УДК 597.553.2

DOI 10.15853/2072-8212.2016.40.24-31

СОСТОЯНИЕ КЛЕТОК ЯИЧНИКОВ МОЛОДИ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ В КАМЧАТСКОМ ЗАЛИВЕ (ТИХИЙ ОКЕАН) ЛЕТОМ 2010 И 2013 ГГ.

С.Б. Городовская, А.С. Сушкевич

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

МОЛОДЬ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ, ООЦИТЫ, ТЕМП РАЗВИТИЯ ЯИЧНИКОВ, РАННИЙ МОРСКОЙ ПЕРИОД НАГУЛА

На основании гистологического анализа получены первые данные, характеризующие особенности строения гонад молоди тихоокеанских лососей летом в прикамчатских водах Тихого океана. Показаны различия в темпе развития яичников молоди с разными жизненными циклами в ранний период морской жизни. Проведен сравнительный анализ скорости развития яичников молоди лососей в Камчатском заливе (Восточная Камчатка) и в прибрежных водах Охотского моря (Западная Камчатка) в июле–августе 2010 и 2013 гг.

THE STATE OF THE OOCYTES IN THE GONADS OF JUVENILE PACIFIC SALMON WITHIN KAMCHATSKY GULF (PACIFIC OCEAN) IN SUMMER OF 2010 AND 2013

S.B. Gorodovskaya, A.S. Sushkevich

Senior scientist, Ph. D.; researcher; Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography 683000 Petropavlosk-Kamchatsky, Naberedzhnaya, 18
Tel., fax: (4152) 41-27-01, 22-64-20. E-mail: gorodovskaya.s.b@kamniro.ru

JUVENILE PACIFIC SALMON, OOCITES, OVARY DEVELOPMENT RATE, EARLY PERIOD OF FEEDING AT SEA

The data to figure out specifics of gonad structure of juvenile Pacific salmon sampled in summer in the Pacific Ocean waters off Kamchatka were obtained first time based on histological analysis. Differences in the ovary development rate were demonstrated for the young fish with different strategies during their early period of feeding at sea. Comparative analysis was made for the development rate of ovaries in juvenile fish from Kamchatsky Gulf (East Kamchatka) and in the costal waters of the Okhotsk Sea (West Kamchatka) in July–August in 2010 and 2013.

Изучение закономерностей развития и строения гонад у рыб необходимо для решения теоретических проблем и практических вопросов рыбного хозяйства (Мурза, Христофоров, 1982; Чмилевский, 1995). Тихоокеанские лососи являются одними из наиболее ценных видов рыб, поэтому различные стороны их биологии были и остаются до сих пор предметом изучения. Несмотря на обилие работ, посвященных гаметогенезу тихоокеанских лососей (Персов, 1966, 1968, 1972; Иевлева, 1970, 1985; Иванков, 1983, 1985; Грачев, 1971; Толстяк, 1988; Ishida, Ito, 1998), ряд сторон исследован недостаточно полно.

Работа посвящена изучению цитологического строения ооцитов молоди некоторых видов лососей в ранний морской период нагула в прикамчатских водах Тихого океана в 2010 и 2013 гг.

Цель исследования — оценка темпа развития яичников молоди лососей в период ранних морских миграции в прикамчатских водах Тихого океана на основе гистологических показателей гонад.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалы собраны в ходе научно-исследовательских экспедиций судна МРТК-316 в прикамчатские воды Тихого океана в августе 2010 и 2013 гг. (рис. 1А). Общее количество молоди лососей — 150 шт., в том числе по 25 шт. молоди чавычи и кижуча в 2010 г. и кеты, нерки, чавычи и кижуча в 2013 г.

Для сравнения использовали пробы молоди из прибрежных вод Западной Камчатки, собранные в ходе научно-исследовательских экспедиции МРТК-316 в Охотском море в июле 2010 и 2013 гг. (рис. 1Б). В работе показаны результаты гистологического анализа гонад от особей каждого вида, отловленных в период летних морских миграций охотоморской молоди лососей.

Сбор и обработка проб проводились стандартными методами. Пробы гонад для гистологического анализа фиксировали в жидкости Буэна. Кусочки половых желез заливали в парафин с воском, далее подвергали проводке через спирты возрастающей концентрации. После абсолютного спир-

Рис. 1. Схема траловых станций, выполненных на НИС МРТК-316 в водах Восточной Камчатки в августе и в прибрежных водах Западной Камчатки в июле 2010 и 2013 гг.
 Fig. 1. Scheme of the trawl survey accomplished from the RV MРТK-316 in the waters of East Kamchatka in August and in the coastal waters of West Kamchatka in July in 2010 and 2013

та яичники проводили через хлороформ и парафин-хлороформ. Срезы изготавливали толщиной 5–7 мкм и окрашивали железным гематоксилином по методике Гейденгайна (Волкова, Елецкий, 1982).

При изучении гистологических препаратов самок молоди нерки, кеты, чавычи и кижуча под микроскопом Olympus просчитывали и измеряли ооциты разных ступеней развития. Проведено 1020 измерений диаметра ооцитов и их ядер на 300 препаратах. Препараты каждой стадии развития ооцитов оцифровывались и фотографировались.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Кижуч. В 2010 г. яичники молоди кижуча из Камчатского залива были собраны в августе, когда физиологическая перестройка организма после ската в морские воды уже закончилась. В половых клетках молоди кижуча находились ооциты с отложением жировых вакуолей по периферии ооплазмы (рис. 2А). Такое строение свидетельствует, что в гонадах молоди проходил процесс накопления жировых веществ, важного и заключительного периода развития ооцитов — вителлогенеза. В небольшом количестве встречались клетки 3-й ступени превителлогенеза. Средний диаметр ооцитов кижуча основной вителлогенной стадии развития был равен $190,7 \pm 0,08$ мкм (табл. 1).

В августе 2013 г. в Камчатском заливе также были отобраны пробы яичников молоди кижуча. В гонадах самок молоди наблюдались вителлогенные ооциты (рис. 2Б). Большинство из них находились в средней фазе вителлогенеза — накопления жировых и белковых вакуолей не только по периферии клетки, но и в центральной зоне плазмы. Ооциты начальной фазы вителлогенеза встре-

чались не часто и имели средний диаметр $187,5 \pm 0,07$ мкм.

Сравнивая показатели темпа развития половых клеток самок лососей из Камчатского залива с данными развития гонад молоди в период раннего морского нагула в Охотском море в 2013 г. (Городовская, Сушкевич, 2014), можем сказать, что в яичниках охотоморского кижуча наблюдалось большое разнообразие созревающих ооцитов. Клетки встречались с разным количеством жировых вакуолей, начиная с периферии клетки и переходя в центральную зону ооцита (рис. 2В), и также 3-й ступени превителлогенеза. У многих ооцитов жировые вакуоли распространялись до центральной части цитоплазмы. Основными развивающимися клетками являлись ооциты вителлогенеза на стадии накопления питательных веществ в околоцентральной зоне ооплазмы.

Данные процессы свидетельствуют, что в яичниках молоди проходило интенсивное формирование запаса жировых веществ. Диаметр ооцитов

Таблица 1. Изменения среднего диаметра ооцитов молоди кижуча в период начального морского нагула в Камчатском заливе (Тихий океан) и в прибрежье Охотского моря в 2010 и 2013 гг. (мкм)
Table 1. Changes in the average diameter of oocyte of juvenile coho salmon in the period of early marine feeding in Kamchatsky Gulf (Pacific Ocean) and in the coastal waters of the Okhotsk Sea in 2010 and 2013 (mcm)

Год ската	Превителлогенез, 3-я ступень	Превителлогенез, 4-я ступень	Вителлогенез нач. фазы	Вителлогенез
Камчатский залив				
2010	—	—	$190,7 \pm 0,08$	—
2013	$138,9 \pm 0,13$	—	$187,5 \pm 0,07$	—
Охотское море				
2010	$148,7 \pm 0,10$	$200,4 \pm 0,10$	$241,6 \pm 0,10$	—
2013	$180,0 \pm 0,13$	$196,3 \pm 0,14$	$256,0 \pm 0,11$	$279,0 \pm 0,09$

Рис. 2. Ооциты вителлогенеза в яичниках молоди кижуча в Камчатском заливе (Тихий океан) в августе 2010 г. (А, ув. 20×40) и в августе 2013 г. (Б, ув. 20×40); в Охотском море в июле 2013 г. (В, ув. 20×20)
Fig. 2. The vitellogenic oocytes in the gonads of young coho salmon sampled in Kamchatsky Gulf (Pacific Ocean) in August of 2010 (A, magnif. 20×40) and 2013 (Б, magnif. 20×40) and in the Okhotsk Sea (C) in July of 2013 (C, magnif. 20×20)

кижуча 3-й ступени превителлогенеза составлял в среднем $180,0 \pm 0,13$ мкм. Средний размер клеток начальной фазы накопления питательных веществ — $256,0 \pm 0,11$ мкм. Диаметр клеток, в которых жировые вакуоли распространялись до центральной части цитоплазмы молоди, в среднем доходил до $279,0 \pm 0,09$ мкм (табл. 1).

В августе 2010 г. в водах Камчатского залива наблюдался более высокий темп развития ооцитов молоди кижуча, по сравнению со скоростью развития гонад самок 2013 г. Но в Камчатском заливе темп развития яичников молоди кижуча имел более низкие показатели, по сравнению со скоростью развития гонад охотоморского кижуча как в июле 2010, так и 2013 гг. В отличие от размерно-массовых показателей тела молоди кижуча (табл. 2). Средняя длина и масса тела молоди кижуча из вод Камчатского залива значительно превышают эти показатели молоди охотоморского кижуча.

Чавыча. Яичники молоди чавычи в Камчатском заливе в 2010 г. характеризовались половыми

клетками с отложением жировых вакуолей по периферии ооплазмы (рис. 3А) — вителлогенез. В небольшом количестве встречались клетки 3-й ступени превителлогенеза ($100,0 \pm 0,07$ мкм). Средний диаметр ооцитов чавычи основной вителлогенной стадии развития равен $146,5 \pm 0,03$ мкм.

В 2013 г. яичники молоди чавычи имели основную группу ооцитов на 3-й ступени превителлогенеза с хорошо сформированным периферическим кольцом (рис. 3Б). Средний диаметр ооцитов чавычи в этот период равен $110,0 \pm 0,09$ мкм. В Охотском море 2013 г. яичники молоди чавычи также имели ооциты 3-й ступени превителлогенеза, в которых наблюдалось периферическое кольцо с несколькими белковыми вакуолями. Средний диаметр ооцитов чавычи в этот период равен $115,0 \pm 0,11$ мкм (рис. 3В, табл. 3).

Темп развития половых клеток молоди чавычи в 2010 г. в водах Камчатского залива оказался схожим со скоростью развития ооцитов чавычи в Охотском море. Если рассматривать темп развития

Таблица 2. Размерно-весовые характеристики молоди кижуча и чавычи в Камчатском заливе (август) и Охотском море (июль)
Table 2. Size-weight characteristics of juvenile coho salmon and chinook salmon in Kamchatsky Gulf (August) and in the Okhotsk Sea (July)

Вид	Год	Охотское море		Камчатский залив	
		Ср. длина	Ср. масса	Ср. длина	Ср. масса
Кижуч	2010	14,8 (10,0–30,8)	43,8 (12,0–168,4)	18,7 (12,6–254,9)	98,1 (22,4–231,6)
	2013	14,9 (9,7–24,2)	51,8 (8,9–202,7)	20,2 (13,4–23,5)	114,0 (26,1–168,2)
Чавыча	2010	13,1 (9,3–17,0)	29,9 (9,3–70,3)	15,0 (11,0–30,2)	43,8 (12,8–362,3)
	2013	13,6 (9,8–18,5)	35,4 (11,5–93,3)	17,0 (12,6–21,8)	65,8 (24,7–131,2)

Рис. 3. Ооцит начала вителлогенеза в яичниках молоди чавычи в Камчатском заливе (Тихий океан) в августе 2010 г. (А, ув. 20×20); ооциты 3-й ступени превителлогенеза у самок восточнокамчатской чавычи в августе 2013 г. (Б, ув. 20×40); ооцит 3-й ступени превителлогенеза у самок чавычи в Охотском море в июле 2013 г. (В, ув. 20×40)

Fig. 3. The oocyte during early vitellogenesis in the gonads of young chinook salmon sampled in Kamchatsky Gulf (Pacific Ocean) in August of 2010 (A, magnif. 20×20); the oocytes during the 3rd stage of previtellogenesis in female chinook salmon from East Kamchatka sampled in August of 2013 (B, magnif. 20×40); the oocyte during the 3rd stage of previtellogenesis in female chinook salmon sampled in the Okhotsk Sea in July of 2013 (C, magnif. 20×40)

половых клеток 2013 г., то более зрелыми были яичники самок чавычи в июле в Охотском море.

Размерно-весовые показатели молоди чавычи в водах Камчатского залива превышают показатели молоди из Охотского моря (табл. 2).

Нерка. В августе 2013 г. яичники молоди нерки Камчатского залива имели ооциты 3-й ступени превителлогенеза с периферическим кольцом, кольцо имело неплотную структуру закладки включений РНК в ооплазму (рис. 4А). Отложение жира и белковых вакуолей по периферии половых клеток не наблюдалось. Средний диаметр ооцитов 3-й ступени превителлогенеза данной молоди нерки был равен $95 \pm 0,11$ мкм.

В прикамчатских водах Охотского моря пробы гонад молоди нерки были собраны в июле 2013 г. В период подготовки к покатной миграции, ооциты у молоди нерки уже находились на 3-й ступени превителлогенеза, периферическое кольцо имело плотную конфигурацию (Городовская и др., 2009; Городовская, Сушкевич, 2014). Гистологический

Таблица 3. Изменения среднего диаметра ооцитов молоди чавычи в период начального морского нагула в Камчатском заливе (Тихий океан) и в прибрежье Охотского моря в 2010 и 2013 гг. (мкм)
Table 3. Changes in the average diameter of oocyte of juvenile chinook salmon in the period of early marine feeding in Kamchatsky Gulf (Pacific Ocean) and in the coastal waters of the Okhotsk Sea in 2010 and 2013 (mcm)

Год ската	Превителлогенез, 3-я ступень	Превителлогенез, 4-я ступень	Вителлогенез нач. фазы
Камчатский залив			
2010	$100,0 \pm 0,07$	$127,8 \pm 0,11$	$146,5 \pm 0,11$
2013	$110,0 \pm 0,09$	—	—
Охотское море			
2010	$100,9 \pm 0,09$	$125,3 \pm 0,10$	$150,5 \pm 0,13$
2013	$115,0 \pm 0,11$	—	—

анализ строения ооцитов молоди нерки в ранний морской период показал, что половые клетки находились на 3-й ступени цитоплазматического роста, но уже с пористой структурой периферического кольца, которое по всей площади пронизано включениями РНК (рис. 4Б). Средний диаметр ооцитов 3-й ступени превителлогенеза данной молоди нерки равен $112 \pm 0,09$ мкм. Самки молоди нерки в Охотском море в июле имели ооциты более крупных размеров и вследствие этого имели более высокий темп развития, чем молодь нерки в августе из Камчатского залива.

Средние длина и масса тела молоди нерки в водах Камчатского залива в 2013 г. превосходили аналогичные показатели тела в прибрежье Охотского моря.

Кета. В яичниках кеты в Камчатском заливе в августе 2013 г. присутствовали ооциты 2-й ступени превителлогенеза. В гонадах встречалось значительное количество ооцитов 3-й ступени (рис. 5А). Средний диаметр ооцитов кеты 2-й ступени превителлогенеза в этот период равен $68 \pm 0,11$ мкм, 3-й ступени — $80 \pm 0,13$ мкм. Доля ооцитов 3-й ступени доходила до 37% от всех просчитанных клеток.

В Охотском море в июле 2013 г. яичники кеты характеризовались наличием ооцитов заканчивающейся 3-й ступени превителлогенеза. В таких ооцитах периферическое кольцо темной окрашенной ооплазмы истончается и наблюдается нитевидное образование вокруг большого ядра клетки (рис. 5Б), таких клеток насчитывалось до 85%. Средний диаметр ооцитов кеты 3-й ступени превителлогенеза в этот период равен $93 \pm 0,08$ мкм. У многих клеток такой стадии часто наблюдается

Рис. 4. Ооциты 3-й ступени превителлогенеза в яичниках молоди нерки в Камчатском заливе в августе (А, ув. 20×40) и в Охотском море в июле 2013 г. (Б, ув. 20×20)
Fig. 4. The oocytes during the 3rd stage of previtellogenesis in the gonads of young sockeye salmon sampled in Kamchatsky Gulf in August (A, magnif. 20×40) and in the Okhotsk Sea in July of 2013 (B, magnif. 20×20)

желточное ядро — образование следующей, 4-й ступени развития превителлогенеза. Такое строение ооцитов у молоди кеты прикамчатских вод Охотского моря в 2013 г. свидетельствует об ускоренном темпе развития яичников. Средние длина и масса тела кеты так же, как у другой молоди лососей в Камчатском заливе, характеризовались большими размерами в отличие от показателей тела молоди побережья Охотского моря (табл. 4).

Анатомическое строение и размер ооцитов молоди лососей из Камчатского залива в ранний морской период показали низкий уровень развития половых клеток, по сравнению с яичниками самок молоди из прикамчатских вод Охотского моря (Городовская, Сушкевич, 2014). Хотя надо отметить, что пробы гонад молоди из Камчатского залива (с 22 по 30 августа) были взяты позже, чем в Охотском море (20 июня – 25 июля). И анализируемая молодь имела средние размер и вес тела большие, чем молодь лососей в Охотском море (у нерки Охотского моря длина 12,6 см, вес 24,3 г; Камчатского залива — 13,4 см и 31,7 г).

Для более подробных сравнительных характеристик темпа развития репродуктивной системы молоди лососей с разных вод, омывающих побережье Камчатки, необходимо знать возрастную

структуру популяций лососей, т. к. она имеет различия у популяций разных побережий Камчатки.

В прибрежных морских водах некоторые факторы среды приобретают решающее значение для роста и развития популяций лососей, поскольку определяют не только численность поколений, но и скорость созревания рыб. Основным из факторов в морском побережье является кормовая база лососей.

Кормовая база молоди лососей в водах Охотского моря значительно богаче, чем трофические условия в водах Камчатского залива Тихого океана (Морозова, 2010а, 2010б, 2011; Коваль, Морозова, 2012). Молодь нерки, самого востребованного вида при добыче тихоокеанских лососей, в Камчатский залив скатывалась из рек побережья, в которых кормовая база молоди лососей значительно беднее, в сравнении с Курильским озером Западной Камчатки (Миловская, 2006).

Молодь чавычи Камчатского залива, питающаяся преимущественно нектоном (70%), в 2010 г. легко переключилась на широко распространенные в водах залива в этот год копеподы (46%) (Морозова, 2011). В Камчатском заливе с узким шельфом молодь лососей вынуждена потреблять все доступные кормовые организмы. В связи с этим

Таблица 4. Размерно-весовые характеристики молоди нерки и кеты в Камчатском заливе (август) и Охотском море (июль)

Table 4. Size-weight characteristics of juvenile sockeye salmon and chum salmon in Kamchatsky Gulf (August) and in the Okhotsk Sea (July)

Вид	Год	Охотское море		Камчатский залив	
		Ср. длина	Ср. масса	Ср. длина	Ср. масса
Нерка	2013	12,6 (7,0–18,8)	24,3 (3,5–79,4)	13,4 (8,3–21,0)	31,7 (5,3–115,6)
Кета	2013	7,8 (5,4–10,8)	5,4 (1,5–14,7)	14,4 (8,1–20,8)	37,0 (5,3–114,2)

А

Б

Рис. 5. Ооциты 2-й и 3-й ступеней превителлогенеза в яичниках молоди кеты в Камчатском заливе в августе 2013 г. (А, ув. 20×40) и в Охотском море в июле 2013 г. (Б, ув. 20×40)

Fig. 5. The oocytes during the 2nd and 3rd stages of previtellogenesis in the gonads of young chum salmon sampled in Kamchatsky Gulf in August of 2013 (A, magnif. 20×40) and in the Okhotsk Sea in July of 2013 (B, magnif. 20×40)

широта спектра в питании молоди лососей в Камчатском заливе выше, но это не влияет положительно на скорость развития половых клеток у молоди. Хотя увеличивает показатели размера и массы особей.

В прибрежье с развитым морским шельфом (Западная Камчатка) наблюдаются более высокая численность и плотность кормовых объектов молоди лососей, т. к. большие площади водной акватории значительно прогреваются (Морозова, 2010б), соответственно, создаются благоприятные условия для формирования более высокого темпа развития яичников у самок молоди лососей.

Таким образом, в ранний морской период жизни молоди тихоокеанских лососей западно-камчатских и восточно-камчатских стад существует коренное отличие. Молодь лососей Камчатского залива тратит много усилий для отлова и усвоения разнообразных пищевых организмов, молодь Охотского моря использует богатые ресурсы обширного морского шельфа. Качество и количество корма имеет решающее значение для роста и скорости развития половых желез молоди, и особенно в критический ранний морской период жизни молоди лососей.

Процесс резорбции половых клеток, протекающий в яичниках лососей в морской период жизни и продолжающийся вплоть до захода рыб в реки на нерест, является механизмом регуляции конечной плодовитости (Иванков, 1983; Иванков, Андреев, 1972). У молоди лососей с ускоренным темпом развития яичников наблюдается высокая скорость созревания взрослых особей с низким уровнем резорбции, поэтому формируется высокая потенциальная плодовитость, следовательно, и конечная плодовитость моноциклических рыб.

Низкие показатели темпа развития гонад молоди лососей из Камчатского залива отражаются на задержке подходов половозрелых особей данных поколений с увеличением возраста, уменьшении плодовитости, а также на сроках созревания производителей лососей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В 2010 г. в водах Камчатского залива яичники молоди кижуча показали высокий темп развития, в сравнении с гонадами самок 2013 г. Но, в сравнении с показателями темпа развития яичников охотоморского кижуча, скорость развития яични-

ков молоди восточно-камчатского кижуча имела низкие показатели как в 2010, так и в 2013 гг.

Темп развития половых клеток молоди чавычи в 2010 г. в водах Камчатского залива оказался схожим со скоростью созревающих ооцитов молоди из Охотского моря. В 2010 г. молодь чавычи Восточной Камчатки легко поменяла главный кормовой объект, сократив небогатую нектонную пищу на получившие широкое распространение в тот год копеподы, и сохранила высокий уровень наполнения желудков. Трофические условия очень важны для роста и созревания рыб. У молоди восточно-камчатской чавычи этот фактор отразился на скорости развития половых продуктов. В августе 2013 г. темп развития половых клеток молоди чавычи восточного прибрежья характеризовался более низкими показателями, чем скорость развития яичников чавычи в июле в прибрежье Охотского моря.

Темп полового развития яичников молоди лососей (кижуча, чавычи, нерки, кеты), пойманной в августе в водах Камчатского залива (Тихий океан) в 2013 г., характеризовался низкими показателями, по сравнению со скоростью гаметогенеза молоди в Охотском море.

В морских водах основным фактором среды является кормовая база молоди лососей, которая приобретает решающее значение в формировании численности стад и скорости созревания рыб. В прибрежных водах кормовая база молоди, где происходит нагул в ранний морской период жизни западно-камчатских и восточно-камчатских популяций лососей, существенно отличается. Прибрежье Охотского моря с развитым шельфом обладает высокой численностью и плотностью кормовых объектов молоди лососей, соответственно, имеет благоприятные условия для формирования более высокого темпа развития яичников у самок молоди лососей, чем в Камчатском заливе. Низкий темп развития гонад молоди лососей Камчатского залива обуславливает поздние сроки созревания лососей, меньшую плодовитость, а также задержку подходов половозрелых особей.

БЛАГОДАРНОСТИ

В сборе и обработке гистологических материалов авторам помогали сотрудники лаборатории морских исследований лососей КамчатНИРО: А.В. Климов, Л.Н. Смородина, Л.Ф. Урусова, которым авторы искренне благодарны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волкова О.В., Елецкий Ю.К. 1982. Основы гистологии с гистологической техникой. М.: Медицина. 304 с.
- Городовская С.Б., Сушкевич А.С. 2014. Темп развития гонад молоди разных видов тихоокеанских лососей в ранний морской период жизни 2010–2012 гг. // Вестник КамчатГТУ. Сб. науч. тр. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ. Т. 17. С. 40–45.
- Городовская С.Б., Шершнев В.И., Декиштейн А.Б. 2009. Гистологические и физиологические показатели молоди нерки в первое лето и осень нагула в море // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. трудов. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. Вып. 12. С. 33–48.
- Грачев Л.Е. 1971. Изменение количества ооцитов в морской период жизни у некоторых представителей тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в процессе формирования их плодовитости: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 25 с.
- Иванков В.Н. 1983. О причинах изменчивости плодовитости и возраста полового созревания у моноциклических рыб на примере лососей рода *Oncorhynchus* // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 5. С. 805–812.
- Иванков В.Н. 1985. Плодовитость рыб. Владивосток: ДВГУ. 85 с.
- Иванков В.Н., Андреев А.А. 1972. Экология и моделирование популяции южнокурильской горбуши // Уч. записки ДВГУ. Т. 60. С. 3–26.
- Иевлева М.Я. 1970. Состояние гонад у молоди красной в период миграции из реки в море // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хозяйства и океанографии. Сб. науч. тр. Т. 73. С. 54–71.
- Иевлева М.Я. 1985. Оценка темпа полового развития смолтов нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) р. Озерной (Камчатка) при прогнозировании возрастной структуры половозрелой части популяции // Вопр. ихтиологии. Т. 25. Вып. 3. С. 452–458.
- Коваль М.В., Морозова А.В. 2012. Состав ихтиофауны, распределение и пищевые отношения массовых видов рыб в эпипелагиали Камчатского залива в период нагула молоди тихоокеанских лососей // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. Вып. 23. С. 37–51.
- Миловская Л.В. 2006. Влияние условий нагула молоди нерки в Курильском озере на структуру чешуи, размеры покотников и выживаемость поколений // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. Вып. 8. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 166–187.
- Морозова А.В. 2010а. Питание наиболее массовых видов рыб в прибрежных водах Западной Камчатки в летний период // Бюллетень № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 250–261.
- Морозова А.В. 2010б. Пищевые отношения посткатадромной молоди лососей и других видов рыб в прибрежных водах Юго-Западной Камчатки в летний период // Тез. докл. VIII конф. по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных. Калининград: АтлантНИРО. С. 72–73.
- Морозова А.В. 2011. Питание массовых видов рыб в прибрежных водах Восточной Камчатки в летний период // Бюллетень № 6 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 247–253.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. 1982. Оогенез у атлантического лосося *Salmo salar* L. // Сб. науч. тр. Гос. НИОРХ. Вып. 178. С. 48–75.
- Персов Г.М. 1966. Ранний период гаметогенеза у проходных лососей // Труды ММБИ. Вып. 12 (16). С. 7–44.
- Персов Г.М. 1968. Изменения в темпе развития гонад у тихоокеанских лососей в ходе их эволюции // В кн.: Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции. М.: Наука. С. 66–82.
- Персов Г.М. 1972. Надежность функционирования воспроизводительной системы рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 12. Вып. 2 (73). С. 258–272.
- Толстяк Т.И. 1988. Влияние искусственных условий выращивания на физиологическое состояние молоди красной // Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, март 1988 г. С. 333–335.
- 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. ихтиологии. Т. 35. № 2. С. 266–272.
- Ishida Y., Ito S. 1998. Salmon abundance in offshore waters of the North Pacific Ocean and its relationship to coastal salmon returns // Bull. NPAFC. № 1. Vancouver, Canada. P. 334–339.