

УДК 597.552.3.591.465.12.591.463.12

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ АЗИАТСКОЙ ЗУБАСТОЙ КОРЮШКИ *OSMERUS DENTEX* (OSMERIDAE) РЕКИ АМУР

© 2020 г. О. В. Бурлак¹, К. А. Жукова², *

¹Хабаровский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии — ХабаровскНИРО, Хабаровск, Россия

²Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии — ВНИРО, Москва, Россия

*E-mail: kzh@vniro.ru

Поступила в редакцию 12.04.2019 г.

После доработки 09.07.2019 г.

Принята к публикации 12.07.2019 г.

Нерестовое стадо азиатской зубастой корюшки *Osmerus dentex* в период анадромной миграции в р. Амур представлено особями длиной 15–25 см в возрасте 3–5 полных лет, среди которых преобладают самцы (1 : 2). Гистологический анализ показал, что азиатская зубастая корюшка имеет прерывистый тип оогенеза, синхронное развитие ооцитов в период вителлогенеза и может нереститься несколько раз в жизни. Икрометание проходит одновременно и один раз в нерестовый сезон. Индивидуальная абсолютная плодовитость в разные годы варьирует в пределах 20.9–31.2 тыс. икринок, относительная плодовитость — 679–776 шт/г массы тела. Индивидуальная абсолютная плодовитость достоверно увеличивается с возрастом и размерами, у относительной плодовитости такая тенденция не отмечена.

Ключевые слова: азиатская зубастая корюшка *Osmerus dentex*, яичники, семенники, плодовитость, гистология, р. Амур.

DOI: 10.31857/S0042875220030078

Азиатская зубастая корюшка *Osmerus dentex* — арктическо-бореальный анадромный вид, обитающий у арктического и тихоокеанского побережья Северной Америки и Евразии (Берг, 1948; Клюканов, 1969, 1975; Черешнев и др., 2002). На Дальнем Востоке России основные районы воспроизводства зубастой корюшки сосредоточены на Западной и Восточной Камчатке, Сахалине, в Северном Приморье и в бассейне р. Амур (Бугаев и др., 2014).

Исследованиями репродуктивной биологии этого вида занимались многие отечественные учёные. Достаточно полно изучены особенности развития женских и мужских половых клеток, цитоморфологические изменения гонад азиатской корюшки зал. Петра Великого (Шкарина, 1979, 1984, 1991; Шкарина, Кудряева, 1991), особенности нереста и плодовитость азиатских зубастых корюшек водоёмов Чукотки (Голубь и др., 2012), Сахалина (Гриценко, 2002), Приморья (Парпура, Колпаков, 2001). Сведения по биологии азиатской зубастой корюшки р. Амур фрагментарны либо в значительной степени устарели (Берг, 1909; Воскресенский, 1946; Загороднева, 1954; Никольский, 1956; Кузнецова, 1962; Подушко, 1970, 1971; Горбачев, 1999). Не имеет однозначного ответа и

вопрос о том, сколько раз в жизни нерестится корюшка р. Амур. Нерестовые отметки на её чешуе не обнаруживаются, поэтому о кратности нереста без исследований на местах нагула делать выводы затруднительно. Гистологические исследования гонад ранее не проводили. Данные об индивидуальной абсолютной и относительной плодовитости были получены в 1950–1970-х гг. (Загороднева, 1954; Никольский, 1956; Подушко, 1971).

Цель работы — изучить размерный, возрастной и половой состав нерестового стада азиатской зубастой корюшки р. Амур, оценить плодовитость, описать строение яичников и семенников, а также морфологию половых клеток.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в апреле–мае 2018 г. во время нерестового хода азиатской зубастой корюшки в нижнем течении Амура (рис. 1). В подлёдном режиме рыб отлавливали ставными неводами с шагом ячеи 10–12 мм, по открытой воде — закидными неводами с шагом ячеи 12–15 мм.

Биологический анализ 379 экз. выполнен по стандартной методике (Правдин, 1966): измеряли длину по Смитту (*FL*), массу тела (общую и без

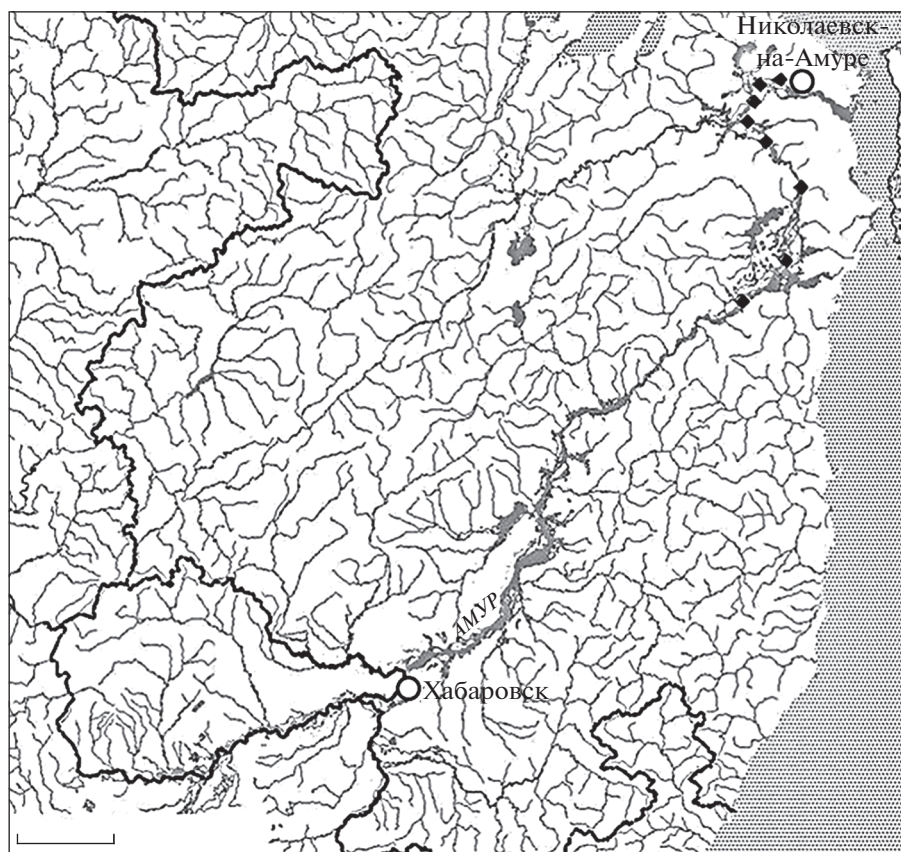


Рис. 1. Карта-схема мест отлова (◆) азиатской зубастой корюшки *Osmerus dentex* в нижнем течении Амура в апреле–мае 2018 г. Масштаб: 90 км.

внутренностей) и гонад, определяли пол и стадию зрелости гонад, индивидуальную абсолютную (ИАП) и относительную (ОП) плодовитость. Возраст определяли по чешуе (Чугунова, 1959).

Гонадосоматический индекс (ГСИ, %) рассчитывали как отношение массы гонад к массе тела рыбы без внутренностей. ИАП и ОП определили у 67 самок с гонадами IV стадии зрелости путём пересчёта числа ооцитов в пробе на массу яичников; ОП рассчитывали относительно массы тела без внутренностей. Для сравнительного анализа использованы архивные материалы Хабаровского филиала ТИНРО (ныне ХабаровскНИРО), собранные в 2014–2017 гг. в том же районе и в схожие сроки (ИАП и ОП определены у 325 самок с гонадами IV стадии зрелости). Для оценки достоверности различий средних значений ИАП и ОП по каждому году для каждой возрастной группы использован *H*-критерий Краскела–Уоллиса, поскольку выборки не прошли тест Колмогорова–Смирнова на нормальность распределения.

Гонады 54 особей фиксировали в жидкости Буэна. Диаметр ооцитов ($n = 1235$) измеряли в фиксированных гонадах с использованием бинокля МБС-9 при увеличении 8×2 . Ядерно-ци-

топлазматическое соотношение (ЯЦ, %) рассчитывали как отношение диаметра ядра к диаметру клетки. Гистологическую обработку проб проводили по стандартным методикам (Микодина и др., 2009). Для ксилольно-спиртовой проводки использовали автоматическую станцию Microm STP 120, заливку в парафин проводили на установке Microm EC 350-1. Срезы толщиной 3–5 мкм, сделанные на микротоме HM 440E (все приборы фирмы “Thermo Fisher Scientific Inc.”, США), последовательно окрашивали гематоксилином по Эрлиху и эозином (Роскин, 1951). Для изучения и фотосъёмки препаратов использовали световой микроскоп OLYMPUS BX45 с цифровой фотокамерой OLYMPUS DP25 (Япония). Измерения диаметра половых клеток и их структур проводили с использованием программы Image J. При исследовании яичников принята периодизация оогенеза, предложенная Чмилевским (2003); семенников – периодизация сперматогенеза костистых рыб Сакун, Буцкой (1963) и Турдакова (1972).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В 2018 г. нерестовый ход азиатской зубастой корюшки начался во II декаде марта подо льдом,

совпав с началом весеннего подъёма уровня воды. Пик нерестового хода отмечен перед распадением льда на Амуре, а окончание — спустя 3–5 сут. после ледохода, во II декаде мая.

В нерестовом стаде отмечены особи трёх возрастных групп: от 3- до 5-годовиков; доминировали 4-годовики (91.6%), доля 3-годовиков составила 1.8%, 5-годовиков — 6.6%. В младших возрастных группах (3 и 4 года) по численности преобладали самцы (60%), в группе 5-годовиков — самки (84%). Соотношение полов (самки : самцы) составило 1 : 2. Длина и масса производителей в нерестовом стаде корюшки 2018 г. приведены в табл. 1.

Особь обоих полов, отловленные на нерестилищах, имели гонады IV (21.7%), V (50.0%) и VI–II (28.3%) стадий зрелости. ГСИ самок с преднерестовыми гонадами варьировал в пределах 10–41 (в среднем 24)%, с посленерестовыми яйцниками — 2–5 (3.5)%.

Яичники и семенники азиатской корюшки имели вид несимметричных органов, прикреплённых к дорсальной стенке полости тела с помощью мезовариев или мезорхиев. Левый яичник был в два–три раза меньше, чем правый. Большой (рис. 2а, 2б) и малый (рис. 2в) яичники имели одинаковое строение и набор половых клеток.

В яичниках всех исследованных самок отмечены оогонии, ооциты ранней профазы мейоза и всех фаз превителлогенеза (рис. 2а–2в). Единичные оогонии разбросаны среди соединительнотканых элементов гермиального эпителия. Они сферической формы с гиалиновой ооплазмой. Диаметр оогониев варьировал от 12 до 15 мкм, ядра округлой формы диаметром 7–8 мкм с ядрышком и фибриллярным хроматином; ЯЦ 52–61%.

Ооциты ранней фазы превителлогенеза имели интенсивно окрашенную базофильную цитоплазму; вокруг ядра выделялось небольшое желточное ядро, которое представляет собой скопление РНК и органелл в цитоплазме (Макеева, 1992). Размер ооцитов составлял 21–32 мкм, ЯЦ — 50–66%. Фолликулярные клетки плоские, толщиной 1–2 мкм (рис. 2а–2в).

Ооциты средней фазы превителлогенеза крупнее — 33–92 мкм. Ооплазма окрашена базофильно, желточное ядро увеличилось в размере, прилегало к ядру и имело неровную форму. Диаметр ядра варьировал в пределах 17–54 мкм, ЯЦ — 37–53%. Фолликулярный слой состоял из плоских клеток гранулярного эпителия и васкуляризированной теки (рис. 2а–2в).

В ооцитах поздней фазы превителлогенеза желточное ядро находилось в среднем слое базофильной цитоплазмы, которая окрашена светлее. Размеры ооцитов составляли 194–248 мкм. Ядра ооцитов округлые, диаметром 93–128 мкм, ЯЦ 53–56%. Ядрышки округлой формы и разного размера ори-

Таблица 1. Размерные показатели производителей азиатской зубастой корюшки *Osmerus dentex* бассейна р. Амур в нерестовом стаде 2018 г.

Показатель	Самцы (<i>n</i> = 217)	Самки (<i>n</i> = 162)	Оба пола (<i>n</i> = 379)
Длина (<i>FL</i>), см	$\frac{18.3}{15.0-23.6}$	$\frac{19.1}{16.0-24.8}$	$\frac{18.6}{15.0-24.8}$
Масса, г	$\frac{46.3}{24.3-93.2}$	$\frac{53.0}{22.7-124.5}$	$\frac{49.1}{22.7-124.5}$

Примечание. Здесь и в табл. 2: над чертой — средние значения, под чертой — пределы варьирования показателя; *n* — число исследованных рыб, экз.

ентируются в периферической области кариоплазмы. Фолликулярный слой также представлен плоскими клетками.

В гонадах IV стадии зрелости лидирующей группой половых клеток были ооциты фазы конца вителлогенеза диаметром 715–850 мкм (рис. 2г). Ооплазма была ацидофильной, полностью заполненной округлыми желточными глобулами диаметром 9–12 мкм. Между ними по всему периметру ооцита разбросаны многочисленные липидные вакуоли разного размера — от 13 до 35 мкм. Ядро диаметром 98–107 мкм имело волнистую оболочку и центральное положение. В кариоплазме находились хромосомы типа ламповых щёток и ядрышки, которые располагались в периферических областях под оболочкой ядра. ЯЦ составляло 13–16%. Цитоплазма окружена *zona radiata* и хорионом. Первая имела ацидофильную окраску и радиальную исчерченность, её толщина составляла ~ 7–10 мкм. На анимальном полюсе ооцитов *zona radiata* утолщалась до 12–14 мкм и делала углубление внутрь цитоплазмы, образуя микропиле. Хорион на вегетативном полюсе был тоньше (4–5 мкм), чем на анимальном (>16 мкм). Фолликулярная оболочка состояла из гранулярных клеток столбчатой формы и двух слоёв плоских вытянутых клеток теки.

В яичниках после нереста кроме резервного фонда половых клеток присутствовали постовуляторные фолликулы. Такие половые железы соответствовали стадиям зрелости VI–II (рис. 2а–2в).

В исследованных семенниках самцов азиатской зубастой корюшки присутствовали первичные сперматогонии, сперматогонии следующих порядков и сперматозоиды. Для первичных сперматогониев и сперматогониев первых порядков характерна светло окрашенная цитоплазма, округлое ядро с крупным ядрышком в центре кариоплазмы (рис. 2д, 2е). Размеры первичных сперматогониев варьировали в пределах 10–13 (11.2) мкм, сперматогониев следующих порядков — 6–8 (7.1) мкм. Диаметр ядер первичных сперматогониев соста-

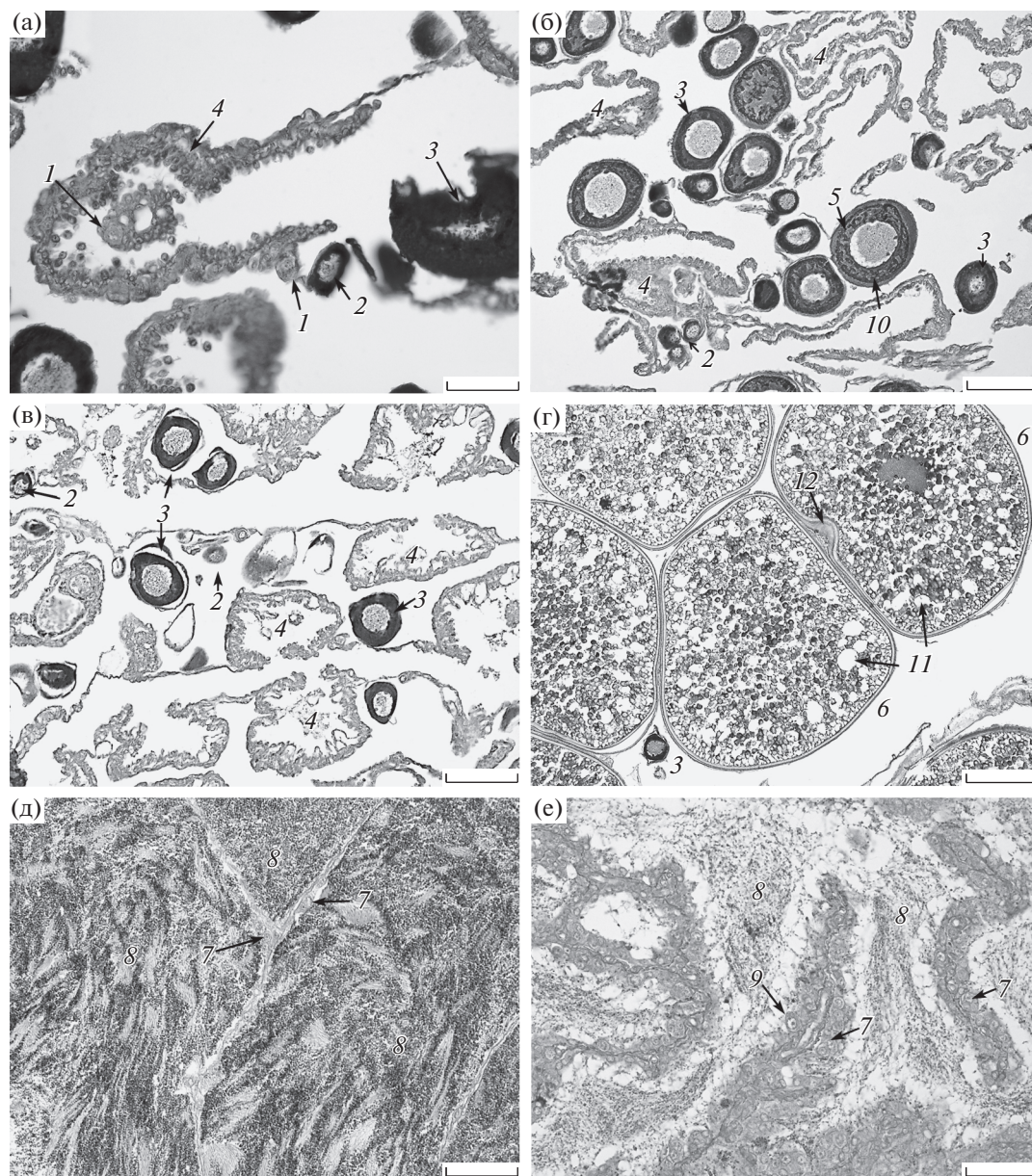


Рис. 2. Большой (а, б, г) и малый яичники (в) и семенники (д, е) азиатской зубастой корюшки *Osmerus dentex* в преднерестовый (г, д) и посленерестовый (а–в, е) периоды: 1 – оогонии; 2, 3 – ооциты ранней и средней фазы превителлогенеза; 4 – постовуляторный фолликул; 5, 6 – фолликул поздней фазы превителлогенеза и конца вителлогенеза; 7 – сперматогонии, 8 – сперматозоиды, 9 – первичные сперматогонии, 10 – желточное ядро в цитоплазме ооцитов средней и поздней фаз превителлогенеза, 11 – липидные вакуоли, 12 – микропиле на анимальном полюсе ооцита фазы конца вителлогенеза. Масштаб: а, д, е – 50, б, в – 100, г – 200 мкм.

вил 7–8 мкм, ЯЦ – 58–70 (65)%, диаметр ядер сперматогониев – 3–5 мкм, ЯЦ – 50–62 (56.5)%.

В семенниках IV стадии зрелости массы сперматозоидов, вышедшие из цист вследствие спермиации, лежали в семенных каналах, стенки которых сильно растянуты. Головки сперматозоидов округлые размером ~1 мкм (рис. 2д). В семенниках VI–II стадии зрелости отмечены остаточные, не выметанные в текущем нерестовом сезоне спермии, которые располагались беспорядочно в се-

менных каналах, где подвергались резорбции (рис. 2е).

В преднерестовых яичниках выявлены две группы половых клеток, различающиеся по размеру: мелкие ооциты периода превителлогенеза диаметром 50–107 мкм и крупные ооциты фазы конца вителлогенеза диаметром 715–881 мкм (рис. 3). Первая группа представляла собой резервный фонд половых клеток, а вторая – расходный фонд, который должен быть выметан в 2018 г.

Самые высокие значения ИАП и ОП отмечены в 2015 г. у 5-летних особей — поколение 2010 г. рождения (табл. 2). В 2014–2018 гг. ИАП азиатской корюшки нерестового стада статистически отличалась внутри возрастных групп 3 и 4 года, ОП — только внутри возрастной группы 4 года. За все годы исследования отмечены статистические различия ИАП у особей разных возрастных групп ($p < 0.001$), тогда как различия ОП не достоверны.

ИАП увеличивается с размерами рыб и описывается линейным уравнением: $ИАП = 5.6962FL - 80.886$, $R^2 = 0.6$. ИАП и ОП коррелируют с ГСИ самок, но достаточно слабо: $R^2 = 0.3$ для ИАП, $R^2 = 0.4$ для ОП.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сроки начала нерестовой миграции азиатской зубастой корюшки в бассейне р. Амур зависят от начала весеннего подъёма уровня воды, а окончание нерестового хода совпадает с понижением уровня воды в Амуре после ледохода (Подушко, 1970). Анадромные миграции в р. Амур начинаются во второй половине апреля и заканчиваются в начале мая. По реке производители поднимаются на расстояние > 230 км от устья, до с. Мариинское. Массовое половое созревание происходит в возрасте 3–4 года. Нерест приходится на май. Отнерестившиеся особи скатываются в Амурский лиман и далее мигрируют в Охотское море (Подушко, 1971; Горбачев, 1999). В 2018 г. массовое половое созревание было отмечено у поколения 2014 г. рождения (4 года), встречаемость 3-годовиков в уловах составила $< 2\%$. По данным Подушко (1971), половой зрелости азиатская зубастая корюшка р. Амур достигает в возрасте 3 года при $FL > 15$ см, в редких случаях в нересте участвуют особи $FL 9$ см.

Преобладание самцов в нерестовой части популяции азиатской корюшки характерно как для р. Амур, так и для других водоёмов Дальнего Востока, при этом в течение нереста половой состав уловов может меняться (Парпура, Семенченко, 1989; Василец, 2000; Гриценко, 2002; Голубь и др., 2012). Преобладание самок в старших возрастных группах согласуется с мнением о том, что жизненный цикл самцов короче (Подушко, 1970).

Асимметрия половых органов отмечена как для азиатской корюшки разных регионов (Подушко, 1970; Голубь и др., 2012), так и для других представителей рода *Osmerus* (Дрягин, 1948; Суворов, 1948; Legault, Delisle, 1968).

По данным Никольского (1956) и Подушко (1971), основная масса особей азиатской корюшки в Амуре нерестятся один–два раза в жизни. По материалам Кузнецовой (1962), большинство самок азиатской корюшки р. Амур нерестятся, по меньшей мере, три раза в жизни. Результаты ги-

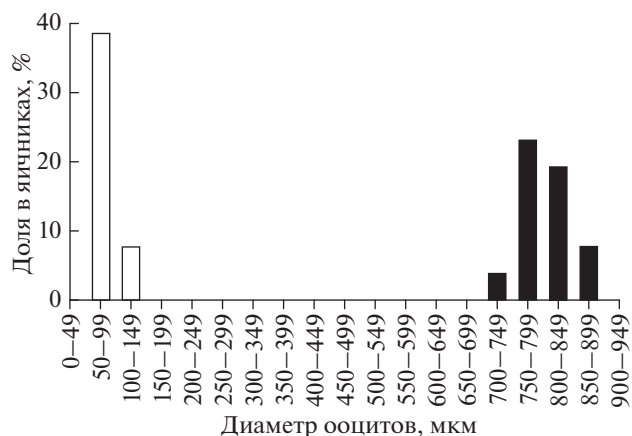


Рис. 3. Размерный состав ооцитов в яичниках в преднерестовый период у самок азиатской зубастой корюшки *Osmerus dentex*. Диаметр ооцитов измерен по фиксированному материалу ($n = 1235$ ооцитов): (□) — превителлогенные ооциты, (■) — ооциты фазы конца вителлогенеза.

стологических исследований подтвердили, что азиатская зубастая корюшка относится к полициклическим видам. В гонадах всех исследованных самок присутствуют оогонии, ооциты ранней профазы мейоза и периода превителлогенеза, которые относятся к резервному фонду половых клеток. Во всех исследованных семенниках обнаружены первичные сперматогонии. Это указывает на то, что такие рыбы принимают участие в нересте несколько раз в жизни (Макеева, 1992; Чмилевский, 2017). Наличие двух групп ооцитов, различающихся по размеру, в преднерестовых яичниках показало, что для азиатской корюшки характерен прерывистый тип оогенеза (Götting, 1961; Овен, 1976). Развитие ооцитов в период вителлогенеза было синхронным, икрометание проходило одновременно и один раз в нерестовый сезон. Сходные репродуктивные характеристики отмечены у кумжи *Salmo trutta*, атлантического лосося *Salmo salar*, гольцов рода *Salvelinus*, морских окуней рода *Sebastes*, удильщиков рода *Lophius*, окуня *Perca fluviatilis*, щуки *Esox lucius*, атлантической сельди *Clupea harengus* (Макеева, 1992; Murua, Saborido-Rey, 2003; Тиллер, 2007; Pavlov et al., 2009).

Гистологическое строение гонад исследованных азиатских зубастых корюшек р. Амур имеет много общих черт с таковым корюшек зал. Петра Великого (Шкарина, Кудряева, 1991): ооциты разных фаз развития имеют сходные размеры; в ооцитах фазы конца вителлогенеза присутствуют многочисленные крупные липидные вакуоли, закладка которых начинается в околюядерной области ооцита в фазе вакуолизации цитоплазмы. Хорион обособлен от *zona radiata* и сростается с ней только в области микропиле. На вегетативном полюсе

Таблица 2. Индивидуальная абсолютная и относительная плодовитость азиатской зубастой корюшки *Osmerus dentex* бассейна р. Амур в разных возрастных группах в 2014–2018 гг.

Возраст, лет	Год					n	H
	2014	2015	2016	2017	2018		
	Индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икринок						
2			$\frac{6.0 (1)}{6.0}$			1	
3	$\frac{24.3 (37)}{15.2-38.6}$	$\frac{27.6 (27)}{17.3-57.7}$	$\frac{26.1 (20)}{6.5-42.8}$	$\frac{16.0 (52)}{8.9-35.4}$		136	78.9*
4	$\frac{33.8 (24)}{23.0-48.1}$	$\frac{31.6 (39)}{18.1-60.3}$	$\frac{35.0 (29)}{25.8-46.7}$	$\frac{24.4 (63)}{10.5-54.3}$	$\frac{24.7 (58)}{12.7-39.6}$	213	61.4*
5		$\frac{51.9 (4)}{34.0-79.2}$	$\frac{44.2 (2)}{41.8-46.5}$	$\frac{37.8 (2)}{19.6-56.1}$	$\frac{35.6 (9)}{27.6-57.4}$	17	4.2
2–5	$\frac{28.0 (61)}{15.2-48.1}$	$\frac{31.2 (70)}{13.3-79.2}$	$\frac{31.4 (52)}{6.5-46.7}$	$\frac{20.9 (117)}{8.9-56.1}$	$\frac{26.2 (67)}{12.7-57.4}$	367	81.1*
	Относительная плодовитость, шт/г массы тела без внутренностей						
2			$\frac{415}{415}$			1	
3	$\frac{758}{511-964}$	$\frac{811}{483-1410}$	$\frac{707}{472-1072}$	$\frac{739}{493-1047}$		136	3.6
4	$\frac{762}{575-1026}$	$\frac{747}{511-1214}$	$\frac{704}{466-965}$	$\frac{785}{547-1225}$	$\frac{670}{423-1035}$	213	19.2*
5		$\frac{826}{625-1217}$	$\frac{764}{739-789}$	$\frac{727}{719-736}$	$\frac{736}{538-998}$	17	0.7
2–5	$\frac{763}{511-1026}$	$\frac{776}{483-1014}$	$\frac{702}{466-1072}$	$\frac{750}{493-1225}$	$\frac{679}{423-1035}$	367	20.3*

Примечание. H – H-критерий Краскела–Уоллиса; над чертой в скобках – число самок; * различия достоверны при $p < 0.001$; ост. обозначения см. в табл. 1.

ооцита толщина хориона в три раза меньше, это обусловлено тем, что после попадания овулировавшей икры в воду хорион на вегетативном полюсе разрывается, сползает, выворачивается, прикрепляясь к субстрату. В результате этого икринки находятся в приподнятом над поверхностью субстрата состоянии. Такой способ прикрепления икры к субстрату характерен и для других видов семейства Osmeridae (Шадрин, 1989). Толщина zona radiata и наличие хориона соответствуют таковым у представителей семейств Osmeridae, Salmonidae, Pleuronectidae, Hexagrammidae, Hemitriptidae, Cottidae и Clupeidae, откладывающих клейкую икру на субстрат (Warfel, Merriman, 1944; Иванков, Курдяева, 1973; Stehr, Hawkes, 1979; Маркевич, 2000; Колпаков, Долганова, 2006; TenBrink, Buckley, 2013; Юсупов, Санталова, 2016).

ИАП и ОП азиатской зубастой корюшки варьируют в разные годы. Чётко прослеживается тенденция увеличения ИАП самок с возрастом и

размерами. Возрастные изменения ОП не столь закономерны. В 2014–2018 гг. изменений ОП с возрастом не наблюдалось. В 2017 и 2018 гг. была отмечена пониженная ИАП одновозрастных самок по сравнению с другими годами во всех возрастных классах. Вероятно, это могло быть связано с недостаточной кормовой базой и другими факторами, влияющими на нагул. В целом в 2014–2018 гг. ИАП и ОП соответствуют данным, полученным ранее в р. Амур (Загороднева, 1954; Никольский, 1956; Подушко, 1971), водоёмах Сахалина (Гриценко, 2002), Приморья (Парпура, Колпаков, 2001) и большинства рек Чукотки, за исключением р. Хатырка, где плодовитость азиатской зубастой корюшки в пять раз выше (Голубь и др., 2012). Повышенная ИАП в этом районе, вероятно, связана с более крупными размерами нерестящихся особей (FL 25–35 см).

Результаты нашей работы подтвердили неоднократность нереста данного вида. Цитология и

морфология гонад в целом оказались схожими с таковыми у азиатской зубастой корюшки, обитающей в других регионах Дальнего Востока. Анализ репродуктивных параметров не выявил значительных изменений ИАП и ОП по сравнению с 1950–1970-ми гг., что может говорить об относительно стабильном состоянии популяции азиатской зубастой корюшки р. Амур.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность В.В. Харитонову, О.А. Кудревскому и С.А. Пуките (ХабаровскНИРО) за помощь в сборе материала, а также Н.В. Колпакову, А.П. Шмигирилову (ХабаровскНИРО) и Г.Ю. Головатюк (ВНИРО) за помощь в подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. 1909. Рыбы бассейна Амура // Зап. Императ. АН. Т. 24. № 9. 270 с.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Бугаев А.В., Амельченко Ю.Н., Липнягов С.В. 2014. Азиатская зубастая корюшка *Osmerus mordax dentex* в шельфовой зоне и внутренних водоемах Камчатки: состояние запасов, промысел и биологическая структура // Изв. ТИНРО. Т. 178. С. 3–24.
- Василец П.М. 2000. Корюшки прибрежных вод Камчатки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 24 с.
- Воскресенский Н.А. 1946. Промысловая характеристика некоторых рыб Амура // Рыб. хоз-во. № 7. С. 23.
- Голубь Е.В., Батанов Р.Л., Голубь А.П. 2012. Материалы по биологии азиатской корюшки *Osmerus mordax dentex* (Osmeridae) из водоемов Чукотки // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 50–62.
- Горбачев В.А. 1999. Биологическая характеристика нерестового стада азиатской корюшки *Osmerus mordax* бассейна Амура в 1996–1998 гг. // Тез. докл. конф. “Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов”. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр. С. 25–26.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО, 248 с.
- Дрягин П.А. 1948. Промысловые рыбы Обь-Иртышского бассейна // Изв. ВНИОРХ. Т. 25. Вып. 2. С. 3–104.
- Загороднева Д.С. 1954. Плодовитость жилых рыб реки Амура: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: ТГУ, 14 с.
- Иванков В.Н., Курдяева В.П. 1973. Систематические различия и экологическое значение строения оболочек яйцеклеток рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 13. № 6. С. 1035–1045.
- Клюканов В.А. 1969. Морфологические основы систематики корюшек рода *Osmerus* // Зоол. журн. Т. 48. Вып. 1. С. 99–109.
- Клюканов В.А. 1975. Систематика и родственные отношения корюшек родов *Osmerus* и *Hypomesus* и их расселение // Там же. Т. 54. Вып. 4. С. 590–596.
- Колпаков Н.В., Долганова Н.Т. 2006. Данные по биологии трехлопастного бычка *Blepsias cirrhosus* (Hemipteridae) прибрежных вод северного Приморья // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 4. С. 519–524.
- Кузнецова А.Ф. 1962. Новые данные об азиатской корюшке *Osmerus eperlanus dentex* Steindachner // Изв. ТИНРО. Т. 48. С. 214–215.
- Макеева А.П. 1992. Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ, 216 с.
- Маркевич А.И. 2000. Размножение костистой рыбы *Hemipterius villosus* в заливе Петра Великого Японского моря // Биология моря. Т. 26. № 4. С. 272–274.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др. 2009. Гистология для ихтиологов. Опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО, 111 с.
- Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура. Итоги Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949 гг. М.: Изд-во АН СССР, 551 с.
- Овен Л.С. 1976. Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб. Киев: Наук. думка, 131 с.
- Парпура И.З., Колпаков В.Н. 2001. Биология и внутренняя дифференциация корюшек Приморья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 1. С. 284–295.
- Парпура И.З., Семенченко А.Ю. 1989. Фауна и биология рыб Северного Приморья // Систематика и экология речных организмов. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 120–137.
- Подушко Ю.Н. 1970. Биологическая характеристика азиатской корюшки *Osmerus eperlanus dentex* Steindachner в низовьях Амура // Изв. ТИНРО. Т. 74. С. 130–138.
- Подушко Ю.Н. 1971. Динамика плодовитости азиатской корюшки *Osmerus eperlanus dentex* Steindachner и определяющие ее факторы // Там же. Т. 79. С. 72–83.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Роскин Г.И. 1951. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука, 447 с.
- Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. 1963. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. М.: Знание, 36 с.
- Суворов Е.К. 1948. Основы ихтиологии. Л.: Сов. наука, 579 с.
- Тиллер И.В. 2007. Проходная мальма (*Salvelinus malma*) Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 9. С. 79–95.
- Турдаков А.Ф. 1972. Воспроизводительная система самцов рыб. Фрунзе: Илим, 280 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В. и др. 2002. Лососевидные рыбы северо-востока России. Владивосток: Дальнаука, 491 с.
- Чмилевский Д.А. 2003. К вопросу о периодизации оогенеза костистых рыб (обзор) // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 375–387.
- Чмилевский Д.А. 2017. Оогенез рыб в норме и при экстремальных воздействиях. СПб.: Изд-во СПбГУ, 156 с.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 164 с.
- Шадрин А.М. 1989. Эмбрионально-личиночное развитие корюшковых (Osmeridae) Дальнего Востока. III. Морская малоротая корюшка *Hypomesus japonicus* // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 2. С. 289–301.

- Шкарина Т.В. 1979. Гаметогенез, половые циклы и биологическая характеристика нерестовых скоплений дальневосточных корюшек рода *Osmerus* и рода *Hypomesus*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 23 с.
- Шкарина Т.В. 1984. Сперматогенез и половой цикл самцов азиатской и малоротой корюшек (Osmeridae) // Биология проходных рыб Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 79–85.
- Шкарина Т.В. 1991. Биология тихоокеанской корюшки *Osmerus mordax dentex* Южного Приморья // Биология рыб и беспозвоночных северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 77–84.
- Шкарина Т.В., Кудряева В.П. 1991. Цитоморфологические изменения яичников азиатской корюшки *Osmerus mordax dentex* Steind. Залива Петра Великого в различные сезоны года // Там же. С. 98–104.
- Юсупов Р.Р., Санталова М.Ю. 2016. Репродуктивная биология и развитие тихоокеанской мойвы *Mallotus villosus catervarius* Тауйской губы (северная часть Охотского моря) // Изв. ТИНРО. Т. 185. С. 49–66.
- Götting K.J. 1961. Beiträge zur Kenntnis der Grundlagen der Fortpflanzung und zur Fruchtbarkeitsbestimmung bei marinen Teleosteen // Helgol. Wiss. Meeresunters. Bd. 8. № 1. S. 1–43.
- Legault R.O., Delisle C. 1968. La fraye d'une population d'éperlans géants, *Osmerus eperlanus mordax*, au lac Heney, Comté de Gatineau, Québec // J. Fish. Res. Board Canada. V. 25. № 9. P. 1813–1830.
<https://doi.org/10.1139/f68-167>
- Murua H., Saborido-Rey F. 2003. Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic // J. Northw. Atl. Fish. Sci. V. 33. P. 23–31.
<https://doi.org/10.2960/J.v33.a2>
- Pavlov D.A., Emel'yanova N.G., Novikov G.G. 2009. Reproductive dynamics // Fish reproductive biology: implications for assessment and management / Eds. Jakobsen T. et al. Oxford: Blackwell Publ. Ltd. P. 48–90.
- Stehr C.M., Hawkes J.W. 1979. The comparative ultrastructure of the egg membrane and associated pore structures in the starry flounder, *Platichthys stellatus* (Pallas), and pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Cell Tiss. Res. V. 202. P. 347–356.
<https://doi.org/10.1007/BF00220430>
- TenBrink T.T., Buckley T.W. 2013. Life history aspects of the yellow Irish lord, (*Hemilepidotus jordani*) in the eastern Bering Sea and Aleutian Islands // Northw. Naturalist. V. 94. P. 126–136.
<https://doi.org/10.1898/12-33.1>
- Warfel H.E., Merriman D. 1944. The spawning habits, eggs, and larvae of the sea raven, *Hemitripterus americanus* in Southern New England // Copeia. № 4. P. 197–205.
<https://doi.org/10.2307/1438673>