

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ СЕЛЬДИ-ЧЕРНОСПИНКИ  
(*Alosa kessleri kessleri* Gr.)

Л.Ф.Чертов

Гидростроительство на Волге коренным образом изменило условия естественного воспроизводства проходной сельди-черноспинки. Перекрытием русла в районе Волгограда прекращен доступ производителям на места размножения. Пропуск через рыбоход в теле плотины и судоходные шлюзы, безусловно, не обеспечивает воспроизводства запасов сельди-черноспинки на зарегулированных участках реки. В связи с этим назрела необходимость интенсификации работ по сохранению стада этого ценного промыслового объекта в низовье Волги, на зарегулированных участках.

Как показывают наблюдения, косяки черноспинки, заходящие на нерест в реку, сейчас имеют в среднем возраст, превышающий 12 лет, т.е. нерестовое стадо формировалось еще до перекрытия реки у Волгограда. Для разработки мер по искусственному воспроизводству необходимо знание основных закономерностей развития того или иного объекта и требований развивающегося организма к окружающей среде.

Ниже приводится подробное описание эмбрионального развития черноспинки. Материал для статьи собирался на участках Волги от г.Балаково до с.Никольского (низовье реки) в период до и после перекрытия русла плотинами у Куйбышева и Волгограда. Объектом наблюдения служила икра из опытов искусственного оплодотворения, а также икра, скатывавшаяся в реку (результат

естественного вымета). Икру отлавливали сетью Кори стандартных размеров.

Все описание развития икры выполнено на живом материале. Для зарисовок использовали аппарат РА-1. Потребление кислорода определяли респирационным методом, как в проточных (аппарат Крога), так и в непроточных условиях.

Методика определения резистентности зародыша к различным механическим раздражителям заимствована из статьи Н.С.Строганова (1939).

Мы рассматриваем развитие оплодотворенной икры сельди-черноспинки как часть (период) формирования организма, где физиологические и морфологические процессы в развивающемся зародыше имеют взаимно связанные стороны и носят приспособительный характер.

Изучение морфо-экологических закономерностей, а также резистентности к различным условиям существования показало, что период эмбриогенеза сельди-черноспинки, характеризуется определенными, качественно различающимися последовательными этапами.

Наши наблюдения показывают, что весь период эмбрионального развития сельди-черноспинки можно разделить на шесть отдельных этапов, отличающихся как морфологическими, так и физиологическими признаками (обмен, качественно различное состояние живого вещества и т.д.).

#### I этап эмбрионального развития сельди-черноспинки.

Набухание икринки. На протяжении этапа "набухания" икры образуется перивителлиновое пространство, которое заполняется "перивителлиновой" жидкостью. В процессе "набухания" икринки наружный диаметр ее увеличивается в 2,5-3 раза и достигает размеров 2,7-4,1 мм (против 1,2-1,3 мм зрелой икринки, не выметанной в воду).

В конце этапа на анимальном полюсе икринки начинает концентрироваться в виде бугорка зародышевая плазма, образуя бластодиск. Яйца сельди-черноспинки богаты плазмой; высота бластодиска перед началом дробления составляет почти 1/3 диаметра желтка.

Продолжительность первого этапа равна 30-150 мин. Температура воды влияет на длительность прохождения отдельных видов развития. Так, при инкубации икры в воде, имеющей температуру 17-18<sup>0</sup>С, первый этап эмбриогенеза заканчивается в первые 55-60 мин. после оплодотворения. Понижение температуры до 9<sup>0</sup>С удлиняет этап до 150 мин. И, наоборот, повышение температуры воды до 23-30<sup>0</sup>С уменьшает продолжительность этапа до 30-45 мин. Нормальное прохождение этапа возможно (при прочих благоприятных условиях) в температурных пределах от 9 до 30<sup>0</sup>С. Ниже и выше этих температур икринка погибает, не закончив прохождения этапа, или нарушается процесс набухания икринки (табл. I).

Таблица I

Температурные условия прохождения этапов эмбриогенеза сельди-черноспинки

T, °C	Этапы						Примечание
	I	II	III	IV	V	VI	
9	+	-	-	-	-	-	Набухание происходит, но бластодиск ненормален и через несколько суток наступает побеление.
12	+	±	-	-	-	-	Дробление происходит, но неритмично, затем затухает и потом постепенная гибель.
13	+	+	±	±	±	-	Зародыш формируется, но выклева нет. Развитие ненормальное.
14	+	+	±	±	±	±	Ненормальное развитие. Выклев возможен, если подогреть воду на V-VI этапе развития. Но личинки - уроды и нежизнестойки.
16	+	+	+	+	+	+	Развитие происходит нормально.
17	+	+	+	+	+	+	Зона оптимальных температурных условий развития икры сельди-черноспинки.
18	+	+	+	+	+	+	
21	+	+	+	+	+	+	
23	+	+	+	+	+	+	Развитие нормальное.
24	+	+	+	+	+	+	
25	+	+	-	-	-	-	В конце нереста развитие проходит ненормально, в начале же нереста с III этапа нарушения в развитии (уроды)
			+	+	+	+	
26	+	+	±	±	±	±	Ненормальное развитие. Уроды.
28	+	+	-	-	-	-	На III этапе коагуляция желтка.
30	±	-	-	-	-	-	Развития нет. Быстрая коагуляция желтка.

Примечание. "+" - развитие на этапе нормальное; "±" - развитие ненормальное; "-" - нет развития.

Наиболее благоприятной температурой для прохождения этапа надо, по-видимому, считать 17–19°C, что совпадает с температурой воды в реке во время массового нереста сельди.

Если связь интенсивности набухания икринки и изменений температуры можно выразить прямой или обратной зависимостью, то на образование бластодиска изменение температуры влияет менее значительно. Образование бластодиска, несмотря на изменения температуры в пределах более чем 10°C, замедляется или ускоряется в диапазоне всего 25–30 мин.<sup>х/</sup> Наши наблюдения здесь очень немногочисленны и отрывочны, мы ничего не можем сказать о причине этого явления.

Водопроницаемость яйцеклеток изучалась для многих рыб, в том числе и для волжской сельди, подвида, сходного по биологии с исследуемым нами объектом (Строганов, 1939).

Установлено, что общий характер изменений объема всей икринки одинаков для всех исследованных рыб и морских животных. Характер изменений выражается одинаковой кривой (сорбционная кривая).

Это явление объясняется физико-химическими процессами, протекающими в оболочке под влиянием воды; они, как видно, не связаны с актом оплодотворения и с процессами развития оплодотворенной икринки. Общий характер изменений объема всей икринки одинаков как у оплодотворенных, так и неоплодотворенных икринок волжской сельди (Строганов, 1939).

Наши наблюдения за процессом набухания икринки черноспинки<sup>хх/</sup> также позволяют предполагать наличие аналогичного явления (правда, мы не делали расчета объемов, а проводили

---

х/ Необходимо оговорить возможность ошибки и выявления влияния изменений температуры инкубации на образование бластодиска в связи с большой трудностью правильного определения начала образования бластодиска. Однако и эта ошибка не может изменить общий характер зависимости.

хх/ Не набухает лишь незрелая икра, попавшая в воду, вернее происходит лишь очень незначительное обводнение полости между оболочкой и яйцеклеткой. Общий диаметр икринки увеличивается всего на 5–7% в конце "набухания" зрелой икринки.

промеры диаметра икринки). Практически почти невозможно отделить на данном этапе развития икру оплодотворенную от неоплодотворенной, поскольку, кроме увеличения объема, у неоплодотворенной икринки, как и у оплодотворенной, также образуется бластодиск.

Подобное обстоятельство может усложнить инкубирование икры на рыбоводных пунктах. Более того, наличие партеногенетического развития требует разработки специальных приемов для определения процента оплодотворенной икры, снижения отхода икры в период инкубации и ликвидации возможных заболеваний живой икры в результате массовой гибели неоплодотворенных икринок.

У икринок проходных сельдевых рыб отмечено и такое явление: после оплодотворения изменяется объем и собственно икринки (без оболочки). Причем, здесь не наблюдается простого набухания, как у оболочки, а объем изменяется в определенных пределах, отклоняясь в сторону увеличения и в сторону уменьшения от некоторой средней величины; происходит как бы пульсация икринки (Строганов, 1939).

Периодическое изменение объема собственно икринки, по-видимому, играет большую роль в обеспечении водного обмена, отдачи продуктов жизнедеятельности икринки в окружающую среду. Благодаря этому обеспечивается лучший газообмен между икринкой и окружающей средой. Механизм этого явления не изучен; в настоящее время можно отметить лишь то, что пузырьки, появляющиеся в структуре гранул желтка икринки после оплодотворения и потом быстро и бесследно исчезающие, по-видимому, находятся в непосредственной связи с явлением пульсации объема икринки (Крыжановский, 1953).

Все это является биологическим приспособлением к осуществлению высокого уровня процессов обмена веществ на этом этапе развития у волжской сельди и черноспинки. Об интенсивно проходящих процессах обмена можно судить и по интенсивности потребления икринкой кислорода (табл.2).

Таблица 2

Изменение интенсивности дыхания икры сельди-черноспинки при различных температурах

Этап	Стадия развития	Потребление кислорода (в мл/ч на 100 икринок) при температуре		
		18-19 <sup>0</sup> С	20-21 <sup>0</sup> С	22,5-23,7 <sup>0</sup> С
I	Набухание икринки	0,24	0,3	-
	Бластодиск	0,3	-	0,28
II	4 бластомера	0,15	0,27	0,25
	Морула	0,17	0,32	0,024
III	Бластула	0,2	0,5	0,017
	Гастроула (начало)	0,46	0,68	0,6
IV	Нейрула	0,5	1,1	0,62
	Неоформленный зародыш	0,4	0,7	0,3
V	2-6 сегментов	0,32	0,7	0,3
	Сокращение отдельных сегментов	0,14	-	0,26
VI	Дифференцирование глаза	0,4	0,5	0,41
	Подвижный зародыш	0,2	-	0,1
VII	Вращающийся зародыш	0,5	0,66	0,32
	Только что выключившийся зародыш	0,36	-	0,5

На основании всего изложенного можно сделать вывод, что для нормального прохождения первого этапа эмбрионального развития необходимы следующие условия:

- 1) икринка, попавшая в воду, должна быть созревшей;
- 2) прохождение этапа возможно при температурах воды от 9 до 30<sup>0</sup>С, однако наиболее благоприятными температурами (при проведении инкубации икры в рыбоводных целях) следует считать 17-19<sup>0</sup>С (в конце нереста до 20-21<sup>0</sup>С);
- 3) во время образования перивителлинового пространства икринка сельди-черноспинки очень чувствительна к различным механическим раздражителям (удар, падение, сотрясение и др.) (рис.1). Поэтому на рыбоводных пунктах весь процесс оплодотворения, отмывки и отстаивания рекомендуется проводить со всеми предосторожностями.

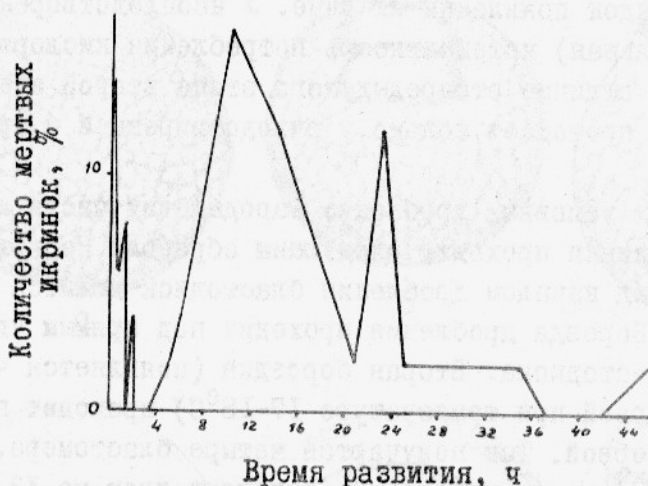


Рис. I. Действие сотрясения на жизнестойкость зародыша сельди-черноспинки

### II этап эмбрионального развития. Дробление blastomeres.

На протяжении второго этапа происходит дробление зародышевой части икринки<sup>X/</sup>. Появляются blastomeres. Число их по мере деления увеличивается, соответственно этому уменьшаются их размеры.

Этот этап начинается с момента образования двух blastomeres и заканчивается blastulой (эпителиальной). Длительность этапа — 6–20 ч (в зависимости от температуры). Прохождение этапа возможно при температурах с 12 до 28°C. Оптимальными температурами для этапа следует считать 16,5–20°C, что следует учитывать при искусственном разведении (см. табл. I).

Для этого этапа характерно нарастание интенсивности потребления кислорода по мере увеличения числа blastomeres. В отличие от предыдущего этапа дробление зародышевой части икринки возможно и в воде соленостью 1,25–2,5‰ (первый этап только в пресной воде).

У неоплодотворенной набухшей икринки процесс дробления blastomeres проходит ненормально. Хотя blastomeres и образуются, но они не имеют правильной формы и соответствующих разме-

X/ Икринки сельди-черноспинки (и волжской) относятся к типу телолецитальных яиц. Зародышевая часть сконцентрирована у одного полюса (А). Дробление зародышевой части неполное, дискоидальное.

ров, время и порядок появления их иные. У неоплодотворенной икринки иная (большая) интенсивность потребления кислорода. Таким образом, в отличие от предыдущего этапа второй этап развития икринки протекает только у оплодотворенной и зрелой икры.

В нормальных условиях дробление зародышевой части икринки сельди-черноспинки проходит следующим образом. Несколько удлинившийся перед началом дробления бластодиск делится на два blastomeres. Борозда дробления проходит под прямым углом к длинной оси бластодиска. Вторая бороздка (появляется через 30 мин. после первой при температуре 17-18°C) проходит под прямым углом к первой. Так получаются четыре blastomeres. Две третьих и четыре четвертых борозды разделяют диск на 32 blastomeres. По мере дробления контур бластодиска постепенно округляется. После многократно повторяющихся делений на поверхности желтка образуется многоклеточный зародышевый купол-морула. Бластула (ранняя, около 1000 клеток) наступает через 6,5 ч после оплодотворения при температуре воды 17-18°C (рис.2).

Характерным для нормального дробления является симметричное расположение делящихся blastomeres, всегда равных по величине и не отличающихся по форме. При дроблении неоплодотворенной икринки получаются неодинаковые blastomeres, не строго и не симметрично расположенные.

Для процесса деления blastomeres сельди-черноспинки характерна определенная ритмика дробления. Так, во время инкубации икры в воде с температурой 17-18°C все дробления blastomeres проходят через 20-35 мин. При развитии икры в иных температурных условиях время между дроблениями соответственно изменяется. Очень резкое нарушение ритма деления blastomeres отмечено у недоброкачественной икры или во время инкубации икры в неблагоприятных температурных условиях, при которых этапы развития икринки проходят ненормально, нет выклева, появляются уродливые формы, или же при резких колебаниях температуры в период инкубации (см. табл. I).

Л.Н.Сомова (1940), также рассматривавшая эмбриогенез волжских сельдей, в свою очередь отмечает наличие вполне определенной ритмики деления blastomeres. Детлаф (1953) аналогичное явление отмечает и для осетровых рыб.



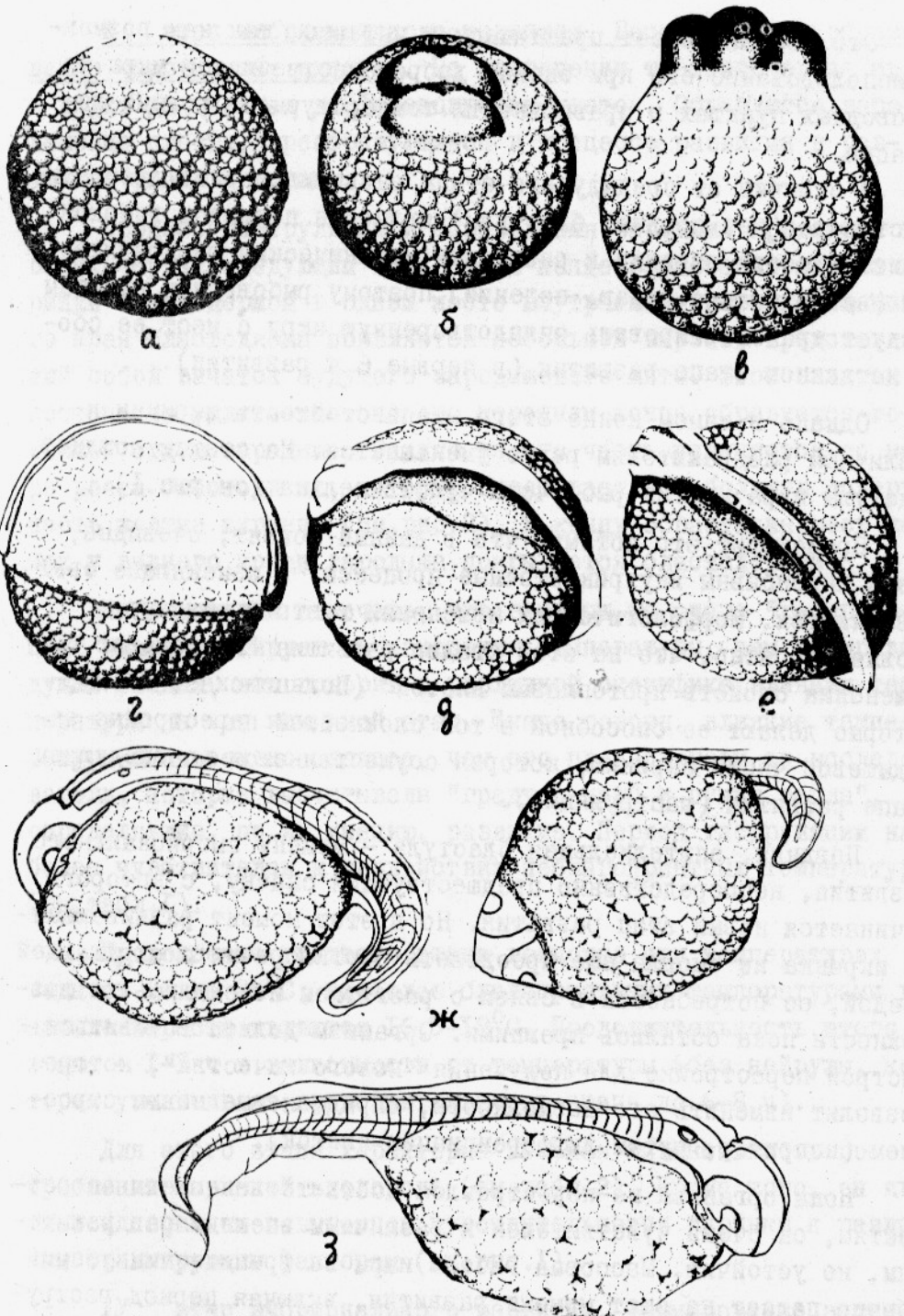


Рис.2. Развитие икры сельди-черноспинки:  
 а - икринка до появления бластодиска (I этап эмбриогенеза);  
 б, в - стадия двух и четырех бластомеров (II этап); г - обраста-  
 ние желтка икринки бластодермой (III этап); д - появление глаз-  
 ных пузырей; е - начало сегментации тела зародыша (IV этап);  
 ж - отделение хвостового отдела от желтка; з - зародыш  
 перед выклевом (V этап эмбриогенеза)

Это явление имеет практический интерес, так как возможно использование его при оценке доброкачественности икры на рыбоводных пунктах и правильности температурного режима инкубации.

В отличие от предыдущего этапа развития период дробления бластомеров (без поздней бластулы) является периодом высокой резистентности икринки к различным механическим раздражителям (встряхивание, удар, падение). Поэтому рыбоводным пунктам следует транспортировать оплодотворенную икру с мест ее сбора на данном этапе развития (в первые 6 ч развития).

Однако в самом конце этого этапа стойкость икринки к различным раздражителям резко уменьшается. На стадии поздней бластулы икра многих рыб очень чувствительна (см. рис. I).

Происходит это потому, что в данный момент, очевидно, очень интенсивны внутриклеточные процессы<sup>х/</sup>, изменяющие свойства клеток. Морфологических изменений в это время нет и вполне вероятно, что на этой стадии развития "происходят.... изменения свойств протоплазмы клеток" (Поляновская, 1949), которые делают ее способной к той сложнейшей перестройке зародышевой части икринки, которая осуществляется на следующем этапе развития (гастрюляция).

Поздняя, эпителиальная бластула — момент эмбрионального развития, непосредственно предшествующий скачку, с которого начинается новый этап развития. Но в этот момент развивающаяся икринка не смогла еще преодолеть противоречия с окружающей средой, ее потребности в связи с развитием изменились, а возможности пока остались прежними. Организм должен готовиться к быстрой перестройке для получения "нового качества", которое позволит изменить его возможности, определяемые новым строением (например, путем дифференциации клеток).

Пока организм не перестроился соответственно его потребностям, он очень чувствителен к различным внешним раздражителям, не устойчив. Массовая гибель икры во время ее инкубации обычно падает на этот момент развития, включая период гастрюляции.

х/ Предположение об интенсивных внутриклеточных процессах подкрепляется наблюдениями над потреблением икринкой кислорода.

III этап эмбрионального развития. Гастрюляция и образование зародышевых пластов. На протяжении третьего этапа происходит дальнейшая дифференцировка клеток. Образуются зародышевые пласты, преобразующиеся в процессе развития в различные ткани и органы.

Процесс гастрюляции и образования зародыша протекает в общих чертах следующим образом: в конце обрастания желтка икринки бластодермой в одном месте внутренней части утолщенного края бластодиска появляется небольшой вырост, представляющий собой зачаток будущего зародышевого щита. Этот зачаток постепенно удлиняется, на его переднем конце образуется головной отдел зародыша. Задняя же его часть удлиняется по мере роста бластодиска, который охватывает все большую поверхность желтка икринки (см.рис.2). К концу обрастания весь желток у заднего конца зародыша покрывается бластодермой.

Наблюдениями отмечено, что зародыш на этапе "гастрюляции" иначе реагирует на изменения температуры, чем на предыдущих этапах, что говорит о различной специфике влияния температуры на тот или иной этап. Иначе говоря, влияние температуры значительно сложнее, чем это предполагали те исследователи, которые высчитывали "градусо-дни" и "суммы тепла", определявшие, по их мнению, развитие. Период гастрюляции наиболее чувствителен к воздействию неблагоприятных температур (см.табл.1).

Прохождение третьего этапа возможно при температурах воды от 16 до 24<sup>0</sup>С; наиболее благоприятными температурами в начале нереста являются 16,5-18<sup>0</sup>С. Продолжительность этого этапа - 1-3 ч в зависимости от температуры (без нейрулы, которая увеличивает продолжительность этапа до 6-8 ч).

Для этого этапа характерна высокая интенсивность потребления икринкой кислорода (см.табл.2). Кроме того, он является периодом повышенной чувствительности икринки к различным травмирующим факторам (см.рис.1).

IV этап эмбрионального развития. Формирование зародыша. На протяжении четвертого этапа происходит закладка основных органов и систем зародыша. Появляются глаза, хорда, слуховые пузырьки, пронефрос, сердце, два пузырька Купфера, кишечник,

начинается сегментация тела зародыша. Длительность этого этапа - 10-16 ч при температурах воды от 16 до 25<sup>0</sup>С.

На четвертом этапе развития икринка обладает повышенной резистентностью к травмирующим факторам и потребляет кислорода значительно меньше, чем на предыдущем этапе. На 28-30 часу развития очень хорошо просматривается хорда. В конце этапа головной мозг отделяется от спинного.

В начале этапа появляется сначала один купферовский пузырек, в самом конце этапа он делится на два, а в момент начала отделения хвостовой части зародыша от желтка пузырьки исчезают. В процессе развития эти пузырьки меняют свое местоположение.

Из органов чувств первым закладываются (см.рис.2) большие глаза в виде пузырей, овальной формы, без хрусталика (на 26-28 часу развития при температуре воды 17-18<sup>0</sup>С). Слуховая капсула закладывается не позже 30-32-го часа развития.

На этом же этапе закладываются первые сегменты, появляющиеся вскоре после закладки глазных пузырей и располагающиеся в задней части туловищного отдела зародыша. Число их быстро увеличивается, причем сегментация более интенсивно проходит к концу туловищной и хвостовой части зародыша. Тело зародыша совершенно прозрачно. Пигментация отсутствует как на теле зародыша, так и на желтке. Нет зачатка грудного плавника. Зачаток сердечной сумки появляется на 30-31-м часу развития, первые сокращения начинаются тогда, когда у зародыша имеется более 27 миотомов. Первые сокращения сердечной сумки аритмичны и неполны. Сосудистая система отсутствует, нет форменных элементов крови. Число сокращений сердечной сумки не превышает 6-13 в минуту (при температуре 17-18<sup>0</sup>С).

У этап эмбрионального развития. Начало движения зародыша. На пятом этапе эмбрионального развития отмечен дальнейший рост всех органов и систем, закладывающихся на предыдущем этапе. Полностью отчленяется хвостовой отдел от желтка, появляется зачаток грудного плавника, в глазу есть хрусталик, в конце этапа зародыш имеет столько же сегментов, сколько их было в момент выклева. В отличие от предыдущих

этапов на теле зародыша и желтка появляются первые, очень мелкие нежные пигментные клетки (меланофоры)<sup>х/</sup>. Клетки не образуют скоплений (см.рис.2).

Наиболее характерным для этапа, во-первых, является ритмично пульсирующее (29-31 сокращение в минуту при 17-18<sup>0</sup>С) сердце и очень небольшое количество эритроцитов и, во-вторых, на данном этапе отмечено начало движения зародыша.

В начале этапа (33 ч развития) отдельные сегменты туловищной части зародыша приобретают способность сокращаться. По мере развития эта способность усиливается.

В возрасте 40 ч зародыш очень интенсивно изгибает часть туловища и весь хвостовой отдел. Намечается ритмичность этих движений. Так, в минуту зародыш совершает около 45 колебаний (по 2-3 резких движения) после 1,5-1,7 сек. неподвижного состояния. По мере повышения температуры воды число движений увеличивается.

Однако зародыш на данном этапе развития совершает изгибы тела только в горизонтальной плоскости. Извлеченный из оболочки зародыш не плавает.

Прохождение пятого этапа возможно в диапазоне от 16 до 25<sup>0</sup>С. Оптимальными для этапа следует считать температуры 17-19<sup>0</sup>С в начале нереста и 20-21<sup>0</sup>С в конце.

VI этап. На 42-44 часу развития у зародыша в икринке имеется полное число сегментов, дифференцированные глаза (без пигмента), слуховая капсула, зачаточные грудные плавники и плавниковая кайма. Голова плотно присоединяется к желточному мешку. Хвостовая часть зародыша от желтка отделена.

Для зародыша на данном этапе характерно интенсивное перемещение внутри оболочки икринки как в вертикальной, так и в горизонтальной плоскостях. Эти движения так резки и часты, что в опытных условиях, в чашках Петри, икринки сдвигаются с места. Зародыш, искусственно извлеченный из оболочки икринки, плавает, его поведение не отличается от зародыша, выключенного из икринки самостоятельно.

---

х/ Л.Н.Сомова (1940) указывает, что меланофоры появляются еще раньше.

На последнем этапе эмбриогенеза появляются железы вылупления. Они располагаются на боковых, призатылочной и передней частях головы. Продуцируемый ими энзим выклева помогает разрыву, "расплавлению" оболочки. Отмечено, что эти вещества в активном состоянии могут быть только при определенных температурах:  $14,5^{\circ}\text{C}$  - нижняя граница деятельности энзима. В связи с этим температурный режим инкуации икры черноспинки на рыбоводных хозяйствах должен быть предусмотрен в соответствующих границах, обеспечивающих своевременный выклев.

Зародыш на этом этапе не имеет визуально различимых морфологических отличий от уже выклюнувшегося из оболочки. Увеличивается лишь интенсивность потребления кислорода и учащается ритм пульсации сердца с 58-60 сокращений до 88 (при  $18-19^{\circ}\text{C}$ ) в минуту. Эти изменения в жизнедеятельности организма связаны со значительно возросшей подвижностью рыбки.

Суммируя изложенное, следует отметить, что сельдь-черноспинка имеет целый ряд приспособлений, обеспечивающих успешное развитие ее икры при скате в потоке с высоким и относительно постоянным содержанием кислорода, в определенном температурном диапазоне.

Однако следует учитывать, что постоянство высокого содержания кислорода в местах ската икры привело к одностороннему приспособлению икры черноспинки к наилучшим условиям аэрации. Икра сельди при недостатке кислорода погибает раньше икры рыб других экологических групп.

На отдельных этапах развития икринка очень чувствительна к различным механическим раздражениям, легко травмируется и погибает. Поэтому на рыбоводных хозяйствах, где будет проводиться инкуация икры, транспортировку икры и смену воды в инкуаторах рекомендуется осуществлять на II или IV этапах эмбриогенеза черноспинки, когда зародыш имеет относительно высокую резистентность к различным раздражителям.

#### Л и т е р а т у р а

- Арнольд И. Опыты искусственного оплодотворения сельди-черноспинки. "Вестник рыб.пром-сти". Т. XXI, 1906.
- Брагинская Р.Я. К вопросу о развитии черноспинки и волжской сельди. Тр.ИМЖ АН СССР. Вып.16, 1958.

- Детлаф Т.А. Зависимость темпа дробления яиц осетровых рыб от температуры. ДАН СССР. Т.91, № 3, 1953.
- Крыжановский С.Г. Экологические группы рыб и закономерности их развития. Тр.ТИНРО. Т.ХХУП, 1948.
- Крыжановский С.Г. Особенности зрелых яиц костистых рыб. "Вопросы ихтиол." Вып.1, 1953.
- Рыжков Л.П. Дыхательный обмен у икры севанской форели. ДАН АН Армянской ССР. Т.ХХХУП. Вып.5, 1963.
- Сомова Л.Н. Развитие сельди-черноспинки. Тр.ВНИРО. Т.14, 1940.
- Строганов Н.С. Выживание икры и молок сельдевых при различных внешних условиях. "Зоол. журн." Т.ХУП. Вып.2, 1938.
- Строганов С.Г. Проницаемость яйцеклеток для воды. Уч. зап. МГУ. Вып.33, 1939.
- Строганов С.Г. Резистентность икры волжской сельди к некоторым факторам внешней среды. Уч. зап. МГУ. Вып.33, 1939.
- Чертов Л.Ф. Биология размножения и развития сельди-черноспинки в связи с искусственным разведением. "Охрана рыбных ресурсов". М., Вып.6, 1966.