Downloaded from joc.inio.ac.ir at 16:23 IRDT on Monday April 19th 2021

ارزیابی شاخص‌های لقاح و پاسخ استرس جنین ماهی قزل‌آلای رنگین‌کمان *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) در درجه حرارت‌های مختلف

محمد حسین خانجانی*[1]، غلامرضا قایدی[2]

۱- استادیار گروه علوم و مهندسی شیلات، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه جیرفت، پست الکترونیکی: m.h.khanjani@ujiroft.ac.ir

۲- دانش آموخته دکتری تکثیر و پرورش آبزیان، دانشکده منابع طبیعی دریا، دانشگاه علوم و فنون دریایی خرمشهر، پست الکترونیکی: ghaedighr@gmail.com

تاریخ دریافت: ۹۸/۱/۲۷ * نویسنده مسوول تاریخ پذیرش: ۹۸/۱۰/۱۷

چکیده

درجه حرارت از عوامل مهم تاثیر گذار بر رشد و تولید مثل جانوران آبزی می‌باشد. در مطالعه حاضر تاثیر درجه حرارت بر شاخص‌های لقاح و پاسخ استرس جنین ماهی قزل آلای رنگین کمان مورد ارزیابی قرار گرفت. دو تیمار درجه حرارت شامل ۱۴/۵ و ۱۷/۲ درجه سانتی‌گراد در سه تکرار در نظر گرفته شد. تخم‌های ماهی قزل آلای رنگین کمان با وزن (۱/۹۱ ±۸۱/۳۰ میلی‌گرم) به تراکم ۵۰۰۰ عدد در هر سینی تراف ذخیره‌سازی و تا مرحله تخم گشایی تحت تاثیر درجه حرارت‌های مختلف قرار داده شدند. طبق نتایج بدست آمده مشخص گردید که مدت زمان چشم زدگی و تخم گشایی با افزایش دما، کوتاهتر شده و درصد تخم گشایی و لاروهای دارای شنای فعال نیز کاهش می یابد. بطوری‌که مقادیر ۳۲/۶۶٪ و ۳۰٪ به ترتیب برای تخم گشایی و لاروهای دارای شنای فعال در تیمار درجه حرارت ۱۷/۲ درجه سانتی‌گراد بدست آمد که با تیمار دیگر اختلاف معنی‌داری نشان داد ($P< ۰/۰۵$). در پاسخ به استرس محیطی درجه حرارت در مراحل اولیه تخم تغییرات محسوسی مشاهده نگردید، اما استرس وارد شده به جنین‌های پرورش یافته در درجه حرارت‌های مختلف باعث تفاوت‌هایی در پاسخ کورتیزول به استرس در مرحله تخم گشایی شد که منجر به افزایش کورتیزول در مرحله تخم گشایی نسبت به مرحله چشم‌زدگی شد. هنگامی که ماهیان در دوره جنینی در معرض استرس باشند زمان تأخیری پاسخ کورتیزول به استرس بلافاصله بعد از تخم گشایی ایجاد نمی‌شود. در نهایت نتایج نشان داد که محور هیپوتالاموس– هیپوفیز– بافت بین‌کلیوی در زمان تخم گشایی فعال می‌شود و به استرس‌های محیطی (از قبیل درجه حرارت) پاسخ می‌دهد.

کلمات کلیدی: *شاخص‌های لقاح، کورتیزول، استرس، جنین، قزل آلای رنگین کمان.*

Downloaded from joc.inio.ac.ir at 16:23 IRDT on Monday April 19th 2021

۱. مقدمه

امروزه تولید تخم و لاروهای با کیفیت و با راندمان رشد و بازماندگی بالا به عنوان یک ابزار مهم و کلیدی در صنعت ماهیان سردآبی به خصوص گونه قزل آلای رنگین کمان (Walbaum, 1792) *Oncorhynchus mykiss* محسوب می‌شود. فاکتورهای مختلفی مانند ژنتیک، تغذیه، استرس، وضعیت سلامتی، دمای آب و دستکاری پس از رسیدگی از عوامل مهم و تاثیرگذار بر کیفیت تخم و لارو ماهی قزل آلا هستند (Schreck et al., 2001). دانستن مناسب‌ترین و بهینه‌ترین مقادیر پارامترهای محیطی در تمام مراحل زندگی قزل‌آلای‌رنگین‌کمان امری بسیار مهم و ضروری است، در بین پارامترهای محیطی درجه حرارت مهمترین فاکتور اکولوژیک تاثیرگذار بر رشد و پراکنش قرل آلای رنگین کمان می باشد (Wehrly et al., 2007). درجه حرارت بر عوامل درونی کنترل کننده رشد تاثیر گذاشته و اثرات فیزیولوژیک مختلفی بر آبزی وارد می‌کند (Quigley and Hinch, 2006). دما بر میزان سطح کورتیزول، گلوکز پلاسما، و بیان ژن‌های کنترل کننده پروتئین‌های شوک حرارتی تاثیر می‌گذارد (Wehrly et al., 2007; Vanlandeghem et al., 2010). کورتیزول به عنوان شاخص استرس در ماهی شناخته می‌شود (Barton, 2002). افزایش کورتیزول به عنوان عکس العمل اولیه به استرس در اثر فعال شدن محور هیپوتالاموس- هیپوفیز- بین‌کلیوی (Hypothalamus– Pituitary–Interrenal (HPI)) ایجاد می‌شود (Iwama et al., 2005). این هورمون در تولیدمثل (Milla et al., 2009)، فعالیت‌های متابولیکی (Poursaeid et al., 2012)، تنظیم اسمزی و سازگاری با آب شور (Mommsen et al., 1999)، سازگاری با آب شیرین (McCormick, 2001; Kiilerich et al., 2007) تحت استرس (Wendelaar Bonga, 1997; Mommsen et al., 1999)، استرس‌های مزمن با افزایش مصرف انرژی و محدود کردن رشد (Jentoft et al., 2005)، استرس‌های موثر بر کاهش رشد گامت‌ها در جنس ماده (Mileva et al., 2011)، جذب غذا (Bernier and Peter, 2001; Øverli et al., 2006) نقش مهمی دارد. در ماهیان مولد حاوی سطح بالای کورتیزول منجر به کاهش اندازه بدن، شاخص گنادوسوماتیک و کیفیت و اندازه تخم می‌شود (Pourhosein Sarameh et al., 2012). به طور کلی کورتیزول به عنوان یک هورمون ضد رشد شناخته می شود اما میزان ناچیز آن برای رشد و نمو نیاز است (Schreck et al., 2001). مقادیر نسبتاً پایین کورتیزول طی دوره تخم گشایی نقش افزایش دهنده رشد را بازی می‌کند (Feist and Schreck, 2002). پاسخ استرس با توجه به نوع فاکتور محیطی ایجاد کننده استرس (Wendelaar Bonga, 1997; Falahatkar et al., 2012)، گونه آبزی و مرحله زندگی (McGeer et al., 1991; Pottinger et al., 1992) متغیر است. مقادیر قابل توجهی از کورتیزول در تخم های چشم زده، تازه لقاح یافته، جنین، لارو (Szisch et al., 2005; Simontacchi et al., 2008; Applebaum et al., 2010; Falahatkar et al., 2013) و آلوین‌های ماهی قزل آلای رنگین کمان (Auperin and Geslin, 2008) گزارش شده است. موفقیت در پرورش آبزیان تا حد زیادی به شرایط محیطی و پرورشی آبزی بستگی دارد. تراکم، دما، نور و دبی آب به طور اساسی کیفیت محیط آبی و شرایط پرورش آبزی را تحت تاثیر قرار می دهد. عوامل محیطی و فاکتورهای مرتبط با خوراک بر میزان فاکتورهای خونی (هماتولوژیکی و بیوشیمیایی) ماهی قزل آلای رنگین کمان اثرگذار هستند (عضدی و همکاران، ۱۳۹۳؛ غفاری فارسانی و همکاران، ۱۳۹۵؛ داغستانی و همکاران، ۱۳۹۷). با توجه به نوع گونه، نژاد، شرایط محیطی و استرس حاد و مزمن پاسخ کورتیزول در زمان متفاوتی ممکن است رخ دهد (Barton, 2002). دانستن زمان شروع پاسخ استرس کورتیزول نسبت به تغییرات محیطی برای توسعه موفقیت آمیز پرورش ماهی حائز اهمیت است. پژوهش حاضر به منظور ارزیابی مقادیر شاخص های لقاح (درصد چشم‌زدگی، تخم گشایی، شنای فعال) و میزان کورتیزول در تخم ماهی قزل آلای رنگین کمان تحت تاثیر درجه حرارت‌های مختلف طراحی و انجام گردید.

۲. مواد و روش‌ها

تحقیق حاضر در کارگاه تکثیر و پرورش ماهی شش پیر سپیدان استان فارس به اجرا در آمد. ۳۰ هزار قطعه تخم لقاح یافته قزل آلای رنگین کمان (۳ ساعت بعد از لقاح) با میانگین ۱۲/۳ عدد در هر گرم (۱/۹۱ ±۸۱/۳۰ میلی‌گرم) انتخاب شد. تخم‌های لقاح یافته به صورت تصادفی در انکوباتورهای نوع کالیفرنیایی با منبع آب چشمه (با دبی هشت لیتر در دقیقه) در سینی‌های با سایز (۲۰×۴۰×۴۰ سانتیمتر) با تراکم ۵۰۰۰ تخم در هر سینی توزیع شدند. تخم‌ها در دو گروه آزمایشی با درجه حرارت‌های مختلف (۱۴/۵ و ۱۷/۲ درجه سانتی‌گراد) با سه

Downloaded from joc.inio.ac.ir at 16:23 IRDT on Monday April 19th 2021

تکرار تقسیم بندی شدند. دمای اولیه نگهداری تخم‌ها در زمان لقاح ١٠/٥ درجه سانتی گراد ثبت گردید.

بعد از استرس دمایی در زمان‌های مختلف (١، ٤، ٨ و ٢٤ ساعت بعد از ذخیره‌سازی) مقدار کورتیزول مورد سنجش قرار گرفت. در طول مدت انکوباسیون سینی‌های تخم برای جلوگیری از اثرات نور با یونولیت پوشانده شدند و از هرگونه استرس دیگر شامل دستکاری و جابجایی جلوگیری شد. در طول دوره آزمایش شاخص‌های کیفی آب شامل اکسیژن (٠/٢٥ ± ٧/٨٦ میلی‌گرم در لیتر) و pH (٠/٠٧ ± ٧/٦٩) به صورت روزانه اندازه گیری شدند. هر روز به وسیله پوار دستی، تخم‌های مرده، فاسد، قارچ زده و آلوین‌های مرده از داخل تراف‌ها خارج شده و ثبت گردیدند. در این مدت درصد چشم‌زدگی، تخم گشایی و شنای فعال در هر دو تیمار ثبت گردید.

با شمارش تخم‌های چشم زده و سفید و با استفاده از فرمول زیر درصد چشم‌زدگی محاسبه شد.

درصد چشم زدگی= (تعداد کل تخم/ تعداد تخم‌های چشم زده) × ١٠٠

تخم‌های چشم زده بعد از جدا کردن تلفات مرحله چشم‌زدگی تا مرحله شکفتن جهت محاسبه درصد تخم گشایی نگهداری شدند.

درصد تخم گشایی= (تعداد کل تخم/ تعداد تخم‌های تخمگشایی شده) × ١٠٠

درصد شنای فعال= (تعداد کل تخم/ تعداد آلوین‌های دارای شنای فعال) × ١٠٠

جهت استخراج و سنجش کورتیزول، تعداد ١٠ تخم از هر تکرار در زمان های ١، ٤، ٨ و ٢٤ ساعت بعد ازذخیره‌سازی و تاثیر درجه حرارت نمونه‌گیری شد، نمونه‌های تخم در ازت مایع فریز شدند و سپس برای اندازه گیری میزان کورتیزول، تخم‌ها هموژن و نمونه‌های آماده شده در دمای ٢٠- درجه سانتی‌گراد تا زمان آنالیز نگهداری شدند (Auperin and Geslin, 2008). تخم‌ها با روش Hwang و Wu (١٩٩٣) عصاره‌گیری شدند و سپس از عصاره برای اندازه گیری کورتیزول به روش RIA (Radio immuno assay) استفاده شد.

تعیین مقادیر کورتیزول به روش RIA با استفاده از دستگاه تمام اتوماتیک گاما کانتر (مدل L.K.B ساخت کشور استرالیا LKB, Mount Waverley, Australia) (Kubokawa et al., 1999) و با بکارگیری کیت هورمونی (Immunotech, Prague, Czech Republic IM 1841,) انجام شد. بر اساس واکنش رقابتی بین آنتی‌ژن موجود در نمونه (کورتیزول) با آنتی‌ژن نشاندار شده با ید رادیواکتیو ١٢٥ جهت اتصال به آنتی‌بادی موجود در فاز جامد طراحی شده که پرتودهی حاصل از این اتصال با گاماکانتر (LKB 1274, Mount Waverley, Australia) اندازه‌گیری و پردازش می‌شود برای کالیبره نمودن تست از استانداردهای مقاله (Irwin et al., 1999) استفاده شد.

آنالیز آماری کلیه داده‌ها توسط نرم افزار SPSS نسخه ٢١ مورد تجزیه و تحلیل آماری قرار گرفتند. در ابتدا برای تعیین نرمال بودن داده‌ها از آزمون کولموگروف- اسمیرنوف استفاده شد و سپس برای مقایسه میانگین بین تیمارها از آنالیز واریانس یک طرفه با استفاده از آزمون چند دامنه دانکن در سطح ٥ درصد استفاده شد و کلیه محاسبات با اکسل نسخه ٢٠١٣ انجام گردید.

٣. نتایج و بحث

مدت زمان چشم زدگی و تخم گشایی تخم‌های ماهی قزل آلای رنگین کمان تحت تاثیر دماهای مختلف در جدول ١ ارائه شده است، که این میزان در دمای ١٧/٢ درجه سانتی‌گراد کمتر بود و اختلاف معنی‌داری مشاهده گردید (P< ٠/٠٥). درصد چشم زدگی، تفریخ و شنای فعال در جدول ١ آورده شده است که مقادیر این پارامترها در تیمار دمایی ١٤/٥ درجه سانتی‌گراد بالاتر بود و اختلاف معنی‌داری با تیمار ١٧/٢ درجه سانتی‌گراد نشان داد (P< ٠/٠٥).

جدول ١: درجه روز چشم زدگی، تخم گشایی و درصد چشم زدگی، تخم گشایی و شنای فعال تحت تاثیر دمای‌های مختلف، (میانگین ± انحراف از معیار).

درجه حرارت (سانتی‌گراد)	درجه روز چشم زدگی	درصد چشم زدگی	درجه روز تخم گشایی (بعد از چشم‌زدگی)	درصد تخم گشایی	درصد لاروهای دارای شنای فعال
١٤/٥	[a]١٦٩/١٦± ٧/٥	[a]٦٥/٦٦± ٢/١٦	[a]١٥٤/٦± ٧/٤٢	[a]٤٦/٦٥± ١/٣٥	[a]٤١/٦١± ٢/٨
١٧/٢	[a]١٨٣/٥± ٩	[b]٥٧/٣٥± ٢/٧١	[b]١٢٦/١± ٨/٧٥	[b]٣٢/٦٦± ٣/٧١	[b]٣٠± ١/٧

* در هر ستون میانگین‌های دارای حداقل یک حرف مشابه در سطح ٥ درصد با هم اختلاف معنی‌داری ندارند (P>٠/٠٥).

Downloaded from joc.inio.ac.ir at 16:23 IRDT on Monday April 19th 2021

مجموعه عوامل از جمله کیفیت اسپرم، تخمک، تغذیه، استرس، بهداشت و شرایط فیزیکوشیمیایی بویژه درجه حرارت در میزان تخم گشایی و بازماندگی لاروها موثر هستند (Schreck et al., 2001; Bozkurt et al., 2006). در مطالعه حاضر با افزایش درجه حرارت مدت زمان چشم‌زدگی، تخم گشایی، درصد چشم زدگی، تخم گشایی و شنای فعال کاهش یافت که احتمالا بدلیل کاهش کیفیت تخم در مراحل اولیه پرورش تحت استرس دمایی ۱۷/۲ درجه سانتی‌گراد باشد که از دامنه مطلوب پرورش تخم خارج است. بر طبق تحقیقات دوره و سرعت تکامل جنینی به درجه حرارت بستگی دارد که با افزایش درجه حرارت این دوره کوتاه‌تر می‌شود، شوک حرارتی و افزایش درجه حرارت تا ۲۲ درجه سانتی‌گراد منجر به کاهش بقای تخم و درصد تخم گشایی می‌شود (Catherine, 2004). در مطالعه Healey (۱۹۷۹) مشخص شد که افزایش دمای بالاتر از ۱۳/۹ درجه سانتی‌گراد منجر به افزایش مرگ و میر تا ۸۰ درصد در ماهی آزاد چینوک (*Oncorhynchus tshawytscha*) می‌شود. مرگ و میر و تلفات از دمای ۱۱/۱ تا ۱۳/۳ درجه سانتی‌گراد تفاوت قابل ملاحظه‌ای در تخم ماهی آزاد چینوک نداشت، اما با افزایش دما تا ۱۷/۸ درجه سانتی‌گراد تلفات به شدت افزایش یافت (Healey, 1979). در مطالعه حاضر در درجه حرارت ۱٤/۵ و ۱۷/۲ درجه سانتی‌گراد به ترتیب ٤۱ و ۳۰ درصد از تخم‌ها به شنای فعال رسیدند که نشان دهنده این است که افزایش دما منجر به افزایش استرس و کاهش بقاء تخم می‌شود. در دامنه دمایی معمول زندگی ماهی قزل آلای رنگین کمان هر چه دمای آب پایین‌تر باشد، مدت زمانی که تخمک در طی آن دارای کیفیت مناسب بوده و بالاترین میزان چشم زدگی، و تخم گشایی را خواهد داشت، طولانی‌تر می‌گردد. بنابراین فرصت بیشتری وجود دارد تا تخمک‌ها بطور کامل نمو یافته تا دارای کیفیت مناسب شوند. طول دوره تکامل تخمک در دماهای پایین‌تر نیز محدودیت دارد. هر چه دمای محیط زندگی ماهی بالاتر رود، مدت زمانی که تخمک در طی آن دارای کیفیت مناسب می‌باشد محدودتر می‌شود (King and Pankhurst., 2004) با افزایش دما اندام‌های موجود در تخم فرصت محدودی برای شکل‌گیری کامل دارند و امکان ناقص و معیوب شدن لاروهای حاصل از تخم‌های که در دمای بالا نگهداری شده‌اند وجود دارد که تاثیر منفی بر میزان شاخص‌های لقاح می‌گذارد که با نتایج مطالعه حاضر مطابقت دارد (Aegerter and Jalabert., 2004). میزان غلظت کورتیزول در تخم و سه ساعت بعد از لقاح در جدول ۲ ارائه شده است. غلظت کورتیزول در زمان‌های مختلف (برحسب ساعت) بعد از ذخیره سازی تخم ماهی قزل آلای رنگین کمان در تراف‌ها تحت تاثیر دماهای مختلف در جدول ۳ ارائه شده است.

جدول ۲: غلظت کورتیزول در تخم و ۳ ساعت بعد از لقاح برای ماهی قزل آلای رنگین کمان در دمای اولیه نگه‌داری (۱۰/۵ درجه سانتی‌گراد)، (میانگین ± انحراف از معیار).

	تخم	۳ ساعت بعد از لقاح
غلظت کورتیزول (نانوگرم بر گرم)	۴/۹۵± ۰/۱	۳/۶۱± ۰/۱۳

جدول ۳: غلظت کورتیزول در زمان‌های مختلف (ساعت) بعد از ذخیره سازی تخم ماهی قزل آلای رنگین کمان در داخل تراف تحت تاثیر درجه حرارت‌های مختلف، (میانگین ± انحراف از معیار).

درجه حرارت (سانتی‌گراد)	۱ساعت	٤ ساعت	۸ ساعت	۲٤ ساعت
۱٤/۵	[a]۲/۹± ۰/۱۵	[a]۲/٦۳± ۰/۲۳	[a]۲/٤± ۰/۳۸	[a]۲/۷۵± ۰/۳۵
۱۷/۲	[a]۳/۲± ۰/۲۱	[a]۲/۹۵± ۰/۵	[a]۲/۷± ۰/۳	[a]۲/۹± ۰/۲۹

* در هر ستون میانگین‌های دارای حداقل یک حرف مشابه در سطح ۵ درصد با هم اختلاف معنی‌داری ندارند (P>۰/۰۵).

میزان غلظت کورتیزول در دو تیمار ابتدا کاهش و در نهایت افزایش اندکی (در ۲٤ ساعت بعد از ذخیره سازی) نشان داد که این میزان در درجه حرارت ۱۷/۲ درجه سانتی‌گراد ۳/۲، ۲/۹۵، ۲/۷ و ۲/۹ نانوگرم بر گرم به ترتیب در ساعات ۱، ٤، ۸ و ۲٤ ساعت بعد از استرس دمایی مشاهده گردید. سطح کورتیزول در مطالعه حاضر در یک‌ساعت بعد از استرس دمایی به ترتیب ۲/۹ و ۳/۲ نانوگرم در گرم در تیمار ۱٤/۵ و ۱۷/۲ درجه سانتی‌گراد بدست آمد، که حدود ۷ برابر کمتر از مقادیر ارائه شده توسط Barry و همکاران (۱۹۹۵) در قزل آلای رنگین کمان، ۲ برابر کمتر از غلظت ارائه شده توسط Feist and Schreck (۲۰۰۲) در ماهی آزاد چینوک (*Oncorhynchus tshawytscha*) مشاهده شد. که این تفاوت می‌تواند بدلیل شرایط پرورش و منبع ایجاد کننده استرس باشد. به طور کلی تفاوت در نتایج تحقیقات به عوامل مختلفی بستگی دارد، هورمون کورتیزول و تغییرات وابسته به آن تحت تاثیر تعداد زیادی از عوامل درونی و بیرونی مانند گونه، نژاد، درجه حرارت، چرخه تولیدمثلی، نرخ متابولیک، سن، نوع استرس، دوره‌های نوری، وضعیت تغذیه، قرار می‌گیرد. در مطالعه

Downloaded from joc.inio.ac.ir at 16:23 IRDT on Monday April 19th 2021

حاضر ۲۴ ساعت بعد از لقاح نیز افزایش محسوسی در مقادیر کورتیزول در هر دو تیمار مشاهده گردید که این ممکن است بدلیل فعالیت‌های درونی تخم و همچنین افزایش سلول‌های اینترنال در غده فوق‌کلیوی باشد، که با مطالعه (Hwang et al., 1992) مطابقت داشت. غلظت کورتیزول در مراحل چشم زده و تخم گشایی شده تحت تاثیر تیمارهای مختلف برای تخم ماهی قزل آلای رنگین کمان در جدول ٤ ارائه شده است. نتایج نشان می‌دهد که این میزان تحت تاثیر درجه حرارت ۱۷/۲ درجه سانتی‌گراد بالاتر است. میزان ۱/۰۵ و ۱/۹۰ نانوگرم بر گرم به ترتیب در مرحله تخم چشم زده و تخم گشایی شده در تیمار ۱۷/۲ درجه سانتی‌گراد مشاهده شد که این میزان در درجه حرارت ۱٤/۵ درجه سانتی‌گراد به ترتیب ۰/۹٤ و ۱/۵ نانو گرم بر گرم بدست آمد که اختلاف معنی‌داری بین هر دو تیمار در مرحله تخم گشایی مشاهده گردید (P< ۰/۰۵). افزایش دما بالاتر از ١٦ درجه سانتی‌گراد باعث افزایش سطح کورتیزول پلاسما در ماهی قزل آلای رنگین کمان می‌شود بطوری‌که بالاترین سطح کورتیزول در دمای ۲۲ تا ۲٤ درجه سانتی‌گراد مشاهده می‌شود (Quigley and Hinch, 2006). در مطالعه حاضر غلظت کورتیزول بعد از لقاح به سرعت کاهش نشان داد که این کاهش در ماهی خاویاری سفید (*Acipenser transmontanus*) نیز توسط (Simontacchi et al., 2008) گزارش شده است.

جدول ۴: غلظت کورتیزول (نانوگرم بر گرم) در مراحل چشم‌زده و تخم‌گشایی تحت تاثیر تیمارهای مختلف برای تخم ماهی قزل آلای رنگین کمان، (میانگین ± انحراف از معیار).

درجه حرارت (سانتی‌گراد)	در مرحله چشم زده	در مرحله تخم گشایی
۱۴/۵	[a]۰/۹۴± ۰/۱۵	[a]۱/۵± ۰/۱۱
۱۷/۲	[a]۱/۰۵± ۰/۱۸	[b]۱/۹۰± ۰/۲۱

* در هر ستون میانگین‌های دارای حداقل یک حرف مشابه در سطح ۵ درصد با هم اختلاف معنی‌داری ندارند (P>۰/۰۵).

این کاهش احتمالاً به علت انتشار کورتیزول از لایه کوریون تخم و جذب آب باشد، قبل از این که پوسته تخم سخت شود. این چنین تراوش‌هایی بلافاصله بعد از لقاح قبل از سفت شدن لایه کوریون گزارش شده است (Auperin and Geslin, 2008). وجود کورتیزول در تخم‌های لقاح یافته چندین گونه ماهی شامل فلاندر ژاپنی (*Paralichthys olivaceus*; De Jesus et al., 1991)، ماهی آزاد چام (*Oncorhynchus Keta*; Hwang et al., 1992)، تیلاپیای موزامبیک (*Oreochromis massambicus*; Hwang and Wu, 1993)، قزل آلای رنگین کمان (*Oncorhynchus mykiss*; Pottinger and Mosuwe 1994)، کپور معمولی (*Cyprinus carpio*; Stouthart et al., 1998)، ماهی آزاد چینوک (*Oncorhynchus tshawytscha*; Feist and Schreck, 2002) و سوف زرد (*Perca flavescens*; Jentoft et al., 2002) گزارش شده است. این کورتیزول منشأ مادری داشته و برای تنظیم رشد و نمو جنین مورد استفاده قرار می‌گیرد (Tagawa et al., 2000). محققان مقادیر متغیری از میزان کورتیزول در تخم تازه لقاح یافته قزل آلای رنگین کمان برای مثال ٦ نانوگرم بر گرم (Auperin and Geslin, 2008) و ۱/٤ نانوگرم بر گرم (Barry et al., 1995) گزارش کرده‌اند که مقدار بدست آمده از تحقیق حاضر تقریباً در محدوده گزارش شده می‌باشد. تخم‌های تازه لقاح یافته قزل آلای رنگین کمان حاوی میزان بالایی از کورتیزول می‌باشند که از لقاح تا ۱۰ روز پس از آن (تا مرحله ارگان‌زایی) کاهش می‌یابد، کاهش کورتیزول در این مرحله این فرضیه را تأیید می‌کند که این استروئید در چندین روز بعد از لقاح، شروع به متابولیزه شدن بوسیله آنزیم‌های جنین در حال نمو می‌کند (Auperin and Geslin, 2008). این مشاهدات تأیید می‌کند که کورتیزول با منشأ مادری در تخم ذخیره شده و طی نمو اولیه جنینی استفاده و یا متابولیزه می‌شود (De Jesus et al., 1991; Hwang et al., 1992; Sampath-Kumar et al., 1995; Barry et al., 1995; Sampath-Kumar et al., 1997). غلظت کورتیزول از مرحله لقاح تا تخم چشم زده در هر دو تیمار دمایی در مطالعه حاضر کاهش نشان داد که احتمالا به دلیل متابولیز کورتیزول مادری در جنین‌ها و تخم‌های در حال توسعه باشد (Jentoft et al., 2002; Auperin and Geslin., 2008). غلظت کورتیزول در مطالعه حاضر افزایش اندکی بین مرحله چشم‌زدگی تا تخم گشایی در هر دو تیمار نشان داد که احتمالا به دلیل تولیدات درونی تخم قبل از تخم گشایی باشد که در مطالعات دیگر محققین نیز گزارش شده است (Stouthart et al., 1998; Feist and Schreck, 2002; Jentoft et al., 2002). در تخم‌های چشم زده کورتیزول تولید می‌شود و قبل از تخم گشایی غلظت کورتیزول در تخم افزایش می‌یابد (Auperin and Geslin., 2008). استفاده از کورتیزول مادری توسط جنین در حال رشد از لقاح تا شکل‌گیری سلول‌های درونی تخم اتفاق می‌افتد

Downloaded from joc.inio.ac.ir at 16:23 IRDT on Monday April 19th 2021

(Stouthart et al., 1998). افزایش مشابهی در ماهی آزاد چینوک (Feist and Schreck, 2002) و ماهی آزاد چام (De Jesus and Hirano, 1992) در میزان کورتیزول قبل از تخم گشایی گزارش شده است. مطالعات انجام شده با استفاده از پیش سازهای سنتز کورتیزول نشاندار شده با رادیواکتیو نشان داده‌اند که نوزادان سی باس آسیایی توان تبدیل این پیش سازها را به کورتیزول دارند، همچنین وجود آنزیم‌های دخیل در سنتز استروئیدها در بافت بین کلیوی و آدرنوکورتیکوتروپین هورمون در غده هیپوفیز با استفاده از تکنیک‌های ایمنوسیتوشیمی اثبات شده است (Sampath-Kumar et al., 1997). در مطالعه Barry و همکاران (۱۹۹۵) نشان دادند که بافت بین‌کلیوی قزل آلای رنگین کمان پیش از تخم‌گشایی توان پاسخ به آدرنوکورتیکوتروپین با تولید کورتیزول را دارد. این مطالعات نشان می‌دهند که محور هیپوتالاموس- هیپوفیز- بافت بین‌کلیوی در تخم گشایی یا قبل از آن، کامل است و افزایش استروئیدها در نزدیکی تخم‌گشایی در نتیجه سنتز آن رخ می‌دهد. در مطالعه Auperin و Geslin در سال (۲۰۰۸) مشخص شد که سلول‌های درونی رشد یافته در تخم چشم زده توانایی پاسخ در مقابل استرس‌های محیطی را ندارند، در مطالعه حاضر نیز میزان کورتیزول تحت تاثیر درجه حرارت‌های مختلف افزایش زیادی نشان نداد که احتمالا بدلیل عدم تکامل سلول‌های عصبی و مرکزی مغز و هیپوفیز باشد. مطالعات بر روی تخم هچ شده ماهیان خانواده سالمونیده نشان می‌دهد که پاسخ اولیه کورتیزول به تغییر شرایط محیطی حداقل پنج روز بعد از تخم گشایی می‌باشد که در ماهی قزل آلای رنگین کمان این زمان حداقل ۹ روز بعد از تخم گشایی اتفاق می‌افتد (Feist and Schreck, 2002; Auperin and Geslin, 2008). در مطالعه حاضر سطح کورتیزول بالاتری بعد از مرحله چشم زدگی تا تخم گشایی در هر دو تیمار مشاهده گردید. افزایش ناچیز غلظت کورتیزول به استرس محیطی افزایش دما احتمالا مربوط به عدم توسعه یافتگی محور هیپوتالاموس- هیپوفیز- بین‌کلیوی باشد. همچنین با توجه به شرایط پرورش، نوع گونه پرورشی و نوع استرس محیطی پاسخ کورتیزول متفاوت است (Feist and Schreck, 2002). بیوسنتز کورتیزول و توسعه فرآیند محور HPI تحت تاثیر استرس‌های مختلف فعال می‌گردد که در مطالعه حاضر نیز در مرحله تخم گشایی مقادیر کورتیزول بالاتر نشان داد. سطح کورتیزول در مطالعه حاضر در مراحل اولیه تخم، تخم چشم زده و تخم گشایی قزل آلای رنگین کمان اندازه گیری شد که مقادیر بدست آمده از کورتیزول تحت شرایط استرس دمایی در محدود گزارش شده توسط دیگر محققین برای ماهیان استخوانی بود (Stratholt et al., 1997; Jentoft et al., 2002; Auperin and Geslin, 2008; Simontacchi et al., 2008; Applebaum et al., 2010). تولید کورتیزول در پاسخ به استرس دمایی درمرحله تخم گشایی به مقدار کم انجام شد که احتمالا به دلیل توسعه یافتگی محور HPI باشد. کم بودن تفاوت‌ها در میزان کورتیزول در دو تیمار نشان می‌دهد که استرس دمایی اثری بر محور HPI و سنتز کورتیزول در جنین های قزل آلای رنگین کمان ندارد. استرس فیزیولوژیک پیامدهای منفی شدیدی بر رشد، مقاومت به بیماری و عملکرد ماهی در پرورش متراکم دارد (Pickering, 1993). پاسخ کورتیزول به استرس در دو گونه قزل آلای رنگین کمان و کپور معمولی با بهگزینی قابل اصلاح است (Tanck et al., 2002; Fevolden et al., 2002) و در قزل آلای رنگین کمان، ماهیان انتخاب شده با میزان کم کورتیزول در پاسخ به استرس، رشد بهتری نشان داده‌اند (Fevolden et al., 2002). میزان کورتیزولی که قزل آلای رنگین کمان در واکنش به استرس تولید می‌کند نیز با تکثیر انتخابی قابل تغییر است (Pottinger and Carrick, 1999). شناخت زمانی که ماهی برای اولین بار توانایی تولید کورتیزول را کسب می‌کند و زمان‌هایی در نمو اولیه که به رویدادهای استرس‌زا حساس هستند می‌تواند منجر به بهبود مدیریت در آبزی‌پروری و جمعیت‌های طبیعی شود. بنابراین، شناخت مراحل نمو واکنش فیزیولوژیک استرس در جنین قزل‌آلای رنگین کمان می‌تواند منجر به روش‌هایی برای تولید ماهیان مقاوم به استرس که رشد بهتر و خصوصیات تولیدی بهتری دارند، شود.

۴. نتیجه‌گیری

به طور کلی مطالعه حاضر نشان داد افزایش دما منجر به کوتاه‌تر شدن دوره چشم‌زدگی و تخم گشائی تخم ماهی قزل‌آلای رنگین کمان و کاهش درصد لاروهای دارای شنای فعال می‌گردد. در مراحل اولیه رشد تخم محور HPI به طور کامل توسعه نیافته و تغییر محسوسی در میزان کورتیزول تحت استرس درجه حرارت مشاهده نمی‌شود ولی با افزایش رشد و توسعه تخم‌محور HPI توسعه یافته و در مرحله تخم‌گشائی افزایش نسبی در میزان کورتیزول اتفاق می‌افتد.

Downloaded from joc.inio.ac.ir at 16:23 IRDT on Monday April 19th 2021

منابع

غفاری فارسانی، ح.؛ هدایتی، ع.ا.؛ زارع ندیمی‌بین، ن.؛ عزیزپور، س.؛ شهبازی ناصر آباد، س.، ۱۳۹۵. بررسی تاثیر غلظت‌های تحت کشنده سم مالاتیون بر پارامترهای خون شناسی ماهی قزل آلای رنگین کمان، (Oncorhynchus mykiss) نشریه علمی- پژوهشی اقیانوس شناسی. سال ۷. شماره ۲۷: صفحات ۹-۱.

عضدی، م.؛ ابراهیمی، ع.؛ متقی، ا.؛ مرشدی، و.، ۱۳۹۳. بررسی برخی عوامل بیوشیمیایی پلاسمای خون ماهی انگشت قد قزل آلای رنگین کمان در طول دوره های گرسنگی کوتاه مدت، نشریه علمی- پژوهشی اقیانوس شناسی. سال ۵. شماره ۱۹: صفحات ۵۹-۵۳.

داغستانی، ب.؛ ایمانی، ا.؛ نوری، ف.؛ فرزانه، م.؛ سروی مغانلو، ک.، ۱۳۹۷. اثر ستیهندگی سطوح مختلف آفلاتوکسین ب ۱ و زیرالنون جیره غذایی بر فعالیت آنزیم‌های گواری بچه ماهی قزل آلای رنگین کمان (Oncorhynchus mykiss). نشریه علمی- پژوهشی اقیانوس شناسی. سال ۹. شماره ۳۶: صفحات ۲۱-۱۳.

Aegerter, S.; Jalabert, B., 2004. Effects of post - ovulatory oocyte ageing and temperature on egg quality and on the occurrence of triploid fry in Rainbow trout, Oncorhynchus mykiss. Aquaculture, 231: 59-71. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2003.08.019

Applebaum, S.L.; Wilson, C.A.; Holt, G.J.; Nunez, B.S., 2010. the onset of cortisol synthesis and the stress response is independent of changes in CYP11B or CYP21 mRNA levels in larval Red drum (Sciaenops ocellatus). General and Comparative Endocrinology, 165: 269– 276. https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2009.07.003

Auperin, B.; Geslin, M., 2008. Plasma cortisol response to stress in juvenile rainbow trout is influenced by their life history during early development and by egg cortisol content. General and Comparative Endocrinology, 158: 234–239. https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2008.07.002

Barry, T.P.; Malison, J.A.; Held, J.A.; Parrish, J.J., 1995. Ontogeny of the cortisol stress response in larval rainbow trout. General and Comparative Endocrinology, 97: 57–65. https://doi.org/10.1006/gcen.1995.1006

Barton, B.A., 2002. Stress in fishes: a diversity of responses with particular reference to changes in circulating corticosteroids. Integrative and Comparative Biology, 42: 517–525. https://doi.org/10.1093/icb/42.3.517

Bernier, N.J.; Peter, R.E., 2001. The hypothalamic–pituitary– internal axis and the control of food intake in teleost fish. Comparative Biochemistry and Physiology, 129B: 639–644. https://doi.org/10.1016/S1096-4959(01)00360-8

Bozkurt, Y., 2006. The relationship between body condition, sperm quality parameters and fertilization success in Rainbow trout (Oncorhyncus mykiss). Journal of Animal and Veterinary Advances, 5(4): 284-288.

Catherine, A., 2004. The Effects of Nutrition on Reproduction in the Eastern Rainbow fish, melanotaenia splendida splendid. For the degree of Master of Science by research in the school of Marine Bioligy and Aquaculture James cook university, 119 p.

De Jesus, E.G.; Hirano, T., 1992. Changes in whole body concentrations of cortisol, thyroid hormones and sex steroids during early development of the Chum salmon, Oncorhynchus keta. General and Comparative Endocrinology, 85: 55–61. https://doi.org/10.1016/0016-6480(92)90171-F

De Jesus, E.G.; Hirano, T.; Inui, Y., 1991. Changes in cortisol and thyroid hormone concentrations during early development and metamorphosis in the Japanese flounder, Paralichthys olivaceus. General and Comparative Endocrinology, 82: 369-376. https://doi.org/10.1016/0016-6480(91)90312-T

Falahatkar, B.; Akhavan, S.R.; Efatpanah, I.; Meknatkhah, B., 2012. Primary and secondary responses of a

Downloaded from joc.inio.ac.ir at 16:23 IRDT on Monday April 19th 2021

C, 124: 27-31.
https://doi.org/10.1016/S0742-8413(99)00043-2

Iwama, G.K.; Afonso, L.O.B.; Vijayan, M.M., 2005. Stress in fish. In: Evans DH, Claiborne JB (eds) The physiology of fishes, 3rd edn. CRC Press, Boca Raton, FL, 319–342 PP.

Jentoft, S, Aastveit, A.H.; Torjesen, P.A.; Andersen, Ø., 2005. Effects of stress on growth, cortisol and glucose levels in non-domesticated Eurasian perch (Perca fluviatilis) and domesticated Rainbow trout (Oncorhynchus mykiss). Comparative Biochemistry and Physiology, 141A: 353–358.
https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2005.06.006

Jentoft, S, Held, J.A.; Malison, J.A.; Barry, T.P., 2002. Ontogeny of the cortisol stress response in yellow perch (Perca flavescens). Fish Physiology and Biochemistry, 26: 371–378.
https://doi.org/10.1023/B:FISH.0000009276.05161.8d

Kiilerich, P.; Kristiansen, K.; Madsen, S.S., 2007. Cortisol regulation of ion transporter mRNA in Atlantic salmon gill and the effect of salinity on the signaling pathway. Journal of Endocrinology, 194: 417–427.
https://doi.org/10.1677/JOE-07-0185

King, H.R.; Pankhurst, N.W., 2004. Effect of maintenance at elevated temperature on ovulation and luteinizing hormone releasing hormone analogue responsiveness of female Atlantic salmon, Salmo salar in Tasmania. Aquaculture, 233: 583-597.
https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2003.09.049

Kubokawa, K.; Watanabe, T.; Yoshioka, M.; Iwata, M., 1999. Effects of acute stress on plasma cortisol, sex steroid hormone and glucose levels in male and female sockeye salmon during the breeding season. Aquaculture, 172: 335-349.
https://doi.org/10.1016/S0044-8486(98)00504-3

McCormick, S.D., 2001. Endocrine control of osmoregulation in teleost fish. American Zoologist, 41: teleostean, Pikeperch Sander lucioperca, and a chondrostean, Persian sturgeon Acipenser persicus juveniles, to handling during transport. North American Journal of Aquaculture, 74: 241–250.
https://doi.org/10.1080/15222055.2012.675988

Falahatkar, B.; Akhavan, S.R.; Ghaedi, G.R., 2013. Egg cortisol response to stress at early stages of development in Persian sturgeon Acipencer persicus. Aquaculture International, 21: 215–223.
https://doi.org/10.1007/s10499-013-9669-y

Feist, G.; Schreck, C.B., 2002. Ontogeny of the stress response in Chinook salmon, Oncorhynchus tshawytscha. Fish Physiology and Biochemistry, 25: 31–40.
https://doi.org/10.1023/A:1019709323520

Fevolden, S.E.; Røed, K.H; Fjalestad, K.T., 2002. Selection response of cortisol and lysozyme in rainbow trout and correlation to growth. Aquaculture, 205: 61–75.
https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00660-3

Healey,T.P., 1979. The effect of high temperature on the survival of Sacramento River Chinook (King) Salmon, Oncorhynchus tshawytscha, eggs and fry. Sacramento: California Department of Fish and Game.

Hwang, P.P.; Wu, S.M., 1993. Role of cortisol in hypo-osmoregulation in larvae of Tilapia (Oreochromis mossambicus). General and Comparative Endocrinology, 92: 318–324.
https://doi.org/10.1006/gcen.1993.1168

Hwang, P.P.; Wu, S.M.; Lin, J.H.; Wu, L.S., 1992. Cortisol content of eggs and larvae of teleosts. General and Comparative Endocrinology, l86: 189–196.
https://doi.org/10.1016/0016-6480(92)90101-O

Irwin, S.; Kenny, A.P.; O'Halloran, J.; FitzGerald, R.D.; Duggan, P.F., 1999. Adaptation and validation of a radioimmunoassay kit for measuring plasma cortisol in turbot. Comparative Biochemistry and Physiology, Part

Downloaded from joc.inio.ac.ir at 16:23 IRDT on Monday April 19th 2021

Pottinger, T.G.; Carrick, T.R., 1999. Modification of the plasma cortisol response to stress in rainbow trout by selective breeding. General and Comparative Endocrinology, 116: 122-132. https://doi.org/10.1006/gcen.1999.7355

Pottinger, T.G.; Mosuwe, E., 1994. the corticosteroidogenic response of brown and rainbow trout alevins and fry to environmental stress during a 'critical period'. General and Comparative Endocrinology, 95: 350–362. https://doi.org/10.1006/gcen.1994.1133

Pourhosein, Sarameh, S.; Falahatkar, B.; Azari Takami, G.; Efatpanah, I., 2012. Effects of different photoperiods and handling stress on spawning and reproductive performance of Pikeperch Sander lucioperca. Animal Reproduction Science, 132: 213–222. https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2012.05.011

Poursaeid, S.; Falahatkar, B.; Mojazi Amiri, B.; Van Der Kraak, G., 2012.Effects of long-term cortisol treatments on gonadal development, sex steroids levels and ovarian cortisol content in cultured Great sturgeon Huso huso. Comparative Biochemistry and Physiology, 163A: 111–119. https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2012.05.202

Quigley, J.T.; Hinch, S.G., 2006. Effects of rapid experimental temperature increases on acute physiological stress and behaviour of stream dwelling juvenile Chinook salmon. Journal of Thermal Biology, 31: 429-441. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2006.02.003

Sampath-Kumar, R.; Byers, R.E.; Munro, A.D.; Lam, T.J., 1995. Profile of cortisol during ontogeny of the Asian sea bass, Lates calcarifer. Aquaculture, 132: 349–359. https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)00364-T

Sampath-Kumar, R.; Lee, S.T.; Tan, C.H.; Munro, A.D.; Lam, T.J., 1997. Biosynthesis in vivo and excretion of 781–794. https://doi.org/10.1093/icb/41.4.781

McGeer, J.C.; Baranyi, L.; Iwama, G.K., 1991. Physiological responses to challenge tests in six stocks of Coho salmon (Oncorhynchus kisutch). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 48: 1761–1771. https://doi.org/10.1139/f91-208

Mileva, V.R.; Gilmour, K.M.; Balshine, S., 2011. Effects of maternal stress on egg characteristics in a cooperatively breeding fish. Comparative Biochemistry and Physiology, 158A: 22–29. https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.08.017

Milla, S.; Wang, N.; Mandiki, S.N.M.; Kestemont, P., 2009. Corticosteroids: friends or foes of teleost fish reproduction? Comparative Biochemistry and Physiology, 153A: 242–251. https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2009.02.027

Mommsen, T.P.; Vijayan, M.M.; Moon, T.W., 1999. Cortisol in teleosts: dynamics, mechanisms of action, and metabolic regulation. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 9: 211–268. https://doi.org/10.1023/A:1008924418720

Øverli, Ø.; Sørensen, C.; Kiessling, A.; Pottinger, T.G.; Gjøen, H.M., 2006. Selection for improved stress tolerance in Rainbow trout (Oncorhynchus mykiss) leads to reduced feed waste. Aquaculture, 261: 776–781. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.08.049

Pickering, A.D., 1993. Growth and stress in fish production. Aquaculture, 111: 51–63. https://doi.org/10.1016/B978-0-444-81527-9.50010-5

Pottinger, A.D.; Pickering, T.G.; Hurley, M.A, 1992. Consistency in the stress response of individuals of two strains of Rainbow trout, Oncorhynchus mykiss. Aquaculture, 103: 275–289. https://doi.org/10.1016/0044-8486(92)90172-H

Downloaded from joc.inio.ac.ir at 16:23 IRDT on Monday April 19th 2021

cortisol in the Gilthead sea bream, Sparus aurata. General and Comparative Endocrinology, 142: 186–192. https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2004.12.013

Tagawa, M.; Suzuki, K.; Specker, J.L., 2000. Incorporation and metabolism of cortisol in oocytes of Tilapia (Oreochromis mossambicus). Journal of Experimental Zoology, 485–492. https://doi.org/10.1002/1097-010X(20001201)287:7<485::AID-JEZ4>3.0.CO;2-6

Tanck, M.W.T.; Claes, T.; Bovenhuis, H.; Komen, J., 2002. Exploring the genetic background of stress using isogenic progenies of common carp selected for high or low stress-related cortisol response. Aquaculture, 204: 419–434. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00828-6

Vanlandeghem, M.M.; Wahl, D.H.; Suski, C.D., 2010. Physiological responses of largemouth bass to acute temperature and oxygen stressors. Fisheries Management and Ecology, 17: 414-425. https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2010.00740.x

Wehrly, K.E.; Wang, L.Z.; Mitro, M., 2007. Field-based estimates of thermal tolerance limits for trout: Incorporating exposure time and temperature fluctuation. Transactions of the American Fisheries Society, 136: 365-374. https://doi.org/10.1577/T06-163.1

Wendelaar Bonga, S.E., 1997. The stress response in fish. Physiological Reviews, 77: 591–625 https://doi.org/10.1152/physrev.1997.77.3.591

cortisol by fish larvae. Journal of Experimental Zoology, 277: 337-344. https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-010X(19970301)277:4<337::AID-JEZ7>3.0.CO;2-Q

Schreck, C.B.; Contreras-Sanchez, W.; Fitzpatrick, M.S., 2001. Effects of stress on fish reproduction, gamete quality, and progeny. Aquaculture, 197: 3–24. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00580-4

Simontacchi, C.; Negrato, E.; Pazzaglia, M.; Bertotto, D.; Poltronieri, C.; Radaelli, G., 2008. Whole-body concentrations of cortisol and sex steroids in White sturgeon (Acipenser transmontanus, Richardson 1836) during early development and stress response. Aquaculture International, 17: 7–14. https://doi.org/10.1007/s10499-008-9174-x

Stouthart, A.J.H.X.; Lucassen, E.C.H.E.T.; van Strien, F.J.C.; Balm, P.H.M.; Lock, R.A.C.; Wendelaar Bonga, S.E., 1998. Stress responsiveness of the pituitary-interrenal axis during early life stages of Common carp (Cyprinus carpio). Journal of Endocrinology, 157: 127–137. https://doi.org/10.1677/joe.0.1570127

Stratholt, M.L.; Donaldson, E.M.; Liley, N.R., 1997. Stress induced elevation of plasma cortisol in adult female Coho salmon (Oncorhynchus kisutch), is reflected in egg cortisol content, but does not appear to affect early development. Aquaculture, 158: 141–153. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(97)00165-8

Szisch, V.; Papandroulakis, N.; Fanouraki, E.; Pavlidis, M., 2005. Ontogeny of the thyroid hormones and