

УДК 597.553.2.577.175.4.6

УРОВЕНЬ ТИРЕОИДНЫХ И ПОЛОВЫХ СТЕРОИДНЫХ ГОРМОНОВ У ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* В МОРСКОЙ И ПРЕСНОВОДНЫЙ ПЕРИОДЫ НЕРЕСТОВОЙ МИГРАЦИИ

© 2022 г. Е. Д. Павлов¹*, Е. В. Ганжа¹, Д. С. Павлов¹

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

*E-mail: p-a-v@nxt.ru

Поступила в редакцию 22.05.2021 г.

После доработки 22.06.2021 г.

Принята к публикации 23.06.2021 г.

Изучены тиреоидные и половые стероидные гормоны у производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на этапе смены морского отрезка пути нерестовой миграции на пресноводный. Самцы меньшего размера заходят в р. Кереть раньше, чем крупные особи; у самок такие различия не выявлены. По сравнению с особями, находящимися в море, самки в реке характеризуются высоким уровнем трийодтиронина и повышенной скоростью дейодирования, а самцы – высоким уровнем тестостерона. Самки как в море, так и в реке отличаются от самцов высоким уровнем эстрадиола-17β и низким значением соотношения концентраций тестостерона к эстрадиолу-17β.

Ключевые слова: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, интродукция, тиреоидные гормоны, половые стероидные гормоны, Белое море, р. Кереть.

DOI: 10.31857/S00428752203016X

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* – моноциклический вид, ареал которого был существенно расширен за счёт случайного вселения в Великие озёра (Collins, 1975; Kennedy et al., 2005) и целенаправленной интродукции в реки бассейна Белого моря (Кудерский, 2001; Павлов, 2014; Алексеев и др., 2019). Предполагалось, что горбуша, освоив резервную кормовую базу Белого моря, не будет совершать дальних миграций (Смирнов, 1994). Интродукцию горбуши на Кольском п-ове проводили в несколько этапов, начиная с 1956 г. Первое время горбуша в основном возвращалась в р. Умба (Кандалакшский залив, Мурманская область), но в течение десятилетия распространилась по многим рекам Белого моря, что связывают с высокой степенью стрейнга (Алтухов и др., 1997). В текущем столетии численность подходов горбуши нечётной линии в реки Кольского п-ова увеличилась: средний вылов в 2001–2017 гг. составил 143.8 т (Алексеев и др., 2019). Возрос темп расселения горбуши, которая мигрирует не только в российские реки бассейна Баренцева моря, но и в реки ряда государств Северной Европы – Норвегии, Исландии и Великобритании (Hesthagen, Sandlund, 2007; Pettit, 2017; Sandlund et al., 2019), что указывает на высокую степень адаптации вида к условиям бассейна Северного Ледовитого океана. Горбуша Белого моря представляет уникальный материал для исследования механизмов адаптации, поскольку

ку большинство попыток переселения анадромных лососей других видов семейства Salmonidae были в основном безуспешными (Гордеева и др., 2005). При этом есть основания полагать, что лимитирующим фактором расселения вида является именно температура воды (Гордеева, 2010).

Эндокринная регуляция является основным связующим звеном между влиянием абиотических факторов, внутренними ритмами и сезонными физиологическими реакциями (Gwinner, 1981). Тиреоидные гормоны играют важную роль в покатной миграции лососёвых, принимают непосредственное участие в адаптации молоди к новым условиям среды при миграции в море (Баранникова, 1975; Iwata, 1995; Ojima, Iwata, 2010; Arjona et al., 2011; Campinho, 2019). Установлено, что у рыб концентрации тиреоидных и половых стероидных гормонов коррелируют между собой (Comeau, Campana, 2006).

В доступной литературе мы не обнаружили информацию о концентрации тиреоидных и половых стероидных гормонов у горбуши при совершении миграции из морской воды в пресную. Есть данные о динамике концентраций тиреоидных (Biddiscombe, Idler, 1983; Youngson, Webb, 1993; Leonard et al., 2001) и половых стероидных гормонов (Ueda et al., 1983; Ueda, Yamauchi, 1995; Leonard et al., 2001) у других лососёвых в процессе нерестовой миграции. Однако эти сведения не дают чёткого



Рис. 1. Карта-схема района работ: (●) – районы отлова горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*; острова: 1 – Горелый, 2 – Средний, 3 – Кереть, 4 – Пижостров.

представления о происходящих изменениях гормональной регуляции в период смены морского отрезка пути миграции на пресноводный. Всё возрастающая роль горбуши в экосистемах беломорских рек (Алексеев и др., 2019) требует всесторонней оценки её физиологического состояния, в том числе гормонального.

Цель данной работы – сравнить уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у горбуши на морском (Белое море) и пресноводном (р. Кереть) отрезках пути нерестовой миграции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объект исследования – производители горбуши нечётной линии в возрасте 2 года. Материал собирали 15–17.07.2019 г. в низовье р. Кереть (66°16'15" с.ш. 33°33'02" в.д.) и в Белом море (66°15'32" с.ш. 33°57'36" в.д.) (рис. 1) в период массовой нерестовой миграции вида. Река Кереть относится к Баренцево-Беломорскому бассейновому округу; площадь водосборного бассейна составляет 3360 км²; протяжённость реки 80 км, берёт начало в оз. Петриярви, впадает в Белое море (Государственный водный реестр, 2020) напротив двух островов Керетского архипелага (о. Горелый и о. Средний, Кандалакшский залив Белого моря, Республика Карелия). В период отбора проб температура воды в реке составляла 13°C, а в море – 10°C.

Производителей горбуши для исследований из р. Кереть нам любезно предоставляли рыбаки,

осуществлявшие её лицензионный лов в 2 км выше Керетской губы. Горбушу из моря приобрели у ООО “РиК”, осуществлявшего её отлов ставными неводами вблизи восточной оконечности о-ва Пижостров (в ~15 км от впадения р. Кереть в Белое море). Переданные в живом виде рыбы до момента отбора проб (≤30 мин) находились в садках соответственно в пресной или в морской воде.

У каждой особи прижизненно из хвостовой вены шприцом отбирали кровь (две пробы по 1.5 мл), измеряли длину по Смитту (*FL*) и массу тела; пол определяли по морфологическому строению половых желёз.

Кровь в пробирке объёмом 2 мл центрифугировали и замораживали при температуре –20°C. В камеральных условиях сыворотку (общий объём индивидуальной пробы ~ 2 мл) размораживали и методом иммуноферментного анализа с использованием тест-наборов производства DRG (ФРГ) на приборе Mindray MR 96A (КНР) определяли в ней концентрацию шести гормонов: общего (T₃) и свободного (FT₃) трийодтиронина, общего (T₄) и свободного (FT₄) тироксина, тестостерона (Ts) и эстрадиола-17β (E). Большая часть T₃ и T₄ в крови связана с белками сыворотки, а оставшаяся доля (<1%), т.е. FT₃ и FT₄, является биологически активной фракцией гормона (Ebbesson et al., 2000; Comeau, Campana, 2006). Рассчитывали доли свободных тиреоидных гормонов от их общего содержания (FT₃/T₃ и FT₄/T₄) в процентах, а также

Таблица 1. Длина (*FL*) и масса производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из Белого моря и р. Кереть

Место отлова	Самки			Самцы		
	<i>FL</i> , см	Масса, г	<i>n</i> , экз.	<i>FL</i> , см	Масса, г	<i>n</i> , экз.
Белое море	43 ± 0.9 39–46	1009 ± 61.3 660–1200	8	45 ± 0.9 40–52	1212 ± 78.9 830–2020	18
Р. Кереть	44 ± 0.6 40–48	1047 ± 44.5 655–1280	17	43 ± 1.4 37–55	1003 ± 115.0 625–2095	11

Примечание. Здесь и в табл. 2: над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя.

Таблица 2. Содержание тиреоидных гормонов у самок и самцов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из Белого моря и р. Кереть

Показатель	Белое море		Р. Кереть	
	Самки	Самцы	Самки	Самцы
T_3 , нг/мл	$1.2 \pm 0.34^{a,b}$ 0.2–3.2	2.6 ± 0.61 0.5–10.5	2.5 ± 0.40^a 0.3–4.9	3.3 ± 0.74^b 0.9–8.8
FT_3 , пг/мл	11.7 ± 2.28 4.0–20.8	14.5 ± 1.89 1.7–28.3	13.6 ± 1.34 4.8–22.7	15.5 ± 1.90 7.0–26.8
T_4 , мкг/дл	3.1 ± 1.17 0.5–10.3	6.2 ± 1.11^a 0.5–18.4	2.7 ± 0.54^a 0.1–7.7	4.2 ± 1.07 0.6–11.9
FT_4 , нг/дл	0.6 ± 0.23 0.2–1.2	0.8 ± 0.14 0.2–1.5	1.0 ± 0.06 0.5–1.4	0.8 ± 0.01 0.4–1.4
FT_3/T_3 , %	$1.44 \pm 0.318^{a,b}$ 0.46–2.79	0.84 ± 0.157 0.01–2.24	0.78 ± 0.153^a 0.30–2.55	0.68 ± 0.173^b 0.28–2.12
FT_4/T_4 , %	0.03 ± 0.014 0.01–0.07	0.01 ± 0.003^a 0.01–0.02	0.05 ± 0.012^a 0.02–0.15	0.04 ± 0.009 0.01–0.10
T_4/T_3	35.3 ± 10.20^a 5.5–92.6	25.6 ± 4.85^b 9.3–87.2	$7.5 \pm 1.44^{a,b}$ 0.6–17.0	20.2 ± 7.14 1.9–66.1

Примечание. Одинаковые буквы (^{a, b}) указывают на достоверные различия (*U*-критерий: $p < 0.05$).

показатель T_4/T_3 для оценки дейодирования – превращения T_4 в T_3 (Johnston, Eales, 1995; Comeau, Campana, 2006) – и показатель T_s/E для оценки перехода T_s в E (Kagawa et al., 1984; Павлов и др., 2015). Каждую пробу исследовали на содержание гормонов в двух повторностях. Всего уровень гормонов определили в крови 54 рыб: 28 экз. из реки и 26 экз. из моря.

Статистическая обработка материала выполнена по индивидуальным и обобщённым показателям. Сравнительный анализ длины и массы тела рыб выполнен с использованием *t*-критерия Стьюдента. Совокупность значений уровня гормонов в выборках соответствовала распределению, отличному от нормального: $p < 0.05$ (Колмогоров–Смирнов). Для оценки различий концентраций гормонов у разных групп рыб применяли *U*-критерий Манна–Уитни. Для оценки связи уровня в крови тиреоидных и половых стероидных гормонов рассчитан коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_s).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Длина и масса рыб. В Белом море и р. Кереть самки горбуши не различались по длине и массе тела ($p > 0.05$ здесь и далее по *t*-критерию Стьюдента) (табл. 1). При этом длина и масса самок были заметно меньше, чем у самок из той же реки, исследованных в 2001 и 2003 гг. (Гордеева, 2003; Дорофеева, 2009). Самцы в реке имели меньшие размеры и массу, чем в море ($p < 0.001$). В выборке из Белого моря был один самец *FL* 55 см и массой 2020 г, что в два раза превышало среднюю массу остальных пойманных в этом районе самцов (статистический анализ длины и массы горбуши проведён без учёта этой особи).

Концентрация тиреоидных гормонов. Парное сравнение (*U*-критерий) концентраций тиреоидных гормонов и их относительных показателей выявило ряд достоверных различий при миграции горбуши из морской воды в пресную (табл. 2). Уровень T_3 у самок, зашедших в реку, по сравнению с самками из моря выше в два раза. Доля свободной

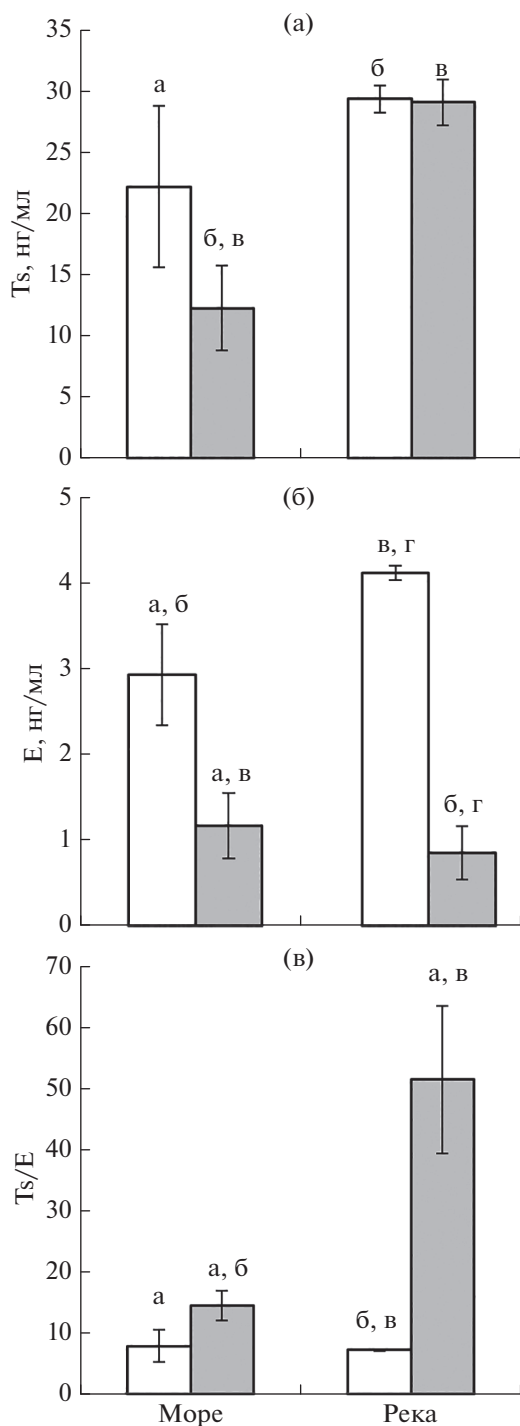


Рис. 2. Содержание половых стероидных гормонов в крови самок (□) и самцов (■) горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из Белого моря и р. Кереть: а – тестостерон (Ts), б – эстрадиол-17β (E), в – соотношение концентраций Ts/E; (I) – ошибка средней; одинаковые буквы (а–г) указывают на достоверные различия (*U*-критерий: $p < 0.05$).

фракции этого гормона (FT_3/T_3) и показатель T_4/T_3 , напротив, ниже соответственно в 1.9 и 4.7 раза. У самцов отмечена лишь сходная тенденция (раз-

личия недостоверны) изменения уровней T_3 , FT_3 и T_4/T_3 .

Концентрация половых стероидных гормонов. Концентрация Ts в крови самцов, находящихся в реке, в 2.4 раза выше, чем у самцов в море (рис. 2а). Концентрация E в первую очередь отражает половые различия: у самок уровень этого гормона значительно выше, чем у самцов – в море в 2.5 раза, а в реке в 4.8 раза (рис. 2б). Показатель Ts/E у самок при миграции из моря в реку не меняется, а у самцов возрастает в 3.6 раза преимущественно за счёт увеличения концентрации тестостерона (рис. 2в).

Корреляционный анализ показал, что у самок как в море, так и в реке наблюдается положительная связь содержания Ts и E в крови: соответственно $r_s = 0.71$ при $p = 0.047$ и $r_s = 0.67$ при $p = 0.003$. У самцов в море такая связь выражена слабее ($r_s = 0.49$ при $p = 0.048$), а в реке она не выявлена ($p > 0.05$).

Самцы в море характеризуются положительной связью концентраций T_3 и FT_3 с уровнем половых стероидных гормонов (Ts и E): T_3 и Ts – $r_s = 0.53$ при $p = 0.027$; T_3 и E – $r_s = 0.68$ при $p = 0.002$; FT_3 и Ts – $r_s = 0.77$ при $p = 0.001$; FT_3 и E – $r_s = 0.84$ при $p < 0.001$. У этих рыб содержание T_4 в крови коррелирует с уровнем E ($r_s = 0.57$ при $p = 0.013$), а показатель T_4/T_3 связан с Ts/E: -0.60 при $p = 0.013$. У самцов, находящихся в реке, все указанные связи недостоверны ($p > 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют, что по ряду эндокринологических показателей производители горбуши, зашедшие в реку, отличаются от особей, ещё находящихся в море. Происходящие гормональные изменения при миграции рыб из морской воды в пресную, как правило, обусловлены двумя параллельными процессами: адаптацией особи к гипоосмолярной среде и продолжающимся половым созреванием в пресной воде. Проанализируем полученные данные, основываясь на ходе этих процессов.

Адаптация рыб при перемещении в пресную воду осуществляется путём осморегуляции, в которой могут принимать участие и гормоны щитовидной железы (Comeau, Samrana, 2006). Однако оценку уровня тиреоидных гормонов у лососёвых авторы чаще соотносят с периодом их полового созревания. Так, у атлантического лосося *Salmo salar* при содержании в морской и пресной воде отмечали повышение концентраций T_3 и T_4 в преднерестовый период и их снижение во время нереста (Dickhoff et al., 1989). Половые различия у рыб по этим гормонам регистрировали только во время нереста. Уровень T_3 у производителей атлантического лосося был максимальным при нахождении особей в

прибрежной зоне и снижался в пресноводный период миграции, достигая минимума у рыб вблизи нерестилищ (Youngson, Webb, 1993). У самок и самцов нерки *Oncorhynchus nerka* в течение нерестовой миграции (по мере достижения нерестово-выростных участков) концентрации T_3 и T_4 снижаются (Biddiscombe, Idler, 1983; Leonard et al., 2001).

В отличие от приведённых данных литературы наши исследования проведены в течение короткого периода (3 сут), поэтому они не позволяют рассмотреть динамику изменения уровня гормонов. Тем не менее с помощью них можно оценить изменения тиреоидных гормонов, связанные с адаптацией рыб к пресной воде. Достоверные различия между производителями горбуши в реке и находящимися ещё в море отмечены только у самок по T_3 и относительным показателям — FT_3/T_3 и T_4/T_3 ; у самцов наблюдается лишь сходная тенденция. Разная скорость изменения указанных показателей у самок и самцов может быть обусловлена разными сроками их захода в реку. В целом отсутствие выраженных изменений в работе щитовидной железы (по всем исследованным тиреоидным гормонам и их соотношениям) у горбуши может быть связано с реализацией её адаптации к пресной воде ещё на морском отрезке пути нерестовой миграции. Так, например, у смолтов черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* перестройка осморегуляции начинается в преддверии ската в море (Павлов и др., 2017). Подготовка к переходу из морской среды в пресную у горбуши может также происходить заранее — ещё в море. На вероятность такого механизма указывают данные по кижучу *O. kisutch* (Sower, Schreck, 1982), у которого блокировка возможности перехода из морской воды в пресную приводит к высокой смертности.

Отметим, что модификация работы эндокринной системы может быть связана не только с изменением осмолярности среды, но и с температурой воды. Так, на *Danio rerio* показано регуляторное действие тиреоидных гормонов при снижении температуры (Little et al., 2013). Есть данные, что скорость дейодирования, которую отражает показатель T_4/T_3 , у радужной форели (Eales et al., 1982; Johnston, Eales, 1995), зимней камбалы *Pseudopleuronectes americanus* (Eales, Fletcher, 1982) и трески *Gadus morhua* (Comeau, Campana, 2006) прямо коррелирует с температурой воды. В нашей работе показано, что при миграции в реку у самок горбуши за счёт увеличения скорости дейодирования (снижение T_4/T_3) возрастает уровень T_3 . Эти изменения также могут быть связаны с более высокой температурой воды в р. Кереть по сравнению с морем (13 против 10°C).

Концентрации половых стероидных гормонов, вероятно, слабо связаны с переходом рыб в гипоосмотическую среду. Например, у кеты *O. keta* высокие концентрации Е у самок и Ts у самцов наблю-

даются на протяжении морского и речного преднерестового периодов, снижаясь во время нереста (Ueda et al., 1983; Ueda, Yamauchi, 1995). В то же время похожие данные были получены на резидентной нерке (весь жизненный цикл проходит в пресной воде) в период её нерестовой миграции на озёрные нерестилища (Leonard et al., 2001). То есть концентрации половых стероидных гормонов у рыб в первую очередь отражают их половую зрелость. Сравним концентрации половых стероидных гормонов у горбуши из реки и моря. Уровень Ts в крови самцов горбуши в реке был заметно выше, чем у самцов, находящихся ещё в море, что указывает на продолжающееся половое созревание. Концентрация Е при миграции в реку практически не менялась ни у самцов, ни у самок. Половые различия хорошо отражает уровень Е (у самок выше, чем у самцов) и показатель Ts/E (у самок ниже, чем у самцов). У самцов Ts/E заметно повышается при миграции в реку преимущественно за счёт увеличения содержания тестостерона в крови. Выявленные закономерности свидетельствуют о том, что самки горбуши во время захода в реку и в море характеризуются сходным состоянием репродуктивной системы, а самцы, достигшие реки, более зрелые, чем самцы в море. Увеличение концентрации Ts у самцов горбуши в реке указывает на то, что заход в пресную воду катализирует их сперматогенез. На производителях кижуча показано (Sower, Schreck, 1982), что отсутствие возможности мигрировать из моря в реку угнетает репродуктивную функцию как самок, так и самцов.

Самцы горбуши, вероятно, могут заходить в реку раньше самок. На это указывают различия в реакции репродуктивной системы самцов (положительная реакция) и самок (отсутствие реакции) на их перемещение в пресную воду. Половой диморфизм по срокам захода в реку в период нерестовой миграции отмечали у горбуши Британской Колумбии (Pritchard, 1937), у других лососёвых (Shapovalov, Taft, 1954; Lorz, Northcote, 1965; Quinn et al., 2016), в том числе и у полициклического вида — кумжи *S. trutta*. Так, для самцов кумжи по сравнению с самками характерны поздняя покатная миграция в море и раннее возвращение в реку на нерест (Pemberton 1976; Berg, Jonsson 1990). В некоторых случаях это приводит к тому, что самцы достигают нерестовых участков раньше самок (Jonsson, Jonsson, 2011). Однако есть данные (Dahl et al., 2015) о раннем заходе самок кумжи в реку по сравнению с самцами. Отметим, что продолжительность нахождения лососёвых в море связана не только с полом, но и во многом зависит от температурных и кормовых условий (de Leeuw et al., 2007).

Длина и масса самцов горбуши в выборке из реки заметно меньше, чем в таковой из моря. Вероятно, самцы меньшего размера заходят в реку и достигают половой зрелости несколько раньше, чем

крупные особи. Это хорошо согласуется с информацией о том, что в новом регионе обитания горбуша сохранила присущую ей в нативном ареале (р. Ола, Магаданская область) особенность — увеличение к концу хода доли более крупных производителей (Дорофеева, 2009). Увеличение размеров горбуши к концу нерестового хода отмечали и в другой части ареала — Британской Колумбии (Pritchard, 1937). Мы предполагаем, что это связано с тем, что крупным особям требуется несколько больше времени для достижения полового созревания.

Выявленные изменения концентраций исследованных гормонов отражают их связь на морском и речном этапах нерестовой миграции горбуши, а также её половой диморфизм. Самки как в море, так и в реке характеризуются стабильной связью T_s с E при отсутствии значимых корреляций по концентрациям тиреоидных гормонов. У самцов в море выявлены корреляции уровней тиреоидных и половых стероидных гормонов, однако такие связи значительно ослабевают в реке. Следовательно, в период подготовки к миграции в реку самки и самцы горбуши характеризуются не только разным гормональным статусом, но и, по всей видимости, разной степенью вовлечения тиреоидных гормонов в процессы полового созревания. По сравнению с особями, находящимися в море, самки горбуши в реке характеризуются высоким уровнем T_3 и повышенной скоростью дейодирования, а самцы — более высоким уровнем T_s . Выявленные особенности указывают на половой диморфизм у горбуши при миграции из моря в реку.

ВЫВОДЫ

1. При нерестовой миграции из Белого моря в р. Кереть у самок горбуши повышается уровень трийодтиронина, снижается доля его свободной фракции, увеличивается скорость дейодирования (превращение T_4 в T_3). У самцов прослеживается сходная тенденция, но различия недостоверны.

2. Находящиеся ещё в море и зашедшие в реку самки не различаются по уровню половых стероидных гормонов и показателю их отношения (T_s/E). Самцы, зашедшие в реку, характеризуются более зрелым состоянием, чем самцы в море, на что указывают высокий уровень тестостерона и величина T_s/E .

3. На этапе смены морского отрезка пути нерестовой миграции на пресноводный самки горбуши отличаются от самцов высоким уровнем эстрадиола- 17β и низким значением T_s/E .

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны сотрудникам Северо-Западного территориального управления Росрыболовства за

оказанное содействие; М.А. Ручёву (ИПЭЭ РАН, КарНЦ РАН) за помощь при сборе материала; А.Б. Бурлакову (МГУ) и В.В. Костину (ИПЭЭ РАН) за ценные замечания по тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 19-14-00015.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев М.Ю., Ткаченко А.В., Зубченко А.В. и др. 2019. Распространение, эффективность нереста и возможность промысла интродуцированной горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) в реках Мурманской области // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 12. № 1. С. 1–13.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. 1997. Популяционная генетика лососёвых рыб. М.: Наука, 228 с.
- Баранникова И.А. 1975. Функциональные основы миграций рыб. Л.: Наука, 210 с.
- Гордеева Н.В. 2003. Генетические процессы у горбуши интродуцированной в бассейне Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИОГен РАН, 24 с.
- Гордеева Н.В. 2010. Беломорская горбуша: итоги и перспективы акклиматизации // Рыб. хоз-во. № 5. С. 65–67.
- Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П. 2005. Генетическая дифференциация тихоокеанской горбуши при освоении нового ареала // ДАН. Т. 400. № 5. С. 714–717.
- Государственный водный реестр. 2020. (<http://textual.ru/gvr/>. Version 05/2020).
- Дорофеева Е.А. 2009. Морфобиологические адаптации горбуши в Белом море // Матер. XXVIII Междунар. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера”. СПб. С. 195–202.
- Кудерский Л.А. 2001. Акклиматизация рыб в водоёмах России: состояние и пути развития // Вопр. рыболовства. Т. 2. № 1(5). С. 6–85.
- Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Костин В.В. 2015. Содержание тиреоидных и половых стероидных гормонов у сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* из двух пространственных группировок при разной продолжительности голодания // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 415–422. <https://doi.org/10.7868/S0002332915040116>
- Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Костин В.В. 2017. Содержание Na^+ , K^+ , Cl^- и Ca^{2+} в крови молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* при внутривидовой дифференциации // Там же. № 6. С. 585–592. <https://doi.org/10.7868/S0002332917060017>
- Павлов С.Д. 2014. Результаты акклиматизации дальневосточной горбуши в Европе и о стабилизации уловов // Рыб. хоз-во. № 2. С. 85–88.
- Смирнов А.И. 1994. Экологические подходы к работе с горбушей и кетой в бассейнах Баренцева и Белого морей // Матер. V Всерос. совещ. “Систематика, биология

- и биотехника разведения лососёвых рыб". СПб. С. 181–183.
- Arjona F.J., Vargas-Chacoff L., del Río M.P. et al. 2011. Effects of cortisol and thyroid hormone on peripheral outer ring deiodination and osmoregulatory parameters in the Senegalese sole (*Solea senegalensis*) // J. Endocrinol. V. 208. № 3. P. 323–330. <https://doi.org/10.1530/JOE-10-0416>
- Berg O.K., Jonsson B. 1990. Growth and survival rates of anadromous trout (*Salmo trutta* L.) from the Vardnes river, northern Norway // Environ. Biol. Fish. V. 29. P. 145–154. <https://doi.org/10.1007/BF00005031>
- Biddiscombe S., Idler D.R. 1983. Plasma levels of thyroid hormones in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) decrease before spawning // Gen. Comp. Endocrinol. V. 52. № 3. P. 467–470. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(83\)90187-9](https://doi.org/10.1016/0016-6480(83)90187-9)
- Campinho M.A. 2019. Teleost metamorphosis: the role of thyroid hormone // Front. Endocrinol. V. 10. P. 1–12. <https://doi.org/10.3389/fendo.2019.00383>
- Collins J.J. 1975. Occurrence of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in Lake Huron // J. Fish. Res. Board Can. V. 32. № 3. P. 402–404. <https://doi.org/10.1139/f75-047>
- Comeau L.A., Campana S.E. 2006. Correlations between thyroidal and reproductive endocrine status in wild Atlantic cod // Can. Tech. Rept. Fish. Aquat. Sci. № 2682. 14 p.
- Dahl J., Dannewitz J., Karlsson L. et al. 2015. The timing of spawning migration: implications of environmental variation, life history, and sex // Can. J. Zool. V. 82. № 12. P. 1864–1870. <https://doi.org/10.1139/z04-184>
- de Leeuw J.J., ter Hofstede R., Winer H.V. 2007. Sea growth of anadromous brown trout (*Salmo trutta*) // J. Sea. Res. V. 58. № 2. P. 163–165. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2006.12.001>
- Dickhoff W.W., Yan L., Plisetskaya E.M. et al. 1989. Relationship between metabolic and reproductive hormones in salmonid fish // Fish Physiol. Biochem. V. 7. № 1–6. P. 147–155. <https://doi.org/10.1007/bf00004701>
- Eales J.G., Fletcher G.L. 1982. Circannual cycles of thyroid hormones in plasma of winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus* Walbaum) // Can. J. Zool. V. 60. № 3. P. 304–309. <https://doi.org/10.1139/z82-040>
- Eales J.G., Chan J.P., Van Der Kraak G.J. et al. 1982. Effects of temperature on plasma thyroxine and iodide kinetics in rainbow trout, *Salmo gairdneri* // Gen. Comp. Endocrinol. V. 47. № 3. P. 295–307. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(82\)90237-4](https://doi.org/10.1016/0016-6480(82)90237-4)
- Ebbesson L.O.E., Björnsson B.T., Stefánsson S.O., Ekström P. 2000. Free plasma thyroxine levels in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, during parr-smolt transformation: comparison with total thyroxine, total triiodothyronine, and growth hormone levels // Fish Physiol. Biochem. V. 22. № 1. P. 45–50. <https://doi.org/10.1023/a:1007841517552>
- Gwinner E. 1981. Circannual systems // Biological rhythms / Ed. Aschoff J. N.Y.: Plenum. P. 391–410.
- Hesthagen T., Sandlund O.T. 2007. Non-native freshwater fishes in Norway: history, consequences and perspectives // J. Fish Biol. V. 71. Suppl. D. P. 173–183. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01676.x>
- Iwata M. 1995. Downstream migratory behavior of salmonids and its relationship with cortisol and thyroid hormones: a review // Aquaculture. V. 135. № 1–3. P. 131–139. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(95\)01000-9](https://doi.org/10.1016/0044-8486(95)01000-9)
- Johnston C.E., Eales J.G. 1995. Effects of acclimation and assay temperature on outer- and inner-ring thyroxine and 3,5,3-triiodo-L-thyronine deiodination by liver microsomes of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // J. Exp. Zool. V. 272. № 6. P. 426–434. <https://doi.org/10.1002/jez.1402720604>
- Jonsson B., Jonsson N. 2011. Ecology of Atlantic salmon and brown trout: habitat as a template for life histories // Fish Fish. Ser. V. 33. 680 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-1189-1>
- Kagawa H., Young G., Nagahama Y. 1984. *In vitro* estradiol-17 beta and testosterone production by ovarian follicles of the goldfish, *Carassius auratus* // Gen. Comp. Endocrinol. V. 54. № 1. P. 139–143. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(84\)90209-0](https://doi.org/10.1016/0016-6480(84)90209-0)
- Kennedy A.J., Greil R.W., Back R.C., Sutton T.M. 2005. Population characteristics and spawning migration dynamics of pink salmon in U.S. Waters of the St. Marys river // J. Great Lakes Res. V. 31. № 1. P. 11–21. [https://doi.org/10.1016/s0380-1330\(05\)70234-3](https://doi.org/10.1016/s0380-1330(05)70234-3)
- Leonard J.B.K., Iwata M., Ueda H. 2001. Seasonal changes of hormones and muscle enzymes in adult lacustrine masu (*Oncorhynchus masou*) and sockeye salmon (*O. nerka*) // Fish Physiol. Biochem. V. 25. № 2. P. 153–163. <https://doi.org/10.1023/a:1020512105096>
- Little A.G., Kunisue T., Kannan K., Seebacher F. 2013. Thyroid hormone actions are temperature-specific and regulate thermal acclimation in zebrafish (*Danio rerio*) // BMC Biol. V. 11. № 1. Article 26. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-11-26>
- Lorz H.W., Northcote T.G. 1965. Factors affecting stream location, and timing and intensity of entry by spawning kokanee (*Oncorhynchus nerka*) into an inlet of Nicola Lake, British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. V. 22. № 3. P. 665–685. <https://doi.org/10.1139/f65-060>
- Ojima D., Iwata M. 2010. Central administration of growth hormone-releasing hormone and corticotropin-releasing hormone stimulate downstream movement and thyroxine secretion in fall-smolting coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Gen. Comp. Endocrinol. V. 168. № 1. P. 82–87. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2010.04.007>
- Pemberton R. 1976. Sea trout in North Argyll sea lochs, population, distribution and movements // J. Fish Biol. V. 9. № 2. P. 157–179. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1976.tb04670.x>
- Pettit H. 2017. Britain's native salmon are under threat from a pink rival that escaped into the sea from Russian farms. (<https://www.dailymail.co.uk/sciencetech/article-4829918/Britain-s-native-salmon-threat-pink-rival.html>. Version 05/2021).
- Pritchard A.L. 1937. Variation in the time of run, sex proportions, size and egg content of adult pink salmon (*Oncorhynchus nerka*) // J. Fish. Res. Board Can. V. 14. № 1. P. 1–12.

- rhynchus gorbuscha*) at McClinton Creek, Masset Inlet, B.C. // J. Biol. Board Can. V. 3. № 5. P. 403–416.
<https://doi.org/10.1139/f37-023>
- Quinn T.P., McGinnity P., Reed T.E. 2016. The paradox of “premature migration” by adult anadromous salmonid fishes: patterns and hypotheses // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 73. № 7. P. 1–68.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0345>
- Sandlund O.T., Berntsen H.H., Fiske P. et al. 2019. Pink salmon in Norway: the reluctant invader // Biol. Invasions. V. 21. № 4. P. 1033–1054.
<https://doi.org/10.1007/s10530-018-1904-z>
- Shapovalov L., Taft A.C. 1954. The life histories of the steelhead rainbow trout (*Salmo gairdneri gairdneri*) and silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Fish Bull. Cal. Dept. Fish Game. V. 98. P. 1–375.
- Sower S.A., Schreck C.B. 1982. Steroid and thyroid hormones during sexual maturation of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in seawater or fresh water // Gen. Comp. Endocrinol. P. 47. № 1. P. 42–53.
[https://doi.org/10.1016/0016-6480\(82\)90082-x](https://doi.org/10.1016/0016-6480(82)90082-x)
- Ueda H., Yamauchi K. 1995. Chapter 14. Biochemistry of fish migration // Biochemistry and molecular biology of fish V. 5 / Eds. Hochachka P.W., Mommsen T.P. Amsterdam: Elsevier Sci. P. 265–279.
[https://doi.org/10.1016/s1873-0140\(06\)80040-8](https://doi.org/10.1016/s1873-0140(06)80040-8).
- Ueda H., Hiroi O., Hara A. et al. 1983. Changes in serum concentrations of steroid hormones, thyroxine, and vitellogenin during spawning migration of the chum salmon, *Oncorhynchus keta* // Gen. Comp. Endocrinol. V. 53. № 2. P. 203–211.
[https://doi.org/10.1016/0016-6480\(84\)90243-0](https://doi.org/10.1016/0016-6480(84)90243-0)
- Youngson A.F., Webb J.H. 1993. Thyroid hormone levels in Atlantic salmon (*Salmo salar*) during the return migration from the ocean to spawn // J. Fish Biol. V. 42. № 2. P. 293–300.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb00329.x>