



Промысловые виды и их биология

Влияние закисления воды на оогенез мозамбикской тиляпии

О.В. Зеленников

Санкт-Петербургский государственный университет (ФГБОУ ВО «СПбГУ»), Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034
E-mail: oleg_zelennikov@mail.ru

Идея и методика работы базируются на результатах экспериментов, проведённых ранее. **Цель работы:** Оказывая на рыб сублетальное кислотное воздействие до и после формирования у них генерации ооцитов периода превителлогенеза, повлиять на численность фонда половых клеток и проследить за долгосрочными последствиями этого влияния вплоть до полового созревания.

Материалом исследования послужила молодь мозамбикской тиляпии, которую получили от одной самки случайным образом разделив на контрольный и два подопытных варианта. Оказали на рыб в опытах сублетальное кислотное воздействие – pH 3,78–3,85 в возрасте 22–45 и 22–60 сут. от оплодотворения.

Используемые методы: Экспериментальное исследование развития яичников у самок тиляпии. При исследовании гонад проводили их гистофизиологическое исследование с количественным анализом фонда половых клеток всех состояний.

Результаты: У подопытных рыб наблюдали восстановление темпа роста, его ускорение в период и после окончания кислотного воздействия. На фоне восстановления темпа роста к моменту окончания кислотного воздействия у самок тиляпии произошло увеличение фонда ооцитов периода превителлогенеза. Увеличенная старшая генерация ооцитов сохранилась у подопытных рыб вплоть до полового созревания, что привело у них к достоверному увеличению абсолютной плодовитости при сохранении диаметра и массы ооцитов. Работа имеет выраженную фундаментальную направленность.

Её **практическая и теоретическая значимость** заключается в понимании закономерностей формирования фонда половых клеток в раннем возрасте как основы определения в онтогенезе величины абсолютной плодовитости.

Ключевые слова: мозамбикская тиляпия *Oreochromis mossambicus*, закисление воды, оогенез, ооциты, плодовитость.

Effect of water acidification on the oogenesis of tilapia *Oreochromis mossambicus*

Oleg V. Zelennikov

St. Petersburg State University («PSbSU»), University emb., 7/9, St. Petersburg, 199034, Russia

The idea and methodology of work are based on the results of experiments carried out earlier. **Purpose of work** by exposing fish to a sublethal acidic effect before and after the formation of the generation of previtellogenic oocytes in them, to influence the number of the fund of germ cells and to follow the long-term consequences of this effect up to puberty.

The material of the study was the juvenile *Oreochromis mossambicus*, which was obtained from one female, and randomly divided into control and two experimental variants, had a sublethal acid effect on the fish in the experiments – pH 3.78–3.85 at the age of 22–45 and 22–60 days from fertilization.

Methods used: Experimental study of ovarian development in female tilapia. In the study of the gonads, their histophysiological study was performed with a quantitative analysis of the fund of germ cells of all conditions.

Results. In the experimental fish, the recovery of the growth rate during the period and its acceleration after the end of the acid treatment were observed. Against the background of the restoration of the growth rate by the end of the acid exposure, tilapia females experienced an increase in the fund of oocytes during the previtellogenesis period. The increased older generation of oocytes was preserved in experimental fish until puberty, which led to a significant increase in their absolute fecundity, while maintaining the diameter and mass of oocytes. The work has a pronounced fundamental orientation.

Its practical and theoretical significance lies in understanding the patterns of formation of the fund of germ cells at an early age, as the basis for determining the magnitude of fecundity in ontogenesis.

Keywords: tilapia *Oreochromis mossambicus*, water acidification, oogenesis, oocytes, fertility.

ВВЕДЕНИЕ

Мозамбикская тиляпия благодаря своей неприхотливости к условиям содержания, короткому периоду полового созревания при сравнительно крупных размерах и другим особенностям стала одним

из самых востребованных модельных объектов, в т. ч. и при изучении воспроизводительной системы у рыб. Её оогенез хорошо изучен как при интактном содержании в лабораторных условиях, так и при воздействии факторов различной природы [Kraft, Peters,

1963; Чистова, 1976¹; Чмилевский, Лаврова, 1990; Чмилевский, 2017]. Это обстоятельство является важным для нашей работы, поскольку её проведение предусматривало воздействие на рыб с определённым состоянием гонад.

В проведённых ранее исследованиях на молодую радужной форели [Zelennikov, 1997] и русского осетра [Zelennikov et al., 1999] было показано, что пребывание рыб в воде повышенной кислотности, когда в гонадах присутствовали только гонии и ооциты периода ранней профазы мейоза, стимулировало у них значительное увеличение числа половых клеток. Однако наблюдали это только до формирования в яичниках генерации ооцитов периода превителлогенеза. Как только у подопытных рыб происходило формирование фонда ооцитов этого периода, наблюдали ликвидацию не только избыточного числа половых клеток, но и части обычного репродуктивного фонда. При этом сокращение числа половых клеток у подопытных рыб не было компенсировано вплоть до их полового созревания, что приводило к сокращению величины абсолютной плодовитости [Зеленников, 2003].

Полученные ранее результаты определили направление дальнейшего исследования, ставшее целью данной работы, – оказывая на рыб сублетальное кислотное воздействие до и после формирования у них генерации ооцитов периода превителлогенеза влиять на численность фонда половых клеток и проследить за долгосрочными последствиями этого влияния вплоть до полового созревания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Потомство одной самки мозамбикской тиляпии *Oreochromis mossambicus* Peters (1852) в возрасте 22 сут. случайным образом разделили на контрольный и подопытный варианты и разместили в непроточных аквариумах при постоянной аэрации. Контрольных рыб от вылупления до полового созревания содержали при pH 7,7–8,0. Подопытных рыб без предварительной акклимации поместили в воду пониженной кислотности и при pH 3,78–3,85 содержали одну их часть в возрасте от 22 до 45 сут. (опыт 1), а другую – в возрасте от 22 до 60 сут. (опыт 2). Возраст начала и окончания кислотного воздействия определили, руководствуясь имеющимися в литературе данными [Чмилевский, Лаврова, 1990; Зеленников, 1993; Чмилевский, 1995]. После окончания периода кислотного воздействия подопытных рыб переводили в воду

с таким же pH, при котором содержали рыб контрольного варианта. Затем контрольных и подопытных рыб вырастили до полового созревания. Рыб на протяжении кислотного воздействия кормили замороженным мотылём 5–6 раз в день до насыщения, а после окончания воздействия – гранулированным кормом производства «BioMag» (Дания). Сменную воду готовили заранее, доводя в ней pH до нужного значения, и уже готовую наливали в аквариумы с подопытными рыбами. Для подкисления воды использовали концентрированную серную кислоту. Воду в аквариумах один раз в день, после первого утреннего кормления, заменяли на 90–95%. После окончания кислотного воздействия рыб каждого варианта содержали в отдельных аквариумах, объединённых в общую систему с оборотным водоснабжением. После того, как в возрасте 171 сут. достигли полового созревания и отнерестились две первые особи (одна в контроле, вторая в опыте 2) эксперимент завершили, а яичники всех самок зафиксировали, руководствуясь при этом следующими соображениями. Во-первых, предполагали, что все имеющиеся самки были близки к половому созреванию, а величину абсолютной плодовитости удобнее всего определить в гонадах, находящихся в преднерестовом состоянии. Во-вторых, после нереста самки инкубируют икру во рту, однако сам нерест у тиляпий это сложный поведенческий акт в значительной мере зависимый от наличия активных самцов.

Для исследования состояния гонад, рыб фиксировали в жидкости Буэна в возрасте 22, 40, 60 и 171 сут. После фиксации рыб взвешивали, измеряли от конца рыла до конца средних лучей хвостового плавника. Коэффициент зрелости определяли как отношение массы яичников к общей массе тела (%). Половые железы обрабатывали гистологически по общепринятой методике [Микодина и др., 2009]. Для каждой особи делали не менее 50 серийных срезов обеих гонад, которые окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну.

В возрасте 45 и 60 сут. проводили количественный анализ фонда половых клеток, в ходе которого на трёх поперечных срезах обеих гонад у каждой самки подсчитывали все половые клетки, измеряли площадь каждого из этих срезов, а также измеряли диаметр 10 наиболее крупных ооцитов, обнаруженных в обеих гонадах. У рыб в возрасте 171 сут. определяли число ооцитов старшей генерации, тотально подсчитывая их в навеске яичника, определяли диаметр и массу 30 ооцитов. За диаметр принимали полусумму длинного и короткого диаметров. В ходе статистического анализа для сравнения средних значений использовали критерии Стьюдента и Манна-Уитни.

¹ Чистова М.Н. 1976. Функциональные механизмы формирования плодовитости у тиляпии, *Tilapia mossambica* Peters. Дис. ...канд. биол. наук. Л.: ЛГУ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

С учётом ранее полученных данных, предполагалось, что кислотное воздействие совпадёт с появлением ооцитов периода превителлогенеза и началом формирования их генерации. Действительно, в возрасте 45 сут. у всех как контрольных, так и подопытных самок присутствовали ооциты периода превителлогенеза (рис. 1 А). Однако у всех особей это были единичные клетки, а основу репродуктивного фонда по-прежнему составляли гонии и ооциты периода ранней профазы мейоза.

В возрасте 60 сут. состояние яичников у контрольных и подопытных самок тилляпии весьма существенно различалось. У одних особей на поперечных срезах можно было видеть лишь одиночные ооциты (рис. 1 Б) у других – более многочисленные (рис. 1 С). При этом какая-либо связь между числом ооцитов периода превителлогенеза и массой рыб не прослеживалась. Так, минимальное число клеток – в среднем 1,67 на срез – было выявлено у самой крупной контрольной особи массой 268 мг. У самок с наиболее многочисленными ооцитами периода превител-

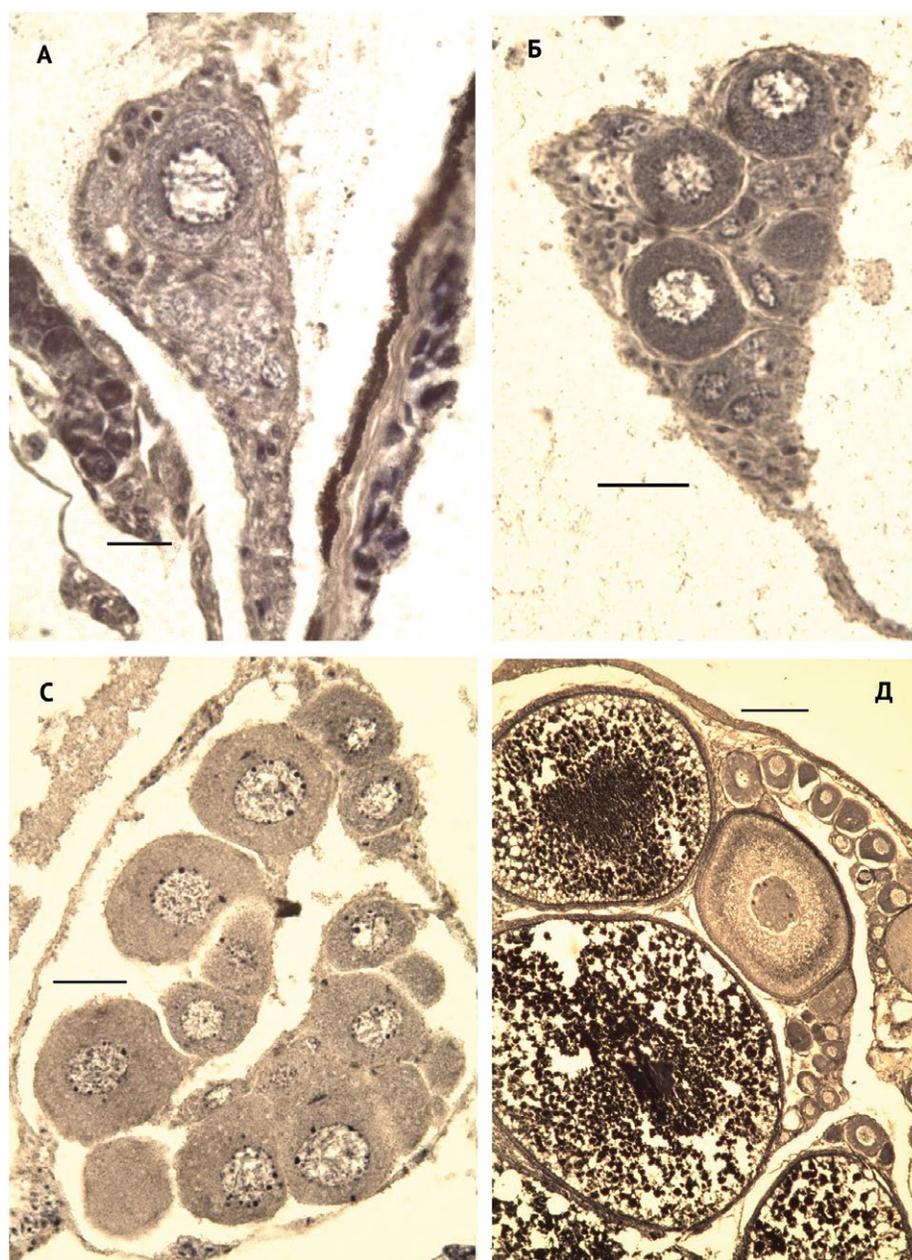


Рис. 1. Состояние ооцитов старшей генерации в яичниках у самок мозамбикской тилляпии в возрасте 45 (А), 60 (Б, С) и 171 сут (Д) (см. пояснения в тексте). Шкала А = 20; Б, С = 50; Д = 100 мкм

Fig. 1. The state of older generation oocytes in the ovaries of tilapia females aged 45 (A), 60 (B, C) and 171 days (E) (explanation in the text). Scale bar A = 20; B, C = 50; and D = 100 μ m

логенеза наблюдали их подразделение на несколько генераций.

Сравнивая рыб в контроле и опыте, в первую очередь, отметим, что масса последних была несколько меньше, чем масса самок в контроле, причём, в опыте 2 – достоверно. При этом как площадь гонад на поперечных срезах, так и число половых клеток во всех случаях у подопытных рыб оказались больше, чем у рыб в контроле, а число ооцитов периода превителлогенеза и их доля у рыб в варианте с более продолжительным воздействием – достоверно (табл. 1).

Диаметры ооцитов у контрольных и подопытных рыб были практически одинаковыми.

В возрасте 171 сут. масса подопытных самок в обоих вариантах была достоверно больше, чем масса самок в контроле (табл. 2). При этом сама масса рыб в период с 60 до 171 сут. в контроле увеличилась в 70, а в опытных вариантах в 113 и 144 раза.

Состояние яичников у самок контрольного варианта существенно различалось и не зависело от длины и массы рыб. Если масса самок варьировала от 9,5 до 17,8 г, то масса гонад – от 80,0 до 681,2 мг (табл. 2). Это было связано с присущей тилапии асинхронностью полового созревания. Несмотря на то, что ооциты старшей генерации у всех самок были в периоде вителлогенеза (рис. 1Д), их размеры существен-

[Ивойлов, 1986²]. При удовлетворительных условиях содержания, достигнув половой зрелости, они нерестятся через каждые 30–40 сут. В результате, в их гонадах можно видеть ооциты разных генераций, в т. ч. и ооциты периода вителлогенеза. Это обстоятельство



Рис. 2. Внешний вид яичников у самок мозамбикской тилапии в возрасте 171 сут.

Fig. 2. Appearance of the ovaries in female tilapia at the age of 171 days

Таблица 1. Состояние яичников у мозамбикской тилапии в возрасте 60 сут., подвергнутых кислотному воздействию в возрасте 22–45 сут. (опыт 1) и 22–60 сут. (опыт 2). Над чертой – среднее значение показателя и его ошибка, под чертой – диапазон варьирования показателя, третья строка – коэффициент вариации, %

Table 1. The state of the ovaries in *Oreochromis mossambicus* at the age of 60 days. exposed to acid at the age of 22–45 days (experiment 1) and 22–60 days (experiment 2). Above the line – the average and its error, below the line – the range of variation, the third line – the coefficient of variation, %

Вариант	Число рыб	Масса рыб, мг	Длина рыб L, мм	Площадь поперечных срезов гонад, мм ² ×10 ⁻³	Число на один поперечный срез яичников				Диаметр ооцитов, мкм
					Всех половых клеток	Гониев и ооцитов РГМ	Ооцитов периода ПВ, шт	Ооцитов периода ПВ, %	
Контроль	8	183,0±21,7	22,9±0,8	15,50±2,46	6,72±0,68	3,27±0,66	3,45±0,42	53,8±6,8	44,3±2,8
		84–268	19,0–26,0	7,31–24,33	3,67–9,83	1–6	1,67–5,67	23,9–75,0	22,1–58,3
		33,5	10,0	43,8	28,7	56,9	34,8	35,8	18,7
Опыт 1	11	164,4±13,6	21,9±0,5	15,62±3,25	8,07±1,00	3,57±0,52	4,48±0,81	54,8±5,7	46,6±4,7
		105–282	19,5–26,0	6,35–44,12	3,17–13,33	0,83–6,33	0,67–10,00	11,2–75,0	21,2–63,2
		27,5	7,8	68,1	41,0	48,7	59,8	34,6	23,9
Опыт 2	6	126,4±22,1*	19,8±1,1	25,53±7,72	9,57±2,14*	2,27±0,55	7,30±1,82*	75,1±5,0*	48,2±3,7
		77–200	17,5–23,5	13,32–55,47	4,00–16,5	0,67–3,50	3,33–13,00	61,8–87,0	24,1–62,2
		39,1	12,4	67,6	49,9	54,7	55,6	15,0	23,0

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

* – Differences with control are significant (p<0,05)

но различались, а сами гонады находились в III, IV и V стадиях зрелости. Как известно, самки мозамбикской тилапии являются постоянно нерестящимися рыбами

² Ивойлов А.А. 1986. Модельные группировки тилапий и анализ их размножения в связи с проблемой полициклического выращивания в установках с замкнутым циклом водоснабжения. Дисс. ... канд. биол. наук. Л. ЛГУ. 160 с.

Таблица 2. Состояние яичников у мозамбикской тилапии в возрасте 171 сут., подвергнутых кислотному воздействию в возрасте 22–45 сут. (опыт 1) и 22–60 сут. (опыт 2). Над чертой – среднее значение показателя и его ошибка, под чертой – диапазон варьирования показателя, третья строка – коэффициент вариации, %

Table 2. The state of the ovaries in *Oreochromis mossambicus* at the age of 171 days, exposed to acid at the age of 22–45 days (experiment 1) and 22–60 days (experiment 2). Above the line – the average and its error, below the line – the range of variation, the third line – the coefficient of variation, %

Вариант	Число рыб	Масса рыб, г	Длина рыб L, мм	Масса гонад, мг	Коэффициент зрелости, %	Число ооцитов в навеске 30 мг	Диаметр ооцитов, мм	Число ооцитов старшей генерации
Контроль	13	12,9±0,6	91,7±1,4	408,5±47,7	3,08±0,30	18,0±6,04	1,51±0,10	153,3±10,5
		9,5–17,3	84–102	80,0–681,2	0,57–4,21	8,3–88,6	0,75–1,89	96,6–226,1
		17,8	5,6	42,1	35,4	120,6	23,3	24,6
Опыт 1	11	18,6±0,3*	102,7±0,4*	474,3±64,3	2,55±0,34	27,2±7,6	1,31±0,12	274,2±29,8*
		17,2–20,1	100–104	156,5–791,6	0,78–4,23	8,2–70,0	0,71–1,79	116,9–470,4
		4,7	1,2	45,3	44,7	92,4	29,4	36,1
Опыт 2	13	18,3±2,9*	101,6±1,5*	596,6±54,0	3,24±0,23	17,6±6,2	1,53±0,09	247,5±35,2*
		13,3–22,3	91–107	210,3–816,9	1,09–4,21	5,8–84,6	0,69–1,93	113,1–550,2
		15,6	5,0	31,2	24,3	121,8	21,1	50,1

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

* – Differences with control are significant (p<0,05)

несколько затрудняет определение численности старшей генерации. Но поскольку сами гонады после фиксации приобретают значительную твёрдость, то ооциты, в основном, крупнее миллиметра (рис. 2) доступны для визуального подсчёта.

Яичники у подопытных самок также находились в III, IV и V стадиях зрелости. У более крупных подопытных рыб в среднем были крупнее яичники и достоверно большее число ооцитов старшей генерации. При этом коэффициент зрелости и размеры ооцитов у контрольных и подопытных рыб оказались сходными (табл. 2).

Поскольку самки в контроле и в каждом из опытов существенно различались по уровню зрелости, мы разделили контрольных и подопытных рыб обоих вариантов на 4 группы. Первую группу составили самки с коэффициентом зрелости ≤2%, вторую – ≤3%, третью – ≤4% и четвертую – >4%. Таким образом, первые группы контрольных и подопытных рыб составили самки, наиболее далёкие от полового созревания, а четвертые группы – особи, наиболее близкие к созреванию и нересту. Все данные для контрольных рыб приняты за 100%. Данные для подопытных рыб, а также значения статистических ошибок были пересчитаны в процентах относительно контрольных рыб. Можно видеть, что масса подопытных самок в каждой из групп зрелости была больше, чем в контроле. Соответственно массе тела у подопытных рыб во всех вариантах была больше и масса гонад. Следующие же три показателя – коэффициент зрелости, число ооцитов в навеске 30 мг

и диаметр одного ооцита у контрольных и подопытных особей были сходными (рис. 3). На этом фоне особенно наглядно видно, что у подопытных рыб в обоих вариантах и во всех исследованных группах больше число ооцитов старшей генерации (табл. 2).

Таким образом, увеличение числа ооцитов периода превителлогенеза у подопытных рыб в момент окончания кислотного воздействия привело к увеличению у них величины абсолютной плодовитости.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как и предполагалось, с учётом ранее полученных и известных в литературе данных [Tam et al., 1986; Зеленников, 1993], восстановление темпа роста у подопытных рыб произошло уже в период кислотного воздействия, а после его прекращения наблюдали ускорение темпа роста у рыб в обоих экспериментах. В результате к периоду полового созревания длина и масса подопытных тилапий в среднем были достоверно больше, чем у контрольных.

В возрасте 45 сут. у всех самок присутствовали единичные ооциты периода превителлогенеза. Судя по числу этих клеток, можно полагать, что как у контрольных, так и у подопытных особей период превителлогенного роста ооцитов только начался. Ожидали [Чмилевский, 1995], что к возрасту 60 сут. у самок завершится формирование старшей генерации ооцитов периода превителлогенеза. Однако если это и произошло, то только у отдельных особей.

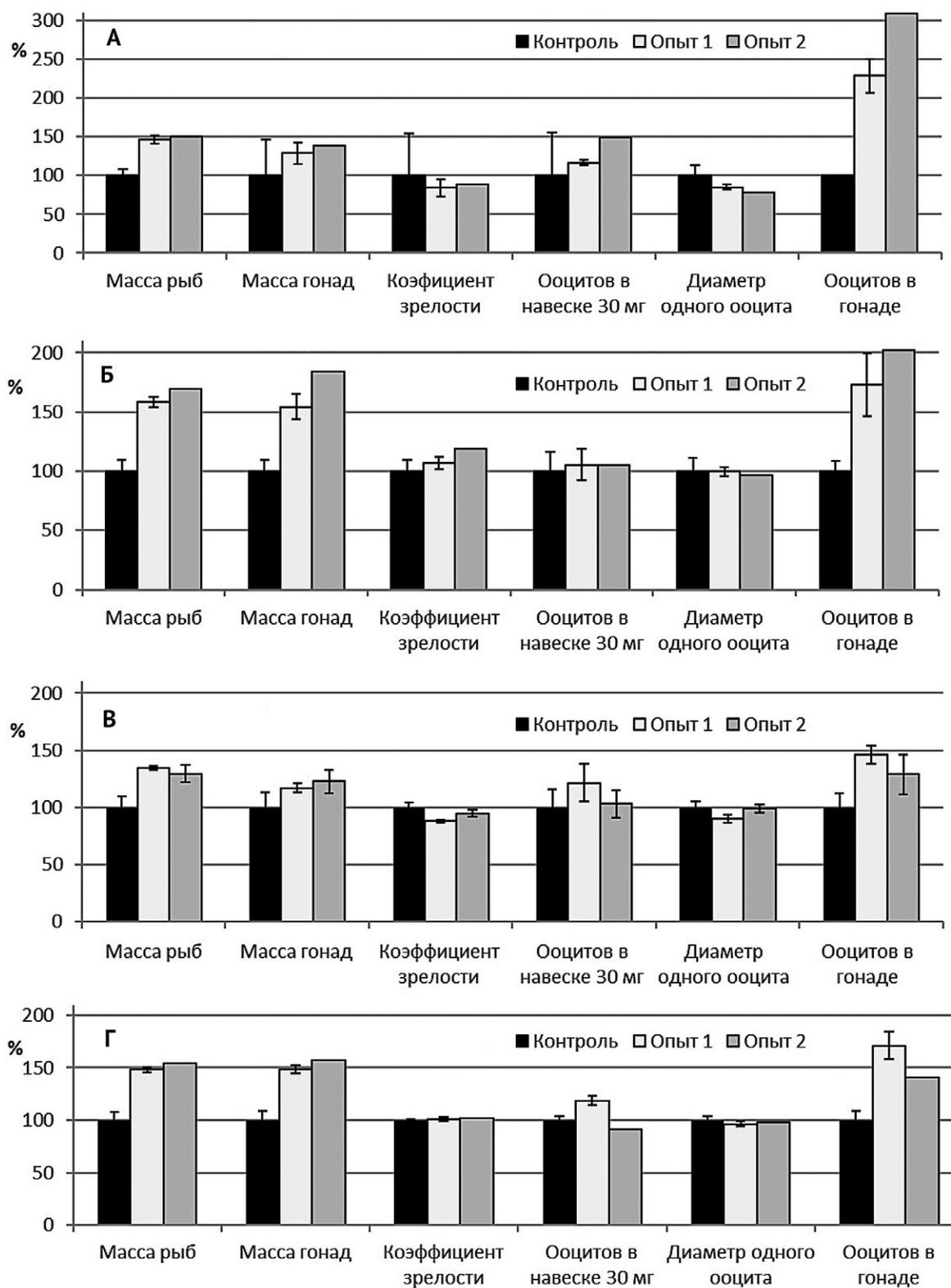


Рис. 3. Состояние яичников у самок мозамбикской тилапии в возрасте 171 сут. с коэффициентом зрелости до 2 (А), до 3 (Б), до 4 (С) и свыше 4% (Д) (пояснение в тексте)

Fig. 3. The ovaries condition about tilapia females at the age of 171 days with a maturity coefficient of up to 2 (A), up to 3 (B), up to 4 (C) and over 4% (D) (explanation in the text)

У большинства же рыб, судя по числу клеток на срезах и микроанатомической структуре гонад, формирование старшей генерации ещё продолжалось. Таким образом, оба периода кислотного воздействия прошли до формирования у рыб той генерации ооцитов, которые достигали дефинитивного размера при первом половом созревании.

Сравнивая результаты кислотного воздействия на молодь тилапии с результатами, полученными ранее, мы можем видеть их принципиальное сходство и не менее принципиальное различие. Сходство заключается в том, что во всех случаях кислотное воздействие на молодь явно стимулировало формирование фонда ооцитов у самок. Различия же проявились в отдалённых последствиях экспериментального воздействия. Если у молодёи форели наблюдали сокращение числа ооцитов к моменту окончания воздействия и как следствие этого сокращение величины абсолютной плодовитости при половом созревании [Зеленников, 2003], то у молодёи тилапии отметили увеличение числа ооцитов в момент окончания кислотного воздействия и, как следствие, увеличение плодовитости. Анализируя причину этих различий, мы видим, что у молодёи форели значительный период воздействия на рыб прошёл уже после того, как у самок сформировалась старшая генерация ооцитов периода превителлогенеза, а у самок тилапии формирование фонда ооцитов этого периода ещё не завершилось.

О разной динамике развития фонда половых клеток после воздействия на рыб с исходно различным состоянием гонад сообщали и ранее, не указывая, впрочем, на особую функцию начала превителлогенеза ооцитов [Чмилевский, 2017]. В свою очередь, мы, исследуя молодёи тихоокеанских лососей всех видов в природной среде на рыбоводных заводах и при проведении лабораторных экспериментов, выявили у них значительное перепроизводство половых клеток на начальных этапах развития — гониев и мейоцитов. Эти клетки в массе присутствовали и после того, как в яичниках завершалось формирование присущей моноциклическим лососевым единственной генерации ооцитов периода превителлогенеза [Зеленников, 2019; 2021]. Старшую функциональную генерацию ооцитов они не пополняли и подвергались тотальной резорбции преимущественно после вступления в период начала превителлогенеза. Аналогичное перепроизводство половых клеток у полициклических рыб оказалось столь же выраженным, только выявить его удалось, оказав на них внешнее сублетальное воздействие.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По совокупности полученных данных мы можем заключить, что сублетальное кислотное воздействие оказало не столько негативное, сколько стимулирующее влияние на рост и развитие яичников у молодёи тилапии, что, несомненно, является ярким проявлением сформулированной ранее концепции надёжности функционирования репродуктивной системы у рыб [Персов, 1972]. Уже в период воздействия у подопытных рыб восстановился темп роста, а после окончания воздействия увеличение массы тела у них осуществлялось ускоренным темпом. У подопытных самок к моменту окончания кислотного воздействия произошло увеличение фонда ооцитов периода превителлогенеза. При этом избыточное число ооцитов у них сохранилось вплоть до полового созревания, в результате чего наблюдали достоверное увеличение абсолютной плодовитости при сохранении диаметра и массы ооцитов.

Благодарности

Автор благодарит своих коллег по лаборатории экспериментальной лаборатории СПбГУ за помощь в содержании рыб: А.А. Ивойлова, И.Б. Цветкова, Н.В. Пименову.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Фиксацию рыб проводили в соответствии с правилами Европейской Конвенции о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях (Стасбург, 18 марта 1986 г.). Перед фиксацией рыб предварительно усыпляли; для усыпления использовали раствор менакоина.

Финансирование

Работа не имела дополнительного спонсорского финансирования.

ЛИТЕРАТУРА

- Зеленников О.В. 1993. О росте рыб и развитии их репродуктивной системы в условиях кислотной среды // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Вып. 2. С. 40–45.
- Зеленников О.В. 2003. Влияние закисления воды на гаметогенез радужной форели *Parasalmo mykiss* // Вопросы ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 388–401.
- Зеленников О.В. 2019. Гаметогенез тихоокеанских лососей. 3. Сравнительный анализ состояния гонад у молодёи тихоокеанских лососей в связи с формированием плодовитости // Труды ЗИН. Т. 323. № 4. С. 429–441.

- Зеленников О.В. 2021. Влияние процессов раннего оогенеза на развитие воспроизводительной системы у рыб // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО. 43 с.
- Микодина, Е.В., Седова, М.А., Чмилевский, Д.А. Микулин А.Е., Пьянова С.В., Полуэктова О.Г. 2009. Гистология для ихтиологов. Опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО. 112 с.
- Персов Г.М. 1972. Надёжность функционирования воспроизводительной системы рыб // Вопросы ихтиологии. Т. 12. Вып. 2. С. 258–272.
- Чмилевский Д.А., Лаврова Т.В. 1990. Влияние пониженной температуры на оогенез тилапии *Oreochromis mossambicus* // Вопросы ихтиологии. Т. 30. Вып. 1. С. 76–84.
- Чмилевский Д.А. 1995. Влияние пониженной температуры на оогенез тилапии *Oreochromis mossambicus* Peters. 3. Воздействие на рыб в возрасте 30 и 60 суток после вылупления // Вопросы ихтиологии. Т. 35. № 2. С. 266–272.
- Чмилевский Д.А. 2017. Оогенез рыб в норме и при экстремальных воздействиях. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та. 156 с.
- Kraft A.V., Peters H.M. 1963. Vergleichende studien uber die oogenese in der gattung tilapia (Cichlidae, Teleostei) // Zeitschrift fur Zellforschung. V. 220. № 61. P. 434–485.
- Tam W.H., Payson P.D., Roy R.J.J. 1986. Retardation and recovery of growth in brook trout try (*Salvelinus fontinalis*) exposed for various durations to acidified water // Canadian J. of Fisheries and Aquatic Science. V. 43. № 10. P. 2048–2050.
- Zelennikov O.V. 1997. The effect of acidification on the oogenesis of rainbow trout during sex differentiation // J. of Fish Biology. V. 50. P. 18–21.
- Zelennikov O.V., Mosyagina M.V., Fedorov K.E. 1999. Oogenesis inhibition, plasma steroid levels, and morphometric changes in the hypophysis in Russian sturgeon (*Acipenser gueldenstaedti Brandt*) exposed to low environmental pH // Aquatic Toxicology. V. 46. № 1. P. 33–42.
- Zelennikov O.V. 2019. Gametogenesis of Pacific salmon. 3. Comparative analysis of the state of the gonads in juvenile Pacific salmon in connection with the formation of fertility // Trudy ZIN. V. 323. № 4. P. 429–441.
- Zelennikov O.V. 2021. Influence of early oogenesis processes on the development of the reproductive system in fish. Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. M.: VNIRO. 43 s.
- Mikodina E.B., Sedova M.A., Chmilevskij D.A., Mikulin A.E., P'yanova S.V., Poluektova O.G. 2009. Histology for ichthyologists. Experience and Advice. M.: VNIRO. 112 pp.
- Chmilevskij D.A., Lavrova T.B. 1990. Effect of low temperature on tilapia oogenesis *Oreochromis mossambicus* // Voprosy ikhtiologii. V. 30. № 1. P. 76–84.
- Chmilevskij D.A. 1995. Effect of low temperature on the oogenesis of tilapia *Oreochromis mossambicus* Peters. 3. Exposure to fish at the age of 30 and 60 days after hatching // Voprosy ikhtiologii. V. 35. № 2. P. 266–272.
- Chmilevskij D.A. 2017. Fish oogenesis in normal conditions and under extreme impacts. St. Petersburg: Publishing House of St. Petersburg. university 156 p.
- Persov G.M. 1972. Reliability of the functioning of the reproductive system of fish // Voprosy ikhtiologii. V. 12. № 2. P. 258–272.
- Kraft A.V., Peters H.M. 1963. Vergleichende studien uber die oogenese in der gattung tilapia (Cichlidae, Teleostei) // Zeitschrift fur Zellforschung. V. 220. № 61. P. 434–485.
- Tam W.H., Payson P.D., Roy R.J.J. 1986. Retardation and recovery of growth in brook trout try (*Salvelinus fontinalis*) exposed for various durations to acidified water // Canadian J. of Fisheries and Aquatic Science. V. 43. № 10. P. 2048–2050.
- Zelennikov O.V. 1997. The effect of acidification on the oogenesis of rainbow trout during sex differentiation // J. of Fish Biology. V. 50. P. 18–21.
- Zelennikov O.V., Mosyagina M.V., Fedorov K.E. 1999. Oogenesis inhibition, plasma steroid levels, and morphometric changes in the hypophysis in Russian sturgeon (*Acipenser gueldenstaedti Brandt*) exposed to low environmental pH // Aquatic Toxicology. V. 46. № 1. P. 33–42.

REFERENCES

- Zelennikov O.V. 1993. On the growth of fish and the development of their reproductive system in an acidic environment // Vestnik of St. Petersburg State University. Ser. 3. № 2. P. 40–45.
- Zelennikov O.V. 2003. Effect of water acidification on gametogenesis of rainbow trout *Parasalmo mykiss* // Voprosy ikhtiologii. V. 43. № 3. P. 388–401.

Поступила в редакцию 08.06.2022 г.
Принята после рецензии 24.08.2022 г.