

УДК 597.58:597–146.53:597–18

ОСОБЕННОСТИ ООГЕНЕЗА АНТАРКТИЧЕСКОГО КЛЫКАЧА ИЗ МОРЯ РОССА В ПРЕДНЕРЕСТОВЫЙ ПЕРИОД

С.В. Пьянова, А.Ф. Петров

ВНИРО, г. Москва, pjanova@vniro.ru

THE OOGENESIS CHARACTERISTICS OF ANTARCTIC TOOTHFISH FROM THE ROSS SEA IN THE PRESPAWNING PERIOD

S.V. Piyanova, A.F. Petrov

VNIRO, Moscow, pjanova@vniro.ru

Введение

Настоящая работа проводится в рамках мониторинга состояния репродуктивной системы антарктического клыкача *Dissostichus mawsoni* Norman, 1937.

Антарктический клыкач *D. mawsoni*, также как и патагонский клыкач *D. eleginoides*, является наиболее ценным объектом лова в зоне действия Конвенции по сохранению морских живых ресурсов Антарктики и Комиссии АНТКОМ (CCAMLR) и добывается в настоящее время в приматериковых морях Индоокеанского и Тихоокеанского секторов Антарктики [Шуст, Брухис, 1994; Shust et al., 2005]. В море Росса ярусный лов антарктического клыкача был начат Новой Зеландией в сезоне 1997/1998 г. (CCAMLR, 2009). По мере подключения к промыслу других стран-участниц АНТКОМ ежегодные объемы вылова увеличились, в последние годы вылов стабилизировался на уровне 2,70–3,09 тыс. т. (CCAMLR, 2009). Российские ярусоловы вернулись в Антарктику лишь в 2002 г. В сезоне 2002/2003 гг. российский вылов данного вида достиг максимума 703 т, а в сезоне 2007/2008 гг. он составил 276 т.

Вылов антарктического клыкача в высокопродуктивном море Росса, затруднен сложным рельефом дна и неблагоприятной ледовой обстановкой. Следствием этих трудностей является недостаточная изученность репродуктивной системы данного вида, остаются дискуссионными вопросы о точных районах, сроках, периодичности и типе его нереста, а также о размерах достижения половозрелости.

В настоящее время сведения о раннем периоде жизненного цикла антарктического клыкача крайне фрагментарны.

Антарктический клыкач относится к батинально-пелагическим видам семейства *Nototheniidae*, он распространен циркумполярно в высоких широтах приматериковых вод Антарктики. Жизненный цикл антарктического клыкача делится на три этапа [Андряшев, 1979, 1986; Юхов, 1982]. Молодь (сеголетки и

годовики) длиной до 117 мм обитает весной — летом в поверхностных водах вблизи материка. Половозрелые подростные особи длиной от 185 мм опускаются в придонный слой и несколько лет обитают на шельфе с глубинами 50–300 м; с наступлением половозрелости рыбы уходят на большие глубины материкового склона (600–1800 м). При этом крупные особи половозрелого клыкача держатся на больших глубинах (1600–1800 м), а рыбы небольших размеров — вблизи островов и в шельфовой зоне на глубинах 300–600 м [Shust et al., 2005; Hanchet, 2006]. Половозрелые особи клыкача совершают нерестовые и пищевые вертикальные миграции с глубин свыше 2000 м [FishBase, 2005] в мезопелагиаль и обратно, что связано с влиянием абиотических факторов среды [Кокорин и др., 2008].

Известно, что антарктический клыкач созревает в возрасте 8–9 лет при длине от 95–105 см [Gon, Heemstra, 1990; Shust et al, 1990; Kock, Kellermann, 1991; Kock, 1992; Eastman, DeVries, 2000; Horn, 2002; Fenaughty, 2006; Shust et al., 2005] до 120 см [Livingston, Grimes, 2005]. Несмотря на то, что большинство *Nototheniidae* нерестятся ежегодно, у антарктического клыкача промежуток между очередным нерестом может занимать от года до полутора лет [Юхов, 1982; Лисовенко, 1987]. Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) антарктического клыкача колеблется от 0,50 млн до 1,70 млн икринок, в среднем составляя 1,00 млн [Prutko, Lisovenko, 2005]. По другим данным [Everson, 2002], коррелирующим с нашими результатами, полученными ранее [Pryanova et al., 2008; Пьянова, 2009], ИАП варьирует от 0,47 млн до 1,4 млн икринок, а относительная плодовитость — от 13 до 46 шт/г тела (в среднем 25 шт/г). Зрелые нефиксированные икринки антарктического клыкача крупные, по данным разных авторов, они имеют средний диаметр от 2,0–2,25 мм [Patchell, 2004] до 4,0–4,5 мм [Юхов, 1971; Евсеенко и др., 1995].

Проблема определения зрелости яичников антарктического клыкача актуальна для определения доли нерестовой части его промысловой популяции. Известна трудность визуального определения стадий зрелости гонад данного вида в период промысла [Hanchet et al., 2003]. Микроскопический анализ позволяет уточнить особенности созревания и развития гонад антарктического клыкача в течение антарктического лета.

Целью работы является гистологическое исследование оогенеза антарктического клыкача, выловленного за два промысловых сезона 2004/2005 гг. и 2005/2006 гг. в море Росса Тихоокеанского сектора Антарктики в преднерестовый период, приходящийся на антарктическое лето.

Материал и методика

Материал для исследования состояния гонад антарктического клыкача был собран в Тихоокеанском секторе Антарктики, в море Росса в мелкомасштабных квадратах SSRU С, Н, К и А подрайонов 88.1 и 88.2, выделенных АНТКОМ (рис. 1) на российском ярусоловном судне «Волна» за два промысловых сезона: в декабре—марте 2004/2005 гг. и в декабре—феврале 2005/2006 гг. Вылов осуществляли на глубине от 535 м до 1925 м, среднюю глубину вылова для каждого яруса рассчитывали по глубинам начала и окончания его постановки.

В работе использованы данные биоанализа 1988 самок антарктического клыкача, в процессе которого измеряли длину тела по Смитту, массу тела общую, массу гонад, визуально определяли пол и стадию зрелости гонад. Рассчитывали коэффициент зрелости ($K_{зр}$, %) от массы тела с внутренностями и коэффициент упитанности по Фультону ($K_{уп\ Ф}$, %) от массы тела. Пробы гонад для гистологического анализа фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида еженедельно.

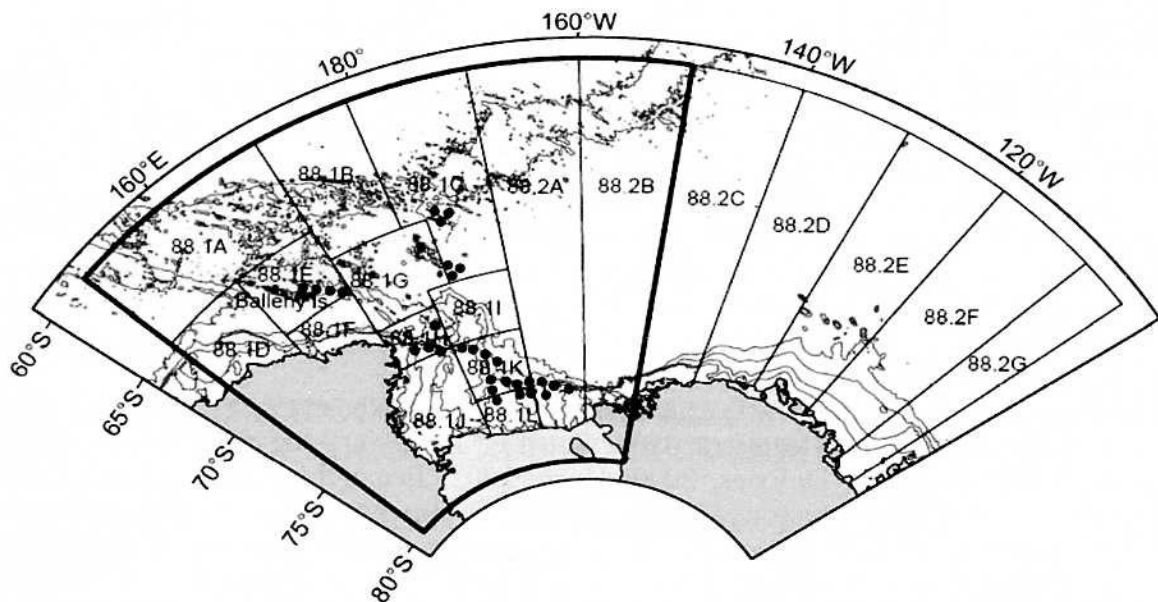


Рис. 1. Подрайоны моря Росса (ограниченная область), в которых осуществлялся вылов антарктического клякача в 2005 и 2006 гг., показаны точки постановки ярусов

Всего гистологическому анализу подвергли яичники 34 самок антарктического клякача. На каждом стекле было смонтировано от 9 до 16 срезов. При проведении гистологических исследований руководствовались стандартными методиками [Роскин, Левинсон, 1957], модифицированными нами [Микодина и др., 2009]. Гистологическую проводку материала осуществляли через автомат карусельного типа, заливку в парафин на заливочной станции. Срезы толщиной 5 микрон получали на санном полуавтоматическом микротоме и окрашивали квасцовым гематоксилином по Эрлиху [Ромейс, 1953] с докраской эозином. Для фотографирования микропрепаратов использовали компьютерную установку: микроскоп *Olympus* с автоматической видеокамерой *Leica DC-100* и программу *DC Viewer*. Фотографии получали при увеличении окуляра 10× и объективов 5, 10, 20 и 40×.

При описании гистологического состояния половых желез антарктического клякача ориентировались на стандартную методику для гонад нототениевых рыб [Методические указания..., 1983], исследования клякачей В.Л. Юхова [1982], а также на наши результаты, полученные на особях патагонского [Пьянова, 2006] и антарктического клякачей [Pryanova, Petrov, 2007a,b; Pryanova, Kokorin, 2007; Pryanova, 2008]. Средние диаметры ооцитов крупной, средней и мелкой генерации, а также диаметры их ядер на гистологических срезах — по 25 клеток каждой группы от каждой самки — определяли на гистологических препаратах как полусуммы малого и большого диаметров с помощью системы анализа изображения *Image-J*. Поскольку в процессе гистологической обработки происходит обезвоживание и уменьшение средних диаметров ооцитов рыб до 25 % [Воронина, 1981], использовали коэффициент пересчета. Материал обрабатывали статистически, различия выборочных средних оценивали по *t*-критерию Стьюдента [Лакин, 1980].

Результаты

Морфофизиологические показатели антарктического клякача. В период антарктического лета длина самок клякача, выловленных в подрайонах 88.1 и 88.2 и подвергнутых гистологическому анализу, не различалась в разные годы

исследования, достигая в среднем 146 см (табл. 1). Наши данные сопоставимы с этими же показателями, определенными другими авторами. Так, К.В. Шуст [Shust et al., 2005), свидетельствует о средней длине особей антарктического клыкача в море Росса до 150 см.

Таблица 1

Биологические характеристики самок антарктического клыкача, подвергнутых гистологическому анализу

Показатели	$\frac{M \pm m}{\text{lim}}$	
	2004/2005 гг.	2005/2006 гг.
Количество рыб, шт.	21	13
Масса рыб, кг	$42,95 \pm 2,81^1$ 25–76	$44,91 \pm 3,04^1$ 21–82
Длина рыб, см	$146,19 \pm 2,69^1$ 126–174	$146,18 \pm 2,70^1$ 120–175
К зр, %	$2,61 \pm 0,33^1$ 1,0–8,2	$2,96 \pm 0,84^1$ 0,58–20,02
К уп Ф, %	$1,35 \pm 0,04^1$ 0,84–1,69	$1,40 \pm 0,04^1$ 1,07–1,85
Стадии зрелости гонад	III поздняя, III–IV, IV	III ранняя, III поздняя, III–IV, IV
Диаметр наиболее крупных ооцитов, мкм	$1166,35 \pm 35,58$ 536–1623	$2331,47 \pm 56,95$ 643–2028

Примечание. ¹ – различия достоверны при $p < 0,5$.

Новозеландские авторы свидетельствовали, что длина самок клыкача из моря Росса в декабре–феврале колебалась от 89 до 150 см, при этом созревающие самки достигали длины в среднем 137 см [Mormede et al., 2008]. Другие средние морфологические показатели, определенные нами (масса, коэффициенты зрелости и упитанности, диаметр наиболее крупных ооцитов), оказались достоверно выше у самок, выловленных в промысловый сезон 2006 г. по сравнению с рыбами 2005 г. вылова.

Коэффициент зрелости обоснованно считается общепризнанным индикатором потенциала созревания клыкачей, как и большинства других рыб. Однако для антарктического клыкача опубликованных сведений по этому показателю, как и по гонадосоматическому индексу (ГСИ), недостаточно для представления полной картины его сезонной и пространственной динамики в море Росса в условиях промысловой нагрузки. В последние годы иностранные авторы интенсифицировали исследования по вопросу созревания антарктического клыкача. При сравнительной оценке зарубежных данных [Livingston, Grimes, 2005; Mormede et al., 2008; Prutko, 2004; 2006; 2008] с нашими результатами следует подчеркнуть, что в них отношение массы гонад к общей массе тела рыбы называется ГСИ, в то время как в нашей стране этот показатель принято именовать «коэффициентом зрелости». Коэффициент зрелости в отличие от ГСИ более удобен, поскольку его расчет не требует дополнительного определения массы тела рыбы без внутренностей в промысловых условиях. Однако мы согласны с G.I. Patchell [2003], что на его вариабельность кроме различной массы гонад, могут повлиять и различия в степени упитанности и наполнения желудка.

Выявлено, что средний коэффициент зрелости самок клыкача, подвергнутых гистологическому анализу гонад, составил от 2,61 % в 2005 г до 2,96 % в 2006 г. (см. табл. 1). В то же время среди всех 1988 самок, подвергнутых

общему бионализу, средний показатель колебался по декадам вылова, составляя 1,13–7,56% в 2005 г и 0,10–0,12% в 2006 г. вылова (рис. 2). При этом наблюдалась отрицательная корреляционная зависимость увеличения средней величины коэффициента зрелости от снижения коэффициента упитанности от декабря к марту, что проиллюстрировано линиями тренда на рис. 2. Коэффициенты корреляции составили $-0,81$ в 2005 г и $-0,99$ в 2006 г. вылова.

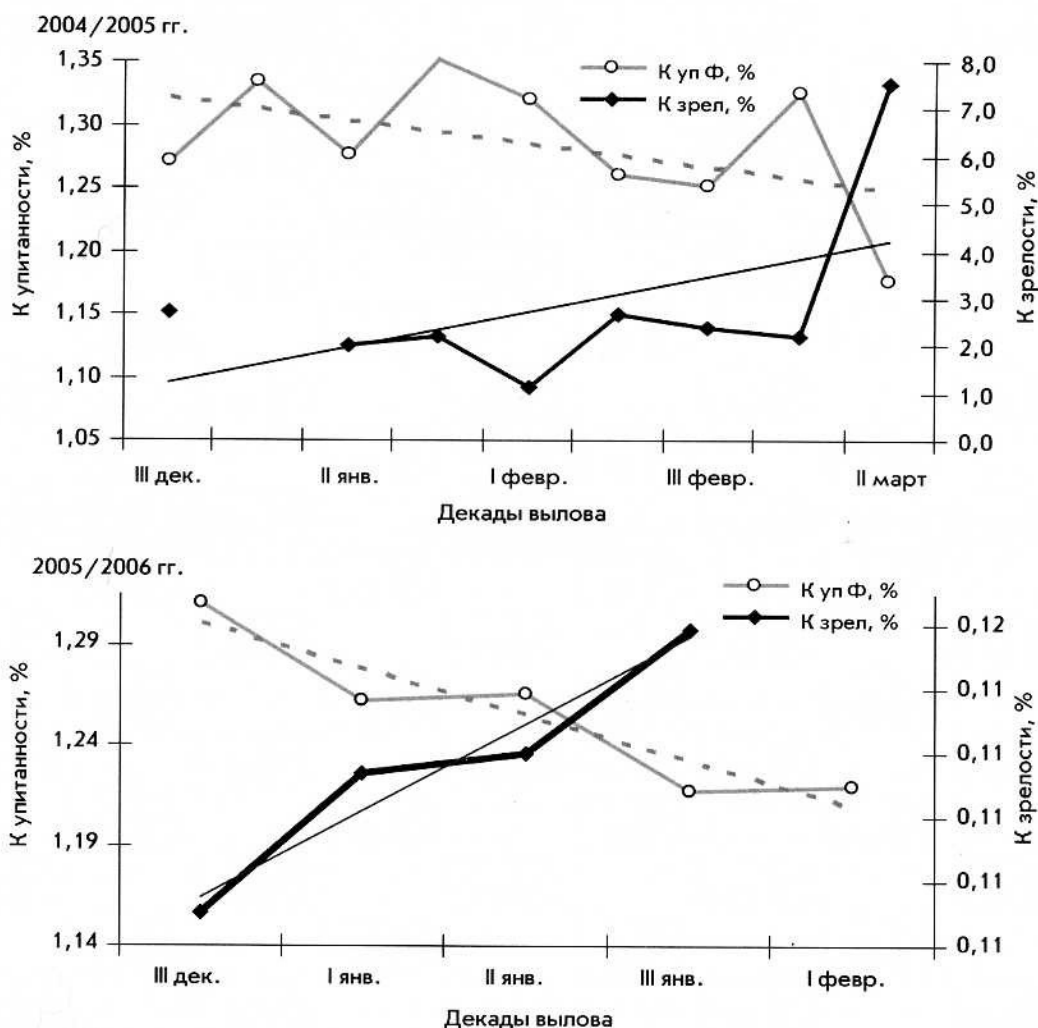


Рис. 2. Взаимосвязь динамики коэффициентов зрелости и упитанности самок клыкача в море Росса в различные годы вылова

Есть данные о нарастании коэффициента зрелости от декабря к февралю у самок антарктического клыкача, выловленных севернее 70° ю.ш. [Fenaughty, 2006].

Нами выявлена положительная корреляция коэффициента зрелости самок клыкача на каждой стадии зрелости яичников (согласно гистологическому анализу) с глубиной их вылова в разные годы (рис. 3). Коэффициенты корреляции составили $0,74$ в 2005 г. и $0,94$ в 2006 г. вылова.

Показано, что самки с наиболее зрелыми яичниками (на IV стадии зрелости) встречаются на больших глубинах (1450 – 1600 м), чем менее зрелые особи. При этом их упитанность не изменяется в зависимости от глубины вылова.

Четкой зависимости между локализацией рыб в разных квадратах и стадиями зрелости их гонад в целом по морю Росса не наблюдалось (табл. 2).

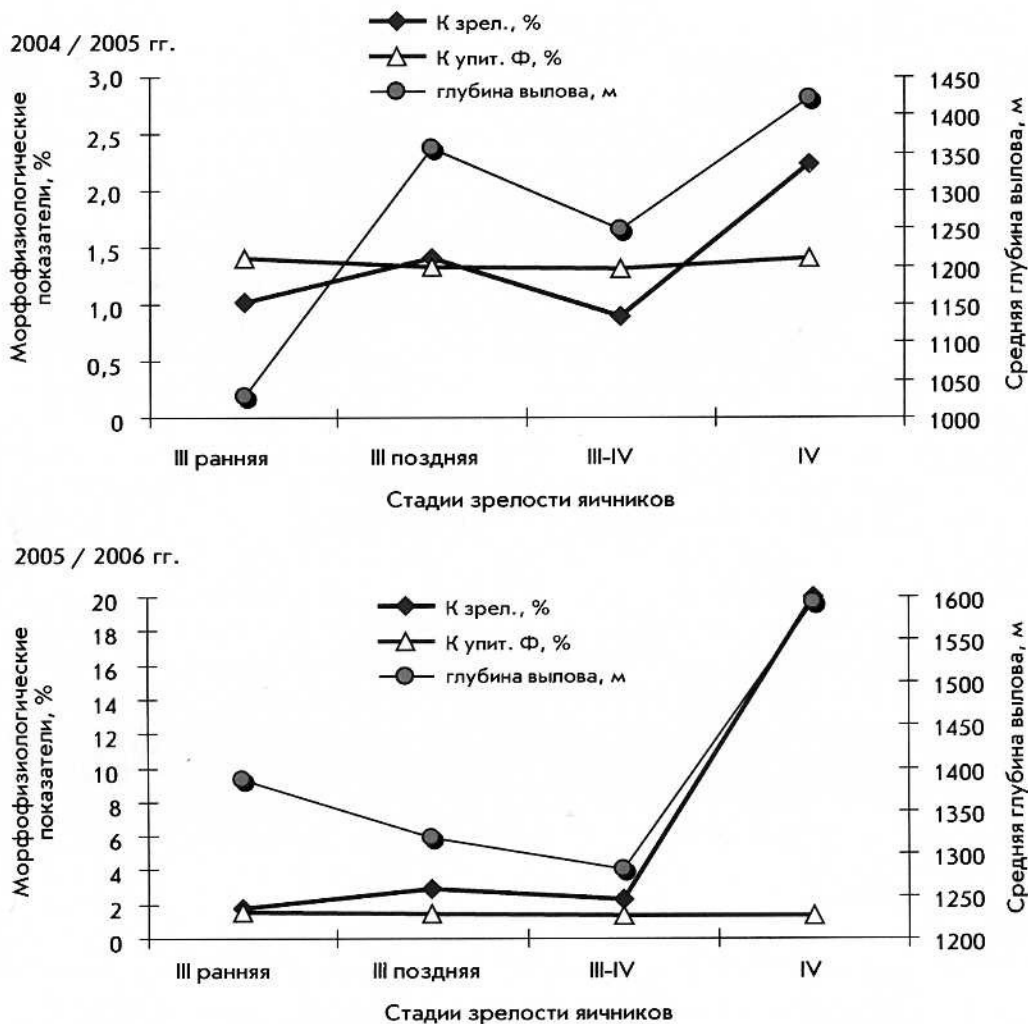


Рис. 3. Взаимосвязь морфобиологического состояния самок клякача с различными стадиями зрелости яичников с глубинами их вылова в разные годы промысла

Среди подрайонов севернее 70° ю.ш. 88.1 (Е и С) обследована одна самка из квадрата 88.1 Е с максимальным коэффициентом зрелости 8,2 % и яичниками на IV стадии зрелости. В квадрате 88.1 Н в конце декабря 2005 г. была выловлена одна самка длиной 153 см с коэффициентом зрелости 20 % и яичниками на IV стадии зрелости.

Таблица 2

Встречаемость самок антарктического клякача с различным состоянием гонад по статистическим подрайонам

Сезон	Подрайон	Квадрат	Кол-во рыб	К зр средний, %	Кол-во рыб с яичниками на разных стадиях зрелости			
					III ранняя	III поздняя	III-IV	IV
2004 / 2005	88.1	С	5	3,38	—	2	3	—
		Л	5	2,06	—	3	—	2
		Е	1	8,20	—	—	—	1
		К	4	2,13	—	2	3	—
		Н	4	2,15	—	1	—	1
2005/2006		Н	13	2,96	1	6	5	1
2004 / 2005	88.2	А	2	1,15	—	3	1	—

Таким образом, наши результаты не подтверждают предположение о том, что нерестовый участок антарктического клыкача локализован севернее 70° ю.ш., а именно в подрайоне 88.1 С [Fenaughty, 2006; Prutko, 2004]. Из-за недостаточного количества гистологически проверенных данных мы не правомочны делать достоверные заключения об определенной локализации самок антарктического клыкача с яичниками на IV стадии зрелости.

Оогенез и стадии зрелости яичников. Ряд аспектов оогенеза нототеноидных рыб [Сильянова, 1981; Методические указания..., 1983, Богуцкая, 1984, Лисовенко, 1987; Kellermann, 1989], а также состояние гонад патагонского [Захаров, Фролкина, 1976; Живов, Криворучко, 1990; Чиков, Мельников, 1990] и антарктического клыкачей [Юхов, 1982; Fenaughty, 2006, Prutko, 2004, Prutko, Lisovenko, 2005] были описаны ранее.

Наши результаты позволяют расширить картину процесса оогенеза антарктического клыкача цитологическими особенностями ооцитов этого вида из моря Росса. Яичники большинства проанализированных рыб были определены визуально как гонады II стадии зрелости, непрозрачные, желтоватые, с утолщенными округлыми концами (рис. 4) и плотной оболочкой, на которой хорошо видны кровеносные сосуды. Такое внешнее строение оболочки может быть характерным признаком повторно нерестящихся рыб [Виленская, 1980].

Гистологический анализ яичников самок антарктического клыкача показал (рис. 5), что исследованные рыбы находились в состоянии преднерестового нагула, среди них преобладали особи с гонадами на III поздней стадии зрелости (от 46,2 % в 2005/2006 г. до 52,4 % в 2004/2005 г.). Есть данные, что в сезоне 2007/2008 г. яичники 87,7 % самок антарктического клыкача из подрайона 88.1 В также находились на III стадии зрелости, определенной визуально [Zaytsev, 2008].

Проблема точного определения стадий зрелости гонад антарктического клыкача остается актуальной, поскольку и наши результаты, и другие иссле-

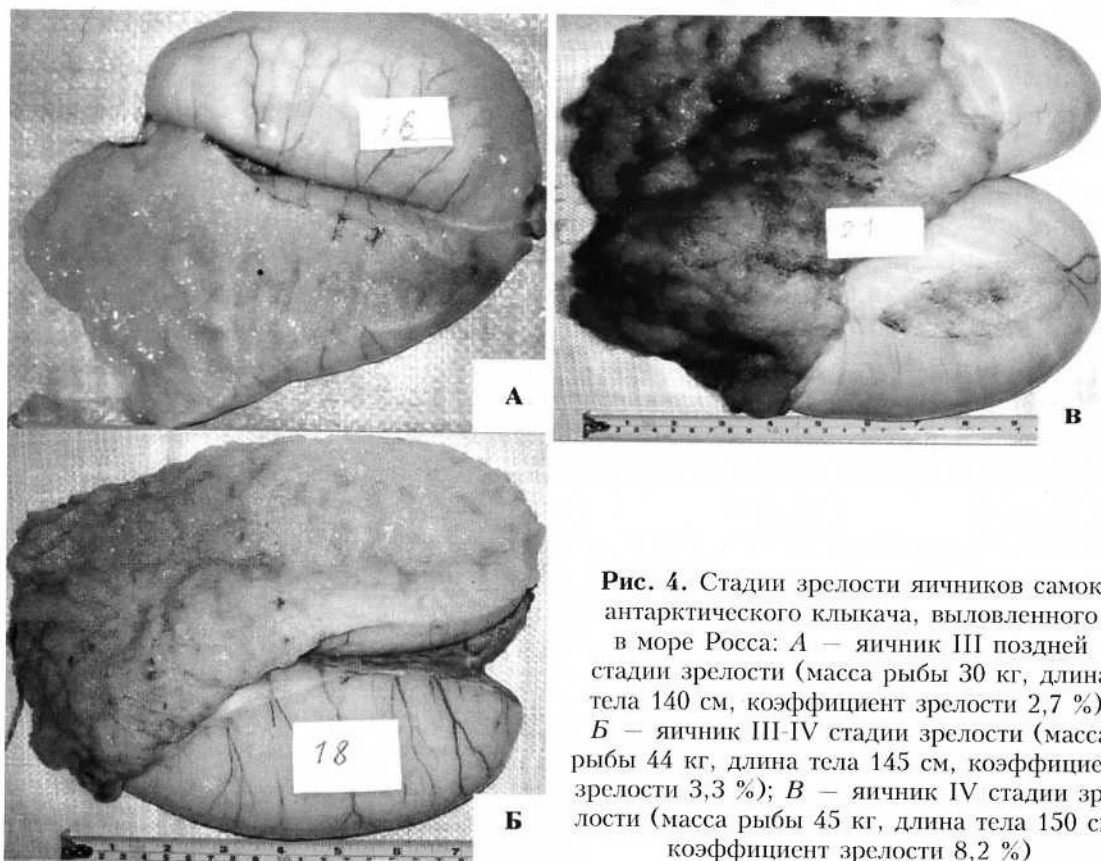


Рис. 4. Стадии зрелости яичников самок антарктического клыкача, выловленного в море Росса: А — яичник III поздней стадии зрелости (масса рыбы 30 кг, длина тела 140 см, коэффициент зрелости 2,7 %); Б — яичник III-IV стадии зрелости (масса рыбы 44 кг, длина тела 145 см, коэффициент зрелости 3,3 %); В — яичник IV стадии зрелости (масса рыбы 45 кг, длина тела 150 см, коэффициент зрелости 8,2 %)

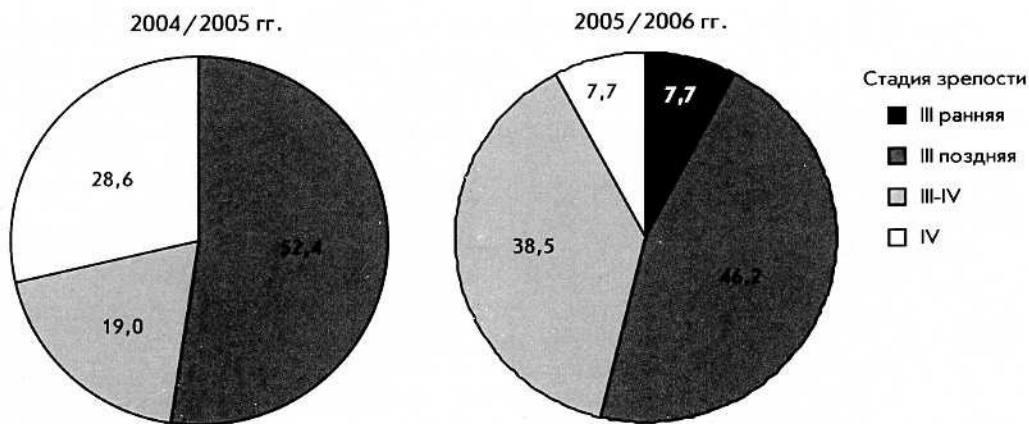


Рис. 5. Встречаемость (%) самок антарктического клякача с яичниками на разных стадиях зрелости в 2005 и 2006 гг. вылова среди особей, подвергнутых гистологическому анализу

дования [Hanchet et al., 2003] выявили несоответствие визуально определенной стадии зрелости и реального состояния ооцитов в яичнике. Детальное рассмотрение этого вопроса в работах зарубежных авторов и научных документах АНТКОМ [Справочник научного наблюдателя, 2006] выявило отличия российской шкалы стадий зрелости яичников антарктического клякача [Методические указания..., 1983] от шкалы, утвержденной Комиссией АНТКОМ для международных научных наблюдателей (табл. 3).

Зарубежная классификация приводится по шкале половозрелости антарктических видов рыб *Nototheniidae* и *Channichthyidae* [Kock and Kellerman, 1991], в отличие от российской она укороченная, 5-бальная. Показатели К зр. даны по материалам АНТКОМ.

Таблица 3

Соответствие российской шкалы стадий зрелости яичников антарктического клякача шкале, утвержденной Комиссией АНТКОМ

Шкала стадий зрелости		Морфологические критерии
зарубежная	российская	
I – Неполовозрелый	I – Неполовозрелый	Яичник менее 10см по длине, твёрдый, плотный, ооциты не видны невооруженным глазом, К зр <1%
II – Впервые созревающий или покой	II – Впервые созревающий	Яичник увеличившийся, упругий, ооциты маленькие, видна зернистость, К зр <2 %
III – Развивающийся, созревающий	III – Растущий (III ранняя, III поздняя, III-IV) IV – Созревающий	Яичник большой, зернистый, содержит ооциты двух размеров, может быть немного полупрозрачных ооцитов ¹ , К зр 2–12 % Яичник максимального размера, оболочка сильно растянута, ооциты полупрозрачные, крупные, при надавливании не вытекают ²
IV – Икраной, созревший	V – Текучий	Яичник заполняет и раздувает полость тела, ооциты прозрачные, при надавливании вытекают из яичника, К зр 12–30 %
V – Отнерестившийся	III-VI – Отнерестившийся	Яичник опавший, дряблый, содержит остаточные крупные ооциты и много мелких

Примечания: ¹ – описание по зарубежной шкале; ² – описание по российской шкале.

Цитоморфология ооцитов в яичниках клыкача разных стадий зрелости.

На основании полученных нами результатов правомочно предположить, что последующую правильную оценку стадий зрелости гонад антарктического клыкача в преднерестовый период следует выполнять по гистологическим критериям (табл. 4).

Таблица 4

Гистологические критерии для определения стадий зрелости яичников клыкача

Стадии зрелости	Гистологические критерии
III ранняя	Вакуолизация цитоплазмы ооцитов, редкие мелкие гранулы желтка, ядро расположено в центре
III поздняя	Желточные гранулы заполняют цитоплазму ооцита, жировые вакуоли мелкие, не слившиеся, ядро теряет правильную форму
III-IV	Желточные гранулы начинают сливаться в гомогенные образования, жировые вакуоли многочисленные, ядро сильно уменьшается
IV	Желток почти полностью гомогенный, жировые вакуоли многочисленные, ядро не выявляется

Превращение женской половой клетки в зрелую яйцеклетку у рыб подразделяют на три периода [Мейен, 1939; Макеева, 1992]: I — цитоплазматический рост, характерен для незрелых или покоящихся ооцитов; II — трофоплазматический рост — от вакуолизации цитоплазмы до заполнения ооцита желтком, характерен для ооцитов в преднерестовом состоянии и подразделяется на несколько последовательных фаз: вакуолизации цитоплазмы, начала отложения желтка и фазы наполненного желтком ооцита; III — период созревания — от миграции ядра к анимальному полюсу до метафазы II деления и овуляции, характерен для зрелых ооцитов (они не были выявлены в яичниках исследованных нами самок).

На *III ранней стадии* зрелости окраска яичников варьирует от бледно-розовой до желтоватой. На этой стадии, как и на всех последующих, есть ооциты трех состояний, разделяющиеся по размерам на мелкие, средние и крупные. Наличие двух размерных групп ооцитов периода трофоплазматического роста является характерной чертой вителлогенеза самок нототениевых рыб [Сильянова, 1981; Лисовенко, 1987]. Мелкие клетки — это ооциты цитоплазматического роста (рис. 6,А). Средняя размерная группа — это ооциты III ступени цитоплазматического роста (генерация резервного фонда). Преобладающая крупная размерная группа — ооциты фазы начала вакуолизации цитоплазмы, их средний диаметр составляет $765,89 \pm 20,65$ мкм (табл. 5).

В крупных ооцитах отмечено начало образования желтковых гранул, в центре видно ядро с пристеночными ядрышками. Эта стадия отмечена только у самок клыкача, выловленных в 2006 г.

На *III поздней стадии* зрелости яичников ооциты периода цитоплазматического роста мелкой генерации малочисленны, преобладают вителлогенные ооциты, цитоплазма которых заполнена жировыми каплями, а также видна более мелкая генерация ооцитов фазы начала вакуолизации с центрально расположенным ядром (см. рис. 6,Б). Средний диаметр наиболее крупных ооцитов в яичниках самок, выловленных в разные годы, составляет от 738,72 до 882,72 мкм (см. табл. 6), а диаметр вакуолизированных ооцитов от 438,58 до 559,89 мкм. Эта стадия отмечена у большинства самок клыкача, выловленных в подрайонах 88.1 С, К; 88.2, А (см. рис. 6,Б).

Гистологический анализ гонад *III–IV стадии зрелости* выявил активный вителлогенез старшей генерации ооцитов, от фазы интенсивного накопления

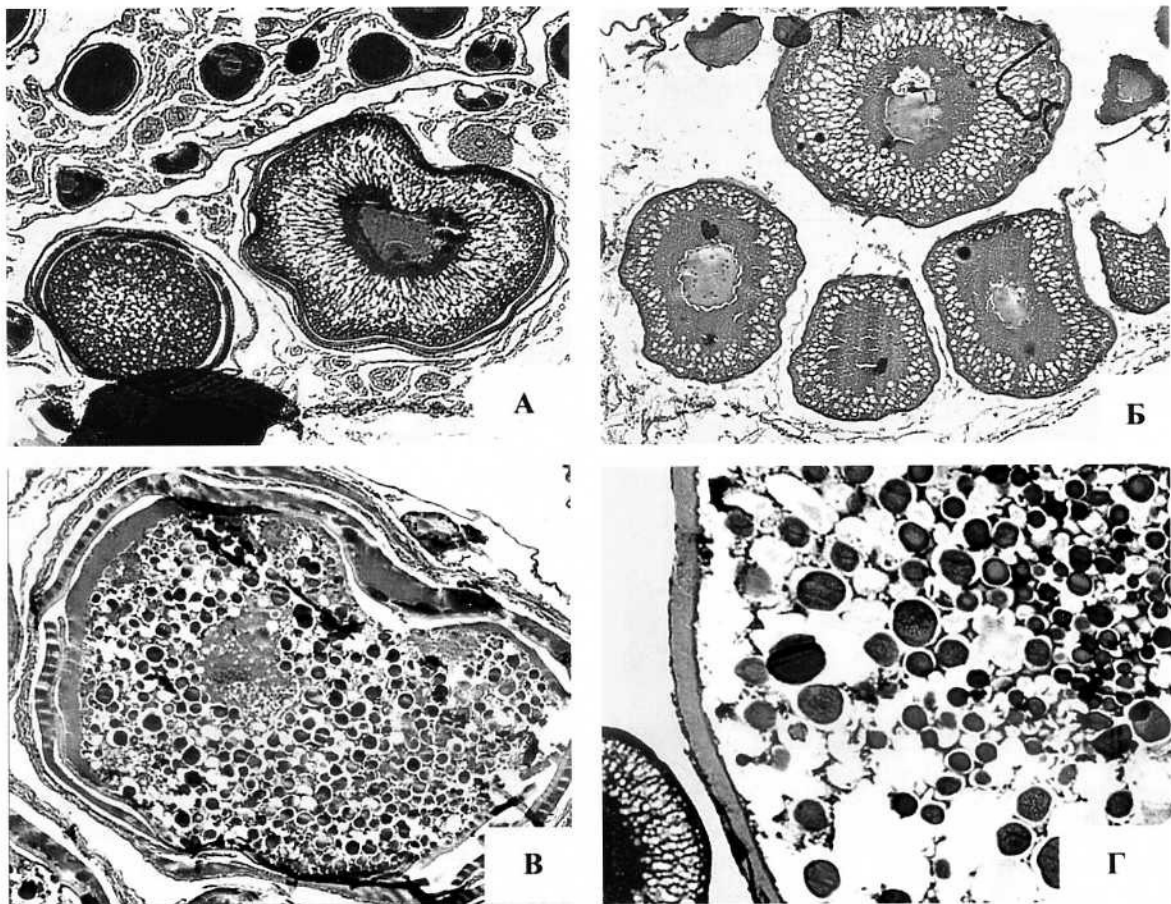


Рис. 6. Микроструктура яичников разных стадий зрелости антарктического клякача, выловленного в море Росса в 2005 и 2006 гг. промысла, увеличение: ок. 10 × об. 10: *A* – яичник III ранней стадии зрелости, начало вакуолизации цитоплазмы ооцитов (масса рыбы 34 кг, длина тела 131 см, коэффициент зрелости 1,8 %); *Б* – яичник III поздней стадии зрелости, отложение гранул желтка в вакуолях ооцитов (масса рыбы 41 кг, длина тела 141 см, коэффициент зрелости 1,2 %); *В* – яичник III–IV стадии зрелости, начало слияния желточных гранул в ооците (масса рыбы 44 кг, длина тела 145 см, коэффициент зрелости 3,3 %); *Г* – яичник IV стадии зрелости (масса рыбы 45 кг, длина тела 150 см, коэффициент зрелости 8,2 %)

желтка до периода завершения трофоплазматического роста. Их средний диаметр в яичниках самок, выловленных в разные годы, составляет от 999,82 до 1229,07 мкм (см. табл. 6). Средняя размерная группа представлена ооцитами начала вителлогенеза диаметром от 507,93 до 636,34 мкм. Ооциты периода цитоплазматического роста малочисленны. Эта стадия отмечена у самок клякача из подрайона 88.1 С (см. рис. 6, *В*).

На *IV стадии зрелости* яичники достигают максимальных размеров, их оболочка сильно растянута. Большую часть площади срезов занимают клетки в фазе завершения вителлогенеза и созревания со сливающимся желтком и сформированными оболочками (см. рис. 6, *Г*). Это генерация ооцитов ближайшего нереста. Их средний диаметр в яичниках самок, выловленных в разные годы, составляет от 1166,35 до 2331,47 мкм. Средняя размерная группа представлена ооцитами начала накопления желтка диаметром от 526,09 до 758,13 мкм. Эта стадия отмечена у самок клякача из всех исследуемых подрайонов вылова.

Гистологический анализ некоторых яичников, отнесенных нами к III поздней стадии зрелости, выявил наличие незначительного числа атретических ооцитов. Подобный факт в яичниках самок из моря Росса отмечали ранее дру-

**Цитоморфологические показатели половых клеток
в яичниках клыкача разных стадий зрелости**

Показатели	Диаметр	Сроки вылова						
		декабрь 2004 – март 2005			декабрь 2005 – февраль 2006			
		Стадия зрелости гонад						
		III поздняя	III-IV	IV	III ранняя	III поздняя	III-IV	IV
Крупные ооциты	Ооцит, мкм	882,72 ±14,281 ¹	999,82 ±38,571 ²	1166,35 ±35,582	765,89 ±20,65	738,72 ±27,14 ¹	1229,07 ±36,88 ²	2331,47 ±56,95
	Ядро, мкм	203,17 ±9,07	211,96 ±15,40	199,50 ±21,05	168,25 ±13,73	189,31 ±13,39	168,49 ±8,04	234,69 ±8,64
Средние ооциты	Ооцит, мкм	438,58 ±18,56 ¹	507,93 ±23,97 ¹	526,09 ±26,77 ²	406,43 ±18,20	559,89 ±19,56 ¹	636,34 ±17,28 ¹	758,13 ±42,93 ²
	Ядро, мкм	133,94 ±8,02	161,65 ±9,47	194,44 ±13,91	136,88 ±3,97	200,63 ±23,44	192,88 ±15,85	194,02 ±9,09
Мелкие ооциты	Ооцит, мкм	160,65 ±6,35 ²	177,19 ±9,09	178,30 ±6,92	157,50 ±4,81	204,98 ±8,80 ²	160,11 ±6,72	86,56 ±12,94
	Ядро, мкм	61,15 ±5,01	63,06 ±4,63	69,60 ±4,77	59,58 ±6,15	62,45 ±3,73	–	–

Примечания: ¹ – различия достоверны при $p < 0,5$; ² – различия достоверны при $p < 0,05$.

гие исследователи [Юхов, 1982; Eastman, DeVries, 2000; Vanella et al, 2005]. Поскольку постовуляторных фолликулов не было выявлено, а атретические ооциты встречались редко, при этом процесс их резорбции подходил к завершению, можно предположить, что самки с такими признаками в гонадах участвовали в нерестовом сезоне прошлого года, а не являются отнерестившимися, т. е. стадия зрелости их гонад не может определяться как III–VI. Необходимо отметить, что в строме яичников вышеописанных стадий зрелости у многих рыб обнаружено большое количество жировой ткани (см. рис. 6,Б).

Среди исследуемых рыб не обнаружено самок с завершившимся периодом созревания и дефинитивными размерами ооцитов в яичниках.

Размерный состав клеток в яичниках клыкача. Исследование цитологических показателей ооцитов и их ядер (см. табл. 5) в яичниках самок антарктического клыкача показало, что при развитии яичников от III до IV стадии зрелости происходит постепенное увеличение диаметра ооцитов.

Отмечено, что у самок 2006 г. вылова показатели диаметров ооцитов и темпы их увеличения при созревании яичников достоверно больше, чем у самок 2005 г. вылова (рис. 7).

Размерный состав ооцитов в яичниках перед нерестом является основным показателем типа оогенеза [Овен, 2004]. На рис. 8 даны вариационные кривые размерного состава ооцитов в яичниках IV стадии зрелости за два анализируемых года.

Кривая, представляющая размерный состав ооцитов в яичниках рыб 2004/2005 г. вылова, двухвершинная, на ней отсутствуют полностью гидратированные крупные клетки. Характер кривой подтверждает наличие двух почти полностью обособленных групп ооцитов периода трофоплазматического роста: диаметром 800–1000 мкм (16,2 %) и 1600–1800 мкм (5,9 %). Ооциты диаметром менее 1000 мкм формируют порцию следующего нерестового сезона. Размерная группа ооцитов периода цитоплазматического роста составляет 18,9 %.

На кривой размерного состава ооцитов в яичниках самки, выловленной в подрайоне 88.1 Н в 2006 г., также видны две порции созревающих ооцитов.

Группа крупных ооцитов ближайшего нерестового сезона с диаметром 2000–2200 мкм составляет 13,3 %. Группа клеток с диаметром 1800–2800 мкм полностью обособлена не только от группы трофоплазматических ооцитов, но и от ооцитов резервного фонда. Клетки в фазе активного вителлогенеза с диаметром 600–1000 мкм составляют в сумме 5,2 %. Крайний левый отрезок кривой отражает преобладающую в яичниках размерную группу ооцитов периода цитоплазматического роста диаметром менее 400 мкм, она составляет в сумме 49,3 % от общего числа клеток.

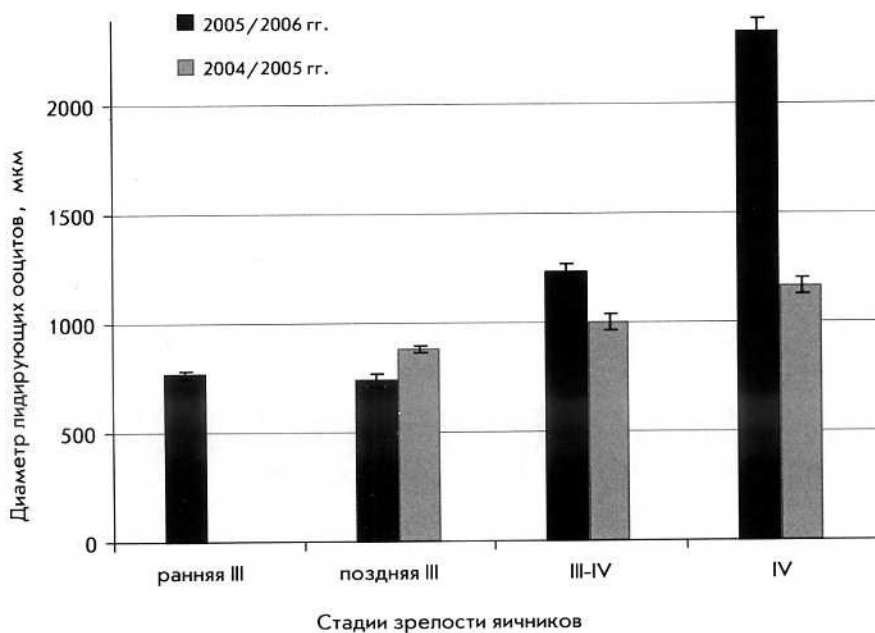


Рис. 7. Сравнительная динамика изменений диаметров лидирующих ооцитов из яичников на разных стадиях зрелости у самок антарктического клыкача, выловленных в море Росса в различные годы промысла

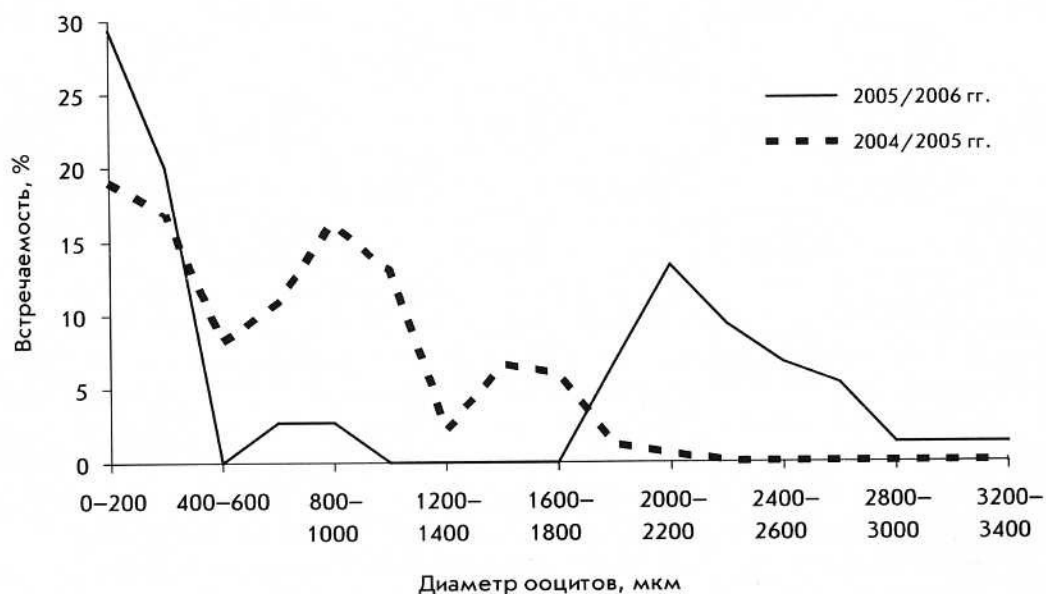


Рис. 8. Размерный состав ооцитов в яичниках IV стадии зрелости у антарктического клыкача, выловленного в море Росса в различные годы промысла

Показанные различия в ходе созревания клеток в яичниках самок антарктического клыкача на IV стадии зрелости могут быть обусловлены растянутым нерестовым периодом данного вида. Самки, отстающие в созревании, в яичниках которых находятся ооциты меньшего диаметра в фазе активного вителлогенеза, не будут готовы к нересту в ближайший сезон и, вероятно, пропустят его [Prutko, Lisovenko, 2005].

Наши данные подтвердили сведения Г.П. Захарова и Ж.А. Фролкиной [1976] о прерывистом типе оогенеза клыкача при синхронном созревании ооцитов ближайшего нереста. На заключительной стадии созревания яичников ооциты в фазе завершения вителлогенеза формируют группу клеток, обособленную от клеток резервного фонда.

Нерестовый период антарктического клыкача. Относительно времени наступления и продолжительности нерестового сезона клыкача существуют различные мнения. Поскольку размеры зрелых икринок клыкача крупные, рыбам требуется значительное время для накопления большого объема трофических включений в низкотемпературных условиях Антарктики при ограниченном по времени нерестовом сезоне. Известно, что процесс вителлогенеза в яичниках большинства *Nototheniidae* длительный, до 2 лет [Everson, 1970, 1984; Kock, Kellermann, 1991]. Гонады клыкача после единовременного нереста переходят в VI–III стадию зрелости на 3–5 мес, а затем в III стадию зрелости, продолжающуюся 5 мес [Лисовенко, Светлов, 1980; Сильянова, 1980; Методические указания..., 1983 Лисовенко, 1987]. В. Л. Юхов [1982] выявил остатки резорбирующихся фолликулов в яичниках III стадии зрелости у самок клыкача в январе, на основании чего предположил, что нерест прошел 3 мес назад, в октябре. Другие исследователи предполагали, что его нерест приходится на февраль–март [Андрияшев, 1964; Gon, Heemstra, 1990]. Есть сведения о случае вылова нескольких зрелых текущих рыб в мае у северной части материкового склона моря Росса. Они развивают предположение о том, что нерест антарктического клыкача длится с мая по октябрь [Hanchet et al., 2003; Hanchet, Judd, 2006], а завершающий этап созревания с быстрым увеличением объема гонад и размеров ооцитов происходит в марте–апреле [Everson, 2002; Knox, 2006]. При этом часть самок антарктического клыкача из популяции моря Росса, вероятно, не участвуют в нересте текущего года, а их яичники остаются на стадии накопления желтка в ооцитах [Prutko, Lisovenko, 2005; Prutko, 2006]. В настоящее время большинство исследователей сходятся во мнении, что в море Росса клыкач нерестится в период антарктической зимы (июнь–август) над изолированными поднятиями подводных скал, расположенных к северу от 70° ю.ш. Определенная комбинация скал и течений (циркуляция Росса) обуславливает место и благоприятные условия для его нереста в этом районе и выживания последующего потомства [Prutko, 2008].

Исследованные нами за два сезона особи антарктического клыкача были выловлены в декабре–марте, и гистологический анализ их яичников показал наличие ооцитов разных фаз трофоплазматического роста при отсутствии дефинитивных ооцитов. Основываясь на своих результатах, можем констатировать, что самки клыкача находились в преднерестовом состоянии и согласятся с высказанным выше предположением о нересте клыкача в море Росса антарктической зимой (в июне–августе).

Полученные данные о созревании яичников самок антарктического клыкача из моря Росса направлены на уточнение жизненного цикла и особенностей размножения этого важного промыслового объекта биоресурсов Антарктики. Они актуальны при определении доли нерестовой части его промысловой популяции, а также являются одними из ключевых среди проблем, требующих разработки на комиссии по сохранению морских живых ресурсов Антарктики

[Шуст, 2005]. Следовательно, уточнение особенностей оогенеза антарктического клыкача в преднерестовый период будет способствовать определению числа единиц его промыслового запаса, что необходимо при защите интересов России на АНТКОМ в отношении их промысла.

Выводы

1. Длина самок антарктического клыкача, выловленного в море Росса Тихоокеанского сектора Антарктики с декабря 2005 г. по март 2006 г. и подвергнутого гистологическому анализу, не различалась по годам исследования. Другие показатели (масса, коэффициенты зрелости и упитанности, диаметр наиболее крупных ооцитов и их увеличение при созревании) были достоверно выше у самок, выловленных в промысловый сезон 2005/2006 гг. по сравнению с рыбами 2004/2005 гг. вылова.

2. Рассмотрены терминологические различия в международном и российском подходах к определению коэффициента зрелости и шкалы стадий зрелости яичников антарктического клыкача. Применение показателя коэффициента зрелости при исследовании созревания антарктического клыкача будет способствовать унификации данных. Использование российской 6-бальной шкалы стадий зрелости яичников позволяет учесть различия между ростом и созреванием ооцитов.

3. Выявлено увеличение средней величины коэффициента зрелости самок клыкача при снижении их коэффициента упитанности от декабря к марту, а также положительная корреляция коэффициента зрелости на каждой стадии зрелости яичников с глубиной вылова самок клыкача. Показано, что самки с наиболее зрелыми яичниками встречаются на больших глубинах (1450–1600 м).

4. Исследованные рыбы находились в состоянии преднерестового нагула, преобладали самки с гонадами на III поздней стадии зрелости (от 46,2 % в 2005/2006 гг. до 52,4 % в 2004/2005 гг.). Согласно выделенным гистологическим критериям оценки стадий зрелости яичников, начиная с III стадии зрелости, в них присутствуют ооциты двух периодов развития: цитоплазматического и трофоплазматического роста.

5. На заключительной стадии созревания яичников крупные ооциты ближайшего нерестового сезона (диаметром более 1800 мкм), составляющие от 5,9 до 13 % в разные годы, обособляются от резервной группы ооцитов периода трофоплазматического роста следующего года (диаметром 600–1000 мкм). Следовательно, для антарктического клыкача характерен прерывистый тип оогенеза при синхронном созревании ооцитов ближайшего нереста.

6. При развитии яичников клыкача от III ранней до IV стадии зрелости происходит постепенное увеличение диаметров всех групп ооцитов. Ооциты в яичниках исследуемых рыб не достигли дефинитивных размеров, следовательно, в декабре–марте в море Росса антарктический клыкач еще не готов к нересту. Нерест клыкача в море Росса происходит, предположительно, антарктической зимой (в июне–августе).

Благодарности

Авторы глубоко признательны своим наставникам д.б.н. К.В. Шусту и проф., д.б.н. Е.В. Микодиной за всестороннюю помощь и ценные замечания в ходе работы.

ЛИТЕРАТУРА

Андряшев А.П. 1964. Обзор фауны рыб Антарктики // Результаты биологических исследований советской Антарктической экспедиции. Исслед. Фауны морей. Т. 2 (20). — М.: Наука. — С. 335–336.

- Андряшев А.П. 1979. К вопросу о вертикальном распределении морской донной фауны // Биологические ресурсы мирового океана. — М.: Наука. — С. 117–138.
- Андряшев А.П. 1986. Обзор фауны донных рыб Антарктики // Морфология и распространение рыб Южного океана. Тр. Зоол. ин-та. АН СССР. Т. 153. — С. 9–45.
- Богуцкая Н.Г. 1984. Некоторые особенности морфологии и функции гонад, гипофиза и ядер гипоталамуса двух видов нототениевых рыб (Nototheniidae) // Морфологические основы систематики костистых рыб и их биология. Труды Зоол. ин-та. Т. 127. — С. 23–30.
- Виленская Н.И. 1980. Закономерности формирования плодовитости черноморской кефали — лобана: Автореф. дисс. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук. — М.: ВНИРО. — 22 с.
- Воронина Э.А. 1981. Состояние яичников лобана *Mugil cephalis* L. в период нерестовой миграции // Эколого-физиологические основы аквакультуры на Черном море. Сб. научн. тр. Всеросс. НИИ рыб. хоз. и океаногр. — С. 21–23.
- Живов Б.Д., Криворучко В.М. 1990. О биологии патагонского клякача Антарктической части Атлантики // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 5. — С. 861–864.
- Захаров Г.П., Фролкина Ж.А. 1976. Некоторые данные о распределении и биологии патагонского клякача Юго-Западной Атлантики // Биологические рыбохозяйственные исследования в Атлантическом океане. Тр. АтлантНИРО. — Калининград. — С. 143–150.
- Кокорин Н.В., Буланов В.В., Крюков В.В. 2008. Первые испытания прибора «ПИТ-Д» на глубоководном ярусном промысле антарктического клякача *Dissostichus mawsoni* в море Росса в сезон 2006–2007 // Вопросы рыболовства. Т. 9. № 2(34). — С. 460–466.
- Лакин Г.Ф. 1980. Биометрия: Учебное пособие для биологич. спец вузов. — М.: Высш. школа. — 293 с.
- Лисовенко Л.А. 1987. Репродуктивная биология антарктических рыб в связи с условиями их обитания // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики. — М.: Наука. — С. 337–357.
- Лисовенко Л.А., Светлов М.Ф. 1980. Некоторые сведения по биологии *Paraliparis* (сем. Liparidae) у Южных Шетландских островов // Вопр. ихтиологии. Вып. 1. — С. 163–168.
- Макеева А.П. 1992. Эмбриология рыб. — М.: Изд-во МГУ. — 216 с.
- Мейен В.А. 1939. К вопросу о годовом цикле изменений яичников костистых рыб // Известия АН СССР. Серия биологическая. № 3. — С. 389–418.
- Методические указания по сбору и первичной обработке ихтиологических материалов в водах Антарктики. 1983. — М.: ВНИРО — АтлантНИРО. — 53 с.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А., Микулин А.Е., Пьянова С.В., Полуэктова О.Г. 2009. Гистология для ихтиологов (опыт и советы). — М.: Изд-во ВНИРО. — 112 с.
- Овен Л.С. 2004. Специфика развития половых клеток морских рыб в период размножения как показатель типа нереста и реакции на условия среды обитания. — М.: Изд-во ВНИРО. — 188 с.
- Пьянова С.В. 2006. Особенности состояния яичников клякачей Юго-Восточной Антарктики в преднерестовый период // Экология в меняющемся мире: Материалы конф. молодых ученых, 24–28 апреля 2006 г. ИЭРиЖ УрО РАН. — Екатеринбург: Изд-во Академкнига. — С. 193–196.
- Пьянова С.В. 2009. К вопросу изучения плодовитости и размера икры антарктического клякача // Тезисы докладов X Всероссийской конференции по проблемам рыбопромыслового прогнозирования. Под ред. Б.Ф. Прищепы. — Мурманск: Изд-во ПИПРО. — С. 110–112.
- Ромейс Б. 1954. Микроскопическая техника. — М.: Иностран. литература. — 648 с.
- Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. 1957. Микроскопическая техника. — М.: Советская наука. — 478 с.
- Сильянова З.С. 1980. Особенности гаметогенеза некоторых видов рыб Западной Антарктики // Эколого-биологическая характеристика массовых промысловых видов антарктических и нотальных рыб. — М.: Изд-во ВНИРО. — С. 52–57.
- Сильянова З.С. 1981. Оогенез и стадии зрелости рыб семейства нототениевых // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 4. — С. 687–694.
- Справочник научного наблюдателя. 2006. Тасмания. Хобарт: Комиссия по сохранению морских живых ресурсов Антарктики (CCAMLR). — 131 с.
- Чиков В.Н., Мельников Ю.С. 1990. К вопросу о плодовитости патагонского клякача *Dissostichus eleginoides* в районе островов Кергелен // Вопр. ихтиологии. Т. 30. — С. 863–865.
- Шуст К.В. 1998. Рыбы и рыбные ресурсы Антарктики. — М.: Изд-во ВНИРО. — 163 с.
- Шуст К.В. 2006. О международной деятельности ВНИРО и бассейновых рыбохозяйственных институтов в сфере рационального использования морских живых ресурсов Антарктики // Труды ВНИРО: Международное сотрудничество России в области рыбного хозяйства: история, проблемы и перспективы. Т. 145. — М.: Изд-во ВНИРО. — С. 113–122.
- Шуст К.В., Брухис В.М. 1994. Состояние и перспективы использования биоресурсов Антарктики // Рыбн. хоз-во. № 4. — С. 33–35.

Шуст К.В., Кочкин П.Н. 1985. Возраст, темп роста и размерно-возрастная структура популяций массовых неретических и мезопелагических рыб Южного океана. — М.: Изд-во ВНИРО. — 32 с.

Юхов В.Л. 1982. Антарктический клыкач. — М.: Наука. — 114 с.

CCAMLR. 2009. Statistical Bulletin, Vol. 21 (1999–2008). CCAMLR, Hobart, Australia. [http://www.ccamlr.org/pu/E/e_pubs/sb/CCAMLR_2009_Statistical_Bulletin_Volume_21_\(1999-2008\).pdf](http://www.ccamlr.org/pu/E/e_pubs/sb/CCAMLR_2009_Statistical_Bulletin_Volume_21_(1999-2008).pdf)

CCAMLR. Data Base: <http://www.ccamlr.org/pu/r/pubs.htm>.

Eastman J.T., DeVries A.L. 2000. Aspects of body size and gonadal histology in the Antarctic toothfish *Dissostichus mawsoni* from McMurdo Sound, Antarctica // Polar Biology. V. 23. — P. 189–195.

Everson I. 1970. Reproduction in *Notothenia neglecta* Nybelin // Br Antarctic Survey Bull. V. 23:81. — P. 92.

Everson I. 1984. Fish biology // Antarctic Ecology, V. 2, Ed. R.M. Laws. London: Academic Press. — P. 491–532.

Everson I. 2002. Fish species profiles — toothfish. CCAMLR Science, V. XX. — 30 p.

Fenaughty J.M. 2006. Geographical differences in the condition, reproductive development, sex ratio and length distribution of the Antarctic toothfish (*Dissostichus mawsoni*) from the Ross Sea, Antarctica (CCAMLR Statistical Subarea 88.1) // CCAMLR. Science. V. 13. — P. 27–45.

FishBase. 2005. «*Dissostichus mawsoni*». Ed. Ranier Froese and Daniel Pauly. 10 2005 version. <http://www.fishbase.org/Summary/SpeciesSummary.cfm?genusname=Dissostichus&speciesname=mawsoni>

Gon O., Heemstra P.C. 1990. Nototheniidae: Genus *Dissostichus* // Fishes of the Southern Ocean. Grahamstown, South Africa: Smith Inst. Ichthyology. — P. 285–289.

Hanchet S., Judd W. 2006. The Ross Sea toothfish fishery // New Zealand Geographic V. 79. — P. 16–20.

Hanchet S.M. 2006. Species profile for Antarctic toothfish (*Dissostichus mawsoni*) // CCAMLR. WG-FSA-06/26. Hobart, Australia. — 22 p.

Hanchet S.M., Stevenson M.L., Horn P.L. 2003. Characterization of the exploratory fishery for toothfish (*Dissostichus mawsoni* and *D. eleginoides*) in the Ross Sea, and approaches to the assessment of the stocks. New Zealand Fisheries Assessment Report 2003. Blackwell, R.G. — 43 p.

Horn P.L. 2002. Age and growth of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) and Antarctic toothfish (*D. mawsoni*) in waters from the subantarctic to the Ross Sea, Antarctica. // Fisheries Research. V. 56. — P. 275–287.

Kellermann A.K. 1989. Catalogue of early life history stages of Antarctic Nototheniidae fish. // In: Kellermann, A. (Ed.). Identification key and catalogue of larval Antarctic fishes. Biomass Sci. Ser., 10. — P. 45–136.

Knox G.A. 2006. Biology of the Southern Ocean. 2nd Ed. University of Canterbury. CRC Press. — 621 p.

Kock K.-H. 1992. Antarctic fish and fisheries. Cambridge: Cambridge University Press. — 359 p.

Kock, K.-H., Kellermann A.K. 1991. Reproduction in Antarctic notothenioid fish: a review // Ant. Sci., 3 (2). — P. 221–226.

Livingston M.E., Grimes P. 2005. Size at maturity and histological procedures explored to determine spawning activity of female *Dissostichus mawsoni* from samples collected from the Ross Sea in January 2004, December 2004 and January 2005 // CCAMLR.WG-FSA-03/46. Hobart, Australia. — 19 p.

Mormede S., Parker S., Grimes P. 2008. Investigating length at maturity of Antarctic toothfish (*Dissostichus mawsoni*) based on scientific observers' data // CCAMLR. WG-FSA-08/48. Hobart, Australia. — 26 p.

Patchell G.J. 2003. Information on the spawning season and gonadosomatic indices of *Dissostichus mawsoni* from sub-area 88/1 in the 2002/2003 seasons // CCAMLR. WG-FSA-03/46. Hobart, Australia. — 19 p.

Piyanova S.V. 2008. Some data on the reproductive system condition of Antarctic toothfish (*Dissostichus mawsoni*) males and females from the Indian Ocean area in the summer period // ICES Annual Science Conference. 22–26 September. Halifax, Canada. — P. 97.

Piyanova S.V., Kokorin N.V. 2007. The morphology of Antarctic toothfish (*Dissostichus mawsoni* Norman 1937) males and females and new data on its gonad structure in the Ross Sea in the summer period // Hobart, Australia. WG-FSA-07/38 Rev. 2. — 15 p.

Piyanova S.V., Petrov A.F. 2007a. The oogenesis characteristics of Antarctic toothfish *Dissostichus mawsoni* Norman 1937 (Perciformes Nototheniidae) caught by the bottom longline in the Ross Sea // PICES/ICES Conference «New Frontiers in Marine Science». — P. 24.

- Piyanova S.V., Petrov A.F.* 2007b. Results of study of the oogenesis characteristics of Antarctic toothfish *Dissostichus mawsoni* Norman 1937 (Nototheniidae) from subareas 88.1 and 88.2 (Ross Sea) // WG-FSA-07/49. – 13 p.
- Piyanova S.V., Petrov A.F., Kokorin N.V.* 2008. On the study of fecundity and eggs size of Antarctic toothfish *Dissostichus mawsoni* Norman 1937. // WG-FSA-08/35. – 5 p.
- Piyanova S.V., Petrov A.F.* 2009. The histological analysis of oogenesis and maturity of Antarctic toothfish from the Ross Sea // WG-FSA-09/26. CCAMLR. Hobart, Australia. 8 p. http://www.ccamlr.org/prm/sc/fsa09/fsa_docs/fsa-09-26.pdf
- Piyanova S.V., Petrov A.F., Kokorin N.V.* 2009. Assessment of ovary condition of Antarctic toothfish (*Dissostichus mawsoni*; Nototheniidae) from the Ross Sea // ICES Annual Science Conference. Abstracts. Berlin. Germany. P. 9–10. <http://www.ices.dk/iceswork/asc/2009/Theme%20sessions/Abstracts/Theme%20Session%20H%20ed.pdf>
- Prutko V.G.* 2004. Observer notes (Subarea 88.1) // CCAMLR. WG-FSA-04/89. Hobart, Australia. – 12 p.
- Prutko V.G.* 2006. On maturity level of gonads of Antarctic toothfish *Dissostichus mawsoni* from the southern Ross Sea (Subarea 88.1) in December 2005-February 2006 // CCAMLR. WG-FSA-06/9. Hobart, Australia. – 6 p.
- Prutko V.G.* 2008. Some field materials on area and season of Antarctic toothfish spawning // CCAMLR. WG-FSA-08/14. Hobart, Australia. – 10 p.
- Prutko V.G., Lisovenko L.A.* 2005. New data on Antarctic toothfish and some others by-catch fishes fecundity with gonads histological pictures from the Ross Sea region and data on Patagonian toothfish from the Argentina Sea // CCAMLR. WG-FSA-06/9. – 40 p.
- Shust K.V., Gasukov P.S., Dorovskich R.V., Kenzhin B.A.* 1990. The state of *Dissostichus eleginoides* Smitt stock and TAC for 1990-91 in subarea 48.3 (South Georgia) // CCAMLR. WG-FSA-90/34. Hobart, Australia. – 27 p.
- Shust K.V., Kuznetsova E.N., Kozlov A.N., Kokorin N.V., Petrov A.F.* 2005. Two species of toothfish in two basis long line fisheries regions – Patagonian toothfish in subarea 48.3 (South Atlantic) and Antarctic toothfish in subareas 88.1, 88.2 (South Pacific) // CCAMLR. WG-FSA-05/71. Hobart, Australia. – 12 p.
- Vanella F.A., Calv, J., Morriconi E.R., Aureliano R.* 2005. Somatic energy and histological analysis of the gonads in Antarctic fish from the Scotia Arc. // Scotia Marina. V. 69 (Suppl. 2). – P. 305–316.
- Zaytsev A.K.* 2008. Comparative characteristics of basic biological parameters of two toothfish species in high-latitude seas of the Antarctic // CCAMLR. WG-FSA-08/14. Hobart, Australia. – 8 p.