



Экологическое и эпигенетическое воздействие на искусственно разводимых тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*

DOI: 10.37663/0131-6184-2023-6-28-41 EDN yjoiwf

Обзорная статья
УДК 639.321

Воробьев Валерий Васильевич – доктор технических наук, академик РАЕН, эксперт ФГБУ «Федеральный центр охраны здоровья животных» (ФГБУ «ВНИИЗЖ»), @vvorobyev@mail.ru, г. Владимир, Россия

Адрес: ФГБУ «Федеральный центр охраны здоровья животных» (ФГБУ «ВНИИЗЖ») – 600901, г. Владимир, мкр. Юрьевец

Аннотация.

Приведены основополагающие причины сокращения численности природных лососёвых стад в странах северного бассейна Тихого океана и в южных акваториях российского Дальнего Востока. Показано, как научно необоснованное создание системы лососёвых рыбоводных заводов вызвало образование негативных экосистемных, социальных и экономических последствий от крупномасштабного искусственного выращивания всех видов тихоокеанских лососей. Рассматривается колоссальное влияние эколого-эпигенетического воздействия на трансформацию онтогенеза, снижение жизнестойкости и воспроизводства здорового потомства, утрату навигационно-врождённого инстинкта (хоминга) у искусственно выращиваемых тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*.

Ключевые слова:

экология, эпигенетика, лосось, разведение, стресс, онтогенез, хоминг, жизнестойкость, больное потомство

Для цитирования:

Воробьев В.В. Экологическое и эпигенетическое воздействие на искусственно разводимых тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* // Рыбное хозяйство. 2023. № 6. С. 28-41. DOI: 10.37663/0131-6184-2023-6-28-41 EDN yjoiwf

EECOLOGICAL AND EPIGENETIC IMPACT ON ARTIFICIALLY BRED PACIFIC SALMON OF THE GENUS *ONCORHYNCHUS*

Vorobyov Valery Vasilyevich – Doctor of Technical Sciences, Academician of the Russian Academy of Sciences, expert of the Federal State Budgetary Institution "Federal Center for Animal Health Protection" (FSBI "VNIIZH"), @vvvorobyev@mail.ru, Vladimir, Russia

Address: FSBI "Federal Center for Animal Health Protection – 600901, Vladimir, md. Yuryevets, FSBI "VNIIZH"

Annotation. The fundamental reasons for the decline in the number of natural salmon herds in the countries of the northern Pacific basin and in the southern waters of the Russian Far East are given. It is shown how the scientifically unjustified creation of a system of salmon hatcheries caused the formation of negative ecosystem, social and economic consequences from large-scale artificial cultivation of all types of Pacific salmon. The colossal influence of ecological and epigenetic influence on the transformation of ontogenesis, reduction of vitality and reproduction of healthy offspring, loss of navigation-innate instinct (homing) in artificially raised Pacific salmon of the genus *Oncorhynchus* is considered.

Keywords:

ecology, epigenetics, salmon, breeding, stress, ontogenesis, homing, resilience, sick offspring

For citation:

Vorobyov V.V. Ecological and epigenetic impact on artificially bred Pacific salmon of the genus *Oncorhynchus* // Fisheries. 2023. No. 6. Pp. 28-41. DOI: 10.37663/0131-6184-2023-6-28-41 EDN yjoiwf

ВВЕДЕНИЕ

В сопредельных странах северного бассейна Тихого океана промышленный лов лососей рода *Oncorhynchus* ведётся более 170 лет. В конце XX века и, особенно, в XXI столетии происходило значительное сокращение численности природных лососёвых стад в Северной Пацифике, в том числе, в южных акваториях российского Дальнего Востока. Одной из многих существенных причин сокращения численности стад тихоокеанских лососей называют повсеместное развитие системы лососёвых рыболовных заводов, спровоцировавшее образование негативных экосистемных, социальных и экономических последствий от крупномасштабного искусственного воспроизводства всех видов лососей рода *Oncorhynchus*.

Цель работы – показать безмерно значимое влияние эколого-эпигенетического воздействия на трансформацию онтогенеза, снижение жизнестойкости и воспроизводства здорового потомства, утрату навигационно-врождённого инстинкта (хоминга) у искусственно выращиваемых тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*.

I. Актуальные проблемы искусственного воспроизводства тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*

1.1. Тихоокеанские лососи семейства Salmonidae рода *Oncorhynchus* кета (*O. keta*), нерка (*O. nerka*), чавыча (*O. tshawytscha*), горбуша (*O. gorbuscha*), кижуч (*O. kisutch*), сима (*O. masou*) обитают в северной части бассейна Тихого океана и прилегающих районах – бассейнах Ледовитого океана. Тихоокеанские лососи являются наиболее важными промысловыми рыбами, обладающими высокой пищевой и биологической ценностью и имеющими большое социально-экономическое значение для стран северного Тихоокеанского региона.

За более чем полувековую нерациональную промысловую политику, как в сфере вылова тихоокеанских лососей в реках и прибрежных акваториях на западе Канады и США, Японии, Южной Кореи и Китае, а также в Дальневосточных регионах России, так и искусственного культивирования заводской молоди лососей, произошло существенное сокращение биоресурсов и возможности воспроизводства природных популяций за счёт естественного нереста всех видов лососей в Северной Пацифике. Образовалась мировая межгосударственная трудно разрешаемая проблема.

К угрозам исчезновения тихоокеанских лососей относятся нерациональное рыболовство и браконьерство, вырубка лесов в нерестоохранной зоне рек и лесосплав, нарушение русел нерестовых рек, мелиорация, сельскохозяйственное производство, горнорудная промышленность, гидроэнергетика, транспорт, сброс загрязнённых и неочищенных промышленных и сточных вод и т.п. К этому ряду угроз, как это ни звучит парадоксально, относят попытки во всех странах Тихоокеанского бассейна компенсировать негативные последствия выпечерченных видов деятельности путём **искусственного выращивания лососей** [13].

В этом аспекте автор бестселлера «Лосось без рек» Джим Лихатович [17], акцентирует: «Одной из главных проблем лосося является то, что существует не одна какая-то угроза его существованию, а непрерывный их ряд – почти в каждой точке местообитания, в течение всего жизненного пути. При каждом контакте с индустриальной экономикой, от истоков до океана, лосось ведёт безнадежную борьбу за среду обитания».

1.2. Тихоокеанских лососей начали искусственно выращивать во второй половине XIX в. в Северной Америке, позже – в Японии в качестве компенсации убывающих биоресурсов,

в связи с чрезмерным выловом рыб и уничтожением среды их пресноводного обитания при лесоразработках и сельскохозяйственной деятельности [17; 35; 40]. Ориентация на заводское воспроизводство, без ограничения рыболовства, нанесла тяжёлый урон естественным популяциям тихоокеанских лососей в США, особенно в бассейне р. Колумбии [17; 51]. Начав позже искусственное выращивание лососей, Япония увеличила свои рыбные ресурсы, отчасти заместив природные популяции заводскими [36], хотя качество, возвращающихся производителей кеты, постоянно снижается, вследствие генетических мутаций – уменьшаются размеры и масса лососей [37].

Сегодня в Северной Пацифике действуют более 850 лососёвых рыболовных заводов, из которых 378 предприятий расположены в Японии, в Канаде лососей воспроизводят на 191 заводе, а в США – на 178. Ещё 12 ЛРЗ работают в Республике Корея, по 4 завода – в Китае и КНДР. На российском Дальнем Востоке в настоящее время функционирует 90 рыболовных предприятий, основным регионом искусственного воспроизводства лососёвых является Сахалинская область. По данным NPAFC (Северотихоокеанская комиссия по анадомным рыбам), в последние годы в океан ежегодно выпускают более 5,5 млрд молоди различных видов тихоокеанских лососей, основная масса из которых – кета и горбуша, являющихся мощнейшим фактором воздействия на тихоокеанскую природную среду.

Наибольшего успеха в области искусственного разведения лососей добилась Япония: с начала 1980-х годов она выпускает ежегодно около 2 млрд экземпляров молоди кеты. В результате создания Японией стада кеты (японская кета) – самого крупного по биомассе стада лососей в Тихом океане, существенно изменилась география воспроизводства лососей в целом. Если в начале XX в., размножающаяся в реках, на территории Японии кета обеспечивала 3% азиатского улова, то в начале XXI столетия рыболовные заводы Хоккайдо и Хонсю обеспечивали около 80% азиатского улова кеты. Улов кеты искусственного воспроизводства в 5-6 раз превышает исторический максимум уловов лососей природных стад на территории Японии в 1980-х годах [11].

Количество популяций искусственно воспроизводимых и природных стад лососей в восточной и западной частях Северной Пацифики значительно различается. Так, если доля искусственно воспроизводимых лососей в общем американском улове составляет около 10-15% (на Аляске около 70 тыс. т или 31% вылова заводских лососей), то в азиатском – 40-50%, в основном за счёт японской кеты [12].

Точки зрения о пищевой конкуренции лососей природного и заводского происхождения, в период нагула в океане, кардинально различаются. Ряд исследователей полагают, что регулярные выпуски кеты, выращиваемой на япон-

ских ЛРЗ, переполняют Северную Пацифику [3; 28; 30]. При этом отмечено снижение массы, размеров, плодовитости кеты, увеличение возраста её созревания; патологические изменения в мышцах и печени рыб. Обнаружена донерестовая гибель производителей в океане, при уходе за пределы нагульного ареала [11; 39]. Негативные изменения, вызванные большими выпусками японской заводской кеты, затрагивают и дикие популяции того же вида.

Сторонники другой точки зрения вполне обоснованно отрицают лимитированность экологической ёмкости Северной Пацифики её кормовыми ресурсами для тихоокеанских лососей [6; 23; 24]. Ежегодные декларируемые выпуски 5,5 млрд молоди лососей с рыболовных заводов всех стран Северной Пацифики мало-значительно влияют на баланс её экосистемы.

1.3. В общем объёме, добываемых рыбной промышленностью России, гидробионтов тихоокеанские лососи занимают 2-3-е места. По данным Росстата, в 1990-х годах в Российской Федерации вылов тихоокеанских лососей, по сравнению с 1980-ми годами, увеличился в 1,2-1,6 раза и составил 120,9–254,9 тыс. т, в 2000-х годах вырос вдвое – 225,8-556,4 тыс. тонн. В 2010-х годах объёмы уловов лососей возросли ещё на 15-30% и составили 353,1-683,2 тыс. тонн. В последние чётные годы вылов тихоокеанских лососей существенно сократился, и в 2020 г. составил 299,2 тыс. т, в 2022 г. – 271 тыс. тонн.

Процесс деградации и существенного сокращения локальных стад природных популяций тихоокеанских лососей подошёл к опасной черте, о чём говорят более двадцати лет и на Сахалине, и на Камчатке, и в Хабаровском крае. Руководитель общественной организации «Эковахта Сахалина» Дмитрий Лисицын представил данные государственного мониторинга [1], которые показывают, что *«Крупнейшие и наиболее важные нерестовые реки – Тымь, Поронай, Найба, Лютюга, составляющие более 40% нерестового потенциала Сахалина, заполняются горбушей штучно и практически перестали вносить вклад в её воспроизводство. В сезон наиболее активного нереста лососей 2021 года «Эковахта» обследовала 27 наиболее важных рек юго-запада Сахалина и обнаружила там единичные экземпляры горбуши, при том, что ещё несколько лет назад этот район давал уловы в тысячи тонн»* [1]. Д. Лисицын напоминает: *«В последние годы ограничения на вылов вводились в целых промысловых районах, но горбуши, а теперь ещё и кеты всё равно становится меньше. Необходимо что-то менять в управлении лососёвым хозяйством региона»*.

В 1999 г. на Сахалине действовало 22 ЛРЗ, в 2011 г. функционировали 37 лососёвых рыболовных заводов федерального подчинения, арендованные и частные. На начало 2020 г. на Сахалине и о. Итуруп уже действовали 65 ЛРЗ, ежегодный выпуск молоди кеты и горбуши составил 1,1 млрд экз., из них выпущено 800 млн мальков кеты. В 2022 г. построили ещё три ЛРЗ

и их количество на Сахалине увеличилось до 73, объём выпуска молоди искусственного выращенного лосося в 2022 г. составил 1,179 млрд экземпляров. Однако во многие реки, на которых построены современные ЛРЗ, и где ежегодно искусственно выращивают и выпускают в эти же реки миллионы молоди лососей, на нерест фактически никто не возвращается – ни кета, ни горбуша. В чём причина? Ответа и каких-либо вразумительных объяснений нет.

В Хабаровском крае ситуация выглядит более драматично. Экологи отмечают, что на естественное снижение подходов на нерест лососей, которое началось в 2017 г., повлиял чрезмерный легальный и нелегальный промысел (браконьерство).

С 2018 г. волонтеры Ассоциации коренных малочисленных народов Севера (КМНС) Хабаровского края, при поддержке Амурского филиала WWF России, вместе с независимыми ихтиологами обследовали притоки р. Амур. При естественно-природной норме заполнения нерестилищ – около 50 лососей на 100 квадратных метров в 2018-2020 годах, на этой площади было зафиксировано 0,1-2,6 экз., а в 2021 г. в реках Амгуни, Анюе, Тунгуске, Горине и Гуре рыбы, идущей на нерест, вообще не было [1]. В обследованных нерестовых реках не было зафиксировано ни одной горбуши и ни одной кеты, выращенных на 5 заводах Края.

1.4. В России выращивать тихоокеанских лососей стали в начале XX в., во второй половине столетия произошла значительная активизация искусственного лососеводства. Однако, на протяжении сравнительно недолгой истории разведения лососей на Сахалине, Камчатке, в Хабаровском крае и Магаданской области, в Приморье, строительства в регионах 90 ЛРЗ для культивирования лососей, многие годы возникает ряд неразрешимых проблем [6; 13].

По данным многолетних исследований Г.В. Запорожец и О.М. Запорожец [6], промышленные возвраты заводского лосося в последние годы многократно сократились. Так, возврат кеты к ПЛРЗ от поколений выпуска молоди 1994-2006 гг. составил 0,13%, к ЛРЗ «Кеткино» от поколений выпуска 1994-2006 гг. – 0,04%, к ВЛРЗ поколений такого же периода – 0,03%, к ЛРЗ «Озерки» от поколений выпуска 1993-2006 гг. – 0,07%. Низкая эффективность работы ВЛРЗ и других заводов по производству кеты обусловлена постоянными и периодическими перевозками икры для инкубации с р. Паратунки. Отмечено, что за последние годы коэффициент возврата кеты к ПЛРЗ уменьшился в 5 раз (с 0,3% в 1994-2000 гг. выпуска, до 0,06% в период 2001-2006 гг.), что свидетельствует о снижении эффективности воспроизводства на заводе [6].

Проведенный анализ экономических показателей камчатских ЛРЗ [6] свидетельствует, что затраты на искусственное воспроизводство далеко не эквивалентны условной стоимости возвращающихся производителей. Для поддержа-

ния численности лососевых ресурсов на оптимальном уровне целесообразно финансировать их реальную охрану от браконьеров, обеспечив серьёзный контроль и уголовную ответственность за нарушение. По оценке М.Ю. Ксенофонта и И.А. Гольденберг [14], затраты на охрану лососей от браконьеров эффективнее заводского разведения молоди примерно в 10 раз.

Аналогичная ситуация с крайне низким уровнем промысловых возвратов культивируемых лососей к ЛРЗ и на Сахалине, и в Магаданском и Хабаровском краях, и в Приморье.

В опубликованном обширном обзоре В.И. Радченко (2021) [19], рассматриваются проблемы возврата и воздействия заводских лососей на природные популяции. Актуальность темы достигла максимума в последние годы, на фоне резкого снижения величины подходов и уловов горбуши в Сахалинской области. Сокращение возвратов кеты к побережью Японии также вызывает вопросы об эффективности её искусственного воспроизводства. В районах к северу от Хоккайдо неудачные, в промысловом отношении, последние годы рассматривают как тревожное свидетельство начинающегося сокращения численности запасов [19].

Оценки количества в Тихом океане рыболовного лосося [47], основаны на данных о выживаемости и возвратах, для периода высокой численности кеты и горбуши, в том числе – и в южных частях ареала, когда они были существенно выше. К тому же, **до развития методов, позволяющих определить долю в возврате рыб искусственного и природного происхождения, доля первых завывшалась повсеместно, иногда в несколько раз. Очевидно, что завывшалась и оценка воздействия заводских популяций лососей на их природные запасы [19].** Доля рыболовной молоди кеты в море снижается значительно быстрее, чем рассчитанная, исходя из соотношения численности выпуска и естественного ската [22]. Это подтверждает мнение, что выживаемость заводской молоди, как горбуши [20] и кеты [7], так и других видов лососей, например, кижуча [33; 41], многократно ниже, чем выживаемость молоди, скатывающейся с естественных нерестилищ.

Рыболовная молодь лососей менее жизнеспособная в отличие от природной, что объясняется разницей в профилях экспрессии генов, обусловленных эпигенетическим перепрограммированием [42] и изменением частоты аллелей ключевых генов [38]. Предполагают, что получаемый молодь стресс, в условиях технической среды ЛРЗ, может играть важную роль в переходе отолитов лосося в ватеритную форму, которая рассматривается как пример подобных эпигенетических изменений [50].

Значительно низкую выживаемость заводской молоди кеты, по сравнению с молодьё с естественных нерестилищ, обычно объясняют более низким генетическим разнообразием заводской молоди в результате селективного отбора, инбридинга и аккумуляирования «вред-

ных» мутаций, обусловленной высокой выживаемостью на этапе воспроизводства от икры до выпускаемого малька (83% от закладки в 1989-2018 гг.). Araki et al., 2008 [27] убеждены, что носители таких мутаций погибли бы в дикой природе на ранних стадиях, поскольку молодёжь заводской кеты обладает меньшими адаптационными способностями. Результаты генетических исследований рыбоводного лосося позволяют говорить об эффекте «одомашнивания» искусственно воспроизводимых популяций, заключающегося в эпигенетическом репрограммировании, происходящем вследствие содержания заводской молодёжи лососей в однородной технической среде ЛРЗ, кормления искусственным кормом, отличающимся от природного, и воздействия других факторов культивирования [32; 33; 42]. Техническая среда ЛРЗ благоприятствует определённым генотипам, связанным с одомашниванием, а искусственный отбор может привести к дезадаптации на изменения температурной водной среды обитания и действовать в противоположном направлении естественному отбору [52]. Происходящие при заводском содержании молодёжи кеты эпигенетические модификации приводят к снижению её жизнеспособности.

Длительный период искусственного воспроизводства японской кеты на ЛРЗ предопределил изменение частоты аллелей в её популяциях, что может ослаблять эффект хоминга [38]. Расположение мест нагула и нереста японской кеты требует протяжённых миграций, в том числе вдоль побережий, где воспроизводятся другие виды популяций рода *Oncorhynchus*, а это предопределяет более высокий стрейнг, по сравнению с другими региональными группировками [38]. Отмеченная замена аллелей, адаптированных к повышенной температуре генов, определяет снижение эффективности метаболизма в скелетных мышцах, что соответствует наблюдениям, зафиксировавшим низкую выносливость (Kobayashi, Ohkuma, 1983, цит. по Kitada, Kishino, 2021) [38], и снижения уровня метаболизма [49] японской рыбоводной кеты при физических нагрузках.

1.5. Промысел в период, предшествующий половому созреванию и нересту, является мощным стрессогенным фактором [21]. Среди пелагических рыб стрессогенное воздействие промысла хорошо изучено на примере сельди. В экспериментах установлено, что содержание плотвенной сельди в сетных садках с высокой плотностью посадки может вызвать задержку развития половых клеток, снижение качества половых продуктов, вплоть до гибели эмбрионов ещё в материнских ястыках, и увеличение распространённости вируса геморрагической септицемии [44].

Непродолжительное действие сильных стрессоров, таких как контакт с орудиями лова, отлов и транспортировка, вызывает у рыб, включая лососей, «рефлекторную недостаточность», проявляющуюся в нарушении нормаль-

ного пищевого поведения, двигательной активности, замедленной реакции на приближение хищника. В острых случаях рефлекторная недостаточность приводит к отложенной гибели рыб. Так, кижуч, выпущенный из ловушки невода, может погибнуть от последствий стресса в течение 20 дней после поимки [34]. В эксперименте у атлантического лосося, в результате хронического стресса, наблюдались динамические изменения в экспрессии генов, определяющих функционирование организма по линии гипоталамус – гипофиз – надпочечники. У рыб, подвергшихся хроническому стрессу, наблюдалась пониженная гормональная реакция на новый фактор стресса, по сравнению с контрольной группой [43]. Стресс лососей перед нерестом негативно влияет на качество икры. Установлено, что содержание кортизола в икре кижуча, подвергнутого в экспериментальных условиях стрессу за 2 недели до нереста, значительно выше, чем в контрольных образцах [48]. При этом стрессоры, воздействующие на рыб, как правило, усиливают действие друг друга [45].

1.6. С 1960-х годов в Дальневосточном бассейне России в рыбной промышленности активно развиваются и совершенствуются методы искусственного воспроизводства молодёжи тихоокеанских лососей, проводится модернизация имеющихся производственных мощностей, строятся новые лососёвые рыбоводные заводы – на Сахалине и о. Итуруп с 2000 г. по 2022 г. построили и оснастили современным отечественным и импортным оборудованием 51 ЛРЗ, объём выпуска молодёжи искусственно выращенных лососей в 2022 г. составил 1,179 млрд экз. – всё это декларируется как достижение значительных успехов в рыбоводстве.

Однако за последнее 10-летие ситуация с искусственным воспроизводством молодёжи лососей и их возвратом в «родные» реки и к ЛРЗ, снижением промысловых уловов лососёвых, вызывает серьёзные опасения за будущее существование тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*, а также за социально-экономическое развитие Дальневосточных регионов России.

В 1963 г. А.И. Смирновым была разработана и предложена рыбной отрасли «Инструкция по искусственному разведению тихоокеанских лососей», которая была частично откорректирована в 1998 г. и действовала до конца 2011 года. С 1 января 2013 г. введён новый инструктивный документ, который был создан без учёта экологических условий среды на предприятии, в нём не отражено влияние абиотических и биотических факторов среды на производителей, оплодотворённую икру, эмбрионов и молодёжь лососей на разных этапах онтогенеза.

Основополагающая неразрешимая проблема в рыбоводстве рыбной отрасли России, как и в зарубежных странах Северной Пацифики, – рост объёмов искусственного разведения тихоокеанских лососей, архи отрицательно влияющих на популяционную структуру при-

родных стад лососей, существенное ухудшение среды их обитания и сокращение численности запасов.

Американский биолог Джим Лихатович в работе «Лосось без рек» [17], даёт обобщённую оценку достижениям лососеводства в конце XX века: «В последние полвека быстрое уменьшение численности лосося породило лицемерные увлечения и бесконечные попытки свалить вину на кого-то другого. Уменьшение численности лосося – совокупный эффект многих факторов активности человека от истоков до океана».

На сегодняшний день актуальные проблемы искусственного разведения молоди тихоокеанских лососей в течение десятилетий, и это очевидно, завели российских и зарубежных рыбоводов и научные сообщества в тупик безысходности и сожаления по утраченным иллюзиям «передумать законы природы и биосферы» по своим представлениям, и породили множество неразрешимых проблем [6; 13]:

1. Крайне низкая степень возвратов в реки лососей, выращенных на ЛРЗ;
2. Неполноценность и снижение жизнестойкости заводских лососей (по структурным, биологическим и генетическим характеристикам), по сравнению с природными популяциями тихоокеанских лососей;
3. Генетические мутации и утрата генофонда природных популяций тихоокеанских лососей;
4. Вспышки вирусных и бактериальных болезней у заводской молоди лососей.

II. Эпигенетические аспекты воздействия на трансформацию онтогенеза и негативные последствия у искусственно разводимой молоди лососей

Под воздействием изменяющихся условий природной среды обитания, неадекватного питания, взаимодействия с различными негативными факторами в период онтогенеза и последующей жизни, у всех живых биологических организмов происходят определённые генетические мутации и изменения, передающиеся последующим поколениям, влияя на различные фенотипические проявления у потомства. Эти явления изучает, развивающаяся в последние десятилетия, сравнительно новое направление современной науки – эпигенетика.

2.1. Развитие эпигенетики, как отдельного направления молекулярной биологии, началось в сороковых годах XX столетия. Английский генетик Конрад Уоддингтон сформулировал концепцию «эпигенетического ландшафта», объясняющую процесс формирования организма [53]. Прошло несколько десятилетий, прежде чем эпигенетику стали воспринимать как новую научную дисциплину, ранее подрывающую своими выводами устоявшиеся догмы в генетике. На рубеже тысячелетий, после серии определяющих работ и экспериментов выявлено, что эпигенетические механизмы влияния на ге-

ном не только играют важнейшую роль в работе систем организма, но и могут наследоваться несколькими поколениями.

Генетика изучает процессы, ведущие к изменениям в генах, ДНК биологических организмов (и в человеке), **эпигенетика исследует изменения активности генов, при которых первичная структура ДНК остаётся прежней.** То есть, эпигенетика в ответ на внешние стимулы – питание, эмоциональные стрессы, физические нагрузки и т.д. – «отдаёт приказы» генам биологических организмов усилить или, наоборот, ослабить их активность. Выдающийся английский биолог, нобелевский лауреат Питер Медавар дал ёмкое и очевидно точное определение: «Генетика предполагает, а эпигенетика располагает».

В 2003 г. Р. Джиртл и Р. Уотерленд провели эксперимент с беременными трансгенными мышами агути, которые имели жёлтую шерсть и предрасположенность к ожирению. Добавление в корм мышам фолиевой кислоты, витамина В12, холина и метионина обусловило появление нормального потомства без отклонений [54]. Пищевые факторы, выступавшие донорами метильных групп, путём метилирования ДНК нейтрализовали ген агути, вызывавший отклонения. Воздействие диеты сохранялось и в нескольких последующих поколениях.

В 2005 г. Майкл Скиннер с коллегой обнаружили, что, если в пищу беременным самкам крыс добавлять пестицид винклозолин, у их потомков мужского пола резко снижается количество и жизнеспособность сперматозоидов. И эти эффекты сохранялись на протяжении четырёх поколений, что позволило чётко установить их связь с эпигеномом: ухудшение репродуктивной функции коррелировало с изменениями метилирования ДНК в зародышевой линии [26].

Учёные пришли к сенсационному выводу: **вызванные стрессом, эпигенетические изменения, не затронувшие последовательность нуклеотидов ДНК, могут закрепляться и передаваться следующим поколениям.** В онтогенезе эмбриональное и постэмбриональное развитие являются самыми важными в жизни всех млекопитающих, в том числе и человека. В этот период жизни закладываются все основы не только физического, но и психического здоровья как человека, так и любого биологического организма.

Наиболее изученным механизмом эпигенетической регуляции активности генов является процесс **метиличивания**, который заключается в добавлении метильной группы (одного атома углерода и трёх атомов водорода, $-CH_3$) к цитозиновым основаниям ДНК, находящимся в составе CpG-динуклеотида (рис. 1).

Метиличивание ДНК у эукариота видоспецифично, у беспозвоночных степень метилирования генома очень незначительна по сравнению с позвоночными и растениями. Считается, что метилирование «выключает» ген, не давая

Таблица 1. Эпигенетически активные метильные группы (CH₃) в составе компонентов икры тихоокеанских лососей [2] / **Table 1.** Epigenetic active methyl groups (CH₃) in the components of Pacific salmon roe [2]

Наименование компонентов в икре	Строение радикалов и эмпирических формул с CH ₃ группами	Кол-во CH ₃ групп	Содержание компонента в икре
Аминокислоты			
Аланин	-CH ₃	1	7,07-8,07 г/100 г белка икры*
Валин	-CH-(CH ₃) ₂	2	7,18-7,81 г/100 г*
Лейцин	-CH ₂ -CH-(CH ₃) ₂	2	8,72-9,67 г/100 г*
Изолейцин	-(CH ₃)-CH-CH ₂ -CH ₃	2	5,46-5,94 г/100 г*
Треонин	-CH(OH)-CH ₃	1	5,64-6,83 г/100 г*
Метионин	-CH ₂ -CH ₂ -S-CH ₃	1	1,84-2,08 г/100 г*
Полиненасыщенные жирные кислоты ω3			
18:3 Линоленовая	CH ₃ -CH ₂ -(CH=CH-CH ₂) ₅ -(CH ₂) ₆ -COOH	1	0,48-1,23 % от Σ ЖК
20:3 Эйкозатриеновая	CH ₃ -CH ₂ -(CH=CH-CH ₂) ₅ -(CH ₂) ₆ -COOH	1	0,44-0,90 % от Σ ЖК
20:5 Эйкозапентаеновая	CH ₃ -CH ₂ -(CH=CH-CH ₂) ₅ -(CH ₂) ₂ -COOH	1	7,58-13,56 % от Σ ЖК
21:5 Гейкозапентаеновая	CH ₃ -CH ₂ -(CH=CH-CH ₂) ₅ -(CH ₂) ₃ -COOH	1	0,18-0,39 % от Σ ЖК
22:5 Докозапентаеновая	CH ₃ -CH ₂ -(CH=CH-CH ₂) ₅ -(CH ₂) ₄ -COOH	1	3,02-4,32 % от Σ ЖК
22:6 Докозагексаеновая	CH ₃ -CH ₂ -(CH=CH-CH ₂) ₆ -CH ₂ -COOH	1	8,32-13,4 % от Σ ЖК
Фосфолипиды			
Фосфатидилхолин (лецитин)	-O-CH ₂ -CH ₂ -N-(CH ₃) ₃	3	Горбуши 376 мг/100 г икры Кеты 608 мг/100 г икры Нерки 412 мг/100 г икры Кижуча 195 мг/100 г икры
Лизофосфатидилхолин (лизолецитин)	-CH ₂ -CH ₂ -N-(CH ₃) ₃	3	Горбуши 1,01 мг/100 г икры Кеты 8,5 мг/100 г икры Нерки 2,1 мг/100 г икры Кижуча 0,7 мг/100 г икры
Стерины			
Холестерин	C ₂₇ H ₄₆ O -(CH ₃) ₅	5	Горбуши 365-445 мг/100 г икры* Кеты 997-1030 мг/100 г* Нерки 662-693 мг/100 г* Кижуча 525 мг/100 г икры
Жирорастворимые витамины			
А (ретинол)	C ₂₀ H ₃₀ OH -(CH ₃) ₅	5	Горбуши 2,17 мг/100 г икры Кеты 7,85 мг/100 г икры Нерки 10,9 мг/100 г икры
Д (кальциферол)	C ₂₈ H ₄₄ O -(CH ₃) ₅	5	Горбуши 2,76 мг/ 100 г икры Кеты 1,08 мг/100 г икры Нерки 0,45 мг/100 г икры
Е (α-токоферол) (5,7,8-триметилтокол)	C ₂₉ H ₅₀ O ₂ -(CH ₃) ₈	8	Горбуши 3,42 мг/ 100 г икры Кеты 4,15 мг/100 г икры Нерки 3,16 мг/100 г икры
Водорастворимые витамины			
B ₁ (тиамин)	C ₁₂ H ₁₈ ON ₄ S -(CH ₃) ₂	2	Горбуши 0,31 мг/100 г икры Кеты 0,23 мг/100 г икры Нерки 0,33 мг/100 г икры
B ₂ (рибофлавин)	C ₁₇ H ₂ ON ₄ O ₆ -(CH ₃) ₂	2	Горбуши 0,55 мг/100 г икры Кеты 1,09 мг/100 г икры Нерки 0,75 мг/100 г икры
B ₁₂ (цианкобаламин)	C ₆₃ H ₉₀ N ₁₄ O ₁₄ PCo -(CH ₃) ₁₁	11	Горбуши 0,032 мг/100 г икры Кеты 0,03 мг/100 г икры Нерки 0,03 мг/100 г икры
Каротиноиды			
Астаксантин	C ₄₀ H ₅₂ O ₄ -(CH ₃) ₁₀	10	Горбуши 0,96 - 1,23 мг% Кеты 1,60 - 1,76 мг% Кижуча 6,3 - 9,2 мг% Нерки 8,9 - 10,4 мг%

возможности регуляторным белкам связаться с ДНК, вместе с тем было обнаружено и обратное явление. В ряде факторных обстоятельств метилирование ДНК выступает обязательным условием взаимодействия с белками – со специальными m^5 CpG-связывающими белками [15; 16; 25].

Набор и природа эпигенетических сигналов в клетке весьма разнообразны, таких сигналов много, и они разделяются на несколько групп – метилирование и деметилирование ДНК, «гистоновый код» (энзиматическая модификация гистонов – ацетилирование, метилирование, убиквитинирование, фосфорилирование и другие), транскрипционное и трансляционное замалчивание генов малыми РНК, позиционирование элементов хроматина. Многие из этих процессов переплетены между собой и взаимосвязаны. Это во многом обеспечивает и гарантирует надёжность эпигенетического контроля избирательного функционирования генов в биологических организмах.

Метилирование ДНК имеет наибольшее прикладное значение из всех эпигенетических механизмов, так как оно напрямую связано с рационом питания, эмоциональным статусом, мозговой деятельностью и другими факторами. Метилирование непосредственно участвует во многих процессах, связанных с развитием и формированием всех органов и систем ребёнка и биологических организмов: в инактивации X-хромосомы у эмбриона, в геномном импринтинге и в клеточной дифференцировке.

2.2. Открытия в эпигенетике дают возможности для исправления нарушений в генах человека и биологических организмах подавления существенной части чужеродного происхождения генома. Метилирование ДНК – эпигенетический механизм, о котором раньше других стало известно, что он коррелирует с репрессией генов [46]. Экспериментальные данные показывают, что метилирование ДНК служит, главным образом, как защитный механизм, чтобы подавлять значительную часть генома чужеродного происхождения (т.е. реплицированные перемещающиеся элементы, вирусные последовательности и др.) [25].

Высокоповторяющиеся участки генома млекопитающих, обычно метилированные, становятся всё более мутагенными, когда они не метилированы, – до такой степени, что вызывают глобальную геномную нестабильность. В результате возникают хромосомные аномалии, являющиеся главной причиной многих болезней и прогрессии рака [31]. Это подчёркивает решающую роль метилирования ДНК в обеспечении целостности генома организма.

При исследовании компонентов икры тихоокеанских лососей нами установлено, что фактически все биологически активные компоненты икры содержат различное количество специфически эпигенетических метильных групп (CH_3) – от одной до одиннадцати (табл. 1) [2].

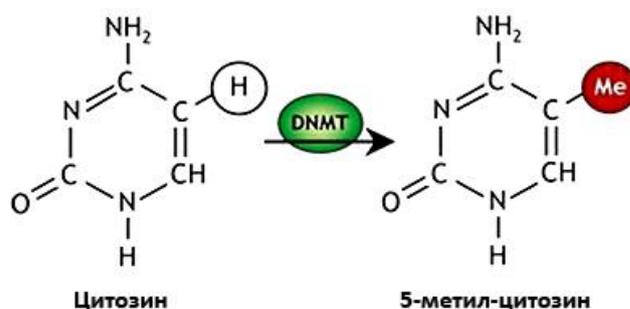


Схема метилированного цитозина. Зеленым овалом со стрелкой показан главный фермент метилирования – ДНК-метилтрансфераза (DNMT), красным кругом – метильная группа ($-CH_3$).

Рисунок 1. Метилирование цитозинового основания ДНК

Сайт www.myshared.ru (Дата обращения 19.10.2023)

Scheme of methylated cytosine. The green oval with an arrow shows the main enzyme Methylation is DNA methyltransferase (DNMT), the red circle is the methyl group ($-CH_3$).

Figure 1. Methylation of the cytosine base of DNA

The site www.myshared.ru (Accessed 19.10.2023)

Активные свойства эпигенетических метильных групп всех компонентов икры тихоокеанских лососей, однозначно свидетельствуют о потенциальной возможности исправления прижизненных мутаций генов с нарушенным паттерном метилирования, обеспечивающих доступ к специальным ферментам, катализирующим присоединение метильных (CH_3) групп к ДНК [2].

Эпигенетическая активность вещества – это наличие в биологически активных компонентах или веществах (органического продукта) одной или нескольких метильных (CH_3) групп, обладающих метилированием ДНК, не кодирующих РНК и воздействующих на: экспрессию функционирующих генов, реактивацию генов с нарушенным паттерном метилирования, подавление значительной части генома чужеродного происхождения. Эпигенетическая активность возрастает с увеличением числа метильных групп в компонентах продукта.

Более подробно о биологически и эпигенетически активных свойствах икры тихоокеанских лососей изложено в монографии автора статьи [2].

2.3. Онтогенез тихоокеанских лососей проходит в естественных природных генетически адаптированных условиях, где они в наименьшей степени подвергаются стрессу, даже при определённых климатических и геомагнитных изменениях. Для запланированного выращивания в заводских условиях молоди лосося, природных нерестовых лососей загоняют в садки для созревания гонад, где происходит жёсткий слом экологических естественно-природных процессов, при этом запускается каскад эпигенетических стрессогенных ситуаций, волнами происходящих на всех производственных эта-

Таблица 2. Численность молоди самок лососей с аномальным развитием яичников в 2014, 2016–2018 гг. (% от исследованных особей) [4] / **Table 2.** The number of juvenile female salmon with abnormal ovarian development in 2014, 2016–2018 (% of the studied individuals) [4]

Вид лосося	2014 г.	2016 г.	2017 г.	2018 г.
Кета	8,0	10,0	14,3	15,3
Горбуша	-	7,0	13,9	14,8
Чавыча	-	5,0	9,1	-
Нерка	-	-	14,0	-
Кижуч	-	-	13,6	-

пах культивирования молоди. Коренным образом меняются абиотические и биотические условия онтогенеза культивируемых лососей, приводящие к множеству, негативно влияющих на них, эпигенетических стресс-факторов.

Эпигенетические стресс-факторы условно разделены на производственные, пищевые, электромагнитные и другие категории.

2.3.1. Производственная категория. Первый стресс-фактор накрывает природных лососей производителей на пунктах сбора икры при загоне и отсаживании их в садки, рыбоучётные заграждения (РУЗ), для необходимой степени созревания гонад. Чрезмерная плотность посадки, длительное содержание производителей в садках от одних до 40 сут., снижение содержания кислорода в воде увеличивают уровень стресса и отход (смертность) лососей от 5-10% до 25% (при перевозке производителей с устьев рек до пунктов сбора икры).

В результате убийства ударом деревянной колотушкой по затылку лососей, **второй эпигенетический стресс-фактор** молниеносно пронизывает икру и спермию у отобранных для искусственного обсеменения созревших самок и самцов. При этом в икре и спермиях происходит мгновенная трансформация биохимических и биоэнергетических жизненных процессов, влияющих на элиминирование эпигенетических механизмов, при онтогенезе искусственно выращиваемой молоди лососей.

Третий стресс-фактор наступает при вскрытии ножом брюшной полости самок с последующим выгребанием работником-резчиком рукой живой икры на сетку стола. У самцов сбор спермы осуществляют сцеживанием путём обхвата и движения пальцами работника вдоль брюшка от грудных плавников к анусу. Наличие яркого дневного или электрического освещения, излучаемое различной частоты электромагнитное поле от заводских работников, при сборе половых продуктов от производителей лососей, усиливает эпигенетический стрессовый эффект.

Четвёртый стресс-фактор происходит при нарушающих оптимальных условиях обсеменения икры сцеженными спермиями в пластиковые ёмкостях, содержащих опасные химические вещества, что затрудняет прохождение кортикальной реакции в ооцитах и искажает механизм образования перивителлинового

пространства при набухании оплодотворённой живой икры.

Пятый эпигенетический стресс-фактор включается и длится при подготовке икры к инкубации (промывке, набухании, упаковывании, подготовке к транспортировке автотранспортом в инкубационный цех). Наибольшее, по степени стрессорного воздействия, испытывает подготовленная обсеменённая к инкубации икра, при перевозке её автотранспортом от пунктов сбора у устьев рек на рыбопроизводственные заводы.

Доставленная автотранспортом, живая оплодотворённая икра испытывает **шестой эпигенетический стресс-фактор** при размещении её в инкубационные пластиковые аппараты и лотки, содержащие токсичные бисфенол А и другие вредные химические компоненты [2]. В данной ситуации стресс от опасных веществ пластика у оплодотворённой икры способствует развитию уродств и аномалий у будущих эмбрионов, снижению их резистентности как к болезням, так и к незначительным изменениям условий внешней среды. Аналогичному стрессовому воздействию подвергается икра при периодических промывках в инкубационных аппаратах, с последующей её обработкой антисептиками для предотвращения возникновения инфекционных и инвазионных заболеваний.

В период эмбрионального этапа развития и выдерживания предличинок лососей в течение 120 дней, подъёма личинок на плав и перевода их на внешнее питание, **всё потомство лосося периодически претерпевает волны эпигенетического стресса различной степени воздействия**, вследствие нарушения полного затемнения в питомнике, температурных режимов и качества различной по гидрохимическому составу воды, газовых режимов по кислороду, плотности посадки, неблагоприятной эпизоотической обстановки и других условий.

На производственном этапе искусственного выращивания лососей, каскад эпигенетических стрессогенных факторов приводит к деметилированию метильных групп различных компонентов икры (табл. 1), обуславливающих изменения в онтогенезе и морфологическую и анатомическую деформацию многих органов и систем молоди лососей, а также «выключающих» многие участки генов.

При исследовании гистоморфологических изменений в развитии яичников молоди лососей, из уловов в прибрежье Охотского моря в 2014, 2016-2018 гг., сотрудниками КамчатНИРО [4], обнаружены цитологические отклонения в яичниках у тихоокеанских лососей всех видов, кроме симы. Морфологические изменения в яичниках молоди лососей Западной Камчатки обусловлены не столько антропогенным воздействием на окружающую среду, сколько эпигенетическими стресс-факторами, вызывающими нарушения в воспроизводстве потомства и сокращение численности популяций стад лососей. Начиная с 2014 г., в ранний морской период, в гонадах самок молоди лососей встречались превиталлогенные ооциты с amitotическим делением ядра (табл. 2).

Представленные в таблице 2 виды лососей разводят на пяти рыбоводных заводах Камчатки, на которых в период онтогенеза оплодотворённая икра подвергается многоступенчатому воздействию эпигенетических стресс-факторов при искусственном культивировании, чем, очевидно, и обусловлен amitoz половых клеток лососей.

2.3.2. Пищевая категория. В эмбриональный период онтогенеза зародыши природного лосося питаются материнскими запасами белково-липидной пищи икры, заключёнными в желточном мешке. Эндогенное питание свойственно эмбрионам и сохраняется определённое время после вылупления личинок с фиксацией естественно-природного импринтинга и подъёма их на плав. Важнейшее биологическое отличие личинок состоит в генетически заложенной переориентации к активному добыванию пищи из внешней среды. Для активного добывания пищи у личинок формируются морфологические, физиологические и экологические особенности, сохраняющиеся в течение их периода развития и дальнейшей жизни. Личинки природного лосося готовятся к началу активного питания имея ещё большой остаток желтка в мешке, и для них характерен продолжительный срок смешанного эндогенно-экзогенного питания.

Спектр питания молоди природных лососей достаточно широкий. Основными предпочитаемыми пищевыми объектами являются личинки и куколки хирономид, нимфы подёнок, веснянок, куколки и взрослые особи различных мошек, комаров, личинок мух и другие организмы.

Эпигенетический пищевой стрессогенный фактор у личинок и молоди заводских лососей происходит от замены естественного, генетически заложенного спектра питания **чужеродными** специфическими пастообразными кормосмесями (икра минтая, икра трески, рыбная мука и фарш, говяжья селезёнка, печень морского зверя и т.п.) и, в основном, сухими гранулированными кормами отечественных и зарубежных производителей. Культивируемую молодь лосося (пестрятки, смолты) кормят обеднёнными гранулированными сухими смесями до **смолтификации** – сложнейшего физиологического, биохимического, морфометрического и этологического процесса подготовки и перехода молоди лососёвых рыб от жизни в пресноводной среде к обитанию в морской воде открытых водоёмов.

Генетически чужеродное питание личинок и молоди заводских лососей, в период смолтификации, повреждает в их организме механизм формирования активности гипоталамо-гипофизарной системы и гипофизарно-тиреоидно-адреналинового комплекса, что эпигенетически пагубно влияет, в определённой степени, на физиологическое развитие и трансформацию генетически врождённого инстинкта (хоминга) – возвращения лососей на нерест в родные реки – вплоть до полной его утраты.

Неполноценное питание заводской молоди лосося искусственными кормами приводит к снижению содержания белков и липидов в гонадах, печени, мышечной ткани, что со временем приводит к миопатии и дряблости кеты. Н.В. Кловач в реалистичной работе [11], отмечает, что в мышцах дряблой кеты, по сравнению с нормальными особями, содержание нуклеиновых кислот снижено – ДНК на 21,43%, РНК – на 17,75% (табл. 3). Содержание нуклеиновых кислот в печени у кеты с дряблыми мышцами достоверно меньше – ДНК на 21,4%, РНК – на 22,93%. В яичниках дряблой кеты, по сравнению со здоровыми особями, достоверно снижено содержание ДНК на 30,0%, РНК – на 52,61%.

Снижение биохимической активности печени свидетельствует об уменьшении в ооцитах пула матриц в виде РНК, запасаемых ими в течение оогенеза и используемых затем зародышем в раннем эмбриогенезе вплоть до этапа гастрюляции.

Эпигенетические пищевые стресс-факторы, воздействующие на личинки и молодь завод-

Таблица 3. Содержание нуклеиновых кислот в мышечной ткани и органах кеты с нормальными и дряблыми мышцами (% в АСВ) [11] / **Table 3.** The content of nucleic acids in muscle tissue and organs of chum salmon with normal and flabby muscles (% in DIA) [11]

Ткани, органы	Показатели			
	ДНК		РНК	
	Нормальные	Дряблые	Нормальные	Дряблые
Мышцы	0,014	0,011	0,107	0,088
Печень	0,084	0,066	2,172	1,674
Яичники	0,020	0,014	0,441	0,209

ских лососей в процессе кормления чужеродной пищей, обуславливают развитие и появление в морской среде физиологически слабого поколения лососей, приводящие в конечном счёте к вырождению потомства.

2.3.3. Электромагнитная категория. Технический прогресс во многих его проявлениях связан с использованием электромагнитных полей или их генерацией, как побочного продукта. Сотни научных исследований, проведённые за последние полвека, свидетельствуют о том, что волны (СВЧ-излучение, радиоволны, видимый свет, инфразвук, слышимый ухом звук) оказывают существенное влияние на все аспекты биологической регуляции: электромагнитное излучение той или иной частоты участвует в регуляции синтеза ДНК, РНК и белков; изменяет конфигурацию и функции белковых молекул; управляет генной регуляцией, делением и дифференциацией клеток; регулирует процесс формирования клеток в органы и ткани (морфогенез); влияют на гормональную секрецию, а также – на рост и функционирование нервов [16].

Мощнейший стресс на воспроизводимую молодёжь лососей в заводских условиях оказывают искажённые электромагнитные поля (ЭМП) промышленной частоты (50 Гц) железобетонных и металлических ёмкостей и сооружений, электродвигатели насосов и электронагревательных элементов для подогрева и подачи воды, неэкранированная электропроводка и другие устройства на ЛРЗ. Все эти сооружения ослабляют и искажают действие геомагнитного поля Земли (ГМП). Электромагнитные параметры среды в местах массового выращивания молоди лосося существенно изменены, по сравнению с природным ГМП Земли [9; 10].

Исследования, проведённые О.М. Запорожцем [8-10], в металлических и бетонных рыбоводных бассейнах, позволили определить, что на заводах искусственного разведения тихоокеанских лососей индукция ГМП в железных бассейнах падает в 2-10 раз, а её градиенты в 1000-10000 раз превышают естественные, в бетонных бассейнах уровень индукции снижен в среднем в 1,5 раза. Определено, что внутри железобетонных бассейнов аномалии магнитного склонения достигают 50° , а переменные ЭМП на порядок и более превышают фон в контроле. В ёмкостях, где выращивали рыб, установлено наличие в воде промышленных помех с частотой 50 Гц; в бетонных бассейнах зарегистрированы П-образные всплески, в сотни раз превышающие фон. Сформулирован вывод: для процессов искусственного выращивания рыб характерна гипомагнитная обстановка со значительными электромагнитными возмущениями, в отличие от естественных условий нереста и раннего развития природной молоди лососей.

Экспериментально установлено, что у молоди кеты, в аномальных условиях ГМП, по-

степенно накапливаются скрытые нарушения в организме и проявляются затем в виде тех или иных отклонений в функционировании тканей, органов и их систем, которые в целом снижают жизнестойкость выращиваемой молоди и, в конечном итоге – её возврат в родные реки.

Гистологическим анализом печени молоди кижуча, выращенного в железобетонных ёмкостях, установлены признаки явной патологии. Известно, что у молоди лососей из естественных водоёмов жир практически не откладывается в печени, у опытных рыб, по сравнению с контролем, 5-кратное увеличение жировых включений подтверждает аномальность искажённых условий ГМП [8].

Результаты экспериментов показали, что у лососей устойчивость к катаракте в контроле была в 1,5-3 раза выше, чем в серии «железо», и в 1-2 раза выше, чем в «бетоне» [5]. Причины обнаруженной исследователями катаракты у лососей обусловлены воздействием интенсивного хронического многофакторного стресса, активизирующего реакции перекисного окисления липидов [18] и угнетающие многие жизнеобеспечивающие системы рыбы. Вследствие выращивания молоди в условиях искажённого ГМП, к моменту выпуска в реку значительная часть рыб – до 80% оказалась слепой, либо полуслепой, и все они становятся жертвами хищных рыб, птиц и погибают в первые часы жизни в естественных условиях.

Многофакторное эпигенетическое воздействие антропогенных геомагнитных аномалий и ЭМП на икру и молодёжь лососей, в условиях искусственного выращивания, приводит к гетерогенному патогенезу, поскольку десинхронизация биоритмов вызывает хронический стресс с образованием многочисленных нарушений метаболизма, значительно влияющих на все аспекты биологической регуляции и снижающих уровень жизнестойкости выращиваемой молоди лососей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведённые неопровержимые негативные факты культивирования молоди лососей на рыбоводных заводах и результаты рыбоводства, свидетельствуют об очевидной безысходности и тупиковости дальнейшего развития этого направления.

Эпигенетические механизмы влияния на геном икры тихоокеанских лососей способствовали пониманию важнейшей роли в работе систем биологических организмов. Эколого-эпигенетические множественные внешние факторы – питание, эмоциональные стрессы, поведение, физические нагрузки и т.д. усиливают или ослабляют активность генов биологических организмов. На этапах искусственного выращивания молоди лососей каскад эпигенетических стресс-факторов приводит к деметилированию метильных групп различных компонентов икры, вызывающих изменения в онтогенезе и морфологическую и анатоми-

ческую деформацию многих органов и систем молоди лососей, а также «выключение» многих участков генов.

Многофакторное эпигенетическое воздействие антропогенных геомагнитных аномалий и ЭМП на икру и молодь лососей, в условиях искусственного выращивания на рыбоводных заводах, приводит к гетерогенному патогенезу, снижающему уровень жизнестойкости выращиваемой молоди лососей.

Генетически чужеродное питание личинок и молоди заводских лососей в период смолтификации повреждает в их организме механизм формирования активности гипоталамо-гипофизарной системы и гипофизарно-тиреоидно-адреналинового комплекса, что негативно влияет на физиологическое развитие и трансформацию генетически врождённого инстинкта (хоминга) – возвращения лососей на нерест в родные реки, вплоть до полной его утраты.

Необходимо, на основе современных научных знаний, создание государственной программы по сохранению и восстановлению природных популяций тихоокеанских лососей.

ЛИТЕРАТУРА И ИСТОЧНИКИ

1. Бондаренко А. На Дальнем Востоке озвучили прогнозы на лососёвую путины-2022. // Российская газета – Экономика Дальнего Востока, 25 февраля 2022 г. № 41 (8689).
2. Воробьев В.В. Интегративная технология икры тихоокеанских лососей с биологически и эпигенетически активными компонентами – М.: КнигИздат. 2021. 732 с.
3. Грещенко О.Ф., Заварина Л.О., Ковтун А.А., Путивкин С.В. Экологические последствия крупномасштабного искусственного разведения кеты // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилегающих районах Охотского и Берингова морей в 1992-1998 гг.: Сб. научн. тр. ВНИРО. М.: 2000. С. 241-246.
4. Гордовская С.Б., Сушкевич А.С. Нарушение в развитии яичников молоди тихоокеанских лососей в ранний морской период в Охотском море в 2014 и 2016-2016 гг. Тихоокеанский лосось в мире человеческих взаимоотношений: экономических, социальных, экологических, исторических, этнических и культурных: Тезисы докладов Междун. научно-практ. семинара. Петропавловск-Камчатский: Изд-во «Камчатпресс». 2019. С. 18-20.
5. Запорожец Г.В. Изменение микроэлементного состава у искусственно выращиваемой молоди кеты и кижуча при заболевании катарактой // Экологическая физиология и биохимия рыб. Т. 1. Тезисы докладов VII Всес. конф. Ярославль: 1989. С. 145-146.
6. Запорожец Г.В., Запорожец О.М. Лососевые рыболовные заводы Дальнего Востока в экосистемах Северной Пацифики. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 2011. 268 с.
7. Запорожец Г.В., Запорожец О.М. Структура возврата, численность и биологические характеристики заводской и дикой кеты в бассейне реки Паратунки (юго-восточная Камчатка) в 2010–2015 гг. // Изв. ТИНРО. 2017. Т. 190. С. 49-61
8. Запорожец О.М. Электромагнитные характеристики среды обитания лососей в природе и в искусственных условиях выращивания // Современные проблемы лососевых рыболовных заводов Дальнего Востока: материалы международного научно-практического семинара, 30 ноября-1 декабря 2006 г. в г. Петропавловске-Камчатском в рамках VII научной конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. Книжное издательство. 2006. С. 124-129
9. Запорожец О.М. Влияние антропогенных геомагнитных аномалий на жизнестойкость икры и молоди тихоокеанских лососей, выращиваемых в промышленных условиях Автореф. дис. ... канд. биол. наук / ВНИИПРХ. Москва. 1990. 24 с.
10. Запорожец О.М. Сравнительный анализ характеристик геомагнитного поля в местах естественного обитания и искусственного выращивания рыб // Тез. докл. 2 Всес. междисциплинарно-научно-технической шк.-семинара «Непериодические быстропротекающие явления в окружающей среде». Томск, апрель 1990. С. 53-54.
11. Кловач Н.В. Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты. – М.: Изд-во ВНИРО. 2003. 164 с.
12. Кляшторин Л.Б. Тихоокеанские лососи: климат и динамика запасов // Рыбное хозяйство. 2000. № 4. С. 32-34.
13. Коростелев С.Г., Кисляк Ю.В. Что угрожает камчатским лососям? Тихоокеанский лосось в мире человеческих взаимоотношений: экономических, социальных, экологических, исторических, этнических и культурных: Тезисы докладов Междун. научно-практ. семинара. – Петропавловск-Камчатский: Изд-во «Камчатпресс». 2019. С. 31-35.
14. Ксенофонтов М.Ю., Гольденберг И.А. Экономика лососевого хозяйства Камчатки. Анализ рыбохозяйственного комплекса бассейна реки Большая и разработка предложений по повышению эффективности использования лососевых ресурсов в целях развития устойчивого рыболовства и сохранения видовой разнообразия. 2008. М.: Права человека. 152 с.
15. Липтон Брюс. Биология веры: как сила убеждений может изменить ваше тело и разум. Пер. с англ. Д. Палец, Г. Власова. – Москва: Эксмо. 2018. 352 с.
16. Липтон Брюс. Умные клетки: Биология убеждений. Как мышление влияет на гены, клетки, ДНК. Пер. с англ. – М.: Изд-во «София». 2016. 224 с.
17. Лихатович Д. Лосось без рек. История кризиса тихоокеанского лосося. Владивосток: Издательский Дом «Дальний Восток». 2004. 376 с.
18. Меерсон Ф.З. Адаптация, стресс и профилактика. М.: Наука. 1981. 278 с.
19. Радченко В.И. Состояние запасов и промысла горбуши *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* и кеты *O. KETA* (SALMONIDAE, SALMONIFORMES) в районах их массового искусственного воспроизводства // Вопросы рыболовства, 2021. Том 22. №4. С. 140-181. DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-4-140-181.
20. Стеколыцкова М.Ю. Некоторые результаты мониторинга заводских стад горбуши зал. Анива (о. Сахалин) // Изв. ТИНРО. 2015. Т. 183. С. 51-60.
21. Чмилевский Д.А. Оогенез рыб как чувствительная тест-система при воздействии факторов различной природы // Тез. докл. V Всес. конф. по раннему онтогенезу рыб. Астрахань. 1-3.10.1991 г. М.: ВНИРО. 1991. С. 218-219.
22. Шевляков Е.А., Чистякова А.И. Миграции молоди кеты в Охотском море, сравнительный анализ эффективности деятельности предприятий рыболовного комплекса Дальнего Востока России и Японии // Изв. ТИНРО. 2017. Т. 191. С. 79-96.
23. Шунтов В.П., Темных О.С. Превышена ли экологическая емкость Северной Пацифики в связи с высокой численностью лососей: мифы и реальность // Изв. ТИНРО. 2004. 138. С. 19-36.
24. Шунтов В.П., Темных О.С., Найдено О.С. Еще раз о факторах, лимитирующих численность тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus spp.*, сем. Salmonidae) в океанический период их жизни // Изв. ТИНРО. 2019. Т. 196. С. 3-22
25. Эпигенетика. Под ред. С.Д. Эллиса, Т. Дженовойна, Д. Рейнберга. – Москва: Техносфера. 2010. 496 с.
26. Anway M.D., Cupp A.S., Uzumcu M., Skinner M.K. (2005). Epigenetic transgenerational actions of endocrine disruptors and male fertility. Science. N 308. P. 1466-1469
27. Araki H., Berejikian B.A., Ford M.J., Blouin M.S. (2008). Fitness of hatchery-reared salmonids in the wild // Evol. Appl. V. 1. № 2. P. 342-355.
28. Azumaya T., Ishida Y. (2000). Density interactions between pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum salmon (*O. keta*) and their possible effects on distribution and growth in the North Pacific Ocean and Bering Sea // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. 2. P. 165-174.

29. Beetz J.L. (2009). Marine survival of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in Washington State: Characteristic patterns and their relationships to environmental and biological factors. Master's thesis. Seattle. University of Washington. 118 p.
30. Bigler B.S., Welch D.W., Helle J.H. (1996). A review of size trends among North Pacific salmon *Oncorhynchus* spp. // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53: 455-465.
31. Chen R.Z., Pettersson U., Beard C., Jackson-Grusby L., Jaenisch R. (1998). DNA hypomethylation leads to elevated mutation rates. Nature. N 395. P. 89-93.
32. Christie M.R., Marine M.L., Fox S.E. et al. (2016). A single generation of domestication heritably alters the expression of hundreds of genes // Nat. Commun. V. 7. № 10676
33. Christie M.R., Marine M.L., French R.A., Blouin M.S. (2012). Genetic adaptation to captivity can occur in a single generation // PNAS. V. 109. № 1. Pp. 238-242
34. Davis M.W. (2007). Simulated fishing experiments for predicting delayed mortality rates using reflex impairment in restrained fish // ICES J. Mar. Sci. V. 64. Pp. 1535-1542.
35. Fuss H.J. (1995). Hatcheries are a tool: they are as good or as bad as the management goals that guide them // Washington Department of Fish and Wildlife Hatcheries Program. Olympia, Washington. 19 p.
36. Hiroi O. (1998). Historical Trends of Salmon Fisheries and Stock Conditions in Japan // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. № 1. Pp. 23-27.
37. Kaeriyama M. (1996). Changes in Body Size and Age at Maturity of a Chum Salmon, *Oncorhynchus keta*. Population Released from Hokkaido in Japan. National Salmon Hatchery, Sapporo, Japan. NPAFC Doc. N 208. 9 p.
38. Kitada S., Kishino K. (2021). Population structure of chum salmon and selection on the markers collected for stock identification // Ecol. Evol. V. 11. Pp. 13972-13985.
39. Klovatch N.V. (2001). The Loss of Navigational Abilities as a Mortality Factor of Salmon During the Marine Period of Life // Proceedings of the 20th Northeast Pacific Pink and Chum Workshop. Seattle. USA. March 21-23. Pp. 115-123.
40. Kobayashi T. (1980). Salmon propagation in Japan // Salmon Ranching. Academic Press, London. Pp. 91-107.
41. Labelle M., Walters C.J., Riddell B. (1997). Ocean survival and exploitation of Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*) stocks from the east coast of Vancouver Island, British Columbia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 54. Pp. 1433-1449.
42. Le Luyer J., Laporte M., Beacham T.D. et al. (2017). Parallel epigenetic modifications induced by hatchery rearing in a Pacific salmon // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 6 p.
43. Madaro A., Olsen R.E., Kristiansen T.S. et al. (2015). Stress in Atlantic salmon: response to unpredictable chronic stress // J. Exp. Biol. V. 218. Pp. 2538-2550.
44. Ojaveer H., Tomkiewicz J., Arula T., Klais R. (2015). Female ovarian abnormalities and reproductive failure of autumn-spawning herring (*Clupea harengus membras*) in the Baltic Sea // ICES J. Mar. Sci. V. 72. Pp. 2332-2340.
45. Power M. (1997). Assessing the effects of environmental stressors on fish populations // Aquat. Toxicol. V. 39. Pp. 151-169.
46. Razin A., Riggs A.D. (1980). DNA hypomethylation and gene function // Science. N 210. Pp. 604-610.
47. Ruggerone G.T., Irvine J.R. (2018). Numbers and biomass of natural- and hatchery-origin pink salmon, chum salmon, and sockeye salmon in the North Pacific Ocean, 1925-2015 // Mar. Coast. Fish. V. 10. Pp. 152-168
48. Schreck C.B., Contreras-Sanchez W., Fitzpatrick M.S. (2001). Effects of stress on fish reproduction, gamete quality, and progeny // Aquaculture. V. 197. Pp. 3-24.
49. Shimizu T., Ban M., Miyauchi Y. et al. (2016). Nutritional condition of hatchery and wild chum salmon *Oncorhynchus keta* fry migrating down the Chitose River // Journal of Fisheries Technology. V. 8. № 2. Pp. 89-94.
50. Sweeting R.M., Beamish R.J., Neville C.M. (2004). Crystalline otoliths in teleosts: Comparisons between hatchery and wild Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in the Strait of Georgia // Rev. Fish Biol. Fish. V. 14. Pp. 361-369.
51. Taylor J.E. (1999). Making salmon: An Environmental History of the Northwest Fisheries Crisis. University of Washington Press, Seattle. Washington. 488 p.
52. Tillotson M.D., Barnett H.K., Bhuthimethee M. et al. (2019). Artificial selection on reproductive timing in hatchery salmon drives a phenological shift and potential maladaptation to climate change // Evol. Appl. V. 12. Pp. 1344-1359.
53. Waddington C.H. 1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. Nature. N 150. Pp. 563-565.
54. Waterland R.A. and Jirtle R.L. (2003). Transposable elements: targets for early nutritional effects on epigenetic gene regulation. Mol. Cell. Biol. N 23. Pp. 5293-5300.

REFERENCES AND SOURCES

- Bondarenko A. (2022). In the Far East, forecasts for salmon put-in-2022 were announced. // Rossiyskaya Gazeta – Economics of the Far East, February 25. No. 41 (8689). (In Russ.).
- Vorobyev V.V. (2021). Integrative technology of Pacific salmon caviar with biologically and epigenetically active components – Moscow: KnigIzdat. 732 p. (In Russ.).
- Gritsenko O.F., Zavarina L.O., Kovtun A.A., Putivkin S.V. (2000). Ecological consequences of large-scale artificial breeding of chum salmon // Commercial and biological studies of fish in the Pacific waters of the Kuril Islands and adjacent areas of the Okhotsk and Bering Seas in 1992-1998: M.: Collection of scientific tr. VNIRO. Pp. 241-246. (In Russ.).
- Gordovskaya S.B., Sushkevich A.S. (2019). Violation in the development of ovaries of young Pacific salmon in the early marine period in the Sea of Okhotsk in 2014 and 2016-2016. Pacific salmon in the world of human relationships: economic, social, ecological, historical, ethnic and cultural: Abstracts of reports of International Scientific and Practical. the seminar. Petropavlovsk-Kamchatsky: Publishing house "Kamchatpress". Pp. 18-20. (In Russ.).
- Zaporozhets G.V. (1989). Change in the trace element composition of artificially grown juvenile chum salmon and coho salmon with cataract disease // Ecological physiology and biochemistry of fish. Vol. 1. Abstracts of the VII All-Russian Conference. Yaroslavl. Pp. 145-146.
- Zaporozhets G.V., Zaporozhets O.M. (2011). Salmon hatcheries of the Far East in the ecosystems of the Northern Pacific. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress. 268 p. (In Russ.).
- Zaporozhets G.V., Zaporozhets O.M. (2017). Return structure, abundance and biological characteristics of factory and wild chum salmon in the basin of the Paratunka River (southeastern Kamchatka) in 2010-2015. // Izv. TINRO. Vol. 190. Pp. 49-61. (In Russ.).
- Zaporozhets O.M. (2006). Electromagnetic characteristics of salmon habitat in nature and in artificial growing conditions // Modern problems of salmon fish hatcheries of the Far East: materials of the international scientific and practical seminar, November 30-December 1, 2006 in Petropavlovsk-Kamchatsky within the framework of the VII scientific conference "Conservation of biodiversity of Kamchatka and adjacent seas". Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatka Printing Yard. Book publishing house. Pp. 124-129. (In Russ.).
- Zaporozhets O.M. (1990). The influence of anthropogenic geomagnetic anomalies on the life stability of caviar and juveniles of Pacific salmon raised in industrial conditions. Abstract. ... cand. biol. nauk / VNIIPRH. Moscow. 24 p. (In Russ.).
- Zaporozhets O.M. (1990). Comparative analysis of the characteristics of the geomagnetic field in places of natural habitat and artificial cultivation of fish // Tez. dokl. 2 Vses. Inter disciplinary scientific and technical school-seminar "Non-periodic fast-flowing phenomena in the environment". Tomsk, April 1990. Pp. 53-54. (In Russ.).
- Klovach N.V. (2003). Ecological consequences of large-scale chum salmon breeding. M.: VNIRO Publishing house. 164 p. (In Russ.).
- Klyashtorin L.B. (2000). Pacific salmon: climate and stock dynamics // Fisheries. No. 4. Pp. 32-34. (In Russ.).
- Korostelev S.G., Kislyak Yu.V. (2019). What threatens Kamchatka salmon? Pacific salmon in the world of human relationships: economic, social, ecological, historical, ethnic and cultural: Abstracts of reports of International Scientific and

- Practical. the seminar. – Petropavlovsk-Kamchatsky: Publishing house "Kamchatpress". Pp. 31-35.
14. Ksenofontov M.Yu., Goldenberg I.A. (2008). Economics of salmon farming in Kamchatka. Analysis of the fisheries complex of the Bolshaya River basin and development of proposals to improve the efficiency of the use of salmon resources in order to develop sustainable fisheries and preserve species diversity. Moscow: Human Rights. 152 p. (In Russ.).
 15. Lipton Bruce. (2018). The Biology of Faith: how the power of beliefs can change your body and mind. Translated from the English by D. Finger, G. Vlasova. – Moscow: Eksmo. 352 p. (In Russ.).
 16. Lipton Bruce. (2016). Smart Cells: The Biology of Beliefs. How thinking affects genes, cells, DNA. Trans. from English – M.: Publishing house "Sofia". 224 p. (In Russ.).
 17. Likhatovich D. (2004). Salmon without rivers. The history of the Pacific salmon crisis. Vladivostok: Publishing House "Far East". 376 p. (In Russ.).
 18. Meerson F.Z. (1981). Adaptation, stress and prevention. M.: Nauka. 278 p. (In Russ.).
 19. Radchenko V.I. (2021). State of stocks and fisheries of pink salmon *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* and chum salmon *O. KETA* (SALMONIDAE, SALMONIFORMES) in areas of their mass artificial reproduction // Fishing issues. Volume 22. No. 4. Pp. 140-181. DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-4-140-181. (In Russ.).
 20. Stekolshchikova M.Yu. (2015). Some results of monitoring of factory herds of pink salmon hall. Aniva (Sakhalin Island) // Izv. TINRO. Vol. 183. Pp. 51-60. (In Russ.).
 21. Chmylevsky D.A. (1991). Fish oogenesis as a sensitive test system under the influence of factors of various nature // Tez. dokl. V All-Russian Conference on early fish ontogenesis. Astrakhan. 1-3.10.1991, Moscow: VNIRO. Pp. 218-219. (In Russ.).
 22. Shevlyakov E.A., Chistyakova A.I. (2017). Migrations of juvenile chum salmon in the Sea of Okhotsk, comparative analysis of the efficiency of the enterprises of the fish-breeding complex of the Far East of Russia and Japan // Izv. TINRO. Vol. 191. Pp. 79-96. (In Russ.).
 23. Shuntov V.P., Dark O.S. (2004). Is the ecological capacity of the Northern Pacific exceeded due to the high number of salmon: myths and reality // Izv. TINRO. 138. Pp. 19-36. (In Russ.).
 24. Shuntov V.P., Dark O.S., Naidenko O.S. (2019). Once again about the factors limiting the number of Pacific salmon (*Oncorhynchus spp.*, sem. Salmonidae) in the oceanic period of their life // Izv. TINRO. Vol. 196. Pp. 3-22. (In Russ.).
 25. Epigenetics. Edited by S.D. Ellis, T. Jenuwein, D. Reinberg. – Moscow: Technosphere. 2010. 496 p. (In Russ.).
 26. Anway M.D., Cupp A.S., Uzumcu M., Skinner M.K. (2005). Epigenetic transgenerational actions of endocrine disruptors and male fertility. Science. N 308. P. 1466-1469
 27. Araki H., Berejikian B.A., Ford M.J., Blouin M.S. (2008). Fitness of hatchery-reared salmonids in the wild // Evol. Appl. V. 1. № 2. P. 342-355.
 28. Azumaya T., Ishida Y. (2000). Density interactions between pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum salmon (*O. keta*) and their possible effects on distribution and growth in the North Pacific Ocean and Bering Sea // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. 2. P. 165-174.
 29. Beetz J.L. (2009). Marine survival of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in Washington State: Characteristic patterns and their relationships to environmental and biological factors. Master's thesis. Seattle. University of Washington. 118 p.
 30. Bigler B.S., Welch D.W., Helle J.H. (1996). A review of size trends among North Pacific salmon *Oncorhynchus spp.* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53: 455-465.
 31. Chen R.Z., Pettersson U., Beard C., Jackson-Grusby L., Jaenisch R. (1998). DNA hypomethylation leads to elevated mutation rates. Nature. N 395. P. 89-93.
 32. Christie M.R., Marine M.L., Fox S.E. et al. (2016). A single generation of domestication heritably alters the expression of hundreds of genes // Nat. Commun. V. 7. № 10676
 33. Christie M.R., Marine M.L., French R.A., Blouin M.S. (2012). Genetic adaptation to captivity can occur in a single generation // PNAS. V. 109. № 1. Pp. 238-242
 34. Davis M.W. (2007). Simulated fishing experiments for predicting delayed mortality rates using reflex impairment in restrained fish // ICES J. Mar. Sci. V. 64. Pp. 1535-1542.
 35. Fuss H.J. (1995). Hatcheries are a tool: they are as good or as bad as the management goals that guide them // Washington Department of Fish and Wildlife Hatcheries Program. Olympia, Washington. 19 p.
 36. Hiroi O. (1998). Historical Trends of Salmon Fisheries and Stock Conditions in Japan // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. № 1. Pp. 23-27.
 37. Kaeriyama M. (1996). Changes in Body Size and Age at Maturity of a Chum Salmon, *Oncorhynchus keta*. Population Released from Hokkaido in Japan. National Salmon Hatchery, Sapporo, Japan. NPAFC Doc. N 208. 9 p.
 38. Kitada S., Kishino K. (2021). Population structure of chum salmon and selection on the markers collected for stock identification // Ecol. Evol. V. 11. Pp. 13972-13985.
 39. Klovatch N.V. (2001). The Loss of Navigational Abilities as a Mortality Factor of Salmon During the Marine Period of Life // Proceedings of the 20th Northeast Pacific Pink and Chum Workshop. Seattle. USA. March 21-23. Pp. 115-123.
 40. Kobayashi T. (1980). Salmon propagation in Japan // Salmon Ranching. Academic Press, London. Pp. 91-107.
 41. Labelle M., Walters C.J., Riddell B. (1997). Ocean survival and exploitation of Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*) stocks from the east coast of Vancouver Island, British Columbia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 54. Pp. 1433-1449.
 42. Le Luyer J., Laporte M., Beacham T.D. et al. (2017). Parallel epigenetic modifications induced by hatchery rearing in a Pacific salmon // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 6 p.
 43. Madaro A., Olsen R.E., Kristiansen T.S. et al. (2015). Stress in Atlantic salmon: response to unpredictable chronic stress // J. Exp. Biol. V. 218. Pp. 2538-2550.
 44. Ojaveer H., Tomkiewicz J., Arula T., Klais R. (2015). Female ovarian abnormalities and reproductive failure of autumn-spawning herring (*Clupea harengus membras*) in the Baltic Sea // ICES J. Mar. Sci. V. 72. Pp. 2332-2340.
 45. Power M. (1997). Assessing the effects of environmental stressors on fish populations // Aquat. Toxicol. V. 39. Pp. 151-169.
 46. Razin A., Riggs A.D. (1980). DNA hypomethylation and gene function // Science. N 210. Pp. 604-610.
 47. Ruggerone G.T., Irvine J.R. (2018). Numbers and biomass of natural- and hatchery-origin pink salmon, chum salmon, and sockeye salmon in the North Pacific Ocean, 1925-2015 // Mar. Coast. Fish. V. 10. Pp. 152-168
 48. Schreck C.B., Contreras-Sanchez W., Fitzpatrick M.S. (2001). Effects of stress on fish reproduction, gamete quality, and progeny // Aquaculture. V. 197. Pp. 3-24.
 49. Shimizu T., Ban M., Miyauchi Y. et al. (2016). Nutritional condition of hatchery and wild chum salmon *Oncorhynchus keta* fry migrating down the Chitose River // Journal of Fisheries Technology. V. 8. № 2. Pp. 89-94.
 50. Sweeting R.M., Beamish R.J., Neville C.M. (2004). Crystalline otoliths in teleosts: Comparisons between hatchery and wild Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in the Strait of Georgia // Rev. Fish Biol. Fish. V. 14. Pp. 361-369.
 51. Taylor J.E. (1999). Making salmon: An Environmental History of the Northwest Fisheries Crisis. University of Washington Press, Seattle. Washington. 488 p.
 52. Tillotson M.D., Barnett H.K., Bhuthimethee M. et al. (2019). Artificial selection on reproductive timing in hatchery salmon drives a phenological shift and potential maladaptation to climate change // Evol. Appl. V. 12. Pp. 1344-1359.
 53. Waddington C.H. 1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. Nature. N 150. Pp. 563-565.
 54. Waterland R.A. and Jirtle R.L. (2003). Transposable elements: targets for early nutritional effects on epigenetic gene regulation. Mol. Cell. Biol. N 23. Pp. 5293-5300.