

Обзорная статья

УДК 597.552.51–13

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-852-870

EDN: FYXYWM



ГАМЕТОГЕНЕЗ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ.

2. KETA *ONCORHYNCHUS KETA*

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 кеты *Oncorhynchus keta*. Рассмотрены периоды индиффе-рентного развития и дифференцировки пола, а также особенности развития семенников, яичников и формирования плодовитости.

Ключевые слова: кета, *Oncorhynchus keta*, дифференцировка пола, оогенез, спер-матогенез, абсолютная плодовитость

Для цитирования: Зеленников О.В. Гамето-генез тихоокеанских лососей. 2. Кета *Oncorhynchus keta* // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 4. — С. 852–870. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-852-870. EDN: FYXYWM.

Review article

Gametogenesis of pacific salmon. 2. Chum salmon *Oncorhynchus keta*

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. All available information on gametogenesis of chum salmon *Oncorhynchus keta* cited in scientific literature is summarized. The phases of indifferent development and sex differentiation are overviewed, specific features of the testes and ovaries development are noted, forming of fecundity is analyzed.

Keywords: chum salmon, *Oncorhynchus keta*, sex differentiation, oogenesis, spermatogenesis, fecundity

For citation: Zelennikov O.V. Gametogenesis of pacific salmon. 2. Chum salmon *Oncorhynchus keta*, Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr., 2023, vol. 203, no. 4, pp. 852–870. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-852-870. EDN: FYXYWM.

Введение

Тихоокеанский лосось кета *Oncorhynchus keta* является одним из самых исследуемых видов лососевых рыб, что определяется сочетанием многих факторов. Во-первых,

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

кета — это главный объект аквакультуры в Северной Пацифике, самом продуктивном промысловом районе Мирового океана, и один из двух наиболее массовых объектов промысла среди лососевых рыб. Во-вторых, кета является биологическим ресурсом стран с высокоразвитой прикладной и фундаментальной наукой и часто оказывается не только объектом, но и моделью при проведении биологических исследований.

Среди прочих данных к настоящему времени в литературе накоплено много сведений и о развитии половых желез. Цель нашей работы — обобщить и проанализировать имеющиеся в литературе сведения по гонадо- и гаметогенезу кеты и отметить те направления, в области которых, по нашему мнению, сведений еще недостаточно.

Индифферентный период и дифференцировка пола

Первичные половые клетки (ППК) у кеты были выявлены уже через 36 сут после оплодотворения (115 градусо-дней) и при длине зародыша всего 2,5 мм, а их концентрация в районе формирования половых желез завершалась к 49 сут (152 градусо-дня). При этом ППК с полиморфными ядрами — около 10 %, — наличие которых задерживает их митотическое размножение, у зародышей кеты было несколько больше, чем у горбуши, отличающейся наиболее быстрым темпом гаметогенеза среди тихоокеанских лососей, но значительно меньше, чем у всех остальных видов проходных лососей, исследованных в этом плане [Персов, 1966]. Есть сообщение, что ППК у кеты могут сохраняться до выклева зародышей [Магомедов и др., 1979], но по сведениям большинства исследователей весь этап митотического размножения ППК заканчивается в период эмбрионального развития [Robertson, 1953; Лукина и др., 1988]. Например, по нашим данным выклев зародышей кеты при различных температурных режимах растягивался от 59 до 107 сут (от 470,9 до 540,2 градусо-дня), но в момент выклева фонд половых клеток у всех особей был представлен только немногочисленными гониями (рис. 1, А) [Зеленников, 2019а].

Период дифференцировки пола, в ходе которого гонии у самок вступают в мейоз и в гонадах появляются ооциты периода ранней профазы мейоза (рис. 1, Б), начинался при различных температурных режимах в разном возрасте — от 6 до 128 сут после выклева, но при сходной сумме набранного тепла — 620,6–669,1 градусо-дня. В свою очередь период, когда генеративная фаза оогенеза сменяется на вегетативную и в яичниках появляются ооциты периода превителлогенеза (рис. 1, В), у мальков кеты оказывался весьма различным уже по всем показателям. При разных режимах содержания в лабораторных условиях или на рыбоводных заводах ооциты этого периода в яичниках появлялись в возрасте от 38 до 201 сут при сумме тепла от 761,7 до 955,5 градусо-дня [Зеленников, 2019а]. Вместе с тем есть весьма надежный показатель, позволяющий относительно точно определить начало роста ооцитов в партии молоди кеты без проведения гистологического исследования, — это масса желточного мешка. При любых условиях содержания рост ооцитов начинался незадолго до завершения личиночного периода при остаточной массе желточного мешка от 1,8 до 18,2 %. Таким образом, в практическом плане мы можем отметить, что если партия зародышей и личинок кеты в процессе их выращивания уже набрала 670 градусо-дней, то дифференцировка пола в ней завершилась. Рост же ооцитов начинается непосредственно перед началом кормления личинок, а в яичниках питающейся молоди при любых термических условиях уже развиваются ооциты периода превителлогенеза. Темп их развития, судя по состоянию и функциональной активности стероидсекреторных клеток [Мосягина, Зеленников, 2006], оказывается значительно ниже, чем у близкородственной горбуши, а визуально и относительно надежно различить самок и самцов по состоянию гонад можно у мальков длиной более 40 мм [Долбенская, 1984]. Надежность в определении пола у рыб меньшего размера, по нашему мнению, будет принципиально зависеть от квалификации специалиста.

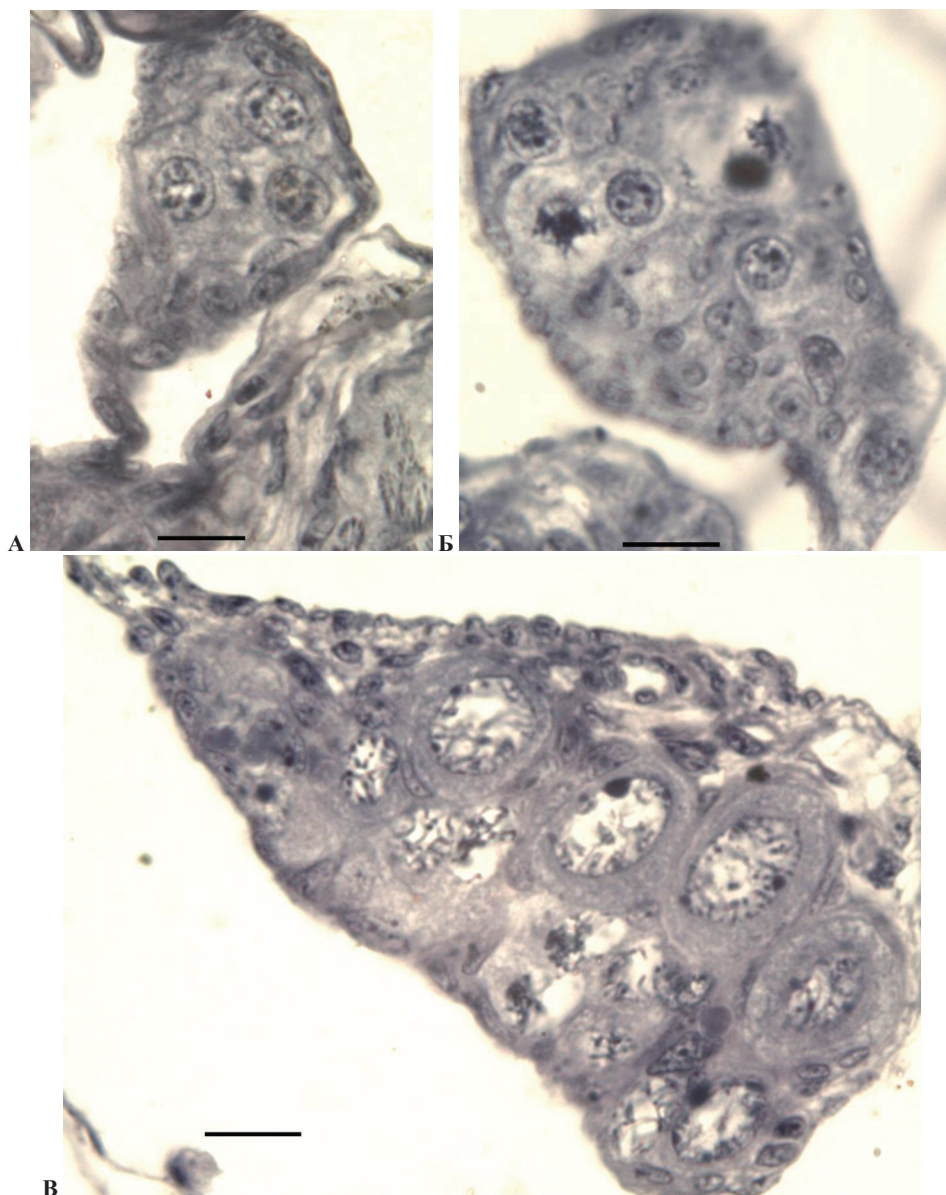


Рис. 1. Состояние яичников у зародышей и личинок кеты за 9 сут до вылупления (А) и в возрасте 10 (Б), 37 сут (В) при выращивании в лаборатории при температуре от 10–12 °С. Масштаб = 20 мкм [Зеленников, 2021]

Fig. 1. State of ovaries in embryos and larvae of chum salmon in 9 days before hatching (А), and at the age of 10 days (Б) and 37 days (В), when grown in laboratory conditions under temperature of 10–12 °C. Scale bar = 20 μ m [Zelennikov, 2021]

Развитие яичников

Период превителлогенеза (протоплазматического роста в определении Г.М. Персова [1975]) в развитии ооцитов является весьма протяженным. Сложность в его изучении связана со структурной неразделенностью этого периода, хотя попытки структуризации делали неоднократно. Наиболее известным является подразделение периода превителлогенеза на ступени по расположению и конфигурации в цитоплазме ооцитов темноокрашенных структур циркумнуклеарного комплекса. Эта периодизация

была разработана на примере ооцитов лососевых рыб [Персов, 1966]. К сожалению, в зарубежной литературе выделение ступеней применения не нашло; мы также не пользуемся этой схемой, руководствуясь тем, что расположение зон темноокрашенных органоидов в ооцитах может существенно различаться, их проявление прямо зависит от температуры при содержании рыб [Кондратьев, 1977], а у кеты при выращивании рыб в лаборатории или в условиях тепловодного рыбоводного завода элементы циркулярного комплекса не проявляются совсем. В результате даже для молоди кеты представителями одной и той же научной школы были предложены разные варианты периодизации ооцитов периода превителлогенеза [Персов, 1975; Кузнецов и др., 1997]. Мы, в свою очередь, говоря об ооцитах этого периода, ориентируемся на их размеры, а из качественных признаков указываем только на так называемое желточное ядро [Персов, 1975], появление которого свидетельствует о скором завершении периода превителлогенеза. Впрочем, подразделение ооцитов на ступени используется до настоящего времени, в том числе и для прогнозирования возраста полового созревания рыб. Применительно к кете использование ступеней в развитии ооцитов для характеристики состояния гонад является оправданным и оказывается продуктивным в случае исследования рыб в естественной, главным образом морской среде, при сравнительно низкой температуре [Городовская, Сушкевич, 2017].

Перед тем как рассмотреть состояние яичников в период выхода молоди в морскую среду, отметим, что в пределах обширного естественного ареала кеты может быть обнаружено большое разнообразие условий. В большинстве случаев молодь выходит в прибрежье с апреля по сентябрь первого года жизни [Ландышевская, 1967], преимущественно в мае-июле [Salo, 1991]. Однако есть пример, когда стадия «пигментации глазных бокалов» наблюдается в мае, вылупление — в июле, а молодь в течение целой зимы обитает в пресном водоеме [Волобуев, 1983]. В результате состояние гонад у рыб перед выходом в прибрежье может существенно различаться. Есть сообщение, что у самок с наименее развитыми гонадами при смене среды обитания наиболее развитые ооциты по-прежнему находятся в периоде ранней профазы мейоза [Персов, 1965]. Вероятно, такие гонады могут быть у самок, которые выходят или выносятся в прибрежье на завершающем этапе личиночного периода [Панасенко, 1978]. У абсолютного большинства самок старшая генерация половых клеток представлена ооцитами периода превителлогенеза [Мосягина, Кузнецов, 1997; Заварина, Городовская, 2011], размеры которых у разных рыб могут качественно различаться, по нашим данным от 16,5 до 108,1 мкм [Коломыцев и др., 2018]. Это разнообразие может быть обусловлено разными причинами, например температурой воды [Лукина и др., 1988] или состоянием личинок при начале кормления [Седова и др., 2008]. Необходимо отметить, что термические условия при воспроизводстве молоди кеты на рыбоводных заводах также значительно различаются, что зависит от масштаба и режима использования грунтовых вод. Например, в Сахалинской области перед выпуском молодь в начале-середине июня может набрать принципиально различную сумму тепла — от 966 до 1889 градусо-дней, но иметь при этом сходную массу тела [Коломыцев и др., 2018]. Этот эффект объясняется тем, что молодь начинает интенсивно расти в мае-июне. Именно в этот период температура воды на относительно холодноводных в течение всего года заводах оказывается более высокой, поскольку ее естественный сезонный прогрев не сдерживается наличием грунтовых вод. Однако ускоренный рост рыб не сопровождается ускоренным ростом ооцитов, поскольку развитие гонад является более консервативным процессом, теснее, чем рост массы тела, связанным с температурой воды. На микрофотографиях, выполненных при одном увеличении, можно видеть насколько различаются ооциты у молоди кеты перед выпуском 31 мая с Сокольниковского (1139,8 градусо-дня) и Охотского (1884,5 градусо-дня) заводов при практически одинаковой массе тела (рис. 2).

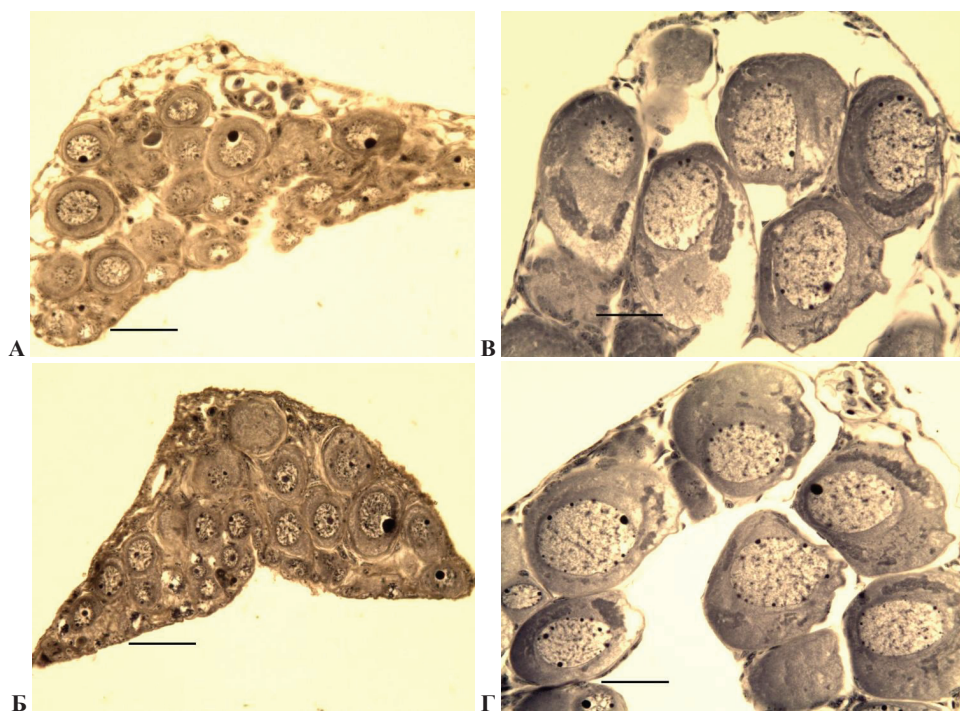


Рис. 2. Характерное состояние яичников у молоди кеты при выпуске с Сокольниковского ЛРЗ массой 614 (А) и 1304 мг (Б), с Охотского ЛРЗ массой 640 (В) и 1210 мг (Г), представленных при одном увеличении. Шкала = 50 мкм [Зеленников, 2021]

Fig. 2. Typical state of ovaries for the chum salmon juveniles released from the Sokolnikovskiy hatchery with weight of 614 mg (A) and 1304 mg (B) and from the Okhotsky hatchery with weight of 640 mg (V) and 1210 mg (Г). Same magnification; scale bar = 50 μm [Zelennikov, 2021]

После выхода молоди кеты в прибрежье размножение гониев постепенно прекращается, и старшая генерация ооцитов становится единственной [Зеленников, 2003]. Впрочем, в литературе есть сведения, что гонии могут присутствовать в яичниках и в период миграции в море [Иевлева, 1964]. В течение лета ооциты в яичниках продолжают расти. Их диаметр у рыб массой около 7,7 г увеличивается в среднем до 100,5 мкм [Городовская, Сушкевич, 2021], а при массе 18,5 г — до 136,7 мкм [Зеленников, 2003].

Уже в октябре первого года жизни при массе в среднем 154,6 г наблюдается вакуолизация цитоплазмы, и ооциты вступают в период вителлогенеза [Городовская, Сушкевич, 2015], который продолжается вплоть до захода производителей, близких к половому созреванию, в пресную воду [Иванова, 1956]. Впрочем, этот период может завершиться и раньше, на этапе морской миграции, поскольку переход ооцитов в период созревания (IV стадия зрелости гонад) и даже овуляция ооцитов (V стадия зрелости гонад) у самок кеты в море хорошо известны. Таким образом, период вителлогенеза в развитии ооцитов оказывается наиболее длительным. Его протяженность у рыб каждого поколения может варьировать ориентировочно с возраста 11–13 до 33–35 мес. при половом созревании в 2+ и до 81–83 мес. при половом созревании в 6+ [Salo, 1991; Morita et al., 2005]. Учтем, что известные, хотя и уникально редкие факты полового созревания кеты в возрасте 1+ относятся все же к самцам [Крыхтин, 1962; Горяинов и др., 2008]. Вместе с тем интенсивность вителлогенеза и, как следствие, абсолютное и относительное увеличение массы яичников оказывается неодинаковым на протяжении периода вителлогенеза. Практически все это время ооциты находятся на этапах вакуолизации цитоплазмы, а также формирования и накопления первичных гранул желтка. И даже в начале нерестовой миграции в мае-июне масса яичников составляет до 20–25 г [Иевлева, 1964]. Надо сказать, что такой показатель, как масса яичников, очень редко

представляется в научных публикациях. Поскольку масса гонад в течение последних месяцев жизненного цикла у лососевых рыб динамично и постоянно увеличивается, этот показатель оказывается малоинформативным в любой из дней, предшествующих половому созреванию. В свою очередь, после овуляции ооцитов точно определить массу яичников вообще оказывается невозможно. Для примерной ориентации рассмотрим следующие цифры. Согласно нашим данным в 2022 г. масса производителей кеты в промысловом стаде у о. Итуруп в среднем была меньше, чем в предыдущие 8 лет [Ельников, Зеленников, 2023]. Так, масса 691 самки, пойманной в морской воде при помощи ставных или кошельковых неводов, варьировала от 1,27 до 4,63 кг (в среднем 2,35 кг). Масса яичников у этих рыб изменялась в диапазоне от 64 до 710 г (в среднем 341 г), при этом масса гонад менее 116 г была только у 2 экз., а величина ГСИ менее 10 % была у 19 экз. (2,7 %). Следует учесть, что, с одной стороны, все эти рыбы были пойманы еще в морской воде и масса яичников у каждой особи еще бы увеличилась. Однако, с другой стороны, самая протяженная река на о. Итуруп — Куйбышевка — имеет длину 28 км, что превосходит длину всех остальных рек и ручьев. В результате при столь коротком остатке миграционного пути производители кеты в прибрежье о. Итуруп уже имеют выраженную преднерестовую окраску.

Руководствуясь приведенными данными, мы можем сделать вывод, что масса яичников за 3–4 мес., предшествующие половому созреванию, увеличивается по крайней мере на порядок. Именно поэтому кета, уже заходя через Курильские проливы в Охотское море, может иметь величину ГСИ чуть более 1,0 % [Каев, 2003] и в связи с этим сама миграция кеты на нерест определяется как нагульно-нерестовая [Каев, 2001]. Однако в потоках мигрирующей кеты, помимо особей, направляющихся на нерест, присутствуют и незрелые рыбы, совершающие кормовые миграции к районам шельфа и затем возвращающиеся на океанические пастбища [Городовская, Шершнева, 2007]. В связи с этим для заблаговременного прогнозирования улова возникла необходимость в выработке критериев для разделения рыб, созревающих и несозревающих в текущем году. Самым надежным показателем, указывающим на созревание рыб в текущем году, является увеличение в несколько раз концентрации гонадотропина в крови [Opina et al., 2009]. Однако массовые определения гормона в полевых условиях проводить пока невозможно. Для практического применения было отмечено, что особи, достигающие полового созревания в текущем году, должны в июле иметь массу яичников более 25 г [Takagi, 1961; Иевлева, 1964]. Впоследствии было высказано мнение о том, что масса яичников у несозревающих самок в июле может достигать 95 г, а самих таких рыб можно выявить и по биохимическим критериям, в частности по содержанию воды в гонадах [Городовская, Шершнева, 2007]. Можно предположить, что такая масса яичников у неполовозрелых самок действительно может быть у наиболее крупных и плодовитых особей, хотя она оказывается больше, чем у некоторых самок кеты, исследованных в прибрежье о. Итуруп в сентябре-октябре и уже имеющих преднерестовую окраску.

Несомненно, накопленные данные используются в плане управления промысловыми стадами именно кеты. Однако такая динамика развития яичников характерна и для других видов лососевых рыб. Например, при выращивании в условиях селекционно-генетического центра рыбоводства «Ропша» у самок каспийского лосося *Salmo caspius* вступление ооцитов в период вителлогенеза наблюдали в возрасте 21 мес., а половое созревание самок — в возрасте 45 мес. При этом до возраста 40 мес. коэффициент зрелости в среднем составлял 1,52 %, а уже к возрасту 43 мес. увеличился на порядок — до 11,27 % [Зеленников и др., 2019].

Развитие гонад на завершающем этапе нерестовой миграции требует больших энергетических затрат, и эти затраты оказываются несоизмеримо больше при развитии яичников по сравнению с развитием семенников [Шершнева, Городовская, 2010]. И хотя в ходе этой миграции в море кета продолжает питаться, развитие гонад осуществляется за счет резервов, накопленных ранее, и поступающая пища не компенсирует возросшие

траты. Об этом свидетельствует тот факт, что у самок с гонадами в III, IV и V стадиях зрелости содержание жира в мышцах составляет соответственно около 12,0, 5,2 и 1,8 % [Швыдкий, 2000]. Отметим, что расход запасов жира на генеративный обмен идет независимо от того, в морской или пресной воде продолжается нерестовая миграция.

В процессе полового созревания для самок кеты характерны все те гормональные изменения, которые были изучены и у других видов рыб как в раннем возрасте [Sufi et al., 1978], так и в период полового созревания. Во-первых, у кеты, как и у многих исследованных в этом плане видов рыб, обнаруживаются два типа гонадотропинов [Kitahashi et al., 1998] и многократное увеличение концентрации гонадотропного гормона в крови в процессе полового созревания [Onuma et al., 2009]. В ответ на усиление гонадотропной активности наблюдается последовательное увеличение в крови содержания эстрадиола в период вителлогенеза и многократное снижение его концентрации при переходе ооцитов к периоду созревания и овуляции. Параллельно уменьшению концентрации эстрадиола в крови происходит многократное увеличение содержания прогестерона и тестостерона [Баранникова и др., 1989]. При этом гормональными инъекциями с применением сурфагона можно стимулировать половое созревание самок кеты [Баранникова и др., 1990] с получением половых продуктов высокого качества [Дюбин, Баюнова, 1992].

У кеты [Микулин, Любаев, 2010], как и у всех лососевых рыб, яичник открытого типа, тогда как крупные размеры ооцитов дефинитивного состояния (за исключением нерки) являются родовым признаком именно тихоокеанских лососей. У кеты размер ооцитов увеличивается с возрастом рыб [Каев, Каева, 1986], а их диаметр достигает 7 мм [Смирнов, 1975]. При этом за пределами естественного ареала — в бассейне Белого моря, как и у родственной горбуши, при увеличении абсолютной плодовитости наблюдали уменьшение размеров ооцитов [Галкина, 1965].

В завершении отметим, что на нерестилищах, несмотря на относительную межвидовую изоляцию, может наблюдаться и естественная гибридизация кеты, например с неркой *Oncorhynchus nerka* [Андреева, 1953]. Одно время даже практиковалась биотехника массового создания и выпуска гибридных особей, в первую очередь гибридов кеты и горбуши [Камышная, 1963; Hikita, Yokohira, 1964], развитие которых исследовали с разных позиций [Kobayashi, 1964; Simon, Noble, 1968]. Эта практика является недопустимой при современных представлениях о взаимодействии человека с окружающей средой. В режиме фундаментальных знаний отметим, что гибридные особи кеты с кижучем [Иванков, 1973] или с горбушей, как самки, так и самцы [Zhivotovsky et al., 2016], развиваются нормально и, обладая хомингом, возвращаются к месту своего выпуска.

Из патологических отклонений можно отметить уникально редкие случаи развития гермафродитных особей кеты [Nakatsukasa, 1965; Honma, Chiba, 1985; Zhukova, Ponomarev, 2017] с изолированным развитием семенниковой и яичниковой частей гонад и одновременным созреванием половых клеток в обеих частях [Hitron, Bonham, 1977].

Формирование плодовитости

Величина абсолютной плодовитости и ее формирование — это самый изученный показатель в области репродуктивной биологии кеты. Впрочем, необходимо отметить, что абсолютное большинство данных по плодовитости представлены в качестве дополнения к основным темам научных исследований. Возможно, именно поэтому сведения зачастую оказываются противоречивыми. Не отрицая данные и выводы, сделанные всеми авторами, и не исключая региональных особенностей в проявлении той или иной закономерности, рекомендуем заинтересованным лицам опираться на те работы, где формирование плодовитости было единственным или главным предметом исследования [Beacham, 1982; Каев, Каева, 1986; Хоревин, 1990; и др.].

У молоди кеты, как и у других моноциклических тихоокеанских лососей, в раннем онтогенезе происходит формирование старшей генерации ооцитов. Согласно одному

мнению формирование этой генерации заканчивается еще в период речного развития [Зеленников, 2019б], согласно другому — уже в период обитания в море [Иванков, 1973]. Можно полагать, что обе точки зрения в равной мере соответствуют действительности, если учесть, что молодь кеты может мигрировать в прибрежье с весьма различным состоянием яичников. В любом случае именно в момент обособления единственной генерации ооцитов общее число половых клеток оказывается максимальным — до 21 тыс. — [Панасенко, 1978] и в дальнейшем вплоть до полового созревания будет только сокращаться [Грачев, 1971].

В целом формирование плодовитости кеты в полной мере соответствует общебиологическим закономерностям, но имеет и видовые черты. Согласно общей закономерности ооциты периода превителлогенеза, имеющиеся в яичниках на раннем этапе обитания в море, составляют потенциальную плодовитость. Их число, а также число клеток, которые в своем развитии из периода превителлогенеза переходят в период вителлогенеза, намного превышает число ооцитов у половозрелых самок. На первом году обитания в море число ооцитов составляет 4200–10000, в среднем 6542 [Грачев, 1968], по другим, сходным, данным при массе рыб в среднем 535 г — от 5804 до 7136, в среднем 5280 [Ковтун, 1984].

Сокращение числа ооцитов идет за счет их резорбции, интенсивность которой регулируется условиями обитания. Общая закономерность здесь такова — чем более комфортными оказываются условия обитания рыб, тем большее число ооцитов из числа потенциальной плодовитости достигнет дефинитивного состояния. В связи с этим мы не можем согласиться с утверждением, что массовая резорбция ооцитов у самок кеты является аномалией в развитии яичника [Евсеева, 2009]. На наш взгляд, резорбция ооцитов, в том числе и массовая, приближающаяся к тотальной, является нормой в развитии яичника. При этом масштаб резорбции может быть увеличен как климатическими условиями конкретного года, так и действиями человека. Нужно учитывать это обстоятельство при работе с производителями, особенно в период, предшествующий половому созреванию.

Особенностью формирования плодовитости у кеты является наиболее высокий темп резорбции ооцитов на первом году жизни в море. При этом интенсивность резорбции ооцитов оказывается обратно пропорциональной темпу роста самок и прямо пропорциональной темпу их полового созревания [Грачев, 1971; Каев, Каева, 1986]. Действительно, для сохранения значительного числа ооцитов в период вителлогенеза (или периода большого роста) требуется соответствующий объем полости тела. Именно поэтому у быстро растущих самок сохраняется большее число ооцитов. Вместе с тем у наиболее скороспелых особей рост массы тела не успевает за темпом роста ооцитов, поэтому масштаб резорбции оказывается наиболее высоким у рыб, созревающих в возрасте 2+. В последующие годы интенсивность резорбции снижается, хотя этот процесс продолжается вплоть до полового созревания. Вот почему у самок в возрасте 4+ величина плодовитости если и оказывается больше, чем у самок в возрасте 3+, то только за счет значительного превышения размеров самих рыб. При сходной массе тела плодовитость выше у рыб младшего возраста [Каев, Каева, 1986]. В свою очередь, у рыб в возрасте 5 и 6+ плодовитость оказывается меньше, даже несмотря на размеры самок. Например, нами в 2014–2022 гг. в промысловом стаде у о. Итуруп была определена плодовитость у 210, 2244, 1172 и 194 самок в возрасте соответственно 2+, 3+, 4+ и 5–6+. Масса тела у исследованных рыб с каждым возрастом достоверно ($p < 0,05$) увеличивалась, в среднем составляя $2,26 \pm 0,03$; $2,74 \pm 0,01$; $3,09 \pm 0,02$ и $3,47 \pm 0,05$ кг. Величина абсолютной плодовитости при этом составила $1874,0 \pm 31,5$ у рыб первой возрастной группы, достоверно увеличилась в возрасте 3+ — $2051,0 \pm 9,2$ и 4+ — $2132,0 \pm 13,6$ и фактически не изменилась у рыб самых старших возрастных групп (вместе) 5–6+ — $2073,0 \pm 36,8$ ооцита, несмотря на значительное увеличение массы этих самок.

Объективное сравнение плодовитости кеты из разных речных бассейнов или регионов затруднительно. В отличие от горбуши, у которой на всех нерестилищах при-

существуют только ровесники, у кеты разновозрастная структура нерестовых стад; есть представители разных рас и экологических форм. Большую сложность для сравнительной оценки представляет также тот факт, что авторы, даже исследуя непосредственно плодовитость кеты, зачастую приводят в публикациях только средние значения и не указывают диапазон их варьирования [Beacham, 1982; Каев, Каева, 1986]. Суммируя имеющиеся сведения, мы можем заключить, что величина абсолютной плодовитости кеты варьирует в диапазоне от 700 до 7200 ооцитов [Грачев, 1968; Волобуев, Никулин, 1970; Salo, 1991; Иванков, 2001; Каев, 2003; и др.]. Данные свидетельствуют о том, что величина абсолютной плодовитости оказывается ниже у кеты озерной формы по сравнению с производителями обычной речной формы [Каев, Ромасенко, 2010] и у кеты летней расы по сравнению с кетой осенней расы [Двинин, 1952; Рослый, 1967]. Предполагается, что это связано с более длительным пребыванием молоди озерной формы и осенней расы в пресной воде [Рослый, 1967]. Мы, например, в большом количестве регистрировали молодь озерной формы в оз. Сопочном 19 июля [Зеленников и др., 2016]. Впрочем, есть сведения, что плодовитость самок летней и осенней рас не различается [Иванков, Андреев, 1969], что может быть проявлением региональных особенностей, спецификой развития кеты в конкретные годы или сравнительно небольшим числом исследованных особей.

В целом закономерность такова. Чем больше объем выборок для исследования, тем больше оказывается диапазон крайних значений, но меньше диапазон варьирования средних величин как в разных регионах, так и в пределах одного региона, но в разные годы. Например, в разных реках (и в разные годы) Британской Колумбии величина абсолютной плодовитости кеты в среднем варьировала от 2018 до 3977. Если же принять во внимание только те выборки, где присутствует не менее 30 экз., то средние значения оказывались более сходными — от 2935 до 3537 [Beacham, 1982].

Суммируя собственные наблюдения и данные разных исследователей, мы приходим к выводу, что величина абсолютной плодовитости у кеты в разных, в том числе максимально отдаленных друг от друга, регионах оказывается сходной. Так, за 9 лет мы определили плодовитость у 3820 экз. самок кеты в стаде у о. Итуруп и установили, что величина абсолютной плодовитости изменялась в диапазоне от 769 до 4400 ооцитов. Практически в таком же диапазоне изменялась плодовитость у самок кеты из рек Японии и Приморья, Магаданской области и Сахалина, Камчатки и Британской Колумбии [Кузнецов, 1928; Куликова, Николаев, 1972; Клоков, 1975; Хоревин, 1990; Иванков, 2001; и др.].

Впрочем, не стоит отрицать, что в отдельных регионах, вероятно, в бассейнах сравнительно крупных рек плодовитость кеты как в среднем, там и в максимальных значениях может быть и больше. В литературе есть сообщения, что ее величина достигает 5382 ооцита [бассейн Амура; Белянина, 1963] и даже 7200 [бассейн Анадыря; Волобуев, Никулин, 1970].

Развитие семенников

Семенники у молоди кеты от вылупления до ее выхода в морскую среду представляют собой малодифференцированные половые железы, в которых половые клетки представлены единичными гониями [Панасенко, 1978; Заварина, Городовская, 2011]. Впрочем, и в дальнейшем, после выхода молоди в прибрежье и фактически на протяжении всего нагула в море, фонд половых клеток по-прежнему представляют исключительно гонии. И хотя эти клетки также могут подвергаться резорбции [Широков и др., 2004], их число за счет митотического размножения многократно возрастает.

У нас нет данных, в каком возрасте у самцов кеты начинается волна активного сперматогенеза и в семенниках начинаются мейотические циклы. По одним сведениям в мае заключительного года жизненного цикла у самцов в гонадах по-прежнему присутствуют только гонии [Иевлева, 1964], по другим сведениям уже в апреле в семенниках

можно видеть зрелые спермии [Hiroi, Yamamoto, 1968]. В любом случае можно полагать, что начало волны активного сперматогенеза или появление в гонадах сперматоцитов у самцов кеты происходит незадолго до или уже после начала нерестовой миграции. При этом гонии вступают в мейоз асинхронно. В результате на завершающем этапе миграции в море, равно как и во время миграции в пресной воде, в семенниках присутствуют половые клетки всех периодов развития — от гониев до зрелых спермиев [Иванова, 1964; Hiroi, Yamamoto, 1968]. Размножение гониев и инициирование новых мейотических циклов продолжается и после захода производителей в пресную воду и, возможно, как и у близкородственной горбуши, заканчивается уже непосредственно в момент нереста. Впрочем, в литературе еще не опровергнуто сообщение, что гонии могут присутствовать в семенниках и в момент полового созревания самцов кеты [Hiroi, Yamamoto, 1968]. Активный сперматогенез развивается на фоне обычного для самцов многократного увеличения в крови тестостерона [Баранникова и др., 1989].

Интересным оказывается половое созревание самцов кеты в форме «попытки сперматогенеза» [Иевлева, 1964]. Так мы называем активный сперматогенез, как правило, в неурочное время и не во всей гонаде, а в части цист, расположенных преимущественно в районе семявыводящего протока. И хотя созревание в форме попытки сперматогенеза хорошо известно для разных видов лососевых рыб [Мурза, 1985; Кузнецов, Мосягина, 2009], развитие по такому пути самцов моноциклического лосося представляется достойным особого упоминания.

Сперма у самцов кеты продуцируется порционно [до 11 порций; Смирнов, 1963], обеспечивая тем самым многократный нерест. По одним данным связи между массой рыб и суммарным объемом эякулята не выявлено [Смирнов, 1963]. По другим данным с возрастом общий объем эякулята увеличивается, но уменьшается концентрация спермиев [Хоревин, 1987]. Тем, кто работает с кетой в условиях рыбоводных хозяйств, следует учесть, что не только самки, но и самцы могут быть чувствительны к условиям содержания на завершающем этапе полового созревания. По крайней мере, «...Установлена корреляция между теплоустойчивостью спермы лососей и температурами воды во время преднерестовых миграций» [Бушуев, 1971, с. 483]. При этом кета высокой устойчивостью не отличается. Интересно, что в воде «родных» нерестилищ спермии двигаются более продолжительное время, чем в воде с другим минеральным составом [Ярославцева и др., 1986].

В завершении раздела отметим, что сравнительно недавно появились работы, авторы которых отмечают отклонения в анатомическом строении семенников, и часть таких отклонений определяют как аномалии. При этом доля особей с такими отклонениями может значительно различаться у рыб из разных популяций [Пукова, 2002]. Ряд исследователей связывают возникновение таких аномалий с ухудшением условий нагула рыб [Пукова и др., 2002]. Мы на сегодняшний день не можем судить о том, увеличивается ли из года в год доля рыб с анатомическими отклонениями или нет, поскольку раньше на них просто не обращали внимания. Не можем судить и о том, насколько влияет анатомическое отклонение в строении семенников на ухудшение репродуктивного потенциала популяций кеты.

Заключение

По совокупности имеющихся данных можно заключить, что при любом температурном режиме дифференцировка пола у молоди кеты заканчивается при сумме набранного тепла в 670 градусо-дней, а в яичниках питающейся молоди уже развиваются ооциты периода превителлогенеза. В зависимости от состояния яичников в момент выхода молоди в прибрежье формирование старшей генерации ооцитов, которую в ряде работ определяют как потенциальная плодовитость, заканчивается либо до, либо непосредственно после выхода самок в морскую среду. Уже осенью первого года жизни ооциты старшей генерации вступают в период вителлогенеза, который заканчивается

только после захода производителей в пресную воду. На протяжении периода вителлогенеза число ооцитов значительно сокращается. В связи с этим вновь хочется подчеркнуть, что абортивная резорбция ооцитов у самок кеты в период вителлогенеза, т.е. на III и IV стадиях зрелости гонад, является естественным, а не аномальным явлением. Масштаб абортивных процессов увеличивается к концу нерестового хода [Микодина и др., 2007] и может быть спровоцирован неблагоприятными условиями обитания рыб, достигая в особых случаях 100 % [Гриценко и др., 2001; Микулина, 2007].

У самцов первые мейотические циклы появляются с началом или уже непосредственно в ходе нерестовой миграции, и их инициирование продолжается и после захода производителей в пресную воду вплоть до полового созревания.

Вместе с тем, несмотря на интенсивное изучение кеты как объекта аквакультуры и промысла, именно с позиции репродуктивной биологии есть большой дефицит данных, по крайней мере по сравнению с другими видами тихоокеанских лососей, такими как горбуша, сима или кижуч. Во-первых, большинство приведенных нами сведений получено в 1960–1980-е гг. В литературе фактически отсутствуют работы, где действие каких-либо факторов на развитие гонад рассматривается в методике лабораторного или производственного эксперимента. С позиции состояния гонад в литературе нет сведений о товарном, например садковом, выращивании кеты. Впрочем, для такого выращивания, по всей видимости, лучше подходят другие виды, в частности кижуч и чавыча. Нет данных о выращивании кеты с применением геотермальных вод, сведений о токсическом или гормональном воздействии. Косвенно о возможном влиянии всех этих условий и факторов на гонадо- и гаметогенез кеты мы можем судить, опираясь на данные, полученные при работе с другими видами — горбушей, неркой, кижучем или симой. Мы, в свою очередь, рассмотрим имеющиеся данные в следующих статьях этой серии.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

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

The author is grateful to his colleagues, co-authors of the studies on pink salmon gametogenesis and 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 in the presented work.

The author states that he has no conflict of interest.

Список литературы

Андреева М.А. Опыты гибридизации тихоокеанских лососей // Рыб. хоз-во. — 1953. — № 11. — С. 42–43.

Баранникова И.А., Дюбин В.П., Боев А.А. и др. Роль гормональных воздействий в регуляции созревания самок осенней кеты *Oncorhynchus keta* // Вопр. ихтиол. — 1990. — Т. 30, вып. 4. — С. 660–667.

Баранникова И.А., Дюбин В.П., Буковская О.С. и др. Гонадотропная функция гипофиза и динамика гонадотропина и половых стероидов в крови осенней кеты *Oncorhynchus keta* р. Амур при завершении полового цикла // Вопр. ихтиол. — 1989. — Т. 29, вып. 5. — С. 823–830.

Белянина Т.Н. О плодовитости летней амурской кеты // Биол. науки. — 1963. — № 4. — С. 24–30.

- Бушуев В.П.** Межвидовые различия теплоустойчивости спермы некоторых тихоокеанских лососей (род *Oncorhynchus*) // Вопр. ихтиол. — 1971. — Т. 11, вып. 3. — С. 479–483.
- Волобуев В.В.** О зимовке молоди кеты в родном нерестовом водоеме // Тез. докл. 10-го Всесоюз. симпози. «Биологические проблемы Севера». — Магадан, 1983. — Ч. 2. — С. 158.
- Волобуев В.В., Никулин О.А.** Материалы к биологии анадырской кеты // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 71. — С. 219–230.
- 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.
- Городовская С.Б., Сушкевич А.С.** Гаметогенез молоди кеты в периоды ранней морской и осенней миграции в Охотском море и некоторые гистоморфологические изменения в яичниках в 2014 году // Вестн. КамчатГТУ. — 2017. — № 39. — С. 46–54.
- 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.
- Городовская С.Б., Сушкевич А.С.** Темп формирования гонад молоди тихоокеанских лососей в раннеморской период жизни в прибрежье Охотского моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2021. — Вып. 62. — С. 26–37. DOI: 10.15853/2072-8212.2021.62.26-37.
- Городовская С.Б., Шершнева В.И.** Уточнение критериев неполовозрелости кеты и нерки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2007. — Вып. 9. — С. 122–130.
- Горяинов А.А., Лысенко А.В., Шатилина Т.А.** Половозрелые двухлетки (0.1) кеты из зал. Петра Великого (Приморский край) // Бюл. № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 75–78.
- Грачев Л.Е.** Изменение количества овоцитов у кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) во время морского периода жизни // Вопр. ихтиол. — 1971. — Т. 11, вып. 4. — С. 686–696.
- Грачев Л.Е.** Некоторые данные о плодовитости тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 64. — С. 43–51.
- Гриценко О.Ф., Микулин А.Е., Любаев В.Я. и др.** Аномальные икринки в яичниках кеты // Рыб. хоз-во. Сер. Воспроизводство и пастбищное выращивание гидробионтов : аналитическая и реферативная информация. — М. : ВНИЭРХ, 2001. — Вып. 1. — С. 37–51.
- Двинин П.А.** Лососи Южного Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1952. — Т. 37. — С. 69–108.
- Долбенская Т.С.** К методике определения пола у заводской молоди кеты // Итоги исслед. по вопр. рац. использ. и охраны биол. ресурсов Сах. и Курил. о-вов : тез. докл. 2-й науч.-практ. конф. — Южно-Сахалинск, 1984. — С. 126–127.
- Дюбин В.П., Баюнова Н.Н.** Исследование физиологического состояния молоди кеты *Oncorhynchus keta*, выращенной из икры самок, созревших после гормональной стимуляции // Вопр. ихтиол. — 1992. — Т. 32, вып. 5. — С. 193–197.
- 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.
- Ельников А.Н., Зеленников О.В.** О состоянии промыслового стада кеты *Oncorhynchus keta* и прогнозировании ее численности у острова Итуруп // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 1. — С. 58–74. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-58-74. EDN: QPTWBF.
- Заварина Л.О., Городовская С.Б.** Характеристика покатной молоди кеты (*Oncorhynchus keta*) и некоторых гистологических показателей гонад из бассейна р. Хайлуля в 2002–2003 гг. (северо-восточное побережье Камчатки) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2011. — № 22. — С. 63–67.
- Зеленников О.В.** Влияние процессов раннего оогенеза на развитие воспроизводительной системы у рыб : дис. ... д-ра биол. наук. — М. : ВНИРО, 2021. — 377 с.
- Зеленников О.В.** Гаметогенез тихоокеанских лососей. 1. Развитие гонад у молоди кеты *Oncorhynchus keta* Walbaum при различных температурных режимах // Изв. ТИНРО. — 2019а. — Т. 198. — С. 209–220. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-209-220.
- Зеленников О.В.** Гаметогенез тихоокеанских лососей. 3. Сравнительный анализ состояния гонад у молоди тихоокеанских лососей в связи с формированием плодовитости // Тр. ЗИН РАН. — 2019б. — Т. 323, № 4. — С. 429–441. DOI: 10.31610/trudyzin/2019.323.4.429.

Зеленников О.В. Сравнительный анализ состояния яичников у молоди тихоокеанских лососей в связи с проблемой становления моноциклии // *Вопр. ихтиол.* — 2003. — Т. 43, вып. 4. — С. 490–498.

Зеленников О.В., Кузнецов Ю.К., Мосягина М.В., Голод В.М. Гаметогенез каспийской кумжи в течение периода первого полового созревания при создании маточного стада // *Тр. ВНИРО.* — 2019. — Т. 177. — С. 28–39.

Зеленников О.В., Погодин В.П., Отставная Е.Г. Распределение молоди тихоокеанских лососей и сопутствующих видов рыб в озере Сопочное (остров Итуруп) // *Биол. моря.* — 2016. — Т. 42, № 2. — С. 153–155.

Иванков В.Н. Гибриды осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) с кижучем *O. kisutch* (Walb.) // *Вопр. ихтиол.* — 1973. — Т. 13, вып. 1. — С. 175–176.

Иванков В.Н. Репродуктивная биология рыб : моногр. — Владивосток : ДВГУ, 2001. — 224 с.

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

Иванова С.А. Гистологическое исследование гонад горбуши и летней кеты // *Вопр. ихтиол.* — 1956. — Вып. 6. — С. 96–99.

Иевлева М.Я. Гистологическое строение гонад лососей в период морских миграций // *Лососевое хозяйство Дальнего Востока.* — М. : Наука, 1964. — С. 127–141.

Каев А.М. К оценке половой зрелости лососей рода *Oncorhynchus* в прикурильских водах Тихого океана // *Вопр. ихтиол.* — 2001. — Т. 41, вып. 3. — С. 368–373.

Каев А.М. О причине большого разнообразия кеты (*Oncorhynchus keta*) по степени половой зрелости при миграции в Охотское море // *Изв. ТИНРО.* — 2003. — Т. 132. — С. 230–244.

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, вып. 6. — С. 955–964.

Каев А.М., Ромасенко Л.В. Морфобиологические особенности речной и озерной форм кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) на южных Курильских островах // *Вопр. ихтиол.* — 2010. — Т. 50, вып. 3. — С. 318–327.

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

Клоков В.К. О плодовитости популяций кеты северного побережья Охотского моря // *Тр. ВНИРО.* — 1975. — Т. 106. — С. 85–96.

Ковтун А.А. О формировании плодовитости кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) юго-западного побережья Сахалина // *Тез. докл. II науч.-практ. конф. «Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов».* — 1984. — С. 117–119.

Коломыцев В.С., Лапшина А.Е., Зеленников О.В. Состояние яичников у молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) осенней и летней рас при выращивании на рыбоводных заводах Сахалинской области // *Биол. моря.* — 2018. — Т. 44, № 1. — С. 36–40.

Кондратьев А.К. Функциональная морфология овоцитов периода превителлогенеза у сибирской стерляди *Acipenser ruthenus marsilii* Brandt в разные периоды ее годового биологического цикла // *Вопр. ихтиол.* — 1977. — Т. 17, вып. 5. — С. 912–921.

Крыхтин М.Л. Поимка в лимане Амура двухлетка (1+) летней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // *Вопр. ихтиол.* — 1962. — Т. 2, вып. 3. — С. 556–557.

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

Кузнецов Ю.К., Мосягина М.В. Особенности гаметогенеза самцов палии (*Salvelinus alpinus* complex) в условиях специализированного рыбоводного хозяйства // *Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Биология.* — 2009. — Вып. 3. — С. 58–68.

Кузнецов Ю.К., Мосягина М.В., Насека А.М. О формировании фонда овоцитов у моно- и полициклических лососевых рыб // *Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Биология.* — 1997. — Вып. 3. — С. 8–30.

Куликова Н.И., Николаева Е.Т. Морфологические особенности основных локальных стад камчатской кеты // *Изв. ТИНРО.* — 1972. — Т. 82. — С. 117–123.

Ландышевская А.Е. Качественный состав покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) и кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) рек Сахалина // *Вопр. ихтиол.* — 1967. — Т. 7, вып. 4. — С. 640–646.

Лукина Н.А., Свимонишвили Т.Н., Городилов Ю.Н. Гаметогенез у кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) в зародышево-личиночный период и при подращивании молоди в режимах разных постоянных температур // *Сб. науч. тр. ГосНИОРХ.* — 1988. — Вып. 276. — С. 80–93.

Магомедов Г.М., Шихшабеков М.М., Тен Б.В. Развитие и рост половых клеток осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в условиях Каспийского бассейна // Вопр. ихтиол. — 1979. — Т. 19, вып. 5. — С. 949–952.

Микодина Е.В., Микулин А.Е., Микулина Ю.А. Аномальная икра лососей на рыболовных заводах о. Сахалин: биотехнические, технологические и нормативные проблемы // Рыб. хоз-во. — 2007. — № 1. — С. 61–63.

Микулин А.Е., Любаев В.Я. Особенности строения яичников дальневосточных лососей и вопросы их эволюции // Тр. ВНИРО. — 2010. — Т. 148. — С. 47–57.

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, вып. 2. — С. 272–277.

Мосягина М.В., Кузнецов Ю.К. Гистологическое исследование яичников молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) из рек о. Итуруп // Проблемы надежности функционирования репродуктивной системы у рыб : Тр. БиНИИ — СПб.: СПбГУ, 1997. — С. 18–28.

Мурза И.Г. Темп полового созревания кумжи бассейна Балтийского моря // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1985. — Вып. 228. — С. 136–162.

Панасенко Н.М. Состояние воспроизводительной системы и потенциальная плодовитость молоди осенней кеты в период миграции в русло Амура // Вопросы раннего онтогенеза рыб : тез. докл. 2-й Всесоюз. конф. — Киев, 1978. — С. 85–86.

Персов Г.М. Дифференцировка пола у рыб : моногр. — Л. : ЛГУ, 1975. — 148 с.

Персов Г.М. Ранний период гаметогенеза у проходных лососей // Тр. ММБИ. — 1966. — Т. 12, вып. 16. — С. 7–44.

Персов Г.М. Состояние половых желез у кеты и горбуши при переходе к морскому этапу жизни и темп их полового созревания // Тр. ММБИ. — 1965. — Т. 9, вып. 13. — С. 95–105.

Пукова Н.В. Особенности строения и развития репродуктивной системы кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в жизненном цикле : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : ВНИРО, 2002. — 23 с.

Пукова Н.В., Микодина Е.В., Королев А.Л., Новиков А.В. Полиморфизм семенников у дальневосточных лососей р. *Oncorhynchus* // Тр. ВНИРО. — 2002. — Т. 141. — С. 152–166.

Рослый Ю.С. О структуре биологических группировок у амурской кеты // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 61. — С. 162–172.

Седова М.А., Самарский В.Г., Павлов Е.Д. Состояние гонад заводской молоди кеты (*Oncorhynchus keta*) в зависимости от сроков начала ее кормления // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2008. — Вып. 4. — С. 339–345.

Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей : моногр. — М. : МГУ, 1975. — 335 с.

Смирнов А.И. Продуцирование спермы тихоокеанскими лососями рода *Oncorhynchus* // Вопр. ихтиол. — 1963. — Т. 3, вып. 1. — С. 84–98.

Хоревин Л.Д. Изменение плодовитости кеты юго-западного Сахалина в результате ее искусственного разведения // Биол. моря. — 1990. — Т. 16, № 1. — С. 60–66.

Хоревин Л.Д. Продуцирование и качественная характеристика спермы у осенней кеты *Onchorhynchus keta* реки Калининка (о. Сахалин) // Вопр. ихтиол. — 1987. — Т. 27, вып. 6. — С. 956–961.

Швыдкий Г.В. Динамика физиологических показателей кеты *Oncorhynchus keta* в процессе генеративного роста // Вопр. ихтиол. — 2000. — Т. 40, вып. 3. — С. 418–420.

Шершнева В.И., Городовская С.Б. Распределение энергетических веществ в теле лососей в период анадромных миграций // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2010. — № 17. — С. 66–72.

Широков Д.А., Пукова Н.В., Микодина Е.В., Сторожук Н.Г. Состояние гонад и микроэлементный состав тела молоди кеты с юго-восточного шельфа Сахалина // Проблемы репродукции и раннего онтогенеза морских гидробионтов. — Мурманск, 2004. — С. 137–140.

Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П., Чага И.Л., Хоревина Н.Б. Подвижность сперматозоидов кеты в воде разных рек Сахалина // Биол. моря. — 1986. — № 5. — С. 34–38.

Beacham T.D. Fecundity of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and chum salmon (*O. keta*) in the northeast Pacific Ocean // Can. J. Zool. — 1982. — Vol. 60. — P. 1463–1469.

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)

Hiroi O., Yamamoto K. Studies on the maturation of salmonid fishes. Changes in the testes of the chum salmon (*Oncorhynchus keta*) during anadromous migration // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. — 1968. — Vol. 19, № 3. — P. 173–184.

Hitron J.W., Bonham K. Hermaphroditism in a chum salmon, *Oncorhynchus keta* // Copeia. — 1977. — № 3. — P. 591–592.

Honma Y., Chiba A. Another case of synchronous (balanced) hermaphroditism found in a chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum), from the Sea of Japan // Rep. Sado Mar. Biol. Stn. Niigata Univ. — 1985. — № 15. — P. 27–30.

Kitahashi T., Ando H., Ban M. et al. Changes in the Levels of gonadotropin Subunit mRNAs in the pituitary of pre-spawning chum salmon // Zool. Sci. — 1998. — Vol. 15, № 5. — P. 753–760.

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)

Morita K., Morita S.H., Fukuwaka M., Hiroyuki M. Rule of age and size at maturity of chum salmon (*Oncorhynchus keta*): implications of recent trends among *Oncorhynchus* spp. // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2005. — Vol. 62, № 12. — P. 2752–2759. DOI: 10.1139/f05-182.

Nakatsukasa Y. An example of the hermaphroditic gonad found in *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Japan J. Ichthyol. — 1965. — Vol. 13, № 1/3. — P. 59–63.

Onuma T.A., Sato S., Katsumata H. et al. Activity of the pituitary — gonadal axis is increased prior to the onset of spawning migration of chum salmon // J. Exp. Biol. — 2009. — Vol. 212, Iss. 1. — P. 56–70.

Robertson J.G. Sex differentiation in the Pacific salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Can. J. Zool. — 1953. — Vol. 31, № 3. — P. 73–79. DOI: 10.1139/z53-007.

Salo E.O. Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Pacific Salmon Life Histories / eds C. Groot and L. Margolis. — Vancouver : UBC press, 1991. — P. 231–310.

Simon R.C., Noble R.E. Hybridization in *Oncorhynchus* (Salmonidae). I. Viability and inheritance in artificial crosses of chum and pink salmon // Trans. Amer. Fish. Soc. — 1968. — Vol. 97. — P. 109–118.

Sufi G.B., Mori K., Sato R. Histochemical Study of Dehydrogenases Related to Steroidogenesis in the Tissues of the Fry and Juvenile of Chum Salmon *Oncorhynchus keta* // Tohoku J. Agr. Res. — 1978. — Vol. 29, № 1. — P. 44–61.

Takagi K. The seasonal change of gonad weight of sockeye and chum salmon in the North Pacific Ocean, especially with reference to mature and immature fish // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab. — 1961. — Vol. 23. — P. 17–34.

Zhivotovsky L.A., Tochilina T.G., Shaikhaev E.G. et al. Hybrids between chum *Oncorhynchus keta* and pink *Oncorhynchus gorbuscha* salmon: age, growth and morphology and effects on salmon production // J. Fish Bio. — 2016. — Vol. 89, № 4. — P. 2098–2106. DOI: 10.1111/jfb.13118.

Zhukova K., Ponomarev S.S. Histological observation of hermaphroditism of chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) // PICES—2017. Annual Meeting: Environmental Changes in the North Pacific and Impact on Biological. — Vladivostok, Russia, 2017. — P. 155.

References

Andreeva, M.A., Experiments on hybridization of Pacific salmon, *Rybn. Khoz.*, 1953, no. 11, pp. 42–43.

Barannikova, I.A., Dyubin, V.P., Boev, A.A., Bukovskaya, O.S., Vasil'eva, E.V., and Travkin, B.G., The role of hormonal actions in the regulation of maturation in female autumn chums, *Oncorhynchus keta*, *Vopr. Ikhtiol.*, 1990, vol. 30, no. 4, pp. 660–667.

Barannikova, I.A., Dyubin, V.P., Bukovskaya, O.S., Rebrova, L.V., and Travkin, B.G., The gonadotropic function of the hypophysis and the dynamics of gonadotropin and sexual steroids in the blood of the Amur River autumn chum, *Oncorhynchus keta*, on completion of the sexual cycle, *Vopr. Ikhtiol.*, 1989, vol. 29, no. 5, pp. 823–830.

Belyanina, T.N., On the fertility of summer Amur chum salmon, *Scientific report higher schools, Biol. Sciences*, 1963, no. 4, pp. 24–30.

Bushuev, V.P., Interspecific variations in the heat resistance of the sperm of some Pacific salmon (Genus *Oncorhynchus*), *Vopr. Ikhtiol.*, 1971, vol. 11, no. 3, pp. 479–483.

Volobuev, V.V., About wintering of juvenile chum salmon in their native spawning reservoir, *Tezisy dokl. 10 Vses. simp. "Biologicheskkiye problemy Severa"* (Proc. 10th All-Union Symp. "Biological problems of the North"), Magadan, 1983, part 2, p. 158.

- Volobuyev, V.V. and Nikulin, O.A.,** Data of biology of Anadir Keta, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 71, pp. 219–230.
- 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.
- Gorodovskaya, S.B. and Sushkevich, A.S.,** Gametogenesis of juvenile chum salmon during the periods of early sea and autumn migration in the Sea of Okhotsk and some ovary histomorphologic changes in 2014, *Vestn. Kamchatskogo Gos. Tekh. Univ.*, 2017, no. 39, pp. 46–54.
- 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, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2015, vol. 36, pp. 34–41. doi 10.15853/2072-8212.2015.36.34-41
- Gorodovskay, S.B. and Sushkevich, A.S.,** The gonad formation rate in juvenile pacific salmon in the early marine period in the coastal waters of the Sea of Okhotsk, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2021, vol. 62, pp. 26–37. doi 10.15853/2072-8212.2021.62.26-37
- Gorodovskaya, S.B. and Shershneva, V.I.,** More accurate improvement of immature state criteria for chum and sockeye salmon, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2007, vol. 9, pp. 122–130.
- Goryainov, A.A., Lysenko, A.V., and Shatilina, T.A.,** Mature two-year-old (0.1) chum salmon from Peter the Great Bay (Primorsky Krai), in *Byull. N 3 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinnoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. No. 3 Implementation of "The Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008, pp. 75–78.
- Grachev, L.E.,** Variations in the number of ovocytes in chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walb.), *Vopr. Ikhtiol.*, 1971, vol. 11, no. 4, pp. 686–696.
- Grachev, L.E.,** Some data of the fecundity of Pacific salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1968, vol. 64, pp. 43–51.
- Gritsenko, O.F., Mikulin, A.E., Lyubaev, V.Ya., Pukova, N.V., and Novikov, A.V.,** Abnormal eggs in the ovaries of chum salmon, *Ryb. khoz.-vo. Ser. Vospromozhivost' i pastbishchnoye vyrashchivaniye gidrobiontov* (Fish. household. Ser. Reproduction and pasture cultivation of hydrobionts: analytical and abstract information), Moscow: VNIERKh, 2001, no. 1, pp. 37–51.
- Dvinin, P.A.,** Salmon of South Sakhalin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1952, vol. 37, pp. 69–108.
- Dolbenskaya, T.S.,** On the method of sex determination in hatchery juvenile chum salmon, in *Tezisy dokl. 2-y nauchno-prakt. konf. "Itogi issledovaniy po voprosam ratsional'nogo ispol'zovaniya i okhrany vodnykh, zemel'nykh i biologicheskikh resursov Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov"* (Proc. 2nd Sci.-Pract. Conf. "Results of research on the rational use and protection of water, land and biological resources of Sakhalin and the Kuril Islands"), Yuzhno-Sakhalinsk, 1984, pp. 126–127.
- Dubin, V.P. and Bayunova, N.N.,** Study of the consequences of the condition of juvenile chum salmon *Oncorhynchus keta*, grown from eggs of females matured after hormonal stimulation, *Vopr. Ikhtiol.*, 1992, vol. 32, no. 5, pp. 193–197.
- 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 *Sostoyaniye 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.
- Elnikov, A.N. and Zelennikov, O.V.,** On state of commercial herd of chum salmon *Oncorhynchus keta* and forecasting its abundance at Iturup Island, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 1, pp. 58–74. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-58-74. EDN: QPTWBF.
- Zavarina, L.O., and Gorodovskaya, S.B.,** Characterization of smoltifying chum salmon (*Oncorhynchus keta*) migrants and some of histological parameters of their gonads in the Khailulya river system in 2002–2003 (north-east coast of Kamchatka), *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2011, vol. 22, pp. 63–67.
- Zelennikov, O.V.,** Influence of early oogenesis processes on the development of inflammation of the system in fish, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Moscow: VNIRO, 2021.
- Zelennikov, O.V.,** Gametogenesis of pacific salmon. 1. Development of gonad in young chum salmon *Oncorhynchus keta* Walbaum under various temperature regimes, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 198, pp. 209–220. doi 10.26428/1606-9919-2019-198-209-220
- Zelennikov, O.V.,** Gametogenesis of the pacific salmon. 3. Comparative analysis of the state of gonads in juvenile pacific salmon due to fertility formation, *Trudy ZIN RAN*, 2019, vol. 323, no. 4, pp. 429–441. doi 10.31610/trudyzin/2019.323.4.429

Zelennikov, O.V., Comparative analysis of the state of ovaries in juvenile pacific salmon as related to the problem of monocyclicity formation, *Vopr. Ikhtiol.*, 2003, vol. 43, no. 4, pp. 490–498.

Zelennikov, O.V., Kuznetsov, Yu.K., Mosyagina, M.V., and Golod, V.M., Gametogenesis of Caspian trout during the period of first puberty during the creation of broodstock, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 177, pp. 28–39.

Zelennikov, O.V., Pogodin, V.P., and Otstavnaya, E.G., The distribution of juvenile pacific salmon and associated fish species in Lake Sopochnoye, Iturup Island, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2016, vol. 42, no. 2, pp. 190–192. doi 10.1134/S1063074016020139

Ivankov, V.N., Hybrids of autumn chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walb.) with coho salmon *O. kisutch* (Walb.), *Vopr. Ikhtiol.*, 1973, vol. 13, no. 1, pp. 175–176.

Ivankov, V.N., *Reproduktivnaya biologiya ryb* (Reproductive biology of fish), Vladivostok: Dal'nevost. Gos. Univ., 2001.

Ivankov, V.N. and Andreev, V.L., The fecundity among *Oncorhynchus*, *Vopr. Ikhtiol.*, 1969, vol. 9, no. 1, pp. 80–89.

Ivanova, S.A., Histological study of the gonads of pink salmon and summer chum salmon, *Vopr. Ikhtiol.*, 1956, vol. 6, pp. 96–99.

Ievleva, M.Ya., Histological structure of salmon gonads during sea migrations, in *Lososevoye khozyaystvo Dal'nego Vostoka* (Salmon farming in the Far East), Moscow: Nauka, 1964, pp. 127–141.

Kaev, A.M., To assess the sexual maturity of salmon of the genus *Oncorhynchus* in the Kuril waters of the Pacific Ocean, *Vopr. Ikhtiol.*, 2001, vol. 41, no. 3, pp. 368–373.

Kaev, A.M., On the cause of great diversity of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) by the stage of sexual maturity during migration to the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 132, pp. 230–244.

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.

Kaev, A.M. and Romasenko, L.V., Morpho-biological features of the river and lake forms of chum salmon *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) on the southern Kuril Islands, *J. Ichthyol.*, 2010, vol. 50, no. 4, pp. 285–294.

Kamyshnaya, M.S., Hybrids of chum salmon and pink salmon in the rivers of the North, *Rybn. Khoz.*, 1963, no. 4, pp. 24–26.

Klokov, V.K., About the bloom of chum salmon populations on the northern coast of the Sea of Okhotsk, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1975, vol. 106, pp. 85–96.

Kovtun, A.A., On the formation of fertility of chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) on the southwestern coast of Sakhalin, in *Tezisy dokl. II nauchno-prakt. konf. «Itogi issledovaniy po voprosam ratsional'nogo ispol'zovaniya i okhrany biologicheskikh resursov Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov»* (Proc. II Sci.-Pract. Conf. "Results of research on the rational use and protection of biological resources of Sakhalin and the Kuril Islands"), 1984, pp. 117–119.

Kolomytsev, V.S., Lapshina, A.E., and Zelennikov, O.V., The condition of ovaries in hatchery-reared juvenile summer- and fall-run chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792), in Sakhalin Oblast, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2018, vol. 44, no. 1, pp. 36–40.

Kondratyev, A.K., Functional morphology of pre-vitellogenous oocytes in the Siberian sterlet *Acipenser ruthenus marsilii* Brandt at different periods of the annual biological cycle, *Vopr. Ikhtiol.*, 1977, vol. 17, no. 5, pp. 912–921.

Krykhtin, M.L., Capture of two-year-old (1+) summer chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) in the Amur estuary, *Vopr. Ikhtiol.*, 1962, vol. 2, no. 3, pp. 556–557.

Kusnetzow, I.I., Some observations on the spawning of the Amur and Kamchatka salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Promysl. Stn.*, 1928, vol. 2, no. 3.

Kuznetsov, Ju.K. and Mosyagina, M.V., The peculiarities in gametogenesis of males of the paliya (*Sahelinus alpinus* complex) in conditions of specialized fish farming, *Vestn. S.-Peterb. Univ., Ser. 3: Biol.*, 2009, vol. 3, pp. 58–68.

Kuznetsov, Yu.K., Mosyagina, M.V., and Naseka, A.M., On the hatching of the oocyte pool in mono- and polycyclic salmonids, *Vestn. S.-Peterb. Univ., Ser. 3: Biol.*, 1997, vol. 3, pp. 8–30.

Kulikova, N.I. and Nikolaeva, E.T., Morphological Features of the Basic Stocks of Kamchatka Chum Salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1972, vol. 82, pp. 117–123.

Landyshevskaya, 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.

- Lukina, N.A., Svimonishvili, T.N., and Gorodilov, Yu.N.**, Gametogenesis in chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walb.) during the embryonic-larval period and during the growing of juveniles in different constant temperatures, *Sb. Nauchn. Tr. — Gos. Nauchno-Issled. Inst. Ozer. Rechn. Rybn. Khoz.*, 1988, vol. 276, pp. 80–93.
- Magomedov, G.M., Shikhshabekov, M.M., and Ten, B.V.**, Development and growth of germ cells of autumn chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) in the Caspian Basin, *Vopr. Ikhtiol.*, 1979, vol. 19, no. 5, pp. 949–952.
- Mikodina, E.V., Mikulin, A.E., and Mikulina, Yu.A.**, Abnormal eggs in pacific salmon females at Sakhalin hatcheries: biotechnical, technological and legislative (norms) problems, *Rybn. Khoz.*, 2007, no. 1, pp. 61–63.
- Mikulin, A.E. and Lyubaev, V.Ya.**, Features of the structure of the ovaries of Far Eastern salmon and issues of their evolution, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 148, pp. 47–57.
- 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. doi 10.1134/S0032945206030064
- Mosyagina, M.V. and Kuznetsov, Yu.K.**, Histological study of the ovaries of juvenile chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) from the rivers of Iturup, in *Problemy nadezhnosti funktsionirovaniya reproduktivnoy sistemy u ryb* (Problems of reliable functioning of the reproductive system in fish), *Tr. Biolog. nauchn.-issled.kiy institut*, St. Petersburg: S.-Peterb. Gos. Univ., 1997, pp. 18–28.
- Murza, I.G.**, Rate of sexual maturation of brown trout in the Baltic Sea basin, *Sb. Nauchn. Tr. — Gos. Nauchno-Issled. Inst. Ozer. Rechn. Rybn. Khoz.*, 1985, vol. 228, pp. 136–162.
- Panasenko, N.M.**, State of the reproductive system and potential fertility of juvenile autumn chum salmon during migration to the Amur riverbed, in *Tez. dokl. 2-y Vsesoz. konf. «Voprosy rannego ontogeneza ryb»* (Abstract report 2nd Vsesoz. conf. “Issues of early ontogenesis of fish”), Kiev, 1978, pp. 85–86.
- Persov, G.M.**, *Differentsirovka pola u ryb* (Sex Differentiation in Fish), Leningrad: Leningrad. Gos. Univ., 1975.
- 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.**, Early period of gametogenesis in anadromous salmon, *Tr. Murm. Morsk. Biol. Inst.*, 1965, vol. 9, no. 13, pp. 95–105.
- Pukova, N.V.**, Features of the structure and development of the reproductive system in the chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) during the life cycle, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: VNIRO, 2002.
- Pukova, N.V., Mikodina, E.V., Korolev, A.L., and Novikov, A.V.**, Polymorphism of testes in Far Eastern salmon p. *Oncorhynchus*, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 141, pp. 152–166.
- Roslyy, Yu.S.**, On the structure of biological groups in Amur chum salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1967, vol. 61, pp. 162–172.
- Sedova, M.A., Samarskii, V.G., and Pavlov, E.D.**, State of gonads in hatchery-reared juveniles of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) depending on the timing of its feeding, in *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* (Vladimir Yakovlevich Levanidov’s Biennial Memorial Meetings), Vladivostok: Dal’nauka, 2008, vol. 4, pp. 339–345.
- Smirnov, A.I.**, *Biologiya, razmnzheniye i razvitiye tikhookeanskikh lososei* (Biology, Reproduction, and Development of Pacific Salmon), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1975.
- Smirnov, A.I.**, Production of sperm by the Pacific Ocean *Oncorhynchus*, *Vopr. Ikhtiol.*, 1963, vol. 3, no. 1, pp. 84–98.
- Khorevin, L.D.**, Changes in fecundity of chum salmon in southwest Sakhalin as a result of artificial culture, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1990, vol. 16, no. 1, pp. 51–57.
- Khorevin, L.D.**, Production and qualitative characteristics of sperm in the autumn chum, *Onchorhynchus keta*, from the Kalininka River (Sakhalin), *Vopr. Ikhtiol.*, 1987, vol. 27, no. 6, pp. 956–961.
- Shvydkiy, G.V.**, Dynamics of physiological parameters of chum salmon *Oncorhynchus keta* during the process of generative growth, *Vopr. Ikhtiol.*, 2000, vol. 40, no. 3, pp. 418–420.
- Shershneva, V.I. and Gorodovskaya, S.B.**, Distribution of energetic substances in salmon bodies during anadromous migrations, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki i Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2010, vol. 17, pp. 66–72.

Shirokov, D.A., Pukova, N.V., Mikodina, E.V., and Storozhuk, N.G., State of gonads and microelement composition of the body of juvenile chum salmon from the eastern shelf of Sakhalin, in *Problemy reprodukcii i rannego ontogeneza morskikh gidrobiontov* (Problems of reproduction and early ontogenesis of marine aquatic organisms), Murmansk, 2004, pp. 137–140.

Yaroslavtseva, L.M., Sergeeva, E.P., Chaga, I.L., and Khorevina, N.B., Motility of spermatozoa of chum salmon in the water from different rivers of Sakhalin, *Russ. J. Mar. Biol.*, 1986, no. 5, pp. 34–38.

Beacham, T.D., Fecundity of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and chum salmon (*O. keta*) in the northeast Pacific Ocean, *Can. J. Zool.*, 1982, vol. 60, pp. 1463–1469.

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)

Hiroi, O. and Yamamoto, K., Studies on the maturation of salmonid fishes. Changes in the testes of the chum salmon (*Oncorhynchus keta*) during anadromous migration, *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1968, vol. 19, no. 3, pp. 173–184.

Hitron, J.W. and Bonham, K., Hermaphroditism in a chum salmon, *Oncorhynchus keta*, *Copeia*, 1977, no. 3, pp. 591–592.

Honma, Y. and Chiba, A., Another case of synchronous (balanced) hermaphroditism found in a chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum), from the Sea of Japan, *Rep. Sado Mar. Biol. Stn. Niigata Univ.*, 1985, no. 15, pp. 27–30.

Kitahashi, T., Ando H., Ban M., Ueda, H., and Urano, A., Changes in the Levels of Gonadotropin Subunit mRNAs in the Pituitary of Pre-Spawning Chum Salmon, *Zool. Sci.*, 1998, vol. 15, no. 5, pp. 753–760.

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)

Morita, K., Morita, S.H., Fukuwaka, M., and Hiroyuki, M., Rule of age and size at maturity of chum salmon (*Oncorhynchus keta*): Implications of recent trends among *Oncorhynchus* spp., *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2005, vol. 62, no. 12, pp. 2752–2759. doi 10.1139/f05-182

Nakatsukasa, Y., An example of the hermaphroditic gonad found in *Oncorhynchus keta* (Walbaum), *Japan J. Ichthyol.*, 1965, vol. 13, no. 1/3, pp. 59–63.

Onuma, T.A., Sato, S., Katsumata, H., Makino, K., Hu, W., Jodo, A., Davis, N.D., Dickey, J., Ban, M., Ando, A., Fukuwaka, M., Azumaya, T., Swanson, P., and Urano, A., Activity of the pituitary — gonadal axis is increased prior to the onset of spawning migration of chum salmon, *J. Exp. Biol.*, 2009, vol. 212, no. 1, pp. 56–70.

Robertson, J.G., Sex differentiation in the Pacific salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum), *Can. J. Zool.*, 1953, vol. 31, no. 3, pp. 73–79. doi 10.1139/z53-007

Salo, E.O., Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*), *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., eds., Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 231–310.

Simon, R.C. and Noble, R.E., Hybridization in *Oncorhynchus* (Salmonidae). I. Viability and inheritance in artificial crosses of chum and pink salmon, *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1968, vol. 97, pp. 109–118.

Sufi, G.B., Mori, K., and Sato, R., Histochemical study of dehydrogenases related to steroidogenesis in the tissues of the fry and juvenile of chum salmon *Oncorhynchus keta*, *Tohoku J. Agric. Res.*, 1978, vol. 29, no. 1, pp. 44–61.

Takagi, K., The seasonal change of gonad weight of sockeye and chum salmon in the North Pacific Ocean, especially with reference to mature and immature fish, *Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab.*, 1961, vol. 23, pp. 17–34.

Zhivotovsky, L.A., Tochilina, T.G., Shaikhaev, E.G., Pogodin, V.P., Malinina, T.V., and Gharrett, A.J., Hybrids between chum *Oncorhynchus keta* and pink *Oncorhynchus gorbuscha* salmon: age, growth and morphology and effects on salmon production, *J. Fish Bio.*, 2016, vol. 89, no. 4, pp. 2098–2106. doi 10.1111/jfb.13118

Zhukova, K. and Ponomarev, S.S., Histological observation of hermaphroditism of chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792), in *PICES-2017. Annual Meeting: Environmental Changes in the North Pacific and Impact on Biological*, Vladivostok, Russia, 2017, p. 155.

Поступила в редакцию 17.08.2023 г.

После доработки 25.10.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

The article was submitted 17.08.2023; approved after reviewing 25.10.2023;
accepted for publication 30.11.2023