

УДК 597.442.591.5.6.

СОЗРЕВАНИЕ И ПЛОДОВИТОСТЬ КАЛУГИ *ACIPENSER DAURICUS*

© 2012 г. В. Н. Кошелев, Г. И. Рубан*

Хабаровский филиал Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра – ХфТИНРО-центр, Хабаровск

*Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва

E-mail: scn74@mail.ru

Поступила в редакцию 26.09.2011 г.

На многолетних материалах проанализированы особенности созревания и динамика плодовитости калуги *Acipenser dauricus*. Определены размеры, масса тела и возраст рыб при достижении половой зрелости. Показана связь плодовитости с размерно-весовыми и возрастными показателями самок. Выявлено снижение абсолютной и относительной плодовитости в последние годы, предположительно обусловленное снижением обеспеченности пищей калуги и антропогенным воздействием.

Ключевые слова: калуга, Амурский лиман, созревание, абсолютная и относительная плодовитость.

Калуга *Acipenser dauricus* является одним из трёх представителей семейства Acipenseridae, обитающих в бассейне и лимане Амура, а также в прибрежных водах Охотского и Японского морей. Ранее она имела большое промысловое значение, её ежегодный вылов в конце XIX в. достигал 600 т (Крюков, 1894). Вследствие катастрофического снижения запасов, вызванного браконьерством, в 1958 г. был введён запрет на промысел калуги, действие которого продолжается по настоящее время. В последние годы пресс браконьеров, вылавливающих преимущественно половозрелых особей, настолько велик, что они встречаются только в Амурском лимане и на прилегающей прибрежной акватории.

В связи с неудовлетворительным состоянием популяции калуги она включена в Красную книгу Международного союза охраны природы (МСОП-IUCN) по категории “Е” как вид, находящийся под угрозой исчезновения. В настоящее время необходима разработка мер по восстановлению численности вида, что требует знания его биологии, в частности, особенностей естественного воспроизводства. Предпринимаемые в последние годы попытки индустриального разведения калуги придают особую важность исследованиям особенностей её созревания и формирования плодовитости.

Цель работы – исследование созревания и плодовитости калуги.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом служили производители калуги, мигрирующие из Амурского лимана на нерест в р. Амур. Лов проводили в мае–октябре в устье реки, на тоне у г. Николаевск-на-Амуре. Всего в

2005–2008 гг. было отловлено 448 производителей калуги.

Всех пойманных особей подвергали биологическому анализу по общепринятой методике (Правдин, 1966). У рыб измеряли длину тела от вершины рыла до окончания средних лучей хвостового плавника (АС) и определяли массу тела (И). Стадии зрелости гонад оценивали по шкале зрелости Трусова (1964). Индивидуальную абсолютную плодовитость (ИАП) определяли весовым методом. Всего ИАП была определена у 154 самок калуги. Возраст определяли по методике Чугуновой (1959) с использованием спилов маргинальных лучей грудного плавника толщиной 0.2–0.4 мм, которые просматривали под бинокляром (МБС-10) в падающем свете. Возраст определён у 323 производителей калуги.

Математическую обработку материала проводили с использованием вариационно-статистических методов (Плохинский, 1970).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Возраст достижения калугой половой зрелости, приводимый разными авторами, варьирует в широких пределах (табл. 1). По-видимому, различия оценок данного показателя обусловлены тем, что материал для исследования был собран с помощью разных орудий лова – перемёты (Солдатов, 1915; Пробатов, 1935) и сети (Свирский, 1967, 1971; Крыхтин, Горбач, 1994, 1996), на разных участках исторического ареала – в нижнем Амуре (Солдатов, 1915; Пробатов, 1935), в 360 км от устья Амура (Свирский, 1967, 1971), в Амурском лимане (Крыхтин, Горбач, 1994, 1996). Определение возраста в упомянутых работах про-

Таблица 1. Возраст достижения калугой *Acipenser dauricus* половой зрелости по литературным данным

Источник информации	Возраст, лет		
	самцы	самки	оба пола
Солдатов, 1915	—	—	16–17
Пробатов, 1935	—	—	20
Свирский, 1967, 1971	15–17	18–22	15–22
Крыхтин, Горбач, 1994, 1996	17–19	20–22	17–22

Таблица 2. Размерно-возрастные показатели исследованных производителей калуги *Acipenser dauricus*, 2005–2008 гг.

Показатели	Самки			Самцы		
	lim	$M \pm m$	<i>n</i>	lim	$M \pm m$	<i>n</i>
Длина (АС), см	154–281	211.7 ± 1.74	181	150–323	192.3 ± 1.37	259
Масса тела, кг	28–217	84.7 ± 2.48	181	25–278	59.7 ± 1.76	259
Возраст, лет	21–43	31.8 ± 0.38	140	18–55	27.3 ± 0.37	183

Примечание. Здесь и в табл. 3–5: lim — пределы варьирования показателя, $M \pm m$ — среднее значение показателя и его ошибка, *n* — число исследованных особей, экз.

водилось, как правило, по спилам маргинальных лучей, за исключением работы Солдатова (1915), в которой регистрирующей структурой служил cleitrum. Эти обстоятельства делают данные разных авторов о возрасте достижения калугой половой зрелости несопоставимыми.

В наших уловах минимальная длина тела у самцов с гонадами IV стадии зрелости составляла 150 см, масса — 25 кг, у самок соответственно 154 см и 28 кг (табл. 2). Все особи были отловлены в 2005–2008 гг. в период нерестовой миграции примерно за 10–20 дней до нереста. Минимальный возраст производителей в уловах составил 18 лет для самцов и 21 год для самок.

Отделить впервые нерестующих производителей от повторно размножающихся особей без гистологического анализа затруднительно, однако можно предположить, что возраст достижения половой зрелости у калуги варьирует в широких пределах, как и у других осетровых (Дюжиков, Серебрякова, 1964; Павлов, Распопов, 1971; Казанский, 1979; Сайфулин, 1980; Акимова, 1981; Рубан, 1999; Кузнецов, 2000). Самцы калуги, как и у большинства осетровых (Распопов, 1993; Кузнецов, 2000; Кошелев, 2010), созревают при меньших размерах, массе тела и возрасте, чем самки (рис. 1–3). Возрастной состав самцов и самок калуги, мигрирующих на нерест, в наших уловах неодинаков. У самцов калуги модальной является возрастная группа 27–28 лет, а у самок — 31–32 года (рис. 3).

Каспийская белуга *Acipenser huso* (= *Huso huso*) созревает при длине 140–160 см и массе тела 15–30 кг (Распопов, 1993; Распопов, Кобзева, 2007).

Минимальный возраст зрелых самок белуги составляет 15 лет, самцов — 11 лет (Распопов, 1993). Размерно-весовые показатели белуги и калуги при достижении ими половой зрелости близки, однако возраст созревающей калуги значительно больше. Это совпадает с мнением ряда авторов о том, что половое созревание рыб в большей степени связано с достижением ими определённых размеров, чем с возрастом (Монастырский, 1951; Никольский, 1953; Васнецов, 1954). Однако связь размеров и возраста производителей при достижении ими половой зрелости сложна и определяется термическими и трофическими условиями существования популяций. Известно, что в популяциях одного вида возраст достижения половой зрелости определяется темпом развития, зависящим в основном от термических условий, в то время как размеры производителей, при которых они достигают половой зрелости, определяются темпом роста, зависящем как от термических, так и трофических условий водоёма (Шатуновский, Рубан, 2010). По-видимому, более позднее по сравнению с белугой созревание калуги обусловлено относительно суровыми термическими условиями обитания калуги в лимане и низовьях Амура, где годовая сумма тепла составляет 1944–2389 градусо-дней против 4800–5000 градусо-дней в северной части Каспийского моря (Косарев, 1975; Каспийское море ..., 1986).

Повторный нерест у самцов калуги, по данным Свирского (1971), наблюдается через 3–4 года, по данным Крыхтина (1981, 1986) — через 4 года, а у самок — через 4–5 лет (Свирский, 1971; Крыхтин, 1981, 1986). У азовской белуги межнерестовые ин-

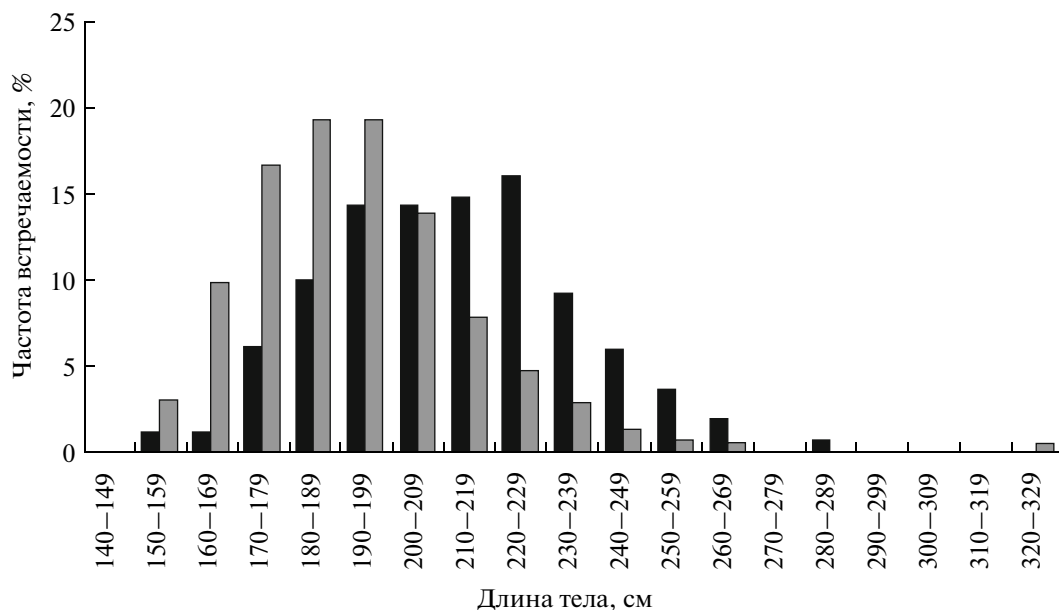


Рис. 1. Распределение частот встречаемости производителей калуги *Acipenser dauricus* по длине тела, 2005–2008 гг.: (■) — самки, 181 экз., (▒) — самцы, 259 экз.

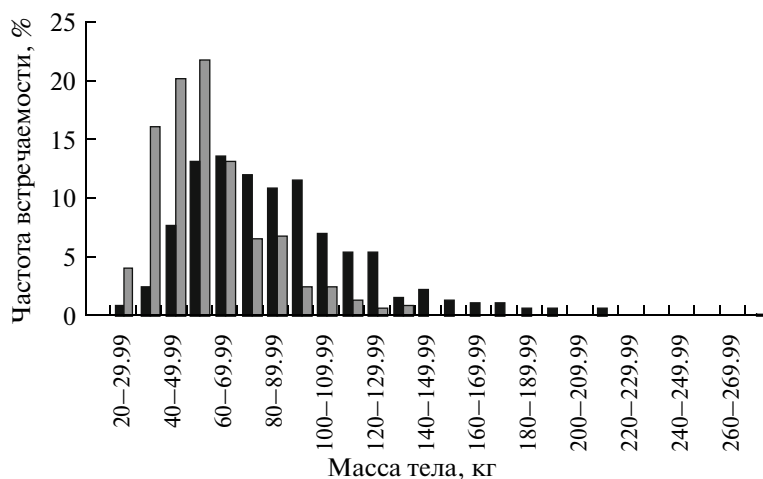


Рис. 2. Распределение частот встречаемости производителей калуги *Acipenser dauricus* по массе тела, 2005–2008 гг.; обозначения см. на рис. 1.

тервалы по нерестовым маркам на спилах лучей оценены в 3–8 лет и в среднем составляют 5.3 года для самок и 4.7 — для самцов (Макаров, 1970). У каспийской белуги с помощью анализа изменений темпа линейного и весового роста половозрелых особей показано, что самки повторно размножаются через 4–8 лет, самцы — через 4–7 лет (Распопов, 1993). Как видно из приведённых данных, межнерестовые интервалы у калуги меньше, чем у белуги. Следует отметить, что оценки продолжительности межнерестовых интервалов в связи с использованием разных методов исследований и отсутствием данных мечения производи-

телей этих видов как на Волге, так и на Амуре весьма спорны.

ИАП калуги в 2005–2008 гг. варьировала от 130.3 до 1078.3 тыс. икринок, составляя в среднем 492.7 ± 14.36 тыс. икринок ($n = 154$). Это значение меньше, чем у белуги из Волги, где средний показатель в 1970–1985 гг. варьировал от 580.9 до 832.7 тыс. икринок (Распопов, Кобзева, 2007).

С увеличением длины, массы и возраста калуги ИАП повышалась (табл. 3–5), что характерно и для других видов рыб и, в частности, осетровых (Соколов, 1965; Браценюк, 1972; Соколов, Малиутин, 1977; Распопов, Дубинин, 1990; Рубан,

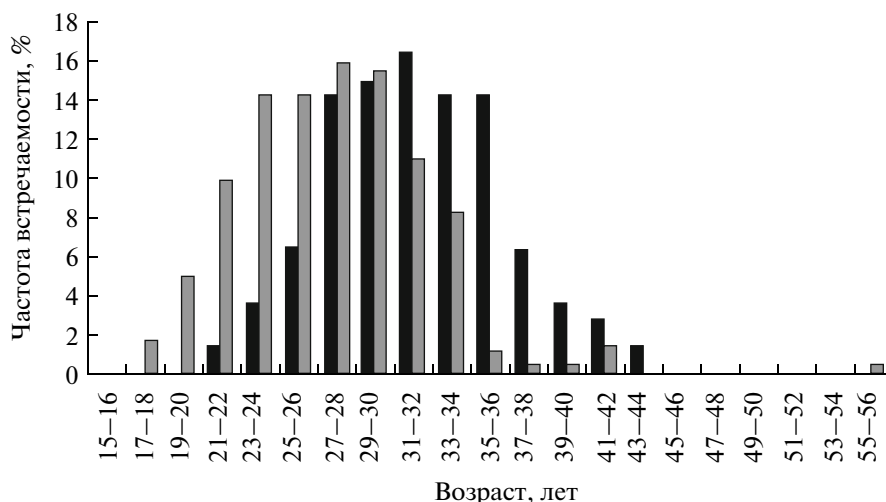


Рис. 3. Распределение частот встречаемости производителей калуги *Acipenser dauricus* по возрасту, 2005–2008 гг. (самки 140 экз., самцы 183 экз.); обозначения см. на рис. 1.

1999; Распопов, Кобзева, 2007; Кошелев, 2010). Наиболее тесная связь данного показателя у калуги наблюдалась с массой тела самок, в меньшей степени – с длиной их тела, и ещё меньше – с возрастом. Аналогичная закономерность отмечена для ряда других видов рыб (Хохлова, 1955; Белянина, 1964; Анохина, 1969; Никольский, 1974; Володин, 1979, 1982; Макарова, Шатуновский, 1984; Кошелев, 2010).

ИАП калуги варьировала в широких пределах (табл. 3–5). Минимальное значение (130.03 тыс. икринок) отмечено у самки АС 159 см и массой 29.6 кг. Интересно, что самая маленькая в выборке самка (154 см, 28 кг) имела значительно бóльшую плодовитость – 231.5 тыс. икринок. Наибольшая плодовитость была у самки АС 262 см с массой 161.6 кг. У четырёх более крупных самок в нашей выборке плодовитость была меньше. В связи с высокой вариабельностью плодовитости у одноразмерных особей представляет интерес анализ частных коэффициентов корреляции ИАП калуги с размерно-возрастными показателями

самок. Частные коэффициенты корреляции, вычисленные по данным табл. 6, показали, что при исключённом влиянии массы тела корреляция ИАП с длиной тела самок отсутствует ($r_{12 \times 3} = 0.1$, $p > 0.1$), однако обнаруживается достоверная положительная связь ИАП с длиной тела самок при исключённом влиянии их возраста ($r_{12 \times 4} = 0.58$, $p < 0.001$). ИАП положительно скоррелирована с массой тела самок при исключённом влиянии длины их тела ($r_{13 \times 2} = 0.33$, $p < 0.01$). Ещё более тесная связь обнаружена между ИАП и массой тела самок при исключённом влиянии их возраста ($r_{13 \times 4} = 0.63$, $p < 0.001$). Частный коэффициент корреляции второго порядка между ИАП и длиной тела самок при исключённом влиянии массы тела и возраста самок свидетельствует об отсутствии связи между этими параметрами ($r_{12 \times 34} = 0.12$, $p > 0.1$). Частный коэффициент корреляции второго порядка между ИАП и массой тела самок при исключённом влиянии длины тела и возраста самок демонстрирует достоверную положительную связь ($r_{13 \times 24} = 0.32$, $p < 0.05$). Наибо-

Таблица 3. Абсолютная плодовитость самок калуги *Acipenser dauricus* разной длины, 2005–2008 гг.

Длина тела (АС), см	Плодовитость, тыс. икринок			n
	$M \pm m$	lim	σ	
150–170	234.8 ± 37.85	130.3–303.6	75.7	4
171–190	312.6 ± 14.99	191.5–507.8	68.7	21
191–210	402.6 ± 15.34	192.9–661.8	99.4	42
211–230	535.4 ± 16.70	330.3–866.2	119.2	51
231–250	616.5 ± 29.78	373.8–995.8	151.8	26
251–270	813.8 ± 52.61	559.3–1078.3	166.4	10

Примечание. Здесь и в табл. 4, 5: σ – стандартное отклонение.

Таблица 4. Абсолютная плодовитость самок калуги *Acipenser dauricus* с разной массой тела, 2005–2008 гг.

Масса тела, кг	Плодовитость, тыс. икринок			n
	$M \pm m$	lim	σ	
21–40	256.7 ± 25.62	130.3–329.3	67.8	7
41–60	328.6 ± 15.26	191.4–509.6	80.7	28
61–80	417.3 ± 15.71	227.4–583.1	86.1	30
81–100	533.6 ± 17.87	364.4–866.1	107.2	36
101–120	584.2 ± 30.12	357.9–818.2	141.3	22
121–140	625.4 ± 31.53	413.4–839.4	109.2	12
141–160	730.9 ± 66.79	555.8–850.9	149.3	5
161–180	903.5 ± 89.40	783.1–1078.2	154.8	3
181–200	853.6 ± 115.22	559.3–1072.6	230.4	4

Таблица 5. Абсолютная плодовитость самок калуги *Acipenser dauricus* разного возраста, 2005–2008 гг.

Возраст, лет	Плодовитость, тыс. икринок			n
	$M \pm m$	lim	σ	
21–25	350.9 ± 37.33	234.9–507.8	105.6	8
26–30	384.0 ± 23.62	130.2–818.2	131.4	31
31–35	497.9 ± 19.72	227.4–737.6	118.2	36
36–40	570.9 ± 46.00	330.3–995.8	195.4	18
41–45	705.4 ± 87.21	386.7–1078.3	230.9	7

лее тесная связь обнаружена между ИАП и возрастом самок при исключённом влиянии длины и массы их тела ($r_{14 \times 23} = 0.67$, $p < 0.001$). Таким образом, анализ показал, что ИАП положительно скоррелирована с длиной и массой тела самок и их возрастом, однако у самок одинаковой массы тела ИАП не связана с длиной их тела, но у одно-возрастных самок связь ИАП с длиной их тела положительна. В то же время ИАП обнаруживает положительную связь с массой тела как у одноразмерных, так и одновозрастных самок.

Индивидуальная относительная плодовитость (ИОП) калуги в 2005–2008 гг. варьировала от 3.0 до 9.3 шт/г, составляя в среднем 5.7 ± 0.10 шт/г. Обнаружена отрицательная корреляция ИОП с длиной и массой тела самок и их возрастом (табл. 7).

Аналогичные корреляции отмечались ранее как для калуги (Крыхтин, Горбач, 1996), так и амурского осетра *A. schrenckii* (Кошелев, 2010), а также сибирского осетра *A. baerii* из р. Лена (Соколов, 1965; Рубан, 1999) и оз. Байкал (Егоров, 1961).

Анализ частных коэффициентов корреляции, вычисленных по данным табл. 7, показал, что существуют лишь достоверная отрицательная корреляция ИОП с длиной тела самок при исключённом влиянии их возраста ($r_{12 \times 4} = -0.25$, $p < 0.05$) и достоверная отрицательная корреляция ИОП с массой тела самок при исключённом влиянии их возраста ($r_{13 \times 4} = -0.40$, $p < 0.01$). Остальные частные коэффициенты корреляции ИОП с параметрами самок статистически недостоверны.

Таблица 6. Коэффициенты корреляции индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП) калуги *Acipenser dauricus* с размерно-возрастными показателями самок, а также между размерно-возрастными показателями самок ($n = 100$)

Параметры	Параметры		
	Длина тела	Масса тела	Возраст
ИАП	0.74 , $p < 0.001$	0.77 , $p < 0.001$	0.57 , $p < 0.001$
Длина тела	—	0.93 , $p < 0.001$	0.74 , $p < 0.001$
Масса тела		—	0.75 , $p < 0.001$

Таблица 7. Коэффициенты корреляции индивидуальной относительной плодовитости (ИОП) калуги *Acipenser dauricus* с размерно-возрастными показателями самок, а также между размерно-возрастными показателями самок ($n = 100$)

Параметры	Параметры		
	Длина тела	Масса тела	Возраст
ИОП	$-0.451, p < 0.001$	$-0.451, p < 0.001$	$-0.410, p < 0.001$
Длина тела	—	$0.93, p < 0.001$	$0.74, p < 0.001$
Масса тела		—	$0.75, p < 0.001$

Из частных коэффициентов корреляции ИОП с параметрами самок достоверен лишь коэффициент корреляции ИОП с массой тела самок при исключённом влиянии их длины тела и возраста ($r_{13 \times 24} = -0.36, p < 0.01$). Таким образом, корреляционный анализ показал отрицательную связь с размерно-весовыми и возрастными показателями самок.

Масса зрелых неовулировавших икринок у самок калуги перед нерестом варьировала от 16.2 до 24.1 мг и в среднем составляла для 30 исследованных зрелых самок 20.2 ± 0.38 мг, размеры икринок — 3.44×3.06 мм. Корреляция массы зрелых икринок с параметрами самок была исследована на небольшой выборке ($n = 9$). Однако даже на таком материале обнаружена сильная положительная корреляция массы икринок с длиной ($r = 0.82, p < 0.01$), массой ($r = 0.81, p < 0.01$) и возрастом самок ($r = 0.79, p = 0.01$), что отмечено и для других видов рыб (Соколов, 1965; Шатуновский, Рубан, 2009; Кошелев, 2010). По мнению ряда авторов, из крупных икринок вылупляются более крупные и жизнеспособные личинки (Морозов, 1951; Семенов, 1963; Соколов, 1965; Поляков, 1968). В связи с этим можно предполагать, что потомство от крупноразмерных самок калуги, имеющих более крупную по сравнению с мелкими особями икру, должно быть более жизнеспособным. Част-

ные коэффициенты корреляции массы икринок калуги с размерно-возрастными параметрами самок в силу незначительной численности исследованной выборки были недостоверны.

Исследование многолетней динамики воспроизводительной способности калуги показало, что ИАП калуги в настоящее время существенно меньше, чем в 1960–1990-е гг., когда она составляла в среднем 977.4 ± 23.69 тыс. икринок (Крыхтин, Горбач, 1996). Основной причиной такого снижения является уменьшение доли крупных самок, имеющих высокую плодовитость. Так, в уловах доля зрелых самок $AC > 250$ см к настоящему времени снизилась с 30.9 до 6.5%. Сравнение самок калуги из наших уловов и самок, исследованных в 1960–1990-е гг. (Крыхтин, Горбач, 1996), имеющих одинаковые длину и массу тела, демонстрирует снижение за прошедшее время ИАП на 30.0 и 23.1% в соответствующих размерных и весовых классах (рис. 4, 5). Относительная плодовитость калуги снизилась на 19.7% — с 7.1 (Крыхтин, Горбач, 1996) до 5.7 шт/г.

Одной из причин снижения плодовитости калуги, вероятно, является снижение обеспеченности пищей. Основу питания калуги массой более 20 кг составляют тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus* (Крыхтин, Горбач, 1994). В течение XX в. численность лососёвых в бассейне и лимане Аму-

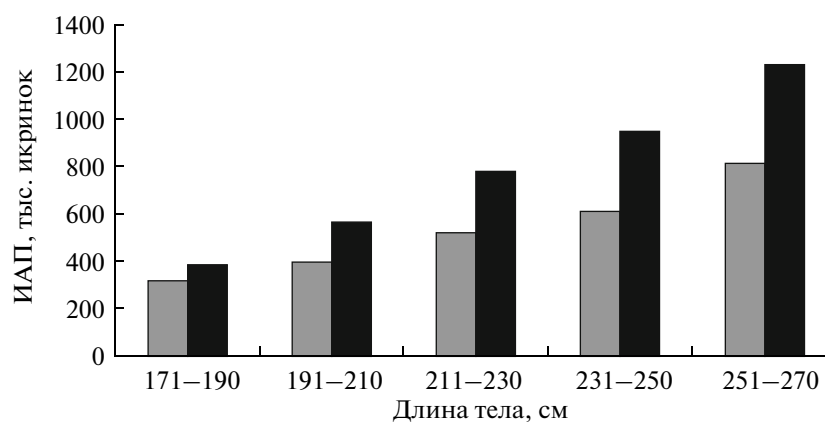


Рис. 4. Зависимость индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП) калуги *Acipenser dauricus* от длины тела в разные периоды: (□) — 2005–2008 гг., (■) — 1963, 1965, 1969, 1971–1990 гг.

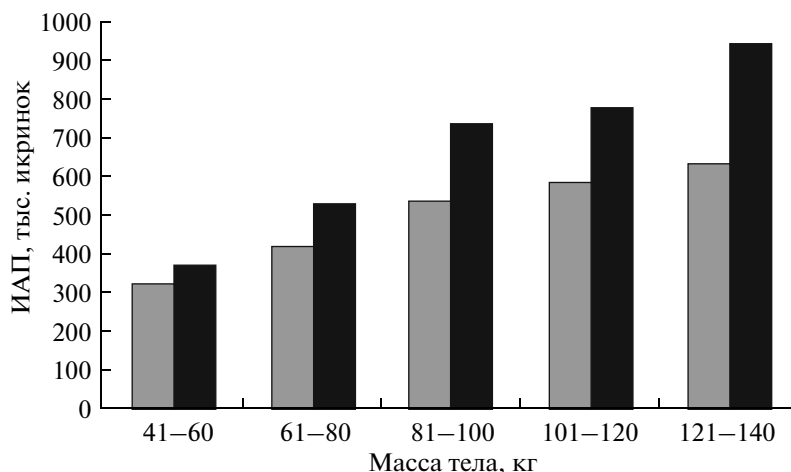


Рис. 5. Зависимость индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП) калуги *Acipenser dauricus* от массы тела в разные периоды; обозначения см. на рис. 4.

ра уменьшилась, соответственно снизились и их уловы с 93.5 до 3.0 тыс. т (Новомодный и др., 2004). Это не могло не отразиться на обеспеченности пищей калуги, что в свою очередь могло сказаться на её плодовитости. Снижение плодовитости в период ухудшения условий питания типично для многих видов рыб (Поляков, 1968).

Другой причиной снижения плодовитости калуги может служить ухудшение экологических условий её обитания в бассейне Амура (Шестеркин, 2007; Шестеркин, Шестеркина, 2001, 2002, 2003, 2006; Гаретова и др., 2007). У ряда видов амурской ихтиофауны наблюдается политоксикоз, следствием которого является изменение структуры тканей исследованных особей (Кондратьева и др., 2003). Возможно, что отмеченное нами снижение абсолютной и относительной плодовитости калуги вызвано загрязнением среды обитания. Аналогичное снижение плодовитости было отмечено для белуги Волго-Каспийского бассейна, где её индивидуальная плодовитость в 1970–1982 гг. снизилась на 30.2% по сравнению с 1921–1924 и 1928–1930 гг. при тех же размерных характеристиках самок (Распопов, 1987).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования показали, что созревание производителей калуги растянуто во времени. Самцы и самки этого вида достигают половой зрелости позднее, чем представители каспийских осетровых, в частности, белуги. Это связано с более суровыми термическими условиями в бассейне Амура по сравнению с Каспийским морем.

Индивидуальная абсолютная плодовитость калуги варьирует в широких пределах — 130.3–1078.3 (492.7 ± 14.36) тыс. икринок. Она положительно скоррелирована с размерно-возрастными

показателями самок. Наиболее тесная связь индивидуальной абсолютной плодовитости наблюдается с массой тела самок. Индивидуальная относительная плодовитость калуги также весьма изменчива — 3.0–9.3 (5.7 ± 0.10) шт/г — и обнаруживает отрицательную связь с размерно-возрастными показателями самок.

Наблюдаемое в настоящее время существенное уменьшение плодовитости калуги по сравнению в 1960–1990-и гг. обусловлено как уменьшением доли производителей старших возрастных классов в связи с интенсивным браконьерским выловом, так и, вероятно, снижением обеспеченности пищей калуги и антропогенным воздействием на бассейн Амура.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ, проект № 11-04-00072а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акимов Н.В. 1981. Созревание и половые циклы у осетровых (на примере сибирского осетра р. Лена) // Размножение и развитие рыб (методическое пособие). М.: Наука, С. 48–57.
- Анохина Л.Е. 1969. Закономерности изменения плодовитости рыб. М.: Наука, 295 с.
- Белянина Т.Н. 1964. О связи жирности самок, плодовитости и качества икры у беломорской корюшки // Вопр. ихтиологии. Т. 4. Вып. 3. С. 477–482.
- Браценюк Г.Н. 1972. О динамике плодовитости волжского осетра // Рыб. хоз-во. № 5. С. 12–14.
- Васнецов В.В. 1954. Искусственные нерестилища проходных рыб // Вопр. ихтиологии. Вып. 2. С. 69–74.
- Володин В.М. 1979. Плодовитость окуня *Perca fluviatilis* (L.) Рыбинского водохранилища // Там же. Т. 19. Вып. 4. С. 672–679.
- Володин В.М. 1982. Плодовитость леща *Abramis brama* (L.) Рыбинского водохранилища // Там же. Т. 22. Вып. 2. С. 246–252.

- Гаретова Л.А., Левшина С.И., Юрьев Д.Н. 2007. Влияние р. Сунгари на загрязнение р. Амур органическими веществами: гидрохимическая и микробиологическая оценки // Вестн. ДВО РАН. Т. 4. С. 27–34.
- Дюжигов А.Т., Серебрякова Е.В. 1964. Некоторые черты экологии и продолжительность полового цикла осетровых рыб Волги // Тр. ВНИРО. Т. 56. Сб. 3. С. 105–115.
- Егоров А.Г. 1961. Байкальский осетр. Улан-Удэ: СО АН СССР, 122 с.
- Казанский Б.Н. 1979. Эколого-эволюционные принципы организации осетрового хозяйства в бассейне южных морей СССР // Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука. С. 22–33.
- Каспийское море. Гидрология и гидрохимия. 1986 // Под ред. Васютинской Л.Г. М.: Наука, 289 с.
- Кондратьева Л.М., Чухлебова В.Л., Рапопорт В.Л. 2003. Экологические аспекты изменения органолептических показателей ихтиофауны р. Амур в зимний период // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука, С. 311–318.
- Косарев А.Н. 1975. Гидрология Каспийского и Аральского морей. М.: Изд-во МГУ, 272 с.
- Кошелев В.Н. 2010. Амурский осетр *Acipenser schrenckii* Brandt, 1869 (распределение, биология, искусственное воспроизводство): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 24 с.
- Крыхтин М.Л. 1981. Половой цикл и темп созревания калуги лимана Амура // Тез. докл. науч.-практ. конф. “Рациональные основы ведения осетрового хозяйства”. Волгоград. С. 127–128.
- Крыхтин М.Л. 1986. Темп полового созревания и ритм размножения калуги лимана Амура // Вопр. ихтиологии. Т. 26. Вып. 6. С. 945–954.
- Крыхтин М.Л., Горбач Э.И. 1994. Осетровые рыбы Дальнего Востока // Экономическая жизнь Дальнего Востока. Т. 1. № 3. С. 86–91.
- Крыхтин М.Л., Горбач Э.И. 1996. Плодовитость калуги *Huso dauricus* (Georgi 1775) и осетра *Acipenser schrenckii* Brandt, 1869 // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 1. С. 60–64.
- Крюков Н.А. 1894. Некоторые данные о положении рыболовства в Приамурском крае // Зап. Приамур. отд. Императ. рус. географ. о-ва. Т. 1. Вып. 1. СПб.: Изд-во Императ. АН, 87 с.
- Кузнецов В.А. 2000. Размерно-возрастная структура, рост и половое созревание стерляди *Acipenser ruthenus* в Куйбышевском водохранилище // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 2. С. 219–227.
- Макаров Э.В. 1970. Оценка динамики и структуры стада азовских осетровых // Тр. ВНИРО. Т. LXXI. С. 96–156.
- Макарова Н.П., Шатуновский М.И. 1984. О плодовитости окуня *Perca fluviatilis* L. (Percidae) в некоторых водоемах европейской части СССР // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 3. С. 504–507.
- Монастырский Г.Н. 1951. Методика оценки состояния запасов и прогнозы численности северокаспийской волбы и волжской сельди // Тр. ВНИРО. Т. 18. С. 6–16.
- Морозов В.А. 1951. О расхождении в росте молоди рыб и причинах этого расхождения // Зоол. журн. Т. 30. № 5. С. 457–465.
- Никольский Г.В. 1953. О теоретических основах работ по динамике численности рыб // Тр. Всесоюз. конф. по вопросам рыб. хоз-ва. М.: Изд-во АН СССР, С. 77–93.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Наука, 447 с.
- Новомодный Г.В., Золотухин С.Ф., Шаров П.О. 2004. Рыбы Амура: богатство и кризис. Владивосток: Апельсин, С. 21–34.
- Павлов А.В., Распопов В.М. 1971. Анализ нерестовых популяций осетра и белуги в р. Волге в 1970 г. // Матер. объединен. науч. сессии ЦНИОРХ и АзНИИРХ. Ч. I. Астрахань: Изд-во ЦНИОРХ. С. 86–88.
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 367 с.
- Поляков Г.Д. 1968. Взаимосвязь изменчивости плодовитости рыб с численностью, структурой и условиями питания популяций // Вопр. ихтиологии. Т. 8. Вып. 1. С. 66–81.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Пробатов А.Н. 1935. Материалы по изучению осетровых рыб Амура // Уч. зап. ПермГУ. Т. 1. Вып. 1. С. 33–72.
- Распопов В.М. 1987. Воспроизводительная способность белуги *Huso huso* (L.) Каспийского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 27. Вып. 2. С. 254–263.
- Распопов В.М. 1993. Темп роста белуги Каспийского моря // Там же. Т. 33. Вып. 3. С. 417–426.
- Распопов В.М., Дубинин В.И. 1990. Плодовитость озимой и яровой рас Волго-Каспийской белуги // Там же. Т. 30. Вып. 2. С. 388–341.
- Распопов В.М., Кобзева Т.Н. 2007. Экологические основы воспроизводства осетровых в условиях современного стока р. Волги. Астрахань: Изд-во АГТУ, 156 с.
- Рубан Г.И. 1999. Сибирский осетр *Acipenser baerii* Brandt (структура вида и экология). М.: ГЕОС, 236 с.
- Сайфулин Р.Р. 1980. Особенности полового созревания стерляди *Acipenser ruthenus* L. в условиях Куйбышевского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 20. Вып. 5. С. 842–848.
- Свирский В.Г. 1967. Амурский осетр и калуга (систематика, биология, перспективы воспроизводства): Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 399 с.
- Свирский В.Г. 1971. Амурский осетр и калуга (состояние запасов, некоторые черты биологии, перспективы воспроизводства) // Уч. зап. ДВГУ. Т. 15. Вып. 3. С. 19–32.
- Семенов К.И. 1963. Биологическая разнокачественность икры осетра и ее влияние на развитие личинок в условиях искусственного разведения // Вопр. ихтиологии. Т. 3. Вып. 1. С. 99–113.
- Соколов Л.И. 1965. Созревание и плодовитость сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt реки Лены // Там же. Т. 5. Вып. 1. С. 70–81.
- Соколов Л.И., Малютин В.С. 1977. Особенности структуры популяции и характеристика производителей сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt р. Лены в районе нерестилищ // Там же. Т. 17. Вып. 2. С. 237–246.

- Солдатов В.К. 1915. Исследование осетровых Амура // Материалы к познанию русского рыболовства. Т. 3. Вып. 12. Пг.: Изд-во Киришбаума, 415 с.
- Трусов В.З. 1964. Некоторые особенности созревания и шкала зрелости половых желез осетра // Тр. ВНИРО. Т. 56. С. 69–78.
- Хохлова М.В. 1955. Стерлядь *Acipenser ruthenus ruthenus natio marsiglii* Brandt р. Енисей // Вопр. ихтиологии. Вып. 4. С. 41 - 56.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 164 с.
- Шатуновский М.И., Рубан Г.И. 2009. Экологические аспекты возрастной динамики показателей воспроизводства рыб // Экология. № 5. С. 339–347.
- Шатуновский М.И., Рубан Г.И. 2010. Внутривидовая изменчивость жизненных стратегий бореальных рыб на примере видов с широким ареалом // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 486–497.
- Шестеркин В.П. 2007. Зимний гидрохимический режим Амура // Вестн. ДВО РАН. Т. 4. С. 35–43.
- Шестеркин В.П., Шестеркина Н.М. 2001. О содержании фенолов в воде реки Амур в период открытого русла // Биогеохимические и геоэкологические особенности экосистем бассейна реки Амур. Вып. 11. С. 139–150.
- Шестеркин В.П., Шестеркина Н.М. 2002. Максимальный ионный сток Среднего Амура // Биогеохимические и геоэкологические исследования наземных и пресноводных экосистем. Вып. 12. С. 105–115.
- Шестеркин В.П., Шестеркина Н.М. 2003. Роль реки Сунгари в формировании химического состава воды Среднего Амура в зимнюю межень // Биогеохимические и гидроэкологические оценки наземных и пресноводных экосистем. Вып. 13. С. 106–120.
- Шестеркин В.П., Шестеркина Н.М. 2006. Содержание и сток сульфатов в воде среднего Амура в зимнюю межень // Биогеохимические и экологические исследования наземных и водных экосистем. Вып. 16. С. 195–203.