

ТЕХНОЛОГІЇ В АКВАКУЛЬТУРІ

Ribogospod. nauka Ukr., 2021; 2(56): 33-44
DOI: <https://doi.org/10.15407/fsu2021.02.034>
УДК 639.3.041.2

Received 10.03.21
Received in revised form 07.04.21
Accepted 20.05.21

ПРОБЛЕМИ ТА ПЕРСПЕКТИВИ ШТУЧНОГО ВІДТВОРЕННЯ ТА ЗБЕРЕЖЕННЯ ЗАПАСІВ ЄВРОПЕЙСЬКОГО ВУГРА (*ANGUILLA ANGUILLA* (LINNAEUS, 1758)) (ОГЛЯД)

В. В. Бех, vitbekh@gmail.com, Національний університет біоресурсів і природокористування України, м. Київ

І. С. Кононенко, kononenko_irina88@ukr.net, Національний університет біоресурсів і природокористування України, м. Київ

Р. В. Кононенко, ruslan_kononenko@ukr.net, Національний університет біоресурсів і природокористування України, м. Київ

Мета. Вирощування вугра — перспективний напрям аквакультури, розвиток якого в Україні та світі стримується низкою чинників. Нерест плідників, інкубування ікри, відсутність стабільного джерела постачання посадкового матеріалу — ці та інші проблеми, а також актуальність даного напрямку, створюють підґрунтя для пошуку підходів до їх вирішення та проведення нових масштабних досліджень. Не можна стверджувати, що даний напрям обділений увагою науковців та не має певних результатів та досягнень, однак їх все ж недостатньо для вирішення проблем штучного відтворення вугра.

Результати. Автори роботи провели огляд та аналіз існуючих в літературі наукових досліджень, присвячених вивченню біології та технології відтворення вугра, та систематизували їх. В результаті вдалося виділити основні досягнення науковців у напрямку технології відтворення вугра та слабкі ланки даного процесу, що є перспективними для подальшого вивчення. Крім того, наведено окремі слабкі ланки, з якими стикаються науковці та проаналізовано доступні методи їх подолання.

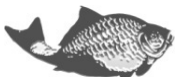
Практична значимість. Представлений огляд може бути використаний для стимулювання нових наукових досліджень та технологічних розробок в напрямі індустріального вирощування вугра в Україні та світі, що дозволить зменшити вплив на природні популяції вугра та стабілізувати їхню чисельність в природному середовищі існування. Крім того, автори статті мають намір привернути увагу науковців та виробників до актуальності вирощування та дослідження вугра.

Ключові слова: європейський вугор, скляний вугор, лептоцефали, міграція, Саргасове море, вирощування, посадковий матеріал.

PROBLEMS AND PERSPECTIVES OF ARTIFICIAL REPRODUCTION AND CONSERVATION OF THE EUROPEAN EEL (*ANGUILLA ANGUILLA* (LINNAEUS, 1758)) (A REVIEW)

V. Bekh, vitbekh@gmail.com, National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, Kyiv

© **В. В. Бех, І. С. Кононенко, Р. В. Кононенко, 2021**



I. Kononenko, kononenko_irina88@ukr.net, National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, Kyiv

R. Kononenko, ruslan_kononenko@ukr.net, National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, Kyiv

Purpose. Rearing of the European eel (*Anguilla anguilla*) is a promising area of aquaculture, the development of which in Ukraine and the world is constrained by several factors. Spawning, egg incubation, lack of a stable source of supply of fish seeds – these and other problems, as well as the importance of such studies form a basis for finding approaches for their solution and conducting new large-scale studies. This area attracts attention of scientists, there are certain results and achievements; however, they are still not enough to solve the problems of artificial reproduction of the European eel.

Findings. The authors revised, analysed and systematized literature sources focused on the study of the European eel. As a result, it was possible to identify the main achievements and shortcomings in this area, which are promising for further study. In addition, we identified some obstacles faced by scientists and analysed available methods for their solving.

Practical value. This review can be used to stimulate new studies and technological development towards industrial cultivation of eel in Ukraine, which will allow reducing the impact on natural populations of this species and stabilize its number in the natural environment. In addition, the authors of the article intend to draw attention of scientists and manufacturers to the perspectives and problems of growing and studying the European eel.

Key words: European eel, glass eel, leptocephali, migration, Sargasso Sea, cultivation, fish seeds.

ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИСКУССТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА И СОХРАНЕНИЯ ЗАПАСОВ ЕВРОПЕЙСКОГО УГРЯ (*ANGUILLA ANGUILLA* (LINNAEUS, 1758)) (ОБЗОР)

В. В. Бех, vitbekh@gmail.com, Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины, г. Киев

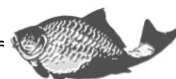
І. С. Кононенко, kononenko_irina88@ukr.net, Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины, г. Киев

Р. В. Кононенко, ruslan_kononenko@ukr.net, Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины, г. Киев

Цель. Выращивание угря — перспективное направление аквакультуры, развитие которого в Украине и мире сдерживается рядом факторов. Нерест производителей, инкубирование икры, отсутствие стабильного источника поставки посадочного материала — эти и другие проблемы, а также актуальность данного направления, создают почву для поиска подходов к их решению и проведения новых масштабных исследований. Нельзя утверждать, что данное направление обделено вниманием ученых и не имеет определенных результатов и достижений, однако их все же недостаточно для решения проблем искусственного воспроизводства угря.

Результаты. Авторы работы провели обзор и анализ существующих в литературе научных исследований, посвященных изучению угря, и систематизировали их. В результате удалось выделить основные достижения ученых в направлении исследования угря и слабые звенья данного направления, которые являются перспективными для дальнейшего изучения. Кроме того, приведены отдельные препятствия, с которыми сталкиваются ученые и проанализированы доступные методы их преодоления.

Практическое значение. Представленный обзор может быть использован для стимулирования новых научных исследований и технологических разработок в направлении



индустриального выращивания угря в Украине и мире, что позволит уменьшить воздействие на природные популяции угря и стабилизировать их численность в естественной среде обитания. Кроме того, авторы статьи намерены привлечь внимание ученых и производителей к перспективам и проблемам выращивания и исследования угря.

Ключевые слова: европейский угорь, стеклянный угорь, лептоцефалы, миграция, Саргассово море, выращивание, посадочный материал.

ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМИ. МЕТА РОБОТИ

Вугор — це костиста риба із видовженим змієподібним тілом, специфічна тілобудова якого дозволяла довгий час утримувати його популяції на достатньому рівні (його асоціювали зі змією або черв'яком). Однак, з часом вугор та продукція з нього набула популярності через високі смакові якості та «відновлювальні» властивості м'яса (за рахунок багатого складу поживний речовин).

На даний час вугор занесений до Червоної книги Міжнародного союзу охорони природи (IUCN) як вид, що знаходиться під загрозою зникнення. Європейського вугра включено до Додатку II CITES як вид, запаси якого перебувають за межами безпечних біологічних норм, торгівля яким має контролюватися з метою запобігання використанню, несумісного з його виживанням. Однак, даний факт не вплинув, а, можливо, і стимулює набуття популярності продукції вугра на світовому рибному ринку.

Так, у 2007 р. на основі рекомендацій Міжнародної ради з дослідження моря (ICES) Європейський союз прийняв законопроект, відповідно до якого всі держави-члени повинні розробити та впровадити план управління популяцією вугра. Ймовірно, такий крок був прийнятий після аналізу багаторічних, практично безрезультатних досліджень в напрямку вивчення процесу штучного відтворення вугра. Відомо, що цикл його розмноження пов'язаний із проходженням надзвичайно складного та недостатньо вивченого метаморфозу від личинки до малька. Тому відтворення вугра неможливо контролювати в штучних умовах, а всі личинки, що вирощуються на господарствах, попередньо виловлюється в місцях їхньої міграції в прісній воді.

Саме тому, ми сподіваємося, що наведена у статті інформація дозволить систематизувати наявний на сьогодні науковий досвід робіт із вугром, краще зрозуміти біологію виду та певним чином знайти нові підходи до організації процесу його розведення в штучних умовах.

АНАЛІЗ ОСТАННІХ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ПУБЛІКАЦІЙ. ВИДІЛЕННЯ НЕВИРІШЕНОЇ РАНІШЕ ЧАСТИНИ ПРОБЛЕМИ. РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Європейський вугор має складний життєвий цикл, що включає довгострокову міграцію через Атлантичний океан як молоді, так і дорослих особин — плідників — до Саргасового моря. Відносно недавно (у 2016 р.) вдалося достовірно довести таку міграцію, за період якої вугри здатні подолати до 6000 км. Такий життєвий цикл є характерною ознакою, що притаманна всім відомим 16 видам роду *Anguilla*. Проте існує лише кілька з них, що насправді мігрують досить далеко в океан. Це, насамперед, атлантичні види: європейський вугор (*Anguilla anguilla*) та американський вугор (*A. rostrata*), японський вугор (*A. japonica*), а також



австралійський вугор (*A. australis*), новозеландський довгоперий вугор (*A. dieffenbachii*) та морські вугри (*A. marmolata*) [1]. Найкоротшу відстань серед цих шести видів долає *A. australis* — близько 3000 км, а найдовшу — до 6000 км — саме європейський вугор. Серед науковців існує думка, що вугри не живляться під час міграції; таким чином, в даний період вони безпосередньо залежать від вмісту жиру. Також вважають, що європейський вугор, через найдовшу міграцію, має найвищий відсоток жиру. Саме тому європейський вугор має високу харчову цінність та смакові якості, які якнайкраще проявляються при застосуванні для його приготування технології копчення.

Восени кожного року, в кінці вегетаційного сезону, частина популяції європейського вугра перестає житися, стає неспокійною, починає дозрівати та перетворюватись на мігруючу срібну форму. Існує думка, що лише ті особини, які накопичили достатню кількість запасів жиру [15, 29], готові до репродукції та будуть розпочинати свою міграцію до місць нересту в Саргасовому морі, використовуючи для цього магнітне поле Землі. В момент, коли вугри виходять в океан, вони ще знаходяться в недозрілому стані і їхній гонадосоматичний індекс складає лише 2,0% маси тіла. Через 6 місяців, навесні, вони повністю стають статевозрілими вже в Саргасовому морі, а їхній гонадосоматичний індекс збільшується до 20–60% [25].

Століття тому датський дослідник Йоганнес Шмідт зосередив увагу на личинках європейського вугра, котрі були виловлені в Середземному морі, під час численних океанічних досліджень в період 1904–1920 рр. У підсумку, йому вдалось знайти найменшу личинку вугра в ділянці на південний схід від Бермудських островів у Саргасовому морі: найменші 2-денні личинки були виловлені у квітні та мали довжину лише 5,0 мм [25, 26]. Це неймовірно, проте донедавна — це єдині дослідження, що локалізують Саргасове море як місце нересту вугрів, оскільки ні ікринок, ні зрілих чи мертвих дорослих особин знайдено не було. Лише у 2015 р. вдалось отримати підтверджувальні докази із застосуванням засобів сучасної телеметрії, які супроводжували американського вугра до Саргасового моря [9] та європейського вугра до Азорських островів [10].

Таким чином, ще до цього часу статевозрілі європейські вугри не були виловлені в природному середовищі. Поясненням цього може слугувати той факт, що гонади вугра — непомітні, майже невидимі в молодих особин, та формують білу, гофровану смужку у дорослих риб. Дозрівання статевих продуктів вугрів проходить в період їх нерестової міграції до Саргасового моря. Крім того, в період міграції через припинення живлення травні органи вугрів атрофуються (дегенерують), тому їх неможливо виловити на приманку. Саме тому, всі знання щодо їхнього статевого розвитку побудовані на основі штучно індукованого гаметогенезу під впливом гормональних ін'єкцій в лабораторних умовах. Дослідники з'ясували, що у вугра на початку міграції вмикається складний гормональний механізм, який інгібує розвиток статевих залоз, і лише із досягненням місця призначення даний механізм деактивується, що дозволяє статевим клітинам сформуватися [11].

Більшість досліджень, що проводяться з вугрем, мають на меті розроблення технології отримання життєздатних личинок в штучних умовах. Цьому питанню присвячена більша частина інформації, що зустрічається в літературі. Ямамото з колегами ще у 70-х роках минулого століття змогли вперше отримати личинок



японського вугра з використанням ін'єкцій гіпофізу, проте вони виявилися нежиттєздатними та загинули вже через кілька діб [8, 33]. Пізніше, японські науковці намагалися повторити подібний дослід із європейським вугрем, однак не змогли досягти подібного успіху, оскільки дозрівання останнього має значні особливості [6]. Дослідникам на чолі з Палстра [4] вдалося отримати ембріонів *A. anguilla*, однак вони не змогли вилупитись через два дні і ще два дні прожили всередині оболонки. Педерсену також вдалося отримати личинок європейського вугра, але відбулась затримка вилуплення і розвиток личинок супроводжувався аномаліями [22].

У спеціалізованій літературі зустрічається інформація про успішне отримання личинок європейського вугра: кілька груп європейських дослідників мали успішні результати в даному напрямі, проте екзогенне вигодовування отриманих личинок для нормального їхнього подальшого росту, розвитку та виживання не було успішним [2, 20]. Команда дослідників з Данії на чолі з Dr. Tomkiewicz описала результати своїх багаторічних досліджень в напрямку штучного відтворення вугра та отримання якісного потомства. Ними були вивчені питання впливу абіотичних чинників (температури, світла, солоності) та показників виживання личинок, протестовано можливі раціони годівлі та досліджено окремі фізіологічні механізми на молекулярному рівні. Отримані результати дозволили розробити рекомендації щодо поліпшених умов інкубації ікри вугра та технології вирощування здорових личинок в штучних умовах [11].

Стосовно інших видів вугрів з помірного клімату, то Lokman та Young [16], Burgerhout та ін. [12] отримали личинок *A. australis*, однак життєздатність останніх зберігалася лише протягом кількох днів. Подібні результати були отримані також для *A. rostrata* [19].

У свою чергу, японським вченим вдалося отримати певні позитивні результати та замкнути цикл відтворення японського вугра, здійснивши репродукцію першого покоління F1. На основі проведених досліджень ними розроблені рекомендації, застосування яких певною мірою вирішує питання окремих вузьких місць в технології:

- гормональна фемінізація вирощених у неволі плідників, які дозрівають швидше і можуть мати кращу якість ікри [7, 31];
- індукція овуляції за допомогою 17,20 β-дигідрокси-4-прегнен-3-она (DHP) [5];
- використання спеціальних круглих апаратів *Kreisel* для вирощування личинок [24];
- збалансований раціон годівлі личинок, що включає порошок з яєць акул [30].

Застосування цих рекомендацій для вивчення технологій відтворення європейського вугра було частково досліджено. Так само, як і японський вугор, європейський може дозрівати за рахунок гормонального стимулювання гіпофізарними екстрактами коропа (CPE) або лосося (SPE) для самиць [28] та при застосуванні хоріонічного гонадотропіну людини (ХГЛ) для самців [14]. Також овуляція ікри європейського вугра може бути досягнута при використанні стероїду 17,20 β-дигідрокси-4-прегнен-3-она (DHP). Проте зазначені рекомендації



є менш успішними в разі використання їх для європейського вугра. Частково це можна пояснити тим фактом, що європейський вугор має значно довший міграційний шлях до місць природного нересту, ніж японський, і як наслідок — перебуває на значно більш ранній стадії зрілості перед початком катадромної міграції. Через цей проміжок часу його гормональна стимуляція триває значно довше, що в підсумку призводить до погіршення якості статевих продуктів та успіху технологічного процесу відтворення [21].

На сьогоднішній день японські скляні вугрі вирощуються в незначних обсягах (1000–2500 екз. щорічно) [32]. Водночас, були точно визначені час та місце природного нересту [18], а також вивчено особливості живлення личинок [3]. Є сподівання, що досвід із штучного відтворення японського вугра може прискорити розвиток технології відтворення європейського вугра. Так, вже досягнуто певного прогресу з формування якісного племінного матеріалу завдяки вдосконаленню процесу годівлі шляхом використання спеціалізованих кормів, а також розробляються рекомендації щодо фемінізації та імітації міграції, яка б стимулювала статеве дозрівання в індустріальних умовах [17, 27]. Згадувана вище Dr. Tomkiewicz вивчала харчові потреби плідників вугра за умов штучного вирощування. Так, позитивні результати отримані після того, як для годівлі самиць використовували корми з такими пропорціями незамінних жирів, протеїнів та вітамінів, що необхідні для накопичення в ікрі оптимального співвідношення цих речовин [11].

Достатньо перспективними є нові молекулярні засоби для гормональної стимуляції, що включають вироблення рекомбінантних гормонів вугрів [13] та додаткові процедури для стимулювання відтворення та овуляції — обробка плідників стероїдами [11]. Все це в сукупності може сприяти оптимізації індукованого дозрівання та відтворення європейського вугра в штучних умовах.

Не так давно було секвеновано геном європейського вугра [23], а отримані генетичні дані можуть відіграти значну роль у пошуку відповідей на фундаментальні питання щодо його репродуктивної фізіології та раннього постембріонального розвитку.

Незважаючи на певні успіхи, напрям вирощування вугра має ще багато проблемних питань, пов'язаних із стимулюванням овуляції різними гормональними препаратами, підрощуванням та годівлею личинок, ініціацією метаморфозу та масштабуванням продукції в комерційних обсягах.

ВИСНОВКИ ТА ПЕРСПЕКТИВИ ПОДАЛЬШОГО РОЗВИТКУ

Популяції вугрів різних видів почали стрімко скорочуватись у всьому світі, починаючи з 70-х років минулого століття. Існуючі господарства з вирощування вугрів і надалі повністю залежать від вилову ювенальних особин, так званого «скляного вугра» або лептоцефала, якого в подальшому підрощують до товарного розміру. Лише обмежена кількість особин скляного вугра є доступною на ринку для аквакультури, при цьому існує соціальна стурбованість щодо відсутності його сталого виробництва. Успішне відтворення європейського вугра в індустріальних умовах могло б забезпечити постачання його молоддю підприємств аквакультури та забезпечило б створення замкненого продукційного циклу. Лише в цьому випадку вирощування вугра в аквакультурі та якісний менеджмент його



природних популяцій могли б забезпечити його стале збереження в світовому масштабі.

Для вирішення проблем в напрямку вирощування вугра потрібно проводити додаткові масштабні дослідження, які б дозволили врегулювати наступні слабкі технологічні ланки схеми технології культивування даного виду риб в аквакультурі:

1. Розробити оптимальні інструкції щодо утримання та формування ремонтно-маточних стад від скляного вугра до статевозрілих особин, так званих срібних вугрів.

2. Забезпечити штучне статеве дозрівання та репродукцію з метою отримання різновікових груп рибопосадкового матеріалу.

3. Розробити технологію з підрощування личинок до стадії скляного вугра.

Вирішення вищенаведених технологічних питань в напрямі штучного відтворення вугра дозволить зняти напругу перелову природних популяцій та вирішити проблеми щодо сталого його вирощування в аквакультурі, що пов'язано з недостатньою кількістю доступного рибопосадкового матеріалу. Існує думка, що в найближчому майбутньому технологічний цикл вирощування вугра вдасться замкнути, і це дозволить запровадити масове виробництво товарної продукції даного виду риб. Вказане буде сприяти зниженню ціни на рибопосадковий матеріал, а також зробить його доступним незалежно від сезону та географічного розташування. Водночас, обмеження CITES щодо експорту скляного вугра будуть посилені, що дасть змогу торговим компаніям експортувати вугра до інших регіонів та країн, в тому числі і до України.

Нині світова продукція японського вугра сягає близько 290 000 тонн. Серед всіх країн Японія є найбільшим споживачем продукції вугра в світі. Водночас, загальне виробництво продукції європейського вугра сягає лише 7000 тонн, що складає близько 75 млн євро. Основне виробництво товарного вугра у Європі сконцентровано в Нідерландах, Данії та Італії, при цьому ціна на скляного вугра варіює в широких межах — від 350 до 550 євро за кг, а величина світового ринку рибопосадкового матеріалу сягає 300 млн євро. В разі створення замкненого продукційного циклу європейського вугра він може стати одним з преміальних видів рибопродукції на ринку та дати новий поштовх розвитку аквакультури в Європі, зокрема і в Україні.

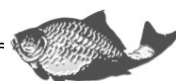
Попереду у науковців ще багато досліджень, однак вони впевнені, що протягом наступних 10 років вдасться досягнути таких результатів штучного відтворення вугра, що потреба у вилові його личинок із природних водойм зникне повністю.

ЛІТЕРАТУРА

1. Aoyama Y. Entrepreneurship and Regional Culture: The Case of Hamamatsu and Kyoto, Japan // *Regional Studies*. 2009. Vol. 43 (3). P. 495—512.
2. A closed recirculating aquaculture system for artificial seed production of the European eel (*Anguilla anguilla*): technology development for spontaneous spawning and eggs incubation / Mordenti O. et al. // *Aquacultural Engineering*. 2014. Vol. 58. P. 88—94.
3. A low trophic position of Japanese eel larvae feeding on marine snow / Miller M. J. et al. // *Biology Letters*. 2013. Vol. 9. P. 1—5 (20120826).
4. Artificial maturation and reproduction of European silver eel: Development of



- oocytes during final maturation / Palstra A. P. et al. // *Aquaculture*. 2005. Vol. 249 (1—4). P. 533—547.
5. Changes in fertilization and hatching rates with time after ovulation induced by 17α - 20β -dihydroxy-4-pregnen-3-one in the Japanese eel, *Anguilla japonica* / Ohta H. et al. // *Aquaculture*. 1996. Vol. 139. P. 291—301.
 6. Changes in serum steroid hormones and vitellogenin levels in cultured female European eels *Anguilla anguilla* during artificially induced ovarian development / Chiba H. et al. // *Journal of the World Aquaculture Society*. 1994. Vol. 25 (4). P. 553—560.
 7. Controlled reproduction in the Japanese eel (*Anguilla japonica*), past and present / Ijiri S. et al. // *Aquaculture Europe*. 2011. Vol. 36 (2). P. 13—17.
 8. Cultivation of larvae of Japanese eel / Yamauchi K. et al. // *Nature*. 1976. Vol. 263. P. 412.
 9. Direct observations of American eels migrating across the continental shelf to the Sargasso Sea / Beguer-Pon M. et al. // *Nature Communications*. 2015. Vol. 6. P. 8705.
 10. Empirical observations of the spawning migration of European eels: The long and dangerous road to the Sargasso Sea / Righton D. et al. // *Science Advances*. 2016. Vol. 2. No. 10. e1501694.
 11. European eel — an integrated approach to establish eel hatchery technology in Denmark / Tomkiewicz J. et al. // *Eels — Biology, Monitoring, Management, Culture and Exploitation: Proceedings of the First International Eel Science Symposium*. 2019. P. 340—374.
 12. First artificial hybrid of the eel species *Anguilla australis* and *Anguilla anguilla* / Burgerhout E. et al. // *BMC Developmental Biology*. 2011. Vol. 11. P. 16.
 13. First full spermatogenesis and spermiation induced with specific recombinant gonadotropins in a teleost fish, the european eel / Penaranda D. S. et al. // 5th International Workshop on the Biology of Fish Gametes September, 7—11, 2015 : abstract book. Ancona, 2015. P. 28—30.
 14. Fontaine M. Sur la maturation complete des organes genitaux de l'anguille male et l'emission spontanee // *Comptes rendus hebdomadaires des seances de l'Académie des sciences*. 1936. Vol. 202. P. 132—134.
 15. Larsson P., Hamrin S., Okla L. Fat content as a factor inducing migratory behavior in the eel (*Anguilla Anguilla* L.) to the Sargasso sea // *Naturwissenschaften*. 1990. Vol. 77. P. 488—490.
 16. Lokman P. M., Young G. Induced spawning and early ontogeny of New Zealand freshwater eels (*Anguilla dieffenbachia* and *australis*) // *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 2000. Vol. 34. P. 135—145.
 17. Mes D., Dirks R. P., Palstra A. P. Simulated migration under mimicked photothermal conditions enhances sexual maturation of farmed European eel (*Anguilla anguilla*) // *Aquaculture*. 2016. Vol. 452. P. 367—372.
 18. Oceanic spawning ecology of freshwater eels in the western North Pacific / Tsukamoto K. et al. // *Nature Communications*. 2011. Vol. 2 (1). P. 179.
 19. Oliveira K., Hable W. E. Artificial maturation, fertilization and early development of the American eel (*Anguilla rostrata*) / *Canadian Journal of Zoology*. 2010. Vol. 88 (11). P. 1121—1128.
 20. Ontogeny and growth of early life stages of captive-bred European eel / Sorensen S. R. et al. // *Aquaculture*. 2016. Vol. 456. P. 50—61.



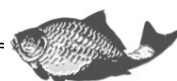
21. Palstra A. P., Van Ginneken V., Van den Thillart G. Effect of swimming on silvering and maturation // Spawning migration of the European eel. Heidelberg : Springer, 2009. P. 309—331.
22. Pedersen B. H. Fertilization of eggs, rate of embryonic development and hatching following induced maturation of the European eel *Anguilla anguilla* // Aquaculture. 2004. Vol. 237. P. 461—473.
23. Primitive duplicate hox clusters in the European eel's genome / Henkel C. V. et al. // PLoS ONE. 2012. Vol. 7 (2). e32231.
24. Rearing eel leptocephali (*Anguilla japonica* Temminck and Schlegel) in a plankton kreisel / Okamura A. et al. // Aquaculture Researcher. 2009. Vol. 40. P. 509—512.
25. Schmidt J. Breeding places and migration of the eel // Nature. 1923. Vol. 111. P. 51—54.
26. Schmidt J. The reproduction and spawning places of the fresh-water eel (*Anguilla vulgaris*) // Nature. 1912. Vol. 89. P. 633—636.
27. Simulated migration of feminised eels to stimulate and predict the sexual maturation response / Böhm T. et al. // Annual conference COST action FITFISH, April 22, 2016 : proceed. Belgrade, Serbia, 2016.
28. Sur la maturation des organes genitaux de l'anguille femelle (*Anguilla anguilla* L.) et l'emission spontanee des oeufs en aquarium / Fontaine M. et al. // Comptes rendus de l'Académie des Sciences. 1964. Vol. 259. P. 2907—2910.
29. Svedang H., Wickstrom H. Low fat content in female silver eels: indication of insufficient energetic stores for migration and development // Journal of Fish Biology. 1997. Vol. 50. P. 575—586.
30. Tanaka H. Techniques for larval rearing // Eel Biology. Heidelberg : Springer, 2003. P. 427—434.
31. The relationship between the developmental stage of oocytes in various seasons and the quality of the egg obtained by artificial maturation in the feminized Japanese eel *Anguilla japonica* / Chai Y. et al. // Aquaculture Science. 2010. Vol. 58. P. 269—278.
32. Tsukamoto K. Aquaculture production of Glass eels as a possible conservation Measure for freshwater eels // 144th Annual meeting of the American fisheries society, Quebec City, Canada, 2014. August, 17—21 : proceed. Quebec City, 2014.
33. Yamamoto K., Yamauchi K. Sexual maturation of Japanese eel and production of eel larvae in the aquarium // Nature. 1974. Vol. 251. P. 220—222.

REFERENCES

1. Aoyama, Y. (2009). Entrepreneurship and Regional Culture: The Case of Hamamatsu and Kyoto, Japan. *Regional Studies*, 43 (3), 495-512.
2. Mordenti, O., Casalini, A., Mandelli, M., & Di Biase, A. (2014). A closed recirculating aquaculture system for artificial seed production of the European eel (*Anguilla anguilla*): technology development for spontaneous spawning and eggs incubation. *Aquacultural Engineering*, 58, 88-94.
3. Miller, M. J., Chikaraishi, Y., Ogawa, N. O., Yamada, Y., Thukamoto, K., & Ohkouchi, N. (2013). A low trophic position of Japanese eel larvae feeding on marine snow. *Biology Letters*, 9, 1-5 (20120826).
4. Palstra, A. P., Cohen, E. G. H., Niemantsverdriet, P. R. W., Van Ginneken, V. J. T., & Van den Thillart, G. E. E. J. M. (2005). Artificial maturation and reproduction of



- European silver eel: Development of oocytes during final maturation. *Aquaculture*, 249 (1-4), 533-547.
5. Ohta, H., Kagava, H., Tanaka, H., Okuzawa, K., & Hirose, K. (1996). Changes in fertilization and hatching rates with time after ovulation induced by 17 α -20 β -dihydroxy-4-pregnen-3-one in the Japanese eel, *Anguilla japonica*. *Aquaculture*, 139, 291-301.
 6. Chiba, H., Iwatsuki, K., Hayami, K., Hara, A., & Yamauchi, K. (1994). Changes in serum steroid hormones and vitellogenin levels in cultured female European eels *Anguilla anguilla* during artificially induced ovarian development. *Journal of the World Aquaculture Society*, 25 (4), 553-560.
 7. Ijiri, S., Tsukamoto, K., Chow, S., Kurogi, H., Adachi, S., & Tanaka, H. (2011). Controlled reproduction in the Japanese eel (*Anguilla japonica*), past and present. *Aquaculture Europe*, 36 (2), 13-17.
 8. Yamauchi, K., Nakamura, M., Takahashi, H., & Takano, K. (1976). Cultivation of larvae of Japanese eel. *Nature*, 263, 412.
 9. Beguer-Pon, M., Castonguay, M., Shan, S., Benchetrit, J., & Dodson, J. J. (2015). Direct observations of American eels migrating across the continental shelf to the Sargasso Sea. *Nature Communications*, 6, 8705.
 10. Righton, D., Westerberg, H., Feunteun, E., Okland, F., Gargan, P., Amilhat, E., Metcalfe, J., Lobon-Cervia, J., Sjöberg, N., Simon, J., Acou A. Vedor, M., Walker, A., Trancart, T., Bramick, U., & Aarestrup, K. (2016). Empirical observations of the spawning migration of European eels: The long and dangerous road to the Sargasso Sea. *Science Advances*, 2, 10, e1501694.
 11. Tomkiewicz, J., Politis, S. N., Sorensen, S. R., Butts, I. A. E., & Kottmann, J. S. (2019). European eel — an integrated approach to establish eel hatchery technology in Denmark. *Eels — Biology, Monitoring, Management, Culture and Exploitation: Proceedings of the First International Eel Science Symposium*, 340-374.
 12. Burgerhout, E., Brittijn, A. S., Kurwie, T., Decker, P., Dirks, P. R., Palstra, P. A., Spaink, P. H., & Van den Thillart, G. E. E. J. M. (2011). First artificial hybrid of the eel species *Anguilla australis* and *Anguilla anguilla*. *BMC Developmental Biology*, 11, 16.
 13. Penaranda, D. S., Gallego, V., Caccia, R., Vilchez, M. C., Perez, L., Gomez, A., Gimenez, I., & Asturiano, J. F. (2015). First full spermatogenesis and spermiation induced with specific recombinant gonadotropins in a teleost fish, the european eel. *5th International Workshop on the Biology of Fish Gametes: abstract book. September, 7-11*, 28-30.
 14. Fontaine, M. (1936). Sur la maturation complete des organes genitaux de l'anguille male et l'emission spontanee. *Comptes rendus hebdomadaires des seances de l'Académie des sciences*, 202, 132-134.
 15. Larsson, P., Hamrin, S.- & Okla, L. (1990). Fat content as a factor inducing migratory behavior in the eel & (*Anguilla anguilla* L.) to the Sargasso sea. *Naturwissenschaften*, 77, 488-490.
 16. Lokman, P. M., & Young, G. (2000). Induced spawning and early ontogeny of New Zealand freshwater eels (*Anguilla dieffenbachia* and *australis*). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 34, 135-145.
 17. Mes, D., Dirks, R. P., & Palstra, A. P. (2016). Simulated migration under mimicked photothermal conditions enhances sexual maturation of farmed European eel (*Anguilla anguilla*). *Aquaculture*, 452, 367-372.



18. Tsukamoto, K., Chow, S., Otake, T., Kurogi, H., Mochioka, N., Miller, M. J., Aoyama, J., Kimura, S., Watanabe, S., Yoshinaga, T., Shinoda, A., Kuroki, M., Oya, M., Watanabe, T., Hata, K., Ijiri, S., Kazeto, Y., Nomura, K., & Tanaka, H. (2011). Oceanic spawning ecology of freshwater eels in the western North Pacific. *Nature Communications*, 2 (1), 179.
19. Oliveira, K., & Hable, W. E. (2010). Artificial maturation, fertilization and early development of the American eel (*Anguilla rostrata*). *Canadian Journal of Zoology*, 88 (11), 1121-1128.
20. Sorensen, S. R., Tomkiewicz, J., Munk, P., Butts, I. A. E., Nielsen, A., Lauesen, P., & Graver, C. (2016). Ontogeny and growth of early life stages of captive-bred European eel. *Aquaculture*, 456, 50-61.
21. Palstra, A. b. P., Van Ginneken, V., & Van den Thillart, G. (2009). Effect of swimming on silvering and maturation. *Spawning migration of the European eel*. Heidelberg: Springer, 309-331.
22. Pedersen, B. H. (2004). Fertilization of eggs, rate of embryonic development and hatching following induced maturation of the European eel *Anguilla anguilla*. *Aquaculture*, 237, 461-473.
23. Henkel, C. V., Burgerhout, E., de Wijze, D. L., Dirks, R. P., Minegishi, Y., Jansen, H. J., Spasnk, H. P., Dufour, S., Weltzien, F. A., Tsukamoto, K., & Van den Thillart, G. E. (2012). Primitive duplicate hox clusters in the European eel's genome. *PLoS ONE*, 7 (2), e32231.
24. Okamura, A., Yamada, Y., Horita, T., Horie, N., Mikawa, N., Uton, T., Tanaka, S., & Tsukamoto, K. (2009). Rearing eel leptocephali (*Anguilla japonica* Temminck and Schlegel) in a plankton kreisel. *Aquaculture Researcher*, 40, 509-512.
25. Schmidt, J. (1923). Breeding places and migration of the eel. *Nature*, 111, 51-54.
26. Schmidt, J. (1912). The reproduction and spawning places of the fresh-water eel (*Anguilla vulgaris*). *Nature*, 89, 633-636.
27. Böhm, T., Graziano, M., Blom, E., Brittijn, S. A., Dirks, R. P. H., & Palstra, A. P. (2016). Simulated migration of feminised eels to stimulate and predict the sexual maturation response. *Annual conference COST action FITFISH, April 22, 2016: proceed*. Belgrade, Serbia.
28. Fontaine, M., Bertrand, E., Lopez, E., & Callamand, O. (1964). Sur la maturation des organes genitaux de l'anguille femelle (*Anguilla anguilla* L.) et l'emission spontanee des oeufs en aquarium. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 259, 2907-2910.
29. Svedang, H., & Wickstrom, H. (1997). Low fat content in female silver eels: indication of insufficient energetic stores for migration and development. *Journal of Fish Biology*, 50, 575-586.
30. Tanaka, H. (2003). Techniques for larval rearing. *Eel Biology*. Heidelberg: Springer, 427-434.
31. Chai, Y., Tosaka, R., Abe, T., Sago, K., Sago, Y., Hatanaka, E., Ijiri, S., & Adachi, S. (2010). The relationship between the developmental stage of oocytes in various seasons and the quality of the egg obtained by artificial maturation in the feminized Japanese eel *Anguilla japonica*. *Aquaculture Science*, 58, 269-278.
32. Tsukamoto, K. (2014). Aquaculture production of Glass eels as a possible conservation Measure for freshwater eels. *144th Annual meeting of the American fisheries society, Quebec City, Canada, August: proceed*. Quebec City, Canada, 17-21.
33. Yamamoto, K., & Yamauchi, K. (1974). Sexual maturation of Japanese eel and production of eel larvae in the aquarium. *Nature*, 251, 220-222.

