

Обзорная статья

УДК 597.552.511–115

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-499-518

EDN: BFTXII



ГАМЕТОГЕНЕЗ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ.

1. ГОРБУША *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*

О.В. Зеленников*

Санкт-Петербургский государственный университет,
199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9

Аннотация. Выполнено обобщение имеющихся в литературе сведений по гамето-генезу тихоокеанского лосося горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum. Рассмотрены периоды индифферентного развития и дифференцировки пола, особенности развития семенников, яичников, формирования плодовитости. Проанализированы закономерности уникальной для лососевых рыб инверсии пола, а также эволюционно приобретенные специфические особенности оогенеза для реализации короткого жизненного цикла.

Ключевые слова: горбуша, *Oncorhynchus gorbuscha*, дифференцировка пола, оогенез, сперматогенез, абсолютная плодовитость

Для цитирования: Зеленников О.В. Гаметогенез тихоокеанских лососей. 1. Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 3. — С. 499–518. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-499-518. EDN: BFTXII.

Review article

Gametogenesis of pacific salmon. 1. Pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*

Oleg V. Zelennikov

St. Petersburg State University, 7/9, Universitetskaya Emb., Sankt-Peterburg, 199034, Russia
D.Biol., assistant professor, oleg_zelennikov@rambler.ru, ORCID 0000-0001-8779-7419

Abstract. Cited information on gametogenesis of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum is summarized. Periods of indifferent development and sex differentiation are considered, development of the testes and ovaries is traced, and the fertility formation is analyzed. Regularities of sex reversion, unique for salmonids, and evolutionarily acquired specific features of oogenesis associated with a short life cycle are noted.

Keywords: pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, sex differentiation, oogenesis, spermatogenesis, fecundity

For citation: Zelennikov O.V. Gametogenesis of pacific salmon. 1. Pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 3, pp. 499–518. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-499-518. EDN: BFTXII.

* Зеленников Олег Владимирович, доктор биологических наук, доцент, oleg_zelennikov@rambler.ru, ORCID 0000-0001-8779-7419.

© Зеленников О.В., 2023

Введение

Тихоокеанский лосось горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* в области гонадо- и гаметогенеза характеризуется рядом уникальных особенностей, которые выделяют его не только среди лососевых рыб, но и среди всех рыб мировой фауны. Во-первых, только у горбуши мейотические деления половых клеток начинаются в период эмбрионального развития [Персов, 1975], тогда как у всех остальных рыб, исследованных в этом плане, даже при наиболее коротком периоде полового созревания ооциты в гонадах появляются уже после вылупления [Selman et al., 1993]. Во-вторых, горбуша вместе с остальными видами тихоокеанских лососей является настоящим моноциклическим видом. Только у этих рыб, по крайней мере анадромных форм, в момент нереста отсутствуют половые клетки резервного фонда как у самок, так и у самцов [Сакун, Персов, 1963]. Такими истинно моноциклическими животными являются еще миноги [Kuznetsov et al., 2016]. В-третьих, среди лососевых рыб только у горбуши описан непрямой путь дифференцировки пола, при котором в момент вылупления у всех зародышей развиваются яичники и только в период от вылупления до подъема на плав примерно у половины особей яичники передифференцируются в семенники [Персов, 1960]. Еще одной особенностью репродуктивного развития горбуши является то, что фактически все половозрелые особи каждого поколения являются ровесниками и, следовательно, рыбы четных и нечетных лет в совместном нересте не участвуют. В результате производители двух генераций уже настолько отличаются друг от друга по разным параметрам [Салменкова и др., 1981; Животовский и др., 1989], что рядом исследователей фактически рассматриваются как разные виды [Dorofeeva et al., 2004]. Исключение из этого правила есть. Известны самцы, достигающие полового созревания через 3–4 мес. нагула в море [Foster et al., 1981; Точилина, Смирнов, 2015], а также самцы и самки в возрасте 2+, имеющие при этом выраженные нарушения в развитии гонад [Anas, 1959; Turner, Bilton, 1968; Лапко и др., 1994; Иванов, 1996]. В любом случае единичные особи не могут сохранить видовое единство между поколениями горбуши четных и нечетных лет.

Эти и ряд других особенностей развития горбуши определяют исследовательский интерес к ней с позиции фундаментальной биологии. Вместе с тем горбуша является объектом искусственного воспроизводства и промысла, который в России в среднем добывают больше, чем всех остальных тихоокеанских лососей вместе взятых [Шунтов, Темных, 2018]. Это обстоятельство определяет интерес к горбуше уже в прикладном плане. Есть основания полагать, что исследования горбуши всегда останутся актуальными, по крайней мере в режиме мониторинга природных и искусственно созданных промысловых стад.

С учетом уникальных особенностей гонадо- и гаметогенеза горбуши, а также того обстоятельства, что в последние годы в этой области получены новые данные, в том числе и нами, цель работы — обобщить максимум имеющихся в литературе сведений по развитию половых желез у горбуши и представить их в виде обзора.

Индифферентный период в развитии гонад

Первичные половые клетки (ППК) у зародышей горбуши были обнаружены уже через 9 сут (90 градусо-дней) после оплодотворения [Персов, 1975], с началом формирования головного отдела и первых пар сомитов. В ходе миграции ППК концентрировались в области будущего расположения гонад, под первично-почечными (вольфовыми) протоками между 12- и 19-й парами сомитов. Через 12–15 сут после оплодотворения (108–135 градусо-дней) у зародышей за счет миграции клеток перитонеального эпителия начиналось формирование половых валиков и образование стромальной части будущих гонад. Как известно, число первичных половых клеток у рыб невелико; у горбуши в момент обособления половых желез их насчитывается около 50. Поскольку у зародышей этого вида не обнаружено ППК с полиморфными

ядрами, замедляющими начало их митотических делений, митозы ППК выявляли уже через 9–15 сут после оплодотворения [Персов, 1966].

Через 22 сут после оплодотворения (274,0 градусо-дня) в гонадах, полностью обособленных анатомически, ППК еще отмечали, но через 26 сут (314,7 градусо-дня) уже не обнаруживали. Фонд половых клеток при этом составляли только гонии первых порядков (см. рисунок, А).

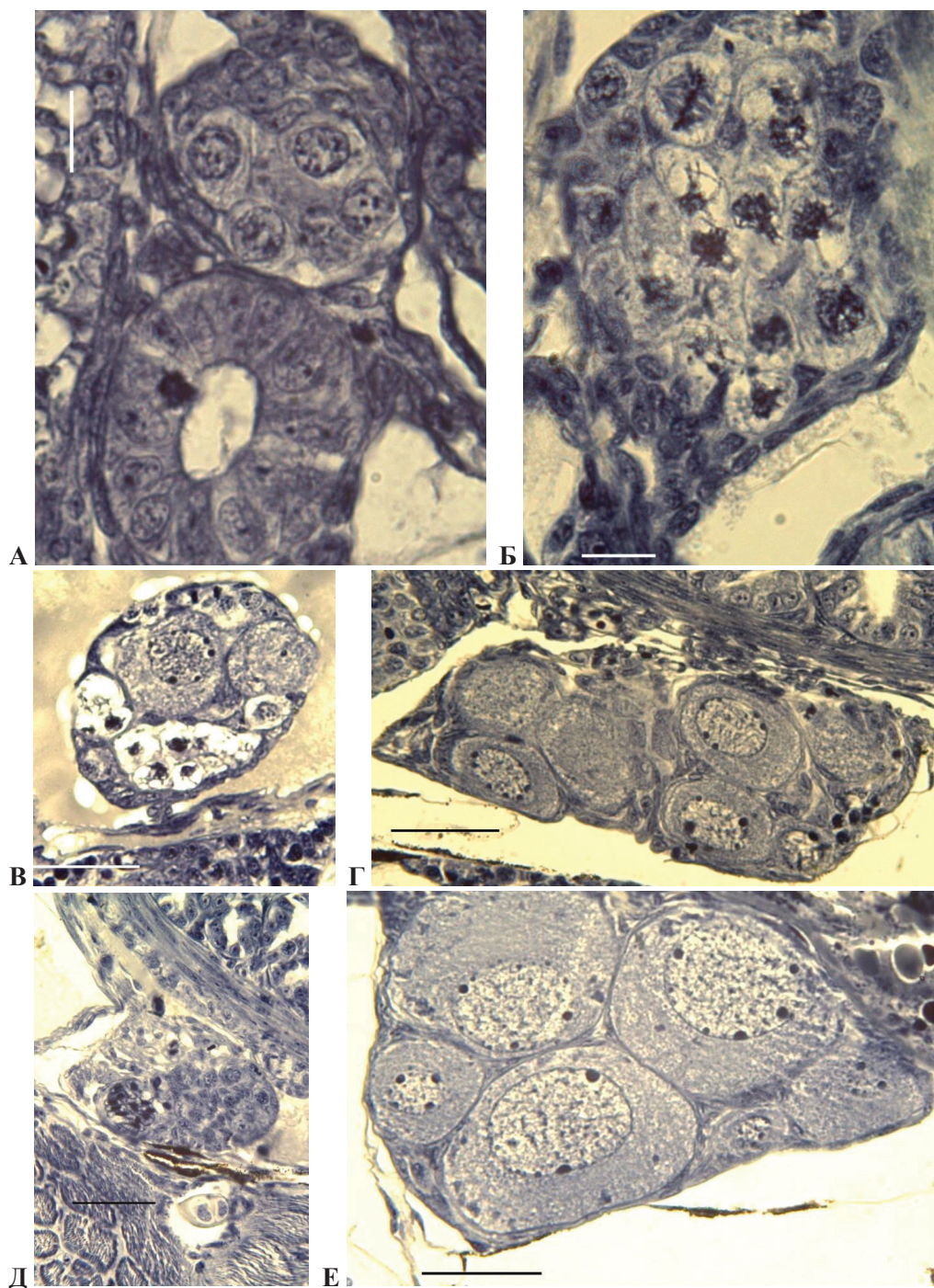
Принципиально иное состояние половых желез выявили у зародышей через 37 сут после оплодотворения (425,0 градусо-дня). Помимо продолжающегося размножения гониев, в гонадах всех особей присутствовали ооциты периода ранней профазы мейоза (см. рисунок, Б) [Зеленников, 2021].

Вылупление зародышей началось через 44 сут после оплодотворения (494,4 градусо-дня) при температуре 9,7–9,8 °C и за единичным исключением завершилось в течение трех суток. Следует подчеркнуть, что тотальная феминизация гонад у зародышей горбуши осуществляется до вылупления не только при сравнительно высокой температуре в ходе лабораторного выращивания, но и при естественном температурном режиме как в бассейне Белого моря [Пахомова, Хлевная, 1977], так и на Дальнем Востоке, например в условиях самого холодноводного в Сахалинской области Анивского рыбоводного завода [Зеленников, Федоров, 2005]. При этом в момент вылупления яичники у обычных самок и будущих самцов по размерам и состоянию фонда половых клеток не различаются. В завершении раздела отметим, что тотальная феминизация гонад у зародышей горбуши наследуется по женской линии. В экспериментах по реци-прокному скрещиванию рыб разных видов развитие яичников у всех особей наблюдали в том варианте, где икру горбуши оплодотворяли спермой симы, тогда как в варианте, где икру симы оплодотворяли спермой горбуши, выявили прямое развитие яичников и семенников [Федоров, Зеленников, 2009].

Дифференцировка пола

Можно полагать, что инверсия пола у генетических самцов горбуши определяется наследственно и закладывается еще в период индифферентного развития гонад. На это указывает то, что слабое рентгеновское облучение, произведенное до начала феминизации гонад, в дальнейшем у двух групп зародышей привело к разным последствиям в их развитии [Персов, 1967]. Вместе с тем внешне определить срок начала инверсии пола у будущих самцов не представляется возможным, поскольку в яичниках у генетических самок и будущих самцов наблюдаются одинаковые процессы — митотическое размножение гониев, вступление гониев в мейоз, вступление ооцитов периода ранней профазы мейоза в период превителлогенеза и резорбция части половых клеток [Пахомова, Хлевная, 1977; Зеленников, 2021]. Если бы мы ориентировались только на резорбцию ооцитов, то вообще не смогли бы отличить яичники от будущих семенников, поскольку этот процесс у самок идет с не меньшей интенсивностью, чем у генетических самцов. Однако и пополнение фонда ооцитов у генетических самок осуществляется быстрее. В результате по состоянию гонад неизменно выявляются две группы особей, в которых число ооцитов и объем яичников у самок оказываются больше, чем у будущих самцов (см. рисунок, В, Г). Следует отметить, что эти две группы формируются постепенно. Первоначально можно видеть личинок с промежуточным состоянием гонад, среди которых могут быть как самки с индивидуально невысокой численностью фонда ооцитов, так и самцы с индивидуально замедленным темпом инверсии гонад. При этом момент окончания процесса дифференцировки пола можно определить весьма точно. С повышением температуры процесс дифференцировки пола ускоряется [Пахомова, Хлевная, 1978], но при любом температурном режиме резорбция ооцитов у самцов завершается в период личиночного развития до начала экзогенного питания [Зеленников, Федоров, 2005].

В период резорбции ооцитов у будущих самцов выявляется высокая активность стероидсекреторных клеток, локализованных в строме гонад [Мосягина, Зеленников,



Состояние гонад у молоди горбуши после оплодотворения при развитии в лабораторных условиях: **А** — через 26 сут (314,7 градусо-дня); **Б** — 37 сут (425,0 градусо-дня); **В, Г** — 71 сут (692,7 градусо-дня) и **Д, Е** — 85 сут (890,4 градусо-дня). Старшая генерация половых клеток представлена гониями (**А, Д**), мейоцитами (**Б**) и ооцитами периода превителлогенеза (**В, Г, Е**). Пояснение в тексте. Шкала **А, Б** — 20 мкм, **В–Е** — 50 мкм [Зеленников, 2021]

Figure. State of gonads of juvenile pink salmon developed under laboratory conditions in 26 days (cumulative temperature 314.7 degree-days; **А**), 37 days (425.0 degree-days; **Б**), 71 days (692.7 degree-days; **В, Г**), and 85 days (890.4 degree-days; **Д, Е**) after fertilization. The older generation of germ cells is represented by gonia (**А, Д**), meiocytes (**Б**), and oocytes of the previtellogenesis period (**В, Г, Е**) [Zelennikov, 2021]. See explanation in the text. Scale bar: **А, Б** — 20 μ m, **В–Е** — 50 μ m

2019], что, впрочем, характерно и для других видов ювенильных протогинических гермафродитов в момент инверсии [Morrey et al., 1998].

Применительно к дифференцировке пола у молоди горбуши следует особо отметить два обстоятельства. Во-первых, изначально яичники у генетических самцов потенциально являются полноценными и способными к дальнейшему развитию. Во-вторых, инверсия пола осуществляется на фоне дефицита гормонов эстрогенов. Эти два обстоятельства были проверены экспериментально. Даже однократная инъекция эстрадиола в желточный мешок зародышей останавливала у них процесс естественной инверсии пола на любом этапе его реализации [Мосягина, Зеленников, 2012]. Чем в более раннем возрасте делали инъекцию гормона, тем меньше яичники генетических самцов впоследствии отличались от яичников обычных самок [Зеленников, 2021].

Объясняя уникальный для лососевых рыб тип дифференцировки пола горбуши, Г.М. Персов [1975], открывший это явление, высказал гипотезу о том, что вставочный «самочий» этап в развитии семенников отсрочивал у самцов начало активного сперматогенеза и тем самым способствовал синхронизации полового созревания самцов и самок. В свете современных данных такое объяснение представляется неудовлетворительным. Например, у радужной форели в условиях научной лаборатории при постоянной температуре около 16 °С [Зеленников, 1999] и рыбоводного хозяйства с естественным сезонным снижением температуры [Бабушкин, 1976] самцы достигали полового созревания в среднем в возрасте 20 мес., а стимулировало этот процесс наличие близких к половому созреванию самок. Однако волну активного сперматогенеза у всех лабораторных особей наблюдали не позднее возраста 12 мес., а в условиях рыбоводного хозяйства — не ранее 17 мес.

Объяснить специфичный для горбуши тип дифференцировки пола можно и с других позиций. Как было отмечено ранее, только у горбуши мейотические преобразования в гонадах начинаются в период эмбрионального развития. Не исключено, что гормональный статус зародышей при значительном содержании в икре эстрадиола, оставшегося еще от материнского организма, что было показано, например, у зародышей кижуча [Feist et al., 1990], предусматривает развитие половых желез только в направлении яичника. В этой связи последующая инверсия пола представляет собой обязательный механизм формирования половой структуры генерации и является обусловленной генетически. При этом следует подчеркнуть, что в реализации наследственной программы дифференцировки пола могут наблюдаться сбои. По крайней мере, у производителей горбуши нет полного соответствия между морфобиологическими признаками и молекулярными маркерами пола. Иными словами, среди самцов горбуши встречаются особи, у которых нет Y-хромосомы, но при этом развиваются функциональные семенники. Такое же несоответствие показано и для самок горбуши [Брыков и др., 2010]. По мнению ряда авторов, это может объясняться тем, «... что гены, кодирующие факторы, способствующие превращению особи в самца, ... имеются не только в Y-хромосоме горбуши, но также и в ее X-хромосоме» [Махров и др., 2018; стр. 362]. Вместе с тем такое же несоответствие между морфо-биологическими признаками и молекулярными маркерами пола есть и у остальных видов тихоокеанских лососей [Брыков и др., 2010]. Однако развитие с инверсией мы наблюдаем только у горбуши, что косвенно свидетельствует в пользу высказанной нами гипотезы с объяснением причины ее тотальной феминизации.

Соотношение полов

Вопрос о соотношении полов в генерациях горбуши очень редко становился предметом отдельного исследования. Чаще он рассматривается в литературе как дополнение к основной теме работы. Вероятно, именно поэтому данные зачастую оказываются противоречивыми или недостаточно обоснованными. Например, в 1962 г. на Соколовском рыбоводном заводе доля самцов в партиях молоди горбуши по данным одного автора

была равна 57,8 % [Канидьев, 1967], а по данным другого автора — 44,2 % [Персов, 1964]. Предположив, что выявленные противоречия могли объясняться в первую очередь небольшим объемом выборки, мы провели специальное исследование. В ходе работы установили, что выборки в 100–200 мальков, взятых одномоментно, не являются информативными для выявления соотношения полов в генерации [Зеленников, Вараксин, 2018]. По нашим данным репрезентативными стали выборки в одном варианте в 208 экз., а в другом — 241 экз. молоди. Оценивая соотношение числа рыб разного пола в стадах производителей, необходимо учесть, что от начала к концу нерестового хода доля самцов постепенно уменьшается, а доля самок, напротив, возрастает.

Полученные нами данные не подтверждают, что в генерациях молоди горбуши в нечетные годы преобладают самцы, а в четные годы — самки [Зеленников, Вараксин, 2018]. Можно полагать, что этот вывод, равно как и противоречия в полученных данных [Персов, 1964; Канидьев, 1967; Ландышевская, 1967], объясняется небольшим объемом выборок. Также представляется недостаточно обоснованным и тезис о том, что в заводских стадах горбуши увеличивается доля самцов. Он может базироваться на разном подходе к оценке сравниваемых групп [Алтухов и др., 1989] и на недостаточном объеме выборки [Воловик и др., 1972]. В литературе также есть сведения, опубликованные, впрочем, только в виде тезисов, что доля самцов в потомстве увеличивается, во-первых, при увеличении численности родителей, во-вторых, при уменьшении их массы [Чебанов, 1990]. Эти сведения следует принять во внимание, однако они не снабжены достаточным объемом фактических данных, а также попыткой биологического объяснения связи между численностью самцов и численностью и массой производителей.

По нашим данным в генерациях молоди, как выпускаемых с рыбоводных заводов, так и скатывающихся с природных нерестилищ, незначительно преобладают самцы [Зеленников, Федоров, 2005; Зеленников, Вараксин, 2018], что представляется обоснованным с общебиологических позиций. Мы знаем, что у горбуши не бывает карликовых самцов. Таким образом, некоторым преобладанием самцов в генерациях молоди горбуша «решает» для своего вида известную общебиологическую проблему — пониженную жизнеспособность мужских особей у позвоночных животных [Одум, 1975].

Развитие семенников

После окончания инверсии пола семенники у самцов горбуши представляют собой мало дифференцированные железы с крупным кровеносным сосудом в районе мезорхия, на поперечных срезах которых присутствуют 3–7 гониев (см. рисунок, Д). Именно такое состояние семенников характерно для молоди в период ската с естественных нерестилищ и выпуска с рыбоводных заводов. В строме таких гонад уже присутствуют функционально активные стероидсекреторные клетки [Мосягина, Зеленников, 2006], занимая то положение, которое они имеют и у половозрелых рыб [Арбузова, 1995а].

В мейоз гонии вступают уже в период нагула рыб в море. При этом, как было отмечено ранее, у горбуши хорошо известны самцы, которые достигают полового созревания в возрасте 0+, проведя в море около 3–4 мес. Вместе с тем такие особи являются настолько редкими, что практически каждое их обнаружение до сих пор является основанием для написания отдельной научной статьи [Иванков и др., 1975, 1987; Ефанов, Кочнева, 1980; Никифорова, 1996; Точилина, Смирнов, 2015]. Учитывая уникальную редкость скороспелых самцов, вероятно, не стоит искать в их появлении какой-либо биологический смысл. Можно полагать, что раннее половое созревание объясняется индивидуально высокой гонадотропной активностью таких самцов в общем ряду изменчивости по этому признаку. По крайней мере, воздействуя гонадотропином чавычи на самцов горбуши, удалось опытным путем добиться их полового созревания в возрасте менее одного года [Funk, Donaldson, 1972; MacKinnon, Donaldson, 1976] при высоком рыбоводном качестве спермы [Donaldson et al., 1972].

У остальных самцов волна активного сперматогенеза начинается незадолго до начала нерестовой миграции. По крайней мере, при экспериментальном выращивании молоди в морских садках в течение 10 мес. мейотических преобразований в семенниках не обнаружили [Хлевная, Карачун, 1981]. В момент захода производителей в пресную воду в семенниках еще продолжают митотическое размножение гониев и инициирование новых мейотических циклов [Иванова, 1956]. Прекращается размножение гониев лишь непосредственно в ходе нереста [Сакун, Персов, 1963].

Зрелые спермии горбуши по своей микроанатомической организации в основных чертах не отличаются от строения спермиев других костистых рыб. Отметим лишь, что в спермиях горбуши есть единственная митохондрия, кольцом охватывающая основание головки, и пара боковых лопасти на жгутике, расположенных в той же плоскости, что и две центральные микротрубочки [Дроздов и др., 1981].

Находясь на нерестилище, самцы горбуши участвуют в нересте несколько раз с разными самками. При этом наиболее продуктивным оказывается нерест с одной самкой сразу нескольких самцов. Для обеспечения многократного нереста сперма у самцов горбуши продуцируется несколькими порциями [Смирнов, 1963] и высвобождается из семенника в краниально-каудальном направлении. При этом часть спермы сохраняется в семеннике и после гибели рыб [Дроздов и др., 1981]. Интересно отметить, что после нереста, фактически в период гибели, в стероидсекреторных клетках наблюдаются процессы регенерации, подобные тем, что отмечают у полициклических рыб. Этот факт рассматривается как дополнительное свидетельство в пользу вторичности моноциклии тихоокеанских лососей [Арбузова, 19956].

В последние годы появилась серия публикаций, в которых отмечается явное отклонение в строении семенников от их обычного вида. Причем число особей с такими отклонениями составляет от 7 до 49 % [Евсеева, 2009; Углова и др., 2017]. Впрочем, авторы не связывают такие отклонения с ухудшением репродуктивного потенциала мужской части популяций и не исключают, что многие из этих отклонений могут быть проявлением нормы в развитии семенника [Смирнов и др., 2011]. Вполне возможно, что само выявление этих отклонений объясняется более пристальным вниманием к таким гонадам в последние годы.

Развитие яичников

В яичниках после завершения дифференцировки пола фонд половых клеток составляют ооциты периода преривителлогенеза, которые первоначально могут развиваться с заметной асинхронностью (см. рисунок, Е), а также гонии и ооциты периода ранней профазы мейоза (мейоциты) [Персов, 1966]. К периоду ската природной и выпуска заводской молоди гонии и мейоциты в гонадах встречаются единично [Зеленников, Федоров, 2005], а после выхода молоди в прибрежье фактически уже не обнаруживаются. При этом старшая генерация ооцитов становится единственной, предназначенной для единственного в жизни нереста, а развитие самих ооцитов синхронизируется. Следует, впрочем, отметить два обстоятельства. Во-первых, у мальков, задержанных в пресной воде или в условиях лабораторного выращивания, размножение гониев и инициирование новых мейотических циклов продолжается. При этом вновь появившиеся гонии и ооциты старшую, сформированную ранее, генерацию половых клеток не пополняют и подвергаются тотальной резорбции [Зеленников, 2019]. Во-вторых, как редчайшее исключение, среди природных и заводских самок встречаются особи с крайне замедленным развитием яичников [Зеленников, Юрчак, 2019]. А поскольку хорошо известна связь между темпом роста ооцитов у самок лососей в раннем возрасте и возрастом полового созревания [Мурза, Христофоров, 1991], нельзя исключать, что отдельные самки могут достигать полового созревания в возрасте 2+ и при функционально развитых гонадах. До настоящего времени нам такие факты не известны, а более продолжительный период жизни определяется стерилизацией от-

дельных особей, атрофией яичников или тотальной резорбцией ооцитов [Персов и др., 1967; Иванов, 1996].

Стероидсекреторные клетки в яичниках у молоди в период завершения пресноводного этапа жизни выявляются действительно повсеместно — среди стромальных клеток, а также клеток гранулезы и теки [Мосягина, Зеленников, 2006]. При этом наиболее активные клетки локализованы в составе теки, т.е. именно там, где они располагаются в яичниках у половозрелых самок [Hoar, Nagahama, 1978; Nagahama et al., 1978].

Через 4–5 мес. после выхода в морскую среду ооциты у самок вступают в период вителлогенеза [Пахомова, Хлевная, 1986; Городовская, Сушкевич, 2015] и затем в течение всего периода нагула в море идет накопление в ооцитах трофического компонента. При этом наиболее существенно размеры ооцитов и, соответственно, объем и масса гонад увеличиваются в процессе нерестовой миграции [Иевлева, 1968]. В экспериментальных условиях темп оогенеза можно ускорить, например, оказывая на рыб гормональное воздействие [Funk et al., 1973].

При биохимическом исследовании развивающихся ооцитов, с одной стороны, не удалось выявить индивидуальную вариабельность икринок из разных частей яичника по массе и по уровню активности внутриклеточных протеиназ [Лысенко и др., 2017], а с другой стороны, была установлена разнокачественность по липидному статусу икры в разных частях яичника [Нефедова и др., 2018]. Не исключено, что именно разнокачественностью на биохимическом уровне и объясняется тот факт, что ооциты в каждой из частей гонады не одновременно теряют свою жизнеспособность, появляются выборочно в разных частях яичников, а наиболее массово — в краниально-каудальном направлении. При этом абортивные изменения в гонадах можно стимулировать, создав сравнительно неблагоприятные условия при содержании рыб [Микулина, 2007].

Выращивание горбуши за пределами естественного ареала — на европейском Севере России, в пресноводном бассейне Великих озер, в морских садках или условиях полевых и лабораторных экспериментов — позволило выявить ряд адаптаций для реализации короткого жизненного цикла, а также потенциально возможное изменение продолжительности жизни. Так, с одной стороны, у горбуши, которая не может провести в море дополнительный год, в бассейне Белого моря показана способность переходить к периоду созревания до окончания процесса накопления желтка [Сакун, 1965], что способствовало уменьшению размеров икринок дефинитивного состояния с 5,5–8,3 мм в Сахалинской области до 5,0–7,0 мм в новом ареале [Галкина, 1965]. Как адаптацию для реализации короткого жизненного цикла горбуши следует рассмотреть и данные лабораторного эксперимента, в ходе которого личинок горбуши выдерживали в условиях сублетальной кислотности воды. Токсическое воздействие привело к гибели до половины подопытных рыб, способствовало сокращению числа половых клеток, но не оказало влияния на темп роста ооцитов [Зеленников и др., 2007].

С другой стороны, в экспериментальных условиях половое развитие самок может растягиваться до 3,2 года, а сами особи живут в течение всего этого периода [Анохина, 1999]. Более длительный период жизни и половое созревание в возрасте 3 лет у части особей наблюдали и при исключении морского периода в онтогенезе горбуши, например, после ее интродукции в бассейн великих американских озер [Wagner, Stauffer, 1980; Bagdovitz et al., 1986].

Формирование плодовитости

Величина абсолютной плодовитости — самый изученный показатель в репродуктивной биологии рыб. Этому способствует не только относительная легкость определения плодовитости, но и важность этого показателя для характеристики половозрелых самок и их репродуктивного потенциала. В настоящее время определение плодовитости входит в перечень обязательных показателей при проведении биологических анализов производителей.

У самок горбуши, как и у всех других представителей моноциклических лососевых, величина абсолютной плодовитости тесно связана с численностью старшей генерации ооцитов, обособившейся на завершающем этапе речного развития молоди. Увеличение численности этой генерации в ходе интродукции горбуши на Европейском Севере России повлекло за собой и увеличение величины абсолютной плодовитости [Персов, 1963]. Причем произошло это как в ходе первого, относительно неудачного этапа вселения [Персов и др., 1983], когда икру донорской популяции завозили с заводов Сахалина, так и после второго успешного этапа [Гордеева и др., 2015; Зеленников, 2022], когда икру завозили из Магаданской области.

Величина абсолютной плодовитости у горбуши в большинстве случаев варьирует в диапазоне от 627 до 3203 ооцитов [Кузнецов, 1928; Кагановский, 1949; Енютина, 1954; Дарда, 1968; Иванков, 1968; Иванков, Андреев, 1969; Heard, 1991; Кириллова и др., 2018; Каев, 2022; и др.] и тесно связана с длиной самок [Костарев, 1965; Каев, Каева, 1986]. И конечно, есть примеры аномально низких значений плодовитости у особей при их внешне нормальном состоянии, чему могла предшествовать, например, низкая величина фонда ооцитов у единичных самок перед их выходом в морскую среду [Зеленников, Федоров, 2005].

В литературе есть сведения о том, что величина плодовитости меньше у горбуши раннего хода по сравнению с горбушей позднего хода [Иванков, 1967], у горбуши линии нечетных лет по сравнению с горбушей четных лет [Кириллова и др., 2018], у горбуши неурожайных поколений по сравнению с горбушей урожайных поколений [Грачев, 1971]. Не отрицая сделанные авторами выводы, мы полагаем, что такие закономерности могут быть выявлены только по итогам длинных рядов наблюдений и данных за 5–10 лет может оказаться недостаточно. Например, в работе, где приведены сведения по горбуше о. Итуруп за 55 лет (с 1967 по 2021 г.), средняя плодовитость в разные годы варьировала от 1200 до 1743 икринок [Каев, 2022]. При этом не удалось обнаружить каких-либо различий между горбушей четных и нечетных линий, а также связи между величиной плодовитости и численностью производителей. Отметим также, что уже в первых обобщающих работах, посвященных биологии горбуши или закономерностям формирования плодовитости, была показана значительная вариабельность плодовитости горбуши в разные годы. В результате при увеличении ряда данных оказывалось, что показатели плодовитости горбуши из весьма отдаленных регионов — западный Сахалин, бассейн Амура, Камчатка — в среднем оказываются сходными [Двинин, 1952; Иогансен, 1955].

Заключение

Тихоокеанский лосось горбуша является уникальным среди лососевых рыб ювенильным протогиническим гермафродитом, когда половые железы генетических самцов первоначально развиваются как функциональные яичники. Инверсия первичных яичников в семенники у них предопределяется задолго до проявления этого процесса на цитологическом уровне, однако практически реализуется не раньше, чем в гонадах будущих самцов появятся ооциты периода превителлогенеза. Впрочем, полноценного перехода ооцитов к превителлогенному росту не происходит, о чем свидетельствует тот факт, что, в отличие от обычных самок, в фолликулярных оболочках ооцитов у будущих самцов не формируются стероидсекреторные клетки [Мосягина, Зеленников, 2019]. Инъекция эстрадиола на любом этапе инверсии пола предотвращает этот процесс, стимулирует развитие половых и стероидсекреторных клеток [Мосягина, Зеленников, 2012] и определяет развитие обычных яичников.

Жизненный цикл горбуши предопределяет практически тотальное половое созревание как самок, так и самцов в возрасте 1+. Половое созревание самцов в возрасте 0+ является уникально редким и предположительно определяется гипервысокой гонадотропной активностью отдельных особей. Обнаружение самок и самцов в

возрасте 2+ определяется стерильностью таких особей или выраженной атрофией их половых желез. Впрочем, в экспериментальных условиях можно добиться не только более раннего полового созревания, но и более продолжительной жизни при замедленном развитии половых клеток либо при их массовой дегенерации [Персов и др., 1967].

Накопленные в литературе данные свидетельствуют о том, что в условиях морских садков можно вырастить горбушу и добиться ее полового созревания [Анохина, Мигаловский, 1999]. Однако при этом сравнительно небольшая масса производителей горбуши еще более уменьшается [Персов и др., 1967]. Гибридизация горбуши для стимулирования эффекта гетерозиса, которая применялась ранее [Камышная, 1963; Hikita, Yokohira, 1964; Kobayashi 1964], при современном представлении о взаимодействии человека и природных популяций рыб является недопустимой, хотя горбуша и в естественных условиях может создавать гибриды с близкородственными видами, например с кетой [Бурлаков, Иванков, 1991] или симой [Цыгир, Романов, 1993]. При триплоидии, широко используемой в форелеводстве [Павлов и др., 2013], у горбуши появлялись только самцы и интерсексуальные особи [Артамонова и др., 2018]. С учетом этих данных наиболее адекватным в хозяйственном плане представляется эксплуатация промыслом в первую очередь природных популяций, которые перед этим необходимо поддерживать в благоприятном состоянии, например обеспечивая достаточное заполнение природных нерестилищ. Примером этому может послужить развитие рыбохозяйственного комплекса на о. Итуруп, где строительство многочисленных заводов направлено на воспроизводство молоди кеты, тогда как численность заводской молоди горбуши не увеличивается [Зеленников, Мякишев, 2023], а по сравнению с советским периодом даже сокращается. При этом уделяется повышенное внимание качественному заполнению естественных нерестилищ, а промысел, помимо заводской продукции, эксплуатирует и находящуюся в благоприятном состоянии природную популяцию горбуши.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражает благодарность своим соавторам, вместе с которыми были выполнены и опубликованы работы по исследованию гаметогенеза горбуши.

The author is grateful to his colleagues with whom he had studied together the pink salmon gametogenesis and published several scientific papers.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study has no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Для выполнения представленной работы живых животных не использовали.

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Live animals were not used for preparing the presented article.

The authors state that they have no conflict of interest.

Список литературы

Алтухов Ю.П., Межкорин С.В., Салменкова А.Е., Омельченко В.Т. Воздействие селективного рыбоводства на адаптивную генетическую и биологическую структуру популяции горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) // Генетика. — 1989. — Т. 25, № 10. — С. 1843–1853.

Анохина В.С. Использование в марикультуре производителей горбуши из рек Кольского полуострова // Рыбохозяйственные исследования Мирового океана. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 1999. — С. 96–98.

Анохина В.С., Мигаловский И.П. Состояние воспроизводительной системы у 30-суточных личинок североатлантической горбуши, созревшей в морских садках // Рыбохозяйственные исследования Мирового океана. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 1999. — С. 98–99.

Арбузова Л.Л. Ультраструктурная организация клеток Лейдига горбуши в посленерестовый период // Биол. моря. — 1995а. — Т. 21, № 1. — С. 67–70.

Арбузова Л.Л. Морфофункциональная характеристика клеток Лейдига семенников горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в период нерестовой миграции // Морфология. — 1995б. — Т. 108, № 3. — С. 72–75.

Артамонова В.С., Пономарева М.В., Игнатенко В.В., Махров А.А. Особенности развития гонад у искусственно выращенной триплоидной и диплоидной беломорской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Сиб. экол. журн. — 2018. — Т. 25, № 3. — С. 366–377. DOI: 10.15372/SEJ20180309.

Бабушкин Ю.П. Сперматогенез и половые циклы самцов радужной форели // Изв. ГосНИОРХ. — 1976. — Т. 117. — С. 51–63.

Брыков Вл.А., Кухлевский А.Д., Подлесных А.В. Неполное соответствие морфо-биологических признаков и молекулярных маркеров пола у тихоокеанских лососей. I. Анализ неответствия у пяти видов рода *Oncorhynchus* // Генетика. — 2010. — Т. 46, № 7. — С. 974–980.

Бурлаков А.А., Иванков В.Н. Естественная гибридизация летней кеты и горбуши // Биология рыб и беспозвоночных животных в северной части Тихого океана. — Владивосток : Изд-во Дальневост. гос. ун-та, 1991. — С. 110–112.

Воловик С.П., Ландышевская А.Е., Смирнов А.И. Материалы по эффективности размножения горбуши на южном Сахалине // Изв. ТИНРО. — 1972. — Т. 81. — С. 69–90.

Галкина Л.А. Географическая изменчивость размеров икринок горбуши и кеты (род *Oncorhynchus*) в связи с вопросами акклиматизации // Тр. ММБИ. — 1965. — Т. 9, вып. 13. — С. 33–40.

Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Прусов С.В. Динамика биологических и популяционно-генетических показателей у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, вселенной в бассейн Белого моря // Вопр. ихтиол. — 2015. — Т. 55, № 1. — С. 45–53. DOI: 10.7868/S0042875215010063.

Городовская С.Б., Сушкевич А.С. Темп оогенеза молоди тихоокеанских лососей в Охотском море осенью в 2011–2013 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2015. — Вып. 36. — С. 34–41. DOI: 10.15853/2072-8212.2015.36.34-41.

Грачев Л.Е. Изменение количества овоцитов у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в морской период жизни // Вопр. ихтиол. — 1971. — Т. 11, № 2. — С. 248–257.

Дарда М.А. Результаты исследования преднерестовой япономорской горбуши в 1961–1963 гг. // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 65. — С. 80–96.

Двинин П.А. Лососи Южного Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1952. — Т. 37. — С. 69–108.

Дроздов А.Л., Колотухина Н.К., Максимова А.А. Особенности гистологического строения семенников и ультраструктура сперматозоидов горбуши // Биол. моря. — 1981. — Т. 7, № 1. — С. 49–53.

Евсеева И.А. Морфологические отклонения в строении внутренних органов у кеты и горбуши р. Армань (Тауйская губа Охотского моря) // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря : сб. науч. тр. — Магадан : МагаданНИРО, 2009. — Вып. 3. — С. 80–87.

Енютина Р.И. Морфобиологическая и морфометрическая характеристика горбуши рек Амгуни и Иски // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 41. — С. 333–336.

Ефанов В.Н., Кочнева З.П. О вторичной поимке половозрелого самца горбуши в возрасте менее одного года // Биол. моря. — 1980. — Т. 6, № 2. — С. 88.

Животовский Л.А., Глубоковский М.К., Викторовский Р.М. и др. Генетическая дифференциация горбуши // Генетика. — 1989. — Т. 25, № 7. — С. 1261–1274.

Зеленников О.В. Влияние процессов раннего оогенеза на развитие воспроизводительной системы у рыб : дис. ... д-ра биол. наук. — М. : ВНИРО, 2021. — 371 с.

Зеленников О.В. Гаметогенез радужной форели *Parasalmo mykiss*, выращенной в системе с оборотным водоснабжением от вылупления до полового созревания при оптимальной температуре // Вопр. ихтиол. — 1999. — Т. 39, № 1. — С. 89–97.

Зеленников О.В. Гаметогенез тихоокеанских лососей. 3. Сравнительный анализ состояния гонад у молоди тихоокеанских лососей в связи с формированием плодовитости // Тр. ЗИН РАН. — 2019. — Т. 323, № 4. — С. 429–441. DOI: 10.31610/trudyzin/2019.323.4.429.

Зеленников О.В. К вопросу об изменении горбуши после ее интродукции в бассейн Белого моря // Комплексные исследования в рыбохозяйственной отрасли. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2022. — С. 66–69.

Зеленников О.В., Вараксин И.А. К методике определения соотношения полов у молоди горбуши // Биол. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 145–148.

Зеленников О.В., Мякишев М.С. О прогнозирования вылова горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) на острове Итуруп // Вопр. ихтиол. — 2023. — Т. 63, № 2. — С. 210–217. DOI: 10.31857/S0042875223020315.

Зеленников О.В., Сабанова Е.В., Мищенко О.В. Влияние закисления воды на оогенез горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиол. — 2007. — Т. 47, № 2. — С. 269–272.

Зеленников О.В., Федоров К.Е. Ранний гаметогенез горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* при ее естественном и заводском воспроизводстве на островах Сахалин и Итуруп // Вопр. ихтиол. — 2005. — Т. 45, вып. 5. — С. 653–664.

Зеленников О.В., Юрчак М.И. Гаметогенез тихоокеанских лососей. 1. Состояние гонад у молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* при ее естественном и заводском воспроизводстве в Сахалинской области // Вопр. ихтиол. — 2019. — Т. 59, № 6. — С. 741–744. DOI: 10.1134/S0042875219060195.

Иванков В.Н. О сезонных расах горбуши // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 61. — С. 143–151.

Иванков В.Н. Тихоокеанские лососи острова Итуруп // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 65. — С. 49–74.

Иванков В.Н., Андреев В.Л. Плодовитость тихоокеанских лососей (р. *Oncorhynchus*) // Вопр. ихтиол. — 1969. — Т. 9, вып. 1. — С. 80–89.

Иванков В.Н., Митрофанов Ю.А., Бушуев В.П. Случай созревания горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в возрасте менее одного года // Вопр. ихтиол. — 1975. — Т. 15, вып. 3. — С. 556–557.

Иванков В.Н., Митрофанов Ю.А., Омельченко В.Т. Половозрелость горбуши на первом году жизни // Биол. моря. — 1987. — Т. 13, № 1. — С. 28–31.

Иванов О.А. Случай поимки двухгодовиков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в море зимой 1994–1995 гг. // Вопр. ихтиол. — 1996. — Т. 36, № 5. — С. 716–720.

Иванова С.А. Гистологическое исследование гонад горбуши и летней кеты // Вопр. ихтиол. — 1956. — № 6. — С. 96–99.

Иевлева М.Я. Состояние гонад горбуши на морском этапе нерестовой миграции // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 64. — С. 53–72.

Иоганзен Б.Г. Плодовитость рыб и определяющие ее факторы // Вопр. ихтиол. — 1955. — № 3. — С. 57–68.

Кагановский А.Г. Некоторые вопросы биологии и динамики численности горбуши // Изв. ТИНРО. — 1949. — Т. 31. — С. 3–57.

Каев А.М. Особенности промысла и показатели воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские острова) // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 1. — С. 71–91. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-71-91.

Каев А.М., Каева В.Е. Изменчивость плодовитости и размера икринок у кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в связи с размерно-возрастной структурой нерестовой части популяции // Вопр. ихтиол. — 1986. — Т. 26, № 6. — С. 955–964.

Камышная М.С. Гибриды кеты и горбуши в реках Севера // Рыб. хоз-во. — 1963. — № 4. — С. 24–26.

Канидьев А.Н. О формировании пола и размерно-весовой характеристики молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в связи с условиями развития // Вопр. ихтиол. — 1967. — Т. 7, № 4. — С. 633–639.

Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Кузищин К.В. и др. Морфобиологическая разнокачественность и особенности воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из двух рек северо-востока острова Сахалин // Вопр. ихтиол. — 2018. — Т. 58, № 6. — С. 670–683. DOI: 10.1134/S0042875218060140.

Костарев В.Л. Плодовитость охотской горбуши // Изв. ТИНРО. — 1965. — Т. 59. — С. 145–155.

Кузнецов И.И. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей : Изв. ТОНС. — 1928. — Т. 2, вып. 3. — 196 с.

Ландышевская А.Е. Качественный состав покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) и кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) рек Сахалина // Вопр. ихтиол. — 1967. — Т. 7, № 4. — С. 640–646.

Лапко В.В., Радченко В.И., Иванов О.А. Поимка неполовозрелых двухлетков горбуши // Биол. моря. — 1994. — Т. 20, № 3. — С. 238–241.

Лысенко Л.А., Канцерова Н.П., Крупнова М.Ю. и др. К вопросу о разнокачественности половых продуктов лососевых рыб: яйцеклетки горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Тр. Карельского науч. центра РАН. — 2017. — № 12. — С. 63–71. DOI: 10.17076/eb604.

- Махров А.А., Артамонова В.С., Колмакова О.В., Пономарева М.В.** Модель определения пола горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) (Salmonidae, Osteichthyes) под действием многокопийных генов, локализованных в половых хромосомах // ДАН РАН. — 2018. — Т. 478, № 3. — С. 362–365. DOI: 10.7868/S0869565218030246.
- Микулина Ю.А.** Исследование аномальных ооцитов у кеты и горбуши в связи с их искусственным воспроизводством : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : МГУТУ, 2007. — 24 с.
- Мосягина М.В., Зеленников О.В.** О роли стероидсекреторных клеток в регуляции развития гонад у молоди тихоокеанских лососей // Вопр. ихтиол. — 2006. — Т. 46, № 2. — С. 272–277.
- Мосягина М.В., Зеленников О.В.** Особенности ультраструктурной организации стероидсекреторных клеток в гонадах у молоди круглоротых и рыб // Тр. ЗИН РАН. — 2019. — Т. 323, № 4. — С. 442–450. DOI: 10.31610/trudyzin/2019.323.4.442.
- Мосягина М.В., Зеленников О.В.** Экспериментальный анализ влияния половых стероидных гормонов на состояние стероидсекреторных клеток у молоди лососевых рыб // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Биология. — 2012. — Вып. 4. — С. 3–19.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л.** Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи : метод. указания. — Л. : ГосНИОРХ, 1991. — 102 с.
- Нефедова З.А., Мурзина С.А., Пеккоева С.Н. и др.** Биохимическая разнокачественность по липидному статусу преднерестовой икры горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum 1792) (р. Варзуга, бассейн Белого моря) // Сиб. экологический журнал. — 2018. — Т. 25, № 3. — С. 359–365. DOI: 10.15372/SEJ20180308.
- Никифорова Г.В.** О нахождении половозрелых сеголеток горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в водоемах юго-восточного Сахалина // Вопр. ихтиол. — 1996. — Т. 36, № 6. — С. 840–841.
- Одум Ю.** Основы экологии : моногр. : пер. с 3-го англ. изд. / под ред. Н.П. Наумова. — М. : Мир, 1975. — 740 с.
- Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Нгуен Вьет Туи, Нгуен Ти Хуан Ту.** Состояние половых желез годовиков триплоидной радужной форели в высокогорных условиях южного Вьетнама при воздействии андрогенного гормона // Вопр. ихтиол. — 2013. — Т. 53, № 6. — С. 726–740. DOI: 10.7868/S0042875213060088.
- Пахомова Н.А., Хлевная А.С.** Влияние температуры на гаметогенез у горбуши в период инверсии пола // Биология северных морей Европейской части СССР. — Апатиты : Кф. АН СССР, 1977. — С. 38–46.
- Пахомова Н.А., Хлевная А.С.** Морфология яичников горбуши в морской период жизни // Вопросы функциональной морфологии морских животных. — Апатиты : Кф. АН СССР, 1978. — С. 102–108.
- Пахомова Н.А., Хлевная А.С.** Особенности гаметогенеза и дифференцировки пола у горбуши в экспериментальных условиях // Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море. — Апатиты : Кф. АН СССР, 1986. — С. 122–129.
- Персов Г.М.** Дифференцировка пола у рыб : моногр. — Л. : ЛГУ, 1975. — 148 с.
- Персов Г.М.** Изменения в ходе гаметогенеза как возможное следствие лучевой дезинтеграции эндокринной системы // Вестн. АМН СССР. — 1967. — № 12. — С. 45–52.
- Персов Г.М.** К вопросу о соотношении полов у молоди горбуши // Мат-лы сессии Ученого совета ПИНРО по результатам исследований 1962–1963 гг. — Мурманск : ПИНРО, 1964. — С. 173–178.
- Персов Г.М.** «Потенциальная» и «конечная» плодовитость рыб на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.), акклиматизируемой в бассейне Белого и Баренцева морей // Вопр. ихтиол. — 1963. — Т. 3, № 3. — С. 490–496.
- Персов Г.М.** Ранний период гаметогенеза у проходных лососей // Тр. ММБИ. — 1966. — Т. 12, вып. 16. — С. 7–44.
- Персов Г.М.** Характеристика раннего периода развития половых желез горбуши в связи с использованием ее как объекта акклиматизации // Материалы совещания по вопросам рыбоводства. — М. : Рыб. хоз-во, 1960. — С. 89–92.
- Персов Г.М., Сакун О.Ф., Кудряшова Е.Н. и др.** Развитие половых желез у горбуши при исключении морского периода жизни // Мат-лы сессии Ученого совета ПИНРО по результатам исследований за 1965 г. — Мурманск : ПИНРО, 1967. — С. 162–166.
- Персов Г.М., Федоров К.Е., Сакун О.Ф., Чистова М.Н.** Биологические основы, биотехника и надежность процесса акклиматизации дальневосточной горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) на Европейском Севере СССР // Вопр. ихтиол. — 1983. — Т. 23, № 4. — С. 622–628.
- Сакун О.Ф.** Возникновение изменений в гаметогенезе и половом цикле у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) за пределами естественного ареала // Вопр. ихтиол. — 1965. — Т. 5, № 4. — С. 639–651.

Сакун О.Ф., Персов Г.М. Опытные работы по управлению процессов созревания горбуши // Тр. ПИНРО. — 1963. — Вып. 40. — С. 27–34.

Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Малинина Т.В. и др. Популяционно-генетические различия между смежными поколениями у горбуши, размножающейся в реках азиатского побережья Северной Пацифики // Генетика и размножение морских животных. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. — С. 95–104.

Смирнов А.И. Продуцирование спермы тихоокеанскими лососями рода *Oncorhynchus* // Вопр. ихтиол. — 1963. — Т. 3, № 1. — С. 84–98.

Смирнов Б.П., Микодина Е.В., Пьянова С.В. и др. Морфология гонад и структура половых клеток половозрелых самцов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) разного возраста и размера // Чтения памяти В.Я. Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2011. — Вып. 5. — С. 494–500.

Точилина Т.Г., Смирнов Б.П. Половозрелые сеголетки горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в прибрежных водах о. Итуруп (южные Курильские острова) // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 158. — С. 136–142.

Углова Т.Ю., Кловач Н.В., Микодина Е.В. Аномалии гонад у горбуши острова Итуруп. Сезонная и межгодовая динамика. Возможные причины появления // Тр. ВНИРО. — 2017. — Т. 166. — С. 43–54.

Федоров К.Е., Зеленников О.В. Дифференцировка пола у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum. Роль онтогенетических факторов и влияние экзогенного тестостерона // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Биология. — 2009. — Вып. 3. — С. 111–121.

Хлевная А.С., Карачун М.И. Состояние гонад молоди горбуши, содержавшейся в бассейнах с проточной морской водой // Тез. докл VI Всесоюз. совещ. эмбриологов. — М. : Наука, 1981. — С. 191.

Цыгир В.В., Романов Н.С. Случай поимки гибрида симы *Oncorhynchus masou* и горбуши *O. gorbuscha* в реке Самарга (Приморский край) // Вопр. ихтиол. — 1993. — Т. 33, № 2. — С. 302–304.

Чебанов Н.А. О возможности прогнозирования соотношения полов в популяциях горбуши // Тез. докл. Междунар. симпоз. по тихоокеанским лососям. — Владивосток : ТИНРО, 1990. — С. 107–108.

Шунтов В.П., Темных О.С. Дальневосточная лососевая путина–2018: абсолютный исторический рекорд, обеспеченный камчатской горбушей // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 3–13.

Anas R.E. Three-year-old pink salmon // J. Fish. Res. Board Can. — 1959. — Vol. 16, № 1. — P. 91–94. DOI: 10.1139/f59-010.

Bagdovitz M.S., Taylor W.W., Wagner W.C. et al. Pink salmon populations in the U.S. waters of Lake Superior, 1981–1984 // J. Great Lakes Res. — 1986. — Vol. 12, Iss. 1. — P. 72–81. DOI: 10.1016/S0380-1330(86)71701-2.

Donaldson E.M., Funk J.D., Withler F.C., Morley R.B. Fertilization of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) ova by spermatozoa from gonadotropin-injected juveniles // J. Fish. Res. Board Can. — 1972. — Vol. 29. — P. 13–18.

Dorofeeva Ye.A., Alekseyev O.V., Zelennikov O.V., Ivanova T.S. Acclimatization of Far Eastern pink salmon in the White Sea: results and perspectives // Proc. Zool. Inst. RAS. — 2004. — Vol. 300. — P. 53–62.

Feist G., Schreck C.B., Fitzpatrick M.S., Redding J.M. Sex steroid profiles of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) during early development and sexual differentiation // Gen. Comp. Endocrinology. — 1990. — Vol. 80, Iss. 2. — P. 299–313. DOI: 10.1016/0016-6480(90)90174-K.

Foster R.W., Bagatell C., Fuss H.J. Return of One-year-old Pink Salmon to a Stream in Puget Sound // Prog. Fish-Cult. — 1981. — Vol. 43, Iss. 1. — P. 31. DOI: 10.1577/1548-8659(1981)43(1:RO OPST)2.0.CO;2.

Funk J.D., Donaldson E.M. Induction of precocious sexual maturity in male pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Can. J. Zool. — 1972. — Vol. 50, № 11. — P. 1413–1420.

Funk J.D., Donaldson E.M., Dye H.M. Induction of precocious sexual development in female pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Can. J. Zool. — 1973. — Vol. 51, № 5. — P. 493–500. DOI: 10.1139/z73-074.

Heard W.R. Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Pacific Salmon Life Histories / eds C. Groot and L. Margolis. — Vancouver : UBC press, 1991. — P. 119–230.

Hikita T., Yokohira Y. Biological study on hybrids of the salmonid fishes: a note of hybrids between chum (*Oncorhynchus keta*) and pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Sci. Rep. Hok-

kaido Salmon Hatchery. — 1964. — Vol. 18. — P. 57–65. (Transl. from Japanese; Fish. Res. Board Can. Transl. Ser. 1064)

Hoar W.S., Nagahama Y. The cellular sources of sex steroids in teleost gonads // *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.* — 1978. — Vol. 18, № 4. — P. 893–898. DOI: 10.1051/rnd:19780521.

Kobayashi H. Biological study of hybrids of the salmonid fishes. Cytological observation of fertilization in the cross between chum salmon and pink salmon // *Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery.* — 1964. — Vol. 18. — P. 67–71. (Transl. from Japanese; Fish. Res. Board Can. Transl. Ser. 1050)

Kuznetsov Yu., Mosyagina M., Zelennikov O. The formation of fecundity in ontogeny of lampreys // *Jawless Fishes of the World. Vol. 1* / eds Alexei Orlov and Richard Beamish. — Cambridge Scholars Publishing, 2016. — P. 323–345.

MacKinnon C.N., Donaldson E.M. Environmentally induced precocious sexual development in the male pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // *Fish. Res. Board Can.* — 1976. — Vol. 33. — P. 2602–2605.

Morrey C.T., Nakamura M., Kobayashi T. et al. P450scc-like immunoreactivity throughout gonadal restructuring in the protogynous hermaphrodite *Thalassoma duperrey* // *Int. J. Dev. Biol.* — 1998. — Vol. 42. — P. 811–816.

Nagahama Y., Clarke W.C., Hoar W.S. Ultrastructure of putative steroid-producing cells in the gonads of coho (*Oncorhynchus kisutch*) and pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // *Can. J. Zool.* — 1978. — Vol. 56, № 12. — P. 2508–2519.

Selman K., Wallace R., Sarka A., Xiaoping Q. Stages of oocyte development in the Zebrafish, *Brachydanio rerio* // *J. Morphol.* — 1993. — Vol. 218, Iss. 6. — P. 203–224. DOI: 10.1002/jmor.1052180209.

Turner C.E., Bilton H. T. Another pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in its third year // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* — 1968. — Vol. 25, № 9. — P. 1993–1996. DOI: 10.1139/f68-176.

Wagner W.C., Stauffer Th.M. Three-year-old pink salmon in Lake Superior Tributaries // *Trans. Amer. Fish. Soc.* — 1980. — Vol. 109, № 4. — P. 458–460.

References

Altukhov, Yu.P., Mezhsorin, S.V., Salmenkova, A.E., and Omelchenko, V.T., Impact of selective fish farming on the adaptive genetic and biological structure of the pink salmon population *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.), *Genetika*, 1989, vol. 25, no. 10, pp. 1843–1853.

Anokhina, V.S., The use of pink salmon spawners from the rivers of the Kola Peninsula in mariculture, in *Rybkhozyaystvennyye issledovaniya Mirovogo okeana* (Fisheries research of the World Ocean), Vladivostok: Dal'rybvuz, 1999, pp. 96–98.

Anokhina, V.S. and Migalovsky, I.P., The state of the reproductive system in 30-day-old larvae of the North Atlantic pink salmon matured in marine cages, in *Rybkhozyaystvennyye issledovaniya Mirovogo okeana* (Fisheries research of the World Ocean), Vladivostok: Dal'rybvuz, 1999, pp. 98–99.

Arbuzova, L.L., Ultrastructure of Leydig cells in postspawned pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (W.), *Sov. J. Mar. Biol.*, 1995, vol. 21, no. 1, pp. 67–70.

Arbuzova, L.L., Morphofunctional characteristics of Leydig cells in the testes of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* during spawning migration, *Morfologiya*, 1995, vol. 108, no. 3, pp. 72–75.

Artamonova, V.S., Ponomareva, M.V., Ignatenko, V.V., and Makhrov, A.A., Gonadal development of diploid and triploid pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) from the White Sea, *Siberian Journal of Ecology*, 2018, vol. 25, no. 3, pp. 366–377. doi 10.15372/SEJ20180309

Babushkin, Yu.P., Spermatogenesis and sexual cycles of the rainbow trout females, *Izv. Gos. Nauchno-Issled. Inst. Ozer. Rechn. Rybn. Khoz.*, 1976, vol. 117, pp. 51–63.

Brykov, V.I.A., Kukhlevsky, A.D., and Podlesnykh, A.V., Incomplete congruence between morphobiological characters and sex-specific molecular markers in Pacific salmon: 1. Analysis of discrepancy in five species of the genus *Oncorhynchus*, *Russ. J. Genet.*, 2010, vol. 46, no. 7, pp. 867–872. doi 10.1134/S1022795410070124

Burlakov, A.A. and Ivankov, V.N., Natural hybridization of summer chum salmon and pink salmon, in *Biologiya ryb i bespozvonochnykh zhivotnykh v severnoy chasti Tikhogo okeana* (Biology of fish and invertebrate animals in the northern part of the Pacific Ocean), Vladivostok: Izd-vo Dal'nevost. gos. un-ta, 1991, pp. 110–112.

Volovik, S.P., Landyshevskaya, A.E., and Smirnov, A.I., Materials on the breeding efficiency of pink salmon in southern Sakhalin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1972, vol. 81, pp. 69–90.

- Galkina, L.A.**, Geographical variability in the size of eggs of pink salmon and chum salmon (genus *Oncorhynchus*) in connection with issues of acclimatization, *Tr. Murm. Morsk. Biol. Inst.*, 1965, vol. 9, no. 3, pp. 33–40.
- Gordeeva, N.V., Salmenkova, E.A., and Prusov, S.V.**, Variability of biological and population genetic indices in pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* transplanted into the White Sea basin, *J. Ichthyol.*, 2015, vol. 55, no. 1, pp. 69–76. doi 10.7868/S0042875215010063
- Gorodovskay, S.B. and 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 researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the North-West Part of the Pacific Ocean*, 2015, vol. 36, pp. 34–41. doi 10.15853/2072-8212.2015.36.34-41
- Grachev, L.E.**, Variations in the number of ovocytes in pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), *Vopr. Ikhtiol.*, 1971, vol. 11, no. 2, pp. 248–257.
- Darda, M.A.**, Results of the study of pre-spawning Japanese Sea pink salmon in 1961–1963, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1968, vol. 65, pp. 80–96.
- Dvinin, P.A.**, Salmon of South Sakhalin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1952, vol. 37, pp. 69–108.
- Drozhdov, A.L., Kolotukhina, N.K., and Maksimova, A.A.**, Features of the histological structure of the testes and the ultrastructure of pink salmon sperm, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1981, vol. 7, no. 1, pp. 49–53.
- Evseeva, I.A.**, Morphological deviations in the structure of internal organs in chum salmon and pink salmon of the river Arman (Tauyskaya Bay of the Sea of Okhotsk), in *Sostoyanie rybokhozyaystvennykh issledovaniy v basseine severnoi chasti Okhotskogo morya* (The Status of Fisheries Research in the Northern Sea of Okhotsk), Magadan: MagadanNIRO, 2009, no. 3, pp. 80–87.
- Enyutina, R.I.**, Morphobiological and morphometric characteristics of pink salmon in the Amgun and Iska rivers, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1954, vol. 41, pp. 333–336.
- Efanov, V.N. and Kochneva, Z.P.**, On the secondary capture of a sexually mature male pink salmon at the age of less than one year, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1980, vol. 6, no. 2, pp. 88.
- Zhivotovsky, L.A., Glubokovsky, M.K., Viktorovsky, R.M., Bronevsky, A.M., Afanasiev, K.I., Efremov, V.V., Ermolenko, L.N., Kalabushkin, B.A., Kovalev, V.G., Makoedov, A.N., Malinina, T.V., Pustovoit, S.P., and Rubtsova, G.A.**, Genetic differentiation of pink salmon, *Genetika*, 1989, vol. 25, no. 7, pp. 1261–1274.
- Zelennikov, O.V.**, Influence of early oogenesis processes on the development of inflammation of the system in fish, *Doctoral (Biol.) Dissertation*, Moscow, 2021.
- Zelennikov, O.V.**, Gametogenesis in rainbow trout *Parasalmo mykiss* cultivated in the system with circulating water supply from hatching to sexual maturation at optimal temperature, *J. Ichthyol.*, 1999, vol. 39, no. 1, pp. 84–92.
- Zelennikov, O.V.**, Gametogenesis of the pacific salmon. 3. Comparative analysis of the state of gonads in juvenile pacific salmon due to fertility formation, *Tr. Zool. Inst., Ross. Akad. Nauk*, 2019, vol. 323, no. 4, pp. 429–441. doi 10.31610/trudyzin/2019.323.4.429
- Zelennikov, O.V.**, On the issue of changes in pink salmon after its introduction to the White Sea basin, in *Kompleksnyye issledovaniya v rybokhozyaystvennoy otrasli* (Comprehensive research in the fishery industry), Vladivostok: Dal'rybvuz, 2022, pp. 66–69.
- Zelennikov, O.V. and Varaksin, I.A.**, On the method of determining the sex ratio in juvenile pink salmon, in *Byulleten' no. 13 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin No. 13 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsent, 2018, pp. 145–148.
- Zelennikov, O.V. and Myakishev, M.S.**, On forecasting the catch of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) on Iturup Island, *Vopr. Ichthyol.*, 2023, vol. 63, no. 2, pp. 210–217. doi 10.31857/S0042875223020315
- Zelennikov, O.V., Sabanova, E.V., and Mishchenko, O.V.**, Effect of water acidification on the oogenesis of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, *J. Ichthyol.*, 2007, vol. 47, no. 3, pp. 254–257.
- Zelennikov, O.V. and Fedorov, K.E.**, Early gametogenesis of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* under natural and fish hatchery reproduction in Sakhalin and Iturup islands, *J. Ichthyol.*, 2005, vol. 45, no. 85, pp. 621–632.
- Zelennikov, O.V. and Yurchak, M.I.**, Gametogenesis of pacific salmon: 1. The state of gonads of juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* under the conditions of its natural and hatchery reproduction in Sakhalin oblast, *J. Ichthyol.*, 2019, vol. 59, no. 6, pp. 966–969. doi 10.1134/S003294521906016X

- Ivankov, V.N.**, On seasonal races of pink salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1967, vol. 61, pp. 143–151.
- Ivankov, V.N.**, Pacific salmon of Iturup Island, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1968, vol. 65, pp. 49–74.
- Ivankov, V.N. and Andreev, V.L.**, The fecundity among *Oncorhynchus*, *Vopr. Ikhtiol.*, 1969, vol. 9, no. 1, pp. 80–89.
- Ivankov, V.N., Mitrofanov, Yu.A., and Bushuev, V.P.**, Case of maturation of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) at the age of less than one year, *Vopr. Ikhtiol.*, 1975, vol. 15, no. 3, pp. 556–557.
- Ivankov, V.N., Mitrofanov, Yu.A., and Omelchenko, V.T.**, Maturity of pink salmon in the first year of life, *Russ. J. Mar. Biol.*, 1987, vol. 13, no. 1, pp. 28–31.
- Ivanov, O.A.**, Case of capture of two-year-old pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in the sea in winter 1994–1995, *Vopr. Ikhtiol.*, 1996, vol. 36, no. 5, pp. 716–720.
- Ivanova, S.A.**, Histological study of the gonads of pink salmon and summer chum salmon, *Vopr. Ikhtiol.*, 1956, no. 6, pp. 96–99.
- Yevleva, M.J.**, The state of pink salmon gonads during spawning migration in the sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1968, vol. 64, pp. 53–72.
- Ioganzhen, B.G.**, Fertility of fish and its determining factors, *Vopr. Ikhtiol.*, 1955, no. 3, pp. 57–68.
- Kaganovsky, A.G.**, Some questions of biology and population dynamics of pink salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1949, vol. 31, pp. 3–57.
- Kaev, A.M.**, Features of fishery and indices of reproduction for pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* of Iturup Island (Kuril Islands), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 1, pp. 71–91. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-71-91
- Kaev, A.M. and Kaeva V.E.**, Variability of fecundity and egg sizes in the chum *Oncorhynchus keta* (Walbaum) and pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) in relation to size-age structure of the spawning population, *Vopr. Ikhtiol.*, 1986, vol. 26, no. 6, pp. 955–964.
- Kamyshnaya, M.S.**, Hybrids of chum salmon and pink salmon in the rivers of the North, *Rybn. Khoz.*, 1963, no. 4, pp. 24–26.
- Kanidjev, A.N.**, On the formation of sex and the size-weight characteristic of *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) in connection with developmental conditions, *Vopr. Ikhtiol.*, 1967, vol. 7, no. 4, pp. 633–639.
- Kirillova, E.A., Kirillov, P.I., Kuzishchin, K.V., Gruzdeva, M.A., and Pavlov, D.S.**, Morphobiological difference and reproduction peculiarities of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* from two rivers in the northeastern part of Sakhalin Island, *J. Ichthyol.*, 2018, vol. 58, no. 6, pp. 819–832. doi 10.1134/S0032945218060097
- Kostarev, V.L.**, Fertility of the Okhotsk pink salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1965, vol. 59, pp. 145–155.
- Kuznetsov, I.I.**, Some observations on reproduction of Amur and Kamchatka salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchn. Stn.*, 1928, vol. 2, no. 3.
- Landshevskaya, A.E.**, Qualitative composition of the descending young of *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) and *Oncorhynchus keta* (Walbaum) of the Sakhalin rivers, *Vopr. Ikhtiol.*, 1967, vol. 7, no. 4, pp. 640–646.
- Lapko, V.V., Radchenko, V.I., and Ivanov, O.A.**, Cases of catching immature two-year-old pink salmon, *Russ. J. Mar. Biol.*, 1994, vol. 20, no. 3, pp. 238–241.
- Lysenko, L.A., Kantserova, N.P., Krupnova, M.Yu., Efremov, D.A., and Nemova, N.N.**, On the problem of reproductive products heterogeneity in salmonid fish: pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) eggs case-study, *Tr. Karel'skogo nauch. tsentra RAN*, 2017, no. 12, pp. 63–71. doi 10.17076/eb604
- Makhrov, A.A., Artamonova, V.S., Kolmakova, O.V., Ponomareva, M.V.**, Sex determination model in pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) (Salmonidae, Osteichthyes) controlled by multi-copy genes located in sex chromosomes, *Doklady Biochemistry and Biophysics*, 2018, vol. 478, no. 1, pp. 21–24.
- Mikulina, Yu.A.**, Study of abnormal oocytes in chum and pink salmon in relationship with their artificial reproduction, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: Mosk. Gos. Univ. Tekhnol. Upr., 2007.
- Mosyagina, M.V. and Zelennikov, O.V.**, On the role of steroid-secreting cells in the regulation of gonad development in juvenile Pacific salmon, *J. Ichthyol.*, 2006, vol. 46, no. 3, pp. 265–270.
- Mosyagina, M.V. and Zelennikov, O.V.**, Special features of ultrastructural organization steroid-secretory cells in the gonads of juveniles of cyclostomes and fishes, *Tr. Zool. Inst. Ross. Akad. Nauk*, 2019, vol. 323, no. 4, pp. 442–450. doi 10.31610/trudyzin/2019.323.4.442

Mosyagina, M.V. and Zelennikov, O.V., A study of steroid cells in gonads of salmon fry after hormonal treatment, *Vestn. S.-Peterb. Univ., Ser. 3: Biol.*, 2012, no. 4, pp. 3–19.

Murza, I.G. and Christoforov, O.L., *Opredeleniye stepeni zrelosti gonad i prognozirovaniye vozrasta dostizheniya polovoi zrelosti u atlanticheskogo lososya i kumzhi: metod. ukazaniya* (Estimation of the Gonads Maturity Stages and Prediction of the Age at Sexual Maturity in the Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) and Trout (*Salmo trutta* L.): Methodical Instructions), Leningrad: GosNIORKh, 1991.

Nefedova, Z.A., Murzina, S.A., Pekkoeva, S.N., Ruokolainen, T.R., and Nemova, N.N., Biochemical heterogeneity of the lipid status of the prespawn eggs of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum 1792) (Varzuga River, White Sea basin), *Contemporary Problems of Ecology*, 2018, vol. 11, no. 3, pp. 325–330. doi 10.1134/S1995425518030095

Nikiforova, G.V., On the record of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* mature under-yearlings in the basins of the south-east Sakhalin, *Vopr. Ikhtiol.*, 1996, vol. 36, no. 6, pp. 840–841.

Odum, E.P., *Fundamentals of Ecology*, Philadelphia; L.; Toronto: W.B. Saunders, 1971.

Pavlov, E.D., Ganzha, E.V., Tui, N.V., and Tu, N.T.H., State of gonads of yearlings of triploid rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* exposed to androgenic hormone under high-mountain conditions of South Vietnam, *J. Ichthyol.*, 2013, vol. 53, no. 9, pp. 739–752. doi 10.1134/S0032945213060088

Pakhomova, N.A. and Khlevnaya, A.S., Influence of temperature on gametogenesis in pink salmon during sex inversion, in *Biologiya severnykh morei Evropeiskoi chasti SSSR* (Biology of the Northern Seas in the European Part of the USSR), Apatity: Kol'sk. Fil. Akad. Nauk SSSR, 1977, pp. 38–46.

Pakhomova, N.A. and Khlevnaya, A.S., Morphology of pink salmon ovaries during the marine period of life, in *Voprosy funktsional'noy morfologii morskikh zhivotnykh* (Problems of functional morphology of marine animals), Apatity: Kol'sk. Fil. Akad. Nauk SSSR, 1978, pp. 102–108.

Pakhomova, N.A. and Khlevnaya, A.S., Features of gametogenesis and sex differentiation in pink salmon under experimental conditions, in *Ikhtiofauna i usloviya yeye sushchestvovaniya v Barentsevom more* (Ichthyofauna and conditions of its existence in the Barents Sea), Apatity: Kol'sk. Fil. Akad. Nauk SSSR, 1986, pp. 122–129.

Persov, G.M., *Differentsirovka pola u ryb* (Sex Differentiation in Fish), Leningrad: Leningrad. Gos. Univ., 1975.

Persov, G.M., Changes in the course of gametogenesis as a possible consequence of radiation disintegration of the endocrine system, *Vestn. AMN SSSR*, 1967, no. 12, pp. 45–52.

Persov, G.M., On the issue of sex ratio in juvenile pink salmon, in *Materialy sessii Uchonogo soveta PINRO po rezul'tatam issledovaniy 1962–1963* (Proceedings of the PINRO Scientific Council session based on the research results of 1962–1963), Murmansk: PINRO, 1964, pp. 173–178.

Persov, G.M., “Potential” and “final” fecundity of fish with special reference to humpback salmon introduced to the White and Barents Seas, *Vopr. Ikhtiol.*, 1963, vol. 3, no. 3, pp. 490–496.

Persov, G.M., Early period of gametogenesis in anadromous salmon, *Tr. Murm. Morsk. Biol. Inst.*, 1966, vol. 12, no. 16, pp. 7–44.

Persov, G.M., Characteristics of the early period of development of the gonads of pink salmon in connection with its use as an object of acclimatization, in *Materialy soveshchaniya po voprosam rybovodstva* (Proceedings of the meeting on issues of fish breeding), Moscow: Ryb. khoz-vo, 1960, pp. 89–92.

Persov, G.M., Sakun, O.F., Kudryashova, E.N., Romanenko, A.S., Zaborshchikov, A.P., and Chistova, M.N., The development of the gonads in pink salmon with the exclusion of the marine period of life, in *Materialy sessii Uchonogo soveta PINRO po rezul'tatam issledovaniy za 1965* (Proceedings of the PINRO Scientific Council session based on the research results of 1965), Murmansk: PINRO, 1967, pp. 162–166.

Persov, G.M., Fedorov, K.E., Sakun, O.F., and Chistova, M.N., Biological principles, biotechnology and reliability of acclimatization process of the Pacific pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) (Salmonidae) in the northern European USSR, *Vopr. Ikhtiol.*, 1983, vol. 23, no. 4, pp. 622–628.

Sakun, O.F., Changes in hematogenesis and sexual cycle occurring in *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) outside their natural habitat, *Vopr. Ikhtiol.*, 1965, vol. 5, no. 4, pp. 639–651.

Sakun, O.F. and Persov, G.M., Experimental work on the management of pink salmon maturation processes, *Tr. Polytn. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1963, no. 40, pp. 27–34.

Salmenkova, E.A., Omelchenko, V.T., Malinina, T.V., Afanasiev, K.I., and Altukhov, Yu.P., Population-genetic differences between adjacent generations in pink salmon breeding in the rivers of the Asian coast of the North Pacific, in *Genetika i razmnozheniye morskikh zhivotnykh*, Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr Akad. Nauk SSSR, 1981, pp. 95–104.

- Smirnov, A.I.**, Production of sperm by the Pacific Ocean *Oncorhynchus*, *Vopr. Ichthyol.*, 1963, vol. 3, no. 1, pp. 84–98.
- Smirnov, B.P., Mikodina, E.V., Pyanova, S.V., Ganzha, E.V., Pavlov, E.D., and Tochilina, T.G.**, Morphology of gonads and structure of germ cells of sexually mature males of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) of different age and size, in *Chleniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* (Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings), Vladivostok: Dal'nauka, 2005, vol. 5, pp. 494–500.
- Tochilina, T.G. and Smirnov, B.P.**, Sexually mature underyearlings of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) in the coastal waters of the island. Iturup (southern Kuril Islands), *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 158, pp. 136–142.
- Uglova, T.Yu., Klovach, N.V., and Mikodina, E.V.**, Gonads anomalies of the Iturup island pink salmon. Seasonal and interannual dynamics. Possible causes of appearance, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 166, pp. 43–54.
- Fedorov, K.E. and Zelennikov, O.V.**, Pink salmon sex differentiation of *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum. Role of ontogenetic factors and testosterone influence, *Vestn. S.-Peterb. Univ., Ser. 3: Biol.*, 2009, no. 3, pp. 111–121.
- Khlevnaya, A.S. and Karachun, M.I.**, The state of the gonads of juvenile pink salmon kept in pools with flowing sea water, in *Tez. dokl VI Vsesoyuz. soveshch. embriologov* (Tez. Report VI All-Union. meeting embryologists), Moscow: Nauka, 1981, pp. 191.
- Tsygir, V.V. and Romanov, N.S.**, Occasional record of the cherry salmon, *Oncorhynchus masou* 'pink salmon, *O. gorbuscha*, hybrid in the River Samarga (Primor'ye district), *Vopr. Ichthyol.*, 1993, vol. 33, no. 2, pp. 302–304.
- Chebanov, N.A.**, On the possibility of predicting the sex ratio in pink salmon populations, in *Tez. dokl. Mezhdunar. simpoz. po tikhookeanskim lososyam* (Tez. report International sympos. for Pacific salmon), Vladivostok: TINRO, 1990, pp. 107–108.
- Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S.**, *Dal'nevostochnaya lososevaya putina–2018: absolyutnyy istoricheskiy rekord, obespechenny kamchatskoy gorbushoy*, in *Byulleten' no. 13 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin no. 13 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2018, pp. 3–13.
- Anas, R.E.**, Three-year-old pink salmon, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1959, vol. 16, no. 1, pp. 91–94. doi 10.1139/f59-010
- Bagdovitz, M.S., Taylor, W.W., Wagner, W.C., Nicolette, J.P., and Spangler, G.R.**, Pink salmon populations in the U.S. waters of Lake Superior, 1981–1984, *J. Great Lakes Res.*, 1986, vol. 12, no. 1, pp. 72–81. doi 10.1016/S0380-1330(86)71701-2
- Donaldson, E.M., Funk, J.D., Withler, F.C., and Morley, R.B.**, Fertilization of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) ova by spermatozoa from gonadotropin-injected juveniles, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1972, vol. 29, pp. 13–18.
- Dorofeeva, Ye.A., Alekseyev, O.V., Zelennikov, O.V., and Ivanova, T.S.**, Acclimatization of Far Eastern pink salmon in the White Sea: results and perspectives, *Tr. Zool. Inst., Ross. Akad. Nauk*, 2004, vol. 300, pp. 53–62.
- Feist, G., Schreck, C.B., Fitzpatrick, M.S., and Redding, J.M.**, Sex steroid profiles of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) during early development and sexual differentiation, *Gen. Comp. Endocrinology*, 1990, vol. 80, no. 2, pp. 299–313. doi 10.1016/0016-6480(90)90174-K
- Foster, R.W., Bagatell, C., and Fuss, H.J.**, Return of One-year-old Pink Salmon to a Stream in Puget Sound, *Prog. Fish-Cult.*, 1981, vol. 43, no. 1, pp. 31. doi 10.1577/1548-8659(1981)43(31:RO OPST)2.0.CO;2
- Funk, J.D. and Donaldson, E.M.**, Induction of precocious sexual maturity in male pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*), *Can. J. Zool.*, 1972, vol. 50, no. 11, pp. 1413–1420.
- Funk, J.D., Donaldson, E.M., and Dye, H.M.**, Induction of precocious sexual development in female pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*), *Can. J. Zool.*, 1973, vol. 51, no. 5, pp. 493–500. doi 10.1139/z73-074
- Heard, W.R.**, Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*), *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., Eds., Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 119–230.
- Hikita, T. and Yokohira, Y.**, Biological study on hybrids of the salmonid fishes: a note of hybrids between chum (*Oncorhynchus keta*) and pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*), *Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery*, 1964, vol. 18, pp. 57–65. (In Japanese with English summary)
- Hoar, W.S. and Nagahama, Y.**, The cellular sources of sex steroids in teleost gonads, *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 1978, vol. 18, no. 4, pp. 893–898. doi 10.1051/rnd:19780521

Kobayashi, H., Biological study of hybrids of the salmonid fishes. Cytological observation of fertilization in the cross between chum salmon and pink salmon, *Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery*, 1964, vol. 18, pp. 67–71. (In Japanese with English summary)

Kuznetsov, Yu., Mosyagina, M. and Zelennikov, O., The formation of fecundity in ontogeny of lampreys, in *Jawless Fishes of the World*, Vol. 1, eds Alexei Orlov and Richard Beamish, Cambridge Scholars Publishing, 2016, pp. 323–345.

MacKinnon, C.N. and Donaldson, E.M., Environmentally induced precocious sexual development in the male pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*), *Fish. Res. Board Can.*, 1976, vol. 33, pp. 2602–2605.

Morrey, C.T., Nakamura, M., Kobayashi, T., Grau, E.G., and Nagahama, Y., P450scc-like immunoreactivity throughout gonadal restructuring in the protogynous hermaphrodite *Thalassoma duperrey*, *Int. J. Dev. Biol.*, 1998, vol. 42, pp. 811–816.

Nagahama, Y., Clarke, W.C., and Hoar, W.S., Ultrastructure of putative steroid-producing cells in the gonads of coho (*Oncorhynchus kisutch*) and pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*), *Can. J. Zool.*, 1978, vol. 56, no. 12, pp. 2508–2519.

Selman, K., Wallace, R., Sarka, A., and Xiaoping, Q., Stages of oocyte development in the Zebrafish, *Brachydanio rerio*, *J. Morphol.*, 1993, vol. 218, no. 6, pp. 203–224. doi 10.1002/jmor.1052180209

Turner, C.E. and Bilton, H.T., Another pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in its third year, *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 1968, vol. 25, no. 9, pp. 1993–1996. doi 10.1139/f68-176

Wagner, W.C. and Stauffer, Th.M., Three-year-old pink salmon in Lake Superior Tributaries, *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1980, vol. 109, no. 4, pp. 458–460.

Поступила в редакцию 27.06.2023 г.

После доработки 30.08.2023 г.

Принята к публикации 4.09.2023 г.

*The article was submitted 27.06.2023; approved after reviewing 30.08.2023;
accepted for publication 4.09.2023*