

ОСОБЕННОСТИ СОЗРЕВАНИЯ ГОНАД СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АРКТИЧЕСКОЙ ТРЕСКИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ОТКОРМА

Введение

В последние десятилетия возросло число работ, посвященных изучению изменений в развитии и функционировании репродуктивной системы рыб, обусловленных влиянием факторов внешней среды (Акимова, Панаитиди, Рубан, 1995; Беляев, Федоров, Саун, 2001; Привалихин, Полуэктова, 2002; Rideout, Burton, 2000). Причины нарушений развития гонад рыб различны: это и антропогенное загрязнение, и температурные изменения среды, и неблагоприятные условия откорма. У самок наиболее часто нарушения выражаются в массовой резорбции созревающих ооцитов, что приводит к пропуску нереста (Федоров, 1971; Воронина, 1983; Оганесян, 1993; Привалихин, 2003; Овен, 2004).

Созревание гонад и участие в нересте связано с существенными энергетическими затратами. Главным энергетическим источником при развитии яйцеклеток служит жировой запас, который у тресковых депонируется в основном в печени. Очевидно, что для достижения половой зрелости и участия в нересте у рыб должен быть накоплен определенный запас жира (Шатуновский, Белянина, 1967). В связи с этим показатели жирности могут рассматриваться в качестве индикаторов подготовленности к нересту (Шульман, 1972).

Уровень жиронакопления тесно связан с интенсивностью откорма, доступностью и калорийностью пищевых объектов. Экспериментальные исследования влияния рационов на процессы полового созревания рыб показали, что в условиях сокращения количества пищи адаптивная стратегия рыб заключается преимущественно в поддержании общего энергетического обмена организма в ущерб генеративному (Kjesbu, Holm, 1994; Ma, Kjesbu, Jordensen, 1998; Bromley, Ravier, Witthames, 2000).

Для трески следствием недостаточного энергетического запаса, связанного с неблагоприятными условиями откорма, может стать пропуск нереста. Это явление отмечено у трески различных популяций: в Северо-

Западной Атлантике (Wells, 1979; Rideout, Burton, 2000), Балтийском (Широкова, 1969) и Баренцевом (Оганесян, 1993; Филина, 2002, 2003) морях.

Годовой цикл развития яичников баренцевоморской трески подробно рассмотрен в работе В.П.Сорокина (1957). Созревание трески начинается с конца августа-сентября. В гонадах половозрелых самок появляются клетки фазы начала вакуолизации и первичного отложения желтка. Вителлогенез протекает асинхронно, что приводит к неодновременному созреванию ооцитов и порционному характеру нереста. В декабре, при переходе яичников в IV стадию зрелости, наблюдается массовая миграция трески из различных районов Баренцева моря к нерестилищам. Массовый нерест происходит в марте-апреле в основном у северо-западного побережья Норвегии, причем, как отмечают норвежские ученые, даты пика нереста в разные годы фактически совпадают, а это свидетельствует о высокой межгодовой стабильности нерестовой активности (Воздействие биологических..., 1987). В связи с этим очевидно, что рыбы, не приступившие к созреванию в ноябре-феврале, пропустят очередной нерестовый сезон.

В Баренцевом море мойва служит наиболее важным и калорийным объектом питания трески, существенно влияющим на уровень ее жиронакопления (Пономаренко В.П., Пономаренко И.Я., Ярагина, 1978; Ярагина, 1992; Особенности нагула трески..., 2003). Результаты экспериментальных и полевых наблюдений свидетельствуют о том, что в рационе северо-восточной арктической трески недостаток мойвы не может быть в полной мере восполнен другими организмами и всегда отражается на динамике ее жирности (Ярагина, Долгов, Киселева, 2003; Особенности нагула трески..., 2003).

Целью настоящей работы была попытка рассмотреть на гистологическом уровне особенности созревания гонад северо-восточной арктической трески в связи с изменением показателей ее откорма.

Материал и методика

Пробы яичников трески были собраны во время ежегодной съемки донных рыб, проводившейся ПИНРО в ноябре-декабре 2001-2002 гг., в феврале-апреле 2002 г. и феврале 2003 г. в различных районах Баренцева моря (табл. 1).

На гистологический анализ брали небольшой кусочек из средней части гонады вместе с оболочкой яичника, который сразу же помещали в фиксатор – раствор Буэна.

Районы и периоды сбора проб гонад трески для гистологического анализа в 2001-2003 гг.

Период	Районы Баренцева моря*	Кол-во рыб, экз.
Ноябрь-декабрь 2001 г.	Северо-западные, западные, прибрежные	138
Февраль-апрель 2002 г.	Северо-западные, западные, центральные, прибрежные	80
Ноябрь-декабрь 2002 г.	Северо-западные, западные, прибрежные	238
Февраль 2003 г.	Западные, центральные, прибрежные	120

*Названия районов приведены в соответствии со схемой промысловых районов Баренцева моря (Треска Баренцева моря..., 2003).

Камеральную обработку яичников проводили в лабораторных условиях по стандартным гистологическим методикам: проводили через спирты возрастающей концентрации, ксилол, ксилол-парафин (Роскин, Левинсон, 1957). Приготовленные парафиновые срезы толщиной 5-7 мкм окрашивали железным гематоксилином. Изучение и фотографирование препаратов при разных увеличениях (окуляр 10, объективы 10, 20) проводили под микроскопом Olympus BX 41TF, соединенным с фотокамерой «Сamedia»-4040Z, изображение с которой выведено на монитор компьютера. Для компьютерной обработки фотоснимков использовали программное средство Analysis.

Всего гистологическим методом было исследовано 576 яичников трески.

Статистическую обработку полученных результатов проводили с помощью стандартного пакета прикладных программ Microsoft Excel. Для установления статистической достоверности различий использовали критерий Стьюдента (Зайцев, 1984).

Гонадосоматический индекс (ГСИ) определяли как отношение массы гонады к общей массе рыбы, выраженное в процентах. Для определения состояния яичников использовали шкалу зрелости трески, разработанную В.П.Сорокиным (1957).

Показателем откорма рыб служил гепатосоматический индекс (ГПСИ), который определяли как отношение массы печени к общей массе рыбы, выраженное в процентах.

Результаты

Микроскопические исследования яичников трески в рассмотренных пробах выявили следующие категории рыб: нормально созревающие; неполовозрелые; с массовой резорбцией ооцитов, приступивших к созреванию; половозрелые рыбы без признаков созревания.

В ооцитах созревающих рыб в декабре шел интенсивный процесс накопления трофических веществ. Многочисленные гранулы желтка располагались в цитоплазме от периферии к центру (рис. 1а). У повторно созревающих рыб можно было видеть остатки резорбирующихся постовуляторных фолликулов, оставшихся от предыдущего нереста. Оболочка яичника рыб была утолщена и достигала 200-500 мкм. Размеры клеток старшей генерации составляли 300-460 мкм.

В гонадах неполовозрелых самок трески отмечали только ооциты протоплазматического роста (см. рис. 1б). Размеры самых крупных клеток составляли 140-160 мкм. Оболочка яичника у таких рыб была тонкой – не более 100-150 мкм.

В яичниках некоторых половозрелых рыб в ноябре-декабре была отмечена массовая резорбция ооцитов, приступивших к созреванию (см. рис. 1в). Резорбция половых клеток трески протекала по общей схеме, характерной и для рыб других видов (Фалеева, 1965; Кошелев, 1984). Разрушению сначала подвергалось ядро: деформировалась ядерная оболочка, исчезали ядрышки, ядро становилось темноокрашенным. Одновременно увеличивалась высота клеток фолликулярного эпителия: из плоских они становились цилиндрическими. Затем происходило слияние содержимого ядра и цитоплазмы, оболочка ооцита распадалась на фрагменты, и он подвергался фагоцитозу фолликулярными клетками. Разрушению, как правило, подвергались ооциты фазы кортикальной вакуолизации и первоначального накопления желтка. Размеры разрушающихся клеток составляли 200-350 мкм. Поскольку массовому разрушению подвергались все ооциты, приступившие к созреванию, то очевидно, что такие рыбы не будут участвовать в предстоящем весеннем нересте, так как «наступление фазы вакуолизации периода большого роста овоцитов происходит, по-видимому, одновременно у всех овоцитов, подлежащих вымету в очередной нерестовый сезон» (Сорокин, 1957). Массовая резорбция созревающих ооцитов была отмечена нами как для повторно, так и для впервые созревающих самок трески.

Как показали микроскопические исследования, у части половозрелых рыб в ноябре-декабре отсутствовали признаки созревания гонад (см. рис. 1г). Свидетельством того, что эти рыбы участвовали в предыдущем нересте, служили остатки резорбирующихся постовуляторных фолликулов и утолщенная оболочка яичника. Очевидно, они также не примут участия в весеннем нересте.

Биологическая характеристика особей с гонадами различных стадий зрелости из осенних проб 2001-2002 гг. представлена в табл. 2.

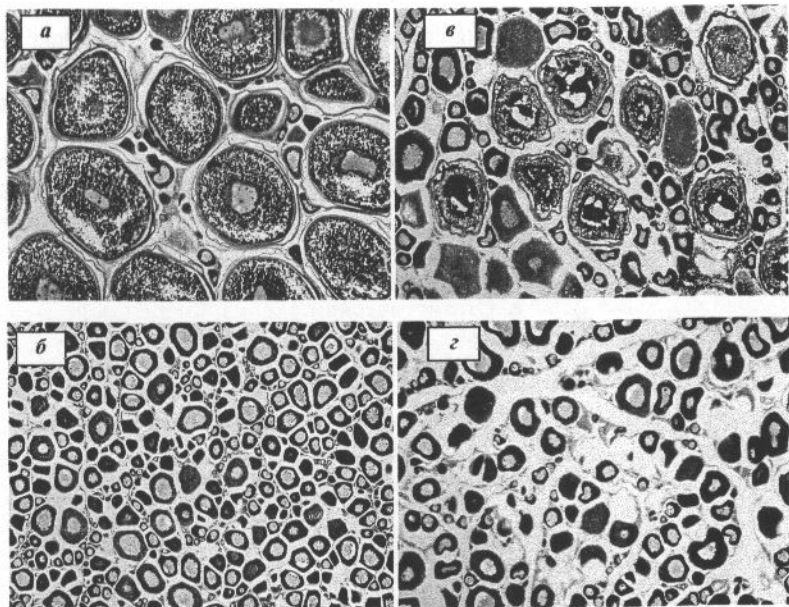


Рис. 1. Состояние ооцитов в яичниках трески на различных стадиях зрелости в декабре (ув.10х10): а – III ст.зр. Интенсивный вителлогенез. Длина самки 73 см, возраст 7 лет; б – II ст.зр. Старшая генерация половых клеток представлена ооцитами протоплазматического роста. Длина самки 62 см, возраст 5 лет; в – II-VI ст.зр. Массовая резорбция созревающих ооцитов. Длина самки 73 см, возраст 6 лет; г – II-VI ст.зр. Признаки созревания половых клеток отсутствуют. Длина самки 77 см, возраст 7 лет

Таблица 2

Биологические показатели трески с гонадами различных стадий зрелости из проб, собранных в Баренцевом море в ноябре-декабре 2001-2002 гг.

Стадия зрелости	Кол-во рыб, экз.	ГПСИ, %	ГСИ, %	Длина, см	Возраст, лет
<i>2001 г.</i>					
II	34	6,8(4,0-11,8)	0,6(0,4-1,0)	61,1(40-72)	3+-6+
II-VI*	22	5,8(2,6-9,2)	0,7(0,4-1,6)	76,9(63-95)	6+-9+
III	76	9,5(4,7-15,3)	2,0(1,0-7,2)	79(55-127)	5+-5+
<i>2002 г.</i>					
II	53	4,5(2,1-8,3)	0,6(0,4-0,8)	64,7(51-74)	4+-6+
II-VI*	77	4,9(2,1-9,0)	0,8(0,5-1,6)	81,0(59-99)	5+-8+
III	109	6,9(3,0-13,7)	2,4(0,9-7,4)	87,0(65-135)	5+-12+

*Половозрелые рыбы, пропускающие нерест.

В пробе 2001 г. значения средней длины рыб, пропускающих нерест и созревающих нормально, были близки и составляли около 80 см (см. табл.2). Зато рыбы этих двух групп значительно различались по средним значениям гепатосоматического и гонадосоматического индексов: у нормально созревающих рыб средний ГПСИ почти в 2 раза, а ГСИ – почти в 3 раза превышали аналогичные показатели для рыб, пропускающих нерест.

Аналогичная закономерность отмечена и при изучении биологических показателей трески из пробы 2002 г., хотя показатели жирности у нормально созревающих и пропускающих нерест особей не столь сильно различались, как в 2001 г. Статистический анализ показал достоверность различий при уровне значимости 0,05 средних значений ГПСИ у пропускающих нерест рыб и у нормально созревающих рыб (табл. 3).

Таблица 3

Средние значения гепатосоматического индекса у нормально созревающих (III ст.зр.) и пропускающих нерест (II-VI ст.зр.) самок разновозрастной трески в 2001 и 2002 г.

Возраст, лет	2001 г.		2002 г.	
	III ст.зр.	II-VI ст.зр.	III ст.зр.	II-VI ст.зр.
5+	10,2(10)*		8,4(9)	4,9(7)
6+	9,4(36)	6,4(13)	7,3(18)	5,2(25)
7+	9,7(10)	4,2(2)	6,9(39)	4,7(33)
8+	9,8(7)	3,9(6)	6,3(25)	4,9(12)
9+	10,1(5)	4,8(1)	6,8(9)	
10+	10,0(4)		7,0(6)	
11+	12,9(1)		7,2(1)	
12+			6,2(2)	
13+				
14+	8,3(1)			
15+	8,1(1)			
16+	10,4(1)			

*В скобках – кол-во исследованных рыб, экз.

Средняя жирность созревающих рыб в пробе 2002 г. (6,9 %) была значительно ниже этого показателя для созревающих рыб в 2001 г. (9,5 %) (см. табл.2). Очевидно, с этим связана значительно большая доля самок, пропускающих нерест, в пробе 2002 г.

Как показали микроскопические исследования гистологических срезов гонад трески, собранных в феврале-апреле 2002-2003 гг. в южных районах Баренцева моря, в пробах преобладали неполовозрелые (II ст.зр.) и пропускающие нерест (II-VI ст.зр.) рыбы (табл. 4). Очевидно, что основная масса половозрелой созревающей трески в этот период уже мигрировала в районы нереста. В половых клетках созревающих рыб завершался интен-

сивный вителлогенез. Наиболее крупные ооциты достигали 500-550 мкм (рис. 2а).

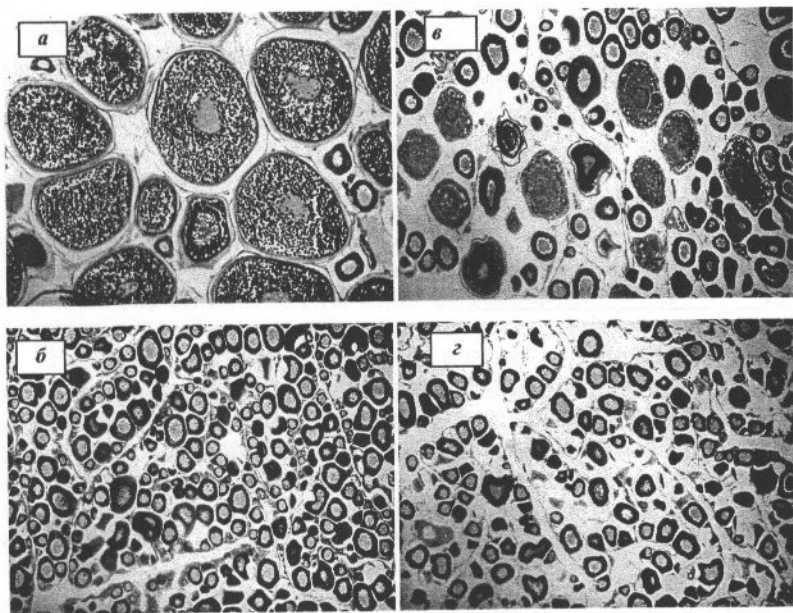


Рис. 2. Состояние ооцитов в яичниках трески на различных стадиях зрелости в феврале (ув. 10х10): а – III ст.зр. Фаза интенсивного трофоплазматического роста. Длина самки 99 см, возраст 9 лет; б – II ст.зр. Старшая генерация половых клеток представлена ооцитами протоплазматического роста. Длина самки 48 см, возраст 4 года; в – II-VI ст.зр. Массовая резорбция созревающих ооцитов. Длина самки 72 см, возраст 7 лет; г – II-VI ст.зр. Признаки созревания половых клеток отсутствуют. Длина самки 70 см, возраст 7 лет

У половозрелых рыб, пропускающих нерест, в феврале-апреле в основном отсутствовали признаки созревания ооцитов (см. рис. 2г), состав половых клеток соответствовал таковому у неполовозрелых особей (см. рис. 2б), т.е. был представлен ооцитами протоплазматического роста. Свидетельствами того, что эти рыбы уже принимали участие в нересте, служили утолщенная оболочка яичника и остатки резорбирующихся фолликулярных оболочек. Лишь в единичных случаях в половых клетках старшей генерации были отмечены признаки продолжительной массовой резорбции созревающих ооцитов (см. рис. 2в).

Биологическая характеристика рыб из весенних проб представлена в табл. 4.

Биологические показатели трески с гонадами различных стадий зрелости из проб, собранных в Баренцевом море в феврале-апреле 2002-2003 гг.

Стадия зрелости	Кол-во рыб, экз.	ГПСИ, %	ГСИ, %	Длина, см	Возраст, лет
2002 г.					
II	24	7,1(2,8-11,3)	1,0(0,5-1,7)	57,9(49-65)	4+-7+
II-VI*	50	5,2(2,2-9,2)	0,7(0,5-1,1)	79,3(60-90)	6+-8+
III	6	7,7(5,7-9,8)	5,0(2,9-7,0)	74,8(57-105)	6+-9+
2003 г.					
II	49	5,5 (1,5-9,6)	0,6 (0,2-0,8)	59,8(27-72)	3+-7+
II-VI*	56	4,7(1,9-9,4)	0,6(0,4-1,0)	77,4(55-95)	5+-9+
III	15	7,1(4,5-10,9)	4,8(1,9-10,7)	78,4(61-102)	5+-11+

*См. примечание к табл. 2.

Средние длина и возраст созревающих и пропускающих нерест рыб из этих проб были близки по значениям (см. табл.4) – в пробе 2002 г. это рыбы старше 6 лет и длиной более 57-60 см. Значительно различались эти две группы половозрелых рыб средними значениями ГСИ и ГПСИ: у рыб с паузой в размножении эти показатели были достоверно ниже ($p=0,05$), чем у нормально созревающих рыб, – 0,7 и 5,0 % против 5,2 и 7,7 % соответственно.

Пропускающие нерест особи из февральской пробы 2003 г. были длиной более 55 см, возраст их колебался от 5+ до 9+ лет. Особи с гонадами III ст.зр. были длиной 61-102 см, возраст их составлял 5+-11+ лет. Средние значения ГСИ и ГПСИ у рыб с паузой в размножении – 0,6 и 4,7 % соответственно – были также достоверно ниже ($p=0,05$), чем у нормально созревающих рыб, – 4,8 и 7,1 % соответственно.

Заключение

Результаты проведенных исследований свидетельствуют о том, что пропуск нереста половозрелыми особями трески обусловлен либо отсутствием созревания половых клеток, либо резорбцией ооцитов, приступивших к созреванию и находящихся, как правило, в фазе кортикальной вакуолизации и первоначального накопления желтка. Пропускают нерест в основном молодые (возраст 5+-8+ лет) раносозревающие самки, у которых временные пропуски нереста связаны с истощением энергетических ресурсов организма после одного-двух нерестов, а темпы восстановительных процессов низки (Кошелев, 1984). По данным биохимических исследований

(Шатуновский, 1978), доля генеративного обмена в общем обмене у рыб увеличивается от первого к второму-третьему нересту, а затем стабилизируется.

Во всех пробах характерной особенностью рыб, пропускающих нерест, было меньшее значение ГПСИ по сравнению с нормально созревающими. При этом в 2002 г. жирность как нормально созревающих, так и пропускающих нерест рыб была ниже, чем в 2001 г. Причиной этому, видимо, служило снижение потребления мойвы. По данным расчетов потребления пищи треской, представленных в отчете Рабочей группы ИКЕС по арктическому рыболовству (Аноп., 2003), в 2002 г. потребление треской мойвы снизилось почти на 30 % по сравнению с 2001 г. Таким образом, нарушение в развитии гонад трески, связанное с увеличением доли нерепродуктивных рыб, можно, по-видимому, рассматривать как следствие ее недостаточного мойвенного откорма.

Зависимость полового созревания трески от ее откорма наблюдается и при анализе распределения нерепродуктивных рыб. Так, осенью 2002 г. наименьшее количество пропускающих нерест рыб было отмечено в пробе, собранной в районе Медвежинской банки: здесь у созревающих особей были относительно высокие показатели ГПСИ, в среднем – 8,2 %. Максимальное количество яловых самок отмечено в южных районах Баренцева моря (Западный и Восточный Прибрежные, районы Рыбачьей и Мурманской банок, Мурманское мелководье), где у созревающих рыб отмечался наиболее низкий средний ГПСИ – 6,6 %.

Влияние условий нагула баренцевоморской трески на ее созревание было отмечено и в предыдущих исследованиях (Оганесян, 1993). Так, в октябре-ноябре 1992 г. в районе Надежды, где треска питалась в основном мойвой, особи, пропускающие нерест, были единичны. В районах же со скудной кормовой базой (Северо-Западный склон Мурманской банки, Северный склон Мурманского мелководья) отмечалось значительное количество нерепродуктивных рыб.

Таким образом, полученные результаты подтверждают, что успешность созревания гонад трески в Баренцевом море зависит от уровня ее жиронакопления. Очевидно, что в годы с низким потреблением треской мойвы увеличится количество самок трески, пропускающих нерест.

Список использованной литературы

Акимова Н.В., Панаиотиди А.И., Рубан Г.И. Нарушения в развитии и функционировании репродуктивной системы осетровых рыб

(Acipenseridae) реки Енисей//Вопросы ихтиологии. – 1995. – Т.35, № 2. – С.236-246.

Беляев В.А., Федоров К.Е., Сакун О.Ф. Особенности функции половых желез японского анчоуса *Engraulis japonicus* и дальневосточной сардины *Sardinops melanostictus* в связи с проблемой флуктуации их численности//Вопросы ихтиологии. – 2001. – Т.41, № 1. – С.47-55.

Воздействие биологических и физических факторов на выживаемость аркто-норвежской трески и их влияние на изменчивость пополнения//Эллертсен Б., Фоссум П., Сулемдал П., Сундбю С.//Влияние океанологических условий на распределение и динамику популяций промысловых рыб Баренцева моря. – Сб. докл. 3-го сов.-норв. симп. – Мурманск: ПИНРО, 1987. – С.127-165.

Воронина Э.А. Форма проявления тотальной резорбции ооцитов у преднерестового лобана *Mugil cephalus* L.//Физиологические основы воспроизводства морских и проходных рыб: Сб. науч. тр. – М., 1983. – С.7-13.

Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – С.251-253.

Кошелев Б.В. Экология размножения рыб. – М.: Наука, 1984. – С.273-274.

Овен Л.С. Резорбция вителлогенных ооцитов как индикатор состояния популяций черноморских рыб и среды их обитания//Вопросы ихтиологии. – 2004. – Т.44, № 1. – С.124-129.

Оганесян С.А. О периодичности размножения баренцевоморской трески//Материалы отчетной сессии по итогам НИР ПИНРО в 1992 г. – Мурманск, 1993. – С.76-90.

Особенности нагула трески в северо-западных промысловых районах с середины 80-х годов до 2000 г./Орлова Э.Л., Долгов А.В., Бойцов В.Д. и др.//Вопросы рыболовства. – 2003. – Т.4, № 3(15). – С.451-490.

Пономаренко В.П., Пономаренко И.Я., Ярагина Н.А. Потребление баренцевоморской мойвы треской и пикшей в 1974-1976 гг.//Тр./ПИНРО. – 1978. – Вып.41. – С.53-66.

Привалихин А.М., Полуэктова О.Г. Изучение механизмов резорбции развивающихся ооцитов у минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas)//Экологическая физиология и биохимия рыб в аспекте продуктивности водоемов: Сб. науч. тр./ВНИРО. – М. – 2002. – Т.141.

Привалихин А.М. Резорбция развивающихся ооцитов как регуляторный механизм формирования индивидуальной и популяционной плодовитости у минтая *Theragra chalcogramma* (Gadidae)//Вопросы ихтиологии. – 2003. – Т.43, № 4. – С.511-520.

Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. Микроскопическая техника. – М.: Советская наука, 1957. – 465 с.

Сорокин В.П. Овогенез и половой цикл у трески (*Gadus morhua morhua* L.)//Тр.ПИНРО. – 1957. – Вып. 10. – С.125-144.

Треска Баренцева моря: биология и промысел. – Изд-е 2-е. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. – С.126-151.

Фалеева Т.И. Анализ атрезии овоцитов у рыб в связи с адаптивным значением этого явления//Вопросы ихтиологии. – 1965. – Т.5, вып.3(36). – С.455-470.

Федоров К.Е. Состояние половых желез черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* Баренцева моря в связи с пропуском нерестового сезона//Вопросы ихтиологии. – 1971. – Т.11, вып.5(70). – С.785-793.

Филина Е.А. Нарушения в ходе гаметогенеза у северо-восточной арктической трески, приводящие к пропуску нереста//Современные проблемы физиологии и экологии морских животных: Тез. докл. междунар. семинара. – Ростов-на-Дону, 2002. – С.155-156.

Филина Е.А. О пропуске нереста у трески и пикши Баренцева моря//Тез. докл. отчетной сессии ПИНРО и СевПИНРО по итогам НИР в 2001-2002 гг. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. – С.46-48.

Шатуновский М.И., Белянина Т.Н. Созревание и плодовитость рыб в пределах поколений в связи с их физиологической неоднородностью//Обмен веществ и биохимия рыб. – М.: Наука, 1967. – С.38-44.

Шатуновский М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб: Автореф. дис.... докт. биол. наук. – М., 1978.

Широкова М.Я. Темп полового созревания поколений балтийской трески, облавливаемых промыслом в 1961-1963 гг.//Тр./АтлантНИРО. – 1969. – Вып.21. – С.37-44.

Шульман Г.Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. – М.: Пищевая пром-сть, 1972. – С.182-187.

Ярагина Н.А. Динамика жирности аркто-норвежской трески в 1967-1990 гг.//Экологические проблемы Баренцева моря: Сб.науч.тр./ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1992. – С.3-35.

Ярагина Н.А., Долгов А.В., Киселева В.М. Энергетический потенциал трески и его влияние на воспроизводительную способность популяции. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. – 83 с.

Anon. Report of the Arctic Fisheries Working Group//ICES CM 2003/ACFM:22. – 451 pp.

Bromley P.J., Ravier, Witthames. The influence of feeding regime on sexual maturation, fecundity and atresia in first-time spawning turbot//J. of Fish Biology. – 2000. – Vol. 56. – P.264-278.

Kjesbu O.S., Holm J.C. Oocyte Recruitment in First-Time Spawning Atlantic Cod (*Gadus morhua*) in Relation to Feeding Regime//Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1994. – Vol. 51. – P.1893-1898.

Ma Y., Kjesbu O.S., Jorgensen T. Effects of ration on the maturation and fecundity in captive Atlantic herring (*Clupea harengus*)//Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1998. – Vol. 55. – P.900-908.

Rideout R.M., Burton M.P.M. Interruptions in the spawning cycle of Atlantic cod, *Gadus morhua*, from a fjord-like inlet in Trinity Bay, Newfoundland// Proceedings of the 6-th International Symposium on the Reproductive Physiology of Fish. – Bergen, 2000. – P.108.

Wells R. Observations on the distribution, abundance, growth, mortality and sex and maturity of cod from the Flemish Cap//ICNAF. – 1979. – Res. Doc.79/VI/63. – Ser. No. 5404. – 20 pp.