результаты инкубации икры, выращивания и коэффициенты массонакопления молоди, полученной в 2019 году, приводятся в таблицах 29, 30.

Таблица 29 – Сравнительные показатели инкубации икры от групп производителей сибирского осетра, получивших разную сумму тепла за межнерестовый интервал, 2019 г.

Межнерестовый интервал, сут/градусо-дни	Процент		Выживаемость свободных эмбрионов от икры, %
	оплодотворения (5 ст.)	развития (20 ст.)	
Контроль, отдел Конаковский, 2018 г.			
285/5124 <sup>1</sup>	80,0	74,0	41,1
Опыт 1, отдел Конаковский, 2018 г.			
300/4970 <sup>1</sup>	71,5	64,5	40,5

Опыт 2, Комбинированное содержание, 2017 г.				
600/10095 <sup>1</sup>	80,5	69,0	35,6	

Таблица 30 – Сравнительные показатели выращивания молоди от групп производителей сибирского осетра, получивших разную сумму тепла за межнерестовый интервал, 2019 г.

Межнерестовый интервал, сут/градусо-дни	Масса молоди, г							Выживаемость			
	вылупление	6 сут.	13 сут.	20 сут.	27 сут.	34 сут.	41 сут.	тыс. шт.	%		
Контроль, отдел Конаковский, 2018 г.											
285/5124 <sup>1</sup>	0,015	0,050	0,076	0,16	0,6	1,3	2,9	5,13	64,1		
	K <sub>m</sub>	0,060	0,023	0,052	0,127	0,105	0,149				
	K <sub>m</sub> общий	0,086									
Опыт 1, отдел Конаковский, 2018 г.											
300/4970 <sup>1</sup>	0,014	0,056	0,093	0,17	0,7	1,65	3,25	5,83	72,9		
	K <sub>m</sub>	0,097	0,029	0,043	0,144	0,126	0,128				
	K <sub>m</sub> общий	0,091									
Опыт 2, Комбинированное содержание, 2017 г.											
600/10095 <sup>1</sup>	0,014	0,065	0,085	0,130	0,8	1,6	2,8	5,17	64,6		
	K <sub>m</sub>	0,081	0,016	0,029	0,181	0,103	0,103				
	K <sub>m</sub> общий	0,085									
Примечание - <sup>1</sup> сумма тепла от одного до другого получения половых продуктов											

Выдерживание личинок проводили при плотности посадки 2857 шт/м<sup>2</sup>, после перехода молоди на внешнее питание плотность посадки составила 2010 шт/м<sup>2</sup> и на 41 сутки выращивания – 1700 шт/м<sup>2</sup>. При переводе на смешанное питание первые сутки кормление осуществляли вручную через каждые 30 минут, далее через час, кормом Larviva Prostart 200 (125-250 мкм) фирмы BioMar в количестве 10 % от массы молоди. По мере роста молоди перешли на кормление кормом Larviva Prostart 300 (250-400 мкм). При достижении массы 0,6-0,8 г (27-ые сутки) в рацион начали вводить корм Coppens Advance с постепенным переходом на

него. При достижении молодью массы 2 г норму кормления снизили до 7 % от массы, а после достижения массы 3 г – до 6 % и кормление проводили через каждые 3 часа. Кормовой коэффициент за период выращивания составил 1,1.

Средняя температура воды за период выращивания (41 сутки) была равна 17,3 °C с диапазоном колебаний от 15,9 до 19,3 °C, содержание кислорода – 10,3 мг/л (8,6 и 12,1 мг/л) при насыщении 106 % (89 и 124 %). Все показатели качества воды, за исключением некоторого превышения активной реакции среды (рН) на 0,5 ед., соответствовали требованиям к основным показателям качества воды в рыбоводных ёмкостях в УЗВ (Приложение Б, рисунки 1-3).

Сравнительный анализ по коэффициенту массонакопления молоди осетра всех опытных групп показал, что связь между длительностью межнерестового интервала (285 или 600 суток) с суммой тепла за этот период (4970-5124 и 10095 градусо-дней) и относительной плодовитостью самок не прослеживается.

Самки не зависимо от условий преднерестового содержания и последствий, связанных с изменением репродуктивного цикла в межнерестовый интервал по окончании процесса оогенеза, производят икру и как следствие молодь хорошего рыбоводного качества (Мельченков и др., 2020б). Выживаемость молоди в разных вариантах опыта колебалась от 64,1 до 72,9 %. Наилучший результат по этому показателю получен от самок опытной группы 1.

В результате исследований получены сравнительные материалы по основным тенденциям влияния процесса резорбции на рыбоводно-биологические, морфометрические показатели самок осетровых рыб и их потомство. Установлена зависимость воздействия абиотического фактора среды (температуры) на выращивание молоди полученной от различных групп самок.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В связи с обозначенными целями исследования по изучению влияния температурного режима воды в межнерестовый период на гаметогенез и репродуктивные показатели самок сибирского осетра позволили установить не только общие закономерности, но и выявить особенности гаметогенеза прохождения половых циклов в зависимости от температуры воды в условиях индустриальных хозяйств. На основании большого экспериментального материала были сделаны следующие выводы:

1. Для первого созревания самкам сибирского осетра требуется 33550 градусо-дней, т.е. при среднегодовой сумме тепла 5600 градусо-дней им необходимо 6 лет. При прохождении процесса гаметогенеза в межнерестовый период наиболее продолжительной является II стадия вителлогенеза, которая может продолжаться до 570 суток (9770 градусо-дней), при этом наблюдается большая асинхронность во временном интервале формирования новой генерации яиц.

2. Продолжительность резорбции половых продуктов зависит от температуры воды. С повышением температуры и увеличением суммы тепла до 5100 градусо-дней, скорость протекающих процессов увеличивается, а с понижением температуры до 3000 градусо-дней – уменьшается. При пропуске нереста наблюдается замедление процесса массовой резорбции зрелых ооцитов и развития новой генерации половых клеток. В среднем самкам, не участвовавшим в нересте для формирования новой генерации икры, требуется 5540 градусо-дней, особям, участвовавшим в воспроизводстве – 4950 градусо-дней.

3. Самки сибирского осетра независимо от пропуска нереста и условий дальнейшего выращивания в межнерестовый интервал, по окончании процесса оогенеза производят икру и, как следствие, молодь хорошего рыбоводного качества. Возраст самок положительно влияет на массу и размер производимых яиц. У одновозрастных осетровых рыб относительная плодовитость, количество и рыбоводное качество икры не всегда зависят от массы особи.

4. Понижение суммы тепла за вегетационный период до 4500 градусо-дней и ниже отрицательно сказывается на продолжительности протекания половых циклов, а также формировании новой генерации икры и количестве созревших особей. При этом наблюдается большой диапазон временного интервала прохождения половых циклов. Разработанная диагностика продолжительности межнерестового периода после получения половых продуктов у самок осетровых рыб позволяет планировать работы по воспроизводству через 6 месяцев после нереста, своевременно проводить корректировку структуры маточных стад с целью повышения их продуктивности.

## **РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ИСПОЛЬЗОВАНИЮ НАУЧНЫХ ВЫВОДОВ**

1. Для первого созревания самок сибирского осетра в условиях индустриального хозяйства со среднегодовой суммой тепла 5600 градусо-дней требуется 2200 суток при наборе суммы тепла 33550 градусо-дней, при планировании работ по воспроизводству следует учитывать, что при первом созревании зрелые половые продукты имеют около 30 % самок.

2. Для смещения сроков получения половых продуктов на более поздний период целесообразно использовать установки длительного выдерживания с низкой температурой воды, что позволяет до 90 суток увеличить продолжительность эксплуатации маточного стада.

3. При планировании работ по получению половых продуктов на следующий нерестовый сезон следует учитывать, что в нересте примет участие 33 % участвовавших в предыдущем нересте самок. Для последующего созревания им потребуется 4228-7823 градусо-дней.

4. При пропуске нереста после прохождения резорбции повторно созревает 87 % самок. Для формирования новой генерации икры самкам требуется 3831-7538 градусо-дней.

5. При работе с производителями следует учитывать, что у 67 % самок, находящихся в одинаковых условиях формирование новой генерации икры может проходить асинхронно и занимать разный временной интервал, при этом большое влияние оказывает температура воды. Процесс развития ооцитов протекает интенсивнее при более высокой температуре (до 26 °C). Колебания температуры воды на 1,5-2,0° в сутки не сказываются отрицательно на формировании новой генерации икры.

6. При содержании производителей следует принимать во внимание, что снижение среднегодовой суммы тепла до 4200 градусо-дней вызывает пропуск одного нерестового сезона, менее 3050 – пропуск двух нерестовых циклов, до 2500 градусо-дней – пропуск трех нерестовых циклов.

7. Для прогноза созревания самок достаточно через 6 месяцев после нереста взять пробы половых клеток методом биопсии. Присутствие пигментированных ооцитов в период вителлогенеза дает основание предполагать, что созревание самок произойдет в текущем вегетационном периоде. Если в пробе будут присутствовать ооциты превителлогенеза и непигментированные ооциты трофоплазматического роста, характеризующие асинхронный рост половых клеток, то это верный признак созревания самок через один вегетационный период.

8. Результаты исследований целесообразно использовать при формировании и эксплуатации маточных стад сибирского осетра с целью управления их продуктивностью в условиях индустриальных хозяйств.

## ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ

Предполагается проведение комплексных исследований, включающих в себя:

- разработку биологических основ и технологических принципов по смещению половых циклов сибирского осетра с целью организации круглогодичного получения половых продуктов в условиях индустриальных хозяйств различного типа.
- установление закономерностей прохождения процесса гаметогенеза при смещении половых циклов до 9 месяцев и более, оценка влияния этого процесса на дальнейшее развитие воспроизводительной системы сибирского осетра.
- результаты выполненных исследований дают основание на проведение селекционной работы по формированию маточных стад из производителей с коротким межнерестовым циклом;
- подготовку методических указаний по организации круглогодичного получения половых продуктов сибирского осетра в условиях индустриальных хозяйств с целью производства посадочного материала, товарной продукции, пищевой икры.

## Перечень сокращений

УЗВ – установка замкнутого водоснабжения

ПБЦ – прямоточный бассейновый цех отдела Конаковский

ЦДВ – цех длительного выдерживания отдела Конаковский

$K_p$  – коэффициент поляризации

$K_m$  – коэффициент массонакопления

СV – коэффициент вариации

$M$  – средняя величина выборки

$\pm m$  – ошибка средней

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акимова, Н.В. Сравнительный анализ роста и гаметогенеза сибирского осетра р. Лены в природных и экспериментальных условиях / Н.В. Акимова, Л.И. Соколов, И.И. Смольянов, В.С. Малютин // Внутривидовая изменчивость в онтогенезе животных. - Москва: Наука, 1980. - С. 167-176.
2. Акимова, Н.В. Гаметогенез и половая цикличность сибирского осетра в естественных и экспериментальных условиях / Н.В. Акимова // Особенности репродукционных циклов у рыб в водоемах разных широт. - Москва: Наука, 1985. - С. 111-122.
3. Атлас пресноводных рыб России: В 2-х томах / Под ред. Ю.С. Решетникова. Т. 1. - Москва: Наука, 2002. - 379 с.
4. Барапов, А.А. Рыбоводно-биологическая характеристика гибридов сибирского осетра со стерлядью: автореф. дис. канд. биол. наук: 03.00.10 / Барапов Алексей Анатольевич. – Москва, 2000. - 23 с.
5. Барапов, С.А. Основные уравнения роста биологических объектов / С.А. Барапов, В.Ф. Резников, Е.А. Стариков, Г.И. Толчинский // Биологические ресурсы внутренних водоемов СССР. - Москва: Наука, 1979. - С. 156-168.
6. Берг, Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран / Л.С. Берг. - Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1948. - Т. 1. - 468 с.
7. Бердичевский, Л.С. Сибирский осетр р. Лена как ценнейший объект товарного осетроводства и акклиматизации во внутренних водоемах СССР / Л.С. Бердичевский, Л.И. Соколов, В.С. Малютин, И.И. Смольянов. - Москва: Наука, 1979. - С. 74-81.
8. Бердичевский, Л.С. Итоги рыбоводно-акклиматационных работ с сибирским осетром / Л.С. Бердичевский, В.С. Малютин, И.И. Смольянов // Биологические основы осетроводства. - 1983. - С. 259-270.
9. Богерук, А.К. Каталог пород, кроссов и одомашненных форм рыб в России и СНГ / А.К. Богерук, Н.Ю. Евтихеева, Ю.И. Илясов. - Москва: Агропрогресс, 2001. - 206 с.

10. Бубунец, Э.В. Ремонтно-маточные стада сибирского осетра и стерляди некоторых тепловодных хозяйств Российской Федерации / Э.В. Бубунец, А.В. Лабенец // Создание и эксплуатация ремонтно-маточных стад осетровых рыб с использованием теплых вод различного происхождения: Материалы международной конференции. - Санкт-Петербург, 2003. - С. 3-9.
11. Бубунец, Э.В. Воспроизводство и выращивание анадромных осетровых рыб понто-каспийского бассейна в условиях тепловодных хозяйств: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук: 06.04.01 / Бубунец Эдуард Владимирович. - Москва, 2016. - 40 с.
12. Бурцев, И.А. Методические указания по формированию и эксплуатации маточных стад сибирского осетра / И.А. Бурцев, И.И. Смольянов, А.Д. Гершанович, А.И. Николаев. - ОНТИ ВНИРО. - Москва, 1984. - 24 с.
13. Васильев, В.П. Метод изучения кариотипов хрящевых ганоидов (*Chondrostei*) / В.П. Васильев, Л.И. Соколов // Цитология. - 1980. - Т. 22, №9. - С. 1106-1109.
14. Величко, А.А. Последнее оледенение земли в позднем плейстоцене / А.А. Величко, Ю.М. Кононов, М.А. Фаустова // Природа. - 1994. - №7. - С. 63-67.
15. Воробьев А.П. Рыбоводно-биологические характеристики и влияние температурного режима на продолжительность процесса гаметогенеза у самок сибирского осетра / А.П. Воробьев // Материалы VII научно-практической конференции молодых учёных с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса», г. Москва, 14-15 ноября 2019 года. – Москва: ВНИРО, 2019 – С. 94-97.
16. Воробьев А.П. Оценка влияния пропуска нереста на рыбоводно-биологические характеристики потомства сибирского осетра *Acipenser baerii* (Brandt, 1869) / А.П. Воробьев // Материалы X Международной научно-практической конференции молодых ученых и специалистов «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса», г. Москва, 10-11 ноября 2022 года. – Москва: ВНИРО, 2022. – С. 29-31.

17. Воробьев А.П. Оценка влияния температурного режима на продолжительность процесса гаметогенеза при содержании самок сибирского осетра в межнерестовый период / А.П. Воробьев // Материалы VIII Международной научно-технической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Комплексные исследования в рыбной отрасли». – Владивосток, Дальрыбвтуз, 2023. – С. 51-58.
18. Вотинов, Н.П. Состояние запасов осетра в водоемах Сибири и мероприятия по их увеличению / Н.П. Вотинов, В.Н. Злоказов, В.П. Касьянов, В.И. Сецко. - Свердловск: Средне-Уральское книжн. изд-во, 1975. - 94 с.
19. Гербильский, Н.Л. Гонадотропная функция гипофиза у костистых и осетровых / Н.Л. Гербильский // Труды лаб. основ рыбоводства. - Т. 1. - Ленинград, 1947. - С. 25-95.
20. Гинзбург, А.С. Развитие осетровых рыб. Созревание яиц, оплодотворение и эмбриогенез / А.С. Гинзбург, Т.А. Детлаф. - Москва: Наука. - 1969. - 134 с.
21. Детлаф, Т.А. Развитие осетровых рыб / Т.А. Детлаф, А.С. Гинзбург, О.И. Шмальгаузен. - Москва: Наука, 1981. - 223 с.
22. Дрягин, П.А. О некоторых морфологических и биологических отличиях сибирского осетра, обитающего в реках Якутии, от сибирского осетра – *Acipenser baerii* Brandt / П.А. Дрягин // Зоологический журнал. - 1948. - XXVII, вып. 6. - С. 525-534.
23. Дрягин, П.А. Половые циклы и нерест рыбы / П.А. Дрягин // Известия ВНИОРХ. - 1949. - Т. 28. - С. 3-113.
24. Ефимов, А.Б. Рыбоводно-биологическая характеристика гибрида осетров русского и сибирского: автореф. дис. канд. биол. наук: 03.00.10 / Ефимов Александр Борисович. – Москва, 2004. - 24 с.
25. Илясова В.А. Гаметогенез и половые циклы новых объектов рыбоводства и акклиматизации в связи с искусственным воспроизводством: автореф. дис. ... д-ра. биол. наук / Илясова Вера Александровна. - Москва, 1995. - 48 с.

26. Илясова, В.А. Прогноз продолжительности межнерестового интервала у осетровых рыб при содержании в бассейновом прямоточном хозяйстве / В.А. Илясова, Е.А. Мельченков, Т.А. Канидьева, А.П. Воробьев, А.А. Арчибасов // Рыбоводство и рыбное хозяйство. - 2020. - № 6 (173). - С. 65-72.
27. Илясова В.А. Роль гистологических исследований в изучении гаметогенеза осетровых видов рыб в условиях индустриальных хозяйств на примере сибирского осетра ленской популяции и стерляди волжской популяции / В.А. Илясова, Е.А. Мельченков, В.В. Калмыкова, А.П. Воробьев, А.А. Арчибасов, А.И. Валягина // Сб. науч. тр. / Актуальные вопросы пресноводной аквакультуры. – Астрахань: ИП Сорокин Р.В., 2022. – Вып. 93. – С. 104-134.
28. Казанский, Б.Н. Закономерность гаметогенеза и полового цикла у рыб / Б.Н. Казанский // Научные открытия России. Государственный реестр открытий СССР. - Научное открытие №20 от 11.07.1949 г.
29. Казанский, Б.Н. Влияние гипофиза на ядерные процессы в ооцитах у рыб / Б.Н. Казанский // ДАН СССР. - 1950. - Т. 75, № 2. - С. 311-314.
30. Казанский, Б.Н. Овогенез и адаптации связанные с размножением рыб: автореф. дис. д-ра. биол. наук / Казанский Борис Николаевич. - 1956. - 36 с.
31. Казанский, Б.Н. Закономерности гаметогенеза и экологическая пластичность размножения рыб / Б.Н. Казанский // Экологическая пластичность рыб. - Ленинград: ЛГУ, 1975. - С. 3-32.
32. Казанский, Б.Н. Экспресс-метод определения степени зрелости гонад у производителей осетровых / Б.Н. Казанский, Ю.А. Феклов, С.Б. Подушка, А.Н. Молодцов // Рыбное хозяйство. - 1978. - №2. - С. 24-27.
33. Калмыков, Л.В. Морфологическая характеристика сибирского осетра и его межродовых гибридов на ранних этапах онтогенеза / Л.В. Калмыков, Е.А. Мельченков, В.В. Калмыкова, В.М. Симонов // Рыбное хозяйство. - 2010. - №1. - С. 73-75.
34. Кончиц, В.В. Ленский осётр (*Acipenser baeri Brandt*) – перспективный объект рыборазведения Беларуси / В.В. Кончиц, А.Л. Савончик // Актуальные

проблемы интенсивного развития животноводства: сб. науч. тр. - Горки: БГСХА, 2010. - Вып. 13. - Ч. 1. - С. 366-371.

35. Кошелев, Б.В. Закономерности изменения половых циклов у рыб / Б.В. Кошелев // Теоретические основы рыбоводства. - Москва: Наука, 1965. - С. 33-40.

36. Кошелев, Б.В. Изучение размножения рыб (гаметогенез, скорость полового созревания, половая цикличность, ритм икрометания и экология нереста) / Б.В. Кошелев // Исследование размножения и развития рыб. - Москва: Наука, 1981. - С. 5-16.

37. Кошелев, Б.В. Экология размножения рыб / Б.В. Кошелев. - Москва: Наука, 1984. - 309 с.

38. Краснодемская, К.Д. Выращивание молоди сибирского осетра в условиях северо-запада / К.Д. Краснодемская, Э.Б. Добрышева, В.Н. Евграфова, Т.Б. Семенкова // Биологические основы осетроводства. - Москва: Наука, 1983. - С. 270.

39. Кривошеин, В.В. Разведение ленского осетра в тепловой водной аквакультуре / В.В. Кривошеин // Вестник КГУ им. Н.А. Некрасова. - Кострома, 2006. - № 9. - С. 23-25.

40. Кривошеин, В.В. Разведение осетровых видов рыб в условиях тепловой водной аквакультуры: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 06.02.01 / Кривошеин Владимир Владимирович. - Санкт-Петербург, 2007. - 51 с.

41. Кривцов, В.Ф. Промышленные маточные стада осетровых рыб / В.Ф. Кривцов, Н.А. Козовкова // Первый конгресс ихтиологов России: тезисы докладов. - Москва: ВНИРО, 1997. - С. 282-283.

42. Крылова, В.Д. Морфологические исследования осетровых рыб и их гибридов / В.Д. Крылова, Л.И. Соколов. - Москва: ВНИРО, 1981. - 49 с.

43. Крылова, В.Д. Гибрид сибирского осетра с сахалинским осетром - новый объект аквакультуры / В.Д. Крылова, Р. Колман, Н.А. Козовкова, Т.Г. Петрова // Первый конгресс ихтиологов России: тезисы докладов. - Москва: ВНИРО, 1997. - С. 284-285.

44. Купинский, С.Б. Границы возможного роста сибирского осетра / С.Б. Купинский, Е.А. Мельченков, (Т.Г. Петрова) // Вопросы рыбного хозяйства Беларуси. Материалы юбилейной международной научно-практической конференции, посвященной 60-летию РУП «Институт рыбного хозяйства». – Минск: Беларуская навука, 2018. - Вып. 34. - С. 140-155.
45. Лебедев, В.Д. О вселении осетровых Сибири и Дальнего Востока в водоемы Восточной Европы / В.Д. Лебедев // Рыбное хозяйство. - 1961. - №10. - С. 11-14.
46. Майоров, Д.А. Сибирский осетр (*Acipenser baerii*) ленской популяции: краткая история введения в аквакультуру и мероприятия по обновлению генофонда / Д.А. Майоров, В.Е. Хрисанфов // Рыбное хозяйство. - 2016. - №6. - С. 86-88.
47. Макаров, Э.В. Живые ископаемые близки к вымиранию / Э.В. Макаров, Л.Д. Житенева, Н.А. Абросимова. - Ростов-на-Дону, 2000. - 138 с.
48. Макеева, А.П. Эмбриология рыб / А.П. Макеева. - Москва: МГУ, 1992. - 216 с.
49. Малютин, В.С. Ленский осетр и его возможности / В.С. Малютин, Л.И. Соколов, И.И. Смольянов // Рыбоводство и рыболовство. - 1978. - №4. - С. 10-11.
50. Малютин, В.С. Состояние и перспективы товарного осетроводства в стране / В.С. Малютин // Рыбное хозяйство. - 1991. - № 7. - С. 20-29.
51. Малютин, В.С. Ленский осетр - основной объект товарного рыбоводства / В.С. Малютин // Рыбоводство и рыболовство. - 2000. - № 1. - С. 16-17.
52. Малютин, В.С. К истории рыбоводного освоения сибирского осетра *Acipenser baerii* реки Лена для целей акклиматизации и товарного выращивания / В.С. Малютин, Г.И. Рубан // Вопросы ихтиологии. - 2009. - Т. 49, №3. - С. 389-395.
53. Мейен, В.А. Изменение половых циклов самок костистых рыб под влиянием экологических условий / В.А. Мейен // Изв. АН СССР, Сер. биол. - 1944.

- №2. - С. 351-373.

54. Мельченков, Е.А. Результаты исследований в области акклиматизации и рыбохозяйственного освоения перспективных объектов аквакультуры / Е.А. Мельченков, Т.А. Канидьева // ВНИРО. - Москва, 2015. - Т. 153. - С. 42-56.

55. Мельченков Е.А. Сравнительная рыбоводно-биологическая характеристика молоди сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt различных поколений доместикации / Е.А. Мельченков, Т.А. Канидьева, Н.В. Дёмкина, Е.А. Данилова, А.П. Воробьев // Рыбное хозяйство. – 2018. – № 4. – С. 84-90.

56. Мельченков Е.А. Методические указания по адаптации молоди осетровых рыб к низким температурам воды в условиях индустриальных рыбоводных хозяйств / Е.А. Мельченков, Т.А. Канидьева, В.Е. Хрисанфов, Е.А. Данилова, А.П. Воробьев – Москва: Корал-Принт, 2018. – 16 с.

57. Мельченков, Е.А. Оценка влияния температурного режима на продолжительность процесса гаметогенеза при содержании самок сибирского осетра в межнерестовый период / Е.А. Мельченков, Т.А. Канидьева, А.П. Воробьев, А.А. Арчибасов // Рыбоводство и рыбное хозяйство. - 2019. - №7 (162). - С. 32-41.

58. Мельченков, Е.А. Оценка влияния температурного режима на продолжительность процесса оогенеза при содержании самок стерляди в межнерестовый период / Е.А. Мельченков, Т.А. Канидьева, А.П. Воробьев, А.А. Арчибасов // Рыбоводство и рыбное хозяйство. - 2019. - №9 (164). - С. 36-41.

59. Мельченков Е.А. Сравнительная рыбоводно-биологическая характеристика молоди сибирского и русского осетра и их гибридных форм / Е.А. Мельченков, А.В. Мышкин, Т.А. Канидьева, С.Б. Купинский, А.П. Воробьев, А.А. Арчибасов, А.В. Мищенко // Сб. науч. тр. / Актуальные вопросы пресноводной аквакультуры. – Москва: Сельскохозяйственные технологии, 2019. – Вып. 90. – С. 8-17.

60. Мельченков, Е.А. Оогенез сибирского осетра (*Acipenser baerii* Brandt, 1869) в условиях индустриального предприятия / Е.А. Мельченков, В.А. Илясова,

Т.А. Канидьева, Е.Н. Бекина, Е.А. Данилова, А.П. Воробьев, А.А. Арчибасов // Вестник рыбохозяйственной науки. - 2020. - Т. 7, №1 (25). - С. 4-12.

61. Мельченков, Е.А. Рекомендации по повышению продуктивности маточных стад осетровых рыб за счет управления созреванием самок в индустриальных условиях (на примере сибирского осетра и стерляди) / Е.А. Мельченков, В.А. Илясова, А.В. Мыскин, Т.А. Канидьева, Е.Н. Бекина, А.П. Воробьев, Е.А. Данилова, А.А. Арчибасов, Н.А. Козовкова, А.В. Мищенко. – Москва: Корал-Принт, 2020. - 32 с.

62. Мельченков, Е.А. Сравнительные результаты выращивания чистых видов и гибридных форм сибирского и русского осетров / Е.А. Мельченков, В.А. Илясова, Т.А. Канидьева, Е.Н. Бекина, А.П. Воробьев, А.А. Арчибасов, Н.А. Козовкова, Ю.А. Антипина // Рыбоводство и рыбное хозяйство. - 2021. - №2 (181). - С. 20-33.

63. Мельченков, Е.А. Некоторые аспекты рыбохозяйственного освоения гибридов осетровых рыб России. Часть 1 / Е.А. Мельченков, А.В. Мыскин, В.В. Калмыкова, А.П. Воробьев, А.А. Арчибасов // Рыбоводство и рыбное хозяйство. - 2021. - №9 (188). - С. 16-29.

64. Мельченков, Е.А. Некоторые аспекты рыбохозяйственного освоения гибридов осетровых рыб России. Часть 2 / Е.А. Мельченков, А.В. Мыскин, В.В. Калмыкова, А.П. Воробьев, А.А. Арчибасов // Рыбоводство и рыбное хозяйство. - 2021. - №10 (189). - С. 28-43.

65. Мельченков, Е.А. Рыбоводно-биологическая характеристика чистых видов сибирского, русского осетров и их гибридных форм как объектов товарного выращивания в условиях индустриального хозяйства / Е.А. Мельченков, В.А. Илясова, В.В. Калмыкова, А.П. Воробьев, А.А. Арчибасов, А.В. Мищенко, Н.А. Козовкова, Ю.А. Антипина // Рыбоводство и рыбное хозяйство. - 2022. - Т. 16, №12 (203). - С. 828-843.

66. Мибуро Закари. Использование гибридизации русского осетра с сибирским видом для увеличения производства товарной продукции: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.02.07 / Закари Мибуро. - Усть-Кинельский, 2018. - 18 с.

67. Микодина, Е.В. Гистология для ихтиологов. Опыт и советы / Е.В. Микодина, М.А. Седова, Д.А. Чмилевский, А.Е. Микулин, С.В. Пьянова, О.Г. Полуэктова. - Москва: ВНИРО, 2009. - 112 с.
68. Мильштейн, В.В. Осетроводство / В.В. Мильштейн. - Москва: Легкая и пищевая промышленность, 1982. - 152 с.
69. Несов, Л.А. Новые осетры мела и палеогена СССР // Современные проблемы палеоихтиологии / Л.А. Несов, М.Н. Казнышкин (ред. В.В. Меннер). - Москва: Наука, 1983. - С. 68-76.
70. Никитенко, К. Конаковское чудо / К. Никитенко // Наука и жизнь. - 1981. - № 10. - С. 18-19.
71. Новосадов, А.Г. Морфофизиологическая и продукционная характеристики гибрида сибирского осетра *Acipenser baerii* и белуги *Huso huso*: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.06 / Новосадов Алексей Геннадьевич. - Москва, 2011. - 24 с.
72. Новосадова, А.В. Морфологические нарушения в раннем онтогенезе осетровых рыб у потомства культивируемых производителей: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.06 / Новосадова Александра Викторовна. - Москва, 2013. - 24 с.
73. Новости [электронный ресурс] / Федеральное Агентство по рыболовству. - URL:<https://fish.gov.ru/news/>
74. Персов, Г.М. Гаметогенез у осетров в первые месяцы их жизни / Г.М. Персов // Труды ЦНИОРХ. Осетровые СССР и их воспроизводство. - Москва: Пищевая промышленность, 1970. - Т. 2. - С. 20-27.
75. Персов, Г.М. Сроки дифференцировки пола и темп полового созревания у осетровых / Г.М. Персов // Труды ЦНИОРХ. Осетровые СССР и их воспроизводство. - Москва: Пищевая промышленность, 1971. - Т. 3. - С. 222-234.
76. Персов, Г.М. Дифференцировка пола у рыб / Г.М. Персов. - Ленинград: ЛГУ, 1975. - 147 с.
77. Петрова, Т.Г. Воспроизводство ленского осетра в условиях Конаковского тепловодного хозяйства / Т.Г. Петрова, Н.А. Козовкова, И.И.

Смольянов // Сб. науч. тр. Вопросы интенсификации прудового рыбоводства. – Москва: ВНИИПРХ, 1990. - Вып. 60. - С. 137-141.

78. Петрова, Т.Г. Промышленное выращивание ленского осетра в тепловодном хозяйстве г. Конаково / Т.Г. Петрова, Н.А. Козовкова, С.А. Кушнирова // IV Всесоюз. совещание по рыбохозяйственному использованию теплых вод. Тез. докл. - Москва, 1990. - С. 24-26.

79. Петрова, Т.Г. Инструкция по биотехнике выращивания молоди и товарных рыб сибирского осетра в условиях тепловодных хозяйств / Т.Г. Петрова, С.А. Кушнирова, Н.А. Козовкова. - Москва: ВНИИПРХ, 1991. - 11 с.

80. Петрова, Т.Г. Порода сибирского (ленского) осетра (*Acipenser baerii br*) «ЛЕНА-1» / Т.Г. Петрова, Н.А. Козовкова, С.А. Кушнирова // Породы и одомашненные формы осетровых рыб (*Acipenseridae*). - Москва: Столичная типография, 2008. - С. 23-32.

81. Петрова, Т.Г. Межвидовой межпородный гибрид ленского осетра со стерлядью (*Acipenser baerii* × *Acipenser ruthenus*) - ЛС-11 / Т.Г. Петрова, Н.А. Козовкова, С.А. Кушнирова // Породы и одомашненные формы осетровых рыб (*Acipenseridae*). - Москва: Столичная типография, 2008. - С. 44-51.

82. Подушка, С.Б. Сибирский осетр во Франции / С.Б. Подушка, С.А. Куриличев // Рыбоводство и рыболовство. - 1984. - № 7. - С. 8.

83. Подушка, С.Б. Способ получения икры от самок осетровых рыб / С.Б. Подушка. - Авторское свидетельство СССР №1412035. - 1986.

84. Подушка, С.Б. Периодичность размножения осетровых (литературный обзор) / С.Б. Подушка // Экология и гистофизиология размножения гидробионтов. Межвузовский сборник. - Ленинград: ЛГУ, 1989. - С. 43-75.

85. Подушка, С.Б. Межнерестовые интервалы у осетровых (*Acipenseridae*) / С.Б. Подушка // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭНКО. - 1999. - № 2. - С. 20-38.

86. Подушка, С.Б. Ленский осетр в рыбоводных хозяйствах Европейской части России / С.Б. Подушка // Проблемы и перспективы рационального

использования рыбных ресурсов Сибири. Материалы научно-практической конф. - Красноярск, 1999. - С. 190-193.

87. Подушка, С.Б. Критический обзор публикаций о нарушениях репродуктивной системы у осетровых рыб / С.Б. Подушка // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭНКО. - 2000. - №3. - С. 3-30.

88. Подушка, С.Б. Скрещивание ленского осетра с амурскими осетровыми в Кармановском рыбхозе и рыбоводная оценка полученных гибридов / С.Б. Подушка, И.В. Армянинов // Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития. Материалы докладов IV Международной научно-практической конференции. - Москва: Изд-во ВНИРО, 2006. - С. 160-161.

89. Подушка, С.Б. «ЛенКа» – перспективный объект товарного осетроводства / С.Б. Подушка // Осетровое хозяйство. - 2008. - № 2. - 2-я страница обложки.

90. Подушка, С.Б. Созревание самок гибрида ленского осетра с калугой в Кармановском рыбхозе / С.Б. Подушка, Н.Е. Вдовина, И.В. Армянинов, А.С. Говорливых // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭНКО. - 2014. - №20. - С. 5-9.

91. Правдин, И.Ф. Руководство по изучению рыб / И.Ф. Правдин. - Москва: Пищепромиздат, 1966. - 376 с.

92. Промысловые рыбы России. В 2-х томах / под ред. О.Ф. Гриценко, А.Н. Котляра, Б.Н. Котенёва. Т. 1. - Москва: ВНИРО, 2006. - 656 с.

93. Рабазанов Н.И. Функциональные изменения гаметогенеза и полового цикла в водоемах с нарушенным экологическим режимом: автореф. дис. ... д-ра. биол. наук: 03.02.08 / Рабазанов Нуухкади Ибрагимович. - Махачкала, 2010. - 48 с.

94. Рачек, Е.И. Гибриды амурских осетровых рыб для товарного выращивания / Е.И. Рачек, В.И. Скирин, А.В. Корнилова // Рыбное хозяйство. - 2013. - №3. - С. 70-78.

95. Ромейс, Б. Микроскопическая техника / Б. Ромейс. - Москва: Иностр. лит., 1953. - 718 с.

96. Рубан, Г.И. О структуре вида сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt / Г.И. Рубан // Вопросы ихтиологии. - 1998. - Т. 38, вып. 3. - С. 307-327.
97. Рубан, Г.И. Сибирский осетр *Acipenser baerii* Brandt (структура вида и экология) / Г.И. Рубан. - Москва: ГЕОС, 1999. - 236 с.
98. Рубан, Г.И. О состоянии осетровых в России / Г.И. Рубан, Р.П. Ходоревская, В.Н. Кошелев // Астраханский вестник экологического образования. - 2015. - №1 (31). - С. 42-50.
99. Сакун, О.Ф. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб / О.Ф. Сакун, Н.А. Буцкая. - Москва: Пищевая промышленность, 1963. - 36 с.
100. Сакун, О.Ф. Дегенерация ооцитов периода превителлогенеза и вителлогенеза в половом цикле дальневосточной сардины *Sardinops sagax melanosticta* / О.Ф. Сакун, В.Г. Свирский // Вопросы ихтиологии. - 1992. - Т. 32, вып. 3. - С. 52-58.
101. Сафонов, А.С. Опыт выращивания гибрида русского (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1833) и сибирского (*Acipenser baerii* Brandt, 1869) осетра в тепловороном хозяйстве «Кадуйрыбхоз» Вологодской области / А.С. Сафонов, О.П. Филиппова // Осетровые на рубеже XXI века. Тезисы докладов. - 2000. - С. 317-318.
102. Сафонов, А.С. Оценка качества производителей осетровых рыб на примере бестера, русского, сибирского осетров и гибрида между ними как объектов разведения и селекции в аквакультуре: автореф. дис. .... канд. биол. наук: 03.00.10 / Сафонов Александр Станиславович. - Москва, 2003. - 24 с.
103. Серебрякова, Е.В. Исследование гонад производителей осетра Волгоградского водохранилища / Е.В. Серебрякова // ВНИРО. Осетровые южных морей Советского Союза. - 1964. - Т. 56, сб. 3. - С. 117-130.
104. Смольянов, И.И. Сибирский осетр в бассейнах Конаковского завода / И.И. Смольянов // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР. - Астрахань, 1979. - С. 238-239.
105. Смольянов, И.И. Сибирский осетр, как объект товарного осетроводства / И.И. Смольянов // Освоение теплых вод энергетических объектов

для интенсивного рыбоводства. Материалы второй республ. научн. конференции. - Киев, 1981. - С. 156-158.

106. Смольянов, И.И. Технология формирования и эксплуатации маточного стада сибирского осетра в тепловодных хозяйствах / И.И. Смольянов. - ВНИИПРХ, 1987. - 33 с.

107. Смольянов, И.И. Расселение сибирского осетра по рыбоводным хозяйствам / И.И. Смольянов // Новые объекты и новые технологии рыбоводства на тёплых водах. - Москва: ВНИИПРХ, 1989. - С. 60-62.

108. Соколов, Л.И. Питание сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt реки Лены (систематика, биология, промысел) / Л.И. Соколов // Вопросы ихтиологии. - 1966. - Т.6, вып. 3(40). - С. 550-559.

109. Соколов, Л.И. Особенности структуры популяции и характеристики производителей сибирского осетра р. Лены в районе нерестилищ / Л. И. Соколов, В.С. Малютин // Вопросы ихтиологии. - 1977. - Т. 17, вып. 2. - С. 237-246.

110. Стандартная модель массонакопления рыбы / В.Ф. Резников, С.А. Баранов, Е.А. Стариков, Г.И. Толчинский // ВНИИПРХ. - Москва, 1978. - Вып. 22. - С. 182-196.

111. Трусов, В.З. Некоторые особенности созревания и шкала зрелости половых желез осетра / В.З. Трусов // ВНИРО. - 1964. - Т. 56, сб. 3. - С. 69-78.

112. Трусов, В.З. Созревание половых желез волго-каспийского осетра в морской период жизни / В.З. Трусов // ЦНИОРХ, 1972. - Т. 4. - С. 95-122.

113. Турдаков, А.Ф. Воспроизводительная система самцов рыб / А.Ф. Турдаков. - Фрунзе: ИЛИМ, 1972. - 280 с.

114. Тяпугин, В.В. Разработка технологических параметров формирования продукции стад белуги в условиях нижней Волги: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.04.01 / Тяпугин Василий Владимирович. - Астрахань, 2021. - 20 с.

115. Фалеева, Т.И. Анализ атрезии овоцитов у рыб в связи с адаптивным значением этого явления / Т.И. Фалеева // Вопросы ихтиологии. - 1965. - Т. 5, вып. 3(36). - С. 455-470.

116. Фалеева, Т.И. Биологическое значение и функциональный механизм атрезии овариальных фолликулов у рыб / Т.И. Фалеева // Обмен веществ и биохимия рыб. - 1967. - С. 59-64.
117. Фалеева, Т.И. Нарушение процесса оогенеза и созревания ооцитов у осетровых / Т.И. Фалеева // Труды ЦНИОРХ. - 1971. - Т. 3. - С. 317-321.
118. Филиппова, О.П. Перспективы выращивания гибрида русского осетра с сибирским осетром в России / О.П. Филиппова, С.Е. Зуевский // Стратегия 2020: интеграционные процессы образования, науки и бизнеса как основа инновационного развития аквакультуры в России: сб. тр. Междунар. науч.-практ. форума. - Москва: МГУТУ, 2009. - С. 56-66.
119. Хрусталев, Е.И. Товарное осетроводство / Е.И. Хрусталев, Т.М. Курапова, Э.В. Бубунец, А.В. Жигин, В.Е. Хрисанфов. - Санкт-Петербург: Издательство «Лань», 2016. - 300 с.
120. Цепкин, Е.А. Изменения промысловой фауны рыб континентальных водоемов Восточной Европы и Северной Азии в четвертичном периоде Е.И. Цепкин // Вопросы ихтиологии. - 1995. - Т. 35, №1. - С. 3-18.
121. Чебанов, М.С., Галич Е.В. Руководство по искусственному воспроизводству осетровых рыб / М.С. Чебанов, Е.В. Галич. - М., 2013. - 325 с.
122. Чмилевский, Д.А. Оogenез рыб в норме и при экстремальных условиях: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.10 / Чмилевский Дмитрий Алексеевич. - Санкт-Петербург, 2000. - 31 с.
123. Чмилевский, Д.А. Оogenез рыб в норме и при экстремальных воздействиях / Д.А. Чмилевский. - Санкт-Петербург: Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2016. - 156 с.
124. Шебанин, В.М. Опыт выращивания осетровых в индустриальных условиях / В.М. Шебанин, В.Ф. Харитонов, А.Н. Пилаури, С.Б. Подушка // Рыбоводство и рыболовство. - 1996. - № 3-4. - С. 14.
125. Шихшабеков, М.М. Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт / М.М. Шихшабеков. - Москва: Наука, 1985. - 139 с.

126. Шихшабеков, М.М., Причины, последствия и биологическое значение резорбционных процессов в яичниках рыб / М.М. Шихшабеков, Н.И. Рабазанов, Д.Р. Адуева // Материалы докладов Межд. научно-практ. конф. «Проблемы изучения, сохранения и восстановления водных биол. ресурсов в 21 веке». - Астрахань, 2007. - С. 125-127.
127. Шишанова, Е.И. Гибрид сибирского осетра ленской популяции с белугой - ЛБ-11 / Е.И. Шишанова, Е.В. Липпо // Породы и одомашненные формы осетровых рыб (*Acipenseridae*). - Москва: Столичная типография, 2008. - С. 107-119.
128. Яковлев, В.Н. Филогенез осетрообразных. Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных / В.Н. Яковлев // Москва: Наука, 1977. - С. 116-144.
129. Arlati G and Bronzi P (1995). Sturgeon fish farming in Italy. In: Gershmanovich, T.I.J. Smith (eds) Proceedings of international symposium on sturgeons, Moscow-Kostroma-Moscow, (Russia) 6-11 September 1993. A.D. VNIRO-Publishing (ISBN 3-85382-138-5): 321-332.
130. Barrucand M, Ferlin Ph, Lamarque P, et al. (1978) Alimentation artificielle de l'esturgeon sibé rien *Acipenser baerii*. In: Proceedings of the world symposium on fin fish nutrition and fishfeed technology, Hamburg, June 20-23th 1: 411-421.
131. Bemis, W. E., Findeis, E. K., & Grande, L. (1997). An overview of Acipenseriformes. Environmental Biology of Fishes, 48, 25-71.
132. Birstein V.J., DeSalle R. Molecular phylogeny of *Acipenseridae* // Molecular phylogenetics and evolution. 1998. V. 5, No. 1. P. 141-155.
133. Bronzi P, Rosenthal Y, Arlati G et al (1999) A brief overview on the status and prospects of sturgeon farming in western and central Europe. J Appl Ichthyol 15: 224-227.
134. Bronzi P, Rosenthal H, Gessner J (2011) Global sturgeon aquaculture production: an overview. J Appl Ichthyol 27 (2): 169-175.

135. Bronzi, P., & Rosenthal, H. (2014). Present and future sturgeon and caviar production and marketing: A global market overview. *Journal of Applied Ichthyology*, 30, 1536-1546.
136. Bronzi, P. Sturgeon meat and caviar production: Global update 2017 / P. Bronzi, M. Chebanov, J. T. Michaels, Q. Wei, H. Rosenthal, J. Gessner // J. Appl. Ichthyol. - 2019. - Vol. 35. - P. 257-266.
137. Chebanov M., Williot P. An Assessment of the Characteristics of World Production of Siberian Sturgeon Destined to Human Consumption. // The Siberian Sturgeon (*Acipenser baerii* Brandt, 1869). vol. 2 - Farming / Ed. By P. Williot, G. Nonnotte, M. Chebanov, Springer. 2018, pp. 217-288.
138. Chebanov M., Merkulov Y., Podushka S., Racheck E., Amvrossov D. Hybrids of the Siberian sturgeon. В книге: The Siberian Sturgeon (*Acipenser baerii*, Brandt, 1869) Volume 2 - Farming. 2018. C. 289-326.
139. Paschos I., C. Perdikaris, E. Gouva, C. Nathanaelides (2008). Sturgeons in Greece: a review. *Journal of Applied Ichthyology*, 24, 131-137.
140. Pinter K (1991) Sturgeon in Hungary: past and present condition. In: Williot (ed), *Acipenser*, Actes du Premier colloque international sur l'esturgeon, 3-6 October 1989 Bordeaux, Publ Cemagref, Antony, France, pp 171-178.
141. R. Kolman, V.D. Krylova (1999). A new hybrid: Siberian sturgeon (*Acipenser baeri* Brandt) x Sakhalin sturgeon (*A. medirostris* Ayres). *Journal of Applied Ichthyology*, 15, 328-329.
142. Ronyai A, Ruttkay A, Varadi L et al (1991) Growth of Siberian sturgeon (*Acipenser baerii* L.) and that of its hybrids with the sterlet (*Acipenser ruthenus* in recycling systems). In: Williot P (ed) *Acipenser*. Cemagref Publ., Antony, France, pp 423-428.
143. Ruban G.I., Akimova N.V., Goriounova V.B., Mikodina E.V., Nikolskaya M.P., Novosadova A.V., Rosenthal H.K., Sokolova S.A., Shagaeva V.G., Shatunovsky M.I. Atlas of abnormalities in gametogenesis and early life stages of sturgeons. World Sturgeon Conservation Society. Special Publ. Book of Demand, Nordenstedt, Germany, 2015.

144. Sokolov L.I., Vasil'ev V.P. *Acipenser nudiventris* Lovetsky, 1828. *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758. *Acipenser baerii* Brandt, 1869 // The Freshwater Fishes of Europe. Wiesbaden: AULA-Verl., 1989. Vol. 1. Pt 2. P. 201-284.
145. T. Paaver (1999). Historic and recent records of native and exotic sturgeon species in Estonia. *Journal of Applied Ichthyology*, 15, 129-132.
146. Williot P, Brun R (1982) Résultats sur la reproduction d'*Acipenser baerii* en 1982. Bull Fr Pisc 287:19-22.
147. Williot P, Brun R (1998) Ovarian development and cycles in cultured Siberian sturgeon, *Acipenser baerii*. Aquat Living Resour 11(2):111-118.
148. Williot P, Rouault T (1982) Compte rendu d'une première reproduction en France de l'esturgeon Siberian, *Acipenser baerii*. Bull Fr Pisc 286: 255-261.
149. Williot P., Sabeau L., Gessner J et al. (2001) Sturgeon farming in Western Europe: recent developments and perspectives. Aquat Living Resour 14: 367-374.
150. Williot, P. (2009). L'élevage de l'esturgeon sibérien (*Acipenser baerii* Brandt) en France. *Cahiers Agricultures*, 18(2-3), 189-194.

## ПРИЛОЖЕНИЕ А

**Морфометрические показатели самок сибирского осетра ленской популяции (генерация 2008 г.)**

Таблица 1 – Морфометрические показатели контрольной группы самок сибирского осетра ленской популяции (генерация 2008 г.),  
участвующей в процессе воспроизводства, 2017 г.

№ п/п	Признаки	Номер рыбы					M	±m	CV, %	
		1	2	3	4	5				
	Метка	3143	9314	7873	9740	6284				
1	Масса рыбы, кг	P	12,8	9,2	11,6	11,5	10,8	11,2	0,9	11,8
2	Общая длина тела, см	L	134,5	114,0	122,3	118,0	117,0	121,2	5,8	6,6
ПЛАСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ, см										
3	Длина тела до конца средних лучей С	l <sub>1</sub>	121,5	99,5	108,5	104,0	108,0	108,3	5,4	7,6
4	Длина тела до корней средних лучей С	l <sub>2</sub>	116,0	94,5	101,5	97,4	100,0	101,9	5,6	8,2
5	Длина туловища	od	87,0	69,0	79,0	74,5	75,7	77,0	4,8	8,6
6	Длина хвостового стебля	pl	11,0	6,5	9,5	8,5	7,8	8,7	1,3	19,7
7	Максимальная высота	H	20,0	19,0	18,0	20,0	19,0	19,2	0,6	4,4
8	Минимальная высота	h	5,5	5,0	5,5	5,0	4,8	5,2	0,3	6,2
9	Наибольшая высота головы	HC	11,0	12,0	12,0	11,5	11,0	11,5	0,4	4,3
10	Наименьшая высота головы	hC <sub>o</sub>	5,5	5,0	5,5	6,5	5,5	5,6	0,4	9,8
11	Длина головы	C	27,5	25,5	24,0	24,5	25,0	25,3	1,0	5,3
12	Длина рыла	R	12,5	11,5	11,0	11,2	11,2	11,5	0,4	5,2
13	Диаметр глаз	O	1,6	1,2	1,5	1,7	1,7	1,5	0,2	13,5
14	Ширина рта	SO	7,8	6,5	8,0	7,0	7,1	7,3	0,5	8,4
15	Ширина лба межглазничного пространства	io	8,5	6,5	8,5	7,8	7,2	7,7	0,7	11,2
16	Ширина рыла у основания средних усиков	SR <sub>c</sub>	8,0	6,5	7,5	8,0	7,5	7,5	0,4	8,2
17	Расстояние от конца рыла до линии, проходящей через середину основания средн. усиков	r <sub>c</sub>	7,5	6,6	5,5	7,0	7,4	6,8	0,6	11,9
18	Расстояние от конца рыла до хрящевого свода рта	r <sub>r</sub>	12,8	11,2	10,9	11,5	11,0	11,5	0,5	6,7
19	Толщина тела	SC	17,0	15,5	17,0	18,5	18,0	17,2	0,8	6,7
20	Длина основания D	lD	18,0	14,0	15,0	14,4	14,5	15,2	1,1	10,6

## Окончание таблицы 1

21	Высота D	hD	12,5	9,5	11,0	9,4	12,0	10,9	1,1	13,0
22	Длина основания А	lA	9,5	8,2	8,5	7,2	7,4	8,2	0,7	11,3
23	Высота А	hA	14,5	11,2	12,5	10,0	12,1	12,1	1,2	13,8
24	Длина Р	lP	17,0	13,0	13,5	11,7	15,6	14,2	1,7	15,0
25	Длина V	lV	11,0	10,0	10,1	9,3	10,3	10,1	0,4	6,0
26	Пектовентральное расстояние	PV	48,5	39,0	43,5	41,5	41,0	42,7	2,6	8,5
27	Центральное расстояние	VA	22,0	16,5	18,0	18,0	21,7	19,2	2,1	12,8
28	Антедорсальное расстояние	aD	85,0	71,0	75,5	72,0	76,0	75,9	3,7	7,3
29	Антивентральное расстояние	aV	73,0	59,5	67,2	54,0	62,8	63,3	5,4	11,5
30	Антеанальное расстояние	aA	94,0	75,0	85,0	82,0	82,1	83,6	4,7	8,2
31	Обхват тела	O	57,0	48,0	49	52,0	50,0	51,2	2,6	7,0
МЕРИСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ, шт.										
32	Число спинных жучек	Sd	11	20	13	13	14	14,2	2,3	24,1
33	Число боковых жучек слева	Sl <sub>1</sub>	47	45	45	37	47	44,2	2,9	9,4
34	Число боковых жучек справа	Sl <sub>2</sub>	42	47	45	39	31	40,8	4,6	15,3
35	Число брюшных жучек слева	SV <sub>1</sub>	11	9	8	10	11	9,8	1,0	13,3
36	Число брюшных жучек справа	SV <sub>2</sub>	11	10	9	10	10	10,0	0,4	7,1

Таблица 2 – Морфометрические показатели экспериментальной группы самок сибирского осетра ленской популяции (генерация 2008 г.),  
отсаженных для прохождения процесса резорбции, 2017 год

№ п/п	Признаки		Номер рыбы															M	$\pm m$	CV, %
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15			
	Метка		7620	6053	9716	6269	9593	6475	7696	9720	7890	2355	4095	6472	7503	3005	0311			
1	Масса рыбы, кг	P	11,7	12,2	10,1	12,1	13,2	11,1	11,3	11,1	9,1	14,0	11,1	9,8	12,0	13,2	10,2	11,5	1,1	11,9
2	Общая длина тела, см	L	126,0	125,0	118,8	122,3	123,0	127,0	117,0	123,0	114,5	136,0	123,0	117,8	121,5	133,5	119,0	123,2	4,2	4,8
ПЛАСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ, см																				
3	Длина тела до конца средних лучей С	$l_1$	112,5	115,5	106,5	110,2	109,5	109,8	112,5	109,0	103,3	119,5	111,0	103,5	109,5	119,0	107,0	110,6	3,6	4,3
4	Длина тела до корней средн. лучей С	$l_2$	104,5	106,5	99,0	103,2	103,5	103,0	105,5	102,0	97,8	112,0	105,0	98,5	104,0	113,0	100,0	103,8	3,2	4,2
5	Длина туловища	od	88,4	84,5	77,0	77,0	78,3	75,5	79,5	75,5	73,5	85,5	79,0	73,5	78,0	86,5	76,0	79,2	3,8	6,0
6	Длина хвосто- вого стебля	pl	7,8	7,5	8,2	7,8	8,4	7,5	8,3	6,8	7,5	8,0	8,0	7,0	9,0	10,5	7,0	8,0	0,6	11,5
7	Максимальная высота	H	17,5	18,0	17,0	19,5	23,0	17,0	19,0	18,0	17,0	18,5	17,5	17,5	19,0	18,0	15,5	18,1	1,1	9,2
8	Минимальная высота	h	5,7	4,8	4,8	5,3	5,4	5,3	5,4	4,7	5,3	6,0	5,5	5,0	5,3	4,8	5,0	5,2	0,3	7,1
9	Наибольшая высота головы	HC	10,5	12,5	10,0	10,5	10,6	10,5	8,5	9,7	8,8	10,0	10,5	9,5	11,5	11,0	14,2	10,6	0,9	13,4
10	Наименьшая высота головы	$hC_o$	5,4	6,0	5,5	5,3	5,2	6,0	4,3	4,8	4,5	5,0	4,5	5,0	5,5	5,5	5,5	5,2	0,4	9,9
11	Длина головы	C	24,2	25,7	25,5	25,3	24,7	26,0	25,2	27,7	24,1	26,1	26,0	24,0	26,5	26,0	25,0	25,5	0,8	3,9
12	Длина рыла	R	10,6	11,3	11,8	12,2	11,2	13,2	12,3	13,6	13,1	11,4	11,2	11,0	11,2	11,8	11,0	11,8	0,7	7,7
13	Диаметр глаз	O	1,3	1,6	1,6	1,4	1,4	1,5	1,7	1,3	1,6	1,7	1,7	1,6	1,5	1,5	1,6	1,5	0,1	8,8
14	Ширина рта	SO	7,0	7,3	7,0	7,4	7,3	7,0	7,2	7,6	6,7	7,6	7,0	7,4	8,0	7,7	7,0	7,3	0,3	4,7

## Продолжение таблицы 2

15	Ширина лба межглазнич. пространства	io	7,3	8,8	7,6	8,0	8,2	7,2	7,9	7,5	7,4	8,8	7,5	7,8	8,0	9,0	7,3	7,9	0,5	7,4
16	Ширина рыла у основания средн. усиков	SR <sub>c</sub>	7,5	7,7	8,0	8,0	8,1	6,5	7,8	7,2	6,9	7,2	7,3	7,8	7,5	8,0	6,5	7,5	0,4	7,1
17	Расст-ние от конца рыла до линии, проход. через середину основания средн. усиков	r <sub>c</sub>	5,7	6,8	7,5	7,8	6,4	8,5	7,9	8,0	7,3	6,3	6,8	7,0	6,2	7,1	7,4	7,1	0,6	10,8
18	Расст-ние от конца рыла до хрящев. свода рта	r <sub>r</sub>	10,6	11,6	12,0	12,3	11,1	12,6	12,1	13,6	11,7	11,3	11,2	11,5	10,9	12,1	12,0	11,8	0,6	6,4
19	Толщина тела	SC	17,0	17,0	16,8	17,0	18,0	16,5	16,5	18,0	16,5	17,5	16,0	17,5	17,5	18,0	16,5	17,1	0,5	3,7
20	Длина основания D	ID	16,5	16,2	15,0	15,5	15,4	14,2	15,8	15,2	13,7	16,2	16,0	16,2	15,5	16,0	16,0	15,6	0,6	5,0
21	Высота D	hD	12,4	12,4	10,8	10,3	10,9	10,2	11,7	11,9	11,2	12,3	10,2	11,7	9,6	10,2	10,0	11,1	0,8	8,7
22	Длина основания A	lA	9,2	7,6	6,8	7,3	8,2	8,0	7,9	7,4	7,1	9,1	8,3	8,5	7,0	8,5	7,5	7,9	0,6	9,4
23	Высота A	hA	13,9	13,2	12,8	11,5	12,1	12,0	11,2	11,7	11,4	14,0	11,8	12,7	10,0	12,0	11,0	12,1	0,8	9,0
24	Длина Р	lP	15,2	13,4	16,1	14,0	13,2	13,6	12,2	14,4	15,2	15,7	13,5	14,5	12,3	14,4	13,2	14,1	0,9	8,3
25	Длина V	IV	11,2	10,3	9,6	10,1	10,1	10,1	10,0	10,1	9,8	11,2	10,1	10,5	10,0	9,3	9,2	10,1	0,4	5,6
26	Пектовентральное расстояние	PV	45,2	46,5	41,7	42,2	45,3	40,5	42,6	42,6	42,2	48,5	43,7	41,0	43,2	48,0	41,5	43,6	2,0	5,7
27	Вентральное расстояние	VA	22,2	21,9	19,7	14,3	18,0	20,5	19,6	18,9	19,0	21,2	20,4	19,0	19,5	20,5	20,5	19,7	1,3	9,6
28	Антедорсаль-ное расстояние	aD	78,3	81,0	75,4	76,4	80,0	78,0	80,5	78,8	74,8	85,0	78,0	71,1	77,0	84,5	75,2	78,3	2,7	4,7

Окончание таблицы 2

29	Антецентраль-ное расстояние	aV	67,7	72,0	65,3	66,7	79,3	66,0	68,0	69,0	63,6	73,5	66,0	63,5	66,0	73,2	63,5	68,2	3,5	6,6
30	Антеанальное расстояние	aA	88,4	92,8	85,4	86,7	87,5	85,5	86,8	87,0	82,0	94,5	86,5	80,5	86,2	93,0	84,0	87,1	2,7	4,4
31	Обхват тела	O	53,0	50,0	48,0	53,0	53,0	51,0	50,0	55,0	48,0	54,0	50,0	50,0	54,0	51,0	50,0	51,3	1,9	4,3
МЕРИСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ, шт.																				
32	Число спин-ных жучек	Sd	18	14	15	15	14	18	14	12	10	13	14	12	12	15	16	14,1	1,6	15,6
33	Число боковых жучек слева	Sl <sub>1</sub>	32	46	50	40	47	39	45	45	35	41	41	48	43	43	44	42,6	3,7	11,3
34	Число боковых жучек справа	Sl <sub>2</sub>	37	48	48	42	48	43	47	32	34	41	44	47	41	48	49	43,3	4,4	12,6
35	Число брюш-ных жучек слева	SV <sub>1</sub>	11	11	12	10	11	10	10	10	8	12	10	10	11	13	10	10,6	0,9	11,2
36	Число брюшных жучек справа	SV <sub>2</sub>	10	12	14	12	11	9	11	11	10	10	11	9	11	12	10	10,9	1,0	12,0

Таблица 3 – Морфометрические показатели контрольной группы самок сибирского осетра ленской популяции (генерация 2008 г.),  
участвующей в нерестовой кампании 2018 г. (1.02.2018) на 22.01.2018

№ п/п	Признаки								M	$\pm m$	CV, %	
		1	2	3	4	5	6	7				
	Метка	7064	9723	6293	6409	5220	6404	7669				
1	Масса рыбы, кг	P	9,0	14,22	14,54	12,04	15,08	11,66	9,64	12,3	1,97	19,6
2	Общая длина тела, см	L	125,0	123,5	129,5	123,0	137,5	132,0	117,5	126,9	5,27	5,2
ПЛАСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ, см												
3	Длина тела до конца средних лучей С	l <sub>1</sub>	112	114	115,5	107,5	124	113,5	103,5	112,9	4,45	5,7
4	Длина тела до корней средних лучей С	l <sub>2</sub>	106	108	109	102,5	118,5	106	97,5	106,8	4,33	6,0
5	Обхват тела	O	44,5	54,5	56	53	54	51,5	47,5	51,6	3,20	8,0
6	Длина туловища	od	84	90	90	79	94	82	80	85,6	4,94	6,7
7	Длина хвостового стебля	pl	11,9	13,3	13,5	13	14,7	12,5	14,2	13,3	0,71	7,2
8	Максимальная высота	H	15,2	17,7	18,5	17,9	18,7	18,8	14,6	17,3	1,40	9,9
9	Минимальная высота	h	3,7	4,6	4,5	4,3	4,2	4,3	4,4	4,3	0,19	6,8
10	Наибольшая высота головы	HC	11,7	12,3	13	12,5	13,5	14,1	10,4	12,5	0,89	9,7
11	Наименьшая высота головы	hC <sub>o</sub>	5,1	6,3	6,8	7,2	7,1	7,6	6,1	6,6	0,66	12,7
12	Длина головы	C	23,3	21,4	26,1	26,6	26,5	28	21,5	24,8	2,32	10,8
13	Длина рыла	R	8,8	9	11	13	12,1	13,6	9,3	11,0	1,66	18,1
14	Диаметр глаз	O	1,5	1,8	1,8	1,6	1,7	1,5	1,6	1,6	0,11	7,7
15	Ширина рта	SO	7,1	6,9	7,6	7,6	7,9	7,5	6,9	7,4	0,33	5,3
16	Ширина лба межглазничного пространства	io	7,4	7,4	7,8	8,3	8,2	8,7	7,4	7,9	0,44	6,6
17	Ширина рыла у основания средних усиков	SR <sub>c</sub>	7,7	8,8	8,9	8,4	8,5	9	7,2	8,4	0,52	8,0

**Окончание таблицы 3**

18	Расстояние от конца рыла до линии, проход. через середину основания средн. усиков	$r_c$	6,6	6,2	8,4	9,5	8,5	7,2	7,1	7,6	0,99	15,5
19	Расстояние от конца рыла до хрящевого свода рта	$r_r$	10,7	11,1	14,3	14,2	13,3	14	11,4	12,7	1,41	12,5
20	Толщина тела	SC	15	19,2	17,4	16	18,7	16,3	16,3	17,0	1,24	9,0
21	Длина основания D, см	lD	15,5	15,9	15,7	13,5	15,7	14	13	14,8	1,08	8,2
22	Высота D, см	hD	11,7	10,1	10,9	10,2	10,7	9,1	9	10,2	0,73	9,5
23	Длина основания A, см	lA	7,3	7,6	8,3	7,1	8,6	6,4	6,7	7,4	0,63	10,8
24	Высота A, см	hA	11,3	10,6	11,8	10,4	13,2	6,6	9,5	10,5	1,42	19,8
25	Длина P, см	lP	14	13,6	15,6	13,7	15,8	12,9	10,5	13,7	1,20	13,0
26	Длина V, см	lV	9,9	9,7	11,1	10,6	10	9,3	8,9	9,9	0,55	7,5
27	Пектовентральное расстояние, см	PV	45,5	47	47,5	41	50	43	39,5	44,8	3,10	8,4
28	Вентральное расстояние, см	VA	20	23	19,5	20	22	17	19	20,1	1,39	9,8
29	Антедорсальное расстояние, см	aD	76	77	82	79,5	87	80,5	74	79,4	3,22	5,4
30	Антевентральное расстояние, см	aV	68	70	74,5	70	78	72	63,5	70,9	3,41	6,6
31	Антеанальное расстояние, см	aA	88,5	91,5	94,5	89	100	90	82,5	90,9	3,84	6,0
МЕРИСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ, шт.												
32	Число спинных жучек	Sd	14	14	13	16	11	14	12	13,4	1,22	12,1
33	Число боковых жучек слева	Sl <sub>1</sub>	41	35	43	41	43	45	46	42,0	2,57	8,6
34	Число боковых жучек справа	Sl <sub>2</sub>	41	40	44	39	45	42	45	42,3	2,04	5,7
35	Число брюшных жучек слева	SV <sub>1</sub>	11	10	11	10	11	12	9	10,6	0,78	9,2
36	Число брюшных жучек справа	SV <sub>2</sub>	11	10	11	9	11	11	9	10,3	0,82	9,2

Таблица 4 - Морфометрические показатели экспериментальной группы самок сибирского осетра ленской популяции  
(генерация 2008 г.), отсаженной для прохождения процесса резорбции ооцитов на 24.04.2018

№ п/п	Признаки											<b>M</b>	<b>±m</b>	<b>CV, %</b>	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10				
	Метка	0194	5067	9731	8507	1908	5088	5097	9721	6274	9742				
1	Масса рыбы, кг	P	12,44	11,5	11,14	15,5	13,4	9,32	12,04	12,42	11,38	10,24	11,9	1,22	14,3
2	Общая длина тела, см	L	113,5	122,0	117,5	131,0	129,5	120,0	123,0	127,0	123,0	112,5	121,9	4,82	5,1
ПЛАСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ, см															
3	Длина тела до конца средних лучей С	l <sub>1</sub>	100,0	108,0	107,0	115,0	112,0	104,5	108,5	114,0	109,5	110,0	108,9	3,25	4,1
4	Длина тела до корней средних лучей С	l <sub>2</sub>	95,5	103,0	103,0	112,5	109,5	101,5	105,0	110,0	104,5	95,5	104,0	4,30	5,5
5	Обхват тела	O	54,5	54,0	51,0	58,0	52,5	47,0	51,0	53,0	52,0	48,0	52,1	2,30	6,1
6	Длина туловища	od	77,0	83,0	82,0	83,0	83,0	77,0	75,0	83,0	81,0	76,0	80,0	3,00	4,2
7	Длина хвостового стебля	pl	11,9	13,5	12,4	12,8	12,1	10,0	11,8	12,6	13,4	13,4	12,4	0,75	8,5
8	Максимальная высота	H	18,5	18,6	18,2	20,8	18,3	16,7	18,3	17,2	18,8	17,8	18,3	0,68	5,9
9	Минимальная высота	h	4,6	4,1	4,1	4,8	4,4	4,2	4,2	4,4	3,9	3,8	4,3	0,24	7,2
10	Наибольшая высота головы	HC	11,6	11,9	11,3	12,8	12,4	11,5	12,2	11,5	12,7	10,6	11,9	0,55	5,8
11	Наименьшая высота головы	hC <sub>o</sub>	6,0	7,0	6,2	7,4	7,0	6,5	7,1	5,9	6,4	6,1	6,6	0,45	8,0
12	Длина головы	C	22,2	23,0	20,4	26,7	25,3	24,6	26,1	24,7	23,4	21,2	23,8	1,72	8,8
13	Длина рыла	R	8,6	9,7	8,8	12,3	12,0	11,4	12,2	11,2	10,4	9,8	10,6	1,18	13,0
14	Диаметр глаз	O	1,4	1,7	1,4	1,4	1,5	1,3	1,5	1,7	1,6	1,4	1,5	0,11	9,2
15	Ширина рта	SO	6,9	7,7	6,7	7,8	7,5	6,7	7,7	7,1	7,0	6,4	7,2	0,42	6,9
16	Ширина лба межглазничного пространства	io	7,8	8,0	7,2	8,6	8,0	7,6	8,7	7,6	7,9	7,8	7,9	0,32	5,7
17	Ширина рыла у основания средних усиков	SR <sub>c</sub>	7,8	8,0	7,0	7,7	7,5	7,0	7,0	8,0	8,1	7,7	7,6	0,36	5,8

**Окончание таблицы 4**

18	Расст-ние от конца рыла до линии, проход. через середину основания средн. усиков	$r_c$	6,0	7,1	6,2	8,7	8,4	8,0	8,6	7,8	6,9	6,4	7,4	0,89	13,8
19	Расстояние от конца рыла до хрящевого свода рта	$r_r$	10,0	11,5	10,6	12,6	12,5	12,7	13,9	12,5	11,4	10,6	11,8	1,01	10,2
20	Толщина тела	SC	18,4	17,2	17,7	19,4	18,1	15,8	18,7	18,0	18,0	16,7	17,8	0,76	5,8
21	Длина основания D, см	lD	13,4	14,9	14,4	14,6	15,3	12,8	12,0	15,0	14,1	11,6	13,8	1,09	9,4
22	Высота D, см	hD	9,7	8,9	8,8	9,2	9,0	8,5	7,8	8,7	8,4	8,6	8,8	0,36	5,8
23	Длина основания A, см	lA	5,4	7,7	6,4	6,0	7,0	5,7	5,6	6,1	6,5	6,0	6,2	0,53	11,1
24	Высота A, см	hA	9,7	10,0	8,5	9,0	9,2	8,4	8,7	9,5	9,8	9,5	9,2	0,47	6,1
25	Длина Р, см	lP	13,0	12,2	13,6	13,5	14,0	13,6	12,8	13,4	13,9	13,5	13,4	0,41	4,1
26	Длина V, см	lV	9,5	9,5	9,3	10,2	9,5	9,6	9,4	10,5	9,2	9,7	9,6	0,30	4,2
27	Пектовентральное расстояние, см	PV	40,0	41,0	41,0	47,0	45,0	41,0	43,0	43,0	41,0	39,0	42,1	1,92	5,8
28	Вентральное расстояние, см	VA	19,0	20,0	20,0	19,0	17,0	16,0	16,5	20,5	21,0	18,5	18,8	1,40	9,3
29	Антедорсальное расстояние, см	aD	72,0	74,0	76,0	81,0	80,0	75,5	80,0	81,0	75,0	73,0	76,8	3,00	4,5
30	Антевентральное расстояние, см	aV	53,0	65,5	65,5	73,5	72,0	67,0	71,0	71,0	66,0	62,5	66,7	4,20	8,9
31	Антеанальное расстояние, см	aA	81,5	85,5	84,0	92,0	90,0	83,5	88,0	91,0	86,0	80,0	86,2	3,28	4,7

**МЕРИСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ, шт.**

32	Число спинных жучек	Sd	14	13	11	13	15	13	13	12	14	12	13,0	0,80	8,9
33	Число боковых жучек слева	Sl <sub>1</sub>	45	47	47	53	58	52	52	47	48	46	49,5	3,40	8,3
34	Число боковых жучек справа	Sl <sub>2</sub>	40	47	47	52	51	51	49	50	50	47	48,4	2,52	7,2
35	Число брюшных жучек слева	SV <sub>1</sub>	11	9	10	11	10	11	11	9	10	9	10,1	0,72	8,7
36	Число брюшных жучек справа	SV <sub>2</sub>	10	9	9	13	11	10	12	9	11	9	10,3	1,16	13,8

## ПРИЛОЖЕНИЕ Б

## ГИДРОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ВОДЫ В РЫБОВОДНЫХ ЕМКОСТЯХ УЗВ

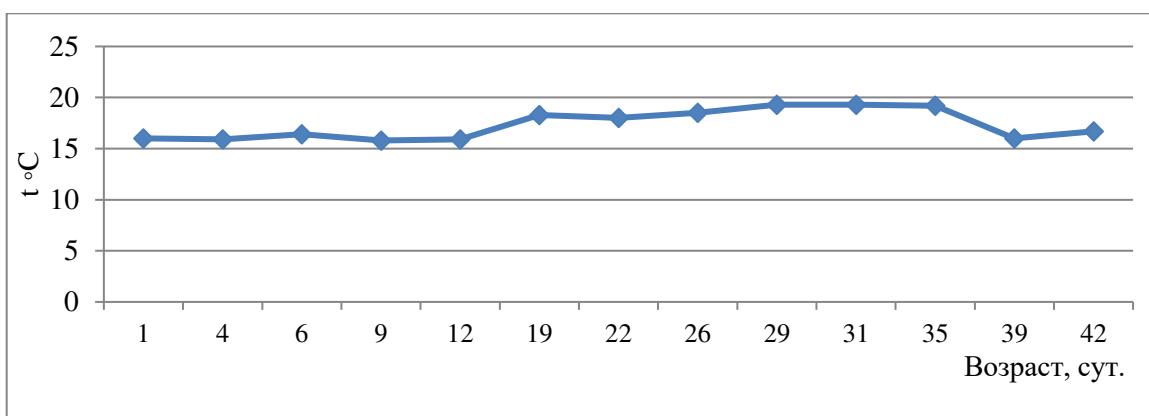


Рисунок 1 – Динамика изменения температуры воды в цехе воспроизводства УЗВ отдела Конаковский

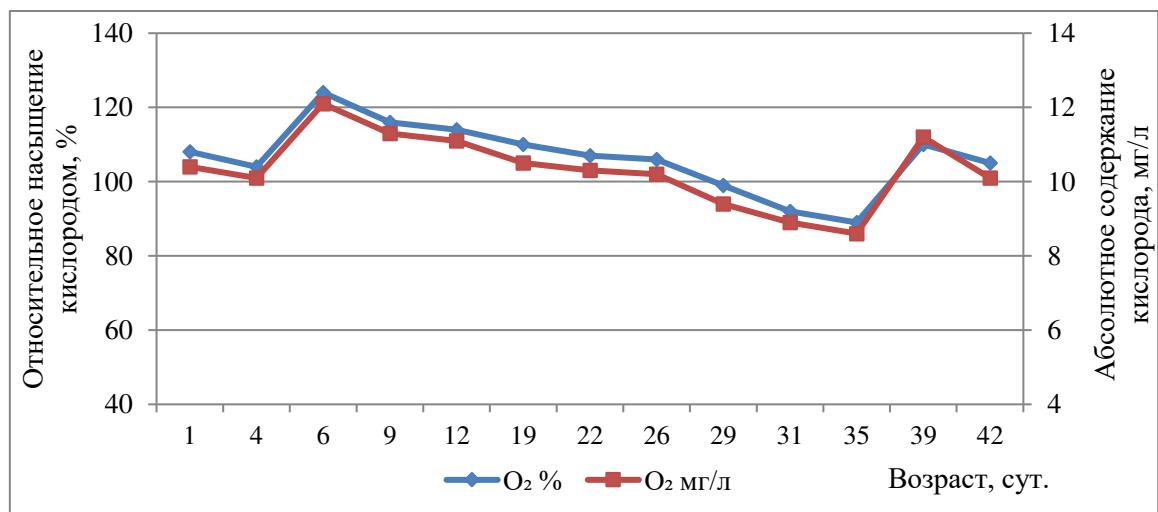


Рисунок 2 – Динамика изменения показателей абсолютного содержания и относительного насыщения кислородом в цехе воспроизводства УЗВ отдела Конаковский

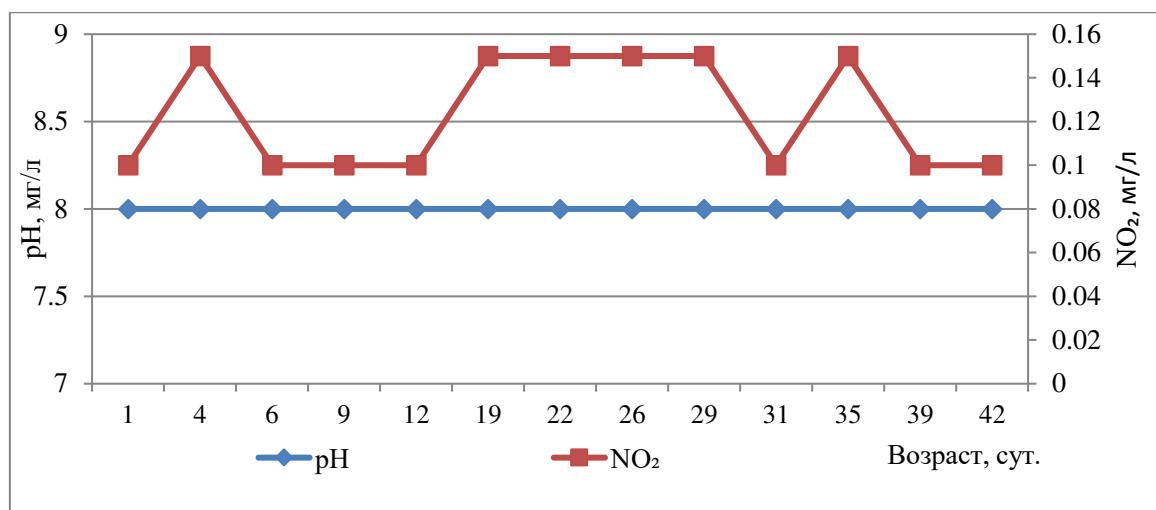


Рисунок 3 – Динамика изменения показателей pH и NO<sub>2</sub> в цехе воспроизводства УЗВ отдела Конаковский