

СОСТОЯНИЕ ГОНАД ПРОХОДНОЙ СЕЛЬДИ-ЧЕРНОСПИНКИ *ALOSA KESSLERI KESSLERI* (ALOSIDAE) НИЖНЕЙ ВОЛГИ В ПЕРИОД НЕРЕСТОВОЙ МИГРАЦИИ

© 2023 г. К. А. Жукова^{1, 2, *}, Н. Г. Емельянова¹, К. В. Кузицин¹, М. А. Груздева¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

²Университет МГУ-ППИ в Шэньчжэне, Шэньчжэн, Китай

*E-mail: kzh@fish-zoology.ru

Поступила в редакцию 04.07.2022 г.

После доработки 25.07.2022 г.

Принята к публикации 27.07.2022 г.

Исследовали состояние гонад мигрирующей на нерест сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887) в р. Ахтуба. Пик хода на нерест в 2021 г. зарегистрирован в третьей декаде мая при температуре воды 17–18°C. Самки и самцы имели гонады III и IV стадий зрелости. Длина тела по Смитту самок составляла в среднем 254.1 мм, масса – 178.9 г, самцов соответственно 209.9 мм и 87.5 г. Возраст подавляющего большинства самок был 3+, самцов – 2+, 3+. Гонадосоматический индекс у самок и самцов в среднем составлял соответственно 8.71 и 3.67%. Среди асинхронно развивающихся вителлогенных клеток в гонадах IV стадии зрелости выделены три неравномерные группы, очевидно, предназначенные для выметывания соответствующего числа порций ооцитов. Количество превителлогенных ооцитов (26.7–59.4% всех клеток на срезах) позволяет считать этих рыб полициклическими. Диаметр завершивших рост ооцитов был около 800 мкм.

Ключевые слова: сельдь-черноспинка *Alosa kessleri kessleri*, гаметогенез, жизненный цикл, Волжско-Каспийский рыбохозяйственный бассейн, Волго-Каспийский рыбохозяйственный подрайон.

DOI: 10.31857/S004287522304032X, **EDN:** ROSFAD

Проходные сельди рода *Alosa* в прошлом являлись важными компонентами экосистемы Волжского бассейна. Для размножения они использовали русло р. Волга до рек Кама и Ока и имели большое значение в промысле (Берг, 1948; Световидов, 1952). Ввод в строй Волжской ГЭС в 1958 г. привёл к тому, что сельдь-черноспинка *A. kessleri kessleri* лишилась доступа к средней Волге, где располагались её основные нерестилища. В результате произошло катастрофическое падение запасов этой сельди. Однако в конце XX–начале XXI вв. наблюдается восстановление численности черноспинки, хотя в значительно меньших масштабах, чем до строительства плотины (Водовская, 2001; Войнова, 2012, 2016; Лепилина и др., 2016). При этом было отмечено значительное изменение ряда биологических параметров популяции, таких как половой и возрастной состав, морфологические признаки особей. По мнению ряда исследователей, через полвека после экологической катастрофы проходная черноспинка смогла приспособиться к современным условиям и освоить новую нишу в нижней Волге (Войнова, 2016; Пятикопова, 2019). Вероятно, процесс адаптации продолжается и в настоящее время (Кузицин и др., 2020). Таким образом, по-

дробное изучение и мониторинг биологических параметров популяции черноспинки представляет интерес не только с точки зрения хозяйственной ценности этого вида, но и с точки зрения фундаментального исследования процессов микроэволюции в условиях изменённой среды обитания.

Одно из наиболее существенных изменений биологии черноспинки связано с размножением. В настоящее время основные нерестилища вида располагаются ниже плотины Волжской ГЭС на участке Светлый Яр–Чёрный Яр (Войнова, 2013, 2021; Лепилина и др., 2016). Тем самым резко сократился миграционный путь производителей, а освоенные черноспинкой нерестилища ниже г. Волгоград нельзя было считать равноценными прежним (Лепилина и др., 2016; Пятикопова, 2019). Кроме того, наблюдается несоответствие водного и температурного режимов природным ритмам, которые существовали до сооружения плотины (Войнова, 2013, 2016, 2021). В связи с этим современные условия существования черноспинки не являются оптимальными и, по мнению некоторых исследователей, негативно влияют на состояние и качество половых продуктов нерестового стада. В случае, если снижение воспроизводитель-

ной способности на протяжении ряда лет будет продолжаться, естественное размножение не обеспечит стабильного пополнения и вид опять окажется в ещё более депрессивном состоянии (Войнова, 2021). Таким образом, на современном этапе необходим анализ процессов гаметогенеза черноспинки для оценки состояния воспроизводящей части популяции, качества половых продуктов и эффективности воспроизводства. В связи с этим цель настоящей работы – проанализировать состояние половых желёз, особенности протекания гаметогенеза и оценить состояние производителей сельди-черноспинки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в середине мая 2021 г. в р. Ахтуба на территории Харабалинского р-на Астраханской обл. Место сбора удалено вверх по течению от верхней границы дельты Волги на 150 км, от плотины Волжской ГЭС (вниз по течению) – на 300 км. Участок Ахтубы, на котором проводили сбор материала, по своему строению не отличается от таковых выше и ниже по течению (Николаев, 1962). В 2016–2020 гг. здесь проводили ежегодные наблюдения за ходом производителей черноспинки. Время сбора материала приурочено к периоду максимально интенсивной анадромной миграции вида. Отлов производителей проводили учебными снастями-“самодурами” с пятью крючками и резиновым амортизатором, облавливали все горизонты от придонного (6–8 м) до приповерхностного.

Рыб после поимки помещали в теплоизолированные ёмкости с водой и обрабатывали уже непосредственно в лаборатории в свежем виде. Всех пойманных особей подвергали биологическому анализу, измеряли длину по Смитту (FL) и массу тела, для определения возраста брали пробу чешуи под спинным плавником, при вскрытии визуально определяли пол рыбы и стадию зрелости гонад. Возраст рыб определяли по чешуе в соответствии с методикой Чугуновой (1959), учитывая рекомендации Ильмаза и Полата (Yilmaz, Polat, 2002), по электронным изображениям оттисков (image-capture system, микроскоп Leica DMLS с набором объективов кратностью от $2.5\times$ до $10.0\times$, цифровая камера Canon X500-D) на акрилацетатных пластинках. Вычисляли гонадосоматический индекс (ГСИ, %) по формуле: $q_1 \times 100/q$, где q_1 – масса гонад, г; q – масса рыбы без внутренностей, г. Фрагменты гонад после процедуры биологического анализа немедленно фиксировали раствором Буэна. Гистологическую обработку проб проводили по стандартным методикам (Микодина и др., 2009). Исследованы гонады 14 самок и 23 самцов. Для кислотно-спиртовой проводки использовали автоматическую станцию Microm STP 120, заливку в парафин проводили на установке Microm EC 350-1. Срезы толщиной 3–5 мкм, сделанные на микротоме

HM 440E (все приборы фирмы “Thermo Fisher Scientific Inc.”, США), последовательно окрашивали гематоксилином по Эрлиху и эозином (Роскин, Левинсон, 1957). Для изучения и фотосъёмки препаратов использовали световой микроскоп Olympus BX45 с цифровой фотокамерой Olympus DP25 (Япония). Измерения диаметра половых клеток и их структур проводили с использованием программы Image J по микрофотографиям гистологических препаратов (937 ооцитов). Материал обрабатывали методами стандартного универсального статистического анализа (Лакин, 1990). Для оценки достоверности различий средних значений диаметров ооцитов разных фаз развития использовали H -критерий Краскела–Уоллиса. При исследовании яичников применяли периодизацию оогенеза, предложенную Чмилевским (2003). Ядерно-цитоплазматическое соотношение (ЯЦ, %) рассчитывали как отношение диаметра ядра к диаметру половой клетки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биологическая характеристика производителей

В 2021 г. первые особи сельди-черноспинки в районе сбора материала появились 11–12 мая, наибольшую интенсивность нерестового хода зарегистрировали 20–28 мая, его завершение пришлось на конец первой недели июня. Ход проходил на фоне подъёма температуры воды от 13°C в начале до 22°C в конце. Во время пика хода температура воды в реке была 17 – 18°C . Первые погибшие и выжившие после нереста производители сельди появились в р. Ахтуба в районе сбора полевого материала 27–28 июня, массовый скат постпроизводителей пришёлся на первую неделю июля. Все выловленные производители имели пустые желудки.

Точная локализация нерестилищ сельди-черноспинки в р. Ахтуба неизвестна. По некоторым косвенным данным, она нерестится на участке от г. Ленинск до п. Средняя Ахтуба, т.е. расстояние от точки сбора материала до возможных нерестилищ составляло ~ 250–280 км.

FL самцов в выборке варьировала от 178 до 269 (в среднем 209.9) мм, масса тела – от 47.7 до 180.9 (87.5) г, возраст – 2+ (39%), 3+ (56%), 4+ (5%); FL самок составляла 184–316 (254.1) мм, масса тела – 64–341 (178.9) г, возраст – 3+ (91%) и 4+ (9%).

ГСИ самцов был меньше, чем у самок, – <6% против >6% (рис. 1). Значения ГСИ у самцов варьировали от 1.00 до 5.75 (в среднем 3.67), у самок – от 6.02 до 14.49 (8.71)%. Наибольшие значения ГСИ отмечены у более мелких самцов и самок. Существенная вариабельность ГСИ у разных самок обусловлена, по-видимому, различными размерами икринок в яичнике вследствие растянутости их созревания и порционности икротетания.

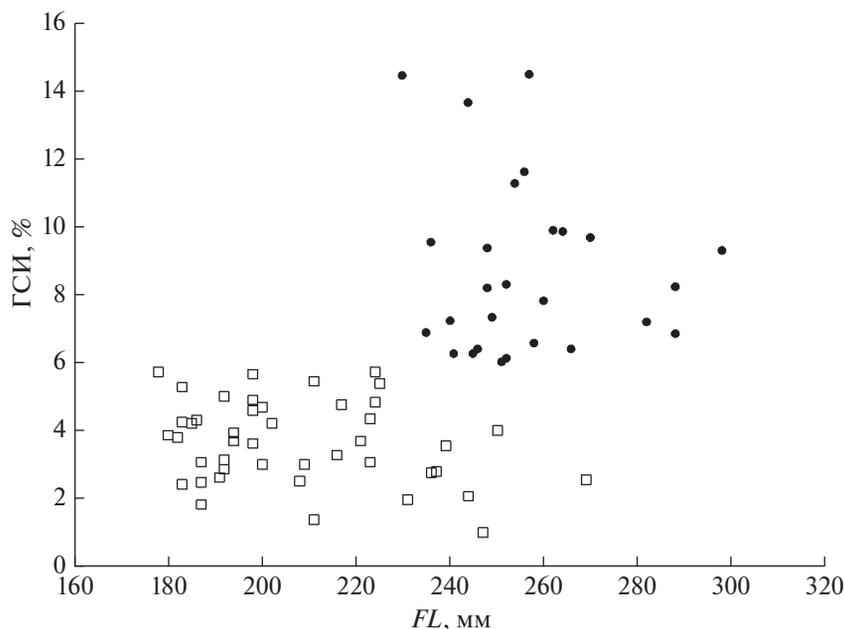


Рис. 1. Гонадосоматический индекс (ГСИ) у самцов (□) и самок (●) сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* в зависимости от длины тела по Смитту (*FL*).

Состояние гонад

По результатам гистологического анализа, самки имели гонады III и IV стадий зрелости, в которых отмечены ооциты разных фаз периодов превителлогенеза и вителлогенеза (рис. 2). Ооциты профазных изменений мейоза и оогонии были немногочисленны. Диаметр превителлогенных ооцитов варьировал от 32 до 194 мкм, их ЯЦ составляло 29.6–70.0%. Ооциты диаметром ~ 190 мкм вступали в период вителлогенеза, для них было характерно появление вакуолей (предшественников кортикальных альвеол) в периферической цитоплазме. Липидные капли отсутствовали. По мере роста ооцитов число вакуолей увеличивалось, они образовывали примерно четыре ряда, заполняющие цитоплазму до её середины.

В ооцитах диаметром 200–372 мкм были заметны формирующиеся гранулы желтка, которые обычно локализуются под оболочкой ооцита и между вакуолями, ЯЦ этих ооцитов было 20.7–45.9%. У таких ооцитов уже заметна формирующаяся лучистая оболочка (*zona radiata*), толщина которой составляла 1.5–2.0 мкм.

В более крупных ооцитах диаметром 319–551 мкм гранулы желтка были расположены также и в свободной от вакуолей цитоплазме. Их размеры варьировали от 8 до 18 мкм, ЯЦ составляло 16.3–42.3%, толщина *zona radiata* — 3.5–4.7 мкм. Наиболее крупные половые клетки диаметром 519–785 мкм соответствовали завершающей фазе периода вителлогенеза, гранулы желтка заполняли

всю цитоплазму (рис. 2а, 2б), их ЯЦ составляло 11.6–28.2%, толщина *zona radiata* — 6.5–8.0 мкм.

В гонадах всех самок сельди-черноспинки имелось большое количество превителлогенных ооцитов (26.7–59.4% всех ооцитов на срезах), представляющих собой резервный фонд. Развитие вителлогенных ооцитов проходило асинхронно (рис. 3). В яичниках III стадии зрелости отмечены вителлогенные ооциты двух фаз развития. Первая представлена ооцитами фазы первоначального накопления желтка (~19%), а вторая — интенсивного вителлогенеза (22.6%). В яичниках стадии зрелости IV к этим двум группам добавлялась третья, состоящая из ооцитов конца периода вителлогенеза (35.6%). Доля вителлогенных ооцитов двух предыдущих порций составила 13.3 (фаза начала накопления желтка) и 24.4% (фаза интенсивного вителлогенеза).

Гонады самцов находились на III и IV стадиях зрелости. Были отмечены половые клетки всех периодов развития, включая сперматозоиды (IV стадия), которые располагались в разных участках семенников (рис. 2в, 2г). Размеры половых клеток разных фаз и периодов развития в яичниках и семенниках статистически различались ($p < 0.001$) между собой, за исключением сперматид и сперматозоидов (рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

В яичниках сельди-черноспинки, мигрирующей к местам нереста в р. Ахтуба, присутствуют ооциты периодов превителлогенеза и вителлогенеза.

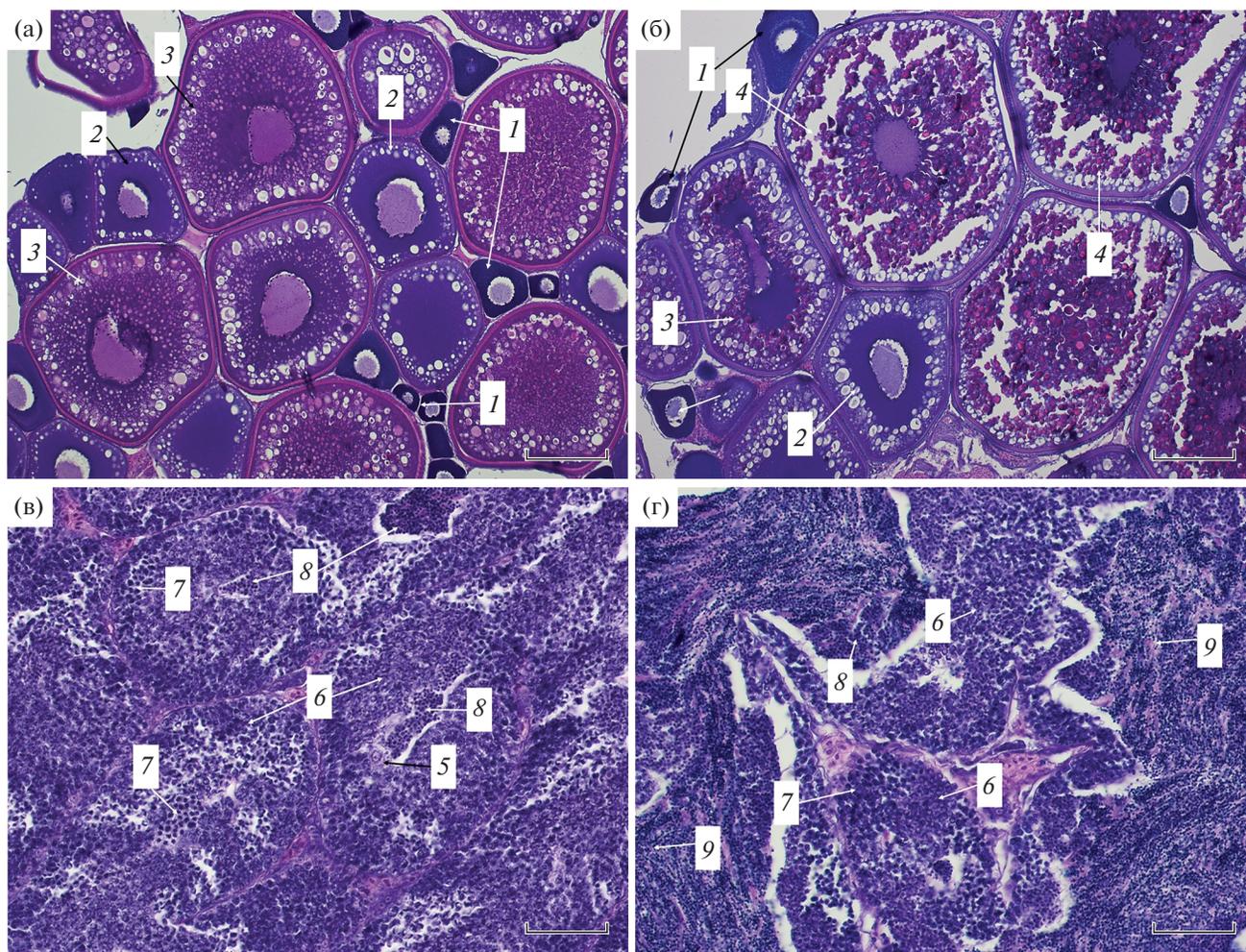


Рис. 2. Фрагменты яичников и семенников *Alosa kessleri kessleri*: а – самка FL 262 мм, III стадия зрелости гонад, гонадосоматический индекс 7.8%; б – самка FL 272 мм, IV, 9.9%; в – самец FL 191 мм, III, 4.1%; г – самец FL 195 мм, IV, 4.5%. Ооциты периодов: 1 – превителлогенеза, 2 – вителлогенеза, 3 – интенсивного вителлогенеза, 4 – завершения вителлогенеза; 5 – сперматогонии; сперматоциты: 6 – I порядка, 7 – II порядка; 8 – сперматиды, 9 – сперматозоиды. Масштаб, мкм: а, б – 200 ; в, г – 50.

неза. Среди асинхронно развивающихся вителлогенных клеток в гонадах IV стадии зрелости выделены три разноразмерные группы, очевидно, предназначенные для выметывания соответствующего числа порций ооцитов (рис. 3). В ранних работах по оогенезу этого вида (Иванов, 1953; Иванов, Додзина, 1957) сообщается о наличии четырёх–пяти порций, которые выметываются в течение 1.0–1.5 мес. Интервал между выметыванием ооцитов следующей порции очень непродолжителен и составляет 6–8 сут.

Для многих анадромных представителей подсемейства Alosinae характерны порционный нерест и недетерминированная плодовитость. Это такие виды как *A. pseudoharengus* (Ganias et al., 2015), *A. sapidissima* (Olney et al., 2001; Hyle et al., 2014; McBride et al., 2016), *A. mediocris* (Murauskas, Rulifson, 2011), *A. fallax fallax* (Pina et al., 2003) и

A. macedonica (Mouchlianitis et al., 2020). Как показали наши исследования, у сельди-черноспинки из р. Ахтуба на гистограммах размерного состава преобладают мелкие ооциты (резервный фонд) и присутствуют ооциты всех промежуточных размеров классов между превителлогенными и наиболее крупными вителлогенными (рис. 3). Такое распределение свидетельствует о непрерывном типе оогенеза и, как следствие, недетерминированной плодовитости (Götting, 1961; Овен, 1976, 2004). Тем не менее, поскольку нерестовый период сельди-черноспинки длится ~1.5 мес. (Водовская, 2001), представляется маловероятной за такое непродолжительное время возможность реализации превителлогенных ооцитов в качестве расходного фонда, предназначенного к вымету в текущем сезоне. Не исключено, что какая-то часть превителлогенных ооцитов может вступать в пери-

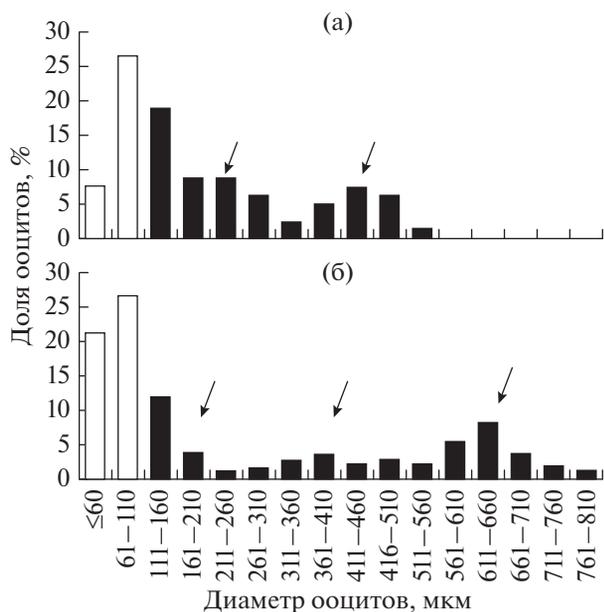


Рис. 3. Размерный состав ооцитов в яичниках III (а) и IV (б) стадий зрелости у *Alosa kessleri kessleri*: (□) – превителлогенные ооциты (резервный фонд), (■) – расходный фонд ооцитов; (↓) – порции ооцитов.

од вителлогенеза, но впоследствии резорбируется на его ранних стадиях. Резорбцию разноразмерных вителлогенных ооцитов черноспинки отмечали и ранее (Иванов, 1953; Иванов, Додзина, 1957; Беляева, Васильченко, 1965) и связывали с изменением нерестовых миграций по причине зарегулирования стока р. Волга (Беляева, Васильченко, 1965) или с экологическим неблагополучием среды обитания (Дубовская, 2020).

Асинхронное развитие ооцитов и порционное икротетание отмечено у *A. fallax fallax* в реках юга Португалии (Pina et al., 2003). Анализ распределения половых клеток по диаметру у рыб перед началом нерестового сезона не выявил отсутствия каких-либо размерных классов между пре- и вителлогенными ооцитами, что, по мнению авторов, свидетельствует о возможности пополнения последних за счёт превителлогенных. Этот вид является полициклическим, превителлогенные ооциты (резервный фонд) достаточно многочисленны, что отчётливо отражено на гистограммах и микрофотографиях, приведённых в вышеуказанной публикации.

К полициклическим видам с асинхронным развитием вителлогенных ооцитов и порционным нерестом относится и шэд *A. sapidissima* северо-западного побережья Атлантики (Mylonas et al., 1995; Olney et al., 2001). После завершения нереста рыб в р. Йорк (York River, Вирджиния, США), частично истощённые (70% рыб) и полностью истощённые особи (впоследствии погибающие)

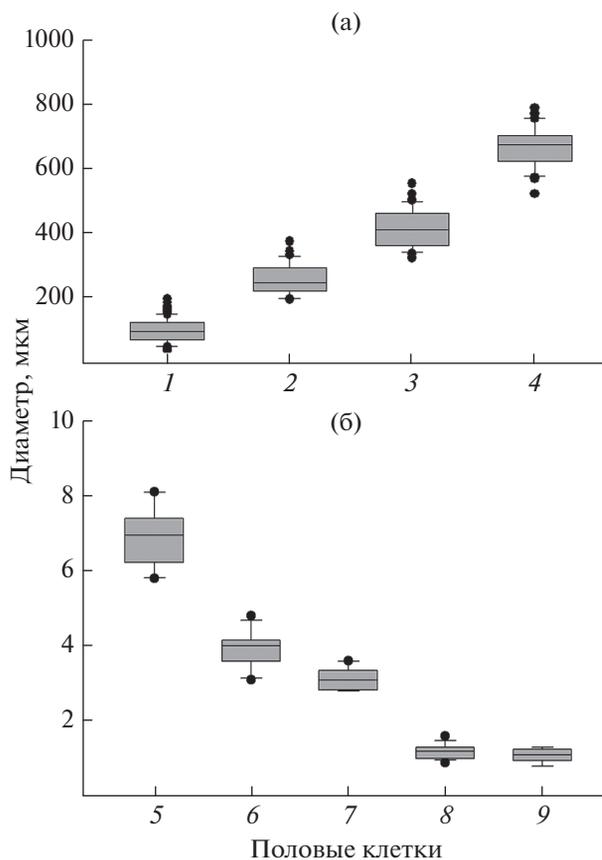


Рис. 4. Диаметр половых клеток в яичниках (а) и семенниках (б) *Alosa kessleri kessleri*; ооциты: 1 – периода превителлогенеза, 2 – фаз начала накопления желточных включений, 3 – интенсивного вителлогенеза, 4 – завершения вителлогенеза; 5 – сперматогонии; сперматоциты: 6 – I порядка, 7 – II порядка; 8 – сперматиды, 9 – сперматозоиды. Нижние и верхние части прямоугольников – соответственно первый (25% перцентилей) и третий (75%) квантили, линия внутри прямоугольников – медиана (50%), усы – полуторакратный межквартильный размах; (●) – точки выбросов, выходящие за границу усов.

скатываются в океан. У первых реализуется лишь часть предназначенных к вымету ооцитов, остальные подвергаются резорбции, обеспечивая энергетический ресурс для восстановления рыб. Такие рыбы, по предположению авторов, смогут вернуться на нерест в следующем сезоне, обеспечивая полициклическую популяцию, что может увеличивать стабильность популяции в случае непредсказуемости условий окружающей среды (Olney et al., 2001).

Представитель этого же рода *A. pseudoharengus*, размножающийся в озёрах штата Коннектикут (США), вымётывает три порции икры (Gapias et al., 2015). У рыб, скатывающихся после нереста в океан, в яичниках кроме опустевших фолликулов имеется лишь на одну порцию ооцитов меньше, чем у идущих на нерест, что предполагает их пополнение во время пребывания в озе-

ре. Все порции невыметанных ооцитов впоследствии резорбируются. Авторы полагают, что плодовитость этого вида, вероятно, недетерминирована, тем не менее это трудно представить, поскольку во время миграции рыбы не питаются. Сочетание анадромной миграции и недетерминированной плодовитости достаточно спорно. Некоторые исследователи считают, что рыбы с недетерминированной плодовитостью (в значительной мере обитатели низких широт), могут легко регулировать её за счёт гибкого перераспределения энергии потребления в течение сезона размножения, поскольку в это время питаются (McBride et al., 2015).

С другой стороны, недетерминированная плодовитость позволяет более гибко распределять накопленную ранее энергию во время морского нагула и растягивать порционное выметывание икринок насколько возможно, пока хватает внутренних ресурсов. Это соответствует растянутым срокам нереста сельди-черноспинки Волжского бассейна (Водовская, 2001; Пятикопова, 2019). Тем самым особи с недетерминированной плодовитостью должны достигнуть равновесия между пополнением расходного фонда ооцитов, требующего постоянных энергетических затрат, и экономией ресурсов для обеспечения жизнедеятельности. Это было показано на *A. aestivalis* р. Коннектикут, относящейся к анадромным видам с порционным нерестом и недетерминированной плодовитостью (Mouchlianitis et al., 2021). Энергетический баланс создаётся за счёт снижения интенсивности пополнения расходного фонда половых клеток и плодовитости в течение нереста. У *A. macedonica* пополнение расходного фонда новыми порциями созревающих ооцитов происходит только в периоды овуляции лидирующей группы половых клеток (Mouchlianitis et al., 2020). Наиболее высокая индивидуальная плодовитость и интенсивность пополнения наблюдаются в середине нереста по сравнению с его началом и окончанием. В то же время у *A. alosa*, нерестящейся в р. Мондего Центральной Португалии, число превителлогенных ооцитов очень мало и существенно снижается в течение сезона размножения (Mota et al., 2015 — цит. по: Mouchlianitis et al., 2019). Повторно размножающиеся особи составляют <6.5%, что, по мнению авторов, свидетельствует об облигатной тенденции к моноцикличности *A. alosa* (Mouchlianitis et al., 2019).

Таким образом, у сельдей рода *Alosa*, по крайней мере у ряда видов, отмечена специфичная репродуктивная стратегия, которая включает в себя регуляцию пополнения расходного фонда и индивидуальной плодовитости во время икреметания. Ряд авторов указывают на высокую пластичность репродуктивной стратегии у проходных сельдей рода *Alosa*, выражающуюся в смене доли впервые и повторно созревающих рыб, длитель-

ности нерестового периода, изменениях плодовитости и размеров икринок (Танасийчук, 1962; Leggett, Carscadden, 1978; Glebe, Leggett, 1981; Водовская, 1994, 1996, 2001; Blaber et al., 1999; Grice et al., 2014; Ganiyas et al., 2015; Войнова, 2021). В частности, существенные изменения в репродуктивной стратегии проходных сельдей рода *Alosa* наблюдаются при антропогенном воздействии на речные системы, где происходит размножение отдельных популяций (Carscadden, Leggett, 1975; Blaber et al., 1999; Catalano, Allen, 2011; Gilligan-Lunda et al., 2021). Условия существования и воспроизводства сельди-черноспинки в Волжском бассейне кардинально изменились в 1958–1959 гг. после ввода в строй Волжской ГЭС. Резко ухудшились условия нереста и покатной миграции личинок, изменилось качество икры — она частично была перезрелой, выметывалось огромное количество неразвивающейся икры (Водовская, 2001). Эти факторы привели к резкому снижению численности черноспинки, которая находится в депрессивном состоянии и в настоящее время, несмотря на некоторое восстановление запасов (Катунин и др., 2000; Васильева и др., 2012; Пятикопова, 2019). По сравнению с периодом до строительства плотин Волжско-Камского каскада изменились многие биологические параметры проходной сельди-черноспинки, в частности, наблюдается снижение длины и массы тела, омоложение стада производителей (Водовская, 2001; Войнова, 2013; Пятикопова, 2019). Как показали наши исследования, изменения затронули и репродуктивную систему производителей черноспинки. Так, ранее отмечалось, что в гонадах самок созревало до пяти порций ооцитов, наши данные говорят об их сокращении до трёх порций. При этом произошло уменьшение диаметра икринок, особенно первой порции. Вероятно, наблюдаемые изменения гаметогенеза обусловлены существенным уменьшением протяжённости миграционного пути на нерестилища.

Отмеченные разными исследователями изменения структуры стада проходной сельди-черноспинки Волжского бассейна свидетельствуют о том, что в настоящее время, в начале 20-х гг. XXI века, её популяция представляет собой полностью трансформированную группировку по сравнению с таковой до масштабного гидростроительства. Полученные нами данные в полной мере подтверждают масштабные изменения и говорят о сдвигах в процессе гаметогенеза.

Судя по происходящим изменениям, сейчас популяция сельди-черноспинки находится в процессе бурной адаптации к новым условиям существования в Каспийском бассейне в целом. Не исключено, что процесс активных изменений в настоящее время может быть следствием и крупномасштабных климатических сдвигов. Имеющиеся на настоящий момент сведения о сельди-черноспинке требуют углублённых её исследований, выясне-

ния причинно-следственных связей между параметрами среды и биологическими свойствами рыб и указывают на необходимость проведения мониторинга состояния вида в Волге.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность учредителю и сотрудникам ЗАО “Дельта Ахтубы”: М.А. Арифуллину за всестороннее содействие в выполнении работы, Д.В. Марышеву и А.А. Золотухину за активную помощь в сборе полевого материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032300100-5 и проекта МГУ “Ноев ковчег” (обработка материалов, подготовка сводных таблиц и рисунков), а также при поддержке Российского научного фонда, грант № 19-14-00015-П (подготовка рукописи).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляева Н.В., Васильченко О.Н. 1965. О созревании половых продуктов сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* (Grim) после сооружения Волгоградской плотины // Тр. КаспНИРХ. Т. 20. С. 81–84.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 468 с.
- Васильева Т.В., Власенко А.Д., Десярева Н.Г. 2012. История и современное состояние рыбохозяйственных исследований на Каспии // Вопр. рыболовства. Т. 13. № 4 (52). С. 679–688.
- Водовская В.В. 1994. Воспроизводство сельди на Волге // Рыб. хоз-во. № 6. С. 28–29.
- Водовская В.В. 1996. Влияние гидрологического режима на воспроизводство и численность проходных сельдей // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 6. Вып. 2. С. 304–305.
- Водовская В.В. 2001. Экологические аспекты биологии проходной сельди Каспия. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 74 с.
- Войнова Т.В. 2012. Современное состояние нерестовой части популяции проходной сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* // Экол. мониторинг и биоразнообразие. № 2. С. 75–78.
- Войнова Т.В. 2013. Динамика уловов и биологические показатели сельди черноспинки в Волго-Каспийском рыбохозяйственном подрайоне в современных условиях (река Волга и ее водотоки) // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 3. С. 25–29.
- Войнова Т.В. 2016. Мониторинг современного состояния популяции сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* Grimm) в р. Волге // Экол. мониторинг и биоразнообразие. № 1. С. 21–25.
- Войнова Т.В. 2021. О плодовитости сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* (Grim) // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 3. С. 77–85. <https://doi.org/10.24143/2073-5529-2021-3-77-85>
- Дубовская А.В. 2020. Гистоморфологический анализ состояния репродуктивной системы сельди-черноспинки в период 2013–2017 годов // Матер. III Междунар. науч.-практ. конф. “Современная наука: перспективы, достижения и инновации”. Астрахань: Изд-во АГУ. С. 27–30.
- Иванов М.Ф. 1953. Особенности развития яйцевых клеток каспийско-волжской сельди (*Caspialosa kessleri* и *Caspialosa volgensis*) и опыты по искусственному разведению черноспинки (*Caspialosa kessleri*) в дельте Волги // Вестн. ЛГУ. № 10. С. 51–76.
- Иванов М.Ф., Додзина Ф.И. 1957. Гистологический анализ половых желез волжских проходных сельдей в период миграции и нереста // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. Вып. 44. № 228. С. 155–180.
- Катунин Д.Н., Беспарточный Н.П., Сапожников В.В. 2000. Комплексные океанологические исследования Каспийского моря в рейсе на научно-исследовательском судне “Исследователь Каспия” (август–сентябрь 1999 г.) // Океанология. № 1. С. 156–158.
- Кузицин К.В., Груздева М.А., Филенко В.А., Павлов Д.С. 2020. Сельдь-черноспинка *Alosa kessleri kessleri* (Grim) из р. Ахтубы нижневолжского бассейна: биологические и морфологические особенности // Биол. внутр. вод. № 1. С. 67–75. <https://doi.org/10.31857/S0320965220010143>
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Лепилина И.Н., Войнова Т.В., Николенков А.А., Степанова Т.Г. 2016. Состояние запасов сельди-черноспинки, биологические, физиолого-биохимические показатели и трофологический анализ производителей, мигрирующих в реку Волгу // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 2. С. 43–52.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др. 2009. Гистология для ихтиологов. Опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО, 111 с.
- Николаев В.А. 1962. Геологическая история, рельеф и аллювиальные отложения р. Ахтуба // Природа и сельское хозяйство Волго-Ахтубинской долины и дельты. М.: Изд-во МГУ. С. 11–56.
- Овен Л.С. 1976. Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб. Киев: Наук. думка, 131 с.
- Овен Л.С. 2004. Специфика развития половых клеток морских рыб в период размножения как показатель типа нереста и реакции на условия среды обитания. М.: Изд-во ВНИРО, 186 с.
- Пятикопова О.В. 2019. Современные особенности нерестовой миграции производителей и поклатной миграции личинок сельди черноспинки *Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887) в Волжско-Каспийском бассейне: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: АГТУ, 19 с.
- Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. 1957. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука, 467 с.
- Световидов А.Н. 1952. Фауна СССР. Рыбы. Т. 2. Вып. 1. Сельдевые (Clupeidae). М.: Изд-во АН СССР, 331 с.
- Танасийчук В.С. 1962. Нерест проходных сельдей в условиях зарегулирования стока Волги // Тр. КаспНИРХ. Т. 18. С. 143–166.
- Чмилевский Д.А. 2003. К вопросу о периодизации оогенеза костистых рыб (обзор) // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 375–387.

- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР. P. 1469–1478.
<https://doi.org/10.1139/f78-230>
- Blaber S.J.M., Brewer D.T., Milton D.A. et al. 1999. The life history of the protandrous tropical shad *Tenuulosa macrura* (Alosinae: Clupeidae): Fishery implications // Estuar. Coast. Shelf Sci. V. 49. № 5. P. 689–701.
<https://doi.org/10.1006/ecss.1999.0545>
- Carscadden J.E., Leggett W.C. 1975. Life history variations in populations of American shad, *Alosa sapidissima* (Wilson), spawning in tributaries of the St John River, New Brunswick // J. Fish Biol. V. 7. № 5. P. 595–609.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1975.tb04633.x>
- Catalano M.J., Allen M.S. 2011. Exploring strategies for gizzard shad removal that account for compensatory density dependence and uncertainty // N. Am. J. Fish. Manag. V. 31. № 6. P. 1153–1162.
<https://doi.org/10.1080/02755947.2011.646457>
- Ganias K., Divino J.N., Gherard K.E. et al. 2015. A reappraisal of reproduction in anadromous alewives: Determinate versus indeterminate fecundity, batch size and batch number // Trans. Am. Fish. Soc. V. 144. № 6. P. 1143–1158.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2015.1073620>
- Gilligan-Lunda E.K., Stich D.S., Mills K.E. et al. 2021. Climate change may cause shifts in growth and instantaneous natural mortality of American shad throughout their native range // Ibid. V. 150. № 3. P. 407–421.
<https://doi.org/10.1002/tafs.10299>
- Glebe B.D., Leggett W.C. 1981. Latitudinal differences in energy allocation and use during the freshwater migrations of American shad (*Alosa sapidissima*) and their life history consequences // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 38. № 7. P. 806–820.
<https://doi.org/10.1139/f81-109>
- Götting K.J. 1961. Beiträge zur Kenntnis der Grundlagen der Fortpflanzung und zur Fruchtbarkeitsbestimmung bei marinen Teleosteen // Helgol. Wiss. Meer. V. 8. № 1. P. 1–41.
<https://doi.org/10.1007/BF01609945>
- Grice H., Patterson L., Giangiacomo C. et al. 2014. Potential spawning strategy and fecundity of Alabama shad (*Alosa alabamae*) from the Apalachicola River, Florida // Georgia J. Sci. V. 72. № 2. P. 94–102.
- Hyle A.R., McBride R.S., Olney J.E. 2014. Determinate versus indeterminate fecundity in American shad, an anadromous clupeid // Trans. Am. Fish. Soc. V. 143. № 3. P. 618–633.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2013.862178>
- Leggett W.C., Carscadden J.E. 1978. Latitudinal Variation in reproductive characteristics of American shad (*Alosa sapidissima*): Evidence for population specific life history strategies in fish // J. Fish. Res. Board Can. V. 35. № 11. P. 1469–1478.
<https://doi.org/10.1139/f78-230>
- McBride R.S., Somarakis S., Fitzhugh G.R. et al. 2015. Energy acquisition and allocation to egg production in relation to fish reproductive strategies // Fish Fish. V. 16. № 1. P. 23–57.
<https://doi.org/10.1111/faf.12043>
- McBride R.S., Ferreri R., Towle E.K. et al. 2016. Yoloked oocyte dynamics support agreement between determinate- and indeterminate-method estimates of annual fecundity for a northeastern United States population of American shad // PLoS One. V. 11. № 10. Article e0164203.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164203>
- Mylonas C.C., Zohar Y., Richardson B.M., Minkkinen S.P. 1995. Induced spawning of wild American shad *Alosa sapidissima* using sustained administration of gonadotropin-releasing hormone analogue (GnRH_a) // J. World Aquacult. Soc. V. 26. № 3. P. 240–251.
<https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.1995.tb00252.x>
- Mouchlianitis F.A., Belo A.F., Vieira A.R. et al. 2019. Primary and secondary oocyte growth dynamics in anadromous semelparous Allis shad *Alosa alosa* // J. Fish Biol. V. 95. № 6. P. 1447–1456.
<https://doi.org/10.1111/jfb.14161>
- Mouchlianitis F.A., Minos G., Ganias K. 2020. Timing of oocyte recruitment within the ovulatory cycle of Macedonian shad, *Alosa macedonica*, a batch spawning fish with indeterminate fecundity // Theriogenology. V. 146. P. 31–38.
<https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2020.01.050>
- Mouchlianitis F.A., Schultz E.T., dos Santos Schmidt T.C. et al. 2021. Ovarian dynamics and fecundity regulation in blueback herring, *Alosa aestivalis*, from the Connecticut River, US // J. Appl. Ichthyol. V. 37. № 1. P. 64–72.
<https://doi.org/10.1111/jai.14128>
- Murauskas J.G., Rulifson R.A. 2011. Reproductive development and related observations during the spawning migration of hickory shad // Trans. Am. Fish. Soc. V. 140. № 4. P. 1035–1048.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2011.607036>
- Olney J.E., Denny S.C., Hoenig J.M. 2001. Criteria for determining maturity stage in female American shad, *Alosa sapidissima*, and a proposed reproductive cycle // Bull. Fr. Pêche Piscic. № 362–363. P. 881–901.
<https://doi.org/10.1051/kmae:2001025>
- Pina T., Esteves E., Andrade J.P. 2003. Gross and histological observations of ovarian development in twaite shad, *Alosa fallax fallax*, from the Rivers Mira and Guadiana (Portugal) // Sci. Mar. V. 67. № 3. P. 313–322.
<https://doi.org/10.3989/SCIMAR.2003.67N3313>
- Yilmaz S., Polat N. 2002. Age determination of shad (*Alosa pontica* Eichwald, 1838) inhabiting the Black Sea // Turk. J. Zool. V. 26. № 4. P. 393–398.