

УДК 597.442.591.5.6

## НЕРЕСТОВЫЕ МИГРАЦИИ АМУРСКОГО ОСЕТРА *ACIPENSER SCHRENCKII*. СТРУКТУРА НЕРЕСТОВОЙ ЧАСТИ ПОПУЛЯЦИИ И СОСТОЯНИЕ ГОНАД СЛАГАЮЩИХ ЕЁ ОСОБЕЙ

© 2013 г. В. Н. Кошелев

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

E-mail: scn74@mail.ru

Поступила в редакцию 08.12.2011 г.

В работе дана биологическая характеристика нерестовой части популяции амурского осетра *Acipenser schrenckii*: исследована динамика его нерестовой миграции, приведены данные о размерно-весовом, половом и возрастном составе производителей и их плодовитости. Показана связь плодовитости самок с размерно-весовыми и возрастными показателями. У самцов и самок отмечены нарушения в строении воспроизводительной системы, не препятствующие нересту, но снижающие эффективность естественного воспроизводства.

**Ключевые слова:** амурский осётр, устье Амура, зрелые особи, динамика миграции, размеры, возраст, плодовитость, состояние гонад.

DOI: 10.7868/S0042875212060033

В бассейне и лимане Амура, а также в прибрежных водах Охотского и Японского морей обитают три вида осетровых (Acipenseridae): калуга *Acipenser dauricus*, амурский *A. schrenckii* и сахалинский *A. mikadoi* осетры. Наиболее многочисленным из этих трёх видов в уловах всегда был амурский осётр. Его вылов в 1891 г. составил 610 т или 21.2% уловов промысловых жилых рыб Амура (Крюков, 1894). Снижение уловов амурского осетра в 1940–1949 гг. до 11 т в год, т.е. более чем в 50 раз, привело к введению в 1958 г. запрета на его промысел. Однако эта мера не способствовала улучшению состояния популяции этого вида (Крыхтин, 1972, 1979; Крыхтин, Горбач, 1994).

В связи с неудовлетворительным состоянием популяций амурских осетровых, в частности амурского осетра, в последние годы активно развивается их искусственное воспроизводство (Хованский, Антипова, 2008; Кошелев и др., 2009а, Кошелев, 2010), что требует подробных знаний его естественного размножения. Существующие в настоящее время в отечественной и зарубежной литературе сведения о нерестовой части популяции амурского осетра недостаточны (Zhang, 1985; Крыхтин, Горбач, 1994, 1996; Qiwei et al., 1997; Сытова и др., 2004; Беляев и др., 2009).

Цель настоящей работы – представить новые данные по биологии нерестовой части популяции амурского осетра.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящей работы служили зрелые особи амурского осетра, мигрирующие с мест нагула в Амурском лимане на нерест в р. Амур. Лов проводили в мае–июне и августе–октябре в устье реки, на тоне у г. Николаевск-на-Амуре. Всего в 2005–2009 гг. был отловлен 1701 производитель. Всех пойманных особей подвергали биологическому анализу по общепринятой методике (Правдин, 1966). У рыб измеряли длину тела по Смитту – от вершины рыла до окончания средних лучей хвостового плавника (АС), определяли массу тела. Стадии зрелости гонад оценивали по шкале Трусова (1964). Индивидуальную абсолютную плодовитость (ИАП) у 399 самок определяли весовым методом. Для установления доли икринок, поражённых полиподиумом *Polypodium hydriforme*, в мае–июне 2008 г. от 84 зрелых самок были взяты дополнительные пробы икры (500–1500 шт.). Возраст рыб определяли по спилам маргинальных лучей грудного плавника по методике Чугуновой (1959). Спилы лучей толщиной 0.2–0.4 мм ( $n = 843$  экз.) просматривали под бинокулярном (МБС-10) в падающем свете.

Для удобства описания производителя, совершающие нерестовую миграцию, были условно разделены на особей весеннего и осеннего хода. К первым отнесены рыбы, мигрирующие в мае–июне, ко вторым – мигрирующие в августе–октябре. Интенсивность хода производителей рассчитывали по уловам (в экз.) на 1 лодку (из расчё-

**Таблица 1.** Интенсивность нерестовой миграции амурского осетра *Acipenser schrenckii* в устье р. Амур в 2005–2009 гг.

Показатель	Осенний ход															Весенний ход										
	Август <i>n</i> = 430						Сентябрь <i>n</i> = 783						Октябрь <i>n</i> = 3			Май <i>n</i> = 267					Июнь <i>n</i> = 180					
	Пятидневки																									
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	1	2	3	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5
Улов, экз/1 лодку в сут.	—	—	0.3	10.6	8.4	2.9	0.8	1.6	2.8	3.2	4.1	4.1	0.1	0.1	—	—	—	0.1	1.1	2.8	2.5	1.7	1.6	0.7	0.2	—

Примечание: *n* – общее число производителей, выловленных в течение месяца, экз.

та три сплава в день), после этого подсчитывали средний улов за пятидневку.

Пробы гонад для гистологического анализа фиксировали в жидкости Буэна (Ромейс, 1954). Фиксированный материал обезвоживали в этаноле возрастающих концентраций, проводили через хлороформ и заливали в парафин. Пробы гонад перед заливкой в парафин предварительно выдерживали в целлоидин-касторовом масле в течение 3–5 сут. Срезы толщиной 5–7 мкм окрашивали кислым фуксином с докрасиванием по Маллори, а также гематоксилином по Эрлиху с докрасиванием эозином (Меркулов, 1969). Препараты просматривали на световом микроскопе OLYMPUS. Гистологическому анализу подвергали гонады 43 особей амурского осетра.

Степень готовности самок к нересту оценивали по положению ядра в ооцитах, извлечённых из яичников с помощью щупа (Трусов, 1964; Казанский и др., 1978; Подушка, Смирнов, 1982). Качество спермы оценивали по следующим показателям: подвижность спермиев в баллах (Персов, 1941), объём эякулята (мл), концентрация спермиев (млн/мм<sup>3</sup>).

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

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Динамика нерестовой миграции

Амурский осётр нагуливается и достигает половой зрелости в реке и в Амурском лимане. В настоящее время только в Амурском лимане осётр может достичь половозрелого возраста и размеров без угрозы быть полностью выловленным браконьерами. В 2007–2008 гг. доля взрослых особей осетра в лимане (21.9%) в 8.4 раза больше, чем в реке (2.6%) (Кошелев, 2010). Ранее, в 1929–1930 гг., в реке доля половозрелых осетров в уловах составляла 62–85% (Пробатов, 1935), в 1963–1970 гг. – уже 2–3% (Крыхтин, 1972).

Как показали наши исследования, заход производителей амурского осетра в реку из Амурского лимана происходит с августа по май следующе-

го года двумя волнами – с середины августа до конца сентября и с середины мая по середину июня. В зимний период из-за суровых климатических условий, а также ряда методических проблем исследования не проводили. По опросным сведениям, зимой амурский осётр, как и осетровые в Волге и Тереке (Елизаров, 1968; Перепелкин, 1970; Павлов, Сливка, 1972; Путилина, Распопов, 1984; Распопов, 1992; Ходоревская и др., 2007), не прекращает нерестовую миграцию, но её интенсивность чрезвычайно низка.

По опросным данным, осётр со зрелыми гонадами на границе реки и лимана иногда отмечается в уловах в конце июля – начале августа при температуре 18–22°C. В летне-осенний период 2005–2009 гг. первый заход зрелых особей в реку из Амурского лимана зарегистрирован в 3-й пятидневке августа, максимум хода – в середине августа (табл. 1). К сентябрю интенсивность хода производителей ослабевала. В конце сентября наблюдался ещё один пик хода производителей. Затем, в начале октября, при охлаждении воды до 4–8°C интенсивность нерестовой миграции амурского осетра резко падала, и до середины месяца зрелые особи в уловах встречались единично.

Летом начало нерестовой миграции амурского осетра совпадает с окончанием хода летней кеты *Oncorhynchus keta*, который обычно заканчивается 5–10 августа. Иногда, при раннем заходе кеты в Амур, её ход заканчивался в конце июля – начале августа и это, вероятно, объясняет отмеченное выше раннее начало нерестовой миграции осетра. Снижение интенсивности его миграции в конце августа – начале сентября, по-видимому, обусловлено началом хода осенней кеты, который продолжается до 10–12 сентября.

Весной ход производителей амурского осетра начинается во II декаде мая (через несколько дней после распаления льда в устье Амура) и продолжается до середины июня; пик миграции приходится на III декаду мая (табл. 1). Температура воды в начале весеннего хода варьирует в пределах 7–12°C, в середине и конце хода – в пределах 16–20°C.

**Таблица 2.** Половой состав производителей амурского осетра *Acipenser schrenckii* разных сроков нерестового хода, по данным уловов в 2005–2009 гг.

Пол, %	Осенний ход			Весенний ход	
	Год (число производителей, экз.)				
	2005 (799)	2006 (378)	2007 (87)	2008 (256)	2009 (181)
Самки	26.8	30.6	27.5	41.4	49.2
Самцы	73.2	69.4	72.5	58.6	50.8

Нерестовую миграцию амурского осетра из лимана в Амур следует отнести к потамодромной, поскольку не происходит смены солёности воды. На границе русла реки и лимана, где скапливаются зрелые особи, воды пресные, т. е. вся нерестовая миграция амурского осетра проходит в пресных водах.

По классификации Бемиса и Кайнарда (Bemis, Kupard, 1997), нерестовая миграция амурского осетра из лимана в Амур может быть одно- и двухшаговой. Одношаговую миграцию из лимана к нерестилищам в реке совершают особи весеннего хода, двухшаговую, с зимовкой в реке, — осеннего. В настоящее время не представляется возможным определить протяжённость нерестовой миграции осетра из-за массового браконьерства. В связи с этим вопрос, к короткой или длинной относится нерестовая миграция амурского осетра, остаётся открытым.

Средняя интенсивность хода производителей осетра во время осеннего хода почти в два раза выше, чем во время весеннего хода, — 3.28 против 1.67 экз./1 лодку в сут. Продолжительность весеннего хода (40 сут.) осетра в устье Амура существенно меньше, чем осеннего (60 сут.). Исходя из продолжительности хода и его интенсивности, соотношение численности производителей, мигрирующих осенью и весной, можно приблизительно оценить как 3 : 1. Таким образом, у амурского осетра зрелые производители, мигрирующие летом и осенью, численно превосходят производителей, мигрирующих весной и летом. Доля осетра весеннего хода на Амуре сопоставима с долей ярового русского осетра *A. gueldenstaedtii* на Волге — 15–20% (Ходоревская и др., 2007).

**Соотношение полов**

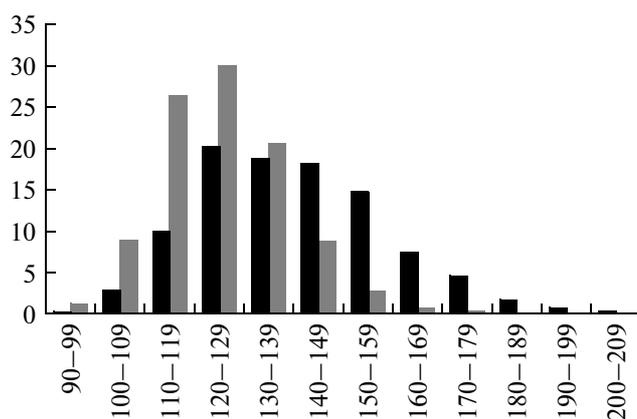
Самцы и самки амурского осетра совершают нерестовую миграцию одновременно. В уловах в 2005–2009 гг. доминировали самцы (табл. 2). Соотношение полов у производителей в разные годы варьирует. Это, впрочем, типично для других осетровых, в частности русского осетра, мигрирующего в Волгу (Павлов, 1964; Вещев, 1979).

Соотношение самок и самцов в целом за период исследований (2005–2009 гг.) составило 1 : 2

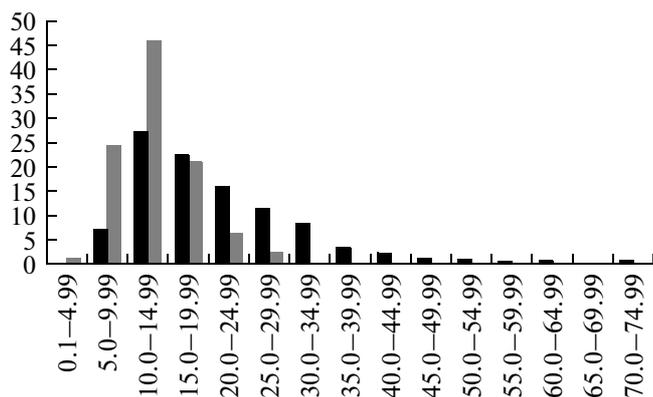
(549 : 1152 экз.). Аналогичное соотношение приводится в литературе для осетра в среднем Амуре у Жаохе и Циндели — 127 : 251 экз. (Zhang, 1985; Qiwei et al., 1997). Ранее доли самцов и самок осетра и калуги в уловах были примерно одинаковыми (Солдатов, 1915) или самки преобладали над самцами — 56 : 25 экз. (Свирский, 1967). Повидимому, современное превалирование самцов в уловах обусловлено массовым браконьерством, направленным, прежде всего, на изъятие зрелых самок.

**Размерный состав производителей**

Длина (АС) самцов амурского осетра, мигрирующих на нерест, варьирует в пределах 93–197 см, составляя в среднем  $124.9 \pm 0.39$  см ( $n = 1130$ ), самок соответственно — 95–207 и  $139.7 \pm 0.80$  см ( $n = 567$ ). Модальным для самок и самцов является размерный класс 120–129 см (рис. 1). Масса тела самцов и самок составляет соответственно 4.0–40.4 ( $13.4 \pm 0.14$ ) и 5.0–71.6 ( $20.43 \pm 0.41$ ) кг. Для особей обоих полов модальное значение массы — 10.0–14.9 кг (рис. 2). Самцы амурского осетра, как и у большинства осетровых (Распопов, 1993;



**Рис. 1.** Гистограмма распределения частот встречаемости самцов и самок амурского осетра *Acipenser schrenckii* (по оси ординат, %) по длине тела (по оси абсцисс, см), по данным 2005–2009 гг.: (■) — самки,  $n = 555$  экз., (▒) — самцы,  $n = 1116$  экз.



**Рис. 2.** Гистограмма распределения частот встречаемости самцов и самок (556 экз.) амурского осетра *Acipenser schrenckii* по массе тела (по оси абсцисс, кг), по данным 2005–2009 гг. (ост. обозначения см. на рис. 1).

Кузнецов, 2000), созревают при меньших размерах и массе тела по сравнению с самками.

Длина и масса самцов весеннего хода достоверно ( $p < 0.05$ ) выше, чем осеннего. Самки, мигрирующие на нерест весной и осенью, не имеют достоверных различий по этим показателям.

### Возрастной состав

Нерестовая часть популяции амурского осетра имеет многовозрастную структуру — от 13 до 40 лет (рис. 3). Самки ( $n = 305$ ) представлены особями в возрасте 16–40 ( $26.1 \pm 0.24$ ) лет, самцы ( $n = 535$ ) — 13–34 ( $20.8 \pm 0.13$ ) лет.

Возрастной состав производителей весеннего и осеннего хода не различается. Самки амурского

осетра, как и у многих других видов осетровых (Делицин, 1980; Рубан, 1999), достигают половой зрелости позднее самцов на несколько лет (рис. 3). Репродуктивный период у самок амурского осетра более продолжительный, чем у самцов.

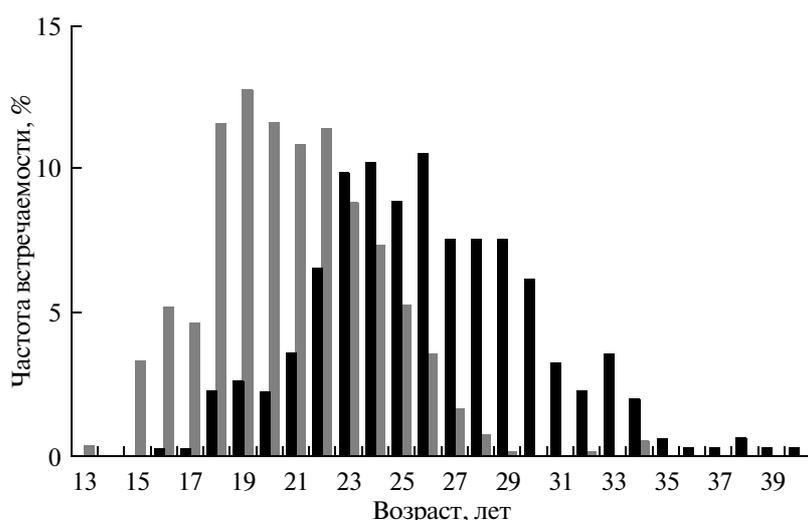
В уловах производителей осетра в 2005–2008 гг. отмечены особи 1965–1994 гг. рождения при доминировании (82–93%) поколений 1975–1989 гг. (табл. 3). На нерест начинали приходить особи, появившиеся в период массового браконьерства на Амуре, который начался в 1990-е гг. Как видно из табл. 3, число поколений, участвующих в нересте, варьирует по годам. Наименьший возрастной ряд отмечен в 2007 г., хотя не исключено, что это обусловлено относительно малым объемом выборки.

### Плодовитость

ИАП в 2005–2008 гг. у амурского осетра варьировала в диапазоне 46.5–855.3 тыс. икринок, составляя в среднем  $191.3 \pm 4.60$  тыс. икринок ( $n = 399$ ). Средняя ИАП амурского осетра меньше, чем у русского осетра из р. Волга, где она варьирует в пределах 260–281 тыс. икринок (Павлов, 1964; Вешев, Новикова, 1986), и р. Кура — 350 тыс. икринок (Кожин, 1964).

Индивидуальная относительная плодовитость (ИОП) амурского осетра в 2005–2008 гг. варьировала от 3.9 до 22.8 (в среднем 9.5) шт/г. Значения ИОП амурского осетра существенно меньше, чем у сибирского осетра *A. baerii* из р. Лена — 14.1–22.0 шт/г (Соколов, 1965; Соколов, Малютин, 1977) и оз. Байкал — 16.8 шт/г (Егоров, 1961).

С увеличением длины, массы и возраста амурского осетра отмечена тенденция повышения



**Рис. 3.** Возрастной состав уловов производителей амурского осетра *Acipenser schrenckii* в 2005–2008 гг. (самки — 305 экз., самцов — 535 экз.; ост. обозначения см. на рис. 1).

**Таблица 3.** Возрастной состав производителей амурского осетра *Acipenser schrenckii*, по данным уловов в 2005–2009 гг.

Генерации (годы рождения)	Год вылова (число производителей, экз.)							
	2005 (453)		2006 (195)		2007 (58)		2008 (134)	
	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%
1965–1969	1	0.2	1	0.5	–	–	1	0.7
1970–1974	20	4.4	2	1.0	1	1.7	7	5.2
1975–1979	72	15.9	23	11.8	6	10.3	23	17.2
1980–1984	199	44.0	70	35.9	31	53.5	43	32.1
1985–1989	151	33.3	85	43.6	17	29.3	45	33.6
1990–1994	10	2.2	14	7.2	3	5.2	14	10.5
1995–1999	–	–	–	–	–	–	1	0.7

**Таблица 4.** Связь индивидуальной абсолютной плодовитости амурского осетра *Acipenser schrenckii* с длиной тела, по данным 2005–2008 гг.

Длина (АС), см	Плодовитость, тыс. икринок			n
	$M \pm m$	lim	$\sigma$	
91–100	78.2	–	–	1
101–110	84.9 ± 4.85	59.6–116.4	16.1	11
111–120	121.6 ± 5.19	46.5–182.6	33.2	41
121–130	129.5 ± 3.83	58.5–232.9	34.7	82
131–140	171.4 ± 5.95	86.5–358.5	51.9	76
141–150	201.4 ± 6.55	81.3–372.9	56.4	74
151–160	239.6 ± 8.37	118.4–391.0	63.7	58
161–170	284.1 ± 15.08	150.3–471.8	82.6	30
171–180	313.4 ± 27.57	213.8–611.3	103.1	14
181–190	424.1 ± 80.26	271.5–855.3	212.3	7
191–200	357.9 ± 58.87	202.5–483.6	117.7	4
201–210	645.1	–	–	1

Примечание. Здесь и в табл. 5, 6:  $M \pm m$  – среднее значение показателя, lim – пределы варьирования показателя,  $\sigma$  – среднее квадратическое отклонение, n – число исследованных самок, экз.

ИАП (табл. 4–6). Это типично для многих видов рыб, в том числе и осетровых (Соколов, 1965; Браценюк, 1972; Соколов, Малютин, 1977; Соколов, Рубан, 1979; Распопов, Дубинин, 1990; Рубан, 1999; Henderson, Morgan, 2002; Алимов, Богущкая, 2003; Alp et al., 2003; Шатуновский, 2006; Распопов, Кобзева, 2007; Шатуновский и др., 2007). Коэффициент корреляции ( $r$ ) между ИАП и длиной, массой и возрастом очень высок и составляет (при  $p < 0.001$ ) соответственно 0.99, 0.99, 0.63. Обнаружена слабая, но достоверно отрицательная связь ИОП от длины ( $r = -0.32, p < 0.001$ ), массы ( $r = -0.31, p < 0.001$ ) и возраста ( $r = -0.29, p < 0.005$ ) самок. Подобная закономерность отмечена и у сибирского осетра из р. Лена (Соколов, 1965; Рубан, 1999) и оз. Байкал (Егоров, 1961).

**Состояние гонад и качественная характеристика половых продуктов производителей**

По литературным данным (Павлов, 1964; Распопов, 2001; Распопов, Кобзева, 2007), производители осетровых, мигрирующие летом и осенью с мест нагула на нерестилища, обычно имеют гонады III–IV и IV стадий зрелости.

Сравнение гонад осетров, отловленных в августе–октябре и мае–июне, показало существенные различия в степени их зрелости. У самок, мигрировавших в летне-осенний период, яичники имели разное количество жировой ткани, у некоторых она практически отсутствовала. Ооциты старшей генерации достигли дефинитивных размеров (около 3 мм) и имели хорошо выраженную полярность (мелкозернистый желток сконцентрирован на анимальном полюсе). Оболочки

**Таблица 5.** Связь индивидуальной абсолютной плодовитости амурского осетра *Acipenser schrenckii* с массой тела, по данным 2005–2008 гг.

Масса тела, кг	Плодовитость, тыс. икринок			n
	$M \pm m$	lim	$\sigma$	
5.1–10.0	102.4 ± 5.42	57.8–182.6	31.3	33
10.1–15.0	130.3 ± 3.36	46.5–241.9	34.6	106
15.1–20.0	168.4 ± 5.56	81.3–358.6	50.1	81
20.1–25.0	203.1 ± 6.21	92.6–327.6	52.3	71
25.1–30.0	241.3 ± 8.25	159.5–382.8	53.5	42
30.1–35.0	282.4 ± 11.62	189.3–467.5	67.7	34
35.1–40.0	288.7 ± 26.10	150.3–471.8	97.6	14
40.1–45.0	294.2 ± 16.31	241.4–356.5	43.1	7
45.1–50.0	–	–	–	–
50.1–55.0	451.7 ± 103.40	348.3–555.1	–	2
55.1–60.0	564.3 ± 80.70	483.6–645.1	–	2
60.1–65.0	855.3	–	–	1

представлены собственной желточной оболочкой (zona radiata) и студенистой, снаружи от которой располагается фолликулярный эпителий. Ядро смещено к анимальному полюсу и у большинства особей частично находится на границе крупнозернистого и мелкозернистого желтка. Ядрышки у небольшой части самок находятся в пристеночной области, у большинства – уже на некотором расстоянии от периферии ядра. Весной гонады всех 12 исследованных гистологическими методами самок имели IV завершённую стадию зрелости: ядро находилось в непосредственной близости от оболочки в зоне мелкозернистого желтка анимального полюса, ядрышки расположены преимущественно в центре ядра.

Положение ядра в ооцитах используется в качестве критерия степени зрелости яичников осетровых. Для отбора самок для нужд рыбоводства традиционно опираются на коэффициент поляризации ооцитов (Казанский и др., 1978). Самки, различающиеся степенью поляризации ооцитов, по-разному отвечают на стимуляцию созревания гормональными препаратами. По данным Пронькина и Подушки (1981), оптимальный диапазон значений этого коэффициента для севрюги *A. stellatus* – 0.05–0.08%; потомство, получаемое в результате инъекции самок с коэффициентом поляризации менее 0.05 и более 0.09%, характеризуется меньшей жизнестойкостью и повышенной долей эмбрионов с аномалиями развития. У самок амурского осетра ( $n = 23$ ) перед нерестом в мае – начале июня 2008–2009 гг. коэффициент поляризации ооцитов варьировал в пределах 4.7–12.7 (8.2 ± 0.4)%. При этом 16 самок (70%) имели оптимальное для рыбоводных мероприятий значение коэффициента поляризации

ооцитов – 0.05–0.08%; у остальных семи самок этот показатель был выше: 0.09–0.12% – у шести самок, >0.12% – у одной.

Масса зрелой неовулировавшей икринки у самок амурского осетра ( $n = 24$ ) за 10–30 сут. до нереста составляет 12.7–22.9 мг (18.5 ± 0.4) мг; размеры икринки – 3.30 × 2.91 мм. Масса икринки амурского осетра меньше, чем у русского осетра р. Волга – 20.6 мг (Павлов, 1964), и сопоставима с таковой у сибирского осетра р. Лена – 16.4–18.9 мг (Соколов, Малютин, 1977). Для амурского осетра выявлена положительная корреляция (при  $p < 0.001$ ) массы икринок с длиной ( $r = 0.78$ ) и массой тела ( $r = 0.71$ ). По данным литературы (Морозов, 1951; Семенов, 1963; Соколов, 1965; Поляков, 1968), из крупных икринок вылупляются крупные личинки, которые более жизнеспособны, чем мелкие. Таким образом, потомство от крупноразмерных самок амурского осетра, обладающих более крупной, по сравнению с мелкими, икрой, потенциально имеет больше шансов на выживание.

У самцов, отловленных в августе–октябре, степень зрелости семенников достаточно сильно варьирует. У части рыб процесс сперматогенеза завершён (стадия IV завершённая); лопасти их семенников заполнены зрелыми сперматозоидами и не содержат половых клеток переходного состояния; встречаются разрывы стенок лопастей и изливание спермы в семявыносящие каналы, что нормально для данной стадии зрелости. У остальных особей (III–IV стадия) наряду со зрелыми сперматозоидами в семенниках содержатся ещё сперматиды и сперматоциты, а также единичные сперматогонии. Весной у большинства самцов сперматогенез полностью

**Таблица 6.** Связь индивидуальной абсолютной плодовитости амурского осетра *Acipenser schrenckii* с возрастом, по данным 2005–2008 гг.

Возраст, лет	Плодовитость, тыс. икринок			n
	$M \pm m$	lim	$\sigma$	
14	78.2	—	—	1
15	85.1	—	—	1
16	86.1 ± 13.34	73.4–100.1	18.8	2
17	114.5 ± 34.66	69.0–182.6	60.6	3
18	101.6 ± 13.61	57.8–139.5	33.3	6
19	119.9 ± 6.99	72.6–175.4	25.2	13
20	134.5 ± 22.94	69.4–337.6	76.1	11
21	148.3 ± 11.65	80.4–241.9	49.4	18
22	130.6 ± 9.13	59.6–232.9	43.7	23
23	144.1 ± 6.44	77.8–277.6	38.6	36
24	160.8 ± 9.64	92.6–358.5	57.5	35
25	173.8 ± 9.76	108.5–324.3	50.7	27
26	178.3 ± 11.10	92.5–327.6	64.7	34
27	198.2 ± 11.35	81.3–348.4	64.2	32
28	225.7 ± 16.57	98.0–471.7	82.6	25
29	231.8 ± 15.45	141.6–391	75.6	24
30	267.1 ± 13.77	161.0–381.2	60.0	19
31	276.4 ± 25.02	210.6–267.5	79.1	10
32	246.9 ± 23.82	141.1–433.9	79.0	11
33	254.7 ± 17.27	156.3–356.6	62.2	13
34	283.5 ± 15.51	243.5–348.3	38.0	6
36	855.3	—	—	1
38	532.5 ± 72.39	397.4–645.1	125.3	3
39	483.6	—	—	1

был завершён. Единично в уловах присутствуют особи с гонадами III стадии зрелости.

Среди исследованных гистологическими методами производителей, отловленных в период с августа по октябрь и с мая по июнь, отмечены особи с гонадами III–IV, IV (незавершенная) и IV (завершенная) стадий зрелости по шкале Трусова (1964) (табл. 7).

При проведении работ в мае–июне 2009 г. за 10–30 сут. до нереста у зрелых самцов при введении в уrogenитальное отверстие катетера мы отметили некоторое количество спермы. Объём отдельных порций спермы у 13 самцов варьировал от 5 до 200 мл и в среднем составил  $57.3 \pm 15.0$  мл, концентрация спермиев –  $0.7 \pm 0.18$  млн/мм<sup>3</sup>. У 8 самцов из 11 исследованных качество порций спермы составило 4 и 5 баллов по шкале Персова (1941). После инъектирования сурфагоном самцы продуцировали сперму, качество которой соответствовало 4–5 баллам, в среднем в течение око-

ло 59 ч с момента получения первой порции (Кошелев и др., 2009б). Данные показатели качества спермы (время подвижности спермиев, время поступательного движения спермиев, концентрация и объём) обеспечивают высокую эффективность рыболовных мероприятий.

В условиях интенсивной хозяйственной деятельности в бассейне Амура, результатом которой является ухудшение условий обитания, для оценки состояния популяции амурского осетра большое значение имеет мониторинг состояния его репродуктивной системы. Гистологические исследования, проведённые нами ранее (Кошелев и др., 2009в), выявили различные нарушения в гонадах амурского осетра. В яичниках имеются деформированные ооциты (3.7% самок), утолщение (50%), истончение (22.2%) и фрагментация (40.7%) их оболочек. Границы между студенистой и желточной оболочками у некоторых дефинитивных ооцитов нечёткие. Встречается локальное расслоение желточной оболочки, отслоение студенистой

**Таблица 7.** Распределение производителей амурского осетра *Acipenser schrenckii* по стадиям зрелости гонад, по данным 2007–2009 гг.

Стадия зрелости гонад	Август–октябрь		Май–июнь	
	Самцы (n = 10)	Самки (n = 11)	Самцы (n = 7)	Самки (n = 12)
III–IV	3			
IV (незавершённая)	4	9	1	
IV (завершённая)	3	2	6	12

оболочки и неоднородность их окраски. Последнее свидетельствует о биохимических нарушениях (Шевелева, Романов, 1989; Акимова, Рубан, 1996). Все обнаруженные нарушения являются первыми признаками дегенерации (Фалева, 1965; Артюхин и др., 1978; Романов, 1990; Акимова, Рубан, 1996). У одной самки отмечено асинхронное развитие ооцитов: в одном яичнике обнаружены только вителлогенные ооциты, в другом – они единичны, а большинство – протоплазматические, что не характерно для осетровых (Серебрякова, 1964). В семенниках у 5.5% самцов обнаружено замещение генеративной ткани соединительной и жировой, а также наличие полостей, воспалительных инфильтратов (16.6%) и скоплений форменных элементов крови, принимающих участие в резорбции (11.1%). Такие нарушения приводят к сокращению объёма зрелой спермы.

Нарушения в воспроизводительной системе амурского осетра сходны с обнаруженными ранее у осетровых из других водных бассейнов. Полагаем, что эти отклонения в строении репродуктивной системы амурского осетра – следствие загрязнения среды обитания, как это установлено у других видов (Шагаева и др., 1989, 1991, 1993; Романов, 1990; Рубан, Акимова, 1991а, 1991б, 1993, 2001; Акимова, Рубан, 1992, 1996; Романов, Алтуфьев, 1992; Романов, Шевелева, 1992, 1993; Акимова и др., 1995; Рубан, 1999). Выявленные нарушения в воспроизводительной системе амурского осетра не могут препятствовать нересту, однако их наличие снижает эффективность его естественного воспроизводства.

### Полиподиоз

В настоящее время, учитывая напряжённое состояние запасов амурских осетровых, несомненный интерес представляют данные об уровне поражения ооцитов паразитом *Polypodium hydriforme*. Полиподиоз – инвазионная болезнь, возбудителем которой является кишечно-полостной организм *P. hydriforme*. Полиподиум – единственный представитель типа Cnidaria, приспособившийся к внутриклеточному паразитизму у ооцитах осетрообразных рыб (Райкова, 2005).

В настоящее время полиподиум обнаружен в икре 12 представителей рода *Acipenser* и у веслоноса *Polyodon spathula* (Raikova, 2002). В р. Амур полиподиум впервые был обнаружен в 1958 г. именно у амурского осетра (Свирский, 1971). Позднее, в 1961 г., паразит был отмечен у калуги (Свирский, 1971). Мы выявили полиподиум у 57.1% самок амурского осетра (Кошелев и др., 2009г). Столь же высокая экстенсивность заражения отмечена у стерляди *A. ruthenus* (реки Кама и Северная Двина) и русского осетра (р. Урал) (Raikova, 2002). Интенсивность заражения амурского осетра этим паразитом составляет  $0.77 \pm 0.11\%$ . Снижая репродуктивную способность амурских осетровых, полиподиум наносит существенный ущерб осетровому хозяйству Амура, исчисляемый ежегодно несколькими десятками тонн упущенного промышленного возврата (Свирский, 1984). Наши данные подтверждают это заключение.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведённые исследования показали, что нерестовая миграция амурского осетра из Амурского лимана в реку происходит с августа по июнь следующего года и имеет два пика хода – летний (16–20 августа) и весенний (21–25 мая). Нерестовую миграцию амурского осетра из лимана в Амур следует отнести к потамодромной. Производители амурского осетра осеннего хода численно превосходят производителей весеннего. В уловах преобладают самцы, доля которых в два раза выше, чем самок. Длина тела зрелых особей варьирует от 93 до 207 см, масса тела от 4.0 до 71.6 кг; модальные размерный (120–129 см) и весовой (10.0–14.9 кг) классы для самок и самцов одинаковы. Возраст производителей варьирует от 13 до 40 лет; модальный класс самок – 26 лет, самцов – 19 лет. Индивидуальная абсолютная плодовитость амурского осетра варьирует в широких пределах (46.5–855.3 ( $191.3 \pm 4.6$ ) тыс. икринок) и положительно скоррелирована с размерно-возрастными показателями самок. Самцы и самки амурского осетра имеют нарушения в строении воспроизводительной системы. Выявленные нарушения не могут препятствовать нересту, однако их наличие снижает эффективность естественного воспроизводства амурского осетра.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность Ж.С. Литовченко, В.Ю. Колобову и П.Б. Михееву (ХФТИНРО-центр) за помощь в сборе и обработке материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акимова Н.В., Рубан Г.И. 1992. Анализ состояния воспроизводительной системы рыб в связи проблемами биоиндикации на примере сибирского осетра *Acipenser baerii* // *Вопр. ихтиологии*. Т. 32. Вып. 6. С. 102–109.
- Акимова Н.В., Рубан Г.И. 1996. Систематизация нарушений воспроизводства осетровых (*Acipenseridae*) при антропогенном воздействии // Там же. Т. 36. № 1. С. 65–80.
- Акимова Н.В., Рубан Г.И., Михалев Ю.В. 1995. Анализ состояния репродуктивной системы сибирского осетра Центральной Сибири // *Матер. общерос. совещ. "Экосистемы Севера: структура, адаптации, устойчивость"*. М.: МГУ. С. 93–98.
- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г. 2003. Закономерности связи плодовитости с массой тела и скоростью роста // *Журн. общ. биологии*. Т. 64. № 2. С. 112–127.
- Артюхин Е.Н., Сухопарова А.Д., Фимухина Л.Г. 1978. Характеристика половых желез осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt в условиях подплотинной зоны Волгоградского гидроузла // *Вопр. ихтиологии*. Т. 28. Вып. 6. С. 1029–1039.
- Беляев В.А., Кошелев В.Н., Шмигирилов А.П. и др. 2009. Характеристика нерестовой группировки амурского осетра *Acipenser schrenckii* в период летне-осенней миграции // *Вопр. рыболовства*. Т. 10. №1(37). С. 27–38.
- Браценюк Г.Н. 1972. О динамике плодовитости волжского осетра // *Рыб. хоз-во*. № 5. С. 12–14.
- Вещев П.В. 1979. Состав нерестового стада *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt и севрюги *Acipenser stellatus* Pallas на нерестилищах реки Ахтубы // *Вопр. ихтиологии*. Т. 19. Вып. 2. С. 362–365.
- Вещев П.В., Новикова А.С. 1986. Анализ нерестового стада осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt в Волге // Там же. Т. 26. Вып. 2. С. 285–293.
- Делицин В.В. 1980. Структура нерестовых стад осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt и севрюги *Acipenser stellatus* Pallas в реке Ахтуба // Там же. Т. 20. Вып. 2(121). С. 248–257.
- Егоров А.Г. 1961. Байкальский осетр. Улан-Удэ: СОАИ СССР, 122 с.
- Елизаров Г.А. 1968. Состояние зимующего стада осетровых в нижнем течении Волги // *Вопр. ихтиологии*. Т. 8. Вып. 3(50). С. 531–541.
- Казанский Б.Н., Феклов Ю.А., Подушка С.Б., Молодцов А.Н. 1978. Экспресс-метод определения степени зрелости гонад у производителей осетровых // *Рыб. хоз-во*. № 2. С. 24–27.
- Кожин Н.И. 1964. Осетровые СССР и их воспроизводство // *Тр. ВНИРО*. Т. 52. Сб. 1. С. 21–29.
- Кошелев В.Н. 2010. Амурский осетр *Acipenser schrenckii* Brandt, 1869 (распределение, биология, искусственное воспроизводство): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 24 с.
- Кошелев В.Н., Евтешина Т.В., Ефимов А.Б., Антипова О.Н. 2009а. Современное состояние искусственного воспроизводства амурских осетровых и меры по его интенсификации // *Вопр. рыболовства*. Т. 10. №3 (39). С. 545–553.
- Кошелев В.Н., Литовченко Ж.С., Евтешина Т.В., Ефимов А.Б. 2009б. Особенности спермиации самцов амурских осетровых и рыболовная характеристика спермы // *Рыб. хоз-во*. № 5. С. 49–50.
- Кошелев В.Н., Евтешина Т.В., Литовченко Ж.С., Хлопова А.В. 2009в. Гистоморфологические нарушения репродуктивной системы амурских осетровых // *Амур. зоол. журн.* Т. 1(3). С. 258–264.
- Кошелев В.Н., Литовченко Ж.С., Евтешина Т.В. 2009г. Данные о зараженности полиподиозом амурских осетровых // *Тр. Кубан. аграр. ун-та. Вет. науки*. № 1. Ч. 1. С. 162–164.
- Крыхтин М.Л. 1972. Изменение состава и численности стад калуги *Huso dauricus* (Georgi 1775) и осетра *Acipenser schrenckii* Brandt, 1869 за период запрета промысла в бассейне Амура // *Вопр. ихтиологии*. Т. 12. Вып. 1(72). С. 3–12.
- Крыхтин М.Л. 1979. Современное состояние и перспективы развития осетрового хозяйства в бассейне р. Амур // *Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР*. М.: Наука. С. 68–74.
- 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. Акад. наук, 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.
- Меркулов Г.А. 1969. Курс патогистологической техники. Л.: Медицина, 423 с.
- Морозов В.А. 1951. О расхождении в росте молоди рыб и причинах этого расхождения // *Зоол. журн.* Т. 30. № 5. С. 457–465.
- Павлов А.В. 1964. Материалы по ходу и составу стада осетровых в р. Волга в 1958–1962 гг. // *Тр. ВНИРО*. Т. LIV. С. 137–159.
- Павлов А.В., Сливка А.П. 1972. Миграции осетровых (*Acipenseridae*) в Волге зимой // *Вопр. ихтиологии*. Т. 12. Вып. 3. С. 584–588.
- Перепелкин В.Н. 1970. Зимовальный период осетровых в р. Терек // *Рыб. хоз-во*. № 12. С. 15–16.
- Персов Г.М. 1941. Учет осетроводных работ в связи с применением метода гипофизарных инъекций // *Метод гипофизарных инъекций и его роль в воспроизводстве рыбных запасов*. Л.: ЛГУ. С. 42–50.
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 367 с.
- Подушка С.Б., Смирнов Е.Б. 1982. К методике оценки степени зрелости яичников осетровых (*Acipenseridae*) по положению ядра в ооцитах // *Вестн. ЛГУ*. № 21. С. 101–105.
- Поляков Г.Д. 1968. Взаимосвязь изменчивости плодовитости рыб с численностью, структурой и условиями питания популяций // *Вопр. ихтиологии*. Т. 8. Вып. 1(48). 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.
- Пронькин В.И., Подушка С.Б. 1981. Оценка степени зрелости самок волжской севрюги по положению ядра в овоцитах // Тез. докл. науч.-практ. конф. “Рациональные основы ведения осетрового хозяйства”. Волгоград. С. 207–209.
- Путилина Л.А., Распопов В.М. 1984. Миграция осетровых в зимний период в дельте Волги // Осетровое хозяйство в водоемах СССР. Астрахань: Волга. С. 279–280.
- Райкова Е.В. 2005. Цитоморфологические особенности *Polypodium hydriforme* и проблемы филогении Мухозоа и Spidaria // Цитология. Т. 47. № 10. С. 933–938.
- Распопов В.М. 1992. Возрастной состав и динамика численности белуги, мигрирующей в р. Волгу // Вопр. ихтиологии. Т. 33. Вып. 5. С. 74–80.
- Распопов В.М. 1993. Темп роста белуги Каспийского моря // Там же. Т. 33. № 3. С. 417–426.
- Распопов В.М. 2001. Экологические основы воспроизводства осетровых в условиях современного стока р. Волги: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИИПРХ, 85 с.
- Распопов В.М., Дубинин В.И. 1990. Плодовитость озимой и яровой рас Волго-Каспийской белуги // Вопр. ихтиологии. 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.
- Романов А.А. 1990. Нарушения морфогенеза половых желез, половых клеток, печени осетровых в морской период жизни // Тез. докл. симп. “Экологические и морфофункциональные основы адаптации гидробионтов”. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 83–85.
- Романов А.А., Алтуфьев Ю.В. 1992. Экстрарегиональный гистогенез половых клеток осетровых рыб Каспийского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 32. Вып. 5. С. 145–154.
- Романов А.А., Шевелева Н.Н. 1992. Нарушения гонадогенеза у каспийских осетровых (*Acipenseridae*) // Там же. Т. 32. Вып. 5. С. 176–180.
- Романов А.А., Шевелева Н.Н. 1993. Нарушения морфогенеза у осетровых Каспия // Рыб. хоз-во. № 4. С. 27–28.
- Ромейс Б. 1954. Микроскопическая техника. М.: Иностран. лит-ра, 648 с.
- Рубан Г.И. 1999. Сибирский осетр *Acipenser baerii* Brandt (структура вида и экология). М.: Геос, 236 с.
- Рубан Г.И., Акимова Н.В. 1991а. Особенности экологии сибирского осетра *Acipenser baerii* реки Индигирки // Вопр. ихтиологии. Т. 31. Вып. 4. С. 596–605.
- Рубан Г.И., Акимова Н.В. 1991б. Нарушения в развитии воспроизводительной системы сибирского осетра рек Индигирка и Колыма // Тез. докл. V Всерос. конф. по раннему онтогенезу рыб. Астрахань. С. 167–168.
- Рубан Г.И., Акимова Н.В. 1993. Особенности экологии сибирского осетра *Acipenser baerii* р. Колымы // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 1. С. 84–92.
- Рубан Г.И., Акимова Н.В. 2001. Состояние репродуктивной системы и причины снижения численности сибирского осетра *Acipenser baerii* реки Оби // Там же. Т. 41. № 2. С. 278–282.
- Свирский В.Г. 1967. Амурский осетр и калуга (систематика, биология, перспективы воспроизводства): Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВГУ, 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.
- Свирский В.Г. 1984. *Polypodium hydriforme* (Coelenterata) у осетровых рыб реки Амур // Паразитология. Т. XVIII. Вып. 5. С. 362–366.
- Семенов К.И. 1963. Биологическая разнокачественность икры осетра и ее влияние на развитие личинок в условиях искусственного разведения // Вопр. ихтиологии. Т. 3. Вып. 1(26). С. 99–113.
- Серебрякова Е.В. 1964. Исследование гонад производителей осетра Волгоградского водохранилища // Тр. ВНИРО. Т. 56. Сб. 3. С. 117–130.
- Соколов Л.И. 1965. Созревание и плодовитость сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt реки Лены // Вопр. ихтиологии. Т. 5. Вып. 1(34). 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(103). С. 237–246.
- Соколов Л.И., Рубан Г.И. 1979. Разнокачественность самок сибирского осетра (*Acipenser baeri hatys* Drjagin) реки Лены и некоторые показатели их воспроизводительной способности // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 84. Вып. 6. С. 67–73.
- Солдатов В.К. 1915. Исследование осетровых Амура // Материалы к познанию русского рыболовства. Т. 3. Вып. 12. Пг.: Изд-во Киришбаума, 415 с.
- Сытова М.В., Харенко Е.Н., Беляев В.А., Шмигирилов А.П. 2004. Размерные и весовые показатели нерестовых группировок осетровых рыб в бассейне р. Амур // Вопр. рыболовства. Т. 5. № 3(19). С. 470–481.
- Трусов В.З. 1964. Некоторые особенности созревания и шкала зрелости половых желез осетра // Тр. ВНИРО. Т. 56. С. 69–78.
- Фалеева Т.И. 1965. Анализ атрезии ооцитов у рыб в связи с адаптивным значением этого явления // Вопр. ихтиологии. Т. 5. Вып. 3. С. 455–470.
- Хованский И.Е., Антипова О.Н. 2008. Искусственное воспроизводство осетровых в Хабаровском крае и Еврейской автономной области: история, современное состояние и перспективы развития // Матер. науч. конф. “Современное состояние водных биоресурсов”. Владивосток: ТИНРО-центр. С. 811–817.
- Ходоревская Р.П., Рубан Г.И., Павлов Д.С. 2007. Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна. М.: Т-во науч. изд. КМК, 242 с.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 164 с.
- Шагаева В.Г., Никольская Н.Г., Марков К.П. и др. 1989. Особенности эмбрионального и личиночного развития осетра в условиях ухудшения экологической обстановки в р. Волге // Тез. докл. Всесоюз. совещ.

- “Осетровое хозяйство водоемов СССР”. Ч. 1. Астрахань: КаспНИРХ. С. 336–337.
- Шагаева В.Г., Акимова Н.В., Марков К.П. и др.* 1991. Патологические изменения в раннем онтогенезе осетровых рыб р. Волга под влиянием антропогенного воздействия // Тез. докл. V Всерос. конф. по раннему онтогенезу рыб. Астрахань. М.: ВНИРО. С. 160–161.
- Шагаева В.Г., Никольская М.П., Акимова Н.В. и др.* 1993. Исследование раннего онтогенеза волжских осетровых (Acipenseridae) в связи с антропогенным воздействием // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 2. С. 230–240.
- Шатуновский М.И.* 2006. Некоторые закономерности возрастной и географической изменчивости плодовитости у рыб // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 244–247.
- Шатуновский М.И., Рубан Г.И., Акимова Н.В.* 2007. О популяционных и онтогенетических механизмах регуляции воспроизводства рыб // Успехи соврем. биологии. Т. 127. № 1. С. 87–96.
- Шевелева Н.Н., Романов А.А.* 1989. К вопросу о гистоморфологических изменениях ооцитов русского осетра, обнаруживаемых в период нерестового хода // Тез. докл. Всесоюз. совещ. “Осетровое хозяйство водоемов СССР”. Ч. 1. Астрахань: КаспНИРХ. С. 339–340.
- Alp A., Kara C., Buyuksapar H.M.* 2003. Reproductive biology of brown trout, *Salmo trutta macrostigma* Dumeril 1858, in a tributary of the Ceyhan River which flows into Eastern Mediterranean Sea // J. Appl. Ichthyol. V. 19. № 6. P. 346–351.
- Bemis W.E., Kynard B.* 1997. Sturgeon rivers: an introduction to acipenseriform biogeography and life history // Sturgeon biodiversity and conservation. L.: Kluwer Acad. Publ. P. 167–183.
- Henderson B.A., Morgan G.E.* 2002. Maturation of walleye by age, size and surplus energy // J. Fish. Biol. V. 61. № 4. P. 999–1011.
- Qiwei W.Q., Ke F., Zhang J. et al.* 1997. Biology, fisheries and conservation of sturgeon and paddlefish in China // Environ. Biol. Fish. № 48. P. 241–255.
- Raikova E.V.* 2002. *Polypodium hydriforme* infection in the eggs of Acipenseriform fishes // J. Appl. Ichthyol. V. 18. P. 405–415.
- Zhang J.* 1985. Fishery resources of Heilongjiang Province. Harbin: Heilongjiang People’s Publ. House. 205 p. (in Chinese).