

УДК 639.371.2:(639.311.053.1:556.551.32).

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРНЫХ УСЛОВИЙ ВЫРАЩИВАНИЯ БЕСТЕРА *ACIPENSER NIKOLJUKINI* НА ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ГАМЕТОГЕНЕЗА И ВОЗРАСТ ДОСТИЖЕНИЯ ПОЛОВОЙ ЗРЕЛОСТИ В УСТАНОВКАХ ЗАМКНУТОГО ВОДООБЕСПЕЧЕНИЯ И В ПРУДАХ

*О.П. Филиппова, И.А. Бурцев, А.С. Сафронов,
К.В. Дудин, М.С. Аветиков, А.С. Чекмарев*

ВНИРО, Москва, maricul@vniro.ru

INFLUENCE OF BESTER *ACIPENSER NIKOLJUKINI* REARING TEMPERATURES ON GAMETOGENESIS DURATION AND FIRST SEX MATURATION IN WATER RECIRCULATING AQUACULTURE SYSTEMS AND PONDS

*O.P. Filippova, I.A. Burtsev, A.S. Safronov,
K.V. Dudin, M.S. Avetikov, A.S. Chekmarev*

VNIRO, Moscow, maricul@vniro.ru

Введение

Основные проблемы, которые приходится преодолевать при разведении осетровых рыб в аквакультуре, связаны с видоспецифическими особенностями их репродуктивной биологии. Все исследованные виды осетровых — это поздно созревающие рыбы, характеризующиеся отчетливо выраженной сезонностью размножения, прерывистым оогенезом, единовременным нерестом и многолетним (от 2 до 6 лет для разных видов) межнерестовым интервалом и, как следствие этого, сравнительно невысокой индивидуальной и низкой популяционной плодовитостью. Комплекс именно этих факторов, определяющих слабый репродуктивный потенциал осетровых рыб, делает их естественные популяции весьма уязвимыми, как со стороны меняющихся экологических факторов, так и со стороны антропогенного воздействия, а самих осетровых неудобным, на первый взгляд, объектом аквакультуры, тем более для целей производства икры.

Однако, по нашему мнению, лишь два из перечисленных факторов — тип оогенеза и тип нереста, являются консервативными репродуктивными параметрами осетровых рыб. Все остальные: позднее созревание, сезонность нереста, длительные межнерестовые периоды, могут быть изменены в условиях аквакультуры опосредованно, т.е. изменением условий содержания, что наиболее доступно в контролируемых условиях рециркуляционной системы, позволяю-

щей круглогодично поддерживать оптимальные для роста и развития температурные условия и исключить зимнюю задержку развития рыб за счет исключения зимнего периода низких температур [Андрианов и др., 2004; Бурцев, Николаев, 2004; Nikolaev et al., 2009].

Максимальное сокращение сроков достижения половозрелости осетровых рыб возможно также за счет генетического фактора, а именно путем использования в качестве объектов культивирования межвидовых гибридов осетровых, например бестера, наследующего признак ускоренного созревания от стерляди и закрепляемого селекционным путем.

В 2002 г. Госкомрыболовством России был объявлен открытый конкурс по приоритетному направлению «Аквакультура» на разработку и практическое воплощение новых технологий ускоренного выращивания осетровых в рециркуляционных системах и создания опытного производства пищевой черной икры в сжатые сроки по теме: «Разработать и внедрить технологию ускоренного созревания трех пород бестера в опытно-промышленных установках в Московской и Ростовской областях для получения пищевой икры». ФГУП «ВНИРО» как инициатору этой идеи, уже имевшему ряд достижений в ее реализации, удалось выиграть конкурс и получить финансовую поддержку для ее воплощения (Госконтракт 7-10/2003–2005 гг.).

По инициативе сотрудника ВНИРО, кандидата биол. наук Д.П. Андрианова была выбрана ближайшая от Москвы точка — тепличный комплекс агрофирмы «Нива», расположенный за МКАД, в г. Дзержинский Московской обл. Аренда теплицы, которая вполне подходила по площади и температуре, освободила от строительства нового помещения. Более простая технологическая схема (весь цикл водоснабжения бассейнов и регенерации воды обеспечивается одним насосом) и эскизы объектов установки были разработаны под руководством Д.П. Андрианова группой сотрудников ВНИРО: д-ра наук А.В. Жигина, уже имевшего опыт создания замкнутой рыбоводной установки на ТЭЦ-22 Мосэнерго, а также к.т.н. М.М. Докукина и ведущего инженера С.Е. Зуевского. По площади рыбоводных бассейнов и эффективности регенерации воды установка рассчитана на содержание до 5 т рыбы.

Воплощение конструкций в пластик и металл было осуществлено в сжатые сроки Московской строительной организацией ООО «Экострой», имевшей опыт создания очистных сооружений. Основные работы были выполнены в 2004 г. менее чем за 4 мес, и после гидравлических испытаний установка была запущена с 01.06.2004 г.

Для изменения в положительную сторону лабильных репродуктивных характеристик осетровых был избран путь создания постоянного оптимума температур. Выбранный путь прост и очевиден, и основывается на том, что рыбы — пойкилотермные животные, т.е. уровень их физиологического обмена полностью зависит от температуры окружающей среды. Следовательно, повышение температуры воды при содержании рыбы в пределах толерантности должно интенсифицировать процессы роста и созревания. Установлено, что оптимумом жизнедеятельности большинства осетровых является температура 20–24 °С [Гершанович и др., 1987]. Однако сезонная динамика с длительной зимой значительно тормозит максимально возможные потенции роста и созревания. Исключение периода покоя (зимовки) у осетровых остается открытым вопросом в технологии выращивания, т.к. по данным зарубежных и отечественных исследователей, период покоя вызывает синхронизацию различных стадий оо- и сперматогенеза, благодаря чему проявляется сезонность в созревании производителей осетровых. Есть негативные примеры, когда в отсутствии годовых колебаний температуры, созревание самок и самцов заканчивалось резорбцией зрелых гамет.

Поскольку основной задачей проекта являлось обеспечение скорейшего созревания самок бестера, мы проводили исследование развития воспроизводительной системы у разновозрастных особей пород бестера («Аксайская», «Бурцевская» и «Внировская»), отличающихся по темпам роста и скороспелости [Филиппова, 2006; Филиппова и др. 2007]. В качестве контроля гаметогенеза использовалось традиционное прудовое выращивание [Бурцев, 1967в, 1969, 1970; Бурцев и др. 2002; Бурцев и др. 2009; Filippova, 1997].

При описании процесса развития половых клеток использовали классификацию В.А. Мейена [1939]. Оогенез подразделяется на три периода: 1) период синаптенного пути; 2) период малого (цитоплазматического) роста; 3) период большого (трофоплазматического) роста.

Индифферентный период развития гонад, когда дифференцировка развития в мужском или в женском направлениях еще не произошла, сменяется периодом, когда половые различия становятся более или менее отчетливыми. [Персов, 1969].

Сроки анатомической и цитологической дифференцировки пола у разных видов осетровых сильно различаются. Анатомические признаки (у самок — это появление борозды-щели вдоль гонады и затем поперечных складок) определяются в возрасте от 7 до 30 мес; цитологические признаки дифференцировки гонад (преобразование гониев в ооциты синаптенного пути) — от 8,5 до 40 мес.

Опыты, проведённые в лабораторных условиях сотрудниками проф. Г.М. Персова показали, что дифференцировка гонад у стерляди *Acipenser ruthenus* может начинаться в возрасте 6 мес. В возрасте 6–7,5 мес появляются признаки анатомических различий в строении гонад. Позже, в возрасте 8–16 мес, преобладает число особей с признаками цитологической дифференцировки пола [Персов, 1966; Зубова, 1971]. Дифференцировка пола у стерляди в природных условиях (рр. Обь, Волга, Северная Двина) наступает позднее. Самки стерляди бассейна р. Обь могут участвовать в нересте уже в возрасте 3–4 лет при массе в 260 г и абсолютной длине 44 см, а дифференцировка пола у них начинается в возрасте более одного года. Сопоставляя оба эти факта следует сказать, что период закладки и дифференцировки гонад длился столько же, сколько весь остальной отрезок развития яичников, когда происходит рост и созревание ооцитов. По-видимому, сходное явление наблюдается у озёрного (жёлтого) осетра *Acipenser fulvescens*, у которого дифференцировка пола происходит в возрасте 9 лет, а половое созревание — в возрасте около 18 лет [Magnin, 1962; 1966].

Таким образом, у осетровых задержка развития гонад может происходить не только на II стадии зрелости яичника, но и в более ранний период — до дифференцировки пола [Персов, 1975].

У самок русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Вг. процессы раннего гамето- и гонадогенеза в большей степени коррелируют с массой тела, тогда как у самцов эти процессы в основном определяются возрастом рыб [Ахундов, Фёдоров, 1990]. Поскольку у самцов осетровых процессы раннего гамето- и гонадогенеза в большей степени связаны с возрастом, то, вероятно, их развитие подчинено наследственной программе индивидуального развития. У самок на всех этапах развития половых желёз масса тела определяет процессы и гаметогенеза, и особенно гонадогенеза. Известно, что у самок бестера темп развития половых желёз в основном связан с темпом роста рыб, а качественный переход ооцитов к вителлогенезу связан с достижением высокого уровня упитанности рыб [Бурцев, 1967а,б], что во многом определяется условиями их существования.

Материал и методика

Посадочный материал для выращивания в экспериментальном модуле УЗВ ВНИРО завозили из рыбопитомника ЗАО «Казачка» (Ростовской области) на стадии предличинки в два этапа: весной 2003 г. — «Бурцевская» порода бестера (БС) F3 и F4, весной 2004 г. — «Аксайская» порода бестера (С.БС) F3. Условия выращивания пород были сходными. В первый год молодь содержали в открытых бассейнах с проточной водой из р. Волги, а при понижении температуры до 14 °С переводили в экспериментальную замкнутую систему. Максимальная температура содержания рыбы не превышала 21 °С, а в среднем составляла 15 °С. До двухлетнего возраста рыбу содержали в модельной рециркуляционной установке (годовая сумма тепла в этот период составила 5300 градусо-дней, а далее перевезли в большую экспериментальную установку, расположенную в г. Дзержинский Московской области (с годовой суммой тепла — 8000 градусо-дней), где её содержат до настоящего времени.

В качестве контрольной группы на рыбхозе ЗАО «Казачка» в 2003 и 2004 гг. также были оставлены аналогичные личинки для дальнейшего выращивания. Молодь до осени содержали в бассейнах ИЦА-2 с проточной донской водой, а после снижения температуры воды до 12 °С, высаживали в пруд площадью 0,3 га на зимний период. Последующее выращивание рыбы производили в этом же пруду. Годовая сумма тепла для этого района составляет 4500 градусо-дней.

Выкармливание личинок и выращивание мальков во всех случаях в течение первого лета проводилось с использованием импортных датских кормов (Aller Aqua и Biomar). Далее с 7-месячного возраста молодь в прудах начали кормить фаршем из малоценной рыбы с некоторым добавлением гранулированных импортных кормов, с перерывом в зимний период. В годовалом возрасте молодь, содержащаяся в рециркуляционной установке, была переведена на искусственные корма отечественного производства Гипрорыбфлот «Экос» (Иван-город), а с трехлетнего возраста рыбу вновь кормили импортными кормами практически всех фирм-производителей осетровых кормов, представленных на российском рынке.

До двухлетнего возраста пробы гонад в основном отбирались у погибшей рыбы, а у трехлеток биопсийные пробы гонад были взяты на анализ прижизненно. В качестве фиксатора использовались растворы Буэна и формалина [Роскин, Левинсон, 1957]. При описании стадий зрелости гонад и развития половых клеток у изучаемых рыб использовали универсальную шкалу [Трусов, 1964].

Гистологическую обработку зафиксированного материала проводили по следующей методике: проводку осуществляли через автомат для гистологической обработки тканей карусельного типа (STP-120); заливку в парафин через заливочную станцию ЕС 350; срезы толщиной 5–7 мкм делали на санном микротоме MICROM YM 440E и окрашивали квасцовым гематоксилином по Эрлиху [Ромейс, 1953] с докраской эозином.

Четырехлетки «Бурцевской» и трехлетки «Аксайской» породы бестера были подвергнуты однократному обследованию на предмет определения половой принадлежности с использованием эндо-

Таблица 1
Объём обработанного материала

Обработанный материал	Количество, экз.
Визуальный анализ вскрытой рыбы	55
Просмотрено особей с использованием эндоскопа	472
Просмотрено особей с использованием УЗ-аппарата	520
Обработано биопсийных проб гонад	131

скопа немецкой фирмы Karl Storz W/470, имеющем видеокамеру в трубке диаметром 5 мм.

Дальнейшее созревание бестера мы контролировали при помощи регулярных (не менее одного раза за два месяца) обследований всей рыбы ультразвуковым диагностическим аппаратом Aloka SSD-500 японского производства, при необходимости отбирая биопсийные пробы гонад с помощью шупа.

Оценка степени зрелости ооцитов у созревающих самок проводилась по стандартной методике с использованием экспресс-метода определения степени их поляризации [Казанский и др., 1978]. Производителей, достигших в условиях УЗВ IV незавершенной стадии зрелости, переводили в бассейны с охлажденной до 6–8 °С водой во избежание их перезревания и предотвращения резорбции половых клеток старших генераций. Перевод производителей в преднерестовое состояние, гормональную стимуляцию и получение зрелых половых продуктов проводили через 1–3 мес «искусственной зимовки» при повышении температуры воды до нерестовой (12–14 °С). Получение икры производили прижизненными методами (ВНИРО или С.Б. Подушки).

Результаты и обсуждение

При анализе молоди в возрасте 5 мес, выращенной в разных условиях, обнаружены только первичные половые клетки, но анатомической дифференцировки пола обнаружить не удалось (рис. 1, *а*).

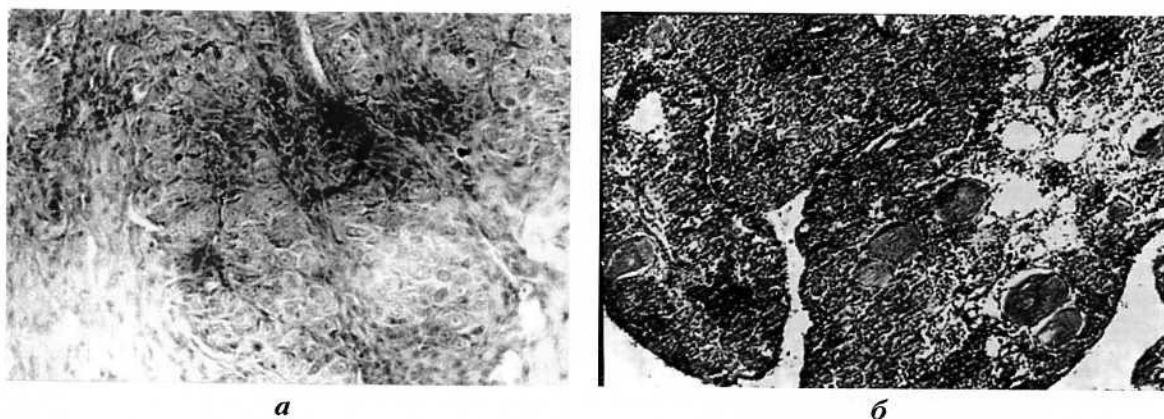


Рис. 1. Поперечные срезы гонад бестера ранних стадий зрелости:

а — ювенильная особь С.БС, возраст 0+. Ув.: ок.10 × об.40;

б — микроструктура яичника БС ювенильной стадии, возраст 1+. Ув.: ок.10 × об.10

Средняя масса сеголеток, выращенных в бассейнах на протоке, составляла для БС 74 г, а для С.БС — 50 г. Годовики после зимовки в прудах имели более низкую навеску: средняя масса БС — 63 г, С.БС — 42 г. Годовики, выращенные за зимний период в модельной УЗВ, имели среднюю массу соответственно 234 и 175 г.

Переход от оогоний к ооцитам синаптенного пути протекает довольно быстро, поэтому при просмотре препаратов ооциты стадии лептотены могли быть упущены. Развитие ооцитов периода синаптенного пути длится достаточно долго. Вследствие этого первыми ооцитами, обнаруженными нами, были ооциты синаптической фазы. Ооциты в различных стадиях синапсиса хромосом у самок БС мы наблюдали в возрасте 1+ у двухлеток, выращенных как в прудовых условиях, так и в условиях рециркуляционной установки (рис. 1, *б*).

При переходе семенников ко II стадии зрелости группы сперматогоний, окружённые общей соединительнотканной оболочкой, образуют ампулы. Внут-

ри ампулы вместе со сперматогониями находятся также клетки с овальными, бедными хроматином ядрами, идентифицированные с клетками Сертолли вышших позвоночных (рис. 2а, б).

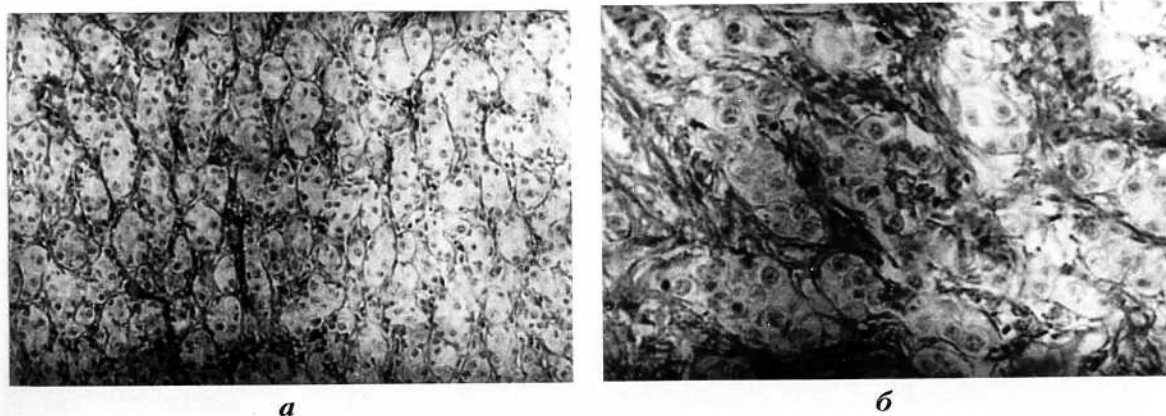


Рис. 2. Микроструктура семенников бестера на II стадии зрелости:
а — поперечный срез семенника С.БС, возраст 1+. Ув.: ок.10 × об.40;
б — поперечный срез семенника БС, возраст 2+. Ув.: ок.10 × об.40

Следующий этап развития семенников характеризуется объединением ампул в клеточные тяжи, подобные семенным канальцам.

В возрасте 2+ все самцы С.БС и 47 % самцов БС, выращенных в рециркуляционной установке, находились на II стадии зрелости гонад. Начальной волны сперматогенеза, характеризующейся многократным делением сперматогоний, и перехода к III стадии зрелости, пока не наблюдалось. Прямой зависимости между массой тела и степенью зрелости гонад у самцов не обнаружено.

В прудовых условиях в возрасте 2+ семенники у 80 % самцов С.БС и 37 % самцов БС находились на II стадии зрелости, остальные — на ювенильной.

В возрасте 3+ в рециркуляционной установке гонады 30 % самцов БС (рис. 4,а) и 46 % С.БС достигли III стадии зрелости, а 12 и 51 % — IV стадии зрелости соответственно. В прудовых условиях в этом возрасте III стадия зрелости наблюдается только у 27 % самцов С.БС, у самцов БС обнаружена лишь II стадия зрелости, а половозрелые самцы отсутствовали.

В течение пятого года жизни в УЗВ происходит массовое созревание самцов «Аксайской» породы, часть которых отсадили в бассейны с охлажденной до 7 °С водой для последующей оценки качества половых продуктов. Через 60 сут из 32 отсаженных в охлажденную воду самцов 19 экз. отдали сперму достаточно высокого качества (5 и 4 балла по Г.М. Персову) [1941]. Остальные либо не отреагировали на гормональную стимуляцию сурфагоном, либо дали сперму низкого качества. Последнее может быть связано с неточным определением степени зрелости самцов, т.к. в теплой воде брачный наряд у них отсутствует и ориентироваться можно только по консистенции кусочков гонад при взятии биопсийной щуповой пробы.

В пятилетнем возрасте происходит созревание и первых выращенных в УЗВ самцов «Бурцевской» породы (до 14 % от общего количества). К концу шестого года выращивания самцы «Бурцевской» породы созревают полностью, в отличие от прудовых условий, где созревание самцов «Аксайской» породы происходило в 4–5, а «Бурцевской» породы — 5–7-годовалом возрасте.

Проведённые гистологические исследования биопсийных проб яичников рыб, содержащихся в УЗВ показали, что в возрасте 2+ самки С.БС массой более 500 г достигли II стадии зрелости, со средним диаметром ооцитов от

75 до 205 мкм и диаметром ядер от 32 до 77 мкм (рис. 3, а, б); 50 % самок БС, средней массой 700 г находятся на ювенильной стадии и 50 % достигших массы 900 г и более — на II стадии зрелости, с диаметром ооцитов не превышающим 250 мкм.

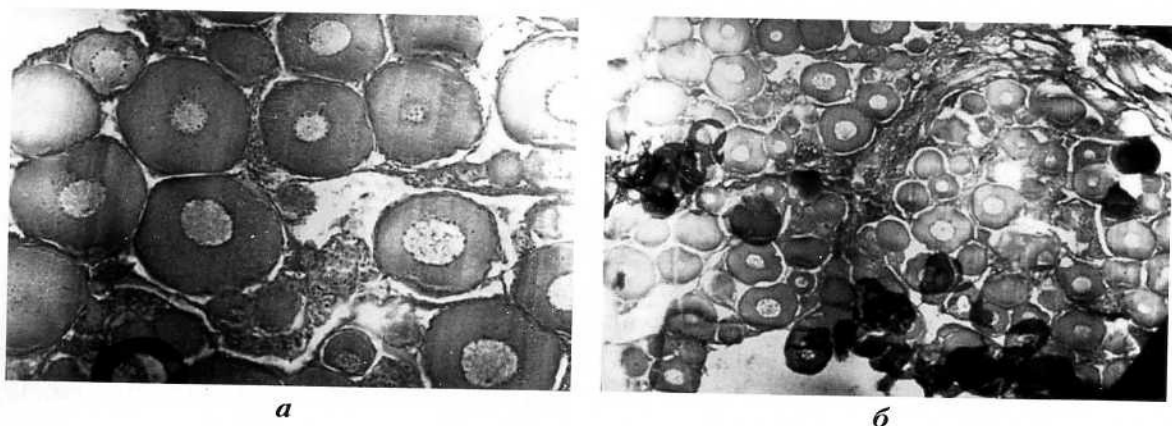


Рис. 3. Микроструктура яичника бестера «Акса́йской» породы II стадии зрелости
а — возраст 2+. Ув.: ок.10 × об.20; б — возраст 2+. Ув.: ок.10 × об.4

При выращивании в прудовых условиях ЗАО «Казачка» наблюдается большая задержка в развитии яичников. В возрасте 2+ до 80 % самок С.БС и БС находятся на II стадии зрелости гонад, а остальные на ювенильной стадии зрелости.

В течение четвертого года выращивания в условиях УЗВ созрело 30 % самок «Акса́йской» породы, а к концу пятого года — все остальные самки, и 15 % созрели повторно (см. рис. 4, б). Средняя масса впервые созревающих самок этой породы составила 1,2 кг; рабочая плодовитость — 18,5 тыс. икринок.

Созревание самок «Акса́йской» породы в прудовых условиях отмечено от 6 до 9-годовалого возраста. Созревание первых самок «Бурцевской» породы произошло в конце пятого года выращивания в УЗВ (9 %). В течение шестого года и до середины седьмого года выращивания созрело более 79 % всех самок. Однако некоторые самки остались неполовозрелыми и к середине седьмого года (около 8 %), в то время как до 12 % самок созревали повторно. Средняя масса впервые созревающих самок бестера составила 7,4 кг, рабочая плодовитость 43,5 тыс. икринок. В прудовых условиях созревание первых самок произошло только в семилетнем возрасте.

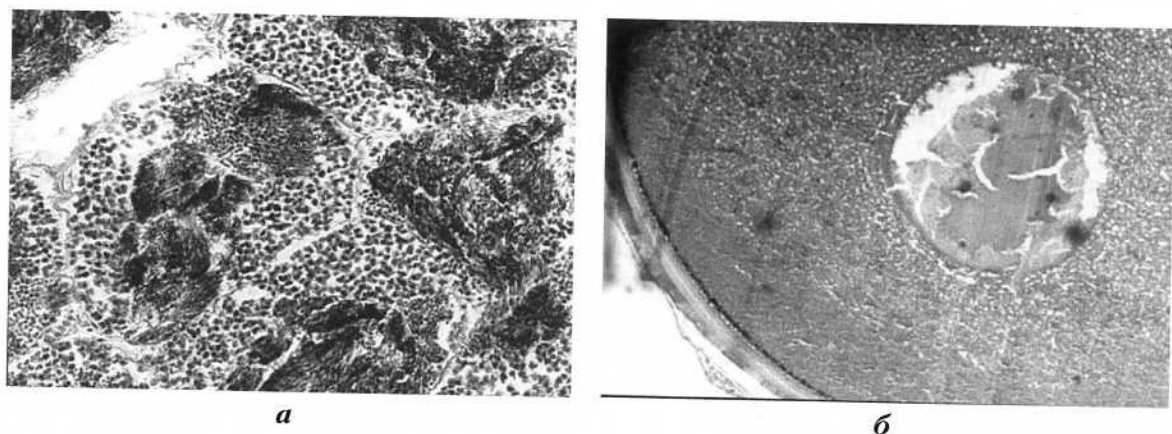


Рис. 4. Поперечные срезы гонад бестера на III и IV стадиях зрелости:
а — семенник БС, возраст 4 г., III стадия зрелости. Ув.: ок.10 × об.20;
б — яичник С.БС, возраст 4 г., IV незавершённая стадия зрелости. Ув.: ок.10 × об.10

Диаметры ооцитов, соответствующие стадиям зрелости разных пород бестера

Обобщенные данные по размерам ооцитов самок разных пород бестера в зависимости от стадии зрелости представлены в табл. 2.

Заключение

Приведенные выше данные свидетельствуют о том, что создание круглогодичного термооптима увеличивает скорость роста и развития осетровых, при этом возраст достижения половой зрелости самок существенно сокращается: с 6–9 до 4–5 лет

у «Аксайской» породы бестера, с 8–11 до 5–7 лет у «Бурцевской» породы бестера при выращивании рыбы в условиях установки замкнутого водоснабжения в сравнении с прудовым хозяйством. Длительность отдельных этапов оогенеза у самок можно выразить в общих для разных условий выращивания относительных единицах — сумме эффективного тепла (табл. 3). Таким образом, например, самкам «Аксайской» породы необходимо до достижения III стадии зрелости набрать 22 780 градусо-дней, что в прудовых условиях займет 5 лет (годовая сумма тепла 4500 градусо-дней), в УЗВ — 3 года (годовая сумма тепла 8000 градусо-дней), а в наших условиях — 4 года, т.к. рыба не всегда содержалась при оптимальных температурах.

Результаты настоящего исследования показали, что задача быстрого создания и эффективной эксплуатации маточных стад разных видов осетровых наиболее эффективно решается именно в рыбоводных хозяйствах, оснащенных УЗВ. При этом исключение периодической зимовки рыбы не оказывает, вероятно, заметного отрицательного влияния на нормальное осуществление гаметогенеза у осетровых, вплоть до достижения IV незавершенной стадии зрелости. Однако для успешного получения зрелых половых продуктов и жизнеспособного потомства выявлена необходимость выполнения дополнительных технологических операций: постоянного контроля состояния гонад производителей по стадиям зрелости, своевременного перевода производителей на IV незавершенной стадии зрелости в охлажденную воду (приближенную к температурам зимовки — 3–5 °С) с целью предотвращения перезревания и синхронизации завершающих процессов гаметогенеза, с последующим повышением температуры воды до нерестовой для перевода производителей в преднерестовое состояние и гормональное стимулирование конечного созревания и получения зрелых половых продуктов.

По сравнению с традиционными методами такая технология имеет целый ряд преимуществ.

Стадия зрелости	Диаметр ооцитов, мм	
	«Аксайская» С.БС	«Бурцевская» БС
I	0,13–0,2	0,15–0,2
II	0,2–0,42	0,2–0,5
Начало желтконопления, II–III	0,45–0,7	0,5–0,8
Заполнение желтком плазмы, II–III	0,7–1,2	0,8–1,3
Появление пигментного слоя, III	1,2–1,4	1,3–1,6
IV незавершённая	1,8–2,0	2–2,3
IV завершённая	2,1–2,5	2,6–3,0

Таблица 3
Длительность этапов оогенеза у передовых самок бестера разных пород

Стадия зрелости	Длительность стадии, градусо-дни	
	«Аксайская» порода	«Бурцевская»
I	6000	8500
II	16780	26440
III	4020	5360
IV	1400	2000

Главное преимущество замкнутых систем — полная контролируемость и независимость производственного процесса от природно-климатических условий. Как уже было сказано, это позволяет добиваться ускоренного созревания производителей и интенсивного использования маточного стада, обеспечивает круглогодичное получение жизнестойкой молоди как для воспроизводства, так и для получения крупного посадочного материала и товарной рыбы на осетровых хозяйствах. При этом обеспечивается предотвращение массовых заболеваний и получение экологически чистой продукции.

Появляется возможность эксплуатации осетровых рыбоводных заводов на основе полициклической технологии с постоянной загруженностью бассейнов в течение года и, как следствие, снижение эксплуатационных затрат (фонда оплаты труда, электроэнергии, и т.д.) на единицу продукции, а также круглогодичная занятость персонала.

УЗВ сокращает объемы водопотребления и сброса не менее, чем в 10 раз, что также снижает затраты. Система циркуляции воды обеспечивает утилизацию продуктов жизнедеятельности рыбы и экологическую безопасность.

Мировой приоритет нашей страны в создании технологии товарного осетроводства и многолетний опыт разработки УЗВ позволили нам подойти к созданию промышленных осетровых предприятий для получения пищевой осетровой икры и сопутствующей продукции (биологически активных препаратов, косметических средств и т.п.).

Таким образом, выращивание осетров в УЗВ решает три проблемы культивирования осетровых в аквакультуре:

- рыба быстрее созревает из-за наличия постоянного оптимума температуры;
- сезонность нереста отсутствует, так как нет сезонности внешних условий;
- популяционная плодовитость возрастает, поскольку оптимум температур позволяет рыбам созревать каждый год, а не через 2–6 лет, как при естественной температуре.

ЛИТЕРАТУРА

Андреанов Д.П., Бурцев И.А., Копыленко Л.Р., Котенев Б.Н., Николаев А.И., Сафронов А.С. 2004. Состояние и перспективы развития производства пищевой чёрной икры, как нового направления товарного осетроводства // Сб. докл. III междунар. научно-практ. конф. Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития. 22–25 марта 2004 г. — Астрахань: Изд-во НПЦ БИОС. — С. 17–20.

Ахундов М.М., Фёдоров К.Е. 1990. О критериях сравнительной оценки развития половых желёз молоди на примере русского осетра *Acipenser gueldenstaedti* // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып.6. — С. 963–973.

Бурцев И.А. 1967а. Вителлогенез в ооцитах гибрида белуги со стерлядью (*Huso huso* (L.) — *Acipenser ruthenus* L.) // Сб. докл. АН СССР. Т. 172. №2. — С. 464–467.

Бурцев И.А. 1967б. Влияние питания на гаметогенез некоторых гибридов осетровых рыб при прудовом содержании // Обмен веществ и биохимия рыб. — М.: Наука. — С. 241–243.

Бурцев И.А. 1967в. Некоторые данные по гаметогенезу гибридов осетровых рыб // Тр. Центр. НИИ осетр. хоз-ва. Т. 1. — С. 252–257.

Бурцев И.А. 1969. Получение потомства от межродового гибрида белуги со стерлядью // Генетика, селекция и гибридизация рыб. — М.: Наука. — С. 232–242.

Бурцев И.А. 1970. Половое созревание гибридов белуги со стерлядью в Азово-Донском бассейне // Тр. Всесоюз. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 76. — С. 238–243.

Бурцев И.А., Николаев А.И., Крылова В.Д., Филиппова О.П., Сафронов А.С. 2002. Первые породы осетровых рыб, созданные на основе межродового гибрида белуги со стерлядью — бестера // Мат-лы междунар. научно-практ. конф. Аквакультура начала XXI века: истоки, состояние, стратегия развития. Пос. Рыбное, 3–6 сентября 2002 г. — М.: Изд-во: ВНИРО. — С. 146–150.

Бурцев И.А., Николаев А.И. 2004. Инновационные пути развития осетроводства в России // Журн. «Моя Москва». № 8/100. — С. 68–73.

Бурцев И.А., Крылова В.Д., Николаев А.И., Сафронов А.С., Филиппова О.П. 2009. Группа пород бестера *Acipenser nikoiljukini*. В кн.: Каталог пород и одомашненных видов осетровых рыб. (в печати).

Гершанович А.Д., Пегасов В.А., Шатуновский М.И. 1987. Экология и физиология молоди осетровых. — М.: ВО Агропромиздат. — 215 с.

Зубова С.Э. 1971. Сроки дифференцировки гонад и соотношение самцов и самок у молоди волжской стерляди // Вопр. ихтиологии. Т. 11. Вып. 3(68). — С. 524–526.

Казанский Б.Н., Феклов Ю.А., Подушка С.Б., Молодцов А.Н. 1978. Экспресс метод определения степени зрелости гонад производителей осетровых // Рыб. хоз-во. № 2. — С. 24–27.

Мейен В.А. 1939. К вопросу о годовом цикле изменений яичников костистых рыб // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 3. — С. 389–418.

Николюкин Н.И. 1972. Отдаленная гибридизация осетровых и костистых рыб. — М.: Пищ. промышленность. — 335 с.

Персов Г.М. 1941. Учет осетроводных работ в связи с применением гипофизарных инъекций // Сб.: Метод гипофизарных инъекций и его роль в воспроизводстве рыбных запасов. — Л.: Изд-во ЛГУ. — С. 42–50.

Персов Г.М. 1966. Формирование половой системы и гаметогенез у осетров в первые месяцы их жизни // Тезисы докл. на отчетной сессии ЦНИОРХ 22–25 февраля 1966 г., Астрахань. — С. 63–66.

Персов Г.М. 1969. Дифференцировка пола и становление индивидуальной плодовитости у рыб // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Л.: ЛГУ. — 50 с.

Персов Г.М. 1975. Дифференцировка пола у рыб. — Л.: Изд-во ЛГУ. — 148 с.

Ромейс Б. 1953. Микроскопическая техника. — М.: Иностранная литература. — 648 с.

Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. 1957. Микроскопическая техника. — М.: Советская наука. — 478 с.

Трусов В.З. 1964. Некоторые особенности созревания и шкала зрелости половых желез осетра // Тр. Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 56. — С. 69–78.

Филиппова О.П. 2006. Влияние температуры воды на развитие воспроизводительной системы бестера трех пород при выращивании в разных экологических условиях // Сб. докл. IV междунар. научно-практ. конф. Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития. Астрахань, 13–15 марта 2006 г. — М.: Изд-во ВНИРО. — С. 134–137.

Филиппова О.П., Сафронов А.С., Горбачева М.Н. 2007. Формирование репродуктивной системы у самцов бестера «Аксайской» породы при выращивании в условиях тепловодной аквакультуры // Сб. докл. междунар. симп. Тепловодная аквакультура и биологическая продуктивность водоемов аридного климата. 16–18 апреля 2007 г. Астрахань. — Изд-во: АГТУ. — С. 376–379.

Magnin E. 1962. Recherches sur la systematique et la biologie des Acipenserides, *Acipenser sturio* L., *Acipenser oxyrhynchus* Mitc. et *Acipenser fulvescens* Raf. — Thlse Fac. Sci. Univ. Paris, ser. A, n. 3964. — Ann. Stat. Centr. Hydrob. Appl. N 9. — P. 8–242.

Magnin E. 1966. Recherches sur les cycles de reproduction des esturgeons *Acipenser fulvescens* Raf. de la riviere Nottaway tributaire de la baie James. — Verh. Internat. Limnol., Stuttgart. Bd. 16. — P. 1018–1024.

Nikolaev A.I., Andrianov D.P., Burtsev I.A., Kopylenko L.R., Kotenev B.N., Safranov A.S. 2009. International trade in caviar and business perspectives in Russia. In book: Biology, Conservation and Sustainable Development of Sturgeons. Series: Fish & Fisheries Series. V. 29. Carmona R., Domezain A., Garcia-Gallego M., Hernando J.A., Rodriguez F., Ruiz-Rejyn M. (Eds.). XVIII. — P. 321–337.

Filippova O.P. 1997. Review of reproductive system development in sturgeon hybrids *Huso huso* — *Acipenser ruthenus*, over three successive generations // Proc. III-rd Int. symp. Sturgeon. Italy, Piacenza. July 8–11, 1997. — P. 111.