

УДК 597.553.2:597-146.531:597.1/.5

## ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЯИЧНИКОВ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ЛОСОСЕЙ И ВОПРОСЫ ИХ ЭВОЛЮЦИИ

*А.Е. Микулин<sup>1</sup>, В.Я. Любаев<sup>2</sup>*

<sup>1</sup> Московский государственный университет технологии и управления, Москва, mikodina@vniro.ru

<sup>2</sup> ООО «Салмо», Южно-Сахалинск

## STRUCTURE PECULIARITIES OF PACIFIC SALMON OVARIES AND PROBLEMS OF THEIR EVOLUTION

*A.E. Mikulin<sup>1</sup>, V.Ya. Lyubaev<sup>2</sup>*

<sup>1</sup> Moscow State University of Technology and Management, Moscow, mikodina@vniro.ru

<sup>2</sup> Salmo, Ltd, Yuzhno-Sakhalinsk

### Введение

Целью данного исследования являлось выяснение причин наличия у представителей подотряда Лососевидных яичников открытого типа и функциональной роли такого их строения. Это вызвано тем, что оставалось неясным, почему именно у этой группы рыб и только у самок возникли гонады такого строения, в то время как у всех остальных костистых рыб, за редким исключением, яичники закрытого типа.

В процессе эволюции рыб гонады открытого типа, которые характерны всем древним рыбам до костистых, были преобразованы в гонады закрытого типа. Принято считать, что у лососевых рыб остатки яйцеводов в виде коротких воронок сохраняются лишь около половой поры (рис. 1).

Оболочка яичника у лосося представляет собой мешок, открытый в каудальной части, из которого яйцеклетки попадают в полость тела и далее в короткие яйцеводы, открывающиеся наружу из полости тела [Ромер, Парсонс, 1992].

По мнению других авторов, яйцеводы лососевых парные, короткие, воронкообразные, открывающиеся наружу одной общей генитальной порой, или яйцеводы зачаточные или вообще отсутствуют [Моисеев и др., 1981; Савваитова, Медников, 1983]. Есть указания также, что у лососей есть единая воронка, открывающаяся одной половой порой [Дзержинский, 1992].

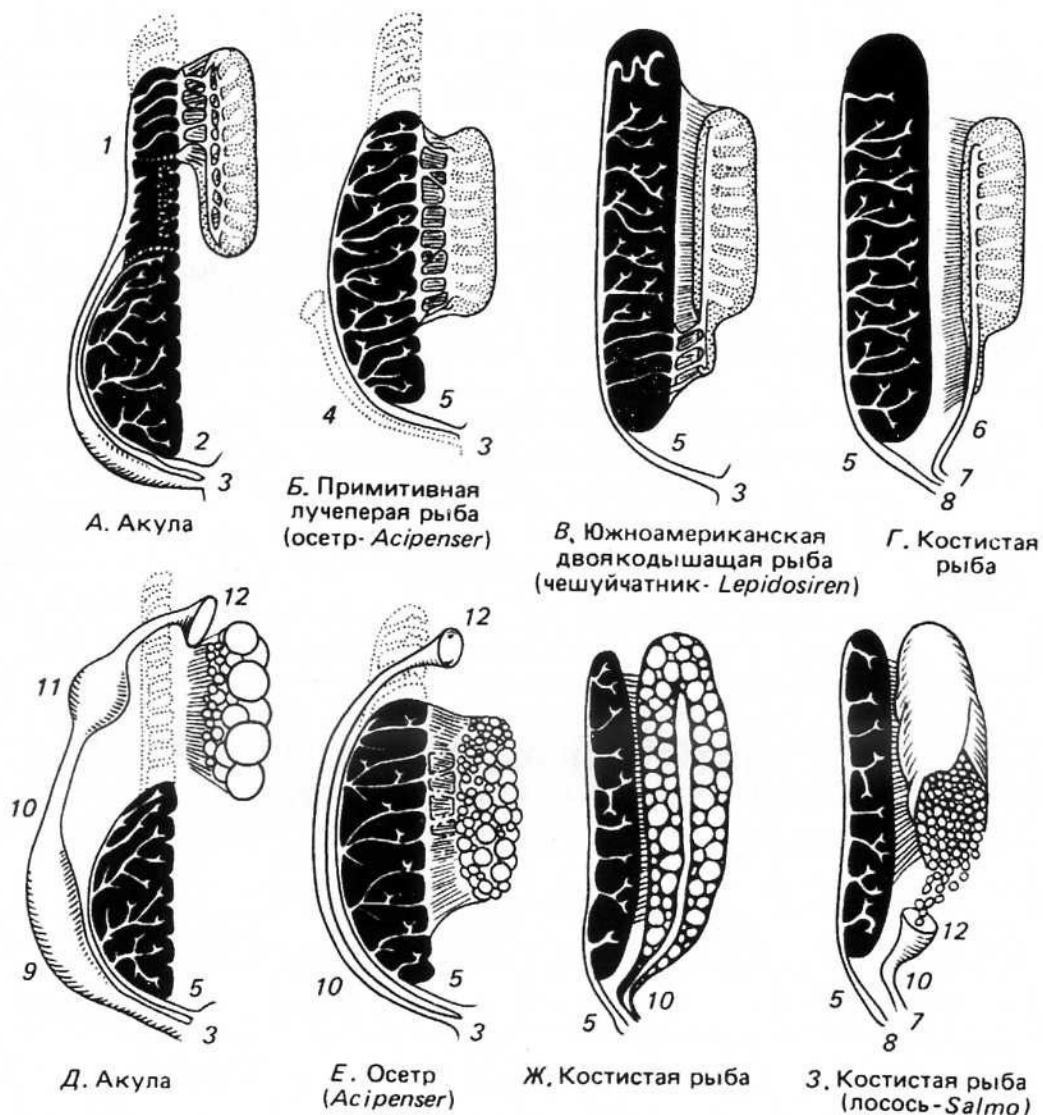


Рис. 1. Характерные типы строения мочеполовой системы рыб: верхний ряд — самцы, нижний — самки [по Ромеру, Парсонсу, 1992]

## Результаты

### Строение гонад у производителей проходных лососей Дальнего Востока.

Гонады самок кеты (*Ocorhynchus keta*) на IV стадии зрелости (рис. 2) имеют оболочку (как и у других костистых рыб), но не замкнутую, т.е. покрывающую не всю поверхность яичника.

Щель, не покрытая оболочкой, проходит у каждой гонады вдоль ее сверху, чуть сбоку и снаружи от брыжейки. Брыжейка раздваивается и на каждой ее части висит по гонаде (рис. 2). Таким образом, яичники кеты открытого типа.

Во время нереста у самок кеты овулировавшие ооциты попадают в полость тела, а из нее выходят во внешнюю среду через половое отверстие по одной в виде струи. Половое отверстие (половая пора) одно (рис. 3), каких-либо парных остатков яйцеводов в виде воронки нами не обнаружено.

В отличие от самок, у самцов кеты и других исследованных видов лососевых рыб семенники закрытого типа, задняя часть которых превращена в семяпроводы. Оба семяпровода объединяются и открываются одним половым отверстием.

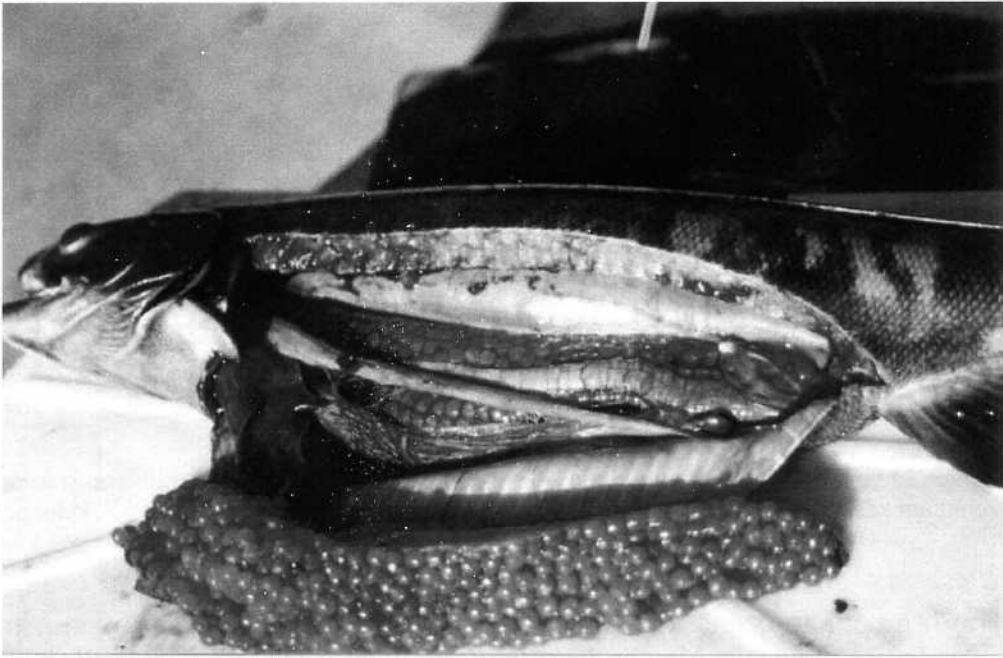


Рис. 2. Гонада кеты развернута открытой частью вперед

У симы (*O. masou*) яичники на III стадии зрелости имеют треугольную форму в разрезе, при этом верхняя часть гонады, также как и у самок кеты, открыта.

У самок горбуши (*O. gorbuscha*) IV стадии зрелости каждая гонада покрыта оболочкой только с нижней и внутренней стороны (рис. 4), т.е. открыта не только верхняя, но и боковая часть гонады.

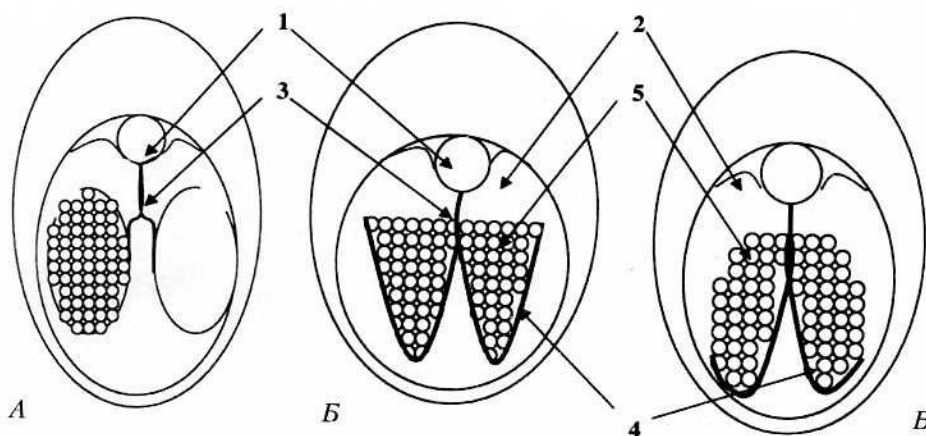
Такое строение яичников горбуши, видимо, является оптимальным для освобождения гонад от ооцитов в полость тела при овуляции.

Строение гонад у зрелых самок кижуча (*O. kisutch*) аналогично симе. Однако изредка встречаются особи у которых задняя часть гонады имела, как и у других лососей, открытую плоскость, не покрытую оболочкой, а в центральной части наружная стенка гонады была вывернута.

Таким образом у самок исследованных видов дальневосточных лососей имеются различия в строении гонад. Выявлено, что наиболее широко распространенное строение гонад, а, следовательно, и близкое к исходному наблюдается у самок симы, сахалинского тайменя (*Parahucho perryi*) и кижуча, у которых открытая часть яичника выглядит в виде плоскости и располагается в верхней части гонады. Такое же строение яичников наблюдается у кеты в начале IV стадии зрелости гонад, но к концу V стадии зрелости гонады увеличиваются в размерах и открытая часть гонады начинает располагаться сбоку в верхней ее части. Яичники кижуча по строению занимают промежуточное положение между симой и горбушей.



Рис. 3. Непарное половое отверстие без остатков яйцеводов в полости тела самки кеты, через которое продета палочка



**Рис. 4.** Схема строения яичников: *A* — кета; *B* — сима, кижуч, таймень, голец (американская палия), сиг; *B* — горбуша; 1 — плавательный пузырь; 2 — полость тела; 3 — брыжейка; 4 — оболочка яичника; 5 — ооциты

Нами не обнаружено каких-либо следов яйцеводов у исследованных видов тихоокеанских лососей. У всех этих рыб полость тела открывается наружу непарной половой порой. Наличие остатков яйцеводов, видимо, нереально для тихоокеанских лососей с крупной икрой, поскольку они бы препятствовали очередному выходу икринок из полости тела наружу.

Исследование строения гонад у некоторых пресноводных групп лососевидных рыб показало, что у самок тайменя гонады также открытого типа и аналогичны по строению сима. Такое строение яичников является типичным и для голецов, причем не только для кунджи (*Salvelinus leucomaenis*) Дальнего Востока, но и *S. fontinalis* из рек Чехии, а также сиговых рыб.

**Филогенетические отношения внутри рода *Oncorhynchus*.** Тихоокеанские лососи по количеству хромосом могут быть разделены на две независимые филогенетические ветви развития, берущие свое начало от сима [Черненко, 1969, 1978; Васильев, 1985; Фролов, 2000]. В первой группе хромосомы уменьшаются в ряду: сима, кижуч, нерка, горбуша, во второй — увеличиваются в ряду: сима, чавыча, кета (таблица). В исследованиях морфологии одноплечих хромосом у представителей рода *Ocorhynchus* отмечено наличие в кариотипах у чавычи (*O. tshawytscha*) и сима более 20 субтелоцентрических хромосом в противоположность нерке (*O. nerka*) и горбуше, у которых обнаружено 2–4 таких хромосомы [Muramoto et al., 1974; Горшков, Горшкова, 1981].

В обеих филогенетических ветвях рода *Ocorhynchus* наблюдается тенденция к освоению более северных регионов. Сима является наиболее теплолюбивым видом и распространена только на Азиатском побережье Тихого океана.

Представители обеих ветвей, такие как кижуч, нерка и чавыча, распространились в более северные широты Северной Пацифики, а горбуша и кета вышли в воды Ледовитого океана (рис. 5). В обеих ветвях, как размеры рыб, так и их продолжительность жизни сначала увеличиваются (чавыча, кижуч), а затем сокращаются (кета, горбуша). В связи с освоением более северных вод в обеих ветвях наблюдается тенденция к сокращению продолжительности жизни молоди в пресных водах и уменьшения размера покатников, исчезновение жилых и карликовых форм. В пределах каждой из этих ветвей наблюдается тенденции к увеличению размеров икры, продолжительности сроков ее инкубации и снижению содержания каротиноидов в ней.

Экологические особенности дальневосточных лососей

Виды	Кариотип		Размер: длина, см; масса, кг	Диапазон возраста созревания: общий средний	Наличие жилых или карликовых форм	Продолжительность жизни в пресной воде, лет	Размеры покатников, см	Диаметр икры, мм	Содержание каротиноидов: мг/% цвет икры	Продолжительность инкубации: дни градусо-дни
	Количество хромосом	NF								
Горбуша	52	100	$\frac{32-64}{1,4-2,3}$	2	Нет	—	3-3,5	5,5-8,0	$\frac{0,96}{1,23}$ бледно-желтая	$\frac{110-150}{300-740}$
Нерка	56	102	$\frac{52-71}{1,5-4,1}$	$\frac{4-8}{5-6}$	Есть	0-3	7-15	4,7-6,6	$\frac{8,9}{10,4}$ ярко-красная	$\frac{50-150}{545-783}$
Кижуч	60	104	$\frac{40-80}{1,2-6,8}$	$\frac{3-6}{3-4}$	Есть	1-3	12-15	4,5-6,0	$\frac{6,3}{9,2}$ ярко-красная	$\frac{45-135}{445-486}$
Сима	66	100-104	$\frac{40-67}{1,3-3,0}$	$\frac{3-7}{3-5}$	Есть	2-3	11-14	4,5-7,7	— малиново- красная	$\frac{35-83}{423-550}$
Чавыча	68	104	$\frac{78-103}{5,5-17,0}$	$\frac{4-10}{4-7}$	Есть	0-2	10	5,0-10	— оранжево- красная	$\frac{50-190}{397-563}$
Кета	74	102	$\frac{42-96}{1,0-9,8}$	$\frac{3-10}{3-5}$	Нет	—	3-5	6,5-9,5	$\frac{1,6-1,76}{—}$ оранжевая	$\frac{103-120}{223-610}$



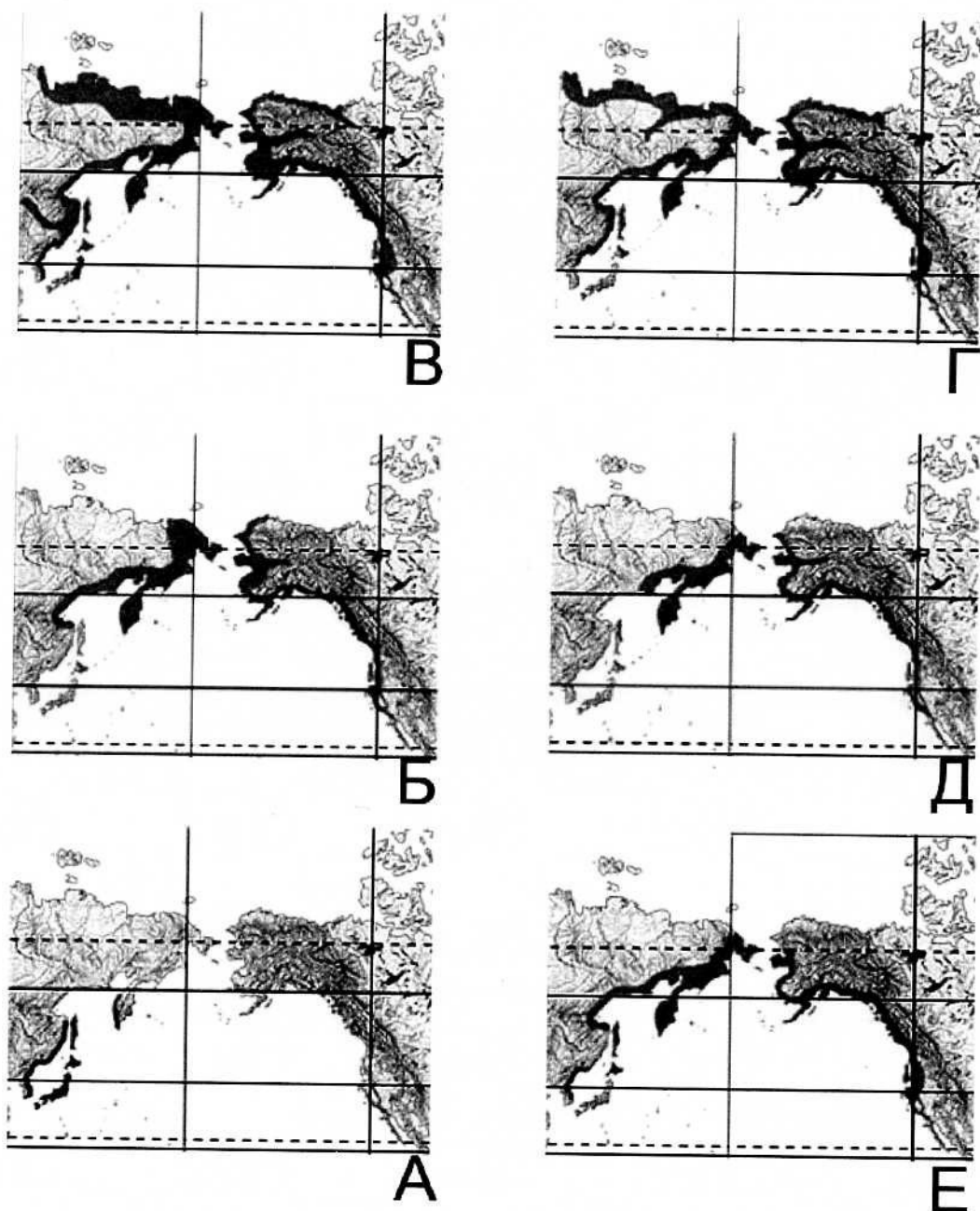


Рис. 5. Распространение видов рода *Oncorhynchus*: А — сима; Б — чавыча; В — кета; Г — кижуч; Д — нерка; Е — горбуша

**Роль гонад открытого типа в выведении жидкости у тихоокеанских лососей.** Нами было показано на примере горбуши, что в процессе перемещения рыб из моря в реку наблюдается достоверное увеличение их массы за счет оводнения тканей [Микулин, Любаев, 2005]. При этом у самцов для предотвращения этого процесса значительно утолщается кожа и в определенной степени редуцируется пищеварительная система, что, видимо, препятствует проникновению через нее воды в тело, поскольку в морской период жизни лососевые рыбы пьют воду. У самок значительно в меньшей степени редуцируется пищеварительная система и весьма слабо утолщается кожа.

Установлено, что при задержке подхода производителей к нерестилищам или к заводу за счет концентрации их ловушками на путях миграции, а также в конце нерестового хода у самок резко возрастает в яичниках количество ано-

мальной икры типа «горох», сопровождающееся резким увеличением овариальной жидкости [Гриценко и др., 2001; Mikulin, Lyubaeva, 2003]. Эти явления мы связываем с нарушениями у них водно-солевого обмена. Мы полагаем, что такое строение яичников лососевых рыб может быть связано со способностью удалять из них и организма рыбы лишнюю воду.

Проведена оценка возможности удаления жидкости непосредственно из гонады. В связи с этим, самкам кеты с гонадами IV стадии зрелости сквозь стенку брюшной полости шприцом с иглой в левую гонаду по 5 мл в переднюю, среднюю и заднюю части введен физиологический раствор (7 ‰) с добавлением в него метиленовой сини. Практически моментально весь раствор вышел в полость тела. Из полости тела излишняя окрашенная жидкость удаляется менее чем за 10 мин. Однако в течение 1,5 ч сосуды гонады, внутренняя выстилка полости тела остаются прокрашенными. При этом пищевод и желудок остались не прокрашенными, однако сильно прокрашивался кишечник. Ооциты при этом не прокрасились.

Таким образом, открытый тип яичников обеспечивает две функции:

1) облегчение удаления из гонад через полость тела во внешнюю среду при нересте этих рыб необычайно крупной икры;

2) удаление излишней жидкости из гонад, которая может в них накапливаться в силу примитивности осморегуляции этих рыб при переходе из морской среды обитания в пресную.

Причем возможны два варианта удаления избыточной жидкости из полости тела: или непосредственно через половое отверстие, или путем реабсорбции ее через кишечник. При нарушении возможности удаления жидкости из гонад, что наблюдается в конце нерестового сезона, в них наблюдается массовое образование аномальной икры типа «горох» с большим количеством овариальной жидкости, что отмечалось нами ранее. Наличие яичников открытого типа у представителей Лососевидных рыб, обитающих исключительно в пресных водах, видимо, явление вторичное, унаследованное от проходных форм и сохранившееся в силу наличия у большинства Лососевидных достаточно крупной икры.

**Взгляды на эволюцию лососевых рыб с позиций особенностей их осморегуляции и строения яичников.** Тетраплоидных лососевых рыб (Хариусовых Thymallidae, Сиговых Coregonidae и собственно Лососевых Salmonidae) включают в подотряд Salmonoidei отряда Лососеобразных Salmoniformes наряду с подотрядами Корюшковидных Osmeroidei, Галаксиевидных Galaxioidei, Серебрянковидных Argentinoidei и других.

По поводу возникновения лососей существует две взаимно противоположные точки зрения. По мнению одних авторов проходные лососи имеют пресноводное происхождение [Garstang, 1931; Дорофеева, 1985], по мнению других — морское [Gregory, 1933; Линдберг, 1948; Никольский, 1971]. Представления о пресноводном происхождении лососей обычно базируются на том факте, что все они размножаются в пресных водах, независимо от мест их нагула: в море или в пресных водах. Из этого делается вывод, что поскольку эмбриональные и постэмбриональные стадии развития, отражающие наиболее древние этапы филогенеза этой группы рыб, приурочены к пресным водам, то и происхождение лососей — пресноводное.

Викторовский [1978] считал на основании анализа структуры кариотипов современных лососевых рыб, что наиболее вероятным числом хромосомных плеч в предковом кариотипе Salmonidae было 104, что соответствует близкородственным к симе. Представители *Oncorhynchus* весьма близки по числу хромосомных плеч к тихоокеанским форелям *Parasalmo* и сахалинскому тай-

меню (*Parahucho perryi*), причем все три группы этих рыб возникли в северо-западной части Тихого океана [Gold, 1977; Loudenslager, Thorgaard, 1979; Горшкова, 1978; Анбиндер и др., 1982; Фролов, 2000].

Кариотипы подавляющего большинства видов семейств Coregonidae и Thymallidae содержат гораздо большее число хромосом и близкое к 100 число хромосомных плеч [Дорофеева, 1977; Викторовский, 1978; Васильев, 1985; Hartley, 1987].

Сравнительно небольшое число хромосом (обычно менее 78) у представителей рода вальки *Prosopium* по сравнению с сига́ми *Coregonus* (обычно более 80) при наличии большого числа субтелоцентрических хромосом в кариотипах позволяет рассматривать род вальки как наиболее рано дивергировавшая ветвь семейства Coregonidae [Norden, 1961; Решетников, 1980]. Дивергенция семейства Coregonidae от общего ствола лососевых рыб произошла почти одновременно или даже ранее дивергенции хариусовых [Norden, 1961; Kendall, Behnke, 1984; Sanford, 1990; Stearly, Smith, 1993]. В своих ареалах как вальки (рис. 6,б), так и хариусы (рис. 6,в), распространились от Тихого океана.

По поводу филогенетического происхождения лососевидных рыб существуют различные взгляды. Так в качестве предшественников рассматриваются представители семейств Корюшковые Osmeridae и Айювые Plecoglossidae. Все они характеризуются близкими кариотипами: у *Hypomesus transpacificus*  $2n = 56$ ,  $NF = 86$  [Kitada et al., 1980]; у *Hypomesus olidus*  $2n = 56$ ,  $NF = 78$  и *Hypo-*

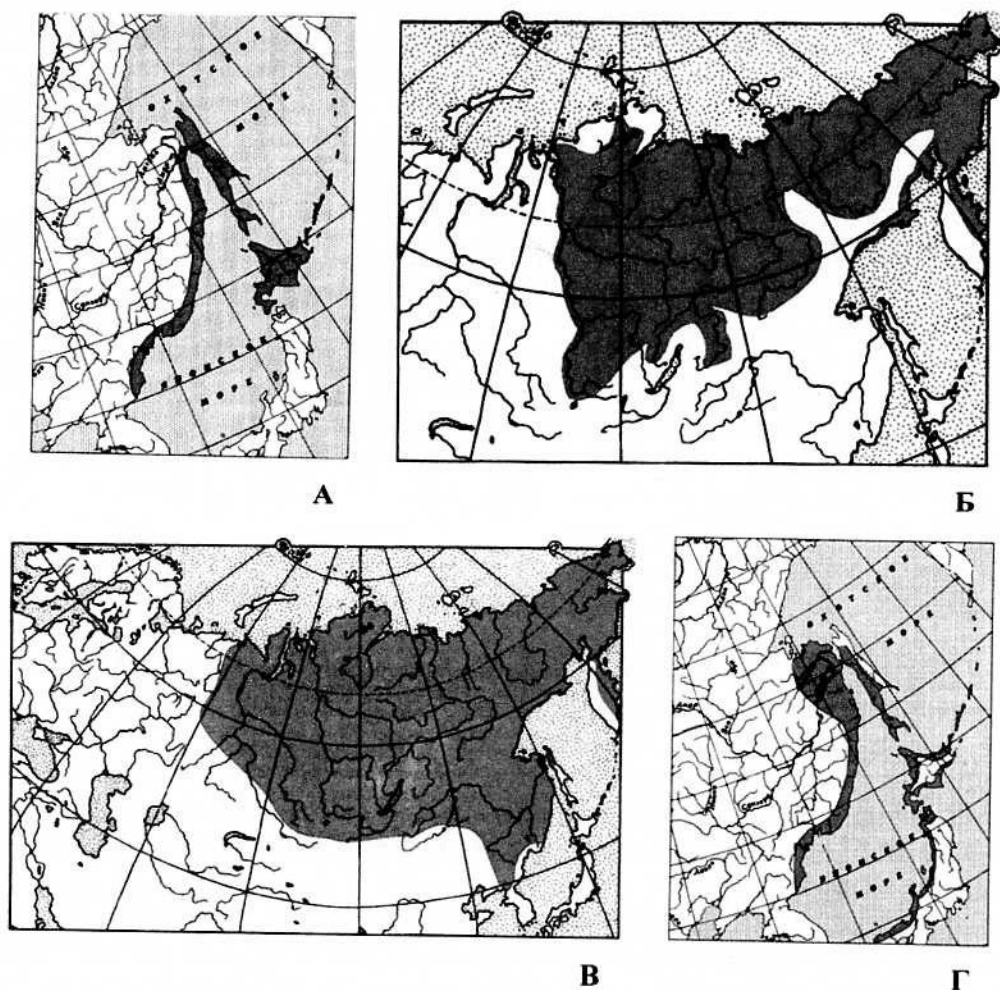


Рис. 6. Распространение: А — сахалинского тайменя *Parahucho perryi*; Б — обыкновенного валька *Prosopium cylindraceum*; В — сибирского хариуса *Thymallus arcticus*; Г — японской малоротой корюшки *Hypomesus nipponensis*



*mesus nipponensis*  $2n = 56$ ,  $NF = 82$  [Васильев, 1985]; у *Plecoglossus altivelis*  $2n = 56$ ,  $NF = 68$  [Yamazaki, 1971; Taniguchi et al., 1986]. Следует отметить, что удвоенный кариотип корюшек рода *Hypomesus* ( $2n \sim 112$ ,  $NF \sim 144-156$ ), оказывается чрезвычайно близок кариотипу современных хариусов, отличаясь от него только числом хромосом. Как и в кариотипах хариусов, в нем имеется большая группа субмета-субтелоцентрических хромосом. Распространена, наиболее близкая по кариотипу к исходной форме, японская малоротая корюшка в Японском море Тихого океана (см. рис. 6, з).

Другие авторы в качестве возможного диплоидного предка тетраплоидных лососевых рассматривают форму близкую к анчоусу (*Engraulis mordax*), кариотип которого  $2n = 48$ ,  $NF = 48$  состоит исключительно из акроцентрических хромосом без заметных вторых коротких плеч [Оно, 1973; Nelson, 1984].

**Особенности строения яичников у предполагаемых предшественников лососевых рыб.** Мы проанализировали строение гонад у возможных филогенетических предшественников Лососевидных рыб. К таким предшественникам, по нашему мнению, можно отнести Сельдеобразных и Корюшковидных рыб. Исследования строения гонад тихоокеанской сельди показало, что как у самцов, так и у самок этого вида, гонады закрытого типа. Дистальные части оболочек гонад у самцов сельди представляют собой семяпроводы, у самок — яйцеводы. Сложность рассматривания Сельдеобразных в качестве предков Лососевидных заключается в том, что если у Корюшковидных и Лососевидных плавательный пузырь находится вне пределов полости тела, то у тихоокеанской сельди, как у карповых, он располагается в полости тела. Таким образом, более вероятно предположение что в качестве непосредственных предшественников Лососеобразных, являются Корюшковидные.

У зубастой корюшки (*Osmerus mordax*) оба яичника открытого типа, но разной формы, длины и массы, при этом правый (меньший по размеру) располагается позади левого (рис. 7). Половое отверстие одно, яйцеводы не обнаружены.

У самцов зубастой корюшки также левый, более крупный, семенник располагается впереди правого, меньшего по размеру. От каждого из них идет

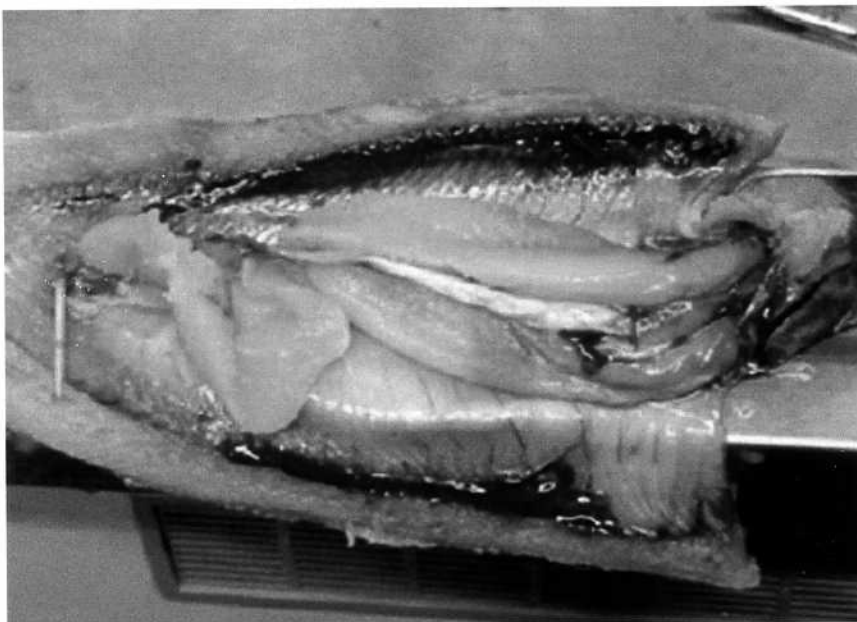
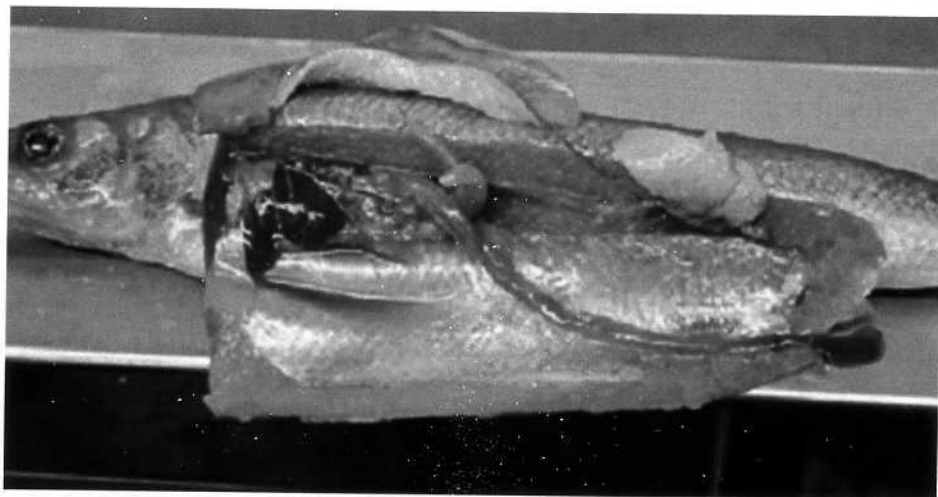


Рис. 7. Строение яичников зубастой корюшки. Вид со спины, левая гонада отклонена вверх, через половое отверстие продета палочка



**Рис. 8.** Расположение органов в полости тела самца зубастой корюшки

семяпровод к половому отверстию (рис. 8). Плавательный пузырь находится вверху снаружи пленки брюжейки, т.е. находится вне полости тела, как у дальневосточных лососей.

Полученные результаты позволяют полагать, что открытость яичников самок проходных тихоокеанских лососей возникла как следствие их происхождение от проходных Корюшковидных, у которых возникла асимметрия гонад, приведшая к необходимости возникновения открытости яичников. Последнее обстоятельство оказалось полезным для тихоокеанских лососей и используется для удаления излишней жидкости из яичников, а также для более легкого выведения из полости тела более крупной икры.

### **Заключение**

При современном симметричном расположении гонад у производителей тихоокеанских лососей, унаследованная ими от корюшковидных асимметрия внутренних органов, проявилась в возникновении так называемых «фенодевиантов» среди них [Микодина, Пукова, 2002], в основном, в процессе созревания гонад самцов. Рост более плотных яичников в процессе их созревания приводит к вытеснению остальных органов. У части самок возникает асимметрия гонад, вплоть до наличия только одной, что крайне редко. Напротив, у самцов асимметрия в строения гонад — явления частое. Рост менее плотных по консистенции семенников, в процессе их созревания, приводит к тому, что на их поверхности, особенно на левой гонаде, отпечатываются внутренние органы, приводя к искажению формы гонады.

### **ЛИТЕРАТУРА**

- Анбиндер Е.М., Глубоковский М.К., Покозий Н.В. 1982. Кариотип сахалинского тайменя // Биология моря. № 4. — С. 59–60.
- Васильев В.П. 1985. Эволюционная кариология рыб. — М.: Наука. — 301 с.
- Викторовский Р.М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов Кронуцкого озера. — М.: Наука. — 110 с.
- Горшков С.А., Горшкова Г.В. 1981. Анализ родственных отношений видов тихоокеанских лососей родов *Oncorhynchus* и *Salmo* (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоол. журн. Т. 60. № 1. — С. 84–96.
- Горшкова Г.В. 1978. Некоторые особенности кариотипов тихоокеанских лососей // Цитология. Т. 20. № 12. — С. 1431–1435.
- Гриценко О.Ф., Микулин А.Е., Любаев В.Я., Пукова Н.В., Новиков А.В. 2001. Аномальные икринки в яичниках зрелой кеты // Рыбное хозяйство. Аналитическая и рефератив-

ная информация. Серия: Воспроизводство и пастбищное выращивание гидробионтов. Вып. 1. — С. 37–51.

Держинский Ф.Я. 1992. Сравнительная анатомия позвоночных. М.: Изд-во Московского ун-та. — 208 с.

Дорофеева Е.А. 1977. Использование данных кариологии для решения вопросов систематики и филогении лососевых рыб // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. — Л.: Зоол. ин-т АН СССР. — С. 86–95.

Дорофеева Е.А. 1985. Некоторые принципы классификации лососевых рыб (Salmonidae, Salmoninae) // Морфология и систематика лососевых рыб. — Л.: Зоол. ин-т АН СССР. — С. 4–12.

Линдберг Г.У. 1948. О влиянии смены фаз трансгрессий и регрессий на эволюцию рыб и рыбообразных // Докл. АН СССР. Т. LXIII. № 1.

Микодина Е.В., Пукова Н.В. 2002. Методические рекомендации по изучению фенотипов семенников у дальневосточных лососей. — М.: ВНИРО. — 94 с.

Микулин А.Е., Любаев В.Я., Любаева Т.Н. 2005. Особенности осморегуляции производителей горбуши при переходе их из морской среды в пресную // Актуальные проблемы экологическ. физиологии и биохимии и генетики животных Мат-лы между. научн. конф. — Саранск.: Изд-во Морд.ГУ. — С. 156–157.

Моисеев П.А., Азизова Н.А., Куранова И.И. 1981. Ихтиология. — М.: Легкая и пищевая пром-ть. — 384 с.

Никольский Г.В. 1971. Частная ихтиология. — М.: Высшая школа. — 471 с.

Оно С. 1973. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. — М.: Мир. — 227 с.

Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. — М.: Наука. — 301 с.

Ромер А., Парсонс Т. 1992. Анатомия позвоночных. — М.: Мир. Т. 2. — 406 с.

Савваитова К.А., Медников Б.М. 1983. Подотряд Лососевидные (Salmonoidae) // Жизнь животных. — М.: Просвещение. Т. 4. — С. 135–158.

Фролов С.В. 2000. Изменчивость и эволюция кариотипов лососевых рыб. — Владивосток: Дальнаука. — 230 с.

Черненко Е.В. 1969. Об эволюции и цитотаксономии лососевых рыб семейства Salmonidae // Вопросы ихтиологии. Т. 9. Вып. 6 (59). — С. 971–980.

Черненко Е.В. 1978. Изменчивость кариотипа нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) озера Дальнего. — М.: МГУ. — 16 с.

Gold J.R. 1977. Systematics of Western North American trout (*Salmo*), with notes on the redband trout of Sheepheaven Creek, California // Can. J. Zool. V. 55. № 11. — P. 1858–1873.

Garstang W. 1931. The phyletic classification of the Teleostei // Proc. Philos. and Lit. Soc. Scient. Sect. II. Part 5.

Gregory W.K. 1933. Fish skulls // Trans. Amer. Phil. Soc. V. XXIII. Pt. 2.

Hartley S.E. 1987. The chromosomes of salmonid fishes // Biol. Rev. V. 62. № 3. — P. 197–214.

Kendall A.W., Behnke R.J. 1984. Salmonidae: development and relationships // Ontogeny and systematics of fishes // Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. №. 1. — P. 142–149.

Kitada J., Tatewaki R., Tagawa M. 1980. Chromosomes of the pond smelt *Hypomesus transpacificus nipponensis* M. // Chrom. Inform. Serv. № 28. — P. 8–9.

Loudenslager E.J., Thorgaard G.H. 1979. Karyotypic and evolutionary relationships of the Yellowstone (*Salmo clarki bouvieri*) and West-slope (*S. c. lewisi*) cutthroat trout // J. Fish. Res. Board Can. V. 36. №. 6. — P. 630–635.

Mikulín 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 2003, Salvador, Brasil. V. 1. May 19–23. Bahia Convention Center, Salvador, Brasil. — P. 486.

Muramoto J., Azumi J., Fukuoka H. 1974. Karyotypes of 9 species of the Salmonidae // Chromos. Inform. Serv. № 17. — P. 20–23.

Nelson J.S. 1984. Fishes of the World. N.-Y. etc.: John Wiley & Sons. — 524 p.

Norden C.R. 1961. Comparative osteology of representative salmonid fishes, with particular references to the grayling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny // J. Fish. Res. Board Can. V. 18. № 5. — P. 679–791.

Sanford C.P.J. 1990. The phylogenetic relationships of salmonid fishes // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.). V. 2. — P. 145–153.

Stearly R.F., Smith G.R. 1993. Phylogeny of the Pacific trout and salmon (*Oncorhynchus*) and genera of the family Salmonidae // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 122. № 1. — P. 1–33.

Taniguchi N., Kijima A., Fukai J., Inada Y. 1986. Conditions to induce triploid and gynogenetic diploid in ayu *Plecoglossus altivelis* // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 52. №. 1. — P. 49–53.

Yamazaki F. 1971. A chromosome study of the ayu, a salmonid fish // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 37. №. 8. — P. 707–710.