

**ХАРАКТЕРИСТИКА ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ  
ЧЕРНОМОРСКОГО КАЛКАНА *SCOPHTHALMUS MAEOTICUS MAEOTICUS*  
В РАЗЛИЧНЫЕ ПЕРИОДЫ РЕПРОДУКТИВНОГО ЦИКЛА  
ПО МАТЕРИАЛАМ ИССЛЕДОВАНИЙ 2009–2017 ГГ.**

**Н. Е. Бойко, Л. П. Ружинская**

*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»),  
Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»), Ростов-на-Дону  
E-mail: natalia.boyko@inbox.ru*

**Аннотация.** Приведены результаты многолетних исследований морфофункциональных показателей у производителей калкана *Scophthalmus maeoticus maeoticus* из северо-восточной части Черного моря в преднерестовый, нерестовый и постнерестовый периоды. Изменение индексов печени и гонад, содержания в этих органах и крови белка и липидов происходит в соответствии с эндогенными ритмами созревания и вымета половых продуктов. В текучей икре концентрация белка и липидов варьирует в широких пределах. Снижение показателей наряду с признаками истощения ресурсов печени отмечается у крупноразмерных самок, нерестящихся при повышенной температуре воды. Представленное описание нормы и выявленных отклонений предлагается использовать как основу для оценки изменчивости физиологического состояния рыб при их созревании в естественных и индустриальных условиях.

**Ключевые слова:** *Scophthalmus maeoticus maeoticus*, производители, репродуктивный цикл, физиологическое состояние, содержание белка и липидов

**CHARACTERIZATION OF THE FUNCTIONAL STATE OF THE BLACK SEA  
TURBOT *SCOPHTHALMUS MAEOTICUS MAEOTICUS* AT DIFFERENT PERIODS OF  
THE REPRODUCTIVE CYCLE, BASED ON THE RESEARCH DATA FROM 2009–2017**

**N. E. Boyko, L. P. Ruzhinskaya**

*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI “VNIRO”),  
Azov-Black Sea Branch of the FSBSI “VNIRO” (“AzNIIRKH”), Rostov-on-Don  
E-mail: natalia.boyko@inbox.ru*

**Abstract.** Results of the long-term studies of the morpho-functional state in the turbot *Scophthalmus maeoticus maeoticus* breeders from the north-eastern part of the Black Sea during the pre-spawn, spawning and post-spawn periods are presented. In the investigated turbot individuals, indices of their liver and gonads, as well as the content of proteins and lipids in these organs and in their blood changed in accordance with endogenous rhythms of maturation and expulsion of reproductive products during spawning. In the running-ripe eggs, concentration of proteins and lipids varied over a wide range. Decreasing indices along with the signs of liver resources depletion have been recorded in large-sized females, spawning at high water temperatures. The description of normal values and identified deviations is presented and proposed to be used as a basis for the assessment of the variability of fish physiological state during its maturation in natural and aquaculture environment.

**Keywords:** *Scophthalmus maeoticus maeoticus*, breeders, reproductive cycle, physiological state, protein content, lipid content

## ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время промысловые стада черноморского калкана подвергаются интенсивной эксплуатации [1], а в ряде районов промысел уже находится в депрессивном состоянии [2]. Для устойчивого коммерческого использования представителей этого ценного вида и поддержания численности популяции в целом наряду с мерами по регулированию промысла необходимо пополнение за счет заводского выращивания молоди, а в перспективе — формирование в индустриальных хозяйствах маточных стад с полным циклом выращивания [2]. В этих условиях необходимо научное сопровождение работ по воспроизводству, в т. ч. исследование особенностей физиологии калкана в естественной среде обитания, с целью разработки критериев качества потенциальных производителей.

Исследования химического состава тканей калкана, а также сезонной динамики этих показателей относятся к 2000 гг. и выполнены на рыбах, обитающих вблизи юго-западной части Крыма [3, 4]. Калкан из северо-восточной части Черного моря стал объектом регулярных физиологических исследований в первом десятилетии нынешнего века. Известно, что представители этого вида во взрослом состоянии не совершают протяженных миграций [5], следовательно, условия питания и обитания локальных групп могут иметь различия. В настоящее время исследование калкана у побережья Кавказа стало востребованным в связи с перспективой его искусственного разведения в этом районе.

Некоторые показатели состояния, в том числе содержание белка и липидов в организме калкана из Кавказской части черноморского шельфа, были приведены ранее по материалам 2009–2010 гг. в связи с участвовавшим появлением в этот период кожных патологий у данного вида [6]. На данном этапе работы с привлечением более обширного материала была поставлена задача дать общую биологическую и биохимическую характеристику производителей калкана из естественной среды обитания и оценить динамику физиологического состояния рыб. Также сделана попытка оценить качество производителей калкана в соответствии с их размерами.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в 2009–2017 гг. из промысловых уловов камбальных сетей в зоне черноморского шельфа — от пос. Большой Утриш до района Большого Сочи (с конца марта по конец октября), а также из траловых уловов в экспедициях по Черному морю до г. Адлер (июнь, август–сентябрь). Рыб обоих полов размером от 35 до 65 см подвергали биологическому анализу: измеряли, взвешивали, на основании измерений определяли индексы органов. Для определения упитанности рыб использовали формулу Кларка.

На биохимический анализ отбирали пробы печени, гонад и сыворотки крови. Все биохимические исследования проводили согласно методам, представленным в руководстве [7]. Ткани брали у рыб, не имеющих внешних признаков патологии. В печени и гонадах определяли содержание белка методом Лоури, влаги — весовым методом, общих липидов — методом Рушковского в модификации Соклет. Количество липидов рассчитывали на сухую массу ткани, белок — на сырую и сухую массу.

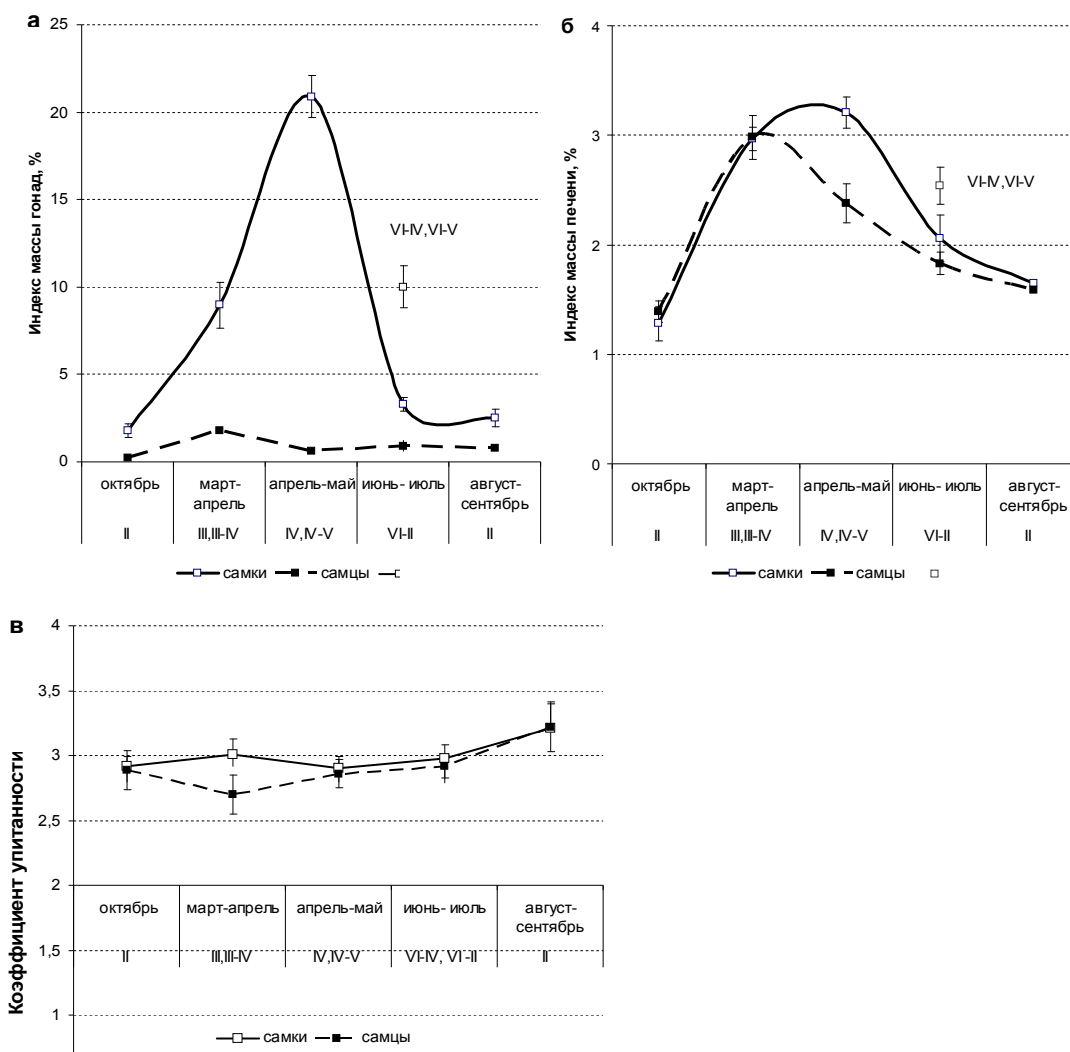
Кровь брали отсечением хвостового стебля. После отделения сыворотки определяли общий белок рефрактометрическим методом, общие липиды — по Свану, холестерин — методом Мрскоса и Товарека в модификации Илька.

Рыб группировали в соответствии с их половой принадлежностью, а показатели рассматривали по сезонам, стадиям зрелости и размерам. Всего обследовано 93 самки, из них 77, 4 % имели стандартную длину 40–54 см, и 64 самца, из них 78 % были размером 40–49 см. Достоверность рассчитывали с использованием *t*-критерия Стьюдента.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*Морфологические показатели.* При подготовке к нересту метаболизм калкана изменяется в соответствии с потребностями растущих генеративных клеток, общая масса которых у самок (с учетом всех выметанных порций) может превышать массу тела [8]. В осенний период печень и гонады калкана имеют наименьшую относительную массу (рис. 1). Оптимальные условия для роста и развития гонад (переход

от стадии II в стадию III) создаются с началом интенсивного питания, которое приходится в основном на конец осени и зимний период в зависимости от подхода холодолюбивых мелких рыб [5]. Питание не прекращается также и перед нерестом. В это время у плоских рыб и у калкана четко выявляется изменение массы печени — основного биосинтезирующего и депонирующего органа, что свидетельствует о тесной функциональной связи с гаметогенезом. В период созревания гонад в печени активизируется мембранный синтез, пролиферация клеток (гепатоцитов), гепатоциты становятся гипертрофированными [3, 4, 9].



**Рис. 1.** Сезонное изменение индексов гонад (а), печени (б), коэффициента упитанности (в) у производителей калкана

В конце марта относительная масса печени у калкана превышает более чем в 2 раза величину этого показателя осенью. Индекс гонад самцов составляет 1,8 %, самок — 9 % (стадия зрелости гонад III, III–IV). Печень и гонады самок достигают максимальной величины накануне нереста, составляя в среднем, соответственно, 3,2 и 21 %. Летом у выметавших икру самок индекс печени снижается до 2 %, а у рыб, еще не закончивших нереститься, он находится на более высоком уровне — 2,5 %.

У самцов максимальные индексы печени и гонад (соответственно, 3 и 1,8 %) отмечаются в марте–апреле, хотя по морфологическим критериям стадия зрелости гонад III–IV. В апреле–мае, когда гонады соответствуют стадии IV, встречаются самцы с более низкими индексами гонад (в среднем 0,6 %). Выявить текущих особей не удалось, вероятно, потому, что переход в текучее состояние у самцов происходит достаточно быстро [10]. В целом сезонная динамика индексов органов калкана из северо-

восточной части моря не отличается от таковой у калкана Крымской части популяции, хотя у последних амплитуда колебания некоторых показателей ниже, например, индекс печени у самок варьировал от 1,4 до 2,6 % [4].

Установлено, что показатели упитанности калкана из северо-восточной части Черного моря на протяжении нерестового цикла почти не изменяются, находясь у самок в пределах 2,9–3,0, у самцов — 2,7–2,9. В августе–сентябре у всех производителей зарегистрирован незначительный рост показателя упитанности, видимо, вследствие летне-осеннего нагула рыб (рис. 1). В кавказской части шельфа, а также в районе Анапы в летний период формируются скопления кормовых объектов калкана — шпрота. После нереста производители еще не питаются, оставаясь некоторое время малоподвижными. Только в конце лета они постепенно приступают к нагулу [11]. Относительная стабильность показателя упитанности у калкана, несмотря на перерывы в питании, очевидно, является общей физиологической особенностью камбаловых рыб, наблюдаемая, в частности, у палтуса [12]. Также у *Pleuronectes platessa* голодание приводит к истощению печени, но при этом не наблюдается потерь мышечной массы [13]. Пластические и энергетические ресурсы мышечной ткани, используемые наряду с ресурсами печени для формирования гонад и реализации нереста у плоских рыб, по всей видимости, могут быстро восполняться за счет их перераспределения в организме.

*Содержание белка и липидов.* Созревание половых продуктов камбал обеспечивается за счет основного строительного материала — белка и липидов, синтезируемых гепатоцитами и накапливаемых в организме. Об уровне метаболической активности гепатоцитов у камбаловых рыб в преднерестовый период свидетельствует повышенное содержание нуклеиновых кислот и белка [3, 4, 9]. Липиды, наряду с гликогеном и белками, являются у камбаловых важнейшим энергетическим материалом; их содержание в печени подвержено значительным колебаниям в зависимости от сезона и физиологических особенностей рыб [14].

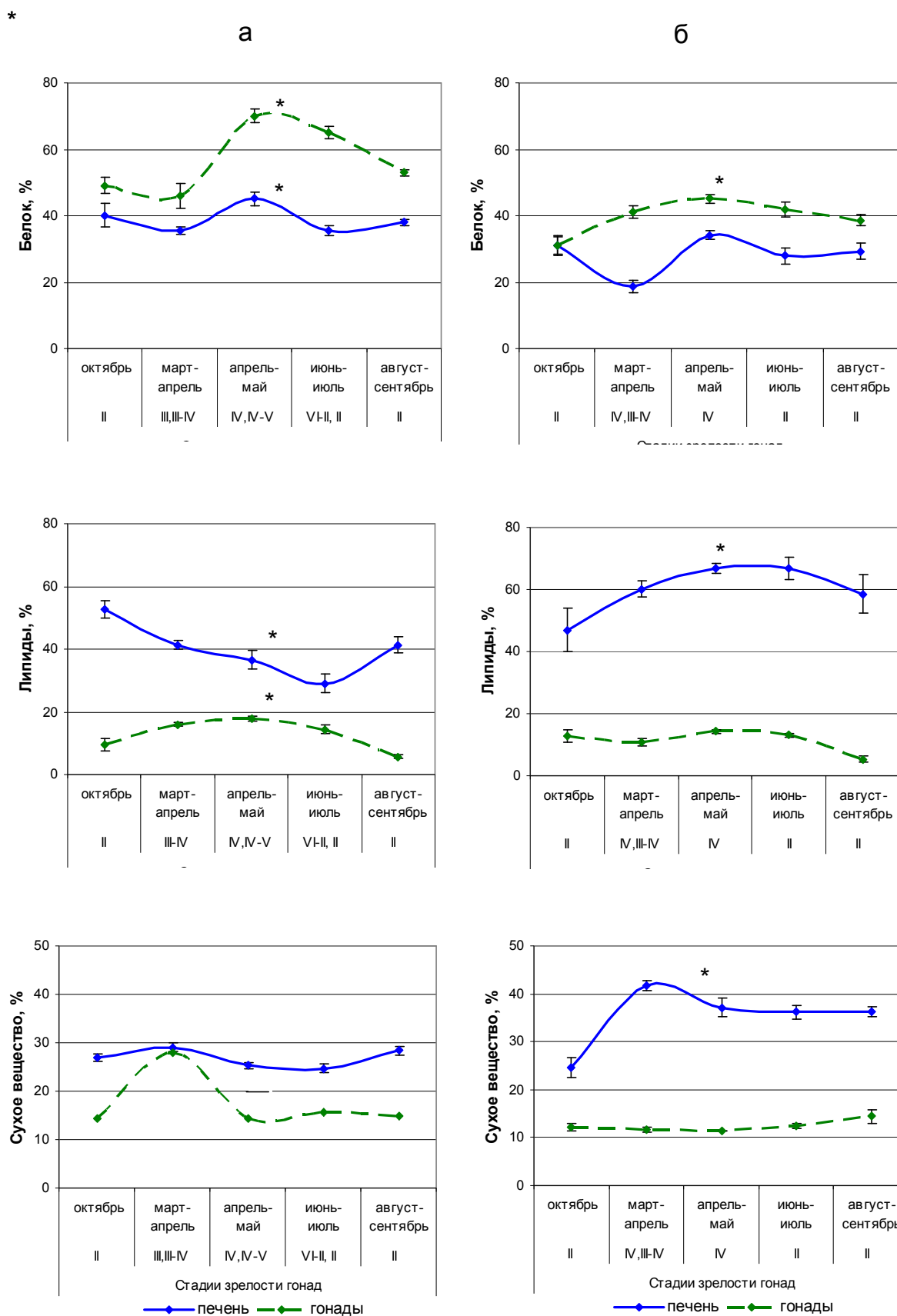
У калкана процессы синтеза и накопления белка в печени и половых железах протекают одновременно (рис. 2). В период созревания гонад содержание белка в печени производителей калкана увеличивается почти на 30 %, в гонадах — на 50 %. Основной белковый рост начинается с III, III–IV стадии зрелости. В преднерестовый, нерестовый и постнерестовый периоды в гонадах самок концентрация белка выше, чем у самцов.

Содержание липидов в печени готовых к нересту и текущих самок калкана почти в два раза ниже, чем в этот же период у самцов, и составляет всего 36,6 %, хотя в начале цикла созревания (осенью) самки обгоняют самцов и по концентрации липидов, и по темпам их накопления в этом органе. Высокое содержание липидов в печени самцов, видимо, обусловлено меньшими энергетическими затратами на созревание гонад и нерест (с учетом их небольшой массы у самцов). За период созревания количество липидов в гонадах самок увеличивается на 90 %, у самцов остается без изменений.

*Содержание сухого вещества.* От преднерестового к нерестовому периоду в печени и, особенно у самок, в гонадах снижается количество сухого вещества; в нерестовый период и после него величина показателя относительно постоянна, составляя в печени самок в среднем 25–28 %, у самцов — 36–37 %. В гонадах самок и самцов доля сухого вещества составляет, соответственно, 14–16 и 12–14 %.

*Общий белок, холестерин и липиды сыворотки крови.* Содержание этих компонентов крови рыб относят к основным параметрам физиологического состояния, подверженным значительным колебаниям в связи с условиями, синтезом и перераспределением в организме, а также сезонностью созревания. В составе сывороточных белков преобладают альбумины. Относящийся к альбуминам белок вителлогенин играет ключевую роль в развитии гонад самок, транспортируя в генеративную ткань биологически активные вещества [15] и преобразуясь в яйцеклетках в вещество желтка [16].

Завершение созревания половых продуктов сопровождается уменьшением в крови рыб белка и липидов [17]. В этот период также изменяется содержание в крови общего холестерина, стероида, входящего в состав липопротеидов и транспортируемого, как и другие компоненты, из печени. Холестерин является предшественником половых гормонов (андрогенов и эстрогенов). Общность путей биосинтеза этих гормонов, а также потребность в холестерине как структурном элементе мембран половых клеток приводит к тому, что созревание гонад сопровождается повышением общего холестерина крови, а завершение созревания — снижением [17].

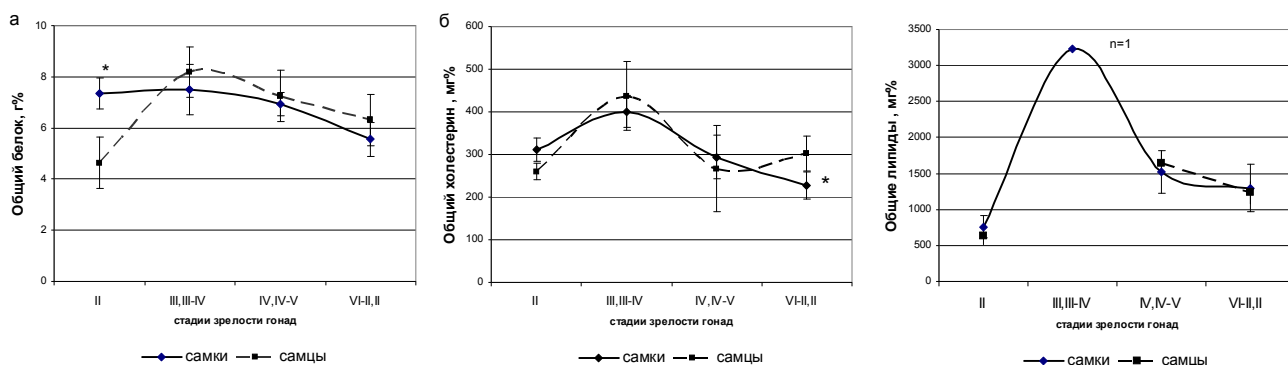


**Рис. 2.** Содержание белка, общих липидов (% массы сухой ткани) и сухого вещества в печени и гонадах производителей калкана на разных стадиях зрелости. (\*) значения показателей весной, достоверно отличающиеся от показателей в осенний период; а — самки, б — самцы

Исследование крови калкана показало, что содержание общего белка у самок осенью существенно выше, чем у самцов (рис. 3). В преднерестовый период у производителей обоих полов отмечены наиболее высокие показатели: 7,5 и 8,2 г%, соответственно, у самок и самцов. В нерестовый период эти показатели ниже, а у отнерестившихся рыб находятся на самом низком уровне — 5,4 и 4,6 г%.

В осенний период самки и самцы имеют невысокие показатели холестерина в крови (311 и 260 мг%). В преднерестовом состоянии у самок холестерин увеличивается (401 мг%), у рыб с выметанной икрой снижается почти в два раза (227 мг%). У самцов показатели составляют, соответственно, 437 и 301 мг%.

У вступивших в нерест самок и самцов содержание общих липидов составляет 1522 и 1644 мг%, соответственно; у отнерестившихся особей показатели ниже — 1296 и 1233 мг%.



**Рис. 3.** Сезонная динамика белка (а), холестерина (б) и липидов (в) в сыворотке крови производителей калкана. (\*) достоверные различия: (а) самцы и самки; (б) самки в преднерестовый и постнерестовый периоды

Таким образом, у производителей калкана, как и у других видов рыб, содержание белка и липидов в крови изменяется в зависимости от степени зрелости гонад, снижаясь с завершением цикла созревания, хотя сезонные, а также половые различия оказались в ряде случаев статистически недостоверными. Возможная причина заключается в лабильности показателей крови, чувствительных к воздействию условий среды, а также, вероятно, обусловленных стрессом при использовании различных орудий лова и разной продолжительности нахождения в них рыб.

*Функциональные показатели в нерестовый период в зависимости от размеров рыб.* Показатели разноразмерных самок в весенний и летний периоды представлены в табл. 1. Готовые к нересту самки (стадия зрелости гонад IV–V) отмечались только в весенний период. В яичнике этих рыб через оболочку просматривались крупные полупрозрачные икринки, но икра в полости тела отсутствовала. Индекс гонад составлял 26,3 %. Среди текущих самок (V, VI–V стадии зрелости) длиной до 54 см индекс гонад был на уровне 11,6 и 11,4 %; более 54 см — 21,3 и 10,9 %.

У всех самок показатели крови в летний период были ниже, чем весной, в т. ч. у рыб, принадлежащих к одной размерной группе и с одинаковым индексом гонад. Это свидетельствует о том, что снижение белка и липидов в крови не всегда сигнализирует о завершении созревания и окончании процесса «поглощения» необходимых веществ яйцеклетками. Известно, что содержание этих показателей в крови контролируется на центральном уровне, а перенос в гонады идет против концентрационного градиента [15, 17]. Очевидно, снижение показателей крови у рыб в летний период вызвано изменением термических условий — повышением температуры воды.

Показатели в печени и гонадах готовых к нересту и нерестящихся самок размером до 54 см, а также крупных рыб, нерестящихся в весенний период, существенно не различались. Так, в икре этих рыб содержалось 60–78 % белка и 16–18,3 % липидов. В то же время у рыб размером более 54 см, нерестящихся летом при высокой температуре воды, количество липидов в текучей икре было существенно (на треть) ниже, чем весной (всего 12 %). Печень таких самок характеризовалась небольшой относительной массой (2,3 %), содержала меньше белка и липидов (на уровне тенденции). Следует отметить, что варьирование содержания липидов в зрелой икре отмечено и у других видов морских рыб [18]. Липиды поддерживают

**Таблица 1.** Функциональные показатели зрелых самок черноморского калкана в весенний и летний периоды

Показатели	Размерная группа, см				
	40–54	40–54	40–54	55–61	55–61
Температура воды, °С*	11–15	11–15	19–22	11–15	19–22
Стадия зрелости гонад	IV–V	V, VI–V			
Индекс гонад, %	26,3±2,2	11,6±1,0	11,4±1,3	21,3±3,1	10,9±0,8
Длина рыб, см	50,5±0,9	49,1±1,2	46,1±1,6	55,7±0,2	58,0±0,8
Масса рыб, г	4909±277	3922±305	3275±402	5840±448	6883±308
Индекс печени, %	3,2±0,2	3,2±0,3	2,8±0,2	3,3±0,4	2,3±0,3***
Коэф. упитанности	2,9±0,1	2,9±0,2	2,9±0,1	2,8±0,1	3,1±0,1
Сыворотка крови					
Белок, г%	6,7±0,6	7,1±0,7	4,8±0,9	7,3±0,6	6,1±0,6
Холестерин, мг%	297±52	254±37	178±35	358	198±21
Общие липиды, мг%	1391±337	1652±274	853	1400	1426±270
Печень					
Белок, % **	9,5±0,9	10,8±1,0	9,0±1,1	11,4±1,5	6,7±0,9
	38,8±4,4	36,8±8,2	34,7±4,8	35,4±2,1	26,8±4,2
Общие липиды, %	35,1±3,5	37,4±5,2	30,5±5,1	38,9±8,1	28,0±2,8
Сухое в-во, %	25,6±1,7	26,3±1,3	26,4±1,6	29,0±1,9	25,6±1,1
Гонады					
Белок, %**	14,2±0,5	12,7±1,8	10,2±1,2	13,0±1,1	12,8±2,5
	60,1±5,3	78,0±16	60,0±7,3	55,6±5,8	52,2±6,1
Общие липиды, %	18,3±0,7	16,7±1,5	17,8±1,8	18,5±1,4	12,0±1,9***
Сухое в-во, %	19,0±1,3	15,6±2,5	16,6±1,3	22,7±1,8	15,4±2,1
Количество экз.	11	9	8	5	7

Примечание: \* температура поверхностного слоя моря; \*\* на единицу массы сырой (вверху), сухой (внизу) ткани; \*\*\* достоверные различия в пределах одной размерной группы

плавучесть икры, а также необходимы для формирования эмбриональной ткани. Снижение их количества в икре у калкана больших размеров могло быть вызвано комплексом факторов: пластическими и энергетическими тратами в связи со значительной массой половых продуктов, высокой температурой воды, летним голоданием.

Самцы-производители калкана с гонадами IV стадии зрелости встречались в уловах только в весенний период при температуре воды 11–15 °С (табл. 2). Существенных различий в показателях белка и липидов в тканях рыб различных размерных групп не отмечено.

**Таблица 2.** Функциональные показатели самцов черноморского калкана в весенний период

Показатели	Размерная группа, см		
	40–44	45–49	50–54
1	2	3	4
Температура воды, °С*	11–15		
Стадия зрелости гонад	IV	IV	IV
Индекс гонад, %	0,86±0,2	0,51±0,1	0,59±0,2
Длина рыб, см	42,1±0,5	46,8±0,5	50,9±0,5
Масса рыб, г	2420±163	2810±150	3725±276
Индекс печени, %	2,5±0,2	2,3±0,2	2,2±0,2
Коэф. упитанности	2,9±0,2	2,7±0,1	2,8±0,2
Сыворотка крови			
Белок, г%	7,1±0,7	7,1±0,5	9,1±0,9

Таблица 2 (окончание)

1	2	3	4
Холестерин, мг%	320±52	161	нет
Общие липиды, мг%	2348±836	1578±218	1216±310
Печень			
Белок, % **	12,6±0,8 32,6±2,9	12,6±0,7 34,9±1,6	13,1±1,6 30,9±4,9
Общие липиды, %	67,3±2,6	70,5±1,9	65,3±3,5
Влага, %	60,2±1,7	62,2±1,5	57,0±3,0
Гонады			
Белок, %**	4,4±0,3 41,7±4,6	4,7±0,2 35,4±2,1	4,0±0,3 35,1±2,2
Общие липиды, %	14,4±0,7	15,1±1,5	13,1±1,7
Влага, %	89,1±0,3	88,9±0,3	89,0±0,2
Количество экз.	10	10	4

Примечание: \*; \*\* обозначения те же, что и в табл. 1.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У половозрелого калкана морфологические (индексы печени, гонад) и биохимические показатели (содержание белка и липидов) изменяются в соответствии с эндогенными ритмами созревания половых продуктов. Наряду с этим, не установлено существенных изменений в упитанности калкана. Относительная стабильность этого показателя, характеризующего величину мышечной массы рыб, свидетельствует о восполнении запасенных в мышцах ресурсов, необходимых для реализации нереста.

У калкана отмечены выраженные половые различия в динамике и в абсолютном содержании белка и липидов в тканях. В норме печень самок по сравнению с самцами имеет более высокий белковый статус. По темпам накопления запасенных в печени липидов самки калкана с гонадами II стадии зрелости опережают самцов, но у зрелых самок содержание липидов в печени существенно ниже, чем у самцов.

За период созревания содержание белка в гонадах самок увеличивается на 50 %, липидов — на 90 %. Наиболее интенсивный белковый рост отмечается при переходе от III–IV к IV–V стадии зрелости. В зрелых гонадах самок содержание белка и липидов выше, чем у самцов.

В текущей икре калкана содержание белка и особенно липидов, варьирует в широких пределах. Наименьшие запасы липидов в икре наряду с признаками истощения ресурсов печени имеют самки размером более 54 см, нерестящиеся в летний период, что может негативно отразиться на выживаемости потомства.

Расхождение в содержании белка в крови самок и самцов калкана с гонадами II стадии зрелости позволяет использовать метод прижизненного исследования крови для выявления половой принадлежности рыб с незрелыми половыми продуктами при выращивании калкана в промышленных условиях. В основном вследствие неоднородности рыб из естественных популяций половые и сезонные различия в показателях крови отмечались только на уровне тенденции. Проведение в дальнейшем регулярных исследований калкана в стационарных условиях хозяйств позволит более точно диагностировать функциональное состояние потенциальных производителей по показателям крови.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. [www.fao.org/fishery/static/FishStatJ/FAO\\_FI\\_Regionals\\_2019.1.0.fws](http://www.fao.org/fishery/static/FishStatJ/FAO_FI_Regionals_2019.1.0.fws) [Электронный ресурс].
2. Гиригосов В.Е., Ханайченко А.Н., Аганесова Л.О., Рауэн Т.В., Смирнов Д.Ю., Баяндина Ю.С., Моисеенко Д.В. Некоторые особенности биотехнологии культивирования черноморского калкана и перспективы ее применения в практическом рыбоводстве // Водные биоресурсы и аквакультура Юга России: матер. Всерос. науч.-практ. конф. (г. Краснодар, 17–19 мая 2018). Краснодар: Изд-во Кубанский гос. ун-т, 2018. С. 318–323.



3. Басова М.М. Роль печени в генеративном процессе у камбаловых рыб (на примере черноморского калкана *Psetta maeutica*) // Экология моря. 2000. Вып. 52. С. 64–67.
4. Басова М.М. Функциональные особенности химического состава печени, мышц и гонад самцов и самок черноморской камбалы : Дис... канд. биол. наук. Севастополь, 2002. 132 с.
5. Марти Ю.Ю. Миграции морских рыб. М: Пищевая промышленность, 1980. 248 с.
6. Бойко Н.Е., Стрижакова Т.В., Рудницкая О.А., Ружинская Л.П., Морозова М.А., Самарская Е.А., Цема Н.И. Материалы к характеристике функционального состояния черноморского калкана *Scophthalmus maeuticus maeuticus* в нерестовый период 2009–2010 гг. // Вопр. рыболовства. 2013. Т. 14, № 2 (54). С. 272–282.
7. Корниенко Г.Г., Бойко Н.Е., Бугаев Л.А., Дехта В.А., Дудкин С.И., Кузина В.Ф., Ложичевская Т.В., Рудницкая О.А., Сергеева С.Г. Физиолого-биохимические и генетические исследования ихтиофауны Азово-Черноморского бассейна : метод. руководство. Ростов-н/Д.: Эверест, 2005. С. 48–56. ISBN 5-7509-0275-7.
8. Таликина М.Г., Воробьева Н.К. Особенности созревания и характер икротетания черноморской камбалы-калкана *Scophthalmus maeuticus* Pallas в связи с проблемой ее искусственного воспроизводства // Труды ВНИРО. 1975. Т. XCVI. С. 7–17.
9. Emmersen B.K., Emmersen J. Protein, DNA and RNA metabolism in relation to ovarian vitellogenic growth in the flounder *Platichthys flesus* (L.) // Comp. Biochem. Physiol. 1976. Vol. 55. Pp. 315–321.
10. Таликина М.Г. Сперматогенез и половой цикл самцов камбалы-калкана *Scophthalmus maeuticus* (Pallas) // Биологические основы морской аквакультуры. К.: Наукова думка, 1975. С. 30–42.
11. Надолинский В.П. Черноморская камбала-калкан *Psetta maeutica* (Pallas, 1814); биология, распределение, состояние популяции, запасы и промысел // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна. Ростов-н/Д., 2012. С. 203–214.
12. Haug T., Gulliksen B. Variations in liver and body condition during gonad development of Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (L.). Fiskeridir. Skr. (Havunders.). 1988. Vol. 18, issue 8. Pp. 351–363.
13. Jobling M. Effects of starvation on proximate chemical composition and energy utilization of plaice, *Pleuronectes platessa* L. // J. Fish Biol. 1980. Vol. 17. Pp. 325–334.
14. Лапин В.Н. Сезонные изменения биохимического состава органов и тканей речной камбалы *Platichthys flesus* Bogdanovi (Sandeberg) Белого моря // Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13, вып. 2 (79). С. 313–327.
15. Tagawa M., Brown C.L. Entry of thyroid hormones into tilapia oocytes // Comp. Biochem. Physiol. 2001. Vol. 129. Pp. 605–611.
16. Carnevali O., Carletta R., Cambi A., Vita A., Bromage N. Yolk formation and degradation during oocyte maturation in sea-bream *Sparus aurata* involvement of two lysosomal proteinases // Biol. Reprod. 1999. Vol. 60. Pp. 140–146.
17. Love R.M. The Chemical Biology of Fishes. N.Y.: Acad. Press, 1980. 2. 943 p.
18. Грауман Г.Б. Изменение биохимического состава икры в зависимости от морфо-биологических особенностей самок балтийской трески // Труды ВНИРО. 1972. Т. LXXX. С. 56–62.