

УДК 597-146.53:597.553.2

**Аномалии гонад у горбуши острова Итуруп. Сезонная и межгодовая динамика. Возможные причины появления**

Т. Ю. Углова, Н. В. Кловач, Е. В. Микодина

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), г. Москва

E-mail: Tasha-ug@yandex.ru

Во время нерестовой миграции горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) — самого массового вида рыб среди тихоокеанских лососей, с охотоморской стороны о. Итуруп (южные Курильские о-ва) в период 2012—2014 гг. проводили исследование анатомического строения её гонад. Установлено, что у мигрирующих для нереста к побережью острова производителей доля рыб с аномалиями в строении семенников (фенодевиантами), варьирует в интервале 7—49% и разнонаправленно изменяется в исследованных локациях как в течение нерестового хода, так и в разные годы периода наблюдений. В различных районах о. Итуруп динамика доли рыб с аномалиями семенников сходна. Обсуждаются возможные причины, приводящие к появлению аномалий воспроизводительной системы у самцов горбуши, влияющие на формирование гонад самцов и самок с формированием большого разнообразия аномалий гонад. Анализ полученных данных подтверждает гипотезу о многофакторном воздействии среды обитания на половые железы у тихоокеанских лососей, приводящем к появлению фенодевиантов. Не исключается, что часть патологий репродуктивной системы, возможно, является нормой для этих видов рыб.

**Ключевые слова:** горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, самцы, фенодевианты, южные Курильские о-ва.

**ВВЕДЕНИЕ**

Строение и функционирование репродуктивной системы рыб является одним из важнейших показателей их жизнеспособности и состояния популяций. Ухудшение качества среды обитания может определять частоту и тяжесть нарушений в строении рыб, в т.ч. гонад у тихоокеанских лососей [Пукова и др., 2002]. Анализ морфологии рыб из Норило-Пясинской водной системы показал, что увеличение загрязнения среды приводит к дегенеративным нарушениям семенников и яичников различной степени тяжести. При исследовании водоёмов

с максимальным уровнем загрязнения было обнаружено 80—100%-ная трансформация гонад рыб обоих полов [Савваитова и др., 1995; Есин, 2017]. Сходные изменения формы тела рыб, нарушения окраски гонад и морфологические аномалии их строения были выявлены при нефтяном загрязнении Ладожского озера и бассейна р. Печора [Госькова, Мельниченко, 2015]. При исследовании радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) в неадекватных абиотических условиях также были зарегистрированы случаи появления фенодевиантов у производителей [Павлов и др.,

2010]. Ещё одним примером является обнаружение фенотипических отклонений у стерляди *Acipenser ruthenus* L., 1758, в Кармановском рыбхозе, возникших в процессе зоотехнических мероприятий, а также, возможно, в связи с авитаминозом или нарушением минерального обмена [Подушка, Коновалов, 2003]. Высказано мнение, что анализ морфологии гонад и доли девиантных особей позволяет выявить связь между загрязнением водоёма и жизнеспособностью рыб на популяционном уровне [Савваитова и др., 1995]. Возрастание доли особей с патологиями гонад (фенотипическими) может также свидетельствовать о выходе этих рыб за пределы адаптивных возможностей и, как результат, нарушении гомеостаза.

Морфологические аномалии в строении семенников тихоокеанских лососей впервые были описаны в России в 1998 г. при изучении морфофизиологического состояния производителей кеты, используемых на лососёвых рыбозаводах (ЛРЗ) Дальнего Востока России [Микодина, Пукова, 2002]. Впоследствии у самцов шести других видов тихоокеанских лососей были также отмечены разнообразные и многочисленные морфологические отклонения от описанного Кулаевым [1998] нормального строения семенников «циприноидного типа» [Микодина и др., 2000; Mikodina et al., 2000; Gritsenko, 2000; Микодина, Пукова, 2002 а; Пукова, 2002 б; Микодина, 2015; Волобуев, Марченко, 2011]. На наш взгляд, высокую частоту встречаемости отклонений в строении гонад самцов тихоокеанских лососей российского Дальнего Востока вряд ли можно рассматривать в связи с загрязнением среды обитания. Кроме заводских особей, отмечена встречаемость патологий и у лососей, воспроизводимых в чистых реках естественным путем, и у самцов, пойманных вдали от побережья в период морских преднерестовых миграций. Считают, что высокая частота встречаемости фенотипических отклонений потенциально может сказываться на эффективности естественной репродукции лососей, что имеет большое значение для управления промыслом этих рыб.

Целью настоящей работы стало описание феноменологии фенотипических отклонений семенников горбуши, динамики их сезонной и межгодовой

встречаемости, а также обсуждение возможных причин появления фенотипических отклонений у горбуши о. Итуруп.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для исследований отбирали из уловов ставных неводов, расположенных в прибрежье о. Итуруп в зал. Простор, Курильский и у северного побережья острова на участке между мысами Фриза и Тепта в июле — сентябре 2012—2014 гг. В 2013 г. работы проводили только в двух локациях: в зал. Простор и у северной части о. Итуруп. Период исследований для климата северо-западной Пацифики определён как холодный [Кровнин и др., 2016].

В 2012 г. проанализировано 1850 экз. горбуши, в 2013 г. — 1650 экз., в 2014 г. — 1750 экз., всего 5250 экз. рыб. Стадию зрелости гонад определяли визуально по 6-бальной шкале согласно методике Мурзы и Христофорова [1991]. Во время вскрытия учитывали аномалии гонад и их морфологические типы [Микодина, Пукова, 2002; Пукова и др., 2002].

Фрагменты семенников для гистологического изучения фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида. Гистологические срезы готовили по адаптированным методикам [Микодина и др., 2009]. Для окрашивания гистологических препаратов применяли комбинированный метод — «Гематоксилин-эозин». Фотографии срезов сделаны с помощью видеокамеры Leica при увеличении  $\times 400$ .

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В реках южного Сахалина и о. Итуруп горбуша нерестится с сентября по начало ноября [Чупахин, 1975; Каев, Чупахин, 2003]. Однако первые мигранты горбуши в реках о. Итуруп появляются в конце июня — середине июля. Интенсивный нерестовый ход продолжается в течение месяца с середины августа до середины сентября. Уже находясь в морских заливах вблизи устьев нерестовых рек, тихоокеанские лососи остаются незрелыми (III стадия) [Иванков, Шершнев, 1968; Чупахин, 1975; Шунтов, 1994; Каев, Чупахин, 2003; Бирман, 2004; Рыбы Курильских островов, 2012]. В наиболее коротких реках нерест рыб начинается вскоре после захода в пресную



Рис. 1. Места сбора материала на о. Итуруп в 2012–2014 гг.

воду. Это установлено для южно-курильских, южно-сахалинских (особенно по юго-западному Сахалину) рек, а также рек о-вов Хоккайдо, Хонсю и Британской Колумбии [Рыбы Курильских островов, 2012].

В период наших исследований массовые подходы горбуши к о. Итуруп начинались в середине июля. В это время и вплоть до второй декады августа гонады горбуши в морском взморье находились на III стадии зрелости, сужаясь в дистальной части. Окраска поверхности семенников слегка розоватая или красноватая из-за густой микрокапиллярной кровеносной сети. У самок яичники наполнены мелкими непрозрачными, жёлто-оранжевыми ооцитами, ясно различимыми невооруженным глазом. Икринки с трудом отделяются от яйценосных пластинок и всегда могут быть извлечены только вместе с ними. К середине августа стадия зрелости гонад самцов менялась с III на III–IV (рис. 2), а к началу сентября в итурупских заливах практически у всех рыб семенники были уже на IV стадии зрелости.

На этой стадии зрелости у самцов семенники приобрели молочно-белый цвет с легко вытекающей при надавливании на брюшко рыбы спермой. IV стадия зрелости очень непродолжительна и быстро переходит в следующую — V. Производители с гонадами V стадии зрелости используются на ЛРЗ для искусственного воспроизводства. У самок к началу сентября яичники заполняют до  $2/3$  объёма брюшной полости. Икринки у горбуши имеют гомогенизированный желток и мельче (3–5 мм), чем у большинства видов тихоокеанских лососей, непосредственно перед овуляцией легко отсоединяются от яйценосных пластинок.

В начале нерестовых подходов горбуши к о. Итуруп в 2012 г. (последняя декада июля) доля самцов с морфологическими отклонениями в строении семенников (фенодевиантами) составляла в зал. Простор в среднем 9%, в зал. Курильский — 7%. У горбуши, пойманной у северного побережья острова, доля рыб с фенодевиантами семенников в начале подходов была в 4–5 раз больше, составив 38%.

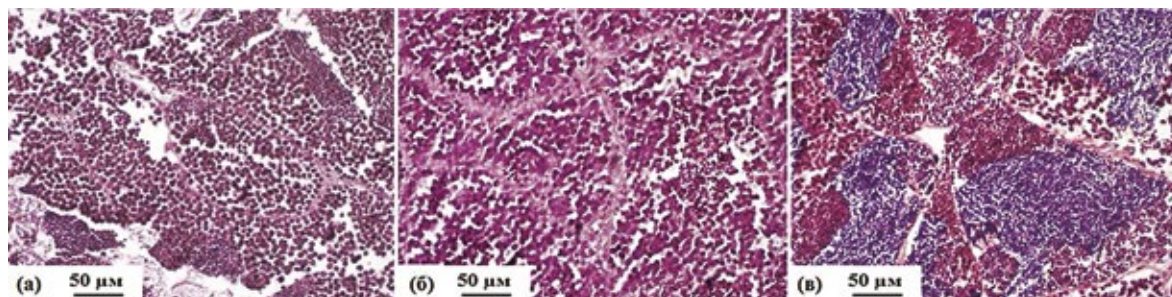


Рис. 2. Цитология семенников горбуши о. Итуруп с гонадами на (а) — II–III; (б) — III; (в) — IV стадиях зрелости (зал. Простор)

К середине нерестового хода (II декада августа) встречаемость рыб с фенотипами гонимыми среди самцов в зал. Простор и Курильский увеличилась практически в два раза — до 19 и 16%, соответственно. У горбуши, пойманной у северной части острова, этот показатель, напротив, снизился до 17%. К первой половине сентября доля встречаемости фенотипов во всех исследованных локациях оставалась на том же уровне (рис. 3 а).

В 2013 г. в начале нерестовых подходов (первая декада августа) доля самцов с аномалиями семенников составляла в зал. Простор в среднем около 13% и около 20% в прибрежье северной части острова. К середине хода (II декада августа) среди самцов горбуши более чем в два раза увеличилась доля рыб с фенотипами: до 44% в зал. Простор и до 46% у северных берегов острова. К концу хода (последняя декада сентября) процент наруше-

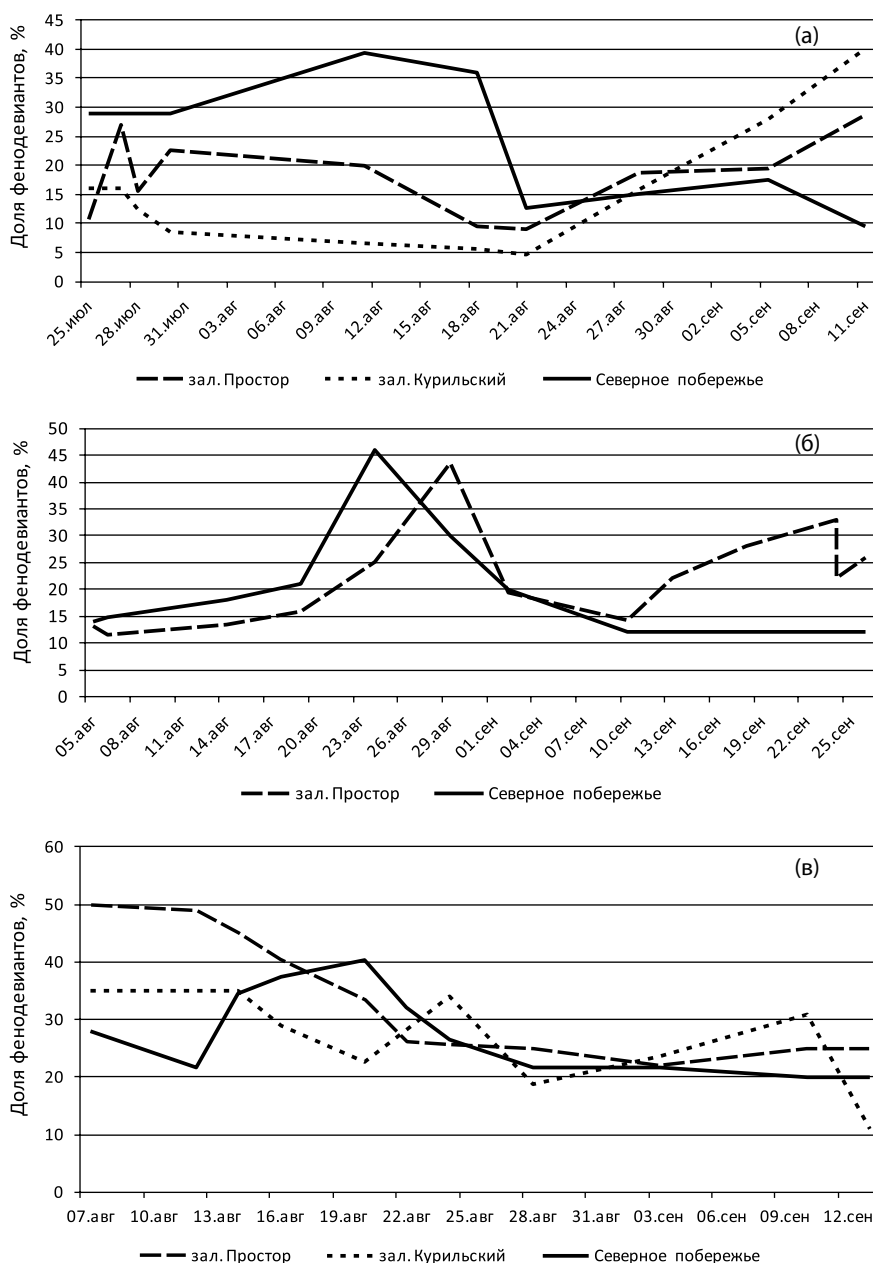


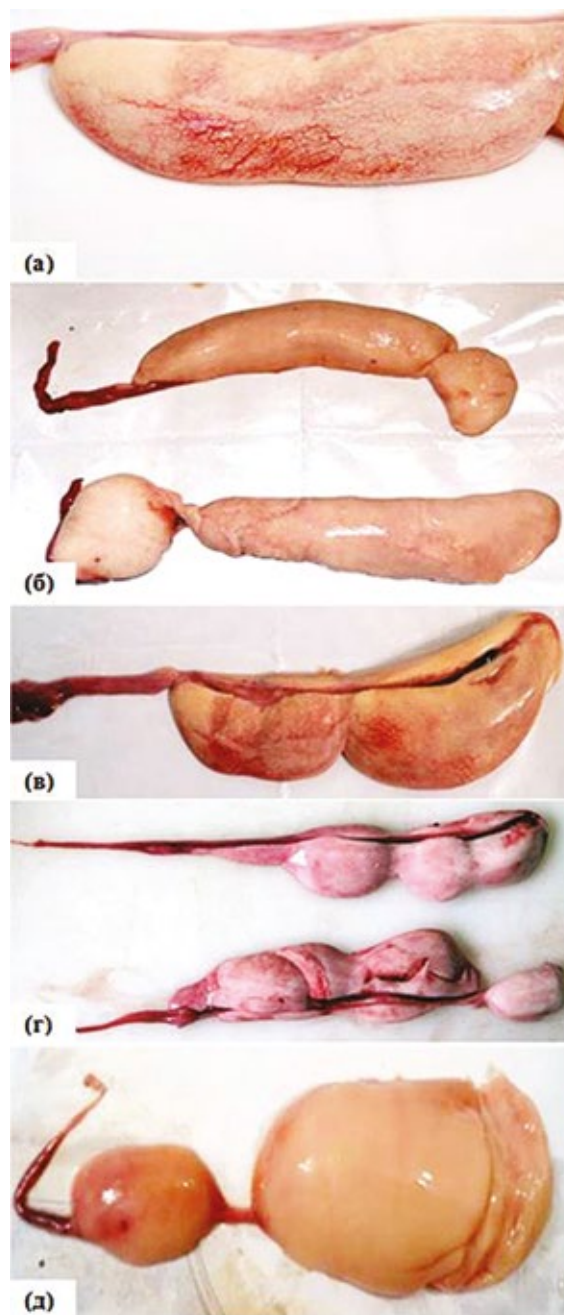
Рис. 3. Доля фенотипов (%) семенников в выборках горбуши о. Итуруп в течение сезона промысла: (а) в 2012 г.; (б) — 2013 г.; (в) — 2014 г.

ний строения снова уменьшился до 22% в зал. Простор и до 24% в северной части острова (рис. 3 б).

Через год, в 2014 г., в выборках горбуши из всех трёх районов исследований в начале хода (I декада августа) встречаемость фенотипов была существенно больше, чем в 2012 и 2013 гг., и составила в зал. Простор 49%, в зал. Курильский — 35%, а у горбуши из уловов у северной части острова — 28%. Впоследствии происходило постепенное снижение доли рыб с аномалиями гонад. Так в середине нерестового хода (III декада августа) в зал. Простор встречаемость фенотипов семенников снизилась до 20–25%, в зал. Курильский доля фенотипов составляла 15–18%. В отличие от этих заливов у северной части острова в уловах горбуши из неводов этот показатель увеличился до 40%, а к концу путины (конец I декады сентября) доля горбуши с аномалиями уменьшилась вдвое до 20%. В зал. Курильский к концу периода подходов (начало II декады сентября) горбуши доля производителей с фенотипами семенников также снизилась до 11% (рис. 3 в).

В течение всего периода исследований встречались такие фенотипы как перетяжки, наличие одной или нескольких добавочных долей, перехлёсты гонады вокруг своей оси, асимметрия размеров правого и левого семенников. В единичных случаях встречались нахлест одной части гонады на другую, неровные края гонады, продольные борозды на семеннике (рис. 4). Кроме этого, удалось зафиксировать единичные случаи анатомических нарушений в анатомии яичников (рис. 5), описанных ранее другими исследователями, — такие как ястык с чёрными ооцитами и разноразмерные ооциты в ястыках горбуши [Микодина и др., 2000; Пукова и др., 2002; Смирнов и др., 2011; Микодина, 2015].

Для любого организма существует толерантный диапазон и оптимум условий развития, выход за пределы которого сопровождается дестабилизацией онтогенетических процессов [Никольский, 1974]. Для рыб как пойкилотермных организмов одним из ключевых факторов развития является температура среды [Павлов и др., 2010]. Анадромные рыбы, кроме того, подвергаются дополнитель-



**Рис. 4.** Виды фенотипов семенников горбуши, пойманной у о. Итуруп: (а) разноразмерные кровоизлияния на поверхности и перетяжка на семеннике горбуши (2013 г.); (б) нахлест одной части гонады горбуши на другую (2014 г.); (в) уменьшение размеров одного из семенников горбуши с продольными бороздами на семеннике и разноразмерные кровоизлияния на его поверхности (2012 г.); (г) гроздевидная фрагментарность семенника горбуши (2012 г.); (д) фрагментация, кровоизлияния на поверхности, нахлесты частей тела гонады друг на друга, неровные края гонады (2013 г.).





Рис. 5. Разноразмерные ооциты в яичниках горбуши (2012 г.)

ным воздействиям, поскольку в течение онтогенеза неоднократно меняют среду обитания. Пресноводный период жизни сменяется обитанием в солоновато-водной среде эстуариев, в прибрежных водах морей, солёной в океане, а затем вновь происходит смена среды в обратном направлении: из солёных океанских вод рыбы через опреснённые прибрежные участки и эстуарии мигрируют в пресные воды для размножения. Как правило, при переходе из одной среды в другую меняется и температура воды.

Воздействие различных факторов и их сочетаний определяет изменение гормонального фона, у тихоокеанских лососей изменение температуры и солёности в процессе осенней (к местам зимнего обитания) и весенне-летней (преднерестовой) миграциях предполагают сезонные и межгодовые различия в их проявлениях. Во время миграции к побережью температура океанской среды меняется с 2–3 до 14–15 °С. Для горбуши дополнительным мощным видовым фактором развития становится экстремально быстрое половое созревание (в среднем не более трёх месяцев от ранней III до V стадии зрелости).

Ещё одной причиной возникновения аномалий могут быть изменения условий внутренней и внешней среды организма. Так в процессе полового созревания у горбуши несколько раз происходит смена гормонального фона: во время дифференцировки пола, формирования фонда половых клеток, в периоды пре- и вителлогенеза и перед выметом половых продуктов. Дважды в жизненном цикле изменяется солёность среды обитания, сопровождающаяся изменением её температуры. Организм горбуши испытывает стресс как во время ската из

рек в океан, так и нерестовой миграции при переходе из морской воды в пресную, связанный с изменением осморегуляции. Эти переходы сопровождаются также изменениями температуры воды, содержанием в среде разной концентрации макро- и микроэлементов, в т.ч. азотистых веществ и фосфатов, накопления свободной углекислоты, разностью рН, растворённого в воде кислорода [Смирнов, 1975].

Помимо вышеизложенного, ещё одной причиной появления нарушений в строении гонад у лососей может быть особенность становления пола у горбуши, которое происходит в два этапа. На первом этапе у всех зародышей формируются яичники (протогиния). В период массового вылупления гонады горбуши не различаются, все они являются яичниками и содержат как гонии, так и ооциты периода ранней профазы мейоза, преимущественно в состоянии зиготены. После вылупления у части личинок происходит передифференцировка яичников в семенники. И только в возрасте двух месяцев после вылупления, перед выходом личинок из гнезд, по генотипическому состоянию гонад можно определить пол особи [Зеленников, Федоров, 2005; Федоров, Зеленников, 2009]. Исследования репродуктивной системы молоди лососей показали, что в речной период оогенеза, в период эстуарного и начального морского нагула происходит нормальное развитие семенников и яичников без патологических изменений [Пукова, 2002 б]. В это время гистоморфология половых клеток не имеет патологических отклонений и признаков резорбции в гонадах не обнаруживается. Описание половых желёз и клеток соответствует норме. Не выявлено аномалий и в прибрежный период жизни [Микодина, Пукова, Долгих, 2004]. Основные изменения в организме наблюдаются, как правило, в стадии завершения морского нагула и преднерестовой миграции [Пукова, 2002 а, 2002 б].

Исследования показывают, что на формирование пола рыб влияют многие параметры: возраст, комплекция и темперамент родителей (преимущественно у приматов), социальный стресс у родителей, изменение концентрации аминокислотного состава тканей организма, при изменении рН воды, разница в амплитуде температуры воды при инкубации икры

[Schaik, Noordwijk, 1983; Rabin, 1985; Чебанов, 1997]. При реверсии пола у молоди лососёвых рыб гормональные перестройки организма могут провоцировать возникновение и образование деформаций половых желёз рыб. Так, было показано, что в условиях высокогорья Вьетнама у молоди радужной форели отмечаются деструкция части половых клеток, что, по мнению авторов исследования [Павлов и др., 2010], может быть следствием как высокой температуры воды, угнетающе действующей на физиологическое состояние рыб, так и индукция инверсии пола, проводимой ими.

Тихоокеанские лососи погибают после единственного в их жизни нереста. В общей биологии это явление названо апоптозом — генетически запрограммированной смертностью, выражающейся в морфофункциональной деградации. Перед нерестом облик лососей рода *Oncorhynchus* существенно изменяется, это называют брачным нарядом, особенно сильно выраженным у самцов. У только входящих в реку взрослых рыб, ещё не имеющих признаков брачных изменений, зубов на челюстях нет, но в соединительной ткани по краям рта имеются неприкрепленные к челюсти, едва прорезавшиеся зубы. В реке тело рыб сплющивается с боков, у самцов на спине развивается большой килеобразный вырост — горб. Челюсти удлиняются и изгибаются, образуя у самцов настоящий крючковатый «клюв». На челюстях, костях неба и даже на языке появляются сильные изогнутые зубы. Кожа значительно утолщается, на ней проявляются тёмные пятна неправильной формы, очерченные изломанным и размытым тёмным контуром: на спине, боках и голове. Ко времени нереста голова и плавники становятся почти чёрными, тело коричневатым, а брюхо белым, чешуя почти не заметна, серебристая окраска исчезает. Между лучами спинного и хвостового плавника располагаются почти чёрные овальные пятна. У самок форма головы и тела изменяется слабо, спина становится темнее, чем у самцов, а брюшко остается светлым [Смирнов, 1975; Mikulin, Lyubaeva, 2003; Рыбы Курильских островов, 2012]. Несомненно, деградируют и внутренние органы и ткани, однако вряд ли те, назначение которых обеспечить единственный в жизни нерест.

Отсутствие длительного ряда наблюдений за динамикой доли фенотипов среди южно-курильских лососей в течение нерестового хода в разные годы не позволяет ответить на вопрос: влияют ли фенотипы на воспроизводительную способность этой популяции. В то же время известно, что репродуктивные и биохимические показатели самцов тихоокеанских лососей с фенотипами семенников из рек юго-восточного Сахалина снижены по сравнению с самцами с нормальными гонадами. Это выражается в том, что средние масса самцов и их семенников, а также объём продуцируемой спермы и активность ряда её ферментов — аланин- (АлАТ) и аспартатаминотрансферазы (АсАТ) у них меньше, чем у особей с нормальными семенниками [Пукова и др., 2002; Микодина и др., 2005; Микодина, 2015].

Можно предположить, что на воспроизводительную систему, также как и на весь организм в целом, оказывают влияние различные по своей природе факторы, которые в той или иной мере могут спровоцировать патологическое развитие репродуктивной системы. Так, при культивировании радужной форели в условиях, выходящих по ряду параметров за пределы толерантных диапазонов, её гонады развивались с нарушениями [Павлов и др., 2010]. В литературе встречаются данные о влиянии условий воспроизводства на процесс раннего гаметогенеза и возможных последствиях этого у горбуши. Отмечается, что развитие гонад ускоряется при более высокой температуре инкубации икры и выдерживания личинок или замедляется в более суровых климатических условиях [Зеленников, Федоров, 2005]. При этом температура воды является важнейшим фактором, оказывающим существенное влияние на физиологические процессы рыб в периоды, предшествующие созреванию и овуляции икры [Моисеева и др., 2014]. Высокая температура, фотопериод, солёность воды, концентрация в воде кислорода и величина рН — эти и другие факторы, влияющие на формирование половой системы у лососёвых рыб, при выходе за пределы толерантного диапазона могут также приводить к асинхронности в развитии половых клеток, изменению продолжительности тех или иных фаз оогенеза в нетипичных для

лососёвых рыб условиях развития [Pankhurst et al., 1996; Pornsoping et al., 2007; Павлов и др., 2010].

Исследования радужной форели в условиях высокогорья Вьетнама показали наличие у большинства двухлеток деформированных гонад, что связывают с неблагоприятными факторами внешней среды, под влиянием которых в теле производителей происходит интенсивное ожирение полости тела и внутренних органов, приводящее к сдавливанию и деформации гонад. При этом часть генеративной ткани подвергается резорбции [Микодина, и др., 2000; Микодина и др., 2005; Микодина и др., 2013; Микодина, 2015; Пукова и др., 2002; Павлов и др., 2010; Смирнов и др., 2011]. Это свидетельствует о нарушении иммунологических и биохимических механизмов гомеостаза и может приводить не только к снижению резистентности к заболеваниям, но и к увеличению смертности [Моисеенко, Лукин, 1999; Валедская, 2005; Пронина и др., 2015].

Снижение фертильности семенников также может иметь значение для саморегуляции и стабилизации численности горбуши. У тихоокеанских лососей соотношение полов в родительских поколениях влияет на размерную структуру и численность дочерних поколений. В зависимости от плотности заполнения нерестилищ формируется оптимальное соотношение полов, при котором достигается максимальный выход потомства. Чебанов Н. А. [1997] установил связь численности родителей у горбуши и соотношения полов: чем больше численность, тем меньше доля самок в стаде. Эта связь обусловлена размерной структурой производителей: чем в среднем мельче особи родительских поколений, тем больше в потомстве доля самцов.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обсуждение полученных результатов с данными литературы показывает, что воздействие комплекса абиотических факторов среды обитания тихоокеанских лососей, таких как температура, солёность, фотопериод, концентрация в воде кислорода, смена среды обитания в течение онтогенеза могут приводить к появлению нарушений в строении гонад тихоокеанских лососей. Не последнюю роль мо-

жет играть быстрое изменение гормонального фона, испытываемого горбушей в процессе кратковременного полового созревания и дозревания в период преднерестовой миграции. В то же время наличие определённого количества (доли) фенотипов среди производителей тихоокеанских лососей может быть и нормой для этих видов рыб, что пока обсуждается [Микодина, 2015].

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны к.б.н. Е.В. Есину за участие в обсуждении результатов.

### ЛИТЕРАТУРА

- Бирман И. Б. 2004. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Нацрыбресурс. 171 с.
- Валедская О. М. 2005. Состояние иммунитета волжских рыб и его динамика в различных условиях обитания. Астрахань. КаспНИРХ. 112 с.
- Волобуев В. В., Марченко С. Л. 2011. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел). Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 303 с.
- Госькова О. А., Мельниченко И. П. 2015. Морфологические аномалии и травмы у четырех видов сиговых рыб в период нерестовой миграции в уральских притоках Оби // Рыбное хозяйство. № 3. С. 15–24.
- Есин Е. В. 2017. Особенности биологии камчатской мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) из нерестовых рек вулканических районов // Вопросы ихтиологии. Т. 57. № 2. С. 190–200.
- Зеленников О. В., Федоров К. Е. 2005. Ранний гаметогенез горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* при её естественном и заводском воспроизводстве на островах Сахалин и Итуруп // Вопросы ихтиологии. Т. 45. № 5. С. 653–664.
- Иванков В. Н., Шершнев А. П. 1968. Биология молоди горбуши и кеты в море // Рыбное хозяйство. № 4. С. 16–17.
- Каев А. М., Чупахин В. М. 2003. Динамика стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские острова) // Вопросы ихтиологии. Т. 43. № 6. С. 801–811.
- Кровнин А. С., Котенёв Б. Н., Кловач Н. В. 2016. Связь «лососёвых эпох» в дальневосточном регионе с крупномасштабными изменениями климата в Северной Пацифике // Труды ВНИРО. Т. 164. С. 22–40.



- Кулаев С.И. 1998. Зачатковые клетки в семенниках половозрелого речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Проблемы репродуктивной биологии в трудах профессора С.И. Кулаева и его последователей. М.: МГУ. С. 161–183.
- Микодина Е.В. 2015. Фенодевианты семенников тихоокеанских лососей: норма или патология? // Проблемы иммунологии, патологии, охраны здоровья рыб и других гидробионтов. Расширенные мат. IV межд. конф. «Проблемы иммунологии, патологии, охраны здоровья рыб и других гидробионтов». С. 48–56.
- Микодина Е.В., Коваленко С.А., Демьянов Т.В. 2000. Исследование тихоокеанских лососей в восточной части Охотского моря в районе нефтяных и газовых разработок // ЭИ ВНИЭРХ. Рыбное хозяйство. Серия: воспроизводство и пастбищное выращивание гидробионтов. Вып. 3. С. 36–48.
- Микодина Е.В., Пукова Н.В. 2002. Методические рекомендации по изучению фенодевиантов семенников у дальневосточных лососей. М.: Изд-во «Экономика и информатика». 93 с.
- Микодина Е.В., Пукова Н.В., Долгих М.Г. 2004. Некоторые особенности строения половых желёз молоди тихоокеанских лососей в ранний морской прибрежный период жизни // Наука и образование. Мат. Межд. науч.-техн. конф. Мурманск, 7–15 апреля 2004 г. Мурманск: МГТУ. Ч. 6. С. 224–227.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Смирнов А.А. 2005. Об аномальных гонадах гижинско-камчатской сельди *Clupea pallasii* (Clupeidae) // Вопросы ихтиологии. Т. 45. № 2. С. 251–259.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А., Микулин А.Е., Пьянова С.В., Полуэктова О.Г. 2009. Гистология для ихтиологов: опыты и советы. М.: Изд-во: ВНИРО. 112 с.
- Микодина Е.В., Кловач Н.В., Углова Т.Ю., Новосадов А.Г. 2013. Репродуктивная система тихоокеанских лососей Сахалино-Курильского региона как зоны радиационного риска после аварий на ядерных объектах Японии в 2011 г. // Мат. докл. 2-й межд. науч. конф. «Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб». СПб. С. 252–255.
- Моисеенко Т.Н., Лукин А.А. 1999. Патология рыб в загрязняемых водоемах Субарктики и их диагностика // Вопросы ихтиологии. Т. 39. № 4. С. 535–547.
- Моисеева Е.В., Шиндавина Н.И., Пашков А.Н. 2014. Влияние высоких температур воды на репродуктивные характеристики самок радужной форели // Научный журнал КубГАУ. № 104 (10). С. 1–12.
- Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высшая школа. 367 с.
- Павлов Е.Д., Нгуен Вьет Туи, Нгуен Ти Хуан Ту. 2010. Состояние половых желёз молоди триплоидной форели *Oncorhynchus mykiss* в условиях Южного Вьетнама после искусственной инверсии пола // Вопросы ихтиологии. Т. 50. № 5. С. 675–684.
- Подушка С.Б., Коновалов В.Г. 2003. Фенодевианты, встречающиеся в ремонтном стаде камской стерляди Кармановского рыбхоза // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭНКО. Вып. 6. С. 21–26.
- Пронина Г.И., Микряков Д.В., Силкина Н.И., Петрушин А.Б. 2015. Использование некоторых иммуно-биохимических показателей для сравнительной оценки различных пород и кроссов рыб, выращиваемых в рыбоводных хозяйствах // Расширенные мат. IV межд. конф. «Проблемы иммунологии, патологии, охраны здоровья рыб и других гидробионтов». С. 83–93.
- Пукова Н.В. 2002 а. Особенности строения и развития репродуктивной системы кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // ЭИ ВНИЭРХ. Рыбное хозяйство. Серия: воспроизводство и пастбищное выращивание гидробионтов. Вып. 3. С. 27–28.
- Пукова Н.В. 2002 б. Особенности строения и развития репродуктивной системы кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в жизненном цикле. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 23 с.
- Пукова Н.В., Микодина Е.В., Кловач Н.В., Королев А.А., Новиков А.В. 2002. Полиморфизм семенников у дальневосточных лососей р. *Oncorhynchus* // Труды ВНИРО. Т. 141. С. 152–166.
- Рыбы Курильских островов. 2012. / Гриценко О.Ф. (ред). М.: Изд-во: ВНИРО. 384 с.
- Савваитова К.А., Чеботарева Ю.В., Пичугин М.Ю., Максимов С.В. 1995. Аномалии в строении рыб как показатели состояния природной среды // Вопросы ихтиологии. Т. 35. № 2. С. 182–188.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во Московского ун-та. 337 с.
- Смирнов Б.П., Микодина Е.В., Пьянова С.В., Ганжа Е.В., Павлов Е.Д., Точилина Т.Г. 2011. Морфология гонад и структура половых клеток половозрелых самцов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) разного возраста и размера // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 5. С. 494–500.
- Федоров К.Е., Зеленников О.В. 2009. Дифференцировка пола у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum. Роль онтогенетических факторов и влия-

- яние экзогенного тестостерона // Вестник СПбГУ. Биология. Вып. 3. С. 111–121.
- Чебанов Н.А. 1997. Некоторые закономерности формирования соотношения полов у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum (Salmonidae) // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. Вып. 1. Ч. 2. С. 67–81.
- Чупахин В.М. 1975. Естественное воспроизводство южно-курильской горбуши // Труды ВНИРО. Т. 106. С. 67–77.
- Шунтов В.П. 1994. Новые данные о морском периоде жизни азиатской горбуши // Известия ТИНРО. Т. 116. С. 3–39.
- Gritsenko O.F. (Ed.). 2000. Aquatic living resources of the North Kuril Islands. Moscow. VNIRO. 163 p.
- Mikodina E.V., Pukova N.V., Klovach N.V. 2000. Anatomical abnormalities of testis in mature salmonids from the Sea of Okhotsk basin rivers // Proc. IV Ceskou Icht. Konf. 10–12 kvetna, Vodnany. Czech Resp. P. 258–261.
- Mikulin A.E., Lyubaeva T.N. 2003. Problems of artificial rearing of pacific salmon associated with the occurrence of abnormal oocytes in mature ovaries of females // Realising the Potential: Responsible Aquaculture for a Secure Future. Books of Abstract of World Aquaculture Symposium. P. 486.
- Pankhurst N.W., Purser G.J., Kraak G. 1996. Effect of holding temperature on ovulations, egg fertility, plasma levels of reproductive hormones and in vitro ovarian steroidogenesis in the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // Aquaculture. V. 146. P. 277–90.
- Pornsopong P., Unsrising G., Vearasilp T. et al. 2007. Reproductive performance of female rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) kept under water temperature and photoperiods of 13° and 51° latitude // Aquaculture. V. 38. Iss. 12. P. 1265–1273.
- Rabin D.A. 1985. Effects of pH on sex ratio in Cichlids and Poecilids (Teleostei) // Copeia. № 1. P. 233–235.
- Schaik S.P., Noordwijk M.A. 1983. Social stress and the sex ratio of neonates and infants among non-human primates // Neth. J. Zool. V. 33. № 3. P. 249–265.
- REFERENCES**
- Birman I.B. 2004. Morskoj period zhizni i voprosy dinamiki stada tihookeanskih lososej [Marine period of life and matters of stock dynamics of Pacific salmon]. M.: «Natsrybresurs». 171 s.
- Valedskaya O.M. 2005. Sostoyanie immuniteta volzhskih ryb i ego dinamika v razlichnyh usloviyah obitaniya [The state of immunity of Volga fish and its dynamics in various habitats]. Astrahan'. KaspNIRH. 112 s.
- Volobuev V.V., Marchenko S.L. 2011. Tihookeanskije lososi kontinental'nogo poberezh'ya Ohotskogo morya (biologiya, populyacionnaya struktura, dinamika chislennosti, promysel) [Pacific salmon of the continental coast of the Sea of Okhotsk (biology, population structure, population dynamics, fishery)]. Magadan: SVNC DVO RAN. 303 s.
- Gos'kova O.A., Mel'nichenko I.P. 2015. Morfologicheskie anomalii i travmy u chetyrekh vidov sigovyh ryb v period nerestovoj migratsii v ural'skih pritokah Obi [Morphological anomalies and traumas of four species of whitefish during the periods of spawning migration in the Ural tributaries of the Ob river] // Rybnoe hozyajstvo. № 3. S. 15–24.
- Esin E.V. 2017. Osobennosti biologii kamchatskoj mal'my *Salvelinus malma* (Salmonidae) iz nerestovykh rek vulkanicheskikh rajonov [Biology features of the Kamchatka Malm *Salvelinus malma* (Salmonidae) from the spawning rivers of volcanic regions] // Voprosy ikhtiologii. T. 57. № 2. S. 190–200.
- Zelennikov O.V., Fedorov K.E. 2005. Rannij gametogenez gorbushi *Oncorhynchus gorbuscha* pri ee estestvennom i zavodskom vosproizvodstve na ostrovah Sahalin i Iturup [Early gametogenesis of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* with its natural and artificial reproduction on the Sakhalin and Iturup islands] // Voprosy ihtologii. T. 45. № 5. S. 653–664.
- Ivankov V.N., Shershnev A.P. 1968. Biologiya molodi gorbushi i kety v more [Biology of juvenile pink salmon and chum salmon in the sea] // Rybnoe hozyajstvo. № 4. S. 16–17.
- Kaev A.M., Chupahin V.M. 2003. Dinamika stada gorbushi *Oncorhynchus gorbuscha* o. Iturup (Kuril'skie ostrova) [Dynamics of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* Iturup Island (Kuril Islands)] // Voprosy ihtologii. T. 43. № 6. S. 801–811.
- Krownin A.S., Kotenyov B.N., Klovach N.V. 2016. Svyaz' «lososevyh ehposh» v dal'nevostochnom regione s krupnomasshtabnymi izmeneniyami klimata v Severnoj Pacifike [Association of «salmon epochs» in the Far East region with the large-scale climate variations in the North Pacific] // Trudy VNIRO. T. 164. S. 22–40.
- Kulaev S.I. 1998. Zachatkovye kletki v semennikah polovozrelogo rechnogo okunya (*Perca fluviatilis* L.) [Rudimentary cells in the testes of the sexually mature river perch (*Perca fluviatilis* L.)] // Problemy reproduktivnoj biologii v trudah professora S.I. Kulaeva i ego posledovatelej. M.: MGU. S. 161–183.
- Mikodina E.V. 2015. Fenodevianty semennikov tihookeanskih lososej: norma ili patologiya? [Pacific salmon testes phoenodeviant: norm or pathology?] // Problemy immunologii, patologii, ohrany zdorov'ya ryb i drugih gidrobiontov. Rasshirennye mat. IV mezhd.unarodnoj konferencii «Problemy immunologii,

- patologii, ohrany zdorov'ya ryb i drugih gidrobiontov». S. 48–56.
- Mikodina E. V., Kovalenko S. A., Dem'yanov T. V. 2000. Issledovanie tihookeanskih lososej v vostochnoj chasti Ohotskogo morya v rajone neftyanyh i gazovyh razrabotok [Study of Pacific salmon in the eastern part of the Sea of Okhotsk in the area of oil and gas development] // EI VNIERH. Rybnoe hozyajstvo. Seriya: vosproizvodstvo i pastbishchnoe vyrashchivanie gidrobiontov. Vyp. 3. S. 36–48.
- Mikodina E. V., Pukova N. V. 2002. Metodicheskie rekomendatsii po izucheniyu fenodeviantov semennikov u dal'nevostochnyh lososej [Guidelines the study of the testes phenodeviantes in Far Eastern salmon]. M.: Izd-vo «Ekonomika i informatika». 93 s.
- Mikodina E. V., Pukova N. V., Dolgih M. G. 2004. Nekotorye osobennosti stroeniya polovyh zhelez molodi tihookeanskih lososej v ranniy morskoy pribrezhnyy period zhizni [Some features of the juvenile Pacific salmon sex glands structure during early marine coastal life period] // Nauka i obrazovanie. Mat. Mezhd. nauch. — tehn. konf. Murmansk, 7–15 aprelya 2004 g. Murmansk: MGTU. CH. 6. S. 224–227.
- Mikodina E. V., Sedova M. A., Smirnov A. A. 2005. Ob anomal'nyh gonadah gzhinsko-kamchatskoj sel'di *Clupea pallasii* (Clupeidae) [On abnormal gonads of the Gizhiga-Kamchatka herring *Clupea pallasii* (Clupeidae)] population // Voprosy ihtiologii. T. 45. № 2. S. 251–259.
- Mikodina E. V., Sedova M. A., Chmilevskij D. A., Mikulin A. E., P'yanova S. V., Poluehktova O. G. 2009. Gistologiya dlya ihtiologov: opyt i soveti [Histology for ichthyologists: experience and advice]. M.: Izd-vo: VNIRO. 112 s.
- Mikodina E. V., Klovach N. V., Uglova T. Yu., Novosadov A. G. 2013. Reproduktivnaya sistema tihookeanskih lososej Sahalino-Kuril'skogo regiona kak zony radiatsionnogo riska posle avarij na yadernyh ob'ektah Yaponii v 2011g. [Reproductive system of Pacific salmon in the Sakhalin-Kuril region as a radiation risk zone after accidents at Japan's nuclear facilities in 2011] // Mat. dokl. v 2-j mezhd. nauch. konf. «Vosproizvodstvo estestvennyh populyacij cennyh vidov ryb». SPb. S. 252–255.
- Moiseenko T. N., Lukin A. A. 1999. Patologiya ryb v zagryaznyaemykh vodoemakh Subarktiki i ih diagnostika [Pathology of fish in the polluted water bodies of the Subarctic and their diagnosis] // Voprosy ihtiologii. T. 39. № 4. S. 535–547.
- Moiseeva E. V., Shindavina N. I., Pashkov A. N. 2014. Vliyanie vysokih temperatur vody na reproduktivnye harakteristiki samok raduzhnoj foreli [Effects of increased water temperatures on reproductive characteristics of rainbow trout females] // Nauchnyj zhurnal KubGAU. № 104 (10). S. 1–12.
- Nikol'skij G. V. 1974. Ekologiya ryb [Fish Ecology of]. M.: «Vysshaya shkola». 367 s.
- Pavlov E. D., Nguen V'et Tui, Nguen Ti Huan Tu. 2010. Sostoyanie polovyh zhelez molodi triploidnoj foreli *Oncorhynchus mykiss* v usloviyah Yuzhnogo V'etnama posle iskusstvennoj inversii pola [The state of the gonads of the young in the triploid trout *Oncorhynchus mykiss* under conditions of South Vietnam after the artificial sex inversion] // Voprosy ihtiologii. T. 50. № 5. S. 675–684.
- Podushka S. B., Konovalov V. G. 2003. Fenodevianty, vstrechayushchiesya v remontnom stade kamskoj sterlyadi Karmanovskogo rybhoza [Phenodeviates sterlyadi Karmanovskogo rybhoza] // Nauchno-tehnicheskij byulleten' laboratorii ihtiologii INEHNKO. Vyp. 6. S. 21–26.
- Pronina G. I., Mikryakov D. V., Silkina N. I., Petrushin A. B. 2015. Ispol'zovanie nekotoryh immunobiohimicheskikh pokazatelej dlya sravnitel'noj otsenki razlichnyh porod i krossov ryb, vyrashchivaemyh v rybovodnyh hozyajstvakh [The use of some immunobiochemical indicators for a comparative assessment of different breeds and crosses of fish farmed in fish farms] // Rasshirennye mat. IV mezhd. Konf. «Problemy immunologii, patologii, ohrany zdorov'ya ryb i drugih gidrobiontov». S. 83–93.
- Pukova N. V. 2002 a. Osobennosti stroeniya i razvitiya reproduktivnoj sistemy kety *Oncorhynchus keta* (Walbaum) [Features of the structure and development of the reproductive system of chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum)] // EI VNIERH. Rybnoe hozyajstvo. Seriya: vosproizvodstvo i pastbishchnoe vyrashchivanie gidrobiontov. Vyp. 3. S. 27–28.
- Pukova N. V. 2002 b. Osobennosti stroeniya i razvitiya reproduktivnoj sistemy kety *Oncorhynchus keta* (Walbaum) v zhiznennom cikle [Features of the structure and development of the reproductive system of chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) in the life cycle]. Avtoref. diss. kand. biol. nauk. M.: izd-vo VNIRO. 23 s.
- Pukova N. V., Mikodina E. V., Klovach N. V., Korolev A. L., Novikov A. V. 2002. Polimorfizm semennikov u dal'nevostochnyh lososej r. *Oncorhynchus* [Polymorphism of testes in Far Eastern salmon g. *Oncorhynchus*] // Trudy VNIRO. T. 141. S. 152–166.
- Ryby Kuril'skih ostrovov [Fish of the Kuril Islands]. 2012. / Gritsenko O. F. (red.). M.: Izd-vo: VNIRO. 384 s.
- Savvaitova K. A., Chebotareva Yu. V., Pichugin M. Yu., Maksimov C. B. 1995. Anomalii v stroenii ryb kak

- pokazateli sostoyaniya prirodnoj sredy [Anomalies in the structure of fish as indicators of the state of the natural environment] // *Voprosy ihtiologii*. Т. 35. № 2. S. 182–188.
- Smirnov A.I. 1975. *Biologiya, razmnozhenie i razvitie tihookeanskih lososej* [Biology, reproduction and development of Pacific salmon]. Izd-vo: Moskovskogo universiteta. 337 s.
- Smirnov B.P., Mikodina E.V., P'yanova S.V., Ganzha E.V., Pavlov E.D., Tochilina T.G. 2011. *Morfologiya gonad i struktura polovyh kletok polovozrelyh samtsov gorbushi *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) raznogo vozrasta i razmera* [Gonad morphology and sex cells structure of mature pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) males of different age and size] // *Chteniya pamyati V.Y. Levanidova*. Vyp. 5. S. 494–500.
- Fedorov K.E., Zelennikov O.V. 2009. *Differentsirovka pola u gorbushi *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum. Rol' ontogeneticheskikh faktorov i vliyanie ehkzogenogo testoterone* [Sex differentiation in pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum. The role of ontogenetic factors and the influence of exogenous testosterone] // *Vestnik SPbGU. Biologiya*. Vyp. 3. S. 111–121.
- Chebanov N.A. 1997. *Nekotorye zakonomernosti formirovaniya sootnosheniya polov u gorbushi *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum (Salmonidae)* [Some regularities in the formation of the sex ratio in pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum (Salmonidae)] // *Issledovaniya biologii i dinamiki chislennosti promyslovyh ryb kamchatskogo shel'fa*. Petropavlovsk-Kamchatskij: KamchatNIRO. Vyp. 1. CH. 2. S. 67–81.
- Chupahin V.M. 1975. *Estestvennoe vosproizvodstvo yuzhnokuril'skoj gorbushi* [Natural reproduction of pink salmon off the South-Kuril] // *Trudy VNIRO*. Т. 106. S. 67–77.
- Shuntov V.P. 1994. *Novye dannye o morskome periode zhizni aziatskoj gorbushi* [New data on the marine life period of Asian pink salmon] // *Izvestiya TINRO*. Т. 116. S. 3–39.

Поступила в редакцию 18.09.2017 г.  
Принята к печати 04.10.2017 г.

## Gonads anomalies of the Iturup island pink salmon. Seasonal and interannual dynamics. Possible causes of appearance

T.Yu. Uglova, N.V. Klovach, E.V. Mikodina

Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI «VNIRO»), Moscow

During spawning migration of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) — the most numerous Pacific salmon species, at the Okhotsk Sea side of Iturup Island (Southern Kurile Islands) a study the gonads anatomy in the period 2012–2014 was carried out. It has been established that among migrating to the island coast pink salmon spawners having testis anomalies (phenodeviantes) their share varies in the range of 7–49%, changes in different directions in all investigated locations, and has seasonal and annual variability. The dynamics of pink salmon proportion having testis anomalies is similar in different investigated of Iturup Island locations. Possible causes that lead to the reproductive system anomalies in male pink salmon are discussed. Data analysis confirms our hypothesis about environment multifactorial effect on the Pacific salmon sexual glands, which leads to the phenodeviantes appearance. It is not ruled out that part of the male gonad pathologies may be the norm for these fish species.

**Key words:** pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, males, testis phenodeviantes, Southern Kuril Islands, Iturup Island.