

УДК 597. 553.2

DOI: 10.15853/2072-8212.2015.36.34-41

ТЕМП ООГЕНЕЗА МОЛОДИ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ В ОХОТСКОМ МОРЕ ОСЕНЬЮ В 2011–2013 ГГ.**С.Б. Городовская, А.С. Сушкевич**

*Ст. н. с., инж., Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел., факс: (4152) 41-27-01; (4152) 22-64-20
E-mail: gorodovskaya.s.b@kamniro.ru*

ТИХООКЕАНСКИЕ ЛОСОСИ, ООЦИТЫ, ТЕМП РАЗВИТИЯ ГОНАД, МОЛОДЬ, ОСЕННИЙ МОРСКОЙ ПЕРИОД НАГУЛА

На основании гистологического анализа гонад молоди тихоокеанских лососей впервые показаны различия в темпе развития яичников лососей с разными жизненными циклами в осенний период морской жизни. А также исследованы гонады неполовозрелых особей кеты в период осеннего нагула в открытых водах Охотского моря.

THE RATES OF THE OOGENESIS OF JUVENILE PACIFIC SALMON IN THE SEA OF OKHOTSK IN THE FALL PERIOD IN 2011–2013**S.B. Gorodovskaya, A.S. Sushkevich**

*Senior scientist, engineer, Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography
683600 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberedzhnaya, 18
Tel., fax: (4152) 41-27-01; (4152) 22-64-20
E-mail: gorodovskaya.s.b@kamniro.ru*

PACIFIC SALMON, OOCYTES, GONAD DEVELOPMENT RATE, JUVENILE, FALL PERIOD OF FEEDING AT SEA

It is first time when differences in the rates of oogenesis have been demonstrated for juvenile representatives of Pacific salmon species with different life cycles in the fall period of their feeding at sea on the base of histological analysis of gonads. Gonads of immature chum salmon individuals have been analyzed for the fall period of their feeding in the waters of the Sea of Okhotsk.

Тихоокеанские лососи — это группа рыб, которую начали изучать давно. Большая роль в создании высокой биомассы тихоокеанских лососей принадлежит Северной Пацифике, где данные виды рыб освоили для нагула огромные территории. Несмотря на многочисленные исследования особенностей формирования численности лососей, изучение тихоокеанских лососей продолжается.

В жизненном цикле тихоокеанских лососей выделяется несколько периодов, которые значительно влияют на формирование численности видов. Наиболее полно были изучены эмбриональный, личиночно-мальковый и нерестовый периоды, на которые приходится наибольшие потери численности. Мало исследований молоди лососевых рыб проводилось в морской период жизни (первая осень).

В период нагула молоди лососей в Охотском море (сентябрь–ноябрь) 2011–2013 гг. встречались представители всех видов тихоокеанских лососей, а также неполовозрелые особи кеты. В это время лососи активно питались, и в их организме создавались запасы высокоэнергетических веществ, в

первую очередь жиров (Кизеветтер, 1973; Лав, 1976; Климов, 2013), которые используются для формирования половых продуктов (Городовская, Жиганова, 2011).

Цель исследований — оценка темпа формирования половых продуктов молоди и неполовозрелых особей некоторых видов тихоокеанских лососей на основе гистологических показателей гонад в период осенних нагульных морских миграций 2011–2013 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы результаты гистологического анализа гонад молоди лососей, отловленных в период осенних морских миграций. Материалы собраны в ходе научно-исследовательских экспедиций на НИС «Кагановский» и СТР «Узон» в Охотском море в 2011–2013 гг.

Методика сбора и обработки проб проводилась стандартными методами. Собранные для гистологического анализа гонады фиксировали в жидкости Буэна. Всего было обработано по 25 шт. проб гонад разных видов молоди лососей (горбуша,

кета, нерка, чавыча, кижуч, сима) в каждый год, из осенних сборов 2011–2013 гг. Материал заливали в парафин с воском. Кусочки гонад проводились через спирты возрастающей концентрации. После абсолютного алкоголя, яичники с ооцитами, содержащими большое количества желтка (период вителлогенеза), в течение нескольких дней выдерживали в целлоидине, а затем проводили через хлороформ и парафин-хлороформ. Срезы изготавливали толщиной 5–7 мкм и окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну (Волкова, Елецкий, 1982).

При изучении гистологических препаратов самок кеты, нерки, горбуши, кижуча, чавычи и симы под микроскопом Nikon просчитывались, измерялись и оцифровывались срезы ооцитов разных стадий развития. Приготовлено 500 препаратов, проведено 1000 измерений диаметра трофических вакуолей ооцитов и их ядер.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Первыми в открытые воды Охотского моря откочевывают сотни миллионов особей горбуши, затем десятков миллионов — кеты, кижуча, симы, чавычи; трофическая сеть побережья разгружается. Нерка по сравнению с другими лососями имеет особую жизненную стратегию. Пищевая конкуренция для нерки, оставшейся в прибрежной зоне, существенно снижается. Выйдя из реки, молодь нерки распределяется в прибрежной зоне. Но миграцию в центральную часть, после адаптации в море, для осеннего нагула она не совершает, оставаясь в прибрежье до конца лета. Все миграции молодь нерки осуществляет вдоль побережья, вначале в северном направлении и затем на юг Камчатского полуострова, и в декабре через Северные Курильские проливы выходит в океан (Ерохин,

2002). Данная жизненная стратегия накладывает свои отпечатки на биохимическую адаптацию и темп полового созревания нерки. К октябрю все виды лососей, встречаемые в Охотском море, имели разную степень развития половых клеток.

Горбуша. Быстро созревающий вид — горбуша имела в яичниках вителлогенные ооциты с большим запасом жировых и белковых вакуолей, которые располагались, начиная с периферии ооплазмы почти до самого ядра. Осенью 2011 и 2013 гг. особи горбуши, яичники которых подвергались гистологическому анализу, были средней длиной 24,0 см и массой 139 г. Половые клетки и характеризовались ооцитами, имеющими среднюю фазу вителлогенеза, т. е. у большинства яйцеклеток наблюдалась закладка вакуолей в основной периферической части ооплазмы (в среднем до 65% от общей площади ооцита) (рис. 1, А). В 2012 г. зона распространения вакуолей имела большие размеры: в среднем до 78% общей площади ооплазмы (рис. 1, Б).

Сима, кижуч. В октябре 2012 г. яичниках симы и кижуча почти все вителлогенные ооциты характеризовались количеством жировых включений до 86%, но в 2011 и 2013 гг. зона закладки вакуолей как у молоди симы, так и у кижуча, имела меньшую площадь (в среднем до 62%) (рис. 2 и 3).

Кета. Средняя длина и масса тела проанализированной молоди самок кеты в октябре 2013 г. были 24,3 см и 154,6 г. В данном месяце 2011 и 2013 гг. в основном встречались яичники кеты с половыми клетками на последней, 4-й ступени превителлогенеза с желточным ядром в цитоплазме (рис. 4). Эта ступень превителлогенеза характеризуется исчезновением периферического кольца, сформированного в начале протоплазматического роста, цитоплазма снова окрашивается одно-

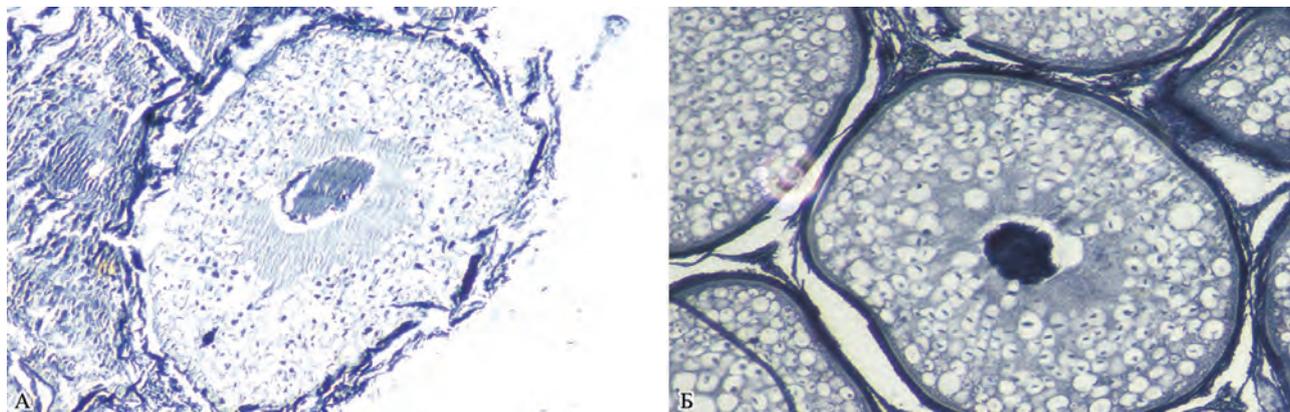


Рис. 1. Вителлогенные ооциты молоди горбуши в октябре 2013 г. (А) и 2012 г. (Б) (ув.: 20×40)

родно. В качестве нового образования выявляется желточное ядро. У некоторых самок таких ооцитов насчитывалось до 32% от общего числа развивающихся половых клеток. Значительное количество ооцитов перешли в начальные фазы вителлогенеза. На данном этапе накопления желтка и жировых вакуолей желточное ядро обычно сохраняется в ооцитах. Самые зрелые ооциты в 2011 и 2013 гг. имели начальные фазы накопления жировых вакуолей, которые располагались по периферии ооцитов (рис. 4, А). В ооцитах молоди кеты 2012 г.

находилось значительно большее количество вакуолей в ооплазме (рис. 4, Б). В яичниках молоди кеты 2011 и 2013 гг. часто обнаруживались ооциты 2-й и даже 1-й степени превителлогенеза (рис. 5), что подтверждало низкий темп оогенеза.

Неполовозрелая кета. В октябре (с 1 по 26 октября) в Охотском море 2011 г. наблюдалось большое количество неполовозрелой кеты крупных размеров (от 2,0 до 4,6 кг). Гистологический анализ яичников данных экземпляров показал, что клетки яичников находились на 2-й фазе ви-

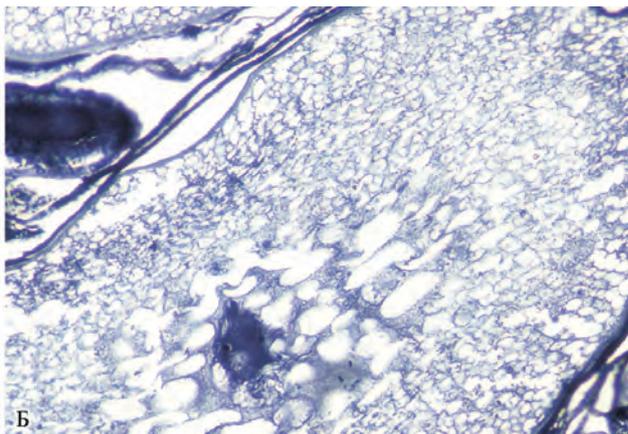
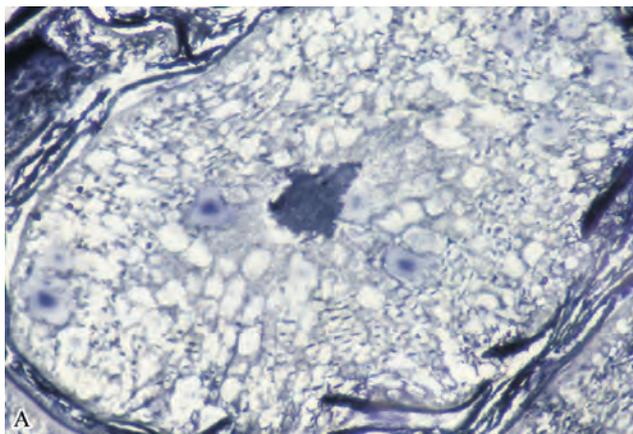


Рис. 2. Вителлогенные ооциты симы в 2013 г. (А) и в 2012 г. (Б) (ув.: 20×40)

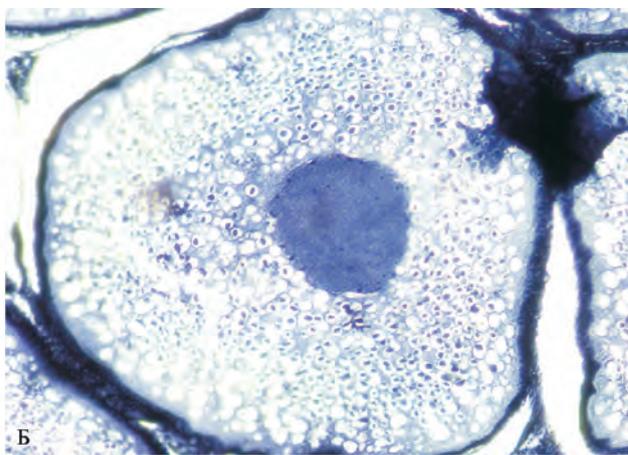
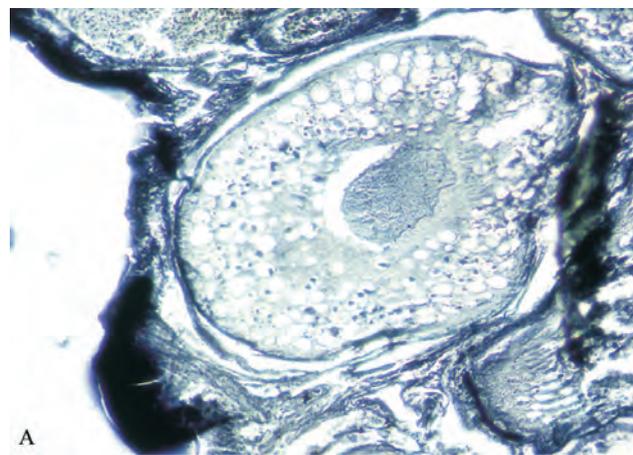


Рис. 3. Вителлогенные ооциты кижуча (А) в 2013 г. (ув.: 10×40) и (Б) в 2012 г. (ув.: 20×40)

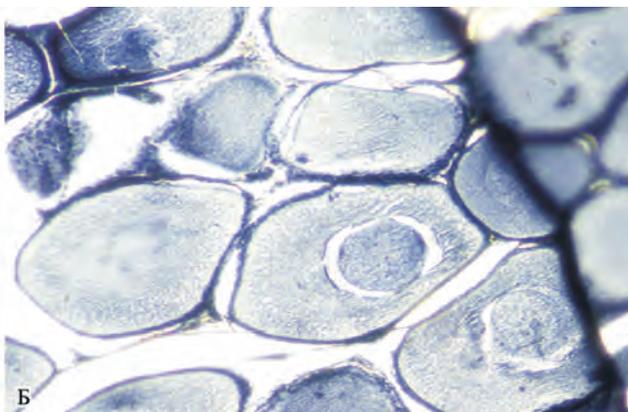
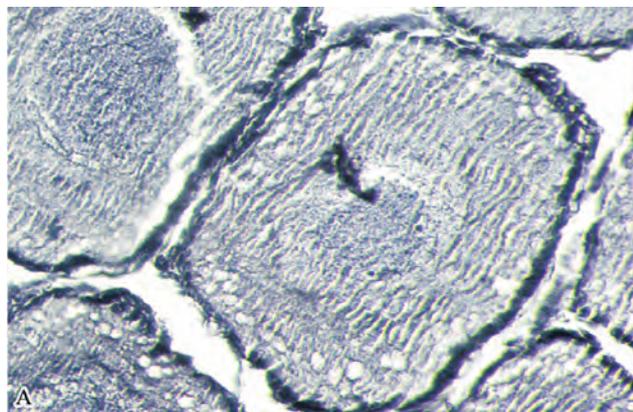


Рис. 4. Ооциты молоди кеты в начальной фазе вителлогенеза в 2011 г. (ув.: 10×40) (А) и более позднем этапе вителлогенеза 2012 г. (Б) (ув.: 10×20)

теллогенеза, когда жировые вакуоли и желточные зерна занимали периферическую зону и начали располагаться в центральной цитоплазме ооцита, оставляя свободной ядерную зону и видимым ядро (рис. 6).

Средний размер жировых вакуолей доходил до 26 мкм, средний диаметр ооцитов колебался от 220 до 270 мкм. Данные крупные особи кеты с таким развитием ооцитов классифицируются как неполовозрелые, пришедшие на нагул в воды Охотского моря вместе с половозрелыми нерестовыми рыбами (Городовская, 2008).

У лососей с продолжительным морским периодом жизни часть рыб в осенних уловах встречались с гонадами на III и III–IV стадиях зрелости. Молодые неполовозрелые особи этих видов лососей появляются в Охотском море вместе с сородичами, созревшими в это лето, которые мигрировали к рекам на нерест. Установлены особенности миграции неполовозрелых особей кеты при транзите через прикурильские воды океана. Во-первых, при одновременном и раннем по срокам появлении в Охотском море кеты разных популяций (Бирман, 1968). Во-вторых, гипотетически говоря, о нагуле кеты в Охотском море только на первом и последнем годах жизни (Каев, 2003).

Мы полагаем, что те неполовозрелые самки кеты и нерки, у которых в течение осенних месяцев протекает лишь процесс начальных и средних фаз вакуолизации плазмы (особенно в октябре) в Охотском море, не будут участвовать в нересте текущего года. Самки с такой стадией зрелости встречаются в море в течение всего периода морского нагула, и даже после нерестовых миграций основных возрастных групп. На нерест такие рыбы должны пойти в следующем вегетационном году (Городовская, Шершнева, 2007).

Чавыча. Осенью 2013 г. в уловах была встречена молодь чавычи средней длины 25,2 см и массы 229 г. Картина развития половых клеток в яичниках самок характеризовалась наличием ооцитов 4-й степени превителлогенеза (рис. 7, А), и даже в ооцитах с 3-й степенью наблюдается формирование желточного ядра (рис. 7, Б), что говорит о скором наступлении 4-й степени цитологических изменений половых клеток. По проведенному анализу можно заключить, что ооциты молоди чавычи в осенний период первого года морского нагула находились на 4-й степени превителлогенеза.

Следовательно, ооциты в яичниках молоди лососей, которая нагуливалась в открытой части Охотского моря, в осенний период находились на

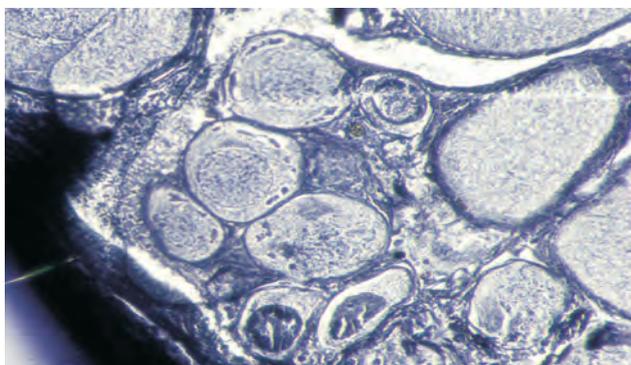


Рис. 5. Превителлогенные ооциты 1-й и 2-й степени молоди кеты в 2013 г. (ув.: 20×40)

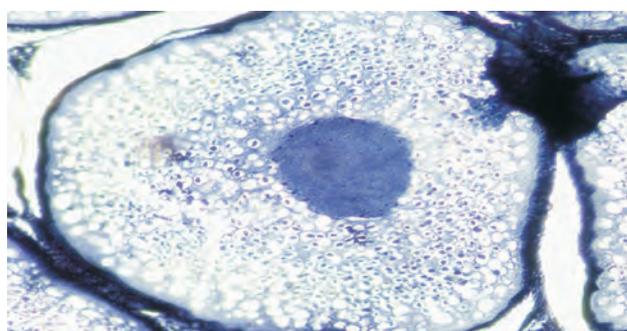


Рис. 6. Вителлогенный ооцит неполовозрелой кеты. Октябрь 2011 г. (ув.: 20×20)

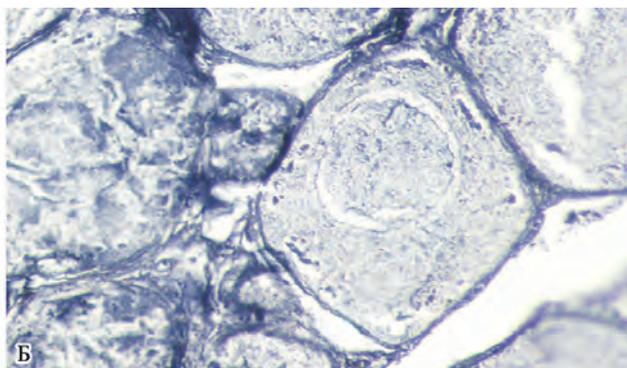
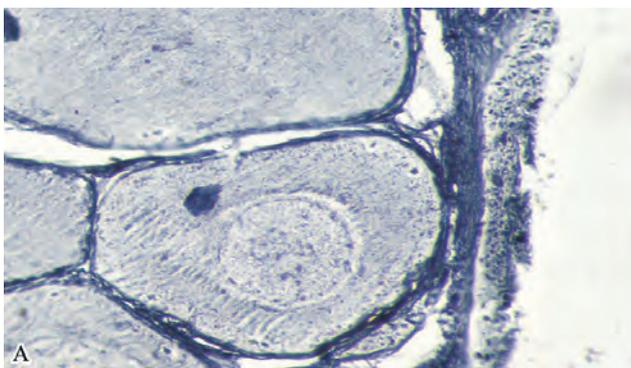


Рис. 7. Ооциты молоди чавычи 4-й степени (А), ооциты 3-й степени (Б) превителлогенеза в октябре 2013 г. (ув.: 20×40)

последних ступенях превителлогенеза и, в основном, на разных ступенях накопления запасных питательных веществ — вителлогенеза. В октябре 2011 и 2013 гг. молодь горбуши, симы, кижуча и кеты имела низкий темп полового развития по сравнению с таковым у молоди октября 2012 г.

Нерка. Для нерки, с пониженной метаболической активностью, в прибрежной зоне Западной Камчатки создавались благоприятные предпосылки к ее дальнейшему летнему нагулу вплоть до начала осенних миграций. Также относительно низкий обмен веществ у молоди нерки не стимулирует ее к совершению миграций в более кормные районы Охотского моря.

После длительного летнего нагула в прибрежной зоне Охотского моря, в октябре нерка встречалась в открытых морских водах. Обычно в яичниках нерки наблюдалась низкая степень зрелости половых клеток. Оогенез нерки в этот период достигал в основном 3-й ступени превителлогенеза. Видоспецифичной особенностью нерки являлась задержка развития ооцитов на 3-й ступени развития на длительное время, включающее годы жизни в океане вплоть до окончания океанической зимовки в год нереста соответствующей возрастной группы. Продолжительность же прохождения 4-й ступени превителлогенеза и вступления в фазы вителлогенеза у нерки невелика, определялась весенним периодом в год нереста (Иванков, 2001). Нерка, как долго созревающий вид тихоокеанских лососей, имела запас времени для нагула и накопления питательных веществ в половых клетках до созревания яичников.

В октябре 2011 и 2012 гг. у молоди нерки со средней длиной от 19,4 до 23,1 см, массой тела 153–155 г в яичниках встречались более развитые ооциты 4-й ступени превителлогенеза (рис. 8А и

8Б), хотя на гистологических препаратах часто попадались и ооциты 3-й ступени. Но основными были ооциты 4-й ступени превителлогенеза. В октябре 2013 г. молодь нерки в гистологических пробах имела среднюю длину тела 24,3 см и массу 160 г. В 2013 г. на гистологических препаратах часто наблюдались половые клетки с закладки первых жировых вакуолей по периферии ооцитов — начало вителлогенеза (рис. 9).

Следовательно, у осенней молоди нерки в последние годы наблюдается увеличение темпа полового развития. Основными клетками в яичниках были ооциты 4-й ступени превителлогенеза, в отличие от исследований М.Я. Иевлевой (1970), Г.М. Персова (1975), В.Н. Иванкова (2001), которые описывали, что основными клетками в яичниках в данный период являлись ооциты 3-й ступени цитоплазматических изменений.

Рассматривая условия обитания молоди горбуши, кеты, кижуча и симы, начиная со ската в море в 2011–2013 гг., выяснилось, что средняя температура воды в 2012 г. в районе нагула наибольшей части лососей после ската в море, была 13,2 °С. В 2013 г. прогрев вод в прибрежной части Охотского моря проходил достаточно интенсивно, в течение 10 дней июня, температура в среднем повысилась на 1,5 °С, а в дальнейшем оказалась значительно выше (более 2,5 °С). К 25 июля температура воды в акватории съемки приближалась к значениям 2012 г., а кое-где превышала средние показатели (13,8 °С). В сентябре 2013 г. наблюдалась повышенная циклоническая активность в открытых водах Охотского моря. Повторяемость штормовых ветров (более 15 м/с) отмечалась в 35% случаев, что повлияло на снижение температуры воды в слое обитания молоди. В целом, погода в сентябре–октябре была неустойчивой. К осенним

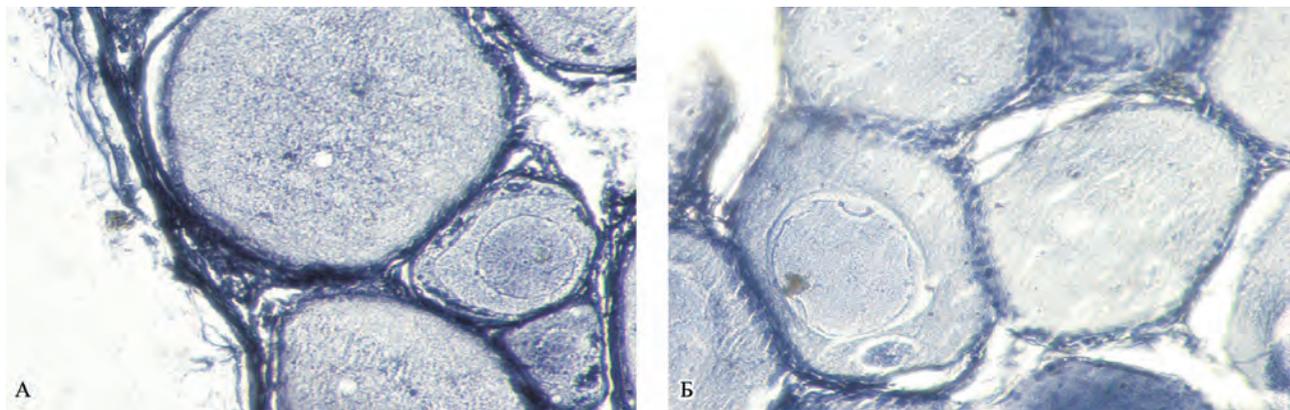


Рис. 8. Ооциты молоди нерки 3-й и 4-й ступени превителлогенеза (А) в октябре 2011 г. и (Б) в 2012 г. (ув.: 20×40)

месяцам температура воды в 2013 г. в море у Камчатского побережья была на 4–5 °С ниже по сравнению с 2012 г. Так, в юго-западной части Охотского моря температура воды в поверхностном слое не всегда достигала даже 11 °С, а в восточной части составляла 6,5–7,5 °С. В этот же период 2012 г. температура воды в районе Западной Камчатки превышала 11 °С. 2011 год по температурным и трофическим показателям был близок к 2013 г. К осеннему периоду 2011 и 2013 гг. в Охотском море наблюдалось снижение общей биомассы зоопланктона, а также кормового зоопланктона (Коваль, Коломейцев, 2012; Климов, 2013).

Надо заметить, что при таких условиях в период осеннего морского нагула у молоди горбуши, кеты, кижуча и симы содержание общих липидов в тканях не претерпевало резких изменений. Так, содержание общих липидов в тканях молоди горбуши в октябре месяце в Охотском море в среднем было на уровне 4,80–5,16% (от сырой массы), у кеты удерживалось на постоянном уровне 4,02–5,52% (сырой массы) (Климов, 2013).

Таким образом, гидрологические и трофические условия обитания молоди горбуши, кеты, кижуча, симы в открытых водах Охотского моря осенью 2011 и 2013 гг. характеризовались более низкими показателями скорости созревания и развития икринок, чем в 2012 г. С изменениями экологических факторов меняются трофические условия обитания, и вследствие этого возникают изменения в темпе полового развития (Никольский, 1974; Чмилевский, 1995). У разных видов рыб наблюдались различия по морфологическим изменениям в ооцитах разных ступеней, а также времени наступления этих различий, которые в дальнейшем будут связаны со скоростью созревания и плодовитостью взрослых рыб.

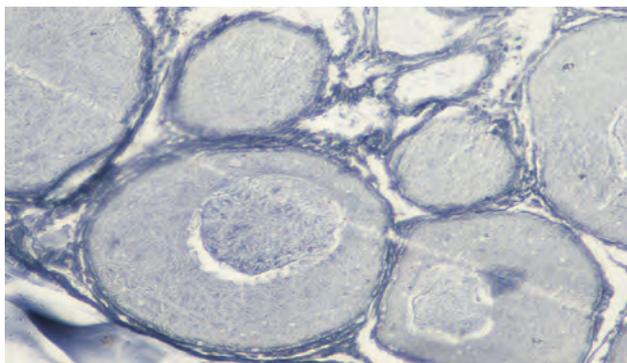


Рис. 9. Ооциты молоди нерки с начальной фазой вителлогенеза в 2013 г. (ув.: 20×40)

Чем быстрее происходит переход от одной стадии к другой в созревании ооцитов, тем меньше остается времени на резорбцию половых клеток в период морского нагула лососей, и поэтому устанавливается высокая потенциальная плодовитость (Кузнецов, 1975). Возраст наступления половой зрелости в большей степени определяется состоянием гонад на ранних этапах жизни особей. У особей, созревающих раньше, темп развития яичников молоди выше, в этих условиях формируется высокая потенциальная плодовитость. Конечная плодовитость моноциклических рыб зависит от уровня потенциальной плодовитости (Иванков, 1985). Гистологическое изучение половых клеток самок молоди тихоокеанских лососей в осенний период 2011 и 2013 гг. показало, что у лососей, которые после ската откочевывают в открытые воды Охотского моря (в частности, горбуши, кеты, кижуча, симы), темп полового развития характеризуется низкими показателями по сравнению с 2012 г.

Нерка с низкой метаболической активностью после ската остается в прибрежной зоне Охотского моря. Пищевая конкуренция для нерки в таких условиях была благоприятной, как и температурные условия. Темп созревания осенней молоди нерки 2013 г. оказался более высоким в сравнении с 2011 и 2012 гг. Основную часть покатной молоди нерки составляет озерновская нерка. Численность смолтов нерки из оз. Курильского в 2012 г. была 21,1 млн рыб (табл. 1), а в 2013 г. скатилось значительно меньше молоди — 17,3 млн рыб. Нагул невысокой численности нерки в хороших трофических условиях в прибрежной зоне Западной Камчатки создает благоприятные предпосылки к увеличению темпа роста и ускоренному половому развитию молоди нерки в октябре–ноябре в морских районах Охотского моря.

По нашим данным, молодь нерки оз. Курильского в 1979–2009 гг. скатывалась с половыми клетками на 2-й и 3-й ступени превителлогенеза, и после ската их развитие долго задерживалось на этой стадии (Городовская, Сушкевич, 2012). В осенние сезоны трех последних лет наблюдалось

Таблица 1. Скат молоди нерки из оз. Курильского, млн рыб

Год ската	Численность
2010	38,7
2011	12,9
2012	21,1
2013	17,3
2014	10,0

преобладание поздней — 4-й ступени превителлогенеза. В 2013 г. (год с более благоприятными условиями нагула для нерки, чем 2011 и 2012) появились половые клетки с закладкой первых жировых вакуолей по периферии ооцитов — начало вителлогенеза (рис. 9). У нерки более чем половина процессов превителлогенеза ооцитов проходит в пресной воде, причем темпы их крайне низки. Смена ступени занимает более полугода — весна, лето и осень, с замедлением развития в зимние сезоны. В первый год нагула в море темп развития ускоряется — период смены предпоследней ступени на завершающую ступень в превителлогенезе занимает 3–4 месяца, в дальнейшем уравнивается с таковым у кеты.

Как мы убедились, летне-осенний термический режим в период нагула в 2011–2013 гг. повлиял на скорость развития молоди разных видов лососей и проявился в снижении их темпа развития, а в отношении нерки, напротив — отмечено постепенное повышение. Это противоречие объясняется условиями нагула молоди нерки в озере и в ранний морской периоды (июль–август). Скатившаяся в 2013 г. молодь возраста 2+ нагуливалась в озере в первый год совместно с покатниками 2012 г. (численностью 35,0 млн рыб), во второй год — с покатниками 2014 г. (27,3 млн рыб) (табл. 1). Соответствующая численность для нагуливающейся молоди ската 2012 г. — 38,4 и 34,0 млн рыб, для молоди ската 2011 г. — 51,6 и 34,0 млн рыб. Из трех скатившихся генераций наиболее благоприятные условия в озере по численности совместно нагуливающейся молоди в озере были у покатников 2013 г.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С изменениями экологических факторов осенью разных лет происходили изменения трофических условий, вследствие чего возникали особенности темпа полового развития. В 2011 и 2013 гг. наблюдался замедленный темп созревания гонад у осенней молоди горбуши, кеты, кижуча и симы, нагуливающих после ската в открытых водах Охотского моря, в сравнении с более теплым 2012 г.

Молодь нерки 2011–2013 г., имея другую стратегию осеннего морского нагула и в связи с невысокой численностью смолтов озерновской нерки последних лет, оказалась в лучших кормовых условиях нагула. Нерка с низкой метаболической активностью после ската оставалась до осени в

прибрежной зоне Охотского моря, где трофические и температурные условия были благоприятны.

Основную часть молоди нерки в осенний период составляла озерновская нерка. В октябре 2013 г. темп полового развития у нее был выше, чем в 2011 и 2012 г., так как она нагуливалась в озере с двумя поколениями в сумме по численности меньшей, чем молодь двух предыдущих лет.

Данные факты свидетельствуют о возможном влиянии на дальнейший темп созревания гонад взрослых особей этих видов лососей, а также на плодовитость самок. У молоди лососей с ускоренным темпом развития яичников наблюдается высокая скорость созревания взрослых особей и формируется высокая потенциальная плодовитость. А конечная плодовитость моноциклических рыб зависит от уровня потенциальной плодовитости.

Самки неполовозрелой кеты, у которых в течение осенних месяцев в Охотском море протекает лишь процесс начальных фаз вакуолизации плазмы (особенно в октябре месяце), не будут участвовать в нересте текущего года.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам лаборатории морских исследований лососей КамчатНИРО А.С. Климову, И.В. Жигановой, участвовавшим в сборе и обработке гистологических материалов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бирман И.Б.* 1968. О миграциях лососей в Охотском море // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 64. С. 35–42.
- Волкова О.В., Елецкий Ю.К.* 1982. Основы гистологии с гистологической техникой. М.: Медицина. 304 с.
- Городовская С.Б.* 2008. Влияние факторов среды на гаметогенез нерки р. Озерная (Западная Камчатка): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 25 с.
- Городовская С.Б., Шершинева В.И.* 2007. Уточнение критериев неполовозрелости кеты и нерки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 9. С. 35–67.
- Городовская С.Б., Жиганова И.В.* 2011. Характеристика биохимических показателей и темпа гаметогенеза молоди нерки в ранний морской период жизни в прикамчатских водах Охотского моря в 2005–2007 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Кам-

- чатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 23. С. 26–32.
- Городовская С.Б., Сушкевич А.С.* 2012. Оценка характера возрастного расщепления половозрелой озерновской нерки по темпу гаметогенеза покатной молоди // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 27. С. 38–45.
- Ерохин В.Г.* 2002. Биология молоди тихоокеанских лососей в прикамчатских водах Охотского моря : Дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 145 с.
- Иванков В.Н.* 1985. Плодовитость рыб. Владивосток: ДВГУ. 85 с.
- Иванков В.Н.* 2001. Репродуктивная биология рыб. Владивосток: ДВГУ. 224 с.
- Иевлева М.Я.* 1970. Состояние гонад у молоди красной в период миграции из реки в море // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 73. С. 54–71.
- Каев А.М.* 2003. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой. Южно-Сахалинск: СахНИРО. 288 с.
- Кизеветтер И.В.* 1973. Биохимия сырья водного происхождения. М.: Пищ. пром-сть. 442 с.
- Климов А.В.* 2013. Результаты биохимических исследований тихоокеанских лососей на постака-
- тадромных этапах их онтогенеза // Матер. отчет. сессии ФГУП «КамчатНИРО» по итогам науч.-исслед. работ в 2012 г. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 196–203.
- Коваль М.В., Коломейцев В.В.* 2012. Особенности гидрологических условий и нагула молоди лососей в прибрежных водах Западной Камчатки в июле 2011 г. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 24. С. 26–32.
- Кузнецов Ю.К.* 1975. О морфологии ооцитов протоплазматического роста у рыб с различным темпом полового созревания на примере представителей вида *Osmerus eperlanus* (L.) // Экологич. пластичность половых циклов и размножения рыб. Л.: ЛГУ. С. 50–65.
- Лав Р.М.* 1976. Химическая биология рыб. М.: Пищ. пром-сть. 349 с.
- Никольский Г.В.* 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Наука. 364 с.
- Персов Г.М.* 1975. Дифференциация пола у рыб. Л.: ЛГУ. 148 с.
- Чмилевский Д.А.* 1995. Влияние пониженной температуры на оогенез тилапии *Oreochromis mossambicus*. 3. Воздействие на рыб в возрасте 30 и 60 суток после вылупления // Вопр. ихтиол. Т. 35. № 2. С. 266–272.