

УДК: 597.553.2.591.465

А. Н. Зайцева¹, Н. С. Смирнова-Залуми¹, Н. И. Захарова²,
Л. В. Суханова¹

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ РАННИХ ЭТАПОВ
ООГЕНЕЗА ДВУХ ФОРМ БАЙКАЛЬСКОГО ХАРИУСА
THYMALLUS BAICALENSIS (THYMALLIDAE)¹**

Проведено сравнительное гистологическое исследование развития гонад на ранних этапах онтогенеза у двух форм байкальского хариуса *Thymallus baicalensis*, выращенных в условиях аквакультуры. Установлено, что цитологические признаки формирования яичников опережают анатомические. Показано, что в процессе формирования гонад половые клетки у черного и белого хариуса проходят идентичные фазы развития в одном и том же возрасте. Размерные показатели ооцитов начала фазы превителлогенеза совпадают. Вместе с тем, одни и те же возрастные группы обеих форм хариуса различаются соотношением половых клеток разных фаз развития. У черного хариуса в возрасте 733 и 1102 градусо-дней количество созревающих ооцитов стадии пахитены и начала фазы превителлогенеза не увеличивается. У белого хариуса в возрасте 1102 градусо-дней количество созревающих ооцитов стадии пахитены и начала фазы превителлогенеза увеличивается по сравнению с черным соответственно в два и три раза. Наблюдаемая динамика соотношений половых клеток может свидетельствовать о завершении формирования фонда созревающих ооцитов у черного хариуса и о продолжении этого процесса — у белого. Различия в темпах размножения ППК и гоний и характер пополнении фонда ооцитов требуют дальнейших исследований.

Ключевые слова: байкальский хариус *Thymallus baicalensis*, формы, дифференцировка пола, ооциты, оогенез, гонады.

Байкальский хариус *Thymallus baicalensis* представлен в озере двумя экологическими формами (черный и белый), отличающимися между собой линейно-весовыми показателями, сроками наступления половой зрелости, жирностью, плодовитостью, биотопической локализацией, местами нереста и сроками размножения [1, 6, 12, 15].

¹ Работа выполнена в рамках темы госзадания ЛИН СО РАН № 0345-2014-0002 и при финансовой поддержке грантов РФФИ № 14-04-01242 А, 14-04-00838 А, 14-04-00527 А.

© А. Н. Зайцева, Н. С. Смирнова-Залуми, Н. И. Захарова, Л. В. Суханова, 2016

Изменения в развитии и функционировании репродуктивной системы играют одну из ключевых ролей во внутривидовой дифференциации. Однако к настоящему времени данные по становлению репродуктивной системы и половым циклам байкальского хариуса пока еще фрагментарны [1, 8, 14, 15]. Исследованы поздние стадии оогенеза у обеих форм. Установлено, что при завершении периода превителлогенеза и в самом начале периода вителлогенеза ооциты (и их ядра) белого и черного хариусов имеют сходные размеры, а при завершении фазы вакуолизации цитоплазмы и в начале фазы накопления желтка ооциты белого хариуса становятся меньше [3, 4].

Цель данной работы — исследовать ранний гаметогенез двух форм байкальского хариуса: сравнить сроки наступления цитологической и анатомической дифференцировки пола, размерные показатели половых клеток, количественные соотношения половых клеток разных фаз развития.

Материал и методика исследований. Материалом для исследования послужили личинки и мальки. Икру черного хариуса инкубировали на Бурдугузском (2011 г.) рыбноводном заводе. Только что выклюнувшихся личинок перевозили для подращивания в аквариальную Байкальского музея Иркутского научного центра Сибирского отделения РАН (БМ ИНЦ СО РАН). Икру белого хариуса инкубировали на Селенгинском рыбноводном заводе (2003 г.), где и проводилось дальнейшее выращивание личинок. Температура воды колебалась в пределах 6—19°C в период выращивания черного хариуса, и 11,9—22,4°C — белого.

Для гистологического анализа гонад рыб разного возраста фиксировали в жидкостях Буэна и Карнуа. Гаметогенез и динамика развития половых клеток прослежены на шести возрастных группах, для каждой из которых подсчитывали среднее значение градусо-дней (I группа — 73 градусо-дня, II — 166, III — 437, IV — 546, V — 733 и VI — 1102). Всего проанализировано 45 особей черного и 41 особей белого байкальского хариуса. Анализ окрашенных железным гематоксилином по Гейденгайну [10] препаратов проводили на микроскопе Axiostar plus (Zeiss). Фотографии срезов гонад сделаны с помощью компьютерной системы с автоматической видеокамерой (AxioCam iSc1) при увеличении окуляра $\times 10$ и объективов $\times 20$, $\times 40$, $\times 100$. Диаметр ооцитов и их ядер измеряли с использованием программы Image Pro-Plus 6.0.

На гистологических препаратах для личинок каждой возрастной группы измеряли размеры половых клеток и их ядер, определяли процентное соотношение половых клеток разных стадий развития в гонаде по методике, предложенной О. Ф. Сакун и Е. В. Гуреева-Преображенской [11]. За диаметр ооцитов и ядер принимали полусумму их длинной и короткой осей. Для каждой половой клетки вычисляли ядерно-цитоплазматическое отношение (ЯЦО) по формуле $V_{\text{я}}/V_{\text{ц}} = V_{\text{я}} \times 100$ [17]. У всех исследуемых рыб в соответствии со сроками фиксации определяли массу и длину.

Проведен сравнительный анализ морфологических характеристик ооцитов начала фазы превителлогенеза у самок черного и белого хариуса, выращенных в искусственных условиях, с неполовозрелыми самками (возраст 3+) из естественных ареалов (о. Большой Ушканий и Селенгинское мелко-

воде). Сравнение сделано как между самками одной формы из разных условий обитания, так и между особями разных форм.

Отлов проводили ставными жаберными сетями с ячейей 28—40 мм и спиннингом. Принадлежность рыб к черному или белому хариусам идентифицировали по форме и размерам спинного плавника, а также некоторым другим экстерьерным признакам [7, 15]. Возраст определяли по чешуе в соответствии с рекомендациями Н. И. Чутуновой [18].

Для выяснения зависимости размеров половых клеток от размерно-возрастных показателей рыб рассчитывали коэффициенты корреляции (при уровне значимости $p \leq 0,001$). Уровень различий признаков между двумя формами байкальского хариуса определяли по t -критерию при $p < 0,001$.

Результаты исследований

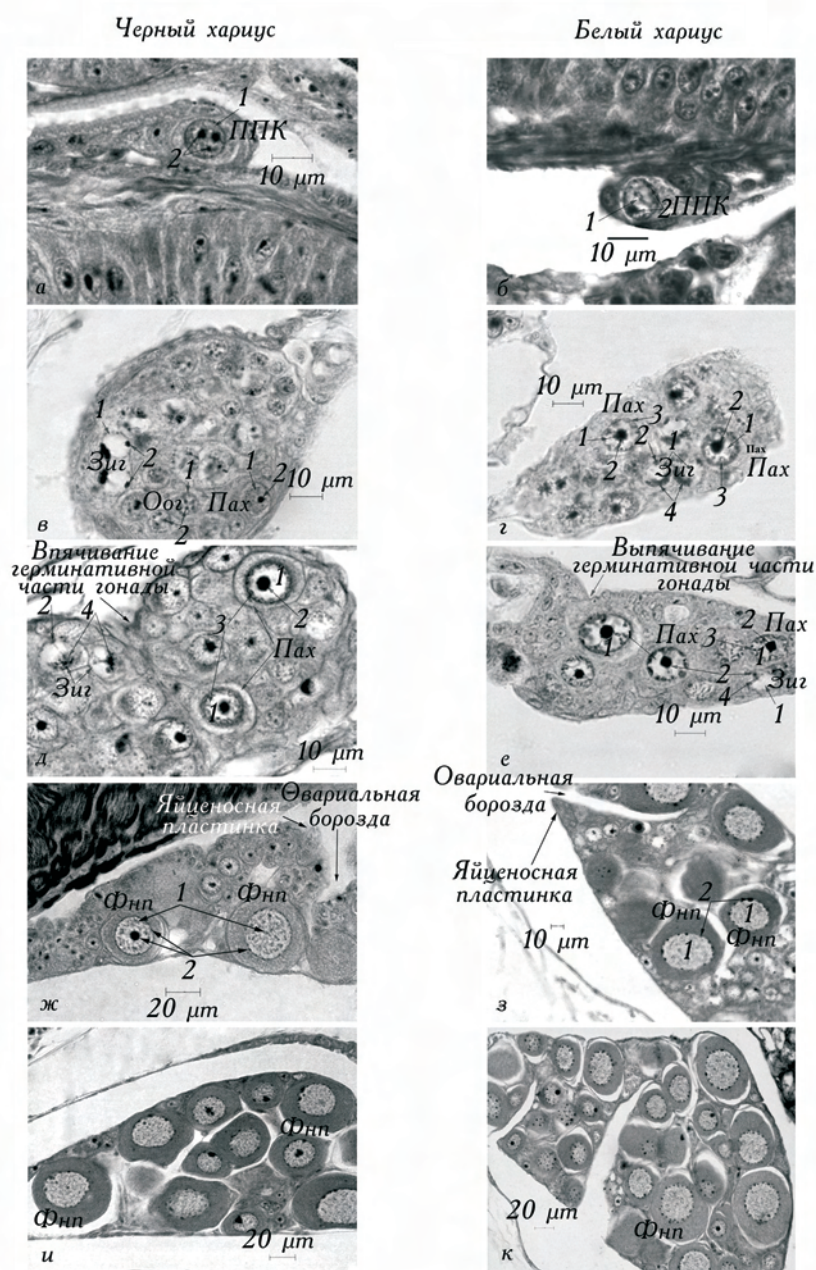
Нами рассмотрена периодизация оогенеза в соответствии с общеизвестной схемой [9, 16]. В возрасте 73 градусо-дней у черного и белого байкальского хариуса обнаружены только первичные половые клетки (ППК) (рис. 1, а, б, 2), которые концентрировались в области половых валиков под вольфовыми каналами.

К возрасту 166 градусо-дней процесс размножения ППК сопровождался образованием гоний², количество которых относительно ППК у исследуемых форм практически не отличалось и составляло 26% у черного хариуса и 25% — у белого (см. рис. 2).

В возрасте 437 градусо-дней у части исследуемых рыб гонады увеличились в размерах и появились ооциты ранней профазы мейоза (стадии зиготены и пахитены), свидетельствующие о начале развития гонад в женском направлении (см. рис. 1, в, г). При практически одинаковой доле (14 и 13%) ооцитов стадии зиготены в гонадах обеих форм хариуса, у белого преобладали оогонии (54%), а у черного — ооциты стадии пахитены (58%) (см. рис. 2). При этом и у черного, и у белого хариуса гонады таких особей увеличились в размерах, остальных — находились в индифферентном состоянии и по-прежнему содержали ППК и гонии, что может быть признаком будущих самцов или медленно развивающихся самок.

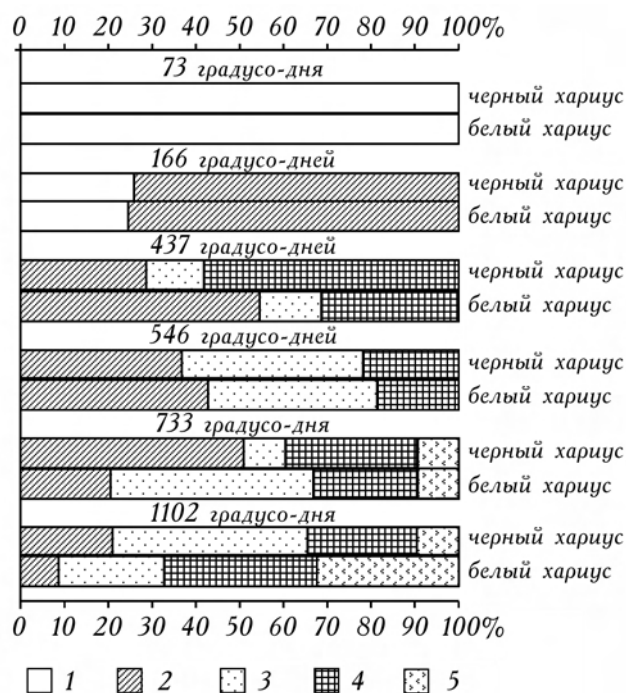
В возрасте 546 градусо-дней у самок каждой из изучаемых форм в равных долях (около 40%) отмечены оогонии и ооциты стадии зиготены (см. рис. 2). В гонадах присутствовали клетки с митотическими делениями. Впервые к этому времени наметилась анатомическая дифференцировка гонад в женском направлении, проявляющаяся в образовании впячиваний (см. рис. 1, г, е). Гонады всех самок исследуемой возрастной группы значительно увеличились в размерах.

² В настоящей работе термином «гонии» мы называем половые клетки, появляющиеся после деления ППК у рыб, в гонадах которых еще не начался процесс дифференцировки пола. Соответственно, оогонии — клетки, которые не вступили в мейоз в гонадах самок.



1. Гистологические срезы половых клеток байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* (I — черный хариус; II — белый хариус) в раннем онтогенезе: а, б — индифферентное состояние гонады, возраст 73 градусо-дня; в, г — цитологическая дифференцировка гонад в женском направлении, возраст 437 градусо-дней; д, е — начало анатомической дифференцировки пола в женском направлении, возраст 546 градусо-дней; ж, з — формирование овариальной борозды и яйценосных пластинок, возраст 733 градусо-дня; и, к — общее состояние анатомически сформированной гонады, возраст 1002 градусо-дня. ППК — первичные половые клетки; Оог — оогонии; Зиг — ооциты стадии зиготены; Пах — ооциты стадии пахитены; Фнп — ооциты фазы начала превителлогенеза; 1 — ядро; 2 — ядрышки; 3 — V-образные хромосомы; 4 — клубок хромосом. Увеличение $\times 20, 40, 100$.

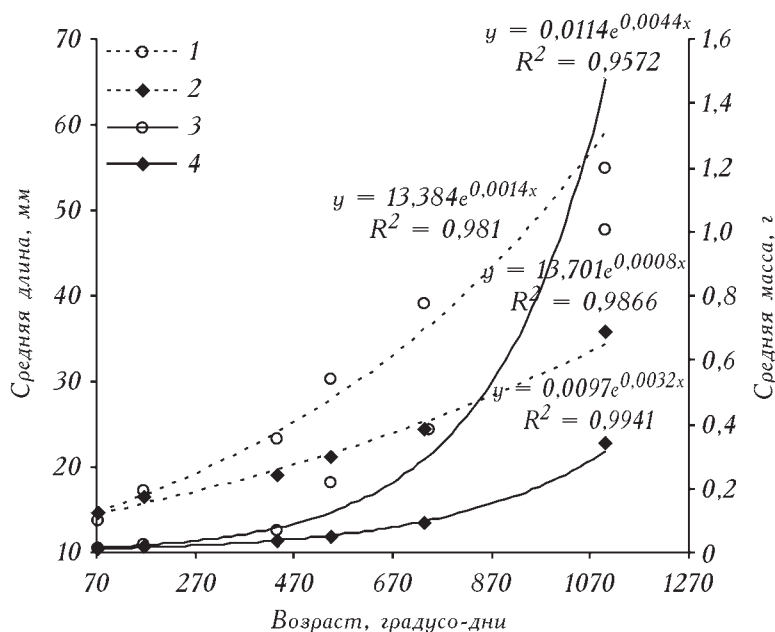
В возрасте 733 градусо-дней фонд половых клеток исследуемых рыб дополнился ооцитами фазы начала превителлогенеза, доля которых у обеих форм составила не более 9,5%. Соотношение оогоний и ооцитов периода ранней профазы мейоза было разным: в гонадах черного хариуса преобладали оогонии (51%) и ооциты стадии пахитены (30%), белого — ооциты стадий зиготены (46%) и пахитены (20%) (см. рис. 2). Процесс анатомической дифференцировки продолжался. Причем у одних самок состояние гонад было аналогичным предыдущему возрасту, а у других — происходил активный процесс анатомической дифференцировки, характеризующейся возникновением более глубоких углублений в гонаду и формированием, таким образом, яйценосных пластинок (см. рис. 1, ж, з). Вследствие этого, началом анатомической дифференцировки в сторону самок у анализируемых форм хариуса следует считать период от 546 до 733 градусо-дней.



2. Соотношение половых клеток разных стадий развития в гонадах личинок и мальков черного и белого байкальского хариуса *Thymallus baicalensis*: 1 — ППК; 2 — гонии; 3 — ооциты зиготенной стадии; 4 — ооциты пахитенной стадии; 5 — ооциты начала превителлогенеза.

К возрасту 1102 градусо-дней у большинства особей черного и белого хариуса процесс анатомической дифференцировки гонад завершился. Овариальные борозды были более глубокими, и полости между ними становились щелевидными (см. рис. 1, и, к). Яйценосные пластинки, расположенные более плотно друг к другу, содержали главным образом ооциты периода ранней профазы мейоза, с доминированием ооцитов стадии зиготены (45%) у черного хариуса и пахитены (35%) — у белого. В то же время, количество ооциальных клеток в гонадах черного хариуса было в 2 раза больше, чем у белого, а ооцитов фазы начала превителлогенеза, напротив, — в 3 раза меньше (см. рис. 2).

ЯЦО в ППК у самок черного и белого байкальского хариуса было одинаковым — соответственно 0,49 и 0,50. Для гоний у исследуемых особей черного хариуса оно составило 0,55, белого — 0,57. В оогонияльных клетках у особей черного хариуса этот показатель равнялся 0,62 и у белого — 0,70. Для



3. Линейно-весовой рост двух форм байкальского хариуса *Thymallus baicalensis*: 1 — длина, белый хариус; 2 — длина, черный хариус; 3 — масса, белый хариус; 4 — масса, черный хариус.

ооцитов пахитенной стадии ЯЦО составило соответственно 0,51 и 0,60. В ооцитах начала превителлогенеза у особей черного хариуса данный показатель был 0,31, а у особей белого хариуса — 0,30. Таким образом, у обеих форм байкальского хариуса начало фазы превителлогенеза отмечено увеличением размера клетки за счет роста цитоплазмы.

Анализ изменения показателей линейно-весового роста у двух форм байкальского хариуса выявил, что одинаковые его значения пришлись только на возраст от 73 до 166 градусо-дней, а в течение дальнейшего развития они не совпадали. В целом темпы линейного и весового роста у особей черного хариуса были ниже (рис. 3).

Таким образом, у самок черного и белого хариуса, несмотря на различия в росте рыб, в процессе формирования гонад на ранних этапах оогенеза половые клетки проходили идентичные фазы развития в одни и те же сроки. Цитологическая дифференцировка пола в сторону самок у исследуемых форм начиналась раньше анатомического формирования яичников. В анатомически сформированных яичниках у белого хариуса количество превителлогенных ооцитов превосходило данный показатель у черного.

Сопоставление размерных характеристик половых клеток одинаковых фаз развития исследуемых форм показало, что в индифферентный период у черного хариуса ППК были достоверно больше по диаметру клеток и ядра, а диаметры гониев и их ядер равны (таблица). Ооциты оогонимального периода у черного хариуса были по этим показателям меньше. Также наблюдались

Сравнительная характеристика (мкм) половых клеток и их ядер на разных стадиях развития в оогенезе черного и белого байкальского хариуса *Thymallus baicalensis*

Периоды	Стадии или фазы	Показатели	Черный хариус	Белый хариус	t-критерий
Индифферентный	Первоначального возникновения ППК	Диаметр клетки	$13,1 \pm 0,1(242)$ 8,9—19,2	$12,3 \pm 0,1(183)$ 8,7—16,3	5,8
		Диаметр ядра	$8,9 \pm 0,1$ 6,2—12,8	$8,2 \pm 0,1$ 5,8—10,8	7,4
Оогониальный	Оогониальная	Диаметр клетки	$9,6 \pm 0,1(96)$ 7,0—12,6	$10,6 \pm 0,1(92)$ 7,4—13,2	5,7
		Диаметр ядра	$6,5 \pm 0,1$ 4,1—8,3	$7,5 \pm 0,1$ 5,0—9,1	7,9
Ранней профазы мейоза	Зиготена	Диаметр клетки	—	—	—
		Диаметр ядра	$8,4 \pm 0,1(300)$ 6,7—11,6	$8,9 \pm 0,1(360)$ 6,5—13,1	7,2
Пахитена		Диаметр клетки	$14,2 \pm 0,2(308)$ 8,7—23,6	$15,2 \pm 0,1(393)$ 7,6—23,9	5,7
		Диаметр ядра	$9,4 \pm 0,1$ 5,2—15,3	$10,8 \pm 0,1$ 5,5—17,2	10,3
Превителлогенеза	Начало	Диаметр клетки	$55,4 \pm 1,0(205)$ 37,6—88,6	$56,5 \pm 0,7(239)$ 38,3—85,0	0,2
		Диаметр ядра	$32,7 \pm 0,6$ 20,4—50,9	$33,9 \pm 0,5$ 20,9—54,1	0,9

Примечание. Над чертой — среднее значение показателя и его ошибки; под чертой — пределы варьирования показателя; в скобках — количество измеренных клеток.

различия между ооцитами периода ранней профазы мейоза на стадии зиготены по диаметру ядра и стадии пахитены по диаметру клетки и ядра: у черного хариуса они имели значимо меньшие значения, чем у белого. Ооциты и их ядра начала фазы превителлогенеза у обеих форм байкальского хариуса идентичны.

Сравнительный анализ (t -критерий, $p \leq 0,001$) размеров ооцитов и их ядер в начале фазы превителлогенеза черного и белого хариусов из естественных ареалов и аквакультуры не показал достоверных различий между самками одной формы из различных условий, а также между особями разных форм, и их средние значения не превысили 53 мкм для ооцитов и 35 мкм — для их ядер.

Для каждой из форм байкальского хариуса соблюдалась положительная корреляция диаметра половых клеток соответствующих фаз развития с возрастом и размерами проанализированных особей ($R = 0,85—0,90$, $p \leq 0,001$).

Обсуждение результатов исследований

Важной составляющей гаметогенеза является дифференцировка пола, обеспечивающая направление и темп дальнейшего развития воспроизводительной системы. В ходе данного процесса происходят как цитологические, так и анатомические изменения самих гонад, специфичные для особей разного пола [9, 19, 21]. При этом сроки их наступления могут быть различными [2, 5]. Так, в наших исследованиях, как и в ряде других работ [9, 20], у байкальского хариуса анатомическая дифференцировка гонад в женском направлении, наблюдалась после цитологической, которая у самок намечается раньше, чем у самцов.

Показано также, что в процессе формирования гонад половые клетки у черного и белого хариуса проходят идентичные фазы развития в одном и том же возрасте. Вместе с тем, две формы хариуса одних и тех же возрастных групп отличаются процентным соотношением количеств половых клеток разных фаз развития (см. рис. 2). Показательно, что у черного хариуса в возрасте 733 и 1102 градусо-дней количество созревающих ооцитов стадии пахитены и начала фазы превителлогенеза не увеличивается, а у белого хариуса в возрасте 1102 градусо-дней изменяется соотношение половых клеток всех стадий развития. При этом, количество созревающих ооцитов стадии пахитены и начала фазы превителлогенеза увеличивается по сравнению с черным соответственно в два и три раза. Выявленная динамика соотношений половых клеток может свидетельствовать о завершении формирования фонда созревающих ооцитов у черного хариуса и о продолжении этого процесса — у белого.

Сопоставление размерных характеристик половых клеток одинаковых фаз развития исследуемых форм не выявило явно закономерных различий между ними. Однако обращает на себя внимание достоверно больший диаметр ППК и их ядер у черного хариуса в самом начале гаметогенеза, сходство размерных характеристик на гониальной стадии и стабильно меньшие величины этих показателей на последующих стадиях, вплоть до начала фазы

превителлогенеза, когда диаметры ооцитов и их ядер у обеих форм становятся одинаковыми. При этом разброс значений диаметров ооцитов и их ядер на стадии профазы мейоза у белого хариуса выше.

Можно предположить, что наблюдаемые в разновозрастных группах различия в размерных характеристиках и соотношениях количеств половых клеток разных фаз развития могут быть обусловлены различной интенсивностью размножения ППК и, соответственно, влиять на формирующуюся впоследствии плодовитость, которая у белого хариуса выше (в среднем 12 145 против 6247 икринок) [15]. Так например, у байкальского омуля увеличение плодовитости с увеличением возраста половой зрелости объясняется неоднократным пополнением фонда ооцитов периода превителлогенеза за счет регулярного размножения гоний, их перехода к мейотическим преобразованиям и дальнейшего ускоренного развития образовавшихся ооцитов [13].

Заклучение

Таким образом, полученные данные по сравнительной морфологии ранних этапов оогенеза у черного и белого байкальского хариуса, свидетельствуют о различиях в динамике пополнения резервного фонда половых клеток. Выявленные различия, как и описанные ранее особенности последующих стадий оогенеза, обусловлены строгой детерминацией в онтогенезе, возникшей как результат адаптации к различным условиям воспроизводства. В совокупности, выше изложенное подтверждает мнение о биотопической дивергенции у исследуемых форм байкальского хариуса.

**

*Проведено порівняльне гістологічне дослідження розвитку гонад на ранніх етапах онтогенезу у двох форм байкальського хариуса *Thymallus baicalensis*, вирощеного в умовах аквакультури. Встановлено, що цитологічні ознаки формування яєчників випереджають анатомічні. Показано, що у процесі формування гонад статеві клітини у чорного і білого хариуса проходять ідентичні фази розвитку в одному і тому самому віці. Розмірні показники ооцитів початку фази превітеллогенезу співпадають. У той же однаковій віковій групі обох форм хариуса розрізняються співвідношення кількості статевих клітин різних фаз розвитку. У чорного хариуса у віці 733 і 1102 градусо-днів кількість ооцитів стадії пахітени і початку фази превітеллогенезу не збільшується. У білого хариуса у віці 1102 градусо-днів змінюється співвідношення статевих клітин усіх стадій розвитку. При цьому, кількість ооцитів стадії пахітени і початку фази превітеллогенезу зростає порівняно з чорним у два і три рази. Динаміка співвідношення статевих клітин, яка спостерігається, може свідчити про завершення формування фонду дозріваючих ооцитів у чорного хариуса та про продовження цього процесу — у білого. Різниця у темпах розмноження первинних статевих клітин і гоній та характер поповнення фонду ооцитів потребують подальших досліджень.*

**

*A comparative histological study was performed on gonads of two forms of grayling *Thymallus baicalensis* at the early stages of ontogenesis grown in aquaculture. It was established that cytological features of ovaries form earlier than anatomical. Over gonads' for-*

ming germ cells in black and white grayling undergo identical phases of development at the same age. Diameter of oocytes (and their nuclei) was similar at the beginning of previtellogenesis. Both forms of grayling of the same age differ by the percentage ratio of the number of germ cells of different development phases. The number of maturing oocytes at the pachytene stage and at the beginning of previtellogenesis does not increase in the black grayling at the age of 733 and 1102 degree-days, whereas in the white grayling at the age of 1102 degree-days the ratio of germ cells varies at all stages of development. Moreover, the number of maturing oocytes at the pachytene stage and at the beginning of previtellogenesis is 2 and 3 times higher than in the black grayling. The dynamics of germ cell ratios may indicate the completion of the reserve of maturing oocytes forming in the black grayling and the continuation of this process in the white one. Further investigations are required for studying differences in the rates of reproduction of gonium and primordial germ cells and nature of the replenishment of oocyte reserves.

**

1. Егоров А.Г. Рыбы водоемов юга Восточной Сибири (миноговые, осетровые, лососевые, сиговые, хариусовые, щуковые). — Иркутск: Иркутск. книж. изд-во, 1985. — 361 с.
2. Ефремова Е.В. Ранний гаметогенез сиговых рыб р. *Coregonus* в условиях искусственного содержания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М.: ВНИРО, 2013. — 24 с.
3. Зайцева А.Н., Смирнова-Залуми Н.С., Захарова Н.И. Исследование морфологической изменчивости ооцитов начальных фаз вителлогенеза у двух форм байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* (Thymallidae) // Вопр. ихтиологии. — 2008. — Т. 48, вып. 6. — С. 782—789.
4. Зайцева А.Н., Смирнова-Залуми Н.С., Захарова Н.И. Сравнительный анализ роста ооцитов у двух форм байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* (Thymallidae) // Там же. — 2010. — Т. 50, вып. 4. — С. 541—547.
5. Зеленков В.М. Ранний период гаметогенеза и дифференцировка пола у речного окуня *Perca fluviatilis* L. // Там же. — 1981. — Т. 21, вып. 2(127). — С. 331—336.
6. Книжин И.Б. Хариусы (*Thymallus* Cuvier, 1829) Голарктики (систематика, филогеография, особенности экологии): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — М.: ИПЭЭ РАН, 2009. — 52 с.
7. Книжин И.Б., Вайс С.Дж., Сушник С. Хариусы бассейна оз. Байкал (*Thymallus*, Thymallidae): разнообразие форм и их таксономический статус // Вопр. ихтиологии. — 2006. — Т. 46, вып. 4. — С. 442—459.
8. Мишарин К.И. К биологии икры и молоди некоторых промысловых рыб оз. Байкал и р. Ангары // Тр. Вост.-Сиб. Иркутск. гос. ун-та. — 1942. — Т. II, вып. 3. — Сер. биол. — С. 89—119.
9. Персов Г.М. Дифференцировка пола у рыб. — Л.: Ленингр. гос. ун-т, 1975. — 148 с.
10. Ромейс Б. Микроскопическая техника. — М.: Иностран. лит-ра, 1954. — 719 с.
11. Сакун О.Ф., Гуреева-Преображенская Е.В. Количественный анализ функции яичников у рыб / Современные методы в ихтиологии. — Тюмень, 1989. — 17 с.

12. Световигов А.Н. Материалы по систематике и биологии хариусов озера Байкал // Тр. Байкал. лимнол. ст. — 1931. — Т. 1. — С. 19—199.
13. Смирнова-Залуми Н.С. Гетерохронии в оогенезе байкальского омуля // Докл. АН СССР. — 1971. — Т. 198 (4). — С. 989—992.
14. Соин С.Г. О размножении и развитии черного байкальского хариуса (*Thymallus arcticus baicalensis* Dybowski) // Зоол. журн. — 1963. — Т. 42, вып. 12. — С. 1817—1839.
15. Тугарина П.Я. Хариусы Байкала. — Новосибирск: Наука, 1981. — 281 с.
16. Чмилевский Д.А. Влияние рентгеновского облучения на оогенез тиляпии. V. Облучение в возрасте 100 суток // Онтогенез. — 1998. — Т. 29, № 3. — С. 188—194.
17. Чмилевский Д.А. К вопросу о периодизации оогенеза костистых рыб (обзор) // Вопр. ихтиологии. — 2003. — Т. 43, вып. 3. — С. 375—387.
18. Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. — М.: Сов. наука, 1959. — 164 с.
19. Koya Ya., Fujita A., Niki F. et al. Sex differentiation of gonads in the Viviparous Mosquitofish, *Gambusia affinis* // Zool. Science. — 2003. — Vol. 20. — P. 1231—1242.
20. Nakamura M. Morphological and physiological studies on gonadal sex differentiation in Teleost Fish // Aqua-BioScience Monographs. — 2013. — Vol. 6, N 1. — P. 1—47.
21. Satoh N., Egami N. Sex differentiation of germ cells in the teleost, *Oryzias latipes*, during normal embryonic development // J. Embryol. Exp. Morph. — 1972. — Vol. 28 (2). — P. 385—395.

¹ Лимнологический институт
СО РАН, Иркутск, РФ

² Иркутский государственный
университет, РФ

Поступила 31.05.16