

УДК 597-146.53

DOI: 10.15853/2072-8212.2021.62.26-37

ТЕМП ФОРМИРОВАНИЯ ГОНАД МОЛОДИ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ В РАННЕМОРСКОЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ В ПРИБРЕЖЬЕ ОХОТСКОГО МОРЯ

С.Б. Городовская, А.С. Сушкевич



Ст. н. с., к. б. н.; ст. спец.; Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («КамчатНИРО») 683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел./факс: 8 (4152) 41-27-01, 25-25-92, 42-19-30. E-mail: gorodovskaya.s.b@kamniro.ru

ТИХООКЕАНСКИЕ ЛОСОСИ, РАННЕМОРСКОЙ ПЕРИОД НАГУЛА, ГОНАДОГЕНЕЗ, ТЕМП РАЗВИТИЯ ГОНАД, АНОМАЛИИ

На основании гистологического анализа гонад молоди тихоокеанских лососей показаны различия в темпе развития яичников в раннеморской период жизни в Охотском море. От скорости и особенности развития половых клеток в раннеморской период жизни зависят темп протекания процессов созревания гонад в океане, плодовитость производителей и сроки возврата на нерест. При исследовании яичников молоди лососей в раннеморской период жизни были найдены морфологические отклонения в развивающихся ооцитах. Аномалии в яичниках молоди служат признаком изменений привычных абиотических факторов среды, а также критерием для определения уровня антропогенного воздействия.

THE GONAD FORMATION RATE IN JUVENILE PACIFIC SALMON IN THE EARLY MARINE PERIOD IN THE COASTAL WATERS OF THE SEA OF OKHOTSK

Sofiya B. Gorodovskaya, Anastasia S. Sushkevich

Senior scientist, Ph. D. (Biology); Kamchatka Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography ("KamchatNIRO") 683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya Str., 18
Ph., fax: +7 (4152) 41-27-01, 25-25-92, 42-19-30. E-mail: gorodovskaya.s.b@kamniro.ru

PACIFIC SALMON, EARLY MARINE PERIOD, GONAD GENESIS, GONAD DEVELOPMENT RATE, ABNORMALITIES

Differences in the ovary development rate in early marine period in the Sea of Okhotsk waters were demonstrated based on the histological analysis of juvenile Pacific salmon gonads. The rate and specifics of the gamet development in the early marine period influence gonad maturation rate in the ocean, adult fecundity and the time of return for spawning. Morphological deviations in developing oocytes were revealed in the course of analysis of the juvenile salmon ovaries in early marine period. Abnormalities in the juvenile ovaries indicate of abnormal abiotic conditions and can serve criterion to evaluate anthropogenic effects.

Известно, что от особенностей развития половых клеток в пресноводном и раннеморском периодах жизни лососей зависят скорость протекания процесса созревания гонад в океане, формирование плодовитости производителей, а также сроки возврата на нерест (Персов, 1965; Кошелев, 1968; Иванова, 1976; Иевлева, 1982, 1985; Иванков, 1983, 2001; Зеленников, 2003).

Ранний морской период жизни у проходных лососей характеризуется интенсивным ростом, в результате чего молодь быстро достигает значительных размеров. В море проходят важные стадии гаметогенеза, обеспечивающие скорость дальнейшего полового развития лососей (Иванков, 2001). Морской период жизни лососей разделен на несколько этапов, каждый период рассматривается по особенностям роста и балансу веществ, а также по характеру метаболизма. Каждому этапу

жизни лососей свойственны определенное биохимическое состояние тела и темп развития гонад (Ерохин, Шершнева, 2007; Дорошенко, 2008; Городовская и др., 2009). Гистологические исследования состояния гонад молоди в раннеморской период жизни показали различия в темпе формирования ооцитов у тихоокеанских лососей.

В период раннеморского нагула в гонадах молоди лососей находятся половые клетки всех ступеней превителлогенеза и начальных фаз вителлогенеза. Наблюдаются количественные различия в содержании более или менее развитых клеток в стадии цитологических превращений и накоплении питательных веществ в ооцитах (Иванков, 2001).

Гистоморфологический анализ яичников молоди лососей в морской период жизни показал морфологопатологические изменения в развивающихся ооцитах (Городовская, Сушкевич, 2018б).

Аномалии в развитии яичников молоди служат признаком отклонения абиотических факторов среды обитания, а также критерием для определения уровня антропогенного воздействия (Рубан, Акимова, 2001).

Цель работы — анализ состояния гонад молоди тихоокеанских лососей в раннеморской период нагула на основе гистологических показателей для определения особенностей гаметогенеза взрослых особей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положены данные гистологического анализа гонад молоди тихоокеанских лососей, собранных в июле–августе 2018 и 2019 гг. на станциях во время стандартных ежегодных траловых съемок в Охотском море.

Сбор и обработку гистологического материала осуществляли по стандартной методике (Волкова, Елецкий, 1982). Гонады фиксировали жидкостью Буэна. Гистологической обработке подвергли 270 проб гонад молоди тихоокеанских лососей (по 30 экз. каждого вида). В 2018 г. исследовали молодь горбуши, кеты, нерки, чавычи, кижуча; в 2019 г. — те же виды, но без горбуши.

Исследовано 540 препаратов с одновременным измерением среднего диаметра клеток каждой ступени превителлогенеза и вителлогенеза. Данные гистологического анализа половых клеток молоди рыб за 2014–2017 гг. в таблицах приведены для сравнения.

Гидрологические условия. Температура поверхностных прибрежных вод Охотского моря в 2018 г. (на горизонте 0–6 м) изменялась в пределах от 8,5 до 16,7 °С, в среднем составив 12,3 °С. Пониженными значениями характеризовалась южная часть исследованной акватории, где сказывалось влияние относительно холодных тихоокеанских вод, поступающих через проливы Курильской гряды. В 2019 г. температура поверхностных прибрежных вод Охотского моря в среднем составляла 12,4 °С (от 7,0 до 14,9 °С). В 2017 г. в период

проведения съемки температура воды на поверхности в среднем составила 11,3 °С (Лозовой и др., 2018; Лозовой, Смородина, 2019). В целом, воды охотоморского прибрежья Камчатки летом в 2018–2019 гг. характеризовались повышенными показателями температуры.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Гонадогенез самок

Горбуша. Максимальное количество молоди горбуши в период траловой съемки 2018 г. наблюдали в северной части западного прибрежья Камчатки. Длина тела сеголеток варьировала от 7,2 до 11,6 см (в среднем 10,4 см) при массе тела от 2,9 до 14,0 г (средняя — 10,6 г).

Для горбуши, как самого быстросозревающего вида из тихоокеанских лососей, в ранний морской период характерен быстрый рост тела и темп созревания половых клеток. В 2018 г. не отмечали увеличения размеров ооцитов по сравнению с таковыми 2017 г. (табл. 1). В данном году, как и в другие годы, наблюдали различные картины цитологического строения в ооцитах, которые характеризуют этапное развитие 3-й ступени превителлогенеза. На рис. 1А представлены ооциты начала 3-й ступени превителлогенеза без содержания белковых вакуолей в периферическом кольце цитоплазмы. Основную часть ооцитов составляли более крупные клетки с белковыми вакуолями (рис. 1Б). Клетки 3-й ступени составляли в среднем 80% от всех просчитанных клеток (табл. 1).

В яичниках молоди присутствовало небольшое количество (17%) клеток 4-й ступени превителлогенеза, которые были среднего размера $125,5 \pm 0,9$ мкм (рис. 2А, табл. 1), и ооциты 1-й фазы вителлогенеза — 3,0%, средним диаметром $143,4 \pm 1,1$ мкм (рис. 2Б, табл. 1).

Количество и размеры более зрелых клеток в яичниках молоди горбуши в 2018 году значительно снизились в сравнении с таковыми в 2017 г., когда содержание самых зрелых клеток периода вителлогенеза составляло 30,8% со средним диа-

Таблица 1. Относительное содержание (%) половых клеток превителлогенеза и вителлогенеза, средний диаметр (мкм) молоди горбуши в прибрежье Охотского моря в 2016–2018 гг.
Table 1. Relative part (%) of previtellogenesis and vitellogenesis gametes, mean diameter (μ) of juvenile pink salmon in the coastal waters of the Sea of Okhotsk in 2016–2018

Показатель / Index	2016	2017	2018
3-я ступень / the 3-rd stage	49,7	40,0	80,0
Диаметр ооцита / Oocyte diameter	$125,1 \pm 0,9$	$134,3 \pm 1,2$	$98,6 \pm 1,3$
4-я ступень / The 4-th stage	46,0	30,0	17,0
Диаметр ооцита / Oocyte diameter	$129,4 \pm 1,3$	$148,4 \pm 0,3$	$125,5 \pm 0,9$
Вителлогенез / Vitellogenesis	4,3	30,0	3,0
Диаметр ооцита / Oocyte diameter	$134,0 \pm 1,4$	$173,1 \pm 0,8$	$143,4 \pm 1,1$

метром $173,1 \pm 0,8$ мкм (табл. 1). У горбуши четных лет, с малой численностью поколений, показатели количества и размера ооцитов 4-й ступени превителлогенеза и вителлогенеза близки (табл. 1).

Темп созревания гонад, а также формирование репродуктивного потенциала нерестовых стад горбуши обусловлены физиологическим состоянием организма молоди, которое находится в тесной взаимосвязи со всей совокупностью условий нагула в водах западного побережья Камчатки. Температурные условия в водах Западной Камчатки в июне–августе 2018 г. в период адаптации молоди горбуши после ската были благоприятные, т. к. наблюдался прогрев вод поверхности моря

(Лозовой и др., 2018). Скорость созревания ранне-морской молоди горбуши в 2018 г. характеризовалась высокими показателями для малочисленного поколения. Горбуша этого поколения показала отличные подходы производителей в период нереста 2019 г. (Материалы..., 2020).

Кета. Основные скопления молоди кеты в июле 2018–2019 гг. отмечены в районе р. Большой. Для молоди кеты одним из значимых факторов, способствующих ускоренному темпу оогенеза, являлась температура воды (Иванков, 2001; Городовская, Сушкевич, 2018а), которая в июле в данные годы в верхних слоях Охотского моря характеризовалась повышенными показателями и варьиро-

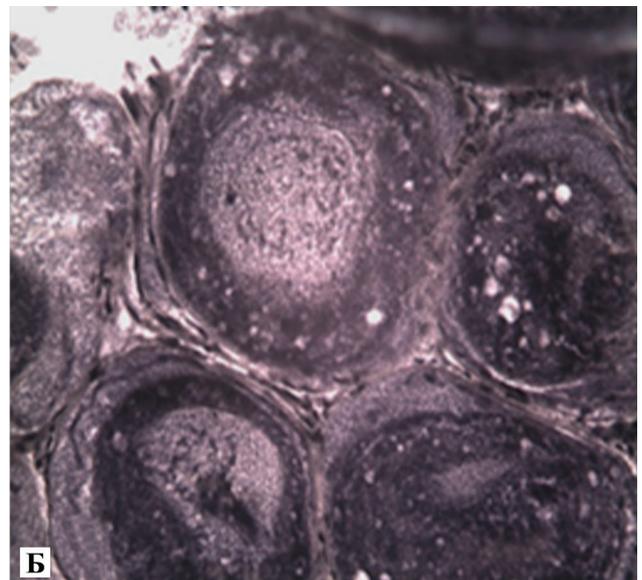
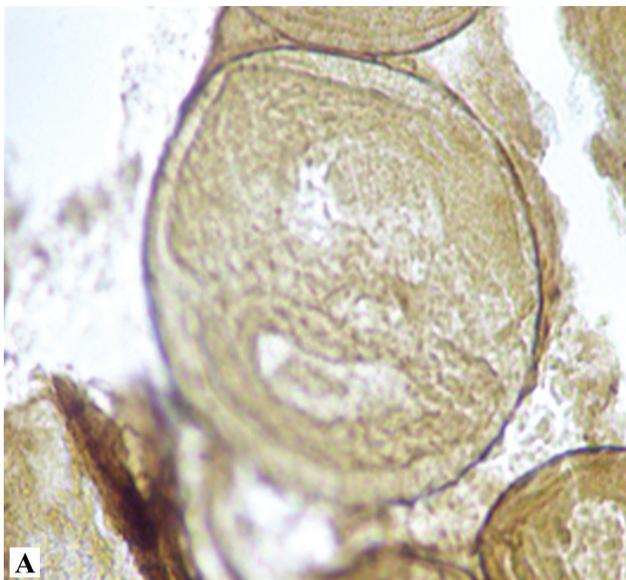


Рис. 1. Ооциты молоди горбуши 3-й ступени превителлогенеза без белковых включений в периферическом кольце с аномально разделенными ядром и цитоплазмой (амитоз) (А), с белковыми вакуолями в периферическом кольце (Б) ($\times 100$ (А), 50 (Б), гематоксилин)

Fig. 1. The oocytes of juvenile pink salmon at the 3-rd stage of previtellogenesis without protein inclusions in the perypheryc ring with abnormally devided nucleus and the cytoplasm (amitosis) (А) with protein vacuoles in the perypheryc ring (Б) ($\times 100$ (А), 50 (Б), hematoxylin)

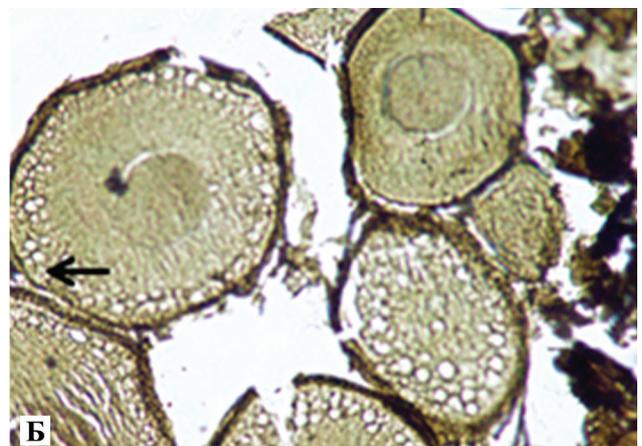
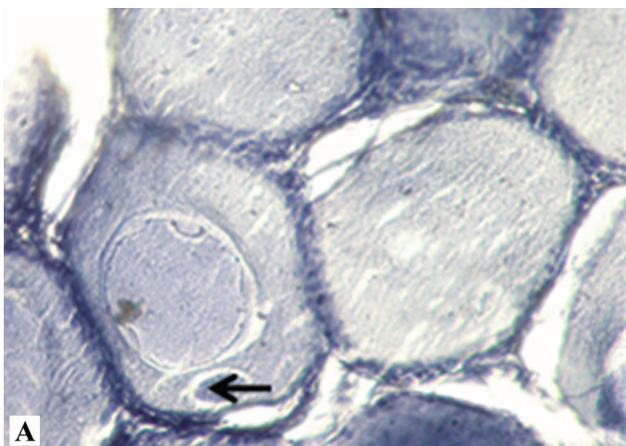


Рис. 2. Ооциты молоди горбуши 4-й ступени превителлогенеза с желточным ядром (А); ооциты периода вителлогенеза с жировыми вакуолями по периферии клетки (Б) ($\times 100$ (А), 50 мкм (Б), гематоксилин)

Fig. 2. The oocytes of juvenile pink salmon at the 4-th stage of previtellogenesis with a yolk nucleus (А); the oocytes in the period of vitellogenesis with the yolk vacuoles in the cell periphery (Б) ($\times 100$ (А), 50 μ (Б), hematoxylin)

вала в пределах от 7,0 до 14,9 °С. Размеры рыб в уловах 2018 г. составили в среднем 9,4 см (5,2–24,0) при средней массе 10,0 г (от 1,6 до 196,7), в 2019 г. — 8,8 см (5,6–12,6) при массе 7,7 г (от 1,6 до 21,1 г).

Яичники молоди кеты в раннеморской период 2018 г. содержали большое количество ооцитов 3-й ступени превителлогенеза со средним диаметром ооцитов $100,5 \pm 1,2$ мкм (рис. 3А, табл. 2). Половые клетки на 2-й ступени превителлогенеза отсутствовали (табл. 2).

Необходимо отметить, что нам встречалась молодь кеты с более развитыми ооцитами — 4-й ступени превителлогенеза, у которых в цитоплазме наблюдалось желточное ядро (рис. 3Б). Они составляли 30% от всех клеток на изученных препаратах яичников кеты. Такие клетки были со средним диаметром $146,7 \pm 1,1$ мкм (табл. 2).

Яичники молоди кеты в раннеморской период 2019 г. содержали 100%-е количество ооцитов 3-й ступени превителлогенеза со средним диаметром ооцитов $101,3 \pm 1,5$ мкм (табл. 2).

Увеличение количества и размера более зрелых ооцитов проходило при повышенных температурах прибрежных вод в период раннеморского

нагула молоди кеты (Лозовой и др., 2018). Такая картина ускоренного созревания яичников наблюдалась нами у морской молоди кеты с 2014 г. (табл. 2) (Городовская, Сушкевич, 2015).

Высокая скорость созревания половых желез молоди кеты, вероятно, приведет к повышению доли кеты возраста 4+ в нерестовом возврате 2021 г. и, напротив, недостаточному наполнению (к прогнозируемому) возрастной группы 5+ в последующие годы.

Нерка. Скопления молоди нерки на рассматриваемой акватории более чем на 80% состоят из покатников оз. Курильского (Ерохин, 2006; Городовская и др., 2009). Число пойманной молоди нерки на Западно-Камчатском шельфе в 2018 г. составила 1930 экз. (Лозовой и др., 2018). Длина анализируемых рыб варьировала в диапазоне 5,6–18,2 см (в среднем 13,3), масса — 1,7–66,1 г (в среднем 28,8 г). Эти показатели были меньше, чем у молоди в 2017 г. (Лозовой и др., 2018). В 2019 г. было поймано 404 экз., что ниже уловов в 2018 г. Размеры рыб в уловах варьировали в диапазоне 5,7–18,5 см (средняя длина 11,1 см), масса — 1,96–74,8 г (в среднем 16,7 г).

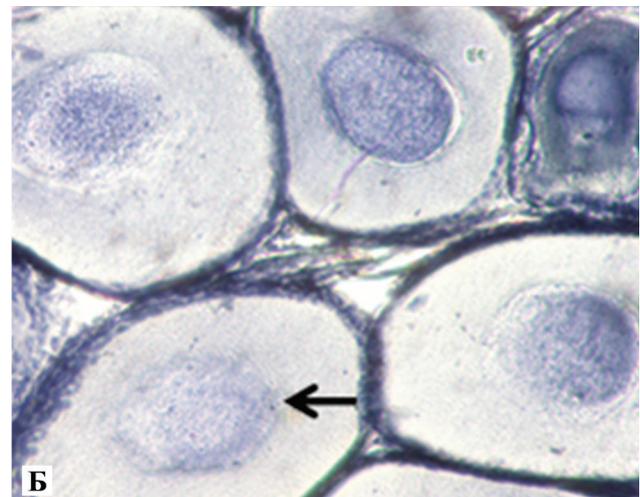
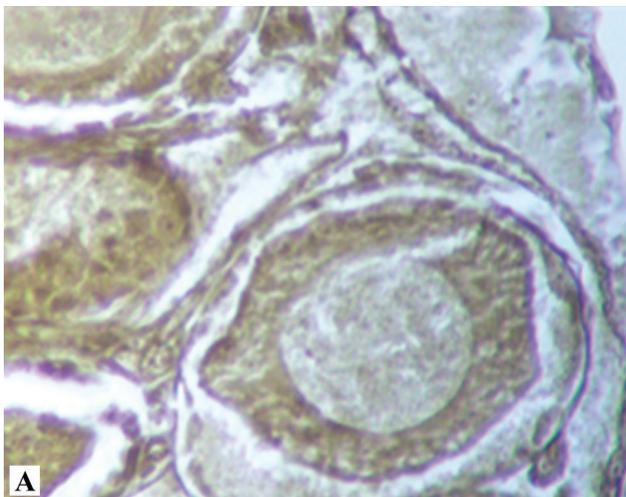


Рис. 3. Ооциты молоди кеты 3-й (А) и 4-й (Б) ступени превителлогенеза с желточным ядром в ранний морской период ($\times 100$ (А), 50 (Б), гематоксилин)
Fig. 3. The oocytes of juvenile chum salmon at the 3-rd (A) or 4-th (B) stages of previtellogenesis with the yolk nucleus in the yearly marine period ($\times 100$ (A), 50 (B), hematoxylin)

Таблица 2. Относительное содержание (%) ооцитов превителлогенеза и средний диаметр (мкм) половых клеток самок молоди кеты в прибрежье в 2014–2019 гг.
Table 2. Relative part (%) of previtellogenesis oocytes and mean diameter (μ) of juvenile chum salmon female gametes in the coastal waters in 2014–2019

Показатель / Index	2014	2016	2017	2018	2019
2-я ступень / The 2-nd stage	0	33,3	0	0	0
Диаметр ооцита / Oocyte diameter	0	$99,4 \pm 0,9$	0	0	0
3-я ступень, % / The 3-rd stage, %	75	66,7	100	70,0	100
Диаметр ооцита / Oocyte diameter	$101,1 \pm 1,2$	$105,8 \pm 0,8$	$107,6 \pm 1,1$	$100,5 \pm 1,2$	$101,3 \pm 1,5$
4-я ступень / The 4-th stage	25	0	0	30,0	0
Диаметр ооцита / Oocyte diameter	$130,6 \pm 1,3$	0	0	$146,7 \pm 1,1$	0

Оогенез молоди нерки в 2018–2019 гг. характеризовался наличием большого количества клеток 3-й ступени превителлогенеза. В яичниках молоди нерки реннеморского периода 2018 г. встречались ооциты 3-й ступени превителлогенеза в количестве 81,8% от всех клеток (табл. 3). Диаметр таких клеток составлял в среднем $94,6 \pm 1,2$ мкм. В 2019 г. процент клеток 3-й ступени в яичниках был равен 97,6% со средним размером $95,9 \pm 1,3$ мкм (табл. 3).

Более зрелыми клетками в яичниках у молоди нерки в морских водах в период после ската были клетки 4-й ступени превителлогенеза. В 2018 г. ооциты этой ступени развития наблюдали в количестве 18,2% со средним диаметром $121,3 \pm 1,4$ мкм, в 2019 г. такие клетки составляли 2,4% с размером $120,2 \pm 1,1$ мкм (табл. 3).

В отличие от гонад нерки 2014–2016 гг., самых зрелых — вителлогенных ооцитов — в яичниках 2018–2019 гг. не наблюдалось (табл. 3).

В отличие от кеты, у нерки большая часть периода превителлогенеза проходит в пресной воде с невысокой скоростью полового развития, которая отчасти зависит от условий нагула молоди в озере, в особенности кормовой обеспеченности, а также численности нагуливающейся молоди (Городовская, 2008). Повышение температуры вод Охотского моря в 2018 и 2019 гг. не является обязательным условием для ускорения темпов оогенеза нерки стада оз. Курильского (Городовская и др., 2009), в отличие от кеты и тем более от горбуши. Поэтому повышение температуры воды в раннеморской период нагула не повлияло на ускорение темпа развития яичников молоди нерки (табл. 3). В первый год нагула в море скорость развития ооцитов увеличивается, хотя нерка по всем показателям продолжает отставать от кеты и горбуши (Ерохин, Шершнева, 2007; Городовская и др., 2009).

В связи с потеплением климата в бассейне оз. Курильского изменился гидрохимический режим озера, что отразилось на сокращении кормовой базы и снижении качественных показателей молоди (Лепская и др., 2017). Численность скатившейся молоди нерки из озера считается ниже среднемноголетней, которая в 2018 г. составила 3250 млн экз. (Дубынин, Травин, 2020), в 2019 г. — 4554 млн экз. (устное сообщение В.А. Дубынина). При таких условиях пресноводного нагула гаметогенез раннеморской молоди характеризовался невысоким темпом развития (табл. 3). Снижение количества и размеров половых клеток старшей генерации связано с естественным механизмом регуляции плодовитости. Такой механизм необходим при изменившихся параметрах тела молоди и затем взрослых рыб (Смирнов, 1975).

Скорость созревания молоди нерки в последние годы находится на стабильном невысоком уровне. Замедление гаметогенеза впоследствии приведет к изменению сроков нагула производителей, а также уменьшению плодовитости (Персов, 1972; Иванков, 1983). Вероятно, это одна из причин смещения сроков массового захода нерки в р. Озерную и оз. Курильское на нерест в последние годы (Дубынин, Травин, 2020).

Чавыча. Уловы чавычи в 2018 г. были самыми низкими за время учетных съемок (начиная с 2014 г.) и составили 95 экз. при среднемноголетнем улове 635 экз. (Лозовой и др., 2018). Размеры молоди составили 11,2–17,0 см (средняя 13,5 см), масса варьировала от 16,6 до 66,7 г (32,7 г). В 2019 г. молодь чавычи встречалась практически повсеместно, и ее уловы составили 1338 экз. Размеры молоди были равны 9,9–20,3 см (средняя 14,6 см), масса изменялась от 11,8 до 102,6 г (41,2 г) (Лозовой, Смородина, 2019).

В 2018–2019 гг. в яичниках молоди чавычи присутствовали ооциты 2-й ступени превителло-

Таблица 3. Относительное содержание (%) ооцитов превителлогенеза и вителлогенеза, диаметр (мкм) половых клеток самок молоди нерки в прибрежье Охотского моря в 2014–2019 гг.
Table 3. Relative part (%) of previtellogenesis and vitellogenesis oocytes, the diameter (μ) of the juvenile female sockeye salmon gametes in the coastal waters of the Sea of Okhotsk in 2014–2019

Показатель / Index	2014	2016	2017	2018	2019
2-я ступень / The 2-nd stage	2,7	4,3	0	0	0
Диаметр ооцита / Oocyte diameter	$98,0 \pm 1,2$	$86,6 \pm 1,3$	0	0	0
3-я ступень / The 3-rd stage	80,0	65,2	92,3	81,8	97,6
Диаметр ооцита / Oocyte diameter	$120,6 \pm 0,8$	$121,3 \pm 1,2$	$107,4 \pm 0,9$	$94,6 \pm 1,2$	$95,9 \pm 1,3$
4-я ступень / The 4-th stage	13,7	17,4	7,7	18,2	2,4
Диаметр ооцита / Oocyte diameter	$122,6 \pm 1,2$	$122,9 \pm 1,4$	$126,5 \pm 0,8$	$121,3 \pm 1,4$	$120,2 \pm 1,1$
Вителлогенез / Vitellogenesis	3,6	13,1	0	0	0
Диаметр ооцита / Oocyte diameter	$23,2 \pm 1,4$	$125,8 \pm 1,1$	0	0	0

гене́за — 14,3 и 18,9%, со средним диаметром $86,6 \pm 1,4$ и $88,6 \pm 1,2$ мкм соответственно (табл. 4). Но основная часть ооцитов в созревающих половых железах находилась на 3-й ступени превителлогенеза — 85,7 и 65,3% размером $95,1 \pm 1,3$ и $107,3 \pm 1,1$ мкм соответственно (рис. 4, табл. 4). В 2019 г. наблюдали яйцеклетки 4-й ступени превителлогенеза — 15,8%, со средним диаметром $124,7 \pm 1,1$ мкм. Начиная с 2017 г., в яичниках раннеморской молоди чавычи клетки в стадии вителлогенеза не встречались. В данные годы скорость гаметогенеза можно считать незначительно замедленной. Темп развития гонад молоди чавычи раннеморского периода 2018 и 2019 гг. характеризовался невысоким уровнем развития ооцитов, особенно в 2018 г. (табл. 4).

Так как чавыча — вид тихоокеанских лососей с длинноциклическим развитием, особенно в период ее морского нагула, составляющий от 2 до 5 лет, молодь имеет достаточно времени для созревания яичников. В период раннеморского нагула 2018 и 2019 гг. при всех благоприятных условиях

среды наблюдался невысокий темп развития половых клеток, что в дальнейшем, вероятнее всего, компенсируется во время продолжительных морского и океанического нагулов, так как калорийность пищевых организмов в открытых водах моря и океане значительно выше (Кизеветтер, 1973).

Кижуч. Покатники кижуча в основном скатываются годовиками и двухгодовиками, реже трехгодовиками (Зорбиди, 2010). Состояние яичников разновозрастной молоди лососей в период ската имеют одинаковую картину развития половых клеток, соответствующую данному виду (Иевлева, 1982; Городовская, 2008). В море 2018–2019 гг. молодь кижуча встречалась повсеместно. В 2018 г. молоди поймано 1005 экз. с длиной тела, которая в уловах варьировала от 11,3 до 22,9 см (средняя 16,9 см) при массе от 17,9 до 183,1 г (средняя 68,4 г) (Лозовой и др., 2018). В 2019 г. молоди кижуча было выловлено 1426 экз. Длина тела изменялась от 10,5 до 25,5 см (средняя 16,6 см) при массе от 11,9 до 253,6 г (средняя 62,2 г) (Лозовой, Смородина, 2019).

Таблица 4. Относительное содержание (%) ооцитов превителлогенеза и вителлогенеза, диаметр (мкм) половых клеток самок молоди чавычи в прибрежье в 2014–2019 гг.
Table 4. Relative part (%) of previtellogenesis and vitellogenesis oocytes, the diameter (μ) of juvenile chinook salmon female gametes in the coastal waters in 2014–2019

Показатель / Index	2014	2016	2017	2018	2019
2-я ступень / the 2-nd stage	24,7	0	0	14,3	18,9
Диаметр ооцита / Oocyte diameter	$87,4 \pm 1,2$	0	0	$86,6 \pm 1,4$	$88,6 \pm 1,2$
3-я ступень / The 3-rd stage	50,1	37,5	74,0	85,7	65,3
Диаметр ооцита / Oocyte diameter	$116,8 \pm 1,4$	$117,1 \pm 1,2$	$96,4 \pm 1,3$	$95,1 \pm 1,3$	$107,3 \pm 1,1$
4-я ступень / The 4-th stage	12,5	37,5	26,0	0	15,8
Диаметр ооцита / Oocyte diameter	$130,3 \pm 0,9$	$130,4 \pm 1,1$	$112,6 \pm 1,2$	0	$124,7 \pm 1,1$
Вителлогенез / Vitellogenesis	12,7	25,0	0	0	0
Диаметр ооцита / Oocyte diameter	$192,7 \pm 1,1$	$192,8 \pm 0,8$	0	0	0

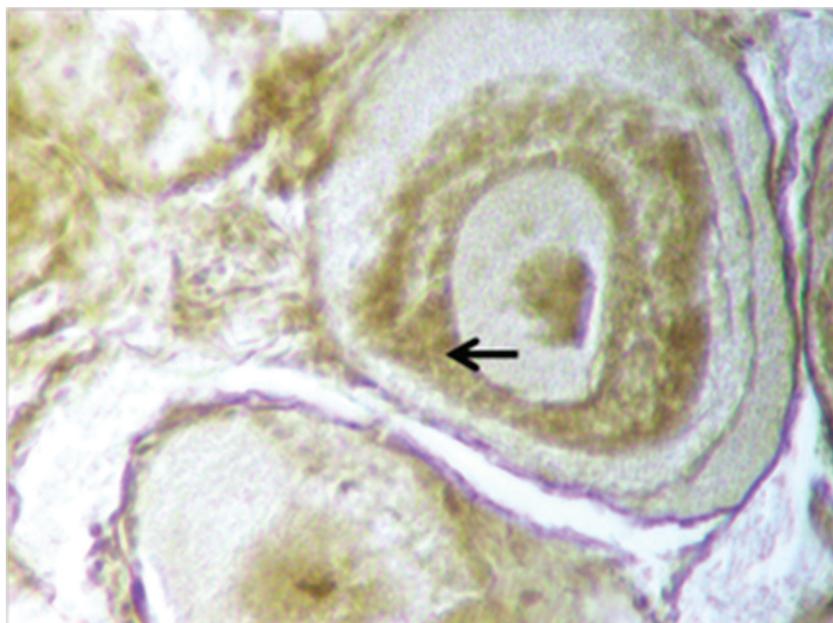


Рис. 4. Ооциты молоди чавычи раннеморского периода нагула 3-й ступени превителлогенеза с периферическим кольцом ($\times 100$, гематоксилин)
Fig. 4. The oocytes of juvenile chinook salmon during yearly marine period at the 3-rd stage of previtellogenesis with the perypheric ring ($\times 100$, hematoxylin)

В отличие от других лососей, яичники молоди кижуча в период морского прибрежного нагула находились на самом высоком уровне развития половых клеток. Менее развитые ооциты в 2018 г. были на 3-й ступени превителлогенеза в количестве 20,0% от всех просмотренных клеток, размером $134,1 \pm 1,1$ мкм (рис. 5А, табл. 5).

Более развитые ооциты характеризовались 4-й ступенью превителлогенеза (рис. 5Б) со средним диаметром $203,7 \pm 1,2$ мкм, и количество их доходило до 70,0% от всех исследуемых клеток (табл. 5). Вителлогенные клетки находились на 1-й и 2-й фазах накопления жировых и белковых вакуолей (рис. 5В), их доля составляла 10%. Размер таких ооцитов составлял $247,9 \pm 1,1$ мкм (табл. 5).

В 2019 г. у молоди кижуча относительная численность ооцитов 3-й ступени превителлогенеза была равна 14,6 %, с размером $127,8 \pm 1,4$ мкм (табл. 5). Клетки 4-й ступени превителлогенеза составляли 70,1% от всех исследуемых ооцитов и имели средний диаметр $209,7 \pm 1,2$ мкм (табл. 5). Вителлогенных клеток с жировыми и белковыми вакуолями насчитывали до 15,3% (табл. 5). Средний размер таких ооцитов составлял $236,3 \pm 1,3$ мкм.

Так как у кижуча продолжительность морского нагула один год, массовая резорбция ооцитов

начинается в ранний морской период, в отличие от кеты и нерки, резорбция ооцитов у которых происходит на 2-м году жизни в море (Грачев, 1971). В 2018 г. элиминация клеток в яичниках молоди кижуча доходила в среднем до 37%, что показательно для данного вида тихоокеанских лососей. В 2019 г. резорбирующихся клеток насчитывали до 29%. В основном это были ооциты 3-й и 4-й ступени превителлогенеза (рис. 5Б).

В период раннеморского нагула кижучу присущ более высокий уровень метаболизма наряду с горбушей (Ерохин, 2002). Развитие яичников молоди данного вида в раннеморской период 2018 и 2019 гг. характеризовалось наличием клеток поздних ступеней превителлогенеза и начала вителлогенеза, что говорит о высоком темпе гамето-генеза молоди. В дальнейшем увеличение скорости процессов созревания особей кижуча может способствовать их более раннему нересту.

Гонадогенез самцов

Степень развития семенников тихоокеанских лососей к моменту перехода жизни в море, как и в первые годы жизни, сводится к пополнению количества мужских половых клеток — сперматогоний. Семенники молоди изучаемых видов лососей

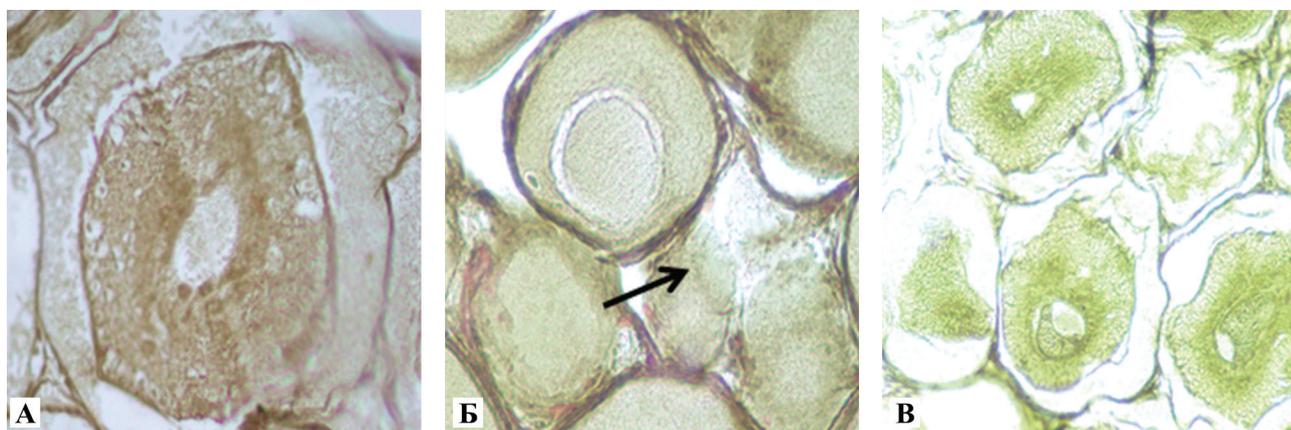


Рис. 5. Ооциты молоди кижуча раннеморского периода нагула 3-й ступени (А) и 4-й ступени превителлогенеза с редуцирующими клетками (Б); вителлогенные клетки (В) ($\times 100$ (А), 50 (Б, В), гематоксилин)

Fig. 5. The oocytes of juvenile coho salmon during yearly marine period at the 3-rd (А) or 4-й stages of previtellogenesis with reducing cells, vitellogenic cages (В) ($\times 100$ (А), 50 (Б, В), hematoxylin)

Таблица 5. Относительное содержание (%) ооцитов превителлогенеза и вителлогенеза, диаметр (мкм) половых клеток самок молоди кижуча в прибрежье в 2014–2019 гг.
Table 5. Relative part (%) of previtellogenesis and vitellogenesis oocytes, the diameter (μ) of juvenile coho salmon female gametes in the coastal waters in 2014–2019

Показатель / Index	2014	2016	2017	2018	2019
3-я ступень / The 3-rd stage	10,0	43,2	72,8	20,0	14,6
Диаметр ооцита / Oocyte diameter	$193,8 \pm 1,2$	$185,6 \pm 1,1$	$179,1 \pm 1,2$	$134,1 \pm 1,1$	$127,8 \pm 1,4$
4-я ступень / The 4-th stage	20,0	0	0	70,0	70,1
Диаметр ооцита / Oocyte diameter	$209,1 \pm 0,9$	0	0	$203,7 \pm 1,2$	$209,7 \pm 1,2$
Вителлогенез / Vitellogenesis	70,0	56,8	27,2	10,0	15,3
Диаметр ооцита / Oocyte diameter	$257,0 \pm 0,8$	$259,0 \pm 1,3$	$229,4 \pm 1,4$	$247,9 \pm 1,1$	$236,3 \pm 1,3$

в 2018–2019 гг. в раннеморской период характеризовались наличием крупных сперматогоний. Активный процесс сперматогенеза у них начинается незадолго до начала нерестовой миграции. Такое развитие семенников свойственно всем тихоокеанским лососям (Кошелев, 1968).

Гистоморфологические отклонения

Тихоокеанские лососи, являясь проходными видами, могут подвергаться воздействию загрязняющих веществ, особенно в наиболее уязвимый период — от выхода из гнезд до ската в море. Впервые в 2014 г. гистологический анализ яичников молоди лососей раннеморского периода жизни показал морфологические изменения в развивающихся ооцитах (Городовская, Сушкевич, 2015). В этот период нагула ооциты, в основном, находились на разных ступенях превителлогенеза и начальных фазах вителлогенеза. Часто встречающимся нарушением в клетках превителлогенеза было amitotическое деление ядра и других элементов клетки (рис. 6). Амитоз — прямое деление клеточного ядра, при котором ядро не изменяет своей структуры, но разделяется, а затем делится и сама клетка. Клетки делятся без предшествующего удвоения молекул ДНК, и дочерние клетки содержат разное ее количество. Амитоз является

одной из первых форм проявления защитных реакций организма для сохранения вида путем увеличения количества половых клеток в ответ на изменения условий обитания.

У некоторых особей молоди кеты и горбуши в яичниках отмечена деформация клеток, это ооциты неправильной конфигурации. Изменение формы ооцитов обусловлено нарушением тургора в оболочках и уменьшением их прочности (Кошелев и др., 2009).

У кижуча в данный период нагула в яичниках находились вителлогенные клетки, в которых часто встречали изменения в их оболочках (Рубан, Акимова, 2001). К ним относятся яйцеклетки с волнистой структурой оболочек и цитоплазмы, которые потеряли тургор.

В 2018–2019 гг. в летних пробах в яичниках наблюдалась динамика к возрастанию количества половых клеток с аномалиями на разных ступенях развития. Большое количество таких ооцитов было встречено у самок молоди кеты в 2018 г., которое доходило до 15,3% (% от исследованных особей) (табл. 6).

Мониторинг воспроизводительной системы молоди в разные периоды жизни играет значительную роль в оценках состояния популяции в условиях изменения абиотических факторов. Зоны Охотского

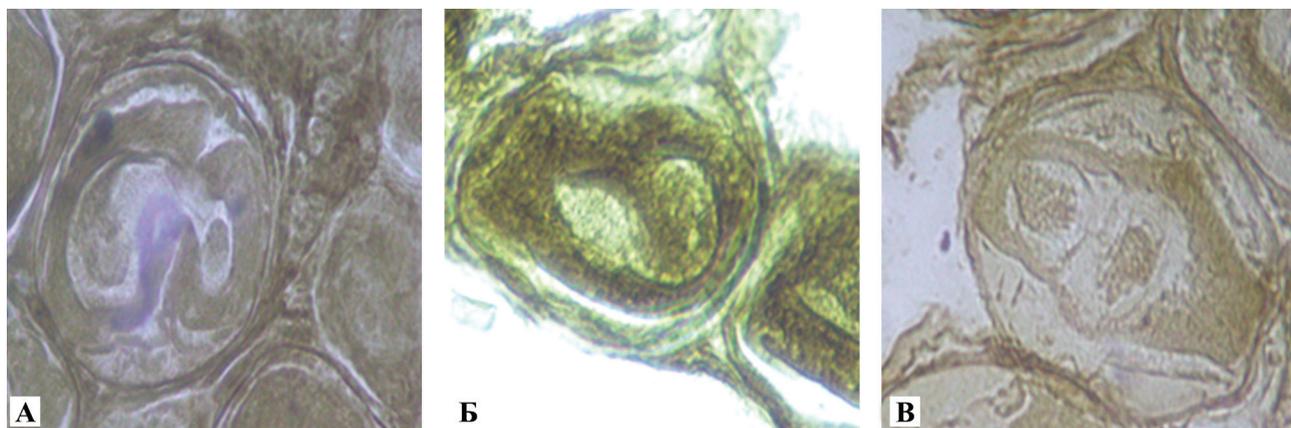


Рис. 6. Ооциты раннеморской молоди лососей с amitotически разделяющимся ядром и части цитоплазмы: А — кета, Б — нерка, В — горбуша ($\times 100$, гематоксилин)

Fig. 6. The oocytes of juvenile salmon in early marine period with amitotically dividing nucleus and part of cytoplasm: А – chum salmon, Б – sockeye salmon and В – pink salmon ($\times 100$, hematoxylin)

Таблица 6. Встречаемость молоди самок с аномальным развитием яичников в 2014, 2016–2019 гг. (% от исследованных особей)
Table 6. The frequency of juvenile females with abnormal ovary development in 2014 and 2016–2019 (% of examined individuals)

Вид / Species	2014	2016	2017	2018	2019
Кета / Chum salmon	8,0	10,0	14,3	15,3	9,7
Горбуша / Pink salmon	0	7,0	13,9	14,8	–
Чавыча / Chinook salmon	0	5,0	9,1	14,3	6,5
Нерка / Sockeye salmon	0	0	14,0	14,7	15,2
Кижуч / Coho salmon	0	0	13,6	13,9	12,6

моря камчатского побережья по сравнению с другими районами дальневосточных морей остаются еще достаточно чистыми (Лукьянова и др., 2018). Чего нельзя сказать о бассейнах некоторых рек Камчатки, где, по сути, закладывается количественный потенциал лососевых стад естественного воспроизводства. В XXI столетии все более активизирующаяся разработка золотоносных и полиметаллических руд в верховьях камчатских рек западного побережья сопряжена с химическим загрязнением водных масс рек, накоплением токсических веществ в грунте, заилением нерестилищ по всему течению рек (Введенская, Улатов, 2015). При разработке рудных месторождений наиболее чувствительными к загрязнению бывают водоемы, которые принимают отходы взвешенных отравляющих веществ кадмия, хрома, меди, никеля, ртути, свинца, железа, мышьяка, цинка, нефтепродуктов и масел.

Молодь тихоокеанских лососей с морфологическими отклонениями в яичниках была отловлена в период раннеморских миграций и заинтересовала нас с целью выявления загрязненных рек данного региона. Основное негативное воздействие на организм лососей, скорее всего, было получено в речной период онтогенеза. Продолжительность его, не считая 3–5 месяцев инкубации икры в гнездах, для сеголеток горбуши и кеты составляет до 2–3 месяцев, молоди нерки, чавычи, кижуча — до 1–2 лет.

Выявленные патологические нарушения в развитии половых клеток молоди не будут препятствовать участию самок в нересте, но постепенно приведут к существенному сокращению плодовитости и, как следствие, снижению эффективности нереста, численности зрелых производителей и уменьшению уровня естественного воспроизводства данных видов (Кошелев и др., 2009; Рубан, Акимова, 2001).

В условиях интенсивной хозяйственной деятельности при ухудшении условий обитания, для оценки состояния популяций рыб большое значение имеет мониторинг развития их половой системы. Данные исследования позволят определить и более подробно изучить факторы окружающей среды, влияющие на созревание яичников в изменяющихся экологических условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, повышенные температуры прибрежных морских вод Охотского моря повлияли

на ускорение темпа развития яичников молоди горбуши, кеты и кижуча, а следовательно, на формирование предпосылок к повышению сроков созревания и увеличение плодовитости лососей за счет снижения сроков резорбции ооцитов. У молоди чавычи при благоприятных температурных условиях среды обитания наблюдался невысокий уровень развития половых клеток, что в дальнейшем, вероятнее всего, компенсируется во время продолжительных морского и океанического нагулов.

В последние годы темп созревания молоди нерки в раннеморской период находится на стабильном невысоком уровне. Замедление гаметогенеза впоследствии приведет к смещению сроков возврата производителей, а также уменьшению плодовитости.

Выявленные патологические нарушения в развитии половых клеток молоди повлияют на репродуктивную способность, а также приведут к снижению эффективности нереста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волкова О.В., Елецкий Ю.К. 1982. Основы гистологии с гистологической техникой. 2-е изд. М.: Медицина, 304 с.
- Введенская Т.Л., Улатов А.В. 2015. Обзор результатов исследования состояния лососевых водоемов — объектов с различной степенью антропогенной нагрузки в Камчатском крае / Комплексные исследования водных биологических ресурсов и среды обитания: Матер. Второй науч. школы молодых ученых и спец. по рыбн. хоз-ву и экологии с междунар. участием, посвящ. 100-летию со дня рожд. И.Б. Бирмана (Звенигород, 19–25 апреля 2015 г.) // ВНИРО. Т. 2. С. 173–188.
- Грачев Л.Е. 1971. Изменение количества ооцитов в морской период жизни у некоторых представителей тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в процессе формирования их плодовитости: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 25 с.
- Городовская С.Б. 2008. Влияние факторов среды на гаметогенез нерки р. Озерная (Западная Камчатка): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 25 с.
- Городовская С.Б., Шершнева В.И., Декштейн А.Б. 2009. Гистологические и физиологические показатели молоди нерки в первое лето и осень нагула в море // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 12. С. 33–48.

- Городовская С.Б., Сушкевич А.С. 2015. Темп оогенеза молоди тихоокеанских лососей в Охотском море осенью в 2011–2013 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 36. С. 34–41.
- Городовская С.Б., Сушкевич А.С. 2018а. Темп развития гонад молоди тихоокеанских лососей в ранний морской период в прикамчатских водах Охотского моря в 2017 г. // Бюл. № 13 «Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке». Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 170–179.
- Городовская С.Б., Сушкевич А.С. 2018б. Морфологические отклонения в развивающихся яичниках тихоокеанской молоди в период морских миграций в Охотском море // Загрязнение морской среды: экологический мониторинг, биоиндикация, нормирование: Сб. статей Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 125-летию профессора В.А. Ведяницкого. Севастополь: ИМБИ им. А.О. Ковалевского РАН. С. 71–78.
- Дорошенко М.А. 2008. Физиология рыб. Учеб. пособие для студентов. Владивосток, 107 с.
- Дубынин В.А., Травин С.А. 2020. Количественных учет смолтов и использование данных учета при перспективных прогнозировании подходов половозрелой нерки *Oncorhynchus nerka* стада р. Озерной (Западная Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 58. С. 22–41.
- Ерохин В.Г. 2002. Биология молоди тихоокеанских лососей в прикамчатских водах Охотского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 25 с.
- Ерохин В.Г. 2006. Оценка нерестовых возвратов нерки оз. Курильское (Западная Камчатка) по материалам траловых учетов ее молоди в Охотском море // Изв. ТИНРО. Т. 144. С. 49–64.
- Ерохин В.Г., Шершнева В.И. 2007. Динамика потребления и расходования энергии у молоди лососей в период посткатадромного нагула в Охотском и Беринговом морях // Изв. ТИНРО. Т. 150. С. 122–136.
- Зеленников О.В. 2003. Сравнительный анализ состояния яичников у молоди тихоокеанских лососей в связи с проблемой становления моноциклии // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 4. С. 490–498.
- Зорбиди Ж.Х. 2010. Кижуч азиатских стад: Монография. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 306 с.
- Иванова С.И. 1976. Гистологические исследования гонад горбуши и летней кеты // Вопр. ихтиологии. Вып. 6. С. 17–23.
- Иванков В.Н. 1983. О причинах изменчивости плодовитости и возраста полового созревания у моноциклических рыб на примере лососей рода *Oncorhynchus* // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 5. С. 805–812.
- Иванков В.Н. 2001. Репродуктивная биология рыб. Владивосток: ДВГУ, 224 с.
- Иевлева М.Я. 1982. К методике раннего прогнозирования возрастной структуры половозрелой части стада красной // Вопр. ихтиологии. Т. 22, вып. 6. С. 949–956.
- Иевлева М.Я. 1985. Оценка темпа полового развития смолтов нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) р. Озерной (Камчатка) при прогнозировании возрастной структуры половозрелой части популяции // Вопр. ихтиологии. Т. 25. Вып. 3. С. 452–458.
- Кизеветтер И.В. 1973. Биохимия сырья водного происхождения. М.: Пищ. пром-сть, 442 с.
- Кошелев Б.В., Евтешина Т.В., Литовченко Ж.С., Хлопова А.В. 2009. Гистологические нарушения репродуктивной системы амурских осетровых // Амурский зоол. журнал. Вып. 1 (3). С. 258–264.
- Лепская Е.В., Бонк Т.В., Дубынин В.А. 2017. К вопросу о оптимуме нерестового пропуска в озеро Курильское в связи с направленностью экосистемных процессов в нем последнее десятилетие // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 54. С. 16–30.
- Лозовой А.П., Климов А.В., Коваль М.В. 2018. Траловые исследования КамчатНИРО в прибрежных водах Западной Камчатки в путину 2018 г. // Бюл. № 13 «Изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке». Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 229–236.
- Лозовой А.П., Смородина Л.Н. 2019. Оценка численности молоди нерки и сопутствующего ихтиоценоза в прибрежных водах Западной Камчатки в июле–августе 2019 г. // Бюл. № 14 реализации «Изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке». Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 212–215.
- Лукьянова О.Н., Борисенко Г.С., Журавель Е.В., Черкашин С.А., Черняев А.П., Цыганков В.Ю. 2018. Экологическое состояние дальневосточных морей / Загрязнение морской среды: экологический мониторинг, биоиндикация, нормирование:

Сб. статей Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 125-летию проф. В.А. Ведяницкого. Севастополь: ИМБИ им. А.О. Ковалевского РАН. С. 135–141.

Материалы, обосновывающие прогнозируемый объем вылова тихоокеанских лососей во внутренних водах Российской Федерации на Дальнем Востоке России в 2020 г. 2020. Январь. М.: ВНИРО. С. 39–42.

Персов Г.М. 1965. Состояние половых желез у кеты и горбуши при переходе к морскому этапу жизни и темп их полового созревания / В сб.: Акклиматизация дальневосточных лососей в бассейнах Белого и Баренцева морей. Тр. Мурм. морск. биол. ин-та. Вып. 9 (13). С. 95–105.

Персов Г.М. 1972. Надежность функционирования воспроизводительной системы рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 12. Вып. 2 (73). С. 258–272.

Рубан Г.И., Акимова Н.В. 2001. Состояние репродуктивной системы и причины снижения численности сибирского осетра *Acipenser baeri* реки Оби // Вопр. ихтиологии. Т. 41. Вып. 2. С. 278–282.

Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: МГУ, 336 с.

REFERENCES

Volkova O.V., Yeletskiy Yu.K. *Osnovy gistologii s gistologicheskoy tekhnikoy* [Fundamentals of Histology with Histological Technique]. 2 edition. Moscow: Medicine, 1982, 304 p.

Vvedenskaya T.L., Ulatov A.V. Review of the results of the study of the state of salmon water bodies – objects with varying degrees of anthropogenic load in the Kamchatka Territory. Integrated studies of aquatic biological resources and habitat: *Mater. Second scientific schools of young scientists and specialists by fish. households and ecology from the international participation, dedicated. I am 100 years old I.B. Birman (Zvenigorod, April 19–25, 2015)*. VNIRO, 2015, vol. 2, pp. 173–188. (In Russian)

Grachev L.Ye. *Izmeneniye kolichestva ootsitov v morskoy period zhizni u nekotorykh predstaviteley tikhoookeanskikh lososey roda *Oncorhynchus* v protsesse formirovaniya ikh plodovitosti: Avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Changes in the number of oocytes during the marine period of life in some representatives of the Pacific salmon of the genus *Oncorhynchus* during the formation of their fertility: Author's abstract. dis. cand. biol. sciences]. Moscow, 1971, 25 p.

Gorodovskaya S.B. *Vliyaniye faktorov sredy na gametogenez nerki r. Ozernaya (Zapadnaya Kamchatka).*

Avtoref. dis. kand. biol. nauk [Influence of environmental factors on gametogenesis of sockeye salmon R. Ozernaya (Western Kamchatka). Author's abstract. dis. cand. biol. sciences]. Moscow, 2008, 25 p.

Gorodovskaya S.B., Shershneva V.I., Dekshstein A.B. Physiological and histological characterization of juvenile sockeye salmon in the first summer and fall of foraging in the ocean. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2009, vol. 12, pp. 33–48. (In Russian)

Gorodovskaya S.B., Sushkevich A.S. The rates of the oogenesis of juvenile pacific salmon in the Sea Of Okhotsk in the fall period in 2011–2013. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2015, vol. 36, pp. 34–41. (In Russian)

Gorodovskaya S.B., Sushkevich A.S. The rate of development of the gonads of juvenile Pacific salmon in the early marine period in the Kamchatka waters of the Sea of Okhotsk in 2017. *Byul. "Study of Pacific salmon in the Far East"*. Vladivostok: TINRO-Center, 2018, issue 13, pp. 170–179. (In Russian)

Gorodovskaya S.B., Sushkevich A.S. Morphological deviations in the developing ovaries of Pacific juveniles during sea migrations in the Sea of Okhotsk. *Zagryazneniye morskoy sredy: ekologicheskii monitoring, bioindikatsiya, normirovaniye: Sb. statey Vseros. nauch. konf. s mezhdunar. uchastiyem, posvyashch. 125-letiyu professora V.A. Vedyanitskogo*. Sevastopol, 2018, pp. 71–78. (In Russian)

Doroshenko M.A. *Fiziologiya ryb* [Physiology of fish]. Textbook manual for students. Vladivostok, 2008, 107 p.

Dubynin V.A., Travin S.A. Counting smolts and using the results in prospective forecasting of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) spawning runs into the Ozernaya River (Western Kamchatka) in 2004–2018. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2020, vol. 58, pp. 22–41. (In Russian)

Erokhin V.G. *Biologiya molodi tikhoookeanskikh lososey v prikamchatskikh vodakh Okhotskogo morya. Avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Biology of juvenile Pacific salmon in the Kamchatka waters of the Sea of Okhotsk: Author's abstract. dis. cand. biol. sciences]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2002, 25 p.

Erokhin V.G. Estimation of spawning returns of the sockeye salmon of Kurilskoye Lake (Western Kam-

- chatka) based on trawl catches of its juveniles in the Okhotsk Sea. *Izvestia TINRO*, 2006, vol. 144, pp. 49–64. (In Russian)
- Erokhin V.G., Shershneva V.I. Dynamics of energy consumption and expenditure of juvenile salmon during post-catadromous feeding migrations in the Okhotsk And Bering Seas. *Izvestia TINRO*, 2007, vol. 150, pp. 122–136. (In Russian)
- Zelennikov O.V. Comparative analysis of the state of ovaries in juvenile pacific salmon as related to the problem of monocyclicity formation. *Journal of Ichthyology*, 2003, vol. 43, no. 4, pp. 490–498. (In Russian)
- Zorbidi Zh.Kh. *Kizhuch aziatskikh stad* [Coho salmon of Asian]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2010, 306 p.
- Ivanova S.I. Histological studies of the gonads of pink salmon and summer chum salmon. *Journal of Ichthyology*, 1976, issue 6, pp.17–23. (In Russian)
- Ivankov V.N. On the reasons for the variability of fertility and age of sexual maturation in monocyclic fish on the example of salmon of the genus *Oncorhynchus*. *Journal of Ichthyology*, 1983, vol. 23, issue 5, pp. 805–812. (In Russian)
- Ivankov V.N. *Reproduktivnaya biologiya ryb* [Reproductive Biology of Fish]. Vladivostok: Far Eastern State University, 2001, 224 p.
- Iyevleva M.Ya. To the method of early forecasting of the age structure of the sexually mature part of the red herd. *Journal of Ichthyology*, 1982, vol. 22, no. 6, pp. 949–956. (In Russian)
- Iyevleva M.Ya. Evaluation of the rate of sexual development of smolts of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) R. Ozernoy (Kamchatka) in predicting the age structure of the sexually mature part of the population. *Journal of Ichthyology*, 1985, vol. 25, no. 6, pp. 452–458. (In Russian)
- Kizevetter I.V. *Biokhimiya syriya vodnogo proiskhozhdeniya* [Biochemistry of raw materials of water origin]. Moscow: Pishch. prom-st, 1973, 442 p.
- Koshelev B.V., Yevteshina T.V., Litovchenko Zh.S., Khlopova A.V. Histological disorders of the reproductive system of Amur sturgeon. *Amurskiy zoologicheskiy zhurnal*, 2009, issue 1 (3), pp. 258–264. (In Russian)
- Lepskaya E.V., Bonk T.V., Dubynin V.A. To the issue of optimal spawning escapement in Kurilskoye Lake in view of internal directed ecosystem processes in recent decade. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2017, vol. 54, pp. 16–30. (In Russian)
- Lozovoy A.P., Klimov A.V., Koval M.V. Trawl research of KamchatNIRO in the coastal waters of Western Kamchatka in the 2018 fishing season. *Byul. "Study of Pacific salmon in the Far East"*. Vladivostok: TINRO-Center, 2018, issue 13, pp. 229–236. (In Russian)
- Lozovoy A.P., Smorodina L.N. Estimation of the abundance of juvenile sockeye salmon and accompanying ichthyocenosis in the coastal waters of Western Kamchatka in July–August 2019. *Byul. "Study of Pacific salmon in the Far East"*. Vladivostok: TINRO-Center, 2019, issue 14, pp. 212–215. (In Russian)
- Lukyanova O.N., Borisenko G.S., Zhuravel Ye.V., Cherkashin S.A., Chernyayev A.P., Tsygankov V.Yu. Ecological state of the Far Eastern seas. *Zagryazneniye morskoy sredy: ekologicheskiy monitoring, bioindikatsiya, normirovaniye: Sb. statey Vseros. nauch. konf. s mezhdunar. uchastiyem, posvyashch. 125-letiyu professora V.A. Vedyanitskogo*. Sevastopol, 2018, pp. 135–141. (In Russian)
- Materials substantiating the projected catch of Pacific salmon in the inland waters of the Russian Federation in the Far East of Russia in 2020. Moscow: VNIRO, 2020, pp. 39–42.
- Persov G.M. The state of the gonads in chum and pink salmon during the transition to the marine stage of life and the rate of their sexual maturation. *Acclimatization of Far Eastern salmon in the basins of the White and Barents seas. Trudy Murm. morsk. biol. in-ta*, 1965, issue 9 (13), pp. 95–105.
- Persov G.M. Reliability of functioning of the reproductive system of fish. *Journal of Ichthyology*, 1972, vol. 12, no. 2 (73), pp. 258–272. (In Russian)
- Ruban G.I., Akimova N.V. The state of the reproductive system and the reasons for the decline in the number of Siberian sturgeon *Acipenser baeri* of the Ob River. *Journal of Ichthyology*, 2001, vol. 41, no. 2, pp. 278–282. (In Russian)
- Smirnov A.I. *Biologiya, razmnozheniye i razvitiye tikhookeanskikh lososey* [Biology, Reproduction and Development of Pacific Salmon]. Moscow: MGU, 1975, 336 p.

Статья поступила в редакцию: 30.04.2021

Одобрена после рецензирования: 02.06.2021

Статья принята к публикации: 15.06.2021