

Промысловые виды и их биология

О резорбции ооцитов периода превителлогенеза у круглоротых и рыб

О.В. Зеленников

Санкт-Петербургский государственный университет (ФГБОУ ВО «СПбГУ»), Университетская наб., 7/9, г. Санкт-Петербург, 199034
E-mail: oleg_zelennikov@rambler.ru

Целью работы является анализ особенностей резорбции ооцитов периода превителлогенеза у круглоротых и рыб.

Используемый метод — обобщение собственных и литературных данных.

Новизна. Впервые систематизированы данные по резорбции ооцитов периода превителлогенеза.

Результаты. Согласно накопленным сведениям, ооциты этого периода являются устойчивыми к внешнему воздействию и не подвергаются резорбции даже перед непосредственной гибелью подопытных рыб. При этом факты резорбции отдельных ооцитов хорошо известны и связаны с их изначальной нежизнеспособностью. Такие клетки на первом этапе разрушения выделяются интенсивной окраской — пикноморфные клетки, а на заключительном этапе распадаются на отдельные фрагменты. Внешнее воздействие и связанный с ним энергетический дефицит лишь ускоряют разрушение таких клеток. При исследовании молоди лососевых рыб всех видов были выявлены многочисленные факты потери формы ооцитами периода превителлогенеза. Поскольку разрушения таких клеток не происходит, и в дальнейшем не наблюдается уменьшения их количества, можно полагать, что такое сжатие является артефактом гистологической обработки. Вместе с тем массовая резорбция ооцитов периода превителлогенеза описана и является начальным этапом либо формирования величины абсолютной плодовитости при переходе к другой жизненной форме, либо сокращения числа особей у вида с циклической динамикой численности.

Практическая значимость. Результаты проведенного анализа дадут основание авторам с разных позиций рассматривать факты изменения формы ооцитов периода превителлогенеза при проведении как экспериментальных, так и полевых исследований. Можно полагать, что внешнее экстремальное, но относительно кратковременное воздействие на молодь рыб в период превителлогенеза не приведёт у них к изменению величины абсолютной плодовитости.

Ключевые слова: рыбы, ооциты периода превителлогенеза, резорбция ооцитов.

About resorption of previtellogenesis oocytes in cyclostomes and fish

Oleg V. Zelennikov

St. Petersburg State University («PSbSU»), 7/9, University emb., St. Petersburg, 199034, Russia

The aim of work is to analyze the features of previtellogenic oocyte resorption in cyclostomes and fish.

The method used is a generalization of our own and literature data.

Novelty. For the first time, the data on the resorption of previtellogenic oocytes have been systematized.

Results. According to the accumulated data, oocytes of this period are resistant to external influences and do not undergo resorption even before the immediate death of the experimental fish. At the same time, the facts of resorption of individual oocytes are well known and are associated with their initial non-viability. At the first stage of destruction, such cells are distinguished by an intense color — pycnomorphic cells, and at the final stage they disintegrate into separate fragments. External influence and the associated energy deficit only accelerates the destruction of such cells. When studying juveniles of salmonids of all species, numerous facts of loss of shape by previtellogenic oocyte were revealed. Since the destruction of such cells does not occur, and no further decrease in their number is observed, it can be assumed that such compression is an artifact of histological processing. At the same time, mass resorption of previtellogenic oocyte has been described and is the initial stage of either the formation of the value of absolute fecundity during the transition to another life form, or a reduction in the number of individuals in a species with cyclical population dynamics.

Practical significance. The results of the analysis will give the authors a basis from different positions to consider the facts of changes in the shape of previtellogenic oocytes during both experimental and field studies. It can be assumed that external extreme, but relatively short-term impact on juvenile fish during previtellogenesis will not lead to a change in the value of absolute fecundity.

Keywords: fish, previtellogenic oocytes, resorption of oocytes.

Об изученности ооцитов периода превителлогенеза и вителлогенеза у круглоротых и рыб

Репродуктивная система рыб в целом и развитие половых клеток в частности давно и всесторонне исследуются специалистами в связи с анализом самых разных биологических проблем и особенно в последние годы в связи с увеличением работ экологической направленности. Как известно, в своём развитии ооциты проходят пять периодов — индифферентный, ранней профазы мейоза, превителлогенеза, вителлогенеза и созревания [Чмилевский, 2003] из которых периоды превителлогенеза и вителлогенеза являются самыми продолжительными. Из этих двух периодов несоизмеримо лучше изучены ооциты периода вителлогенеза, чему в значительной степени способствуют два главных обстоятельства. Во-первых, ооциты этого периода за редким исключением имеют диаметр от 300 мкм и более и поэтому вполне доступны даже для визуального изучения и подсчёта. Во-вторых, при работе с этими ооцитами специалисты анализируют один из главных показателей в репродуктивной биологии — величину абсолютной плодовитости, лежащий в основе оценки динамики численности рыб. И конечно хорошо изучена резорбция ооцитов периода вителлогенеза и причины её вызывающие. Главная закономерность здесь такова. В период превителлогенеза у рыб всех видов наблюдается перепроизводство ооцитов как возможный резерв, призванный обеспечить максимально возможную для особей данного вида абсолютную плодовитость. Чем более комфортными будут условия нагула для рыб в текущем репродуктивном цикле, тем больше ооцитов, перешедших в период вителлогенеза, достигнет дефинитивного состояния. Напротив, чем менее благоприятные условия, например, выраженная пищевая конкуренция, сложатся в текущем цикле, тем большее число ооцитов, перешедших в период вителлогенеза, будет подвергнуто резорбции [Анохина, 1969]. Таким образом, резорбция ооцитов периода вителлогенеза (трофоплазматического роста) является обычной и, фактически, запланированной в онтогенезе каждой особи.

Ооциты периода превителлогенеза являются качественно иными и изучены несоизмеримо менее подробно. Можно полагать, что это объясняется теми же двумя причинами, описанными выше. Во-первых, диаметр ооцитов периода превителлогенеза варьирует от 20 до 300 мкм и их визуальное изучение является малоинформативным. Во-вторых, они находятся «значительно дальше» от непосредственного практического применения, чем ооциты периода вителлогенеза.

О резорбции ооцитов периода превителлогенеза при воздействии внешних факторов

Поскольку в онтогенезе рыб перепроизводство ооцитов наблюдается именно в период превителлогенеза, то представляется весьма вероятным, что при внешнем, например, токсическом воздействии эти клетки могут быть подвергнуты резорбции. И действительно, к настоящему времени в научной литературе есть много работ, в которых авторы указывают на массовую резорбцию ооцитов периода превителлогенеза. Однако обращает на себя внимание следующий факт. Все эти работы выполнены на рыбах, пойманных в естественной среде, как правило, на объектах промысла, и очень часто в регионах, где в связи с производственной деятельностью очень остро стоит проблема загрязнения окружающей среды. Такие исследования с указанием на резорбцию превителлогенных ооцитов были выполнены на рыбах Каспийского бассейна [Романов и др., 2001], водотоков и озёр Заполярья [Решетников и др., 1999; Шарова и др., 2003], сибирских рек [Акимова, Рубан, 1996; Рубан, 2017], регионов для которых известно радиационное загрязнение [Веригин и др., 1996; Петриков и др., 1997; Петухов, Петриков, 1997; Белова и др., 2001; 2007] и других [Емельянова и др., 2014; Дубинина, Золотов, 2015; Сергеева, 2016].

Вместе с тем, в многочисленных экспериментальных работах как лабораторных, так и производственных, где рыбы находились в условиях голодания, повышенной и пониженной температуры или токсическом воздействии авторы не указывают на массовую резорбцию ооцитов периода превителлогенеза [Корниенко и др., 1996; Таликина, 1998; Чмилевский, 1998; Кузнецов и др., 1999; Рубан, Акимова, 2001; Зеленников и др., 2019, и др.]. Этот факт, предположительно, можно рассмотреть с двух точек зрения. С одной стороны, экспериментальные данные, конечно, являются не вполне сопоставимыми с данными при анализе природной ситуации. Ведь в эксперименте автор, как правило, использует один фактор. В природе же на рыб действует комплекс факторов, например, комплекс токсических соединений. Для обозначения этого явления в литературе был даже предложен отдельный термин — «политоксикоз», а для определения длительного или хронического воздействия — «кумулятивный политоксикоз» [Kornienko et al., 1997; Журавлева, Земков, 2000].

Однако, с другой стороны, возникают вопросы к тому, как авторы, при исследовании рыб в природной среде, выявляют резорбцию ооцитов, особенно, если учесть, что специалист, исследуя рыб в заведомо

загрязнённой токсикантами акватории, изначально оказывается «настроенным» на поиск морфологических нарушений [Акимова и др., 2000].

Например, мы, исследуя ооциты периода превителлогенеза у разных видов рыб, обязательно сталкивались со следующим явлением. При достижении ооцитами старшей генерации диаметра около 200 мкм, у некоторых из них наблюдается деформация или сжатие с потерей обычной для клеток эллипсоидной формы. Причём такие клетки могли быть единичными или многочисленными (рис. 1 А, Б). Часто такая форма

клеток была тотальной. В литературе есть много работ, где такая морфология ооцитов у рыб, исследованных в природных условиях, трактуется, как признак начального этапа их массовой резорбции [Акимова, Рубан, 1996; Емельянова и др., 1996; Дуркина, Черкасова, 2007, и др.]. Этому выводу, конечно, способствует то обстоятельство, что деформированные клетки присутствуют рядом с клетками, для которых такое изменение формы не отмечено.

Вероятно, в каждом случае могут быть свои причины подобных деформаций. Мы же, исследуя рыб,

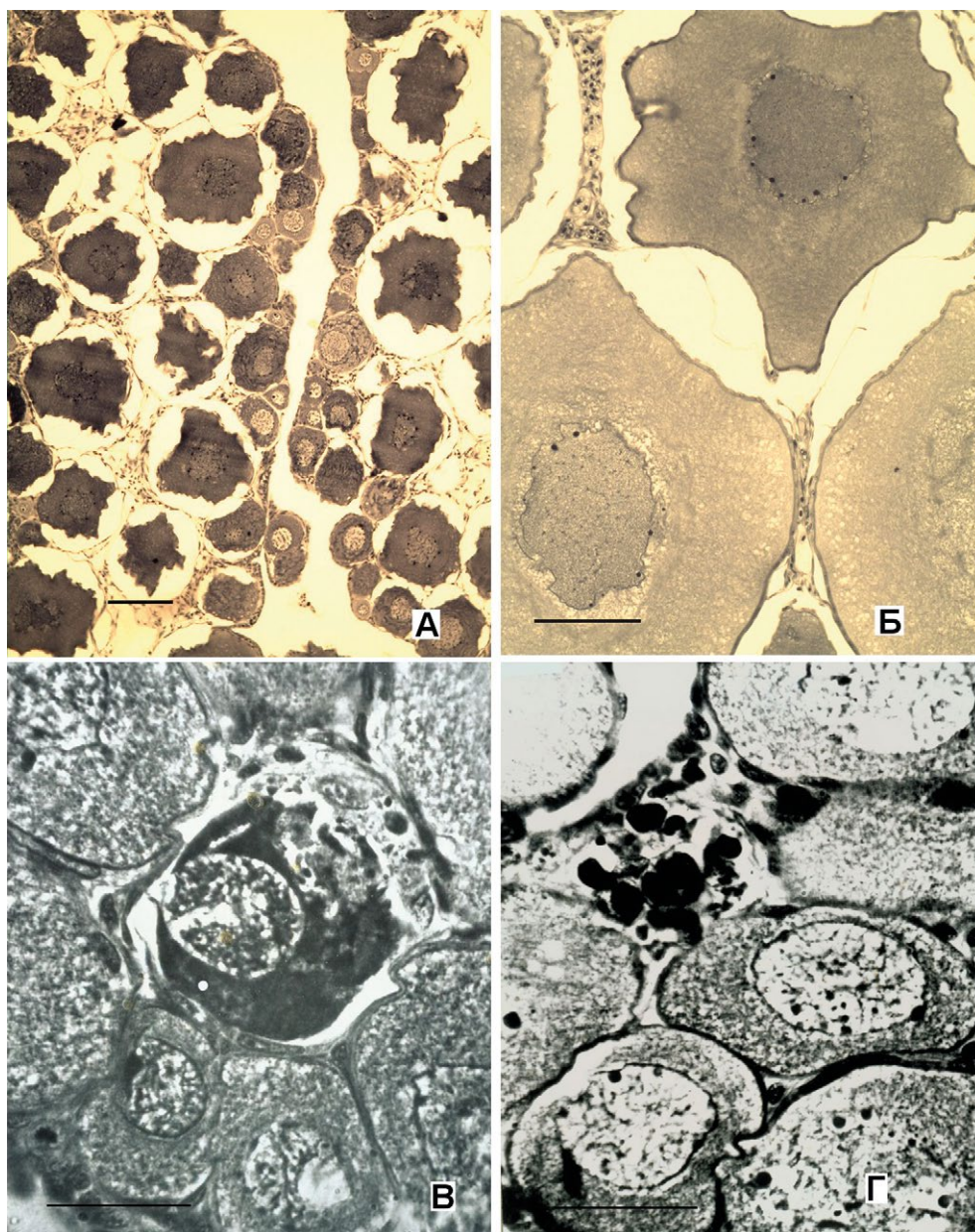


Рис. 1. Изменение формы ооцитов периода превителлогенеза у самок радужной форели (А) и симы (Б). Резорбция ооцитов периода превителлогенеза на начальной (В) и завершающей (Г) стадии. Шкала А, В, Г = 0,05; Б = 0,1 мм

Fig. 1. Changes in the shape of oocytes during previtellogenesis in female rainbow trout (А) and Sima (Б). Resorption of oocytes during previtellogenesis at the initial (С) and final (D) stages. Scale bar А, В, D = 0,05; Б = 0,1 mm

в том числе в течение полного периода от начала превителлогенного роста ооцитов до полового созревания, не можем рассматривать такую форму ооцитов как указание на начало их резорбции. Во-первых, с подобной картиной мы сталкивались, исследуя ход развития гонад у рыб всех видов, например, у форели в процессе её выращивания при температуре 19–20°C [Зеленников, Голод, 2019] и при более низкой температуре [Зеленников, 1999]. Во-вторых, в ходе периодических фиксаций при исследовании одной и той же партии рыб мы, безусловно, обнаружили бы не только начальные, но и завершающие этапы резорбции ооцитов с распадением клеток на фрагменты, тем более при такой массовой атрезии. В-третьих, деформация была характерна не для всех превителлогенных ооцитов, а только для клеток определённого размера. И, наконец, в-четвертых, исследуя рыб одной партии в течение полного репродуктивного цикла, мы, несомненно, выявили бы снижение числа ооцитов с возрастом.

Исследуя ооциты всех видов тихоокеанских лососей в естественной среде, мы также неизменно отмечали изменённый морфологический облик части из них [Зеленников, 2003 б; 2019; Зеленников и др., 2020]. Вообще, такие ооциты в большем или меньшем числе присутствуют в гонадах всех самок в возрасте 1+ и старше. Их принципиально отличает целостность формы даже с учетом резко деформированного контура (рис. 1 Б). Очевидно, частая встречаемость таких ооцитов, а также других морфологических отклонений в состоянии гонад и половых клеток стимулировала критический взгляд на трактовку их появления с позиции нарушений.

Например, «Критический обзор публикаций о нарушениях репродуктивной системы у осетровых» [Подушка, 2000], где подвергается сомнению резорбция ооцитов и предложено другое объяснение выявленным фактам.

Мы, анализируя деформированные ооциты и частоту их встречаемости, полагаем, что такие клетки являются артефактом фиксации. Можно полагать, что ооциты определённого размера (или состояния) в большей степени, чем другие клетки не изоосмотичны использованным фиксаторам.

Возвращаясь к обзору литературы, отметим изменения, которые наметились в последние 10–15 лет. Обозначилась ярко выраженная тенденция, согласно которой у рыб уменьшилась массовость различных морфологических отклонений. Эту тенденцию также можно рассмотреть с двух разных позиций.

Во-первых, во многих водных бассейнах произошло заметное очищение вод. Особенно заметным это

явление становится в регионах постоянного мониторинга, например, в акватории Азовского моря. Несомненно, этому способствовали принимаемые меры природоохранной направленности. Вслед за улучшением качества воды специалисты отмечают уменьшение массовости различных патологий у рыб, в том числе в плане состояния гонад [Бугаев и др., 2002], а уменьшение рыбопродуктивности трактуют с позиций действия других антропогенных факторов, например, уменьшения площадей заливных лугов вследствие гидростроительства [Подойницын, 2010].

Во-вторых, вероятно, изменился взгляд на трактовку отклонений в состоянии гонад как нарушений в их развитии. По крайней мере, в многочисленных работах, выполненных в акваториях по-прежнему значительно загрязнённых, где у рыб выявляются патологии в состоянии разных органов, именно состояние гонад, по мнению авторов, оказывается более благополучным [Таликина и др., 1996; Шарова, 1999; Акимова и др., 2000; Лукин, Шарова, 2002].

Вместе с тем, мы в гонадах рыб всех видов и возрастов и, фактически, у всех особей выявляли ооциты периода превителлогенеза, которые, на наш взгляд, действительно находились в состоянии резорбции и отчетливо выделялись. На первом этапе разрушения содержимое клеток уплотнялось и они приобретали облик пикноморфных тел, интенсивно окрашивающихся гематоксилином (рис. 1 В). На втором этапе эти клетки разрушались на отдельные фрагменты (рис. 1 Г). При этом резорбирующиеся ооциты периода превителлогенеза легко обнаруживались в гонадах благодаря относительно крупным размерам, поскольку располагались, как минимум, на 7–8 серийных срезах. Однако во всех случаях это были единичные клетки.

Для того чтобы оценить частоту встречаемости превителлогенных ооцитов в состоянии резорбции, провели специальную работу на молоди радужной форели. В ходе работы в возрасте 55 сут подсчитали все ооциты в состоянии резорбции у контрольных рыб и подопытных особей, которых в возрасте с 16 до 55 сут выдерживали при сублетальной кислотности. Установили, что на 3581 серийном срезе гонад всех контрольных рыб было обнаружено 56 ооцитов в состоянии резорбции (в среднем один на 63,9 среза), а на 2618 срезах гонад подопытных рыб — только 20 (один на 130,9 среза) [Зеленников, 2003 а]. При этом в яичниках контрольных самок клетки на начальной и завершающей стадиях резорбции составляли 32,1% и 67,9%, а у подопытных — 20,0% и 80,0%, соответственно. Таким образом, частота встречаемости ооцитов в состоянии резорбции в яичниках подопытных самок была меньше и большинство таких ооци-

тов находились на завершающих этапах разрушения. Очевидно, что кислотное воздействие не привело к нарастанию спонтанно и вяло идущей резорбции некоторой части превителлогенных ооцитов. Их крайне редкая встречаемость позволяет предположить, что отдельные половые клетки нежизнеспособны изначально, и их резорбция не связана с кислотным воздействием. Факторы, определяющие их нежизнеспособность, могли иметь, например, генетическую природу, а внешнее воздействие и связанный с ним энергетический дефицит ускорили процесс их деструкции.

О массовой резорбции ооцитов периода превителлогенеза в онтогенезе круглоротых и рыб

Вместе с тем, в развитии рыб есть варианты, когда именно массовая резорбция ооцитов периода превителлогенеза является обычным явлением и сомнений не вызывает.

Первый вариант хорошо известен для ряда видов непаразитических миног. Это массовая резорбция превителлогенных ооцитов как начальный этап формирования величины абсолютной плодовитости.

Второй вариант — массовая резорбция превителлогенных ооцитов как механизм сокращения числа особей у видов с циклической динамикой численности.

Рассмотрим эти варианты последовательно. Так, плодовитость у широко распространённого и наиболее исследованного вида миног, европейской речной миноги *Lampetra fluviatilis*, в среднем составляет около 15900–22584, варьируя, впрочем, в широком диапазоне — от 3297 до 42500 икринок [Hardisty, 1964; Кузнецов, 1986 и другие]. Как и все миноговые, она является ювенильным протогиническим гермафродитом, половая дифференцировка у которой осуществляется весной в конце первого года жизни при длине от 30 до 60 мм [Кузнецов 1986; Шильдяев и др., 2008]. В процессе дифференцировки пола около 75% от общего числа половых клеток подвергаются дегенерации [Hardisty, Potter, 1971], абсолютное большинство которых составляют ооциты периода ранней профазы мейоза. Иными словами, осуществляется тот процесс, который хорошо известен, например, у тихоокеанского лосося горбуши [Зеленников, 2021].

В специально проведённом исследовании [Kuznetsov et al., 2016] у личинок миноги длиной от 63 до 130 мм после завершения дифференцировки пола и формирования единственной генерации ооцитов периода превителлогенеза было подсчитано их общее число. В двух партиях личинок число ооцитов в среднем составило 19480 и 20830. При этом вели-

чина абсолютной плодовитости у половозрелых самок этой же популяции в среднем составила 21080 икринок. Можно видеть, что потенциальная плодовитость, подсчитанная у личинок, и абсолютная плодовитость, подсчитанная у взрослых особей, практически совпадали.

В свою очередь, непаразитическая европейская ручьевая минога *Lampetra planeri* Bloch имеет значительно меньшую плодовитость — в среднем 875–2014, при вариации от 330 до 3700 [Pletcher 1963; Кузнецов, 1986 и др.]. Казалось бы, меньшая плодовитость самок ручьевой миноги является естественной, поскольку и длина особей этой формы в 2–3 раза меньше, а связь величины абсолютной плодовитости с длиной тела у миног хорошо известна [Malmquist, 1978; Корр, 2017]. Вместе с тем, величина потенциальной плодовитости, подсчитанная у личинок длиной от 94 до 165 мм в среднем в двух партиях составила 6574 и 7335 шт., а величина абсолютной плодовитости была в 4 раза меньше — в среднем 1740 шт. [Kuznetsov et al., 2016]. Таким образом, если у анадромной речной миноги потенциальная и фактическая плодовитость практически совпадают, то у ручьевой миноги фактическая плодовитость составляет всего 25–26% от её потенциальной плодовитости. Столь резкое расхождение между этими значениями связано с дегенерацией большинства превителлогенных ооцитов.

Следует отметить, что это явление — массовая и обязательная в онтогенезе резорбция ооцитов периода превителлогенеза, давно известна в научной литературе [Weissenberg, 1927; Hardisty, 1965]. Оно прослежено и у других видов пресноводных непаразитических миног, предками которых в эволюции были более крупными паразитическими анадромными формами, например, у австралийской миноги *Mordacia praecox* [Hughes, Potter, 1969]. Для нашей же работы важно то, что взяв личинок ручьевой миноги определённого размера, мы обязательно встречаем многочисленные ооциты периода превителлогенеза в состоянии резорбции и можем проследить этапы этого процесса.

В яичнике личинок до появления видимых внешних изменений, характерных для начала резорбции, можно видеть ооциты разного размера и морфологического облика (рис. 2 А). Одни клетки являются более крупными и характеризуются светлоокрашенной цитоплазмой. Предположительно, именно эти клетки преимущественно вступают в период вителлогенеза и образуют единственную генерацию ооцитов этого периода. Другие клетки более многочисленные. Они характеризуются заметно меньшими размерами

и более тёмноокрашенной цитоплазмой. Можно было предположить, что преимущественно эти клетки будут подвергнуты резорбции.

Действительно, анализируя состояние гонад у личинок более позднего онтогенетического состояния, можно видеть значительные участки яичников, на которых отсутствуют половые клетки, а также ооциты на разных этапах разрушения (рис. 2 Б).

Второй вариант — резорбция ооцитов как механизм сокращения клеток у видов с циклической динамикой численности хорошо известен, например, для дальневосточной сардины (сардины-иваси). Её запас, оцениваемый в 1970-е гг. в 20 млн т., в 1990-е понизился в 200 раз, а промысел практически прекратился [Беляев и др., 1991; Пелагические рыбы, 2019]. Как известно, масштабное уменьшение численности сардины было спрогнозировано с учётом исторических данных 40-х гг. и на основании сокращения количества личинок сардины в планктоне [Беляев и др., 1991]. Однако ещё раньше снижению численности личинок предшествовала массовая резорбция ооцитов разных периодов развития у половозрелых самок, среди которых была заметной и массовая резорбция ооцитов периода превителлогенеза [Сакун, Свирский, 1992]. В настоящее время наблюдается начало нового цикла увеличения численности дальневосточной сардины и, как следствие этого, увеличение ее вылова [Пелагические рыбы, 2019], и мы в ходе специального исследования не выявили резорбцию ооцитов периода превителлогенеза [Зеленников, Шнайдер, 2019].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По совокупности высказанных соображений мы можем сделать следующее заключение. Нет сомнений, что ооциты периода превителлогенеза могут быть подвергнуты резорбции. Если исключить возможные

артефакты фиксации и гистологической обработки, то можно утверждать, что возможна как резорбция отдельных ооцитов, так и их массовая резорбция. Вместе с тем полученные факты и данные литературы позволяют говорить, что массовая резорбция этих ооцитов возможна в связи с реализацией специфического жизненного цикла. Убедительных данных в массовой резорбции этих ооцитов при воздействии на рыб внешних факторов, на наш взгляд не имеется. В пользу такого высказывания свидетельствуют не только наши исследования, в ходе которых не удалось выявить массовую резорбцию ооцитов периода превителлогенеза, даже при массовой гибели подопытных рыб, в условиях токсического воздействия. Исключение составили ооциты самого начала этого периода, на наш взгляд, полноценно не вступивших в период превителлогенеза [Зеленников, 2021]. Нами не обнаружено ни одной публикации, в которой авторы, выполняя экспериментальное воздействие на рыб, указали бы на массовость резорбции превителлогенных ооцитов. Те же специалисты, которые исследовали ооциты как превителлогенеза, так и вителлогенеза, прямо указывают на то, что резорбция первых это редкое явление и реализуется значительно реже, чем резорбция вторых [Чмилевский, 1998; Miranda et al., 1999].

Благодарности

Автор благодарит своих коллег по кафедре «Ихтиологии и гидробиологии» за разностороннюю помощь в проведении исследований, а также своих рецензентов за ценные замечания к статье.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

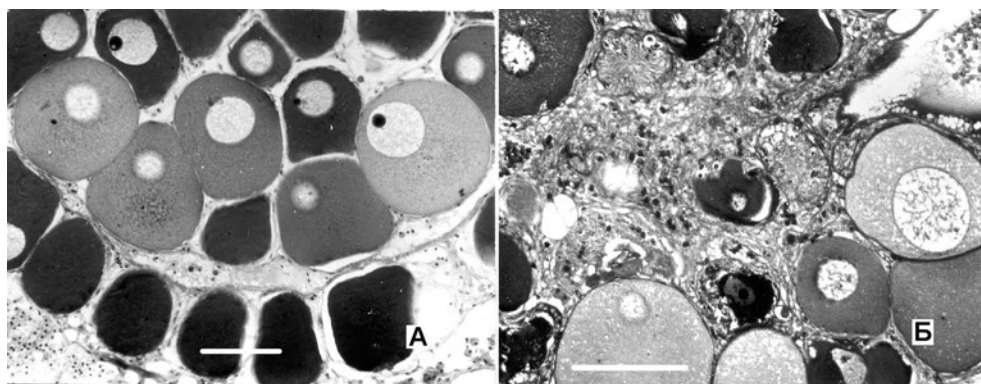


Рис. 2. Общий вид яичников у личинок ручьевой миноги перед (А) и во время (Б) резорбции ооцитов периода превителлогенеза. Шкала = 0,1 мм

Fig. 2. General view of ovaries in brook lamprey larvae before (A) and during (B) resorption of previtellogenic oocytes. Scale bar = 0,1 mm

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа не имела дополнительного спонсорского финансирования.

ЛИТЕРАТУРА

- Акимов Н.В., Рубан Г.И. 1996. Систематизация нарушений воспроизводства осетровых при антропогенном воздействии // Вопросы ихтиологии. Т. 36. № 1. С. 65–80.
- Акимов Н.В., Попова О.А., Решетников Ю.С., Кашулин Н.А., Лукин А.А., Амундсен П.А. 2000. Морфологическое состояние репродуктивной системы рыб в водоемах Кольского полуострова // Вопросы ихтиологии. Т. 40. № 2. С. 282–285.
- Анохина Л.Е. 1969. Закономерности изменения плодовитости рыб. М.: Наука. 291 с.
- Белова Н.В., Емельянова Н.Г., Макеева А.П., Рябов И.Н. 2001. Состояние воспроизводительной системы рыб из озера Кожановское (Брянская область), загрязнённого радионуклидами в результате аварии на Чернобыльской АЭС // Вопросы ихтиологии. Т. 41. № 3. С. 358–367.
- Белова Н.В., Емельянова Н.Г., Макеева А.П., Рябова И.Н. 2007. Состояние воспроизводительной системы рыб из озера Кожановское (Брянская область), загрязнённого радионуклидами в результате аварии на Чернобыльской АЭС // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 7. С. 29–38.
- Беляев В.А., Новиков Ю.В., Свирский В.Г. 1991. Запасы дальневосточной сардины и изменения в ихтиоценозе СЗТО // Рыбное хозяйство. № 8. С. 24–28.
- Бугаев Л.А., Рудницкая О.А., Засядько А.С., Ниточка О.А. 2002. Состояние гонад осетровых рыб Азовского моря в современный период // Современные проблемы физиологии и экологии морских животных (рыбы, птицы, млекопитающие). Ростов-на-Дону. 11–13.09. 2002 г. Ростов-на-Дону: ООО «ЦВВР». С. 21–24.
- Веригин Б.В., Белова Н.В., Емельянова Н.Г., Макеева А.П., Выборнов А.А., Рябов И.Н. 1996. Радиобиологический анализ белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* в водоёме-охладителе Чернобыльской АЭС в послеаварийный период. 3. Результаты искусственного воспроизводства облученных рыб // Вопросы ихтиологии. Т. 36. № 2. С. 248–259.
- Дубинина А.Ю., Золотов А.О. 2015. Атрезия ооцитов верхней двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* (Pleuronectiformes, Pleuronectidae) тихоокеанских вод Камчатки // Известия ТИНРО. Т. 180. С. 99–106.
- Дуркина В.Б., Черкасова И.В. 2007. Аномалии оогенеза у полосатой камбалы *Pleuronectes pinnifasciatus* из Амурского залива Японского моря // Известия РАН. Серия биологическая. № 5. С. 591–597.
- Журавлева Г.Ф., Земков Г.В. 2000. Структурные нарушения в ооцитах в зависимости от патоморфогенеза печени осетровых при кумулятивном токсикозе // Осетровые на рубеже 21 века. Астрахань. 11–15.09. 2000 г. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ. С. 144–145.
- Зеленников О.В. 1999. Гаметогенез радужной форели *Onchorhynchus mykiss*, выращенной в системе с обратным водоснабжением от вылупления до полового созревания при оптимальной температуре // Вопросы ихтиологии. Т. 39. № 1. С. 89–97.
- Зеленников О.В. 2003 а. Влияние закисления воды на гаметогенез радужной форели *Parasalmo mykiss* // Вопросы ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 388–401.
- Зеленников О.В. 2003 б. Сравнительный анализ состояния яичников у молоди тихоокеанских лососей в связи с проблемой становления моноциклии // Вопросы ихтиологии. Т. 43. № 4. С. 490–498.
- Зеленников О.В. 2019. Гаметогенез тихоокеанских лососей. 3. Сравнительный анализ состояния гонад у молоди тихоокеанских лососей в связи с формированием пловодитости // Труды ЗИН. Т. 323. № 4. С. 429–441.
- Зеленников О.В. 2021. Влияние процессов раннего оогенеза на развитие воспроизводительной системы у рыб. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО. 43 с.
- Зеленников О.В., Голод В.М. 2019. Гаметогенез радужной форели *Parasalmo mykiss*, выращенной от вылупления до полового созревания при температуре около 20°C // Вопросы ихтиологии. Т. 59. № 1. С. 68–79.
- Зеленников О.В., Кузнецов Ю.К., Фёдоров К.Е. 2019. Особенности становления структуры и объёма фонда превителлогенных ооцитов у радужной форели *Parasalmo mykiss* // Труды ВНИРО. Т. 175. с. 76–85.
- Зеленников О.В., Проскуряков К.А., Рудакова Г.С., Мякишев М.С. 2020. Сравнительная характеристика молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum, при её естественном и заводском воспроизводстве в Сахалинской области // Биология моря. Т. 46. № 1. С. 14–23.
- Зеленников О.В., Шнайдер Т.А. 2019. Характеристика дальневосточной сардины *Sardinops melanostictus* из промыслового улова в районе острова Шикотан // Труды ВНИРО. Т. 178. С. 69–76.
- Емельянова Н.Г., Макеева А.П., Белова Н.В., Зеленков В.М. 1996. Морфологическое состояние некоторых промысловых рыб юго-восточной части Баренцева и Белого морей // Материалы отчётной сессии по итогам НИР ПИНРО в 1995 г. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 122–134.
- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А., Павлов Е.Д., Лыонг Тхи Бик Тхуан, Во Тхи Ха. 2014. Аномалии в состоянии яичников полосатой зубатой барабули *Parupeneus multifasciatus* (Mullidae) из прибрежной зоны южной части центрального Вьетнама // Вопросы ихтиологии. Т. 54. Вып. 1. С. 78–86.
- Корниенко Г.Г., Ложичевская Т.В., Баландина Л.Г., Реков Ю.И., Ковальчук Л.И., Жильцова А.В. 1996. Резорбция половых желёз азовского осетра в экспериментальных и естественных условиях // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азовского бассейна. Сб. научных трудов АзНИИРХ. Ростов-на-Дону. С. 247–256.
- Кузнецов Ю.К. 1986. Исследование функции яичников в связи с явлением карликовости у рыб и круглоротых на примере представителей родов *Osmerus* Lacépède и *Lampetra* Gray. Дисс... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ. 249 с.
- Кузнецов Ю.К., Грусллова А.Б., Зеленников О.В. 1999. Развитие гонад у молоди радужной форели и атлантического лосося после воздействия тестостероном в период, предшествующий цитологической дифференцировке пола // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Вып. 1. С. 3–8.

- Лукин А.А., Шарова Ю.Н. 2002. Патологии микроструктуры генеративных органов самок сига *Coregonus lavaretus* оз. Имандра // Вопросы ихтиологии. Т. 42. № 1. С. 114–120.
- Пелагические рыбы (сайра, сардина, скумбрия). (путинный прогноз). 2019. Владивосток: ТИНРО. 59 с.
- Петриков А.М., Петухов В.Б., Кохненко О.С., Воронович А.И. 1997. Дегенеративные изменения в ооцитах окуня при хроническом воздействии ионизирующей радиации // Доклады АН Беларуси. Т. 41. № 2. С. 111–115.
- Петухов В.Б., Петриков А.М. 1997. Нарушения гаметогенеза у рыб при хроническом воздействии ионизирующей радиации // Доклады АН Беларуси. Т. 41. № 4. С. 93–97.
- Подойницын Д.А. 2010. Эколого-биологическая оценка состояния популяции судака обыкновенного (*Sander lucioperca* L.) в условиях антропогенного преобразования Азово-донского бассейна. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Ростов-на-Дону. 23 с.
- Подушка С.Б. 2000. Критический обзор публикаций о нарушениях репродуктивной системы у осетровых // Научно-техн. бюл. лаб. ихтиол. ИНЭНКО. № 3. С. 9–30.
- Решетников Ю.С., Акимов Н.В., Попова О.А. 1999. Аномалии в системе воспроизводства рыб Кольского полуострова при антропогенном воздействии // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Финляндии. Петрозаводск. 06–10.09. 1999 г. Петрозаводск: Изд-во Финляндия. С. 155.
- Романов А.А., Романов Ал.А., Беляева Е.С. 2001. Мониторинг гистоморфологических нарушений гонадо-гаметогенеза осетровых рыб Волго-Каспийского региона // Сборник научных трудов КаспНИИРХ. С. 246–268.
- Рубан Г.И., Акимов Н.В. 2001. Состояние репродуктивной системы и причины снижения численности сибирского осетра *Acipenser baeri* реки Оби // Вопросы ихтиологии. Т. 41. № 2. С. 278–282.
- Рубан Г.И. 2017. Нарушения в развитии и функционировании воспроизводительной системы рыб как показатель антропогенного воздействия на среду их обитания и состояние здоровья среды // Онтогенез. Т. 48. № 6. С. 443–449.
- Сакун О.Ф., Свирский В.Г. 1992. Дегенерация ооцитов периодов превителлогенеза и вителлогенеза в половом цикле дальневосточной сардины *Sardinops sagax melanosticta* // Вопросы ихтиологии. Т. 32. № 3. С. 52–58.
- Сергеева С.Г. 2016. Морфологические особенности созревания тарани *Rutilus rutilus* в современных условиях // Морские биологические исследования: достижения и перспективы. Севастополь. 19–24.09. 2016 г. Севастополь: ФИЦ Ин БЮМ. С. 286–289.
- Таликина М.Г., Комов В.Т., Зеленецкий Н.М. 1996. Гистофизиологическая характеристика гонад окуня *Perca fluviatilis* из кислотных озер Дарвинского заповедника // Вопросы ихтиологии. Т. 36. № 3. С. 400–406.
- Таликина М.Г. 1998. Некоторые данные о пластичности ранних этапов развития гонад и реакции сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* на температурные шоки // Вопросы ихтиологии. Т. 38. № 1. С. 100–105.
- Чмилевский Д.А. 1998. Влияние повышенной температуры на различные периоды и фазы оогенеза тилляпии *Oreochromis mossambicus* // Вопросы ихтиологии. Т. 38. № 5. С. 676–683.
- Чмилевский Д.А. 2003. К вопросу о периодизации оогенеза костистых рыб (обзор) // Вопросы ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 375–387.
- Шарова Ю.Н. 1999. Особенности функционирования репродуктивной системы сига (*Coregonus lavaretus* L.) из субарктических водоёмов // Биологические основы изучения освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Финляндии. Петрозаводск. 06–10.09. 1999 г. Петрозаводск: Изд-во «Финляндия». С. 173.
- Шарова Ю.Н., Кауфман З.С., Лукин А.А. 2003. Оогенез рыб Европейского Севера России при технологическом загрязнении. Петрозаводск. КарНЦ РАН. 130 с.
- Шильдяев А.А., Мосягина М.В., Зеленников О.В. 2008. К вопросу об экологическом параллелизме миног и лососевых рыб // Экологические проблемы Севера. Архангельск. 11–13.03. 2008 г. Архангельск: ИЗПС АНЦ УрО РАН. С. 219–221.
- Hardisty M.W. 1964. The fecundity of lampreys // Archiv für Hydrobiologie. V. 60. № 3. P. 340–357.
- Hardisty M.W. 1965. Sex differentiation and gonadogenesis in lampreys. 1. The ammocoete gonads of the brook lamprey, *Lampetra planeri* // Journal of Zoology. V. 146. № 3. P. 305–345.
- Hardisty M.W., Potter I.C. 1971. The behavior ecology and growth of larval lampreys // The Biology of Lampreys. Vol. 1 N.Y. Academic Press. P. 85–125.
- Hughes R.L., Potter I.C. 1969. Studies on gametogenesis and fecundity in the lampreys *Mordacia praecox* and *Mordacia mordax* (Petromyzonidae) // Australian Journal of Zoology. V. 17(3). P. 447–464.
- Kopp C.R. 2017. An historical comparison of Lake Superior sea lamprey fecundity and egg size // Senior Capstone in Natural Resources Northland College April. C. 1–15.
- Kornienko G.G., Dudkin S.I., Lozhichevskaya T.V. 1997. Monitoring of reproductive potential of Azov sea sturgeons under present conditions of habitat // 3rd Int. Symp. Sturgeon, Piacenza, July 8–11, P. 229–230.
- Kuznetsov Yu., Mosyagina M., Zelennikov O. 2016. The formation of fecundity in ontogeny of lampreys // Jawless Fishes of the World: Volume 1. /Eds: Alexei Orlov, Richard Beamish. Cambridge Scholars Publishing. P. 323–345.
- Malmqvist B. 1978. Population structure and biometry of *Lampetra planeri* (Bloch) from three different watersheds in South Sweden // Archiv für Hydrobiologie. V. 84. P. 65–86.
- Miranda A.C.L., Bazzoli N., Rizzo E., Sato Y. 1999. Ovarian follicular atresia in two teleost species: a histological and ultrastructural study // Tissue & Cell. V. 31. № 5. P. 480–488.
- Pletcher F.T. 1963. The life history and distribution of lampreys in the almon and certain other rivers in British Columbia, Canada. Master of Science Thesis. University of British Columbia, Vancouver B.C. 195 p.
- Weissenberg R. 1927. Beiträge zur kenntniss der biologie und morphologie der neuenaugen. 2. Das reifewachstum der gonaden bei *lampetra fluviatilis* und *planeri* // Zeitschrift für mikroskopische-anatomische Forschung. V. 8. P. 193–249.

REFERENCES

- Akimova N.V., Ruban G.I. 1996. Systematization of reproduction disturbances in sturgeon under anthropogenic impact // *Voprosy ikhtiologii*. V. 36. № 1. P. 65–80.
- Akimova N.V., Popova O.A., Reshetnikov YU.S., Kashulin N.A., Lukin A.A., Amundsen P.A. 2000. The morphological state of the reproductive system of fish in the water bodies of the Kola Peninsula // *Voprosy ikhtiologii*. V. 40. № 2. P. 282–285.
- Anokhina L.E. 1969. Regularities of changes in fish fertility. M.: Nauka. 291 s.
- Belova N.V., Emel'yanova N.G., Makeeva A.P., Ryabov I.N. 2001. The state of the reproductive system of fish from Lake Kozhanovskoe (Bryansk region) contaminated with radionuclides as a result of the accident at the Chernobyl nuclear power plant // *Voprosy ikhtiologii*. V. 41. № 3. P. 358–367.
- Belova N.V., Emel'yanova N.G., Makeeva A.P., Ryabova I.N. 2007. The state of the reproductive system of fish from Lake Kozhanovskoe (Bryansk region) contaminated with radionuclides as a result of the accident at the Chernobyl nuclear power plant // *Rybovodstvo i rybnoe khozyajstvo*. № 7. P. 29–38.
- Belyaev V.A., Novikov Yu.V., Svirskij V.G. 1991. Stocks of the Far Eastern sardine and changes in the ichthyocenosis of the SZTO // *Rybnoe khozyajstvo*. № 8. P. 24–28.
- Bugaev L.A., Rudnitskaya O.A., Zasyad'ko A.S., Nitochka O.A. 2002. The state of the gonads of sturgeon fish of the Sea of Azov in the modern period // *Modern problems of physiology and ecology of marine animals (fish, birds, mammals)*. Rostov-na-Donu. 11–13.09. 2002 year. Rostov-na-Donu: OOO «CVVR». P. 21–24.
- Verigin B.V., Belova N.V., Emel'yanova N.G., Makeeva A.P., Vybornov A.A., Ryabov I.N. 1996. Radiobiological analysis of silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* in the cooling pond of the Chernobyl nuclear power plant in the post-accident period. 3. Results of artificial reproduction of irradiated fish // *Voprosy ikhtiologii*. V. 36. № 2. P. 248–259.
- Dubinina A. Yu., Zolotov A.O. 2015. Atresia of oocytes of the northern two-line flounder *Lepidopsetta polyxystra* (Pleuronectiformes, Pleuronectidae) of the Pacific waters of Kamchatka // *Izvestiya TINRO*. V. 180. P. 99–106.
- Durkina V.B., Cherkasova I.V. 2007. Anomalies of oogenesis in the striped flounder *Pleuronectes pinnifasciatus* from the Amur Bay of the Japan Sea // *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*. № 5. P. 591–597.
- Zhuravleva G.F., Zemkov G.V. 2000. Structural abnormalities in oocytes depending on the pathomorphogenesis of sturgeon liver in cumulative toxicosis // *Sturgeon at the turn of the 21st century*. Astrakhan. Astrahan'. 11–15.09. 2000 year. Astrakhan': KaspNIRH Publish. P. 144–145.
- Zelennikov O.V. 1999. Gametogenesis of rainbow trout *Onchorynchus mykiss* reared in a circulating water supply system from hatching to puberty at an optimum temperature // *Voprosy ikhtiologii*. V. 39. № 1. P. 89–97.
- Zelennikov O.V. 2003 a. Effect of water acidification on gametogenesis of rainbow trout *Parasalmo mykiss* // *Voprosy ikhtiologii*. V. 43. № 3. P. 388–401.
- Zelennikov O.V. 2003 b. Comparative analysis of the state of the ovaries in juvenile Pacific salmon in connection with the problem of the monocyclia formation // *Voprosy ikhtiologii*. V. 43. № 4. P. 490–498.
- Zelennikov O.V. 2019. Gametogenesis of Pacific salmon. 3. Comparative analysis of the state of the gonads in juvenile Pacific salmon in connection with the formation of fertility // *Trudy ZIN*. V. 323. № 4. P. 429–441.
- Zelennikov O.V. 2021. Influence of early oogenesis processes on the development of the reproductive system in fish. Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. M.: VNIRO. 43 s.
- Zelennikov O.V., Golod V.M. 2019. Gametogenesis of rainbow trout *Parasalmo mykiss* reared from hatching to puberty at a temperature of about 20 °C // *Voprosy ikhtiologii*. V. 59. № 1. P. 68–79.
- Zelennikov O.V., Kuznetsov Yu.K., Fedorov K.E. 2019. Features of the formation of the structure and volume of the fund of previtellogenic oocytes in the rainbow trout *Parasalmo mykiss* // *Trudy VNIRO*. V. 175. P. 76–85.
- Zelennikov O.V., Proskuryakov K.A., Rudakova G.S., Myakishev M.S. 2020. Comparative characteristics of juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum, with its natural and hatchery reproduction in the Sakhalin region // *Biologiya morya*. V. 46. № 1. P. 14–23.
- Zelennikov O.V., Shnajder T.A. 2019. Characteristics of the Far Eastern sardine *Sardinops melanostictus* from the commercial catch in the area of Shikotan Island // *Trudy VNIRO*. V. 178. P. 69–76.
- Emel'yanova N.G., Makeeva A.P., Belova N.V., Zelenkov V.M. 1996. Morphological state of some commercial fish in the southeastern part of the Barents and White seas // *Mat. otchetnoj sessii po itogam NIR PINRO v 1995 year*. Murmansk: Izd-vo PINRO. P. 122–134.
- Emel'yanova N.G., Pavlov D.A., Pavlov E.D., Lyong Tkhi Bik Tkhan, Vo Tkhi Kha. 2014. Anomalies in the ovarian state of the striped toothed goat *Parupeneus multifasciatus* (Mullidae) from the coastal zone of the southern part of central Vietnam // *Voprosy ikhtiologii*. V. 54. № 1. P. 78–86.
- Kornienko G.G., Lozhichevskaya T.V., Balandina L.G., Rekov Yu.I., Koval'chuk L.I., Zhil'tsova A.V. 1996. Resorption of the gonads of the Azov sturgeon in experimental and natural conditions // *The main problems of fisheries and protection of fishery reservoirs of the Azov basin. Collection of scientific papers AzNIIRKH*. Rostov-na-Donu. P. 247–256.
- Kuznetsov Yu.K. 1986. Study of ovarian function in connection with the phenomenon of dwarfism in fish and cyclostomes using the example of representatives of the genera *Osmerus* Lacépède and *Lampetra* Gray. Diss... kand. biol. nauk. L.: LGU. 249 p.
- Kuznetsov Yu.K., Gruslova A.B., Zelennikov O.V. 1999. Development of gonads in juvenile rainbow trout and Atlantic salmon after exposure to testosterone in the period preceding cytological sex differentiation // *Vestnik SPbGU*. Is. 3. № 1. P. 3–8.
- Lukin A.A., Sharova Yu.N. 2002. Pathologies of the microstructure of the generative organs of female whitefish *Coregonus lavaretus* Lake Imandra // *Voprosy ikhtiologii*. V. 42. № 1. P. 114–120.
- Pelagic fish* (saury, sardine, mackerel). (fishing forecast). 2019. Vladivostok: TINRO. 59 p.

- Petrikov A.M., Petukhov V.B., Kokhnenko O.S., Voronovich A.I. 1997. Degenerative changes in perch oocytes under chronic exposure to ionizing radiation // Doklady AN Belarusi. V. 41. № 2. P. 111–115.
- Petukhov V.B., Petrikov A.M. 1997. Disturbances of gametogenesis in fish under chronic exposure to ionizing radiation // Doklady AN Belarusi. V. 41. № 4. P. 93–97.
- Podojnitsyn D.A. 2010. Ecological and biological assessment of the state of the common zander (*Sander lucioperca* L.) population under the conditions of anthropogenic transformation of the Azov-Don basin. Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk. Rostov-na-Donu. 23 p.
- Podushka S.B. 2000. Critical review of publications on reproductive system disorders in sturgeon // Nauchno-tekhn. byul. lab. ikhtiol. INEHNKO. № 3. P. 9–30.
- Reshetnikov Yu.S., Akimova N.V., Popova O.A. 1999. Anomalies in the fish reproduction system of the Kola Peninsula under anthropogenic impact // Biological foundations of the study, development and protection of the animal and plant world, the soil cover of Eastern Fennoscandia. Petrozavodsk. 06–10.09. 1999 year. Petrozavodsk: Fennoscandia Publish. P. 155.
- Romanov A.A., Romanov A.A., Belyaeva E.S. 2001. Monitoring of histomorphological disorders of gonad-gametogenesis of sturgeon fishes in the Volga-Caspian region // Collection of scientific papers KaspNIRH. S. 246–268.
- Ruban G.I., Akimova N.V. 2001. The state of the reproductive system and the reasons for the decline in the number of Siberian sturgeon *Acipenser baeri* of the Ob River // Voprosy ikhtiologii. V. 41. № 2. P. 278–282.
- Ruban G.I. 2017. Disturbances in the development and functioning of the reproductive system of fish as an indicator of anthropogenic impact on their habitat and the state of health of the environment // Ontogenez. V. 48. № 6. P. 443–449.
- Sakun O.F., Svirskij V.G. 1992. Oocyte degeneration during previtellogenesis and vitellogenesis in the reproductive cycle of the Far Eastern sardine *Sardinops sagax melanosticta* // Voprosy ikhtiologii. V. 32. № 3. P. 52–58.
- Sergeeva S.G. 2016. Morphological features of maturation of the ram *Rutilus rutilus* in modern conditions // Marine biological research: achievements and prospects. Sevastopol'. 19–24.09. 2016 year. Sevastopol': FIC In BYUM. P. 286–289.
- Talikina M.G., Komov V.T., Zelenetskij N.M. 1996. Histophysiological characteristics of the gonads of the perch *Perca fluviatilis* from the acidic lakes of the Darwin Reserve // Voprosy ikhtiologii. V. 36. № 3. P. 400–406.
- Talikina M.G. 1998. Some data on the plasticity of the early stages of gonad development and the reaction of underyearlings of roach *Rutilus rutilus* to temperature shocks // Voprosy ikhtiologii. V. 38. № 1. P. 100–105.
- Chmylevskij D.A. 1998. Influence of elevated temperature on different periods and phases of oogenesis of tilapia *Oreochromis mossambicus* // Voprosy ikhtiologii. V. 38. № 5. P. 676–683.
- Chmylevskij D.A. 2003. On the question of the periodization of the oogenesis of teleost fishes (review) // Voprosy ikhtiologii. V. 43. № 3. P. 375–387.
- Sharova Yu.N. 1999. Features of the functioning of the reproductive system of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) from subarctic water bodies // Biological foundations of the study, development and protection of the animal and plant world, the soil cover of Eastern Fennoscandia. Petrozavodsk. 06–10.09. 1999 year. Petrozavodsk: Fennoscandia Publish. P. 173.
- Sharova Yu.N., Kaufman Z.S., Lukin A.A. 2003. Oogenesis of fish in the European North of Russia under technological pollution. Petrozavodsk. KarNC RAN. 130 s.
- Shil'dyaev A.A., Mosyagina M.V., Zelennikov O.V. 2008. On the issue of ecological parallelism of lampreys and salmonids // Environmental problems of the North. Arhangel'sk. 11–13.03. 2008 year. Arhangel'sk: IEPS ASC UrO RAS. P. 219–221.
- Hardisty M.W. 1964. The fecundity of lampreys // Archiv für Hydrobiologie. V. 60. № 3. P. 340–357.
- Hardisty M.W. 1965. Sex differentiation and gonadogenesis in lampreys. 1. The ammocoete gonads of the brook lamprey, *Lampetra planeri* // J. of Zoology. V. 146. № 3. P. 305–345.
- Hardisty M.W., Potter I.C. 1971. The behavior ecology and growth of larval lampreys // The Biology of Lampreys. Vol. 1 N.Y. Academic Press. P. 85–125.
- Hughes R.L., Potter I.C. 1969. Studies on gametogenesis and fecundity in the lampreys *Mordacia praecox* and *Mordacia mordax* (Petromyzonidae) // Australian J. of Zoology. V. 17(3). P. 447–464.
- Kopp C.R. 2017. An historical comparison of Lake Superior sea lamprey fecundity and egg size // Senior Capstone in Natural Resources Northland College April. C. 1–15.
- Kornienko G.G., Dudkin S.I., Lozhichevskaya T.V. 1997. Monitoring of reproductive potential of Azov sea sturgeons under present conditions of habitat // 3rd Int. Symp. Sturgeon, Piacenza, July 8–11, P. 229–230.
- Kuznetsov Yu., Mosyagina M., Zelennikov O. 2016. The formation of fecundity in ontogeny of lampreys // Jawless Fishes of the World: Volume 1. /Eds: Alexei Orlov, Richard Beamish. Cambridge Scholars Publishing. P. 323–345.
- Malmqist B. 1978. Population structure and biometry of *Lampetra planeri* (Bloch) from three different watersheds in South Sweden // Archiv für Hydrobiologie. V. 84. P. 65–86.
- Miranda A.C.L., Bazzoli N., Rizzo E., Sato Y. 1999. Ovarian follicular atresia in two teleost species: a histological and ultrastructural study // Tissue & Cell. V. 31. № 5. P. 480–488.
- Pletcher F.T. 1963. The life history and distribution of lampreys in the almon and certain other rivers in British Columbia, Canada. Master of Science Thesis. University of British Columbia, Vancouver B.C. 195 p.
- Weissenberg R. 1927. Beiträge zur kenntniss der biologie und morphologie der neuenaugen. 2. Das reifewachstum der gonaden bei *lampetra fluviatilis* und *planeri* // Zeitschrift für mikroskopische-anatomische Forschung. V. 8. P. 193–249.

Поступила в редакцию 03.09.2021 г.
Принята после рецензии 27.09.2021 г.