

DOI 10.31029/vestdnc74/3

УДК 597.551.2:591.465.12

**СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ МИКРОСТРУКТУРЫ
РАННИХ СТАДИЙ ООГЕНЕЗА У САЗАНА (*CYPRINUS CARPIO* LINNAEUS, 1758)
И ВОБЛЫ (*RUTILUS RUTILUS CASPICUS* JAKOWLEV, 1870)
В УСЛОВИЯХ ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КАСПИЯ**

З. М. Курбанов¹, ORCID: 0000-0002-8632-3729,
У. Д. Зурхаева^{1,4}, ORCID: 0000-0002-4433-0998,
Р. М. Бархалов^{1,2,3}, ORCID: 0000-0003-0210-4236

¹Прикаспийский институт биологических ресурсов ДФИЦ РАН

²Дагестанский государственный университет

³Государственный природный заповедник «Дагестанский»

⁴Лаборатория комплексных исследований природных ресурсов
Западно-Каспийского региона ДФИЦ РАН

В работе проведен микроструктурный анализ ооцитов сазана и воблы, находящихся на стадиях протоплазматического и трофоплазматического (большого) роста половых клеток. Представлены сезонные изменения количественных и качественных преобразований структурных компонентов ооцитов. Показано, что с ранней весны до глубокой осени в яичниках воблы и сазана обнаруживаются ооциты разных генераций, находящихся как на генеративной, так и вегетативной стадиях роста половых клеток, и наряду с этим могут с различной интенсивностью происходить резорбция целых ооцитов или их отдельных структур. Установлено, что у сазана нерест порционный, генеративные и регенерационные процессы протекают одновременно, а у воблы нерест единовременный, генеративные процессы начинаются только после завершения регенерации половой железы.

The work presents microstructural analysis of the oocytes of the common carp and the caspian roach that are on the stages of the protoplasmic and trophoplasmic (large) growth of the germ cells. Seasonal changes of quantitative and qualitative transformations of structural components of oocytes are also given. It is shown that from the early spring to the late autumn in the ovaries of the caspian roach and the common carp found are the oocytes of different generations, which are both at the generative and vegetative stages of growth of germ cells and along with this can occur, with varying intensity, resorption of whole oocytes and their individual structures. It has been established that spawning is common in the common carp, generative and regenerative processes occur simultaneously, while in the wobble spawning is simultaneous, the generative processes begin only after the regeneration of the sexual gland.

Ключевые слова: Каспийское море, сазан, вобла, оогенез, гаметогенез, протоплазматический рост, трофоплазматический рост

Keywords: Caspian sea, common carp, caspian roach, ovogenesis, gametogenesis, protoplasmic growth, trophoplasmic growth.

Одной из важнейших проблем биологии развития является становление организации зрелого яйца. За сравнительно короткое время размеры яйцеклетки возрастают в несколько тысяч раз. Усилиями ученых, как отечественных, так и зарубежных, изучены механизмы роста и развития половых клеток, прохождение морфофизиологических, биохимических процессов.

В водах Дагестанского побережья Каспийского моря протяженностью береговой линии около 580 км обитает более 20 видов рыб из семейства карповых. Они составляют около 80% годового промысла. На протяжении ряда последних лет в акватории Каспийского моря сложились неблагоприятные условия для размножения рыб, связанные с периодическими колебаниями уровня моря, сокращением нерестилиц, появлением гребневика (*Mnemiopsis leydii* A. Agassiz, 1865), разработками углеводородного сырья, сбросом в море поллютантов и т.д. В связи с этим на повестку дня встают вопросы разработки мероприятий по сохранению и уве-

личению ценных промысловых видов рыб, в том числе и по их воспроизводству. Проведение этих работ возможно только на основе глубоких фундаментальных исследований процессов, происходящих в репродуктивной системе рыб [1], начиная с момента начала размножения гониальных клеток до достижения зрелого состояния и их овуляции.

Имеется достаточно большой объем литературных источников, обсуждающих морфологические, физиологические, биохимические аспекты развития как ооцитов в целом, так и структурных компонентов [2–8]. Однако комплексных эколого-морфофизиологических исследований репродуктивных циклов, посвященных сравнительному анализу развития половых клеток у различных видов карповых рыб и выяснению влияния условий среды на гаметогенез (ово- и сперматогенез) и их половую цикличность в водоемах южных широт, и в частности Дагестана, проводилось недостаточно [9–16].

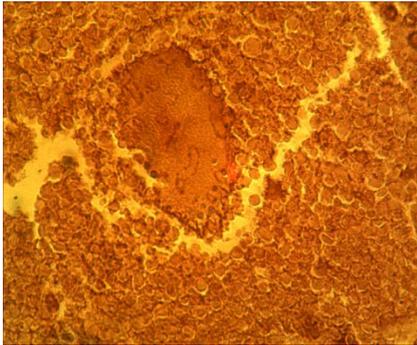
Особое место в изучении оогенеза занимает самая ранняя фаза, которая следует за последним оогональным делением размножения. При этом ядро ооцита проходит ряд характерных стадий, в течение которых ядерное вещество проходит несколько последовательных превращений. Это так называемое премейотическое явление, характерное для профазы мейоза. За этой фазой метафаза не наступает, и в таком состоянии ооцит может просуществовать многие годы [17]. Второй период характеризуется тем, что при нем происходит увеличение всей массы ооцита. С ядерным материалом не происходит видимых изменений, однако ядрышки обнаруживают значительную метаболическую активность, связанную процессами синтеза и ростом ооцита. Поэтому фазу 1 называют премейотической, или генеративной, а вторую – вегетативной.

Объектом пристального внимания исследователей, занимающихся проблемами гаметогенеза, являются фолликулярные клетки, которые эволюционно появились в яичниках в результате приспособления соматических клеток, выполняющих вспомогательные функции в оогенезе. Многогранность и значимость фолликулярного эпителия видны из одного перечня его функций: синтез стероидов, запускающих в печени выработку вителлогенина; синтез материала межклеточного пространства; синтез стероидов, индуцирующих созревание ооцитов; пиноцитоз; резорбция материала полости гонады [18, 19].

Как известно, из всех факторов внешней среды, оказывающих наибольшее влияние на ход и сроки нереста, развитие жизнеспособного потомства, наиболее значимыми являются температура воды, ее уровенный режим, нерестовый субстрат и т.д. Исследуя биологию развития ряда вида карповых рыб, М.М. Шихшабеков и др. (2005) [20] утверждают, что сложны и не всегда легко объяснимы гаметогенез (оогенез) и тип икротетания у разных видов рыб. В этой связи основной целью наших исследований является изучение микроструктурных особенностей при прохождении различных этапов оогенеза у воблы и сазана в аномальных экологических условиях, сложившихся в данном регионе.

Материал для исследований собран в Кизлярском заливе, в северной части Аграханского залива, в устьевых зонах рек Терек, Сулак и Шура-озень весной (март – май), летом (июнь – август) и осенью (сентябрь – ноябрь) 2018 г. Ежедекадно исследовалось по 5–15 особей воблы (*Rutilus rutilus caspicus* Jakowlev, 1870) и сазана (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758). После полного биологического анализа проводили вскрытие, извлекали гонады, определяли показатель зрелости (гонадосоматический индекс). Из яичников по общепринятым методикам [21–23] готовили гистологические препараты. Микроскопия – световая, размеры структур яичников измеряли окуляр-микрометром МОВ-1–15х. Гистологические препараты толщиной 7 мкм окрашивали гематоксилин-эозином. Микрофотографии делали с помощью цифровой окулярной приставки.

Вобла (*Rutilus rutilus caspicus* Jakowlev, 1870). Для изучения оогенеза были использованы половозрелые самки воблы со средней длиной тела 19,83 см и массой 154,7 г, отловленные в различных участках Каспийского моря. Гонадосоматический индекс (ГСИ) в преднерестовый (весенний) период был максимальным за весь период исследований (14,8%) (табл. 1). Анализ гистологических срезов содержимого яичника показал, что яйцеклетки находились на завершающей стадии трофоплазматического роста. Они заполнены 3–5 рядами фолликулярных клеток. Межклеточные пространства занимают темноокрашенные гранулы желтка. Плотность их расположения в перинуклеарной зоне гораздо выше, чем в периферийной части ооцита. Стадия развития их соответствовала фазе D₃, а отдельные клетки – фазе E.



Ядра ооцитов можно обнаружить как в центре, так и в анимальной области. Ядерное вещество полупрозрачное, слабоокрашенное. Ядрышки, напротив, контрастно окрашены, они в количестве от 8 до 33 (в среднем 20,5) располагаются в складках внутренней поверхности кариолеммы (рис. 1).

Цитоплазма светлой, оптически прозрачной полосой переменной ширины окружает ядро. В середине апреля помимо зрелых яйцеклеток на гистологических срезах были видны и следы резорбции отдельных структур –

Рис. 1. Ранний ооцит воблы. В складках оболочки зародышевого пузыря расположены ядрышки. Гематоксилин-эозин. Ув. 20×12,5

оболочки фолликулярных клеток, кусочки вторичной оболочки и др.

В начале мая ГСИ у исследованных рыб составил 2,83%, что характерно для посленерестовой (VI–II стадии зрелости) (табл. 1). Яичники воблы были гораздо меньших размеров. Цвет яичников с красноватым оттенком от кровоизлияния указывал на недавно прошедшую массовую резорбцию. На гистологических препаратах обнаруживались остатки оболочек фолликулярных клеток и резорбция оставшихся невыметанными половых клеток дифинитивного размера (фаза F). Изредка встречались 1–2 ооцита протоплазматического роста. Видимо, посленерестовое состояние яичников длится недолго (1–1,5 месяца), и они переходят во II стадию зрелости с характерными для этой стадии половыми клетками (ооциты на всех фазах протоплазматического роста).

Таблица 1. Морфометрические показатели ооцитов воблы

Сезон	Дина рыбы, см	Масса рыбы, г	Размеры ооцитов, мкм		Ядерно-плазменные отношения, %		Количество слоев фолликулярных клеток		Фаза вакуолизации, мкм	Средний размер фолликулярных клеток	Среднее количество ядрышек	ГСИ, %
			Т	П	Т	П	Т	П				
Весна	19,83	154,7	1137–1281	60–387	0,83	1,74	5	1	D ₃ , E	0,032	20,5	14,8
			1169	223,5								
Лето	25,01	215,7	385–693	87–186	0,79	1,50	5	2	–	0,019	24,1	2,83–4,81
			539,0	96,5								
Осень	22,11	187,3	807–1059	127–166	1,53	1,68	3	2	D ₁ , D ₂ , D ₃	0,019	20,8	7,24
			928,0	146,5								

Примечание: в числителе минимальные и максимальные значения, в знаменателе – среднее; Т – период трофоплазматического роста, П – период протоплазматического роста.

В середине июня в морфометрии ооцитов наблюдалось заметное уменьшение всех параметров. В этот период в уловах попадались особи со средней длиной тела 25,01 см и мас-

сой 215,7 г. В этот период яичники у одних самок находились в VI–II, а у других во II стадии зрелости, ГСИ увеличился и составил 4,81%. Гистологическое исследование показало, что в яичниках одних самок происходила активная резорбция ооцитов, оставшихся после весеннего нереста. При этом мелкозернистая структура, окрашенная более интенсивно, чем фолликулярные клетки, отделяет слой фолликулярных клеток от цитоплазмы, и в этой части ооцита прорвана ее вторичная оболочка.



Рис. 2. Митохондриальное облако в ооците периода раннего роста. Гематоксилин-эозин. Ув. 12,5×5

В период раннего (протоплазматического) роста ядро ооцита круглое, занимает центральное положение, ясно выражена первичная оболочка (*Zona radiata*) – ооцит в фазе однослойного фолликула. У ооцита ядрышки (26–34 шт.) беспорядочно разбросаны в ядре, некоторые прижаты к кариолемме. Цитоплазмы мало, она узкой полосой окружает ядро. Митохондрии образовали перинуклеарное кольцо. Между митохондриальным облаком и вторичной оболочкой просматривается светлая полоса, свободная от структурных компонентов (рис. 2).

В осенних уловах (в начале октября) исследования показали, что гонады воibly приобретают более характерный для нормально функционирующей железы цвет – светло-бежевый, ГСИ уменьшился по сравнению с весенними результатами промеров в два раза и стал равным 7,24%. Яичники воibly находились на переходной II–III стадий зрелости. На гистологических препаратах наблюдалось массовое количество ооцитов протоплазматического роста и небольшое количество половых клеток в фазе вакуолизации (D_1 , D_2) (рис. 3). В этот период (период раннего вителлогенеза) ооциты в фазе однослойного фолликула составляли приблизительно 8–10% от всех клеток. Видимо, они к нерестовому периоду по каким-либо причинам не успеют созреть и будут резорбированы. Ядерно-плазменные отношения у ранних ооцитов протоплазматического роста составили 1,68%, а у половых клеток, вступивших в фазу вакуолизации, – 1,53% (табл. 1).

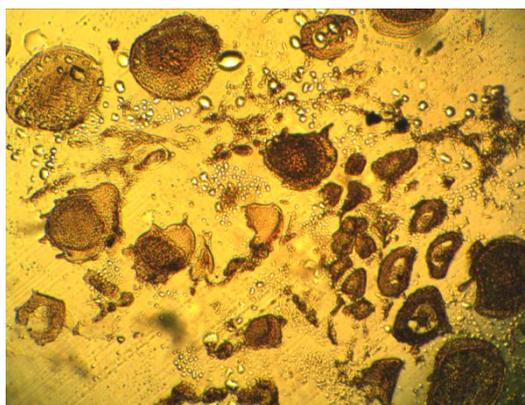


Рис. 3. Ооциты периода протоплазматического и трофоплазматического роста, характерные для II–III стадий зрелости яичников. Гематоксилин-эозин. Ув. 12,5×5

У ооцитов трофоплазматического роста зародышевый пузырек сферический. В одних клетках он в центре, а у других смещен к периферии. От оболочки зародышевого пузырька в цитоплазму отходят выросты различного сечения.

Сазан (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758). Средняя длина тела исследованных самок в марте – апреле 2018 г. составила 52,6 см, а масса – 1971,6 г. Яичники находились в III–IV стадиях зрелости, а ГСИ в среднем составлял 16,51% (табл. 2). На гистологических

срезах наблюдались ооциты разных фаз развития (D_3 , E_1 , E_2), из которых наиболее крупные ооциты находились в фазе наполнения желтка (E_1), и ооциты, заполненные гранулами желтка (E_2) (рис. 4). Размер этих клеток в диаметре составил в среднем 846,0 мкм. В поле зрения микроскопа ооциты периода трофоплазматического роста с 1, 2 и 3 рядами вакуолей составляют 35–36%. Ядерно-плазменное отношение равно 0,62% (табл. 2).



Рис. 4. Ооциты, находящиеся в фазе E_1 и E_2 . Гематоксилин-эозин. Ув. 12,5×5

Ооциты младшей генерации с размерами в диаметре от 170 до 187 мкм (среднее – 148,5) составляют 20–25%. У них крупное ядро занимает центральное положение. Ядерно-плазменное отношение – 2,03%. Первичная оболочка характеризуется четкими очертаниями. Цитоплазма узкой полосой окружает ядро, органоиды не обнаруживаются, по периметру ооцита, непосредственно под вторичной оболочкой – 1–2 ряда вакуолей.

Среди зрелых ооцитов (фаза дефинитивного размера «F») расположены половые клетки с разорванными оболочками фолликулярных клеток и с разрывами вторичной оболочки. Такая картина резорбции ооцитов не характерна для преднерестового периода оогенеза. По-видимому, у данной самки произошло патологическое повреждение участка гонады, вызвавшее отмирание части половых клеток.

Таким образом, у сазана в яичнике одновременно растут и развиваются ооциты разных генераций, а также протекают резорбционные процессы, т.е. одновременно протекают два противоположных процесса – регенерации и дегенерации.

Следующая серия исследований была приурочена к постнерестовому периоду функционирования яичников сазанов. В конце мая до середины июня были проанализированы рыбы со средней длиной тела 48,3 см и массой 1899,9 г. Яичники у части рыб находились в IV стадии, а у других – в VI стадии зрелости. ГСИ был гораздо ниже весенних показателей – 3,89%. На гистологических срезах обнаруживались ооциты трофоплазматического роста в фазе вакуолизации (D_1 , D_2 , D_3). Их размеры были в пределах 715–805 мкм (среднее – 760,0) (табл. 2). Наряду с ними были ооциты с такими же размерами, но с пустыми фолликулярными клетками. Это остатки половых продуктов после нереста, подвергшиеся резорбции. Наряду с этой генерацией на срезах была другая группа клеток, только что вступивших в фазу трофоплазматического роста. У них под вторичной оболочкой сформировались 1–2 слоя фолликулярных клеток. Следовательно, к концу мая – началу июня сформировалась вторая порция половых клеток. По-

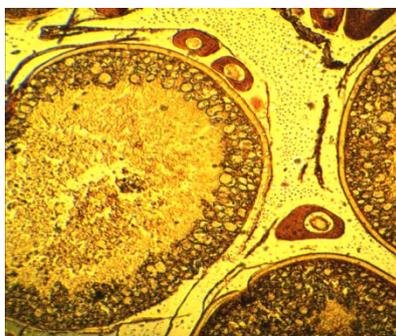


Рис. 5. Ооциты разных генераций. Гематоксилин-эозин.
Ув. 12,5×5

что вступивших в фазу трофоплазматического роста. У них под вторичной оболочкой сформировались 1–2 слоя фолликулярных клеток. Следовательно, к концу мая – началу июня сформировалась вторая порция половых клеток. По-

мимо них на срезах имелась еще одна популяция клеток, находящихся в генеративной фазе оогенеза (рис. 5).

Из табл. 2 видно, что у ранних ооцитов ядерно-плазменные отношения более чем в два раза выше, чем у зрелых ооцитов; это объясняется, видимо, тем, что во время завершающей фазы (F) трофоплазматического роста в цитоплазме активно проходят процессы синтеза различных видов желтка и липидов.

Таблица 2. Морфометрические показатели ооцитов сазана

Сезон	Дина рыбы, см	Масса рыбы, г	Размеры ооцитов, мкм		Ядерно-плазменные отношения, %		Количество слоев фолликулярных клеток		Фаза вакуолизации, мкм	Средний размер фолликулярных клеток	Среднее количество ядрышек	ГСИ, %
			Т	П	Т	П	Т	П				
Весна	52,6	1971,6	755–937	170–187	0,62	2,03	4	1	D ₃ , E	0,041	21,6	16,51
			846,0	148,5								
Лето	48,3	1899,9	715–805	94–165	0,92	2,08	3	1	D ₃ , E	0,023	14,7	3,89
			760,0	129,5								
Осень	52,5	2747,2	655–734	90–110	0,44	2,37	4	1	D ₂ , D ₃ , E	0,025	15,5	4,78
			694,5	100,1								

Примечание: в числителе минимальные и максимальные значения, в знаменателе – среднее; Т – период трофоплазматического роста, П – период протоплазматического роста.

Средний размер ранних ооцитов третьей генерации стал на 20 мкм меньше по сравнению с таковым ранневесенних проб. Объясняется это, вероятно, тем, что эта генерация клеток менее жизнеспособна, и она подвергнется резорбции раньше, чем успеет созреть (рис. 6.).



Рис. 6. Резорбция второй порции икры и ооциты протоплазматического роста летней генерации. Гематоксилин-эозин. Ув. 12,5×5

Таким образом, у сазанов в 2018 г. наблюдалось неодновременное созревание ооцитов, порционный нерест и наряду с безостановочными трофоплазматическими процессами одновременно прослеживалась и резорбция более поздних генераций половых клеток.

Анализ яичников сазанов и гистологических срезов в сентябре – октябре показал, что их гонады находятся в VI–III стадий зрелости, хотя ГСИ был невысоким – 4,78%. Этот период совпал с завершением вымета второй генерации половых продуктов и резорбции остаточных икринок. На гистологических срезах видны ооциты в фазах вакуолизации и первоначального накопления желтка (D₂, D₂, D₃, E). Зародышевый пузырек (размеры 155–174 мкм) расположен в центре яйцеклетки, имеет зигзагообразное очертание. Вокруг зародышевого пузыря наблюдалось оптически прозрачное пространство, как будто он потерял связь со слоем фолликулярных клеток. Эта генерация ооцитов также не будет выметана и, по всей вероятности, включится в общий баланс энергетического обмена организма.

Исследование микроструктурной организации ранних стадий развития ооцитов рыб показало, что после ряда оогональных делений в яичнике формируется группа клеток, которые превращаются в ооциты, начинают расти, и этот рост продолжается до конца оогенеза. Процесс развития яйцеклеток проходит через определенные фазы: 1) премейотическая (период синоптенного пути), при которой в результате последовательных превращений ядро ооцита превращается в зародышевый пузырек; 2) генеративная (превителлогенез) – во время этой фазы в цитоплазме проходят синтетические процессы, но пока синтеза желтка не происходит; 3) вителлогенез – при этом закладывается основная масса желтка.

После нереста (в течение мая), с завершением резорбционных процессов, у воблы, как единовременно нерестящейся рыбы, в яичниках формируется новая генерация половых клеток – ранних ооцитов, у которых ядро проявляет слабую базофилию, заполнено тонкой сетью хроматинового вещества. После ряда последовательных преобразований (через 15 дней) ядро начинает увеличиваться в размерах и превращается в зародышевый пузырек. Увеличение размеров ядра и превращение его в бесформенный зародышевый пузырек совпадает по времени с завершением премейотических процессов в ранних ооцитах. При этом из центра ооцита он может переместиться в различные участки цитоплазмы. У сазана резорбционные процессы фолликулярного эпителия и рост новых генераций половых клеток проходят одновременно, у воблы генеративные процессы начинаются только по завершению резорбции. Последующие процессы ядерных преобразований карповых рыб протекают одинаково, но в разные сроки. В течение июня и до конца июля в оболочке зародышевого пузырька формируются складки, которые, видимо, служат для увеличения поверхности соприкосновения ядра с цитоплазмой и ускорения обменных процессов.

В конце июля у воблы в кариоплазме наблюдалось увеличение количества ядрышек. В следующих пробах ядрышки располагались в складках оболочки зародышевого пузырька. В эти же сроки на срезах обнаруживались ооциты с разрывами в оболочках зародышевого пузырька, а содержимое кариоплазмы было смешано с цитоплазмой.

Дальнейшее развитие ооцитов было связано с митохондриальной активностью. В начале августа митохондрии скапливались в перинуклеарной зоне цитоплазмы. В конце августа у сазанов многократно увеличившиеся митохондрии образовали сложные конфигурации скоплений, так называемые «митохондриальные облака». Особенно наглядно они выглядели у воблы (рис. 7).

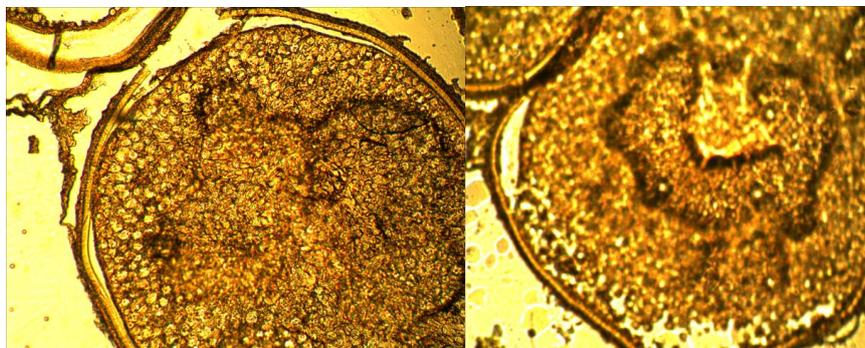


Рис. 7. Распределение митохондриального облака в ооцитах воблы.
Гематоксилин-эозин. Ув. 12,5×20

На гистологических срезах яичников, преимущественно в ранних ооцитах, обнаруживаются скопления полупрозрачных пузырьков, которые в начале июня 2018 г. располагались ря-

дом с перинуклеарными кольцами митохондриального облака. В более поздних пробах пузырьки сформировали сплошные скопления. Вероятно, эти пузырьки являются вакуомам, описанным в [24], которые у рыб участвуют в синтезе полисахаридного желтка. Морфологическим свидетельством этого мы считаем то, что в межвакуолярных пространствах ранних ооцитов обнаруживали гранулы желтка.

В превителлогенных ооцитах цитоплазмы очень мало. Она окружает ядро узкой полоской. В световом микроскопе она совершенно прозрачна. Не просматриваются ни органоиды, ни включения. В более поздних генерациях ооцитов цитоплазмы становится больше. Этот период совпадает с вителлогенезом и характеризуется появлением гранул желтка.

ЛИТЕРАТУРА

1. Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И. Некоторые изменения размножения рыб в водоемах с нарушенным экологическим режимом // Юг России: экология, развитие. 2011. № 6(4). С. 143–151.
2. Сагун О.Ф. Половые клетки и функции половых желез у сырты *Vimba vimba* L. в норме и при нарушении условий размножения : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1959. 20 с.
3. Сагун О.Ф., Буцкая Н.А. Определение стадий зрелости и изучения половых циклов рыб. М.: Главрыбвод, 1963. 36 с.
4. Казанский Б.Н. Овогенез и адаптации, связанные с размножением у рыб : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.: ЛГУ, 1956. 35 с.
5. Детлаф Т.А. Влияние температуры воды в период созревания ооцитов и овуляции на рыболовное качество икры осетровых рыб (к вопросу о температурном режиме выдерживания производителей в период получения икры) // Тр. ЦНИОРХ. 1970. Т. 2. С. 112–126.
6. Кошелев Б.В. Экология размножения рыб. М.: Наука, 1984. 308 с.
7. Курдяева В.П., Шаповалов М.Е. О резорбции ооцитов и нарушениях в развитии воспроизводительной системы у представителей подсемейства Cultrinae (семейство Cyprinidae) // Изв. ТИНРО. 2002. Т. 131. С. 390–408.
8. Федоров К.Е., Кузнецов Ю.К. Оценка структуры и объема резервного фонда ооцитов у рыб // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 2014. № 2. С. 20–29.
9. Демин Д.З. Полупроходные рыбы дельты Терека // Вопросы ихтиологии. 1962. Т. 2, № 1 (22). С. 90–99.
10. Аббасов П.С. Особенности размножения сазана в условиях нерестово-выростных хозяйств Азербайджана // Вопросы ихтиологии. 1962. Т. 5, № 1. С. 3–4.
11. Шихшабеков М.М. Некоторые данные по экологии нереста воблы, леща и сазана в Аракумских водоемах Дагестана // Вопросы ихтиологии, 1969. Т. 9, № 5. С. 164–176.
12. Шихшабеков М.М. Годичный цикл гонад сазана (*Cyprinus carpio* L.) в водоемах р. Терека // Вопросы ихтиологии. 1972. Т. 12, № 5. С. 715–719.
13. Шихшабеков М.М. Особенности прохождения половых циклов у некоторых полупроходных рыб в низовьях р. Терека // Вопросы ихтиологии. 1974. Т. 14, № 1. С. 270–280.
14. Бархалов Р.М., Шихшабеков М.М., Стальмакова В.П. Особенности гаметогенеза рыб на примере семейства карповых // Успехи современного естествознания. 2003. № 10. С. 35.
15. Шихшабеков М.М., Бархалов Р.М. Закономерности функционирования репродуктивных систем рыб // Успехи современного естествознания. 2004. № 4. С. 156–157.
16. Бархалов Р.М. Экология размножения основных промысловых видов рыб из семейства *Cyprinidae* (воблы, кутума, леща, сазана и линя) и их современное состояние в Терско-Каспийском районе // Проблемы развития АПК региона. 2010. № 2. С. 65–75.

17. *Raven X.* Оогенез: Накопление морфогенетической информации. / пер. с англ. М.: Мир, 1964. 306 с.
18. *Recourt A.* Elektronenmicroscopisch onderzoek naar de oogenese bij *Lymnaea stagnalis* L. : thesis Utrecht. 1961. P. 14–22.
19. *Bottke W.* Zur Morphologie des Ovars von *Viviparus contectus* (Millet 1813) (Gastropoda, Proso-branchia). I. Die Follikelzellen // *Z. Zellforsch.* 1972. Vol. 133, issue 1. P. 103–118.
20. *Шихшабеков М.М., Устарбеков А.К., Гусейнов А.Д.* Экология размножения рыб в водоемах западной части Среднего Каспия. Махачкала, 2005. 402 с.
21. *Ромейс Б.* Микроскопическая техника. / пер. с нем. М.: Изд-во иностр. лит., 1953. 718 с.
22. *Сакун О.Ф., Гуреева-Преображенская Е.В.* Количественный анализ функции яичников у рыб : методические указания. СПб.: СПбГУ, 1992. 14 с.
23. Морфогенез половых желез рыб /. *М.М. Шихшабеков, Г.М. Абдурахманов, А.А. Гаджиев, Р.М. Бархалов.* Махачкала, 2003. 72 с.
24. *Yamamoto K.* Studies on the formation of fish eggs. VI. The chemical nature and the origin of the yolk vesicles in the oocyte of the smelt, *Hypomesus japonicus* // *Ann. Zool. Jpn.* 1955. Vol. 28, N 4. P. 233–237.

Поступила в редакцию 12.06.2019 г.
Принята к печати 26.09.2019 г.