

УДК 597.587.9:597–146.512(265.5)

А.Ю. Дубинина, А.О. Золотов\*

Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, 693023, г. Южно-Сахалинск, ул. Комсомольская, 196

**АТРЕЗИЯ ООЦИТОВ СЕВЕРНОЙ ДВУХЛИНЕЙНОЙ КАМБАЛЫ  
*LEPIDOPSETTA POLYXYSTRA* (PLEURONECTIFORMES,  
PLEURONECTIDAE) ТИХООКЕАНСКИХ ВОД КАМЧАТКИ**

Северная двухлинейная камбала — важный промысловый объект северо-восточной части Тихого океана, наиболее массово представленный в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов. Выполненные в 2011–2012 гг. исследования репродуктивной ткани самок этого вида показали, что оогенез северной двухлинейной камбалы может сопровождаться атрезией ооцитов. Дегенерация охватывает превителлогенные (II и II–III стадии половой зрелости) и вителлогенные (III и IV стадии) клетки, а также овариальные фолликулы (VI–III стадия) и протекает по трем принципиально разным схемам. В отличие от других видов рыб, у северной двухлинейной камбалы атрезия превителлогенных ооцитов протекает без участия фолликулярного эпителия и затрагивает 15 % однослойных фолликулов у 8 % молоди и 67 % — у около 4 % пропускающих предстоящий нерестовый сезон производителей. Дегенерация вителлогенных ооцитов происходит с образованием симпласта между фолликулярным эпителием и впоследствии фрагментирующимся студенистым хорием, сохраняющимся до полной резорбции клеточного содержимого. Такие изменения в сравнительно большей степени характерны для вакуолизованных ооцитов, чем для клеток фазы накопления желтка: среди клеток первой группы процесс перерождения встречается в 5,6 % случаев, среди второй — только в 2,4 %. Очевидно, атрезия вителлогенных ооцитов направлена на редукцию плодовитости, следовательно, формирование конечной и популяционной плодовитости самок северной двухлинейной камбалы на протяжении каждого полового цикла продолжается вплоть до IV стадии зрелости их яичников. Резорбция неовулированных зрелых ооцитов, составляющих не более 3 % текущей генерации половых клеток, характерна для всех отнерестившихся самок и происходит в результате деятельности клеток соединительнотканного эпителия яйценосных пластин.

**Ключевые слова:** северная двухлинейная камбала, гаметогенез, ооциты, атрезия, резорбция.

**Dubinina A.Yu., Zolotov A.O.** Atresia of oocytes for northern rock sole *Lepidopsetta polyxystra* (Pleuronectiformes, Pleuronectidae) from the Pacific waters of Kamchatka // Izv. TINRO. — 2015. — Vol. 180. — P. 99–106.

Northern rock sole is abundant and important for fishery species in the Pacific waters of Kamchatka and northern Kuril Islands. Sometimes its oogenesis occurs with the oocytes atresia. By the data of the females reproductive tissue investigation conducted in 2011–2012, the degeneration appears for the late perinucleus (II and II–III maturing stages), vitellogene

\* Дубинина Анна Юрьевна, научный сотрудник, e-mail: dubinina51@yandex.ru; Золотов Александр Олегович, кандидат биологических наук, заместитель директора, e-mail: Alk-90@yandex.ru.

Dubinina Anna Yu., researcher, e-mail: dubinina51@yandex.ru; Zolotov Alexander O., Ph.D., deputy director, e-mail: Alk-90@yandex.ru.

cells (III and IV stages), and ovarian follicles (stages VI–III) and develops by three principally different ways. Comparing with other fish species, atresia of the late perinucleus of northern rock sole realizes without follicular epithelium and affects either 15 % of these cells (for 8 % of juveniles) or 67 % of these cells (for 4 % of non-spawning adults). In the process of the vitellogene oocytes atresia, a symplast forms between follicular epithelium and chorion and conserves until final resorption of the oocyte. The cortical alveoli and vacuolated cells are damaged more often (5.6 %) than the oocytes with advanced yolk (2.4 %). Resorption of ovarian follicles by stroma connective tissue of oviparous plates is typical for all postspawning females, their portion doesn't exceed 3 % of cells in each generation. Obviously, atresia of vitellogene oocytes reduces the fish fecundity, therefore the total and population fecundity is forming until the stage IV.

**Key words:** northern rock sole, gametogenesis, oocyte, atresia, resorption.

## Введение

Северная двухлинейная камбала *Lepidopsetta polyxistra* — важный объект промысла Северной Пацифики, относительно недавно выделенный как самостоятельный вид, ареал которого простирается от северного побережья Хоккайдо вдоль Курильских островов и восточного побережья Камчатки через шельф Берингова моря до зал. Аляска (Orr, Matarese, 2000). Наибольшее промысловое значение имеют ее группировки, воспроизводящиеся в районе северных Курильских островов и тихоокеанского шельфа Камчатки, а также в зал. Аляска.

Несмотря на очевидную промысловую значимость, особенности репродуктивной биологии северной двухлинейной камбалы в пределах дальневосточных морей мало изучены и опубликованные материалы по этой теме ограничены данными о плодовитости, сроках нереста и скорости созревания особей отдельных группировок (Перцева-Остроумова, 1961; Швецов, 1979; Дубинина, Золотов, 2013). Сведений о процессах формирования плодовитости у данного вида в печати не приводится.

Вместе с тем, по мнению ряда исследователей, совокупность онтогенетических и межпопуляционных особенностей формирования плодовитости — один из аспектов адаптационного потенциала вида (Фалеева, 1965; Овен, 1976; Кошелев, 1984). Регулирование индивидуальной и, в конечном счете, популяционной плодовитости происходит, в том числе, и за счет атрезии ооцитов по мере их созревания. Дегенеративные процессы в яичниках отмечены у большого числа рыб, описана как естественная, так и стрессовая резорбция женских половых клеток (Фалеева, 1965; Федоров, 1971; Кошелев, 1984). В последние годы эта тема вновь приобретает особую актуальность в свете прогрессирующего антропогенного влияния на воспроизводство морских рыб (Дуркина, 2003, 2006; Дмитриева, 2004).

С учетом вышеизложенного основной задачей данной работы был анализ процессов атрезии ооцитов в яичниках северной двухлинейной камбалы юго-восточного побережья Камчатки с целью последующего выяснения влияния механизмов резорбции на формирование конечной плодовитости у самок этого вида.

## Материалы и методы

Работа основана на данных о биологическом состоянии северной двухлинейной камбалы из промысловых уловов в прибрежных водах у юго-восточного побережья Камчатки в январе-декабре 2011 г. Материал отбирали в ходе стандартной процедуры полного биологического анализа. При визуальной оценке половой зрелости особей руководствовались универсальной 6-балльной шкалой для определения стадий зрелости гонад у одновременно нерестящихся рыб (Алексеев, Алексеева, 1996), адаптированной нами с учетом особенностей репродуктивного цикла северной двухлинейной камбалы:

— стадия II — неполовозрелые самки (на гистологических срезах яичников этих особей имеются только превителлогенные ооциты);

— стадия II–III — половозрелые самки, не участвующие в размножении в предстоящем нерестовом сезоне (на срезах превителлогенные ооциты и клетки начальной фазы вакуолизации);

- стадия III — впервые и повторно созревающие самки (на срезах ооциты периода превителлогенеза и всех фаз вакуолизации);
- стадия IV — преднерестовые самки (на срезах ооциты периодов превителлогенеза, вакуолизации и накопления желтка);
- стадия V — нерестовые самки (на срезах превителлогенные и гидратированные ооциты);
- стадия VI–III — отнерестившиеся и восстанавливающиеся после икрометания самки (на срезах ооциты периода превителлогенеза и начальной фазы вакуолизации, а также резорбирующиеся невыметанные клетки и постовуляторные фолликулы (ПОФы)).

Для гистологического исследования атретических процессов в яичниках северной двухлинейной камбалы извлекали фрагмент репродуктивной ткани, который затем фиксировали в жидкости Буэна.

Впоследствии эти пробы после проводки через спирты возрастающей концентрации заливали в парафин (Волкова, Елецкий, 1982). С полученных парафиновых блоков на санном микротоме МС-2 изготавливали срезы толщиной 5 мкм и окрашивали их гематоксилином по Генденгайну. Полученные гистологические препараты изучали с применением тринкулярного микроскопа для клинической лабораторной диагностики Микромед 3, оснащенного окулярами 10×, 20×, 40× и 100×. Микрофотографии выполнены посредством видеонасадки DCM-510.

Характеристика атрезии ооцитов северной двухлинейной камбалы основывается на результатах исследования гистологических срезов ткани яичников 62 самок этого вида.

При описании атрезии руководствовались схемой периодизации гаметогенеза, предложенной В.Н. Иванковым (Иванков, 1987; Дроздов, Иванков, 2001):

I. Период синаптенного пути.

II. Период малого роста:

1) ювенильная фаза (фаза В);

2) фаза однослойного фолликула (превителлогенеза — фаза С).

III. Период большого роста:

1) период раннего вителлогенеза (фазы вакуолизации):

а) в ооците 1–2 слоя вакуолей — фаза D<sub>1</sub>;

б) ооцит заполнен вакуолями наполовину или несколько более — фаза D<sub>2</sub>;

в) полностью вакуолизованный ооцит — фаза D<sub>3</sub>;

2) период позднего вителлогенеза (фазы накопления желтка):

а) начало отложения желтка — фаза E<sub>1</sub>;

б) ооцит наполовину заполнен желтком — фаза E<sub>2</sub>;

в) ооцит, заполненный желтком, — фаза E<sub>3</sub>.

IV. Период гомогенизации содержимого ооцита и завершения созревания:

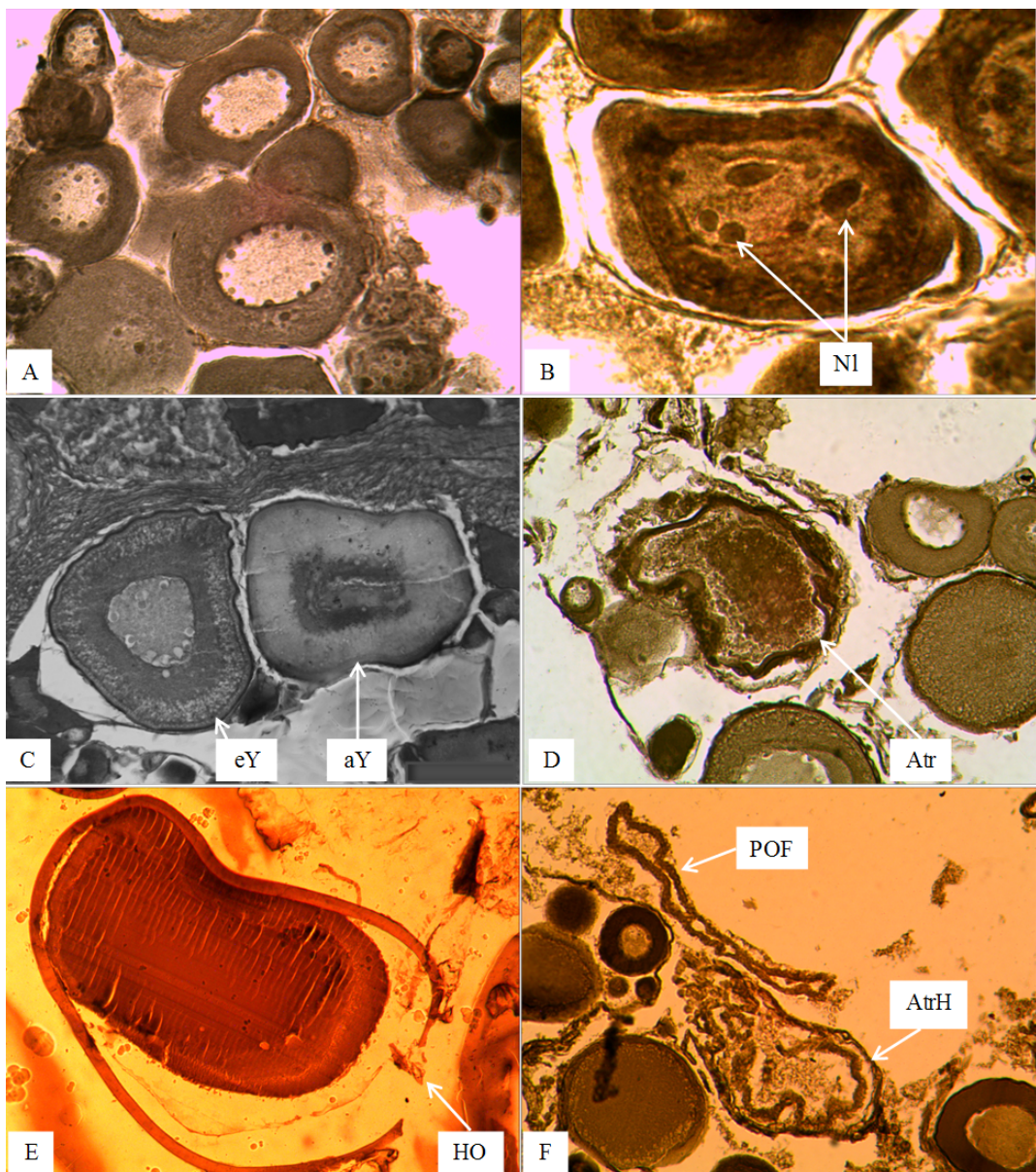
а) гомогенизация содержимого ооцита (подфаза E–F);

б) гидратация содержимого ооцита (подфаза E–F<sub>1</sub>); зрелая клетка (фаза F).

### Результаты и их обсуждение

Проследив изменения в половых железах самок *L. polyxistra* в течение года, т.е. в преднерестовый, нерестовый, нагульный и зимовальный периоды, мы отметили, что гаметогенез населяющей тихоокеанские воды Камчатки северной двухлинейной камбалы может сопровождаться атрезией ооцитов, отмечаемой на протяжении вполне определенных периодов развития половых клеток (см. рисунок). В первую очередь это период малого роста, когда дегенерация охватывает превителлогенные ооциты фазы однослойного фолликула (фаза С). Далее следует период трофоплазматического роста — в результате атрезии происходит так называемая редукция плодовитости, при которой атретические процессы наблюдаются только в вителлогенных ооцитах текущей генерации (фазы D<sub>1–3</sub> и E<sub>1–2</sub>). И, наконец, последний период, когда атрезия затрагивает оставшиеся в яичнике после нереста неовулированные ооциты (подфаза E–F) и в результате происходит резорбция невыметанных икринок.





Ооциты северной двухлинейной камбалы *L. polyxstra*, населяющей тихоокеанские воды Камчатки: **A** — нормально развивающиеся превителлогенные ооциты (фаза C), увеличение  $\times 40$ ; **B** — атрезия превителлогенного ооцита (*NI* — ядрышки),  $\times 100$ ; **C** — нормально развивающиеся вителлогенные ооциты (*eY* — вакуолизированный ооцит с первыми признаками отложения желтка (фаза  $E_1$ ), *aY* — заполненный желтком ооцит (фаза  $E_3$ )),  $\times 40$ ; **D** — атрезия вителлогенного ооцита (*Atr*),  $\times 20$ ; **E** — гидратированный ооцит (*HO*, фаза F),  $\times 20$ ; **F** — атрезия зрелого ооцита (*AtrH*, *POF* — постовуляторный фолликул),  $\times 10$

Photomicrographs of histological cross-cuts for ovaries of northern rock sole *L. polyxstra*: **A** — normal late perinucleus oocytes (phase C),  $\times 40$ ; **B** — atresia of late perinucleus oocyte (*NI* — nucleolus),  $\times 100$ ; **C** — normal vitellogene oocytes (*eY* — vacuolated oocyte in phase  $E_1$ , *aY* — advanced oocyte in phase  $E_3$ ),  $\times 40$ ; **D** — atresia of vitellogene oocyte (*Atr*),  $\times 20$ ; **E** — hydrated oocyte in phase F (*HO*),  $\times 20$ ; **F** — atresia of ovarian follicle (*AtrH*, *POF* — post-ovulatory follicle),  $\times 10$

Атрезия ооцитов известна у многих видов рыб, в том числе и у камбалообразных Pleuronectiformes: у черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Федоров, 1971), желтохвостой камбалы *Limanda ferruginea* (Hunting Howell, 1983), желтоперой камбалы *Limanda aspera* (Nichol, Acuna, 2001), тихоокеанского малорота *Microstomus pacificus* (Hunter et al., 1992). Как это было показано ранее (Кошелев, 1984), дегенеративные

процессы в женских половых клетках носят строго специфические признаки, различающиеся даже у близкородственных видов. Поэтому имеет смысл остановиться на описании атрезии ооцитов северной двухлинейной камбалы более подробно.

Ранее не отмеченная у дальневосточных камбал дегенерация половых клеток протоплазматического роста у северной двухлинейной камбалы начинается с нарушения целостности пока еще тонкого, слабо дифференцированного фолликулярного эпителия. По периферии цитоплазма таких ооцитов становится базофильноокрашенной, рыхлой и крупнофракционной, после чего «вспенивается», а ее кортикальный слой густеет и постепенно темнеет. Этот темный слой центростремительно приближается к ядру, его кариолема приобретает резко контрастную окраску и фрагментируется. Теперь нуклеоплазма имеет грубую структуру, а ядрышки сливаются в более крупные образования, располагаясь в центре клетки (см. рисунок, В). Последующие изменения направлены на деструкцию содержимого клетки и уменьшение ее объема. Фрагменты тонкой фолликулярной оболочки сохраняются еще сравнительно долго, практически до полной резорбции содержимого клетки. Аналогичные процессы в ядрах дегенерирующих превителлогенных ооцитов зафиксированы у дальневосточной сардины *Sardinops sagax melanosticta* (Сақун, Свирский, 1992). Однако у этого вида, в отличие от северной двухлинейной камбалы, нарушение структуры ядра происходит на начальном этапе атрезии и содержимое ооцита активно фагоцитируют клетки фолликулярного эпителия.

Описанная дегенерация превителлогенных ооцитов наблюдалась у неполовозрелых самок северной двухлинейной камбалы (II стадия зрелости половых желез), что было ранее отмечено у карповых (Кошелев, 1984). Атрезия клеток фазы однослойного фолликула (фаза С) также характерна для особей, ранее нерестившихся, но пропускающих предстоящий сезон размножения (стадия II–III). У первой группы рыб, представляющих не более 8 % молоди, атрезией охвачено около 15 % самых крупных половых клеток резервного фонда. Дегенерация таких клеток у половозрелых рыб — это нетипичное и скорее патологическое явление: в преднерестовый период указанные особи составляли только 4,3 % родительской части стада. У этих рыб дегенерировала большая часть превителлогенных клеток (почти 67 %).

В преднерестовый и нерестовый периоды у северной двухлинейной камбалы отмечена атрезия вителлогенных ооцитов, направленная на редукцию плодовитости у повторно созревающих самок. Как в вакуолизированных (фазы  $D_{1-3}$ , III стадия зрелости гонад), так и в желтковых клетках (фазы  $E_{1-3}$ , IV стадия) начальный этап дегенерации заметен по необычно базофильноокрашенной студенистой оболочке. Клетки фолликулярного эпителия при этом становятся сравнительно крупнее.

После пикноза ядра вителлогенные ооциты деформируются: теперь это клетки неправильной овальной формы со слабо фестончатой студенистой оболочкой, образующей с фолликулярным эпителием симпласт, отдельные участки которого значительно вакуолизированы (см. рисунок, D). Со временем в студенистом хорионе появляются разрывы, и его складчатость усиливается. Очевидно, что студенистая оболочка фрагментируется в основном в результате деятельности клеток фолликулярного эпителия. Дальнейшие изменения в атретических ооцитах связаны с резорбцией их содержимого. Слившиеся трофический и ядерный материалы, приобретая мелкозернистую структуру, выводятся из половых клеток через разрывы хориона наружу, под фолликулярный эпителий, где подвергаются окончательной деструкции. На заключительном этапе атрезии от вителлогенного ооцита остается опавший, с частыми складками студенистый хорион, фагоцитируемый впоследствии клетками фолликулярного эпителия и окружающей соединительной ткани. Описанные процессы в дегенерирующих вителлогенных ооцитах северной двухлинейной камбалы в целом соответствуют общей схеме резорбции таких клеток у изученных ранее видов рыб (Фалеева, 1965, 1976; Федоров, 1971; Кошелев, 1984; Сақун, Свирский, 1992; Дуркина, 2006). Однако наличие у ооцитов этого вида камбал студенистого хориона, обеспечивающего впоследствии слабую клейкость икринок, вероятно, во многом определяет особенности атрезии ее трофоплазматических

клеток. Так, нарушение целостности студенистой оболочки клетками фолликулярного эпителия происходит посредством образования ими симпласта. При этом как структура хорион сохраняется практически до полной деградации атретического ооцита.

Представленные процессы перерождения в большей степени характерны для ооцитов фазы вакуолизации: самки, в яичниках которых отмечены дегенерирующие вакуолизованные клетки, составляли 52,4 % против 21,0 % особей с резорбирующимися ооцитами фазы желткакопления. Более того, в среднем атретические половые клетки с вакуолизацией цитоплазмы представляли 5,6 % текущей генерации, а фазы желткакопления — только 2,4 %.

Кроме этого, у северной двухлинейной камбалы в посленерестовый период отмечена резорбция овариальных фолликулов (стадия половой зрелости VI–III, подфаза E–F) (см. рисунок, F). Неовулированные ооциты постепенно обрастают происходящей от клеток эпителия яйценосных пластин однослойной соединительнотканной оболочкой.

Появление в кортикальном слое желтка мелких вакуолей, а позднее — приобретение им мелкозернистой структуры свидетельствует о начале резорбции содержимого ооцита. Иногда желточные зерна оказываются заключенными в крупную капсулу внутри стромы яичника. Как признак активного фагоцитоза можно выделить существенное увеличение размеров клеток соединительнотканной оболочки, происходящее за счет вакуолизации их цитоплазмы и гипертрофии ядра. Впоследствии конечные стадии дегенерации неовулированных ооцитов заметны в виде атретических тел.

По нашим данным, атрезия «остаточной плодовитости» наблюдалась у всех размножавшихся в текущем нерестовом сезоне самок сразу после икрометания, и ее признаки оставались заметными на протяжении следующих 7–8 мес. Резорбция затрагивала в среднем не более 3 % всех ооцитов. Присутствие в половых железах исследованных особей опустевших фолликулярных оболочек и ранних вителлогенных клеток (фаза D<sub>1</sub>) свидетельствует о нормальном течении гаметогенеза и нереста.

Согласно литературным данным у рыб резорбция ооцитов происходит по двум основным причинам: вследствие естественной регуляции конечной плодовитости, а также при неблагоприятных экологических условиях в преднерестовый и нерестовый периоды (Дроздов, Иванков, 2001).

Известно, что высокая потенциальная плодовитость, в силу значительных энергетических затрат, не может быть реализована в полной мере, поэтому формирование конечной плодовитости сопровождается атрезией части ооцитов текущей генерации (Иванков, 1976, 1982; Кошелев, 1984; Иванков и др., 1996). Более того, по мнению ряда авторов, дегенерация ооцитов является необходимым условием для нормального течения полового цикла и нереста, а высвободившиеся после резорбции половых клеток энергетические ресурсы служат резервом для дальнейшего генеративного обмена (Bretschneider, Duyvene, 1947; Aravindan, Padmanabhan, 1972; Дроздов, Иванков, 2001).

В других случаях: при нарушении фоновых условий; преграждении или антропогенном загрязнении нерестилищ в период созревания и во время размножения — у рыб может наблюдаться стрессовая атрезия половых клеток (Гербильский, 1951; Нусенбаум, 1958; Сакун, 1959; Фалеева, 1965; Hunter et al., 1992; Дуркина, 2006, 2009). В случае воздействия перечисленных экстремальных факторов дегенеративные процессы охватывают все желтковые ооциты и овариальные фолликулы (тотальная резорбция), что приводит к срыву нереста, или часть развитых половых клеток, существенным образом снижая репродуктивный потенциал популяции (Фалеева, 1965; Федоров, 1971; Дуркина, 2006, 2009).

Характер встречаемости описанных нами дегенеративных процессов в протоплазматических и трофоплазматических ооцитах северной двухлинейной камбалы дает основания предполагать, что у рассматриваемого вида атрезия половых клеток — это естественная, физиологически обусловленная составляющая нормального хода гаметогенеза. При этом резорбция части развивающихся ооцитов и даже пропуск отдельными самками нерестового сезона может выступать как механизм регулирования конечной и популяционной плодовитости.



## Заключение

Оогенез северной двухлинейной камбалы, обитающей в тихоокеанских водах Камчатки, может включать атрезию половых клеток по трем принципиально различным схемам, которая охватывает превителлогенные, созревающие и овариальные ооциты. Критическими при этом являются II, III, IV и VI–III стадии зрелости половых желез.

Особенности дегенеративных процессов, частота их встречаемости и степень поражения позволяют сделать вывод, что атрезия ооцитов у северной двухлинейной камбалы — явление не девиантное, а, наоборот, физиологически обусловленное и естественное. Случаи перерождения половых клеток на экстремальном уровне единичны и носят характер патологии.

Очевидно, при дальнейших исследованиях в данном направлении следует сосредоточить внимание на более детальном изучении атрезии вителлогенных ооцитов. Этот процесс, охватывая вакуолизованные и желтковые клетки, снижает потенциальную плодовитость самок северной двухлинейной камбалы в среднем на 4 %. Таким образом, формирование конечной и популяционной плодовитости у рассматриваемого вида на протяжении каждого полового цикла продолжается вплоть до IV стадии зрелости яичников. Оценка рассматриваемого показателя будет наиболее близка к терминальной величине непосредственно в преднерестовый период, когда гонады самок достигнут IV стадии зрелости.

## Список литературы

**Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И.** Определение стадий зрелости гонад и изучение половых циклов, плодовитости, продукции икры и темпа полового созревания у морских промысловых рыб : метод. пособие. — Калининград : АтлантНИРО, 1996. — 75 с.

**Волкова О.В., Елецкий Ю.К.** Основы гистологии с гистологической техникой : учеб. — М. : Медицина, 1982. — 304 с.

**Гербильский Н.Л.** Внутривидовые биологические группы осетровых и значение их познания для развития осетроводства в связи с гидростроительством // Тр. конф. по вопр. рыб. хоз-ва. — М. : АН СССР, 1951. — С. 85–94.

**Дмитриева М.А.** Резорбция ооцитов и нерестовые метки в яичниках балтийской трески // Актуальные проблемы изучения и использования водных биоресурсов : мат-лы 2-й Всерос. Интернет-конференции молодых ученых. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2004. — С. 41–44.

**Дроздов А.Л., Иванков В.Н.** Морфология гамет животных : монография. — М. : Круглый год, 2001. — 458 с.

**Дубинина А.Ю., Золотов А.О.** Плодовитость и созревание северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* Ofg et Matareze (2000) тихоокеанского шельфа Камчатки // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 172. — С. 119–132.

**Дуркина В.Б.** Годовой цикл морфологических изменений в интерренальной железе у полосатой камбалы *Liopsetta pinnifasciata* из Амурского залива (залив Петра Великого Японского моря) // Вопр. ихтиол. — 2009. — Т. 49, № 5. — С. 701–706.

**Дуркина В.Б.** Массовое разрушение овариальных фолликулов и его особенности у полосатой камбалы *Pleuronectes pinnifasciatus* из Амурского залива Японского моря // Вопр. ихтиол. — 2003. — Т. 43, № 2. — С. 286–288.

**Дуркина В.Б.** Способы резорбции вителлогенных ооцитов у полосатой камбалы *Pleuronectes pinnifasciatus* // Биол. моря. — 2006. — Т. 32, № 1. — С. 69–72.

**Иванков В.Н.** Закономерности формирования конечной плодовитости у рыб с порционным икрометанием на примере южного одноперого терпуга *Pleurogrammos azonus* (Jordan et Metz) и серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) // Вопр. ихтиол. — 1976. — Т. 16, № 1. — С. 63–70.

**Иванков В.Н.** Особенности формирования плодовитости у рыб подсемейства Cultrinae // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. — 1982. — № 6. — С. 38–40.

**Иванков В.Н.** Строение яйцеклеток и систематика рыб : монография. — Владивосток : ДВГУ, 1987. — 160 с.

**Иванков В.Н., Платошина Л.К., Иванкова З.Г.** Определение величины резервного фонда половых клеток и доли желтковых ооцитов в яичниках полициклических рыб в период созревания // Биол. моря. — 1996. — Т. 22, № 5. — С. 315–317.

**Кошелев Б.В.** Экология размножения рыб : монография. — М. : Наука, 1984. — 307 с.

- Нусенбаум А.М.** Исследование половых желез и крови семги в связи с особенностями ее размножения : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л. : ЛГУ, 1958. — 21 с.
- Овен Л.С.** Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб : монография. — Киев : Наук. думка, 1976. — 132 с.
- Перцева-Остроумова Т.А.** Размножение и развитие дальневосточных камбал : монография. — М. : АН СССР, 1961. — 484 с.
- Сакун О.Ф.** Половые клетки и функции половых желез у сырта *Vimra vimra* L. в норме и при нарушении условий размножения : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1959. — 22 с.
- Сакун О.Ф., Свирский В.Г.** Дегенерация ооцитов периодов превителлогенеза и вителлогенеза в половом цикле дальневосточной сардины *Sardinops sagax melanosticta* // Вопр. ихтиол. — 1992. — Т. 32, вып. 3. — С. 52–58.
- Фалеева Т.И.** Анализ атрезии овоцитов у рыб в связи с адаптивным значением этого явления // Вопр. ихтиол. — 1965. — Т. 5, вып. 3(36). — С. 455–470.
- Фалеева Т.И.** Особенности процесса атрезии овариального фолликула у ерша *Acerina cernua* (L.) при разных температурах // Экологическая пластичность половых циклов и размножения рыб. — Л. : ЛГУ, 1976. — С. 123–139.
- Федоров К.Е.** Состояние половых желез черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* Баренцева моря в связи с пропуском нерестового сезона // Вопр. ихтиол. — 1971. — Т. 11, вып. 5(70). — С. 787–793.
- Швецов Ф.Г.** Размножение двухлинейной камбалы *Lepidopsetta bilineata bilineata* (Ayres) у охотоморского побережья островов Парамушир и Шумшу // Вопр. ихтиол. — 1979. — Т. 19, вып. 5(118). — С. 840–846.
- Aravindan C.M., Padmanabhan K.G.** Source of a new crop of oocytes in *Tilapia mosambica* Helgoland // Wiss Meeresuntersuch. — 1972. — Vol. 23, № 2. — P. 185–192.
- Bretschneider L.H., Duyvene de Wit J.J.** Sexual endocrinology of non-mammalian vertebrates : Monograf. of the Progr. of Res. Holland during the war. Vol. 2. — Amsterdam : Elsevier, 1947. — 147 p.
- Hunter J.R., Macewicz B.J., Chyan-huel Lo N., Kimbrell C.A.** Fecundity, spawning, and maturity of female Dover sole *Microstomus pacificus*, with an evaluation of assumption and precision // Fish. Bull. — 1992. — Vol. 90. — P. 101–128.
- Hunting Howell W.** Seasonal changes in the ovaries of adult yellowtail flounder, *Limanda ferruginea* // Fish. Bull. — 1983. — Vol. 81, № 2. — P. 341–355.
- Nichol D.G., Acuna E.I.** Annual and batch fecundities of yellowfin sole, *Limanda aspera*, in the eastern Bering Sea // Fish. Bull. — 2001. — Vol. 99. — P. 108–122.
- Orr J.W., Matarese A.C.** Revision of the genus *Lepidopsetta* Gill, 1862 (Teleostei: Pleuronectidae) based on larval and adult morphology, with a description of a new species from the North Pacific Ocean and Bering Sea // Fish. Bull. — 2000. — Vol. 98. — P. 539–582.

Поступила в редакцию 14.10.14 г.