

УДК 597.553.2.591.465.12

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РОСТА ООЦИТОВ У ДВУХ ФОРМ БАЙКАЛЬСКОГО ХАРИУСА *THYMALLUS BAICALENSIS* (THYMALLIDAE)

© 2010 г. А. Н. Зайцева*, Н. С. Смирнова-Залуми*, Н. И. Захарова**

* Лимнологический институт Сибирского отделения РАН — ЛИН СО РАН, Иркутск

** Иркутский государственный университет

* E-mail: alla@lin.irk.ru

Поступила в редакцию 16.11.2009 г.

Исследованы размерные характеристики ооцитов старшей генерации конца превителлогенеза, а также начала и середины фазы вакуолизации цитоплазмы у двух форм байкальского хариуса *Thymallus baicalensis*. У каждой из форм прослеживается зависимость диаметра ооцитов от возраста и размеров самок. В течение исследованных фаз развития — при завершении периода превителлогенеза и в самом начале периода вителлогенеза — ооциты белого и чёрного хариусов имеют сходные размеры, при этом вакуолизация цитоплазмы у белого хариуса протекает менее активно. Установлено, что различия диаметра зрелых яйцеклеток у чёрного и белого байкальского хариусов являются следствием неодинакового темпа накопления трофических веществ в ооцитах данных форм этого вида и определяются различиями скорости роста ооцитов при формировании в них желточных включений.

Ключевые слова: формы байкальского хариуса, *Thymallus baicalensis*, размеры ооцитов, превителлогенез, вакуолизация.

Изучению оогенеза у рыб с позиций их искусственного разведения и промысла посвящено немало работ (Гербильский, 1941; Казанский, 1956; Сакун, 1974; Привольнев, 1976; Баранникова, 1978; Захарова, Чмилевский, 1983, 1985; Чмилевский, Лаврова, 1990; Чмилевский, Ивойлов, 1993; Ивойлов, 1997; и др.), которые, наряду с решением практических задач, способствуют пониманию процессов адаптации и эволюции рыб. Результаты исследования оогенеза у разных видов рыб в связи с вариабельностью среды их обитания также представлены в большом числе публикаций (Мейен, 1927, 1939; Казанский, 1949; Yamamoto, 1956; Kraft, Peters, 1963; Сакун, Буцкая, 1968; Selman, Wallace, 1983; Selman et al., 1986, 1993; Иванков, 1987; Макеева, Емельянова, 1989; Зубин и др., 1993; Зубина, 1996; Чмилевский, 2003; и др.). В то же время, специальных работ, посвящённых сравнительному анализу оогенеза у разных форм одного вида, в доступной нам литературе обнаружено немного (Кузнецов, 1964; Белянина, 1971; Кузнецов и др., 1982; Зубин и др., 1993). Данные анализа связи между размерами развивающихся ооцитов и характером изменений их величин на протяжении всего оогенеза, вплоть до приобретения ооцитами размеров зрелых яйцеклеток, также немногочисленны и получены теми же авторами (Кузнецов, 1964; Белянина, 1971; Кузнецов и др., 1982).

Относительно двух форм (белого и чёрного) байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* к настоящему времени известно, что ооциты белого хариуса при завершении фазы вакуолизации цитоплазмы и в начале фазы накопления желтка имеют меньший диаметр клетки, ядра и желточных гранул, но больший относительный диаметр вакуолей (Зайцева и др., 2008).

Основная цель данной работы — сравнительное исследование размерных характеристик ооцитов чёрного и белого байкальских хариусов в фазах позднего превителлогенеза, начала и середины вакуолизации цитоплазмы, а также выяснение влияния размеров и возраста самок на размеры ооцитов этих фаз развития.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в четырёх районах оз. Байкал (рис. 1) в июне—июле 2003 г. и августе 2006 г. Рыб отлавливали ставными жаберными сетями (ячея 28–40 мм) и спиннингом. Принадлежность рыб к чёрному или белому хариусам определяли по форме и размерам спинного плавника, а также по некоторым другим экстерьерным признакам (Тугарина, 1981; Книжин и др., 2006). Всего проанализировали 26 самок чёрного и 10 самок белого байкальского хариуса. Биологический анализ проводили на свежем материале по общепринятой ихтиологической методике (Правдин, 1966).

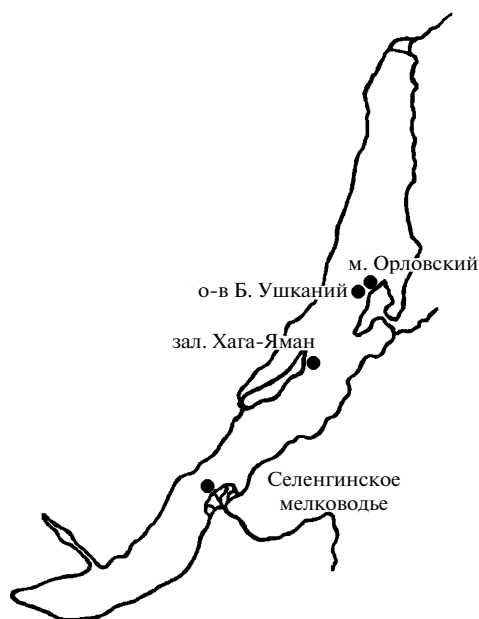


Рис. 1. Карта-схема района исследований.

Длину тела измеряли по Смитту. Возраст рыб определяли по чешуе (Чугунова, 1959).

Кусочки гонад фиксировали в смесях Буэна и Серра. После соответствующей гистологической обработки (Ромейс, 1954), срезы толщиной 5–7 мкм окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну. Основой для выделения фаз развития ооцитов периода превителлогенеза и вителлогенеза послужили схемы, разработанные Казанским (1949), Иванковым (1987) и Чмилевским (2003). Сравнивали яйцники, в которых ооциты старшей генерации были в фазе позднего превителлогенеза, в начале и середине фазы вакуолизации цитоплазмы. У ооцитов соответствующих фаз развития измеряли диаметр клетки и ядра. За диаметр ооцитов и их ядер принимали полусумму их длинной и короткой осей. Ядерно-плазматическое соотношение (ЯПС) считали как отношение диаметра ядра к диаметру ооцита. Относительный диаметр вакуолей оценивали в процентах как отношение диаметров вакуолей к диаметру ооцита.

Для выяснения наличия связей между размерами ооцитов и размерно-возрастными показателями самок рассчитывали коэффициенты корреляции с использованием пакета программ STATISTICA. Коэффициенты корреляции оценивали по уровню значимости $p \leq 0.001$. При этом для вычисления коэффициента корреляции ооциты соответствующих фаз развития объединяли в общую выборку. Корреляционный анализ проводили для ооцитов чёрного хариуса из района о-ва Б. Ушканий и для белого — с Селенгин-

ского мелководья. Достоверность связи размеров ооцитов (в фазах — конца превителлогенеза, начала и середины вакуолизации) и возраста самок рассчитывали для чёрного хариуса из района о-ва Б. Ушканий, для белого — с Селенгинского мелководья. Данную связь оценивали двухфакторным дисперсионным анализом для неравномерных комплексов при $p < 0.01$ (Лакин, 1973). При этом в сравнительный анализ включали ооциты самок трёх возрастных групп: чёрный хариус (о. Б. Ушканий) — 3+, 4+ и 5+; белый хариус (Селенгинское мелководье) — 3+, 4+ и 5+. Величины, полученные в результате измерений ооцитов от разных особей каждой возрастной группы, объединяли в единую выборку.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Выборка белого хариуса из района о-ва Б. Ушканий представлена созревающими рыбами, а в районе Селенгинского мелководья — неполовозрелыми и созревающими особями. Выборка чёрного хариуса у о-ва Б. Ушканий включает неполовозрелых и созревающих самок, в районе м. Орловский и зал. Хага-Яман — только созревающих самок. Длина тела и зрелость яйцников особей из разных возрастных групп представлены в табл. 1.

В соответствии с известными схемами периодизации оогенеза рыб (Мейен, 1927, 1939; Казанский, 1949; Иванков, 1987; Чмилевский, 2003) рассмотрена морфология развивающихся ооцитов чёрного и белого байкальских хариусов и выбраны основные морфологические признаки идентификации фаз развития ооцитов периодов превителлогенеза и вителлогенеза (табл. 2).

Идентичность этапов развития сравниваемых групп ооцитов оценивали по ядерно-плазматическому соотношению (ЯПС). Его величина для ооцитов завершения фазы превителлогенеза у особей чёрного байкальского хариуса о-ва Б. Ушканий и белого хариуса Селенгинского мелководья составила соответственно 0.47 и 0.48. Для ооцитов начала фазы вакуолизации цитоплазмы у чёрного хариуса из зал. Хага-Яман и о-ва Б. Ушканий величина ЯПС была 0.40 и 0.44, у белого байкальского хариуса о-ва Б. Ушканий и Селенгинского мелководья — 0.42 и 0.43. В середине фазы вакуолизации цитоплазмы у особей чёрного хариуса из зал. Хага-Яман значение ЯПС составило 0.36, а в районе м. Орловский и о-ва Б. Ушканий — 0.38. Таким же (0.38) оно оказалось и у белого хариуса на Селенгинском мелководье. Таким образом, величина ЯПС в ооцитах морфологически идентичных фаз развития у чёрного и белого байкальского хариусов близки, что подтверждает аналогичность состояния сравниваемых групп ооцитов. При этом значения ЯПС в ооцитах исследуемых форм от фазы конца превителло-

Таблица 1. Длина тела (мм), возраст и фазы развития ооцитов старшей генерации у самок двух форм байкальского хариуса *Thymallus baicalensis*

Водоём (дата лова)	Возраст, лет							
	3+			4+			5+	
	Фзп	Фнв	Фсв	Фзп	Фнв	Фсв	Фнв	Фсв
Чёрный хариус								
Зал. Хага-Яман (08.06.2003)	—	—	—	230.0(1)	$\frac{288.8 \pm 7.2}{270-305(4)}$	—	—	—
М. Орловский (07.06.2003)	—	$\frac{261.7 \pm 3.6}{255-270(3)}$	—	—	270.0(1)	—	$\frac{296.0 \pm 10.7}{275-320(3)}$	—
О-в Большой Ушканий (07.06.03)	$\frac{240.7 \pm 4.4}{230-247(3)}$	—	$\frac{263.0 \pm 1.4}{261-265(2)}$	272.0(1)	$\frac{271.3 \pm 6.1}{259-291(2)}$	$\frac{284.2 \pm 6.0}{260-298(5)}$	—	299.0(1)
Белый хариус								
О-в Большой Ушканий (12.08.06)	—	—	—	$\frac{320.0 \pm 9.2}{313-333(3)}$	—	—	—	—
Селенгинское мелководье (20.07.2003)	$\frac{233.5 \pm 1.8}{231-236(2)}$	258.0(1)	—	—	$\frac{274.5 \pm 10.3}{260-289(2)}$	$\frac{284.0 \pm 3.5}{279-289(2)}$	—	318.0(1)

Примечание. Над чертой — среднее значение и его ошибка, под чертой — пределы варьирования показателя; в скобках — число исследованных самок. Фазы развития ооцитов старшей генерации: Фзп — фаза завершения превителлогенеза, Фнв — начало фазы вакуолизации цитоплазмы, Фсв — середина фазы вакуолизации цитоплазмы.

генеза до середины фазы вакуолизации цитоплазмы последовательно уменьшаются.

При сопоставлении относительных минимальных и максимальных величин диаметра вакуолей в ооцитах чёрного и белого хариусов выявлены различия между сравниваемыми формами по темпу вакуолизации цитоплазмы. В период развития ооцитов от начала до середины фазы вакуолизации цитоплазмы включительно средние показатели их диаметра у чёрного и белого хариусов практически не отличаются (рис. 2а); относительные минимальные размеры вакуолей ооцитов в течение этого интервала также имеют близкие значения. Так, в начале фазы вакуолизации цитоплазмы у чёрного хариуса из зал. Хага-Яман и района о-ва Б. Ушканий они составляют соответственно 1.27 и 1.30%, у белого хариуса о-ва Б. Ушканий и Селенгинского мелководья — 1.26 и 1.29%; в середине фазы вакуолизации цитоплазмы у чёрного хариуса из зал. Хага-Яман, м. Орловский и о-ва Б. Ушканий — соответственно 1.10, 1.07 и 1.07%, у белого — 1.12%. В то же время, относительные максимальные диаметры вакуолей в ооцитах самок чёрного хариуса больше, чем у самок белого хариуса. В начале фазы вакуолизации цитоплазмы у чёрного хариуса из зал. Хага-Яман и из района о-ва Б. Ушканий они составили соответственно 2.13 и 2.39%, а у белого хариуса у о-ва Б. Ушканий и Селенгинского мелководья — 2.13 и 1.99%. Аналогичная картина наблюдается и в середине фазы вакуолизации цитоплазмы: у

Таблица 2. Шкала развития ооцитов байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* периодов превителлогенеза и вителлогенеза (Мейен, 1927, 1939; Казанский, 1949; Иванков, 1987; Чмилевский, 2003)

Период, фаза развития ооцита	Признаки
Превителлогенез:	
— середина	Сетчатая структура цитоплазмы
— завершение	Гомогенно окрашенная цитоплазма
Вителлогенез;	
вакуолизация цитоплазмы:	
— начало	Вакуоли в периферической зоне ооцита, начало формирования периферического вакуолярного кольца
— середина	Периферическое и околоядерное вакуолярные кольца
— завершение	Вакуолями заполнена вся цитоплазма ооцита
Отложение кристаллического желтка:	
— начальное	Формирование периферического “кольца” из гранул желтка
— интенсивное	Гранулы желтка всей цитоплазмы ооцита

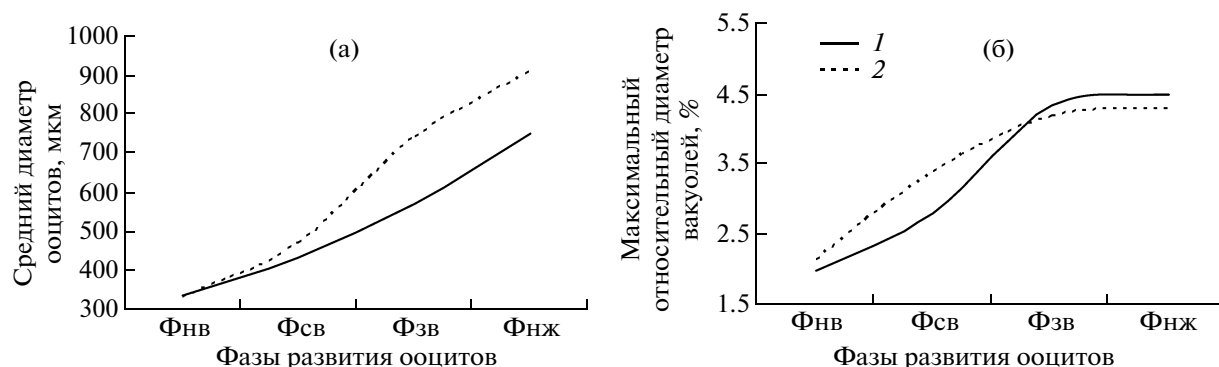


Рис. 2. Динамика изменения среднего диаметра ооцитов (а) и максимального относительного диаметра вакуолей (б) у белого (1) и черного (2) байкальских хариусов *Thymallus baicalensis*. Обозначения: Фнв, Фсв, Фзв — начало, середина и завершение фазы вакуолизации цитоплазмы соответственно; Фнж — начало фазы накопления желтка. Данные по Фзв и Фнж взяты из работы Зайцевой с соавторами (2008).

чёрного хариуса из зал. Хага-Яман, у м. Орловский и о-ва Б. Ушканий относительные значения максимального диаметра вакуолей составили соответственно 3.82, 3.00 и 3.70%, а у белого хариуса из Селенгинского мелководья — 2.80% (рис. 2б).

Таким образом, в целом при одинаковых размерах ооцитов в начале—середине фазы вакуолизации цитоплазмы у двух форм байкальского хариуса (рис. 2а) процесс вакуолизации цитоплазмы характеризуется разной интенсивностью: у белого хариуса она ниже, чем у чёрного (рис. 2б).

С помощью корреляционного анализа выявлена зависимость диаметра ооцитов соответствующих фаз развития от возраста и размеров самок. Для чёрного хариуса из района о-ва Б. Ушканий коэффициент корреляции диаметра ооцитов с возрастом составил 0.62, а с длиной — 0.71; для самок белого хариуса — соответственно 0.77 и 0.86. Достоверность связи диаметра ооцитов в конце периода превителлогенеза и в начале периода вителлогенеза (начало и середина фазы вакуолиза-

ции цитоплазмы) с возрастом самок подтверждается результатами двухфакторного дисперсионного анализа (табл. 3). Его результаты говорят о значимом влиянии на величину диаметра ооцитов фактора “возраст” при отсутствии влияния фактора “форма”, и совместного влияния факторов “возраст” и “форма”.

Сравнение диаметров ооцитов и их ядер на фазах позднего превителлогенеза, в начале и середине фазы вакуолизации цитоплазмы с помощью *t*-критерия ($p \leq 0.001$) не показало достоверных различий между двумя формами байкальского хариуса (табл. 4, 5, 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

Изменчивость размеров женских половых клеток является одним из распространённых приспособительных свойств рыб к условиям воспроизводства. Их величина может варьировать в зависимости от биологических показателей самок (Мейен, 1940; Васецкий, 1962; Жукинский, Дья-

Таблица 3. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа связи диаметра ооцитов с возрастом самок двух исследованных форм байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* — черного (о-в Большой Ушканий) и белого (Селенгинское мелководье)

Факторы	F_{ϕ}	$F_{st} (p = 0.01)$
Возраст рыб	12.7	2.6
Форма	<1.0	3.9
Возраст + форма	3.0	2.6

Примечание. F_{ϕ} — фактическое значение критерия Фишера, F_{st} — критическое значение критерия Фишера, p — уровень значимости.

Таблица 4. Диаметры ооцитов старшей генерации фазы завершения превителлогенеза и их ядра (мкм) черного и белого байкальских хариусов *Thymallus baicalensis*

Диаметр	Черный хариус, о-в Б. Ушканий (август), $n = 252$	Белый хариус, Селенгинское мелководье (июль), $n = 132$
Ооцит	$\frac{245.2 \pm 2.2}{187.5-434.4}$	$\frac{236.2 \pm 1.6}{180.0-274.5}$
Ядро	$\frac{114.7 \pm 0.9}{93.0-199.2}$	$\frac{113.5 \pm 0.7}{91.5-124.5}$

Примечание. Над чертой — среднее значение показателя и его ошибка, под чертой — пределы варьирования показателя; n — число промеренных ооцитов.

Таблица 5. Диаметры ооцитов старшей генерации в начале фазы вакуолизации цитоплазмы, их ядра и вакуолей (мкм) черного и белого байкальских хариусов *Thymallus baicalensis*

Диаметр	Чёрный хариус		Белый хариус	
	зал. Хага-Яман (июнь), $n = 18$	о-в Б. Ушканий (август), $n = 98$	о-в Б. Ушканий (август), $n = 106$	Селенгинское мелководье (июль), $n = 33$
Ооцит	338.5 ± 9.5 278.4–400.8	359.3 ± 2.9 244.8–474	365.6 ± 1.8 330–422.4	341.6 ± 6.6 247.2–402
Ядро	136.8 ± 4.2 108.0–163.2	156.5 ± 1.7 93.6–252	152.6 ± 1.1 91.2–1740	146.5 ± 3.7 86.4–201.6
Вакуоли:				
– максимальный	7.2 ± 0.5 4.5–12.0	8.6 ± 0.2 4.5–15.0	7.8 ± 0.2 4.5–13.5	6.8 ± 0.3 4.5–10.5
– минимальный	4.3 ± 0.3 3–6	4.7 ± 0.1 3–6	4.6 ± 0.1 3–6	4.4 ± 0.1 3–6

Примечание см. в табл. 4.

Таблица 6. Диаметры ооцитов старшей генерации в середине фазы вакуолизации цитоплазмы, их ядра и вакуолей (мкм) чёрного и белого байкальских хариусов *Thymallus baicalensis*

Диаметр	Чёрный хариус			Белый хариус
	зал. Хага-Яман (август), $n = 86$	м. Орловский (август), $n = 125$	о-в Б. Ушканий (июнь, август), $n = 215$	Селенгинское мелко- водье (июль), $n = 38$
Ооцит	462.9 ± 7.1 324.0–588.0	482.9 ± 5.2 366–636	453.8 ± 3.5 313.5–590	436.6 ± 8.6 304.8–516
Ядро	168.3 ± 2.0 126.0–216.0	181.3 ± 1.7 146.4–252	172.8 ± 1.3 115.5–235	166.8 ± 2.8 136.8–198
Вакуоли:				
– максимальный	17.7 ± 0.7 6.0–30.0	14.5 ± 0.4 6.0–28.5	16.8 ± 0.3 5.6–30.0	12.3 ± 0.6 3.0–18.0
– минимальный	5.1 ± 0.1 3.0–6.0	5.1 ± 0.1 1.5–7.5	5.1 ± 0.1 2.8–6.0	4.8 ± 0.2 3.0–6.0

Примечание см. в табл. 4.

чук, 1964; Никольский, 1965; Галкина, 1970; Зайцева и др., 2008; и др.).

Результаты исследования оогенеза двух форм европейской корюшки *Osmerus eperlanus* — крупной и карликовой (снетка), отличающихся дефинитивными размерами зрелых ооцитов (у крупной формы их диаметр больше), показали, что различия по диаметру ооцитов проявляются уже с периода превителлогенеза и сохраняются на всём протяжении периода вителлогенеза (Кузнецов, 1964, 1975; Белянина, 1971; Кузнецов, Ростова, 1977; Кузнецов и др., 1982).

Иная картина наблюдается у байкальского хариуса. Овулировавшие ооциты чёрного хариуса

больше, чем у белого (Тугарина, 1981). При завершении фазы вакуолизации цитоплазмы и в начале фазы накопления желтка диаметр ооцитов чёрного хариуса по сравнению с белым также больше (Зайцева и др., 2008). На протяжении же предшествующих фаз развития — завершения превителлогенеза, начала и середины вакуолизации цитоплазмы — размеры ооцитов обеих форм байкальского хариуса достоверно не отличаются (см. табл. 4–6). Отсутствие различий подтверждают результаты двухфакторного дисперсионного анализа (см. табл. 3). Несмотря на то, что до середины фазы вакуолизации цитоплазмы ооциты двух форм хариуса близки по размерам (рис. 2а), темп

процесса вакуолизации цитоплазмы в ооцитах чёрного и белого хариусов различается. На это указывают отмечаемые от фазы к фазе изменения максимального относительного диаметра вакуолей (рис. 2б). В начале фазы вакуолизации цитоплазмы этот показатель у чёрного хариуса в среднем несколько выше, а к середине фазы вакуолизации цитоплазмы различия по этому признаку между формами максимальны. В следующих двух фазах — завершения вакуолизации цитоплазмы и начала накопления желтка — относительные максимальные диаметры вакуолей в ооцитах чёрного хариуса становятся меньше (рис. 2б), и в дальнейшем темп развития вакуолей у двух форм байкальского хариуса не различается. В то же время, в начале фазы отложения желтка зёрна кристаллического желтка у чёрного хариуса крупнее, чем у белого (Зайцева и др., 2008). Следовательно, наблюдаемому в фазе завершения вакуолизации цитоплазмы значительному увеличению диаметра ооцитов чёрного хариуса, по сравнению с белым, предшествует более интенсивное накопление секрета в их желточных вакуолях.

Таким образом, различия в размерах зрелых ооцитов чёрного и белого хариусов формируются в течение периода вителлогенеза. Достоверные отличия размеров ооцитов двух форм хариуса при завершении фазы вакуолизации цитоплазмы предполагают различия между ними по темпу процессов образования вакуолярного желтка с самого начала периода вителлогенеза. Как показали результаты наших исследований, у чёрного хариуса эти процессы идут активнее.

На всех исследованных фазах оогенеза зависимость между диаметром ооцитов и возрастом самок для чёрного и белого байкальского хариусов является положительной: чем старше самка, тем крупнее у неё ооциты. Но, при этом, созревая на 2–3 года раньше при меньших размерах тела, чёрный хариус, по сравнению с белым, имеет большие размеры ооцитов в течение начальных фаз вителлогенеза и вымётывает более крупную икру (Тугарина, 1981; Зайцева и др., 2008). Из чего следует, что механизм адаптации у форм байкальского хариуса к специфичным условиям воспроизводства (Тугарина, 1981) выходит за рамки обычной зависимости: возраст, размер особей — размер ооцитов и икры, характерной для большинства видов. Для полного освещения динамики формирования размерных различий ооцитов чёрного и белого байкальского хариуса необходимо исследовать сезонный ход вителлогенеза, выяснить продолжительность и условия их развития в период прохождения отдельных фаз образования желтка. Решение этих задач позволит обсуждать особенности адаптивной изменчивости размеров ооцитов и зрелых яйцеклеток вида.

На основании данных, полученных в результате сравнительного анализа роста ооцитов у двух

форм байкальского хариуса, приспособленных к условиям разных экологических ниш Байкала, можно сделать вывод, что различия в диаметре зрелых икринок являются результатом неодинаковой интенсивности накопления трофических включений в ооцитах исследуемых форм и определяются разным темпом роста ооцитов при формировании в них желточных включений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность **Н.Г. Мельник** (ЛИН СО РАН) за предоставленную возможность проведения работы; С.В. Кирильчику (ЛИН СО РАН) за организацию экспедиционных работ; И.В. Ханаеву и Б.Э. Богданову (ЛИН СО РАН) за неоценимую помощь в сборе материала, а также И.Б. Книжину (ИГУ) за определение возраста рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранникова И.А. 1978. Гормональная регуляция размножения у осетровых // Тр. Всесоюз. НИИ рыб. хозяйства и океанографии. Т. СXXX. С. 6–16.
- Белянина Т.Н. 1971. Некоторые сравнительные данные по биологии снетка и корюшки // Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука. С. 153–168.
- Васецкий С.Г. 1962. О закономерностях изменения величины икринок текущих самок воблы // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 40. С. 254–266.
- Галкина З.И. 1970. Зависимость размеров икры от размеров и возраста самок лососевых рыб — *Salmo salar* L. и *Salmo irideus* Gib. // Вопр. ихтиологии. Т. 10. Вып. 5 (64). С. 826–837.
- Гербильский Н.Л. 1941. Метод гипофизарных инъекций и его роль в рыбоводстве // Метод гипофизарных инъекций и его роль в воспроизводстве рыбных запасов. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 5–36.
- Жуковский В.Н., Дьячук И.Е. 1964. Зависимость биометрических показателей овулировавших икринок от некоторых биологических показателей самок тарани и краснопёрки // Вопр. ихтиологии. Т. 4. Вып. 2 (31). С. 292–303.
- Зайцева А.Н., Смирнова-Залуни Н.С., Захарова Н.И. 2008. Исследование морфологической изменчивости ооцитов начальных фаз вителлогенеза у двух форм байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* (Thymallidae) // Там же. Т. 48. № 6. С. 782–789.
- Захарова Н.И., Чмилевский Д.А. 1983. Влияние пониженной температуры на развитие гонад радужной форели (*Salmo gairdneri* R.). I. Воздействие на рыб в возрасте 13 суток после вылупления // Сб. науч. тр. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 203. С. 40–46.
- Захарова Н.И., Чмилевский Д.А. 1985. Влияние пониженной температуры на развитие половых желез в раннем онтогенезе радужной форели (*Salmo gairdneri* R.). II. Воздействие на рыб в возрасте 5.5 месяцев после вылупления // Там же. Вып. 206. С. 38–45.
- Зубин А.А., Зубина Л.В., Федоров К.Е. 1993. Внутривидовая дифференциация байкальской желтоккрылки

- Cottocomephorus grewinkii*. II. Сравнительная характеристика полового цикла желтокрылки трех нерестовых стад // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 4. С. 492–499.
- Зубина Л.В. 1996. Строение ооцитов некоторых видов Cottoidei // Там же. Т. 36. № 4. С. 507–513.
- Иванков В.Н. 1987. Строение яйцеклеток и систематики рыб. Владивосток: Изд-во ДВГУ, 160 с.
- Ивойлов А.А. 1997. Фенотипическая инверсия пола у самок мозамбикской тиляпии *Oreochromis mossambicus* (Peters) в результате применения некачественных кормов // Проблема надежности функционирования воспроизводительной системы у рыб. Тр. Биол. НИИ С.-Петерб. гос. ун-та. Вып. 44. С. 74–76.
- Казанский Б.Н. 1949. Особенности функций яичника и гипофиза у рыб с порционным икрометанием // Тр. лаб. основ рыбоводства. Т. 2. С. 64–121.
- Казанский Б.Н. 1956. Оогенез и адаптации, связанные с размножением у рыб: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЛГУ, 36 с.
- Книжнин И.Б., Вайс С.Дж., Сушник С. 2006. Хариусы бассейна оз. Байкал (*Thymallus*, Thymallidae): разнообразие форм и их таксономический статус // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 4. С. 442–459.
- Кузнецов Ю.К. 1964. О функциональных основах адаптивной радиации в пределах вида *Osmerus eperlanus* (L.) // Там же. Т. 4. Вып. 3 (32). С. 453–462.
- Кузнецов Ю.К. 1975. О морфологии ооцитов протоплазматического роста у рыб с различным темпом полового созревания на примере представителей вида *Osmerus eperlanus* (L.) // Экологическая пластичность половых циклов и размножения рыб. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 50–65.
- Кузнецов Ю.К., Горчинский К.В., Романюк О.В. 1982. Сравнительный анализ функции яичников у форм вида *Osmerus eperlanus* (L.), различающихся по скорости полового созревания // Тр. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 183. С. 28–57.
- Кузнецов Ю.К., Ростова Н.С. 1977. Исследование динамики роста ооцитов корюшки и снетка в ранний период оогенеза // Вестн. ЛГУ. № 21. С. 143–146.
- Лакин Г.Ф. 1973. Биометрия. Учебное пособие для университетов и педагогических институтов. М.: Высш. шк., 343 с.
- Макеева А.П., Емельянова Н.Г. 1989. Периодизация оогенеза у карповых рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 6. С. 931–943.
- Мейен В.А. 1927. Наблюдения над годовичными изменениями яичников у окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Рус. зоол. журн. Т. 7. № 4. С. 75–113.
- Мейен В.А. 1939. К вопросу о годовом цикле яичников костистых рыб // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 3. С. 17–27.
- Мейен В.А. 1940. О причинах колебания размеров икринок костистых рыб // Докл. АН СССР. Т. 28. № 7. С. 655–656.
- Никольский Г.В. 1965. Теория динамики стада рыб. М.: Наука, 382 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Привольнев Т.И. 1976. Регулирование скорости развития гонад у радужной форели при помощи температуры // Изв. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 113. С. 32–35.
- Ромейс Б. 1954. Микроскопическая техника. М.: Иностран. лит-ра, 719 с.
- Сакун О.Ф. 1974. Экспериментальное исследование оогенеза у лососевых и возможные пути управления этим процессом // Изв. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 97. С. 169–173.
- Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. 1968. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. Мурманск: Главрыбвод, 47 с.
- Тугарина П.Я. 1981. Хариусы Байкала. Новосибирск: Наука, 281 с.
- Чмилевский Д.А. 2003. К вопросу о периодизации оогенеза костистых рыб (обзор) // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 375–387.
- Чмилевский Д.А., Ивойлов А.А. 1993. Опыт радиационного подавления развития гонад у самок мозамбикской тиляпии (*Oreochromis mossambicus* Peters) с целью стимуляции их роста // Там же. Т. 33. № 5. С. 732–735.
- Чмилевский Д.А., Лаврова Т.В. 1990. Влияние пониженной температуры на оогенез тиляпии // Там же. Т. 30. Вып. 1. С. 76–84.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Сов. наука, 164 с.
- Kraft A., Peters H. 1963. Vergleichende Studien über die Oogenese in der Gattung Tilapia (Cichlidae, Teleostei) // Z. Zellforsch. Bd. 61. S. 434–485.
- Selman K., Wallace A. 1983. Oogenesis in *Fundulus heteroclitus*. III. Vitellogenesis // J. Exp. Zool. V. 226. P. 441–457.
- Selman K., Wallace R., Barr V. 1986. Oogenesis in *Fundulus heteroclitus*. IV. Yolk-vesicle formation // Ibid. V. 239. P. 277–288.
- Selman K., Wallace R., Sarka A., Qi X. 1993. Stages of oocyte development in the Zebrafish, *Brachydanio rerio* // J. Morphol. V. 218. P. 203–229.
- Yamamoto K. 1956. Studies on the formation fish eggs. I. Annual cycle in the development of ovarian eggs in flounder, *Liopsetta obscura* // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 6. Zool. V. 12. P. 41–45.